



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA

“Efecto indirecto del depredador *Asplanchna  
brightwelli* (Gosse) sobre el crecimiento  
poblacional, tabla de vida y morfometría de  
*Brachionus calyciflorus* Pallas y  
*B. macracanthus* (Daday) (Rotifera)”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

**RAFAEL ALEJANDRO LARA RESENDIZ.**

DIRECTOR DE TESIS:

DR. S. S. S. SARMA.



**IZTACALA**

LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO.

2004



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.

*“Todo ser por pequeño e insignificante que parezca  
vale más a la naturaleza que cualquiera de nosotros”  
“Pero podemos hacer más por ellos vivos, que muertos”*

Eduardo Fanti

## DEDICATORIA

### A MIS PADRES

**Rafael Lara García y Samadar Resendiz Zuñiga**

Quienes me han enseñado a trabajar y pelear día con día por mis sueños y metas. Gracias por apoyarme en todo momento, sinceramente les agradezco el gran esfuerzo que han realizado para darme la mejor educación y por confiar en mí, tengan cuenta que nunca los defraudaré. Siempre valoraré su esfuerzo. Los quiero.

### A MIS HERMANOS

**Tania Karina, Virginia Estefania y Salvador.**

Como hermano mayor siempre he sentido la necesidad de ser un buen ejemplo para ustedes, siempre han tenido un lugar importante en mi vida y en mi corazón. Confío en que algún día estarán aquí.

### A MI NOVIA

**Sandra Fabiola Arias Balderas**

Por alentar la conclusión de este y otros tantos trabajos, por tu compañía, cariño, amor, apoyo y sobre todo por tu paciencia. Te quiero.

### A TODA MI FAMILIA

A mis abuelas Virginia y Maria Luisa, así como a mis tíos, tías y primos quienes me dieron muchos consejos y sobre todo su cariño.

### A MIS PROFESORES, AMIGOS Y COMPAÑEROS

A **Sandra, Abraham, Diego, Juan, Maribelle, Victor, Erick, Karina, Gerardo, Gustavo, Angélica, Ericka y Alejandrina** con los que he tenido momentos inolvidables dentro y fuera de la escuela, además que me motivaron y me ayudaron a lo largo de la carrera. También a todos los compañeros del **Vivario** y del Laboratorio de **Zoología Acuática**.

## AGRADECIMIENTOS

A LA UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO.

Por darme la oportunidad de ser parte de esta máxima casa de estudios y por permitirme conocer más de cerca lo desconocido de **México**, su gente y sus bellezas naturales.

No te defraudaré.

A MIS SINODALES.

Al **Dr. S.S.S.Sarma** en especial por sus comentarios, juicios y sugerencias pero sobre todo por tener confianza en mí para la conclusión de este trabajo con sus valiosos conocimientos .

A la **Dra. Nandini Sarma** por haberme dado la oportunidad de formar parte de su equipo de investigación, por sus comentarios tan acertados y por su apoyo.

Al **M. en C. José Luis Gama Flores** por sus comentarios, ayuda e interes acerca del trabajo a lo largo de mi estancia en el laboratorio.

Al **Dr. Sergio Cházaro Olvera** por su apoyo, sugerencias y opiniones acerca del trabajo, por su amistad y por alentarme a la conclusión de esta investigación.

A la **Biol. Teresa Ramírez Pérez** por sus observaciones tan pertinentes durante la elaboración de este trabajo.

A LOS COMPAÑEROS DEL LABORATORIO

A todos los que forman parte del Laboratorio de Zoología Acuática por hacer más agradable la estancia en él.

El apoyo económico otorgado al Laboratorio de Zoología Acuática durante la realización de este trabajo. PAPIIT No. IN204101.

A Todos Gracias

Gente tan importante y trabajadora es la que deja huella y es la que necesita México.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	1
<b>INTRODUCCIÓN</b>	2-3
<b>ANTECEDENTES</b>	4-7
<b>JUSTIFICACIÓN</b>	8-9
<b>OBJETIVOS</b>	10
<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b>	11-17
<b>CULTIVOS BÁSICOS</b>	11-12
MICROALGAS	11
ROTÍFEROS	12
<b>DISEÑO EXPERIMENTAL</b>	12-15
CRECIMIENTO POBLACIONAL	12-14
ESTUDIO DE TABLA DE VIDA	14-15
MORFOMETRÍA	16
<b>ESPECIES EMPLEADAS EN EL EXPERIMENTO</b>	17
<b>RESULTADOS</b>	18-44
<b>CRECIMIENTO POBLACIONAL</b>	18-23
DENSIDAD MÁXIMA	19
DÍA DE DENSIDAD MÁXIMA	19
TASA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL	19
<b>TABLA DE VIDA</b>	24-36
SOBREVIVENCIA	24
FECUNDIDAD	24
ESPERANZA DE VIDA	25
DISTRIBUCIÓN DE EDAD ESTABLE	25
PROMEDIO Y ESPERANZA DE VIDA	25
TASA BRUTA DE REPRODUCCIÓN	26
TASA NETA DE REPRODUCCIÓN	26
TIEMPO GENERACIONAL	27
TASA DE CRECIMIENTO	27
<b>MORFOMETRÍA</b>	37-44
LONGITUD Y ANCHO DE LA LÓRICA	37-38
ESPINAS ANTERIORES	38-39
ESPINAS POSTERIORES	39
ESPINAS POSTEROLATERALES	40
<b>DISCUSIÓN</b>	45-53
<b>CRECIMIENTO POBLACIONAL Y MORFOMETRÍA</b>	45-49
<b>TABLA DE VIDA</b>	49-53
<b>CONCLUSIONES</b>	54
<b>REFERENCIAS</b>	55-58
<b>ANEXOS</b>	<b>59-60</b>

## RESUMEN

Los rotíferos coexisten y están sujetos a depredación por larvas de peces, copépodos, insectos acuáticos y rotíferos depredadores del género *Asplanchna*. La depredación representa un papel crucial en la estructura de las comunidades zooplantónicas en cuerpos de agua naturales. La presa presenta adaptaciones defensivas, como el ciclomorfismo que es un fenómeno notable en rotíferos, las principales causas son los niveles de temperatura, las concentraciones de alimento y la presencia o ausencia del depredador, bajo estas condiciones el organismo cambia su forma, su tamaño o ambos de una manera muy acentuada capacitándole para la huida y contribuir a su supervivencia. La ciclomorfosis se ha observado en *Brachionus calyciflorus* que está sujeto a cambios morfológicos debido a la presencia del rotífero depredador *Asplanchna brightwelli*. El objetivo fue determinar el efecto indirecto que tienen las presas a la exposición de diferentes densidades de 1, 4, 16 individuos de *A. brightwelli* sobre la demografía y morfometría de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus*. Se condujeron los experimentos de crecimiento poblacional y tabla de vida para ambas especies manteniéndolas en contacto indirecto con el depredador ofreciendo *C. vulgaris* ( $1 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ ) como alimento para la presa, manteniéndolos a  $25 \pm 2$  °C. Los resultados de crecimiento poblacional muestran el efecto indirecto del depredador sobre sus presas, en los cuales el crecimiento fue menor, así como la abundancia máxima para ambas presas; en el caso particular de *B. calyciflorus* en la tasa de crecimiento poblacional. Las variables seleccionadas de tabla de vida de *B. calyciflorus* fueron afectadas negativamente por la presencia del depredado. La densidad de 16 depredadores fue la que indujo las respuestas más significativas. Las variables de *B. macracanthus* no fueron afectadas significativamente. Por último la morfología de *B. macracanthus* no se vio tan afectada como en *B. calyciflorus* quien aumentó su tamaño de forma considerable y desarrollo espinas más grandes que los organismos mantenidos en ausencia de *A. brightwelli*.

## INTRODUCCIÓN

La depredación es un factor importante en la estructura de las comunidades zooplantónicas en cuerpos de agua naturales (Kerfoot, 1980; Kerfoot y Sih, 1987). Cuando las relaciones entre las poblaciones son directas, es decir, consisten en un suministro de algún compuesto o de energía, se establece lo que en general se puede llamar la depredación, que es simplemente el consumo de un organismo (la presa) por parte de otro (el depredador), estando la presa viva cuando el depredador la ataca por primera vez (Equihua, 1994; Begon et al., 1995). En las cadenas tróficas, los primeros eslabones están formados por organismos de tallas pequeñas muy numerosos, para que los niveles superiores estén constituidos por organismos de talla creciente a la vez que su número disminuye (Margalef, 1995). La selección de la presa por parte del depredador depende de varios factores como son el tamaño, la velocidad de nado, la producción de espinas y la densidad de la presa, (De Beauchamp, 1952). El depredador presenta adaptaciones que facilitan la captura de la presa, como son la agilidad y rapidez de movimientos y una gran especialización en los órganos de los sentidos, por otro lado, en la presa puede haber alteraciones con características defensivas, capacitándole con ellas para la huida, y contribuir a la supervivencia (Margalef, 1995).

La cliclomorfosis o polimorfismo estacional es un fenómeno particularmente notable en cladóceros planctónicos, protozoos, dinoflagelados y rotíferos. En el campo muchos factores causan cliclomorfosis entre los que sobresalen altos o bajos niveles de temperatura, altas o bajas concentraciones de alimento y la presencia o ausencia del depredador también es importante (Gilbert y Waage, 1967). Bajo condiciones que permiten el polimorfismo, alguna parte del organismo cambia ya sea la forma, su tamaño o ambos de una manera muy acentuada con respecto a las dimensiones normales. Entre los cambios que afectan más frecuentemente la forma del cuerpo de los rotíferos figuran la reducción, el alargamiento del cuerpo y la producción de estructuras defensivas como son las espinas (Wetzel, 1981; Conde-Porcuna y Sarma, 1995).

Los rotíferos coexisten y están sujetos a depredación principalmente de larvas de peces, copépodos, insectos acuáticos y rotíferos depredadores del género *Asplanchna* (Dumont et al., 1990). En los miembros de la familia Brachionidae el polimorfismo con respecto a las espinas pueden observar en los géneros *Brachionus*, *Keratella*, *Platyias*, mientras que en otros géneros de brachionidos como *Anuraeopsis*, *Notholca* y *Paranuraeopsis*, el ciclomorfismo no es conocido. Entre especies del género *Brachionus* como *B. calyciflorus*, *B. patulus*, *B. havanaensis*, *B. quadridentatus* y *B. bidentatus* son las especies donde hay información con respecto a ciclomorfosis en el campo o experimentalmente inducidos en el laboratorio. En este tipo de trabajos a las sustancias proteínicas secretadas por un organismo para controlar la abundancia de otros organismos (alelopatía) recibe el nombre de infoquímicos, aleloquímicos o kairomonas, incluso son sustancias que pueden cambiar la morfología de su presa, lo cual eventualmente ayuda contra la depredación (Gilbert, 2001; Gilbert y Stemberger, 1984; Green, 1981; Gilbert, 1980; Pourriot, 1974).

La presencia de las espinas en rotíferos tiene un carácter defensivo que disminuyen el riesgo de que la especie sea comida (Margalef, 1995). Históricamente muchos trabajos fueron concentrados sobre la relación entre morfología de *Brachionus calyciflorus* en presencia y ausencia de su depredador *Asplanchna*. *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* son rotíferos pertenecientes a cuerpos de agua tropicales principalmente América central incluyendo México (Koste, 1978; Sarma 1999). El rotífero *B. calyciflorus* tiene siempre dos pares de espinas anteriores y un par posterior. El par de espinas posterolaterales puede o no presentarse como respuesta a la presencia simultánea del depredador. *B. macracanthus* es un rotífero más pequeño que presenta 5 pares de espinas anteriores distinguiéndose claramente un par de espinas muy pequeñas, tres pares medianas y un par más largas, también presenta un par de espinas posteriores y un par de posterolaterales durante toda su vida (Koste, 1978).

El tamaño de las espinas guarda una relación alométrica con las dimensiones generales del cuerpo del rotífero, pero la aparición de las espinas depende de una sustancia llamada Asplanchnina que es liberada por *Asplanchna*, esta es un compuesto proteínico relativamente termolábil (la intensidad del efecto de la sustancia activa es funcional a la temperatura) el cual actúa regulando las espinas, a temperatura más alta es activa a menores concentraciones (Margalef, 1995). Se ha demostrado que esta sustancia afecta a los cambios de forma de las espinas solamente en el estado de huevo en condiciones de predivisión. La forma y los movimientos de las largas espinas posterolaterales de *B. calyciflorus* reducen claramente la depredación por parte de *Asplanchna* que son incapaces de capturar a los individuos de espinas largas (Wetzel, 1981).

## ANTECEDENTES

Como se indicó en la introducción las interacciones en la naturaleza de *Asplanchna* y *Brachionus* fueron reportadas primeramente por De Beauchamp (1952) quien opinó que los cambios morfológicos en *Brachionus* (elongación de espinas) son debidos a la presencia de *Asplanchna*. Varios años después Gilbert y Waage (1967) hicieron un extenso estudio de laboratorio sobre este aspecto, donde aislaron y caracterizaron la proteína asplanchnina responsable de la elongación de espinas en *Brachionus*.

Gilbert (1967) y Halbach y Halbach-Keup (1974) han demostrado en el caso mejor estudiado de este tipo de cicломorfosis que la extensión de las espinas posterolaterales en *B. calyciflorus* son inducidas directamente por *Asplanchna*. Entre diferentes adaptaciones que pueden tener los rotíferos contra depredación pueden ser básicamente de cuatro formas que son la tasa alta de natación como por ejemplo en los géneros *Hexarthra* y *Polyarthra*, la formación de colonias, la producción de sustancias gelatinosas o tóxicas y la forma de la lórica también es importante ya que puede estar armada con espinas.

La lórica de *B. calyciflorus* es variable en forma debido a la presencia de rotíferos carnívoros del género *Asplanchna*, ya que produce descendientes con espinas posterolaterales. La longitud de las espinas varía directamente con la abundancia de *Asplanchna*, basándose en esto, Green y Lan (1974) realizaron muestreos de plancton de dos charcas con aguas residuales cerca de Bandung en Java, las espinas posterolaterales de *B. calyciflorus* eran sumamente largas. Las muestras fueron tomadas filtrando un volumen de agua, de modo que los autores pudieran estimar la densidad de *A. brightwelli*.

Pourriot (1974) el efecto de la sustancia de *Asplanchna* en la morfología de *B. bidentatus*, el cual tiene dos pares de espinas sujetas a variaciones de tamaño; el par anterior varían moderadamente pero las espinas posteriores varían de ausencia completa hasta la mitad de la longitud de la lórica. Al igual que en *B. calyciflorus* y *Filinia mysticina* el alargamiento de las espinas es producido por su depredador *A. brightwelli*. Los rotíferos que se encuentran en presencia de *Asplanchna* tienen también un tamaño de cuerpo mayor que los rotíferos crecidos en ausencia de *Asplanchna*.

Otro estudio similar es el realizado por Gilbert (1980) donde realizó observaciones respecto al desarrollo del polimorfismo y midió los tiempos que tarda el depredador *A. sieboldi* en capturar e ingerir a la presa *B. calyciflorus*. Los rotíferos juveniles con espinas cortas siempre fueron capturados después del ataque de *Asplanchna* y fueron ingeridos en cerca de 12 segundos; los adultos con espinas cortas fueron ingeridos en 50 segundos, mientras que los jóvenes y adultos con espinas largas fueron capturados en un 60%, pero escaparon o fueron rechazados en 20 y 30 segundos después de la captura, todos estos eventos indican varios mecanismos de defensa de la presa contra su depredador.

La *Asplanchnina* en el ambiente un factor que induce a los huevos de *Keratella slacki* que se conviertan en individuos con cuerpos levemente más grandes (aproximadamente 15%), las espinas dorsales anteriores considerablemente más largas (aproximadamente 30%) y mucho más largas las espinas dorsales posteriores (aproximadamente 130%). La forma que induce *Asplanchna* hace que sea mucho menos susceptible a la depredación, sus espinas dorsales largas lo hacen cerca de dos veces menos probable de ser capturado después del ataque y cerca de cinco veces menos probable de ser ingerido después de ser capturado. La asimetría pronunciada de las espinas dorsales posteriores puede reducir al mínimo el costo de producción de la espina dorsal sin sacrificar la protección (Bogdan y Gilbert, 1982).

Hasta la fecha existen una gran cantidad de estudios sobre las interacciones presa-depredador en campo y laboratorio realizados en rotíferos del género *Asplanchna*; entre estos trabajos podemos mencionar a los de Dumont y Sarma (1995) quienes realizaron un estudio de laboratorio donde se comparó el crecimiento poblacional y demografía de *A. girodi* en función de diferentes densidades de la presa *Anuraeopsis fissa*, pero en este estudio también la presa está en contacto directo con el depredador. La máxima tasa de crecimiento poblacional ( $\bar{r}$ ) de *A. girodi* fue de 1.51 ind. día<sup>-1</sup> con la más alta densidad de la presa (2000 ind. ml<sup>-1</sup>). La máxima densidad de *Asplanchna* obtenida en este estudio fue de 115 ind. ml<sup>-1</sup>.

Conde-Porcuna y Sarma (1995) emplearon como depredador *Asplanchna girodi* y utilizaron varias presas no carnívoras, el estudio fue realizado en función de la densidad de la presa y depredador, se encontró que *A. girodi* disminuyó cuando incrementó la densidad de la presa *Keratella cochlearis* con espinas largas o sin espinas presentó una diferencia significativa en la depredación. En conclusión la longitud de la espina de *K. cochlearis* contribuye al escape.

Iyer y Rao (1996) realizaron estudios de campo y laboratorio acerca de la respuesta numérica del rotífero depredador *Asplanchna intermedia* a la adición de diferentes presas (*Brachionus rubens*, *B. patulus*, *B. calyciflorus*, *Hexarthra mira* y *Filinia longiseta*) con diferente tamaño, morfología y velocidad de nado. La tasa de crecimiento poblacional mostró intervalos de  $-0.24$  a  $0.68$  ind.  $\text{ml}^{-1}$ . La capturabilidad de la presa tuvo influencia significativa en la máxima densidad del depredador.

Sarma y colaboradores (1998) quienes realizaron el crecimiento poblacional de *A. brightwelli* usando rotíferos de diferente tamaño como *B. calyciflorus* y *Anuraeopsis fissa*, ambos en tres diferentes concentraciones tratando de ver la calidad alimenticia que representa estas especies y encontraron diferente crecimiento poblacional de *A. brightwelli*, el tiempo de ingestión de la presa en segundos por parte del depredador fue cinco veces mayor en *B. calyciflorus* en comparación de *A. fissa*. En otro estudio similar Sarma y colaboradores (2002) condujeron el experimento de crecimiento poblacional de *A. sieboldi* usando *B. calyciflorus* y *B. patulus* como presas, el experimento mostró diferencias en el tipo de alimento y la densidad, el crecimiento del depredador con *B. patulus* mostró valores altos de  $r$  comparados con el de *B. calyciflorus*, debido a los mecanismos de defensa.

En muchos cuerpos de agua, los rotíferos brachióneos son presa común del copépodo *Mesocyclops thermocycloides* y del rotífero *A. intermedia*, que este último es una presa potencial del copépodo. Kumar y Rao (2001) estudiaron en el laboratorio la dinámica poblacional de dos presas, *B. angularis* y *B. calyciflorus*, con la presencia de dos depredadores *A. intermedia* y *M. thermocycloides*. El diseño experimental consistió poner en contacto una presa-un depredador, dos presas-un depredador, una presa-dos depredadores y dos presas-dos depredadores. En ausencia de cualquier depredador, *B. angularis* eliminó generalmente a *B. calyciflorus*. La depredación selectiva por parte del copépodo permitió que *B. calyciflorus* persistiera un mayor tiempo en la competencia con *B. angularis*. La alimentación por *M. thermocycloides* de *A. intermedia* redujo la presión de la depredación en *B. calyciflorus*. Con bastante tiempo, el copépodo podía eliminar a ambos brachióneos así como al depredador *Asplanchna*. La capacidad de depredación por copépodos es diferente que la de *Asplanchna*, no todas las especies de copépodos son depredadores (únicamente *Cyclopoidea*) y sólo son depredadores en algunas etapas de su desarrollo, mientras que, el género *Asplanchna* es depredador en toda su vida, entonces de esta manera se espera que *Asplanchna* sea un depredador más fuerte sobre rotíferos herbívoros.

El efecto de la densidad inicial de *B. calyciflorus* (presa) sobre el crecimiento poblacional de *A. brightwelli* (depredador) fue estudiado por Mejía (2003). En el trabajo de laboratorio se utilizó cuatro densidades de inoculación (1.25, 2.5, 5.0 y 10.0 ind. ml<sup>-1</sup>) en dos concentraciones de *Chlorella vulgaris* (0.5 y 2.0 x 10<sup>6</sup> cél. ml<sup>-1</sup>) y una densidad inicial del depredador de 0.05 ind. ml<sup>-1</sup>. En donde se observó que independientemente de la densidad de inoculación, un incremento en la concentración de alimento más alta promovió un incremento en la abundancia poblacional de *B. calyciflorus* en ausencia del depredador. *B. calyciflorus* en la densidad inicial de inoculación de 10 ind. ml<sup>-1</sup> en la concentración de alimento alta (2x10<sup>6</sup> cél. ml<sup>-1</sup>), benefició a *A. brightwelli* a tener una mayor densidad poblacional. De esta manera demostró que una alta concentración de alimento apoya la disponibilidad de las presas para la sobrevivencia de *Asplanchna*.

## JUSTIFICACIÓN

La mayoría de los estudios que tratan aspectos de depredación se han realizado principalmente con *Asplanchna girodi* (Conde-Porcuna y Sarma, 1995; Dumont y Sarma, 1995), *Asplanchna intermedia* (Iyer y Rao, 1996) y *Asplanchna brightwelli* (Sarma et al., 1998; Mejía, 2003) que son realizados poniendo en contacto directo a los organismos. Por lo tanto, el presente estudio pretende contribuir en el conocimiento acerca de la depredación y los efectos que ésta causa en el comportamiento de la población de la presa cuando se encuentran en contacto indirecto. Es conveniente mencionar que este tipo de estudios con relación a la depredación y con una forma de aislamiento son mínimos.

Estudios realizados anteriormente donde el depredador y la presa están en contacto directo la inducción de características defensivas son evidentes, pero una parte de la población de la presa se va a perder por depredación, de esta manera no pueden medir el efecto del depredador sobre crecimiento poblacional de su presa. Por esto la presencia del aislamiento en este trabajo es de suma importancia para que ambos organismos no estén en contacto directo y los infoquímicos pueden difundir sin ninguna dificultad y así poder determinar el efecto que tiene el depredador sobre la presa. Además en trabajos previos donde se ha evaluado el efecto indirecto del depredador no hay datos cuantificados sobre la morfometría de la presa.

La morfometría de especies con una lóricas rígida puede aportar resultados interesantes, la mayoría de estudios morfométricos de rotíferos con fines de acuicultura toman en cuenta la longitud y ancho de lóricas, pero no toman importancia a la longitud de las espinas, pero en ecología estos datos tienen importancia para entender los mecanismos de defensa de la presa conociendo su morfometría.

Basándose en muestras de campo es difícil conocer que factor o combinación de factores son responsables para ciclomorfosis, además, en el campo la misma especie con diferentes poblaciones genéticamente pueden remplazarse a lo largo de estaciones o incluso años, entonces en el campo los cambios morfológicos de algunas especies no necesariamente expresan las características de dicha población. A través de trabajo de laboratorio con poblaciones partenogenéticas se puede evaluar el efecto del depredador sobre la morfología de la presa. El efecto indirecto que puede tener *A. brightwelli* (depredador) puede observarse en las repuestas biológicas de los organismos (presas) que están presentes de manera aislada, y puede verse reflejada en el crecimiento poblacional, en el crecimiento somático y en las variables de tabla de vida, que son las principales herramientas para monitorear el comportamiento de la población.

Como se mencionó arriba los estudios de morfometría se han enfocado a especies como *B. calyciflorus*, *B. bidentatus*, *Filinia mysticina*, *Keratella slacki* y *K. cochlearis*, siendo mínimos los estudios para *B. macracanthus* quien es una especie no tan común. El crecimiento poblacional de *Brachionus* da información sobre los cambios morfométricos que surgen como respuesta a la presencia aislada del depredador, también da una información de la capacidad de alcanzar densidad máxima bajo ciertas condiciones, pero los cambios en la estrategia de vida basándose en edad específica no se puede cuantificar usando crecimiento poblacional; estos parámetros se pueden obtener utilizando tabla de vida demográfica y en los estudios anteriores únicamente se utiliza un estudio y nunca ambos a la vez. Para conocer la respuesta de la presa es necesario emplear las dos herramientas.

## OBJETIVOS

### GENERAL

Determinar el efecto indirecto que tiene la exposición de diferentes densidades del depredador (*A. brightwelli*) sobre los parámetros demográficos y morfometría de sus presas (*B. calyciflorus* y *B. macracanthus*).

### PARTICULARES

Determinar la influencia de la densidad de *A. brightwelli* sobre el crecimiento poblacional de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus*.

Determinar la influencia de la densidad de *A. brightwelli* sobre las variables de tabla de vida de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus*.

Cuantificar los cambios morfométricos de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* ante la presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*.

Comparar las respuestas demográficas y morfométricas de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en presencia y ausencia de *A. brightwelli*.

## MATERIAL Y MÉTODOS

En el presente trabajo se utilizaron cepas de *Brachionus calyciflorus*, *B. macracanthus* y *Asplanchna brightwelli* aislados de cuerpos de agua locales y manteniéndolos en el laboratorio de Zoología Acuática perteneciente a la Unidad de Morfología y Función de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala-UNAM.

### CULTIVOS BÁSICOS

#### MICROALGAS

Para el cultivo de *Chlorella vulgaris* se empleó medio Bold basal enriquecido con bicarbonato de sodio (Borowitzka y Borowitzka, 1988) (Anexo I). El cultivo se hizo en botellas transparentes de dos litros de capacidad a una temperatura de  $25 \pm 2$  °C con aireación constante y luz difusa continua. Las botellas se inocularon con las microalgas a concentraciones entre 0.5 y  $1 \times 10^6$  cél. ml<sup>-1</sup>. con la finalidad de garantizar la obtención final de una gran cantidad de células de óptima calidad. Los cultivos se cosecharon en la fase exponencial de crecimiento ( $25 \times 10^6$  cél. ml<sup>-1</sup> alcanzada aproximadamente entre 7 y 10 días). Una vez que los cultivos llegaron a esa fase se retiraron las botellas de la fuente de luz y de aireación, se refrigeraron por dos días hasta llegar a la sedimentación total de las células. Una vez sedimentadas las algas se decantaron con la finalidad de eliminar los desechos en el medio y obtener de esta manera una solución concentrada a partir de la cual se prepararon las concentraciones de alimento para los rotíferos herbívoros. Una vez efectuada la cosecha, el alga concentrada se mantuvo en el refrigerador ( $3 \pm 1$  °C). La densidad del alga se estimó usando una cámara de Neubauer bajo microscopio óptico para su posterior dilución con medio EPA para preparar las concentraciones de microalgas correspondientes.

Se empleó la siguiente fórmula:

$$C_1 V_1 = C_2 V_2 \quad V_1 = \frac{C_2 V_2}{C_1}$$

Donde:

$C_1$ = Solución concentrada (cél. ml<sup>-1</sup>)

$V_1$ = Volumen necesario para preparar la solución a la concentración 2 (ml)

$C_2$ = Concentración a la cual se desea preparar (cél. ml<sup>-1</sup>)

$V_2$ = Volumen final de la solución que se desea preparar (ml)

## ROTÍFEROS

El rotífero *B. calyciflorus* (longitud±error estándar = 153±8 µm) fue aislado del lago de Chapultepec, México. *B. macracanthus* (longitud±error estándar = 129±4 µm) fue aislado de un cuerpo de agua temporal en Morelia, Michoacán. Ambos rotíferos se mantuvieron por separado en recipientes de un litro con medio de cultivo EPA (Anónimo, 1985) (Anexo II) con *Chlorella* a una concentración de aproximadamente  $1 \times 10^6$  cél. ml<sup>-1</sup>. Las características fisicoquímicas del medio fueron: temperatura de 25±2°C, pH entre 7.5 y 8, luz difusa, fotoperiodo de 14:10 (luz:oscuridad) y oxígeno disuelto entre 7.5 y 8 mg. L<sup>-1</sup>. Dos veces a la semana se realizaron cambios de medio retirando el sedimento para evitar posible contaminación.

El rotífero depredador *A. brightwelli* (longitud±error estándar = 705.6±16 µm) fue aislado del lago de Chapultepec. Se cultivó con individuos de *B. calyciflorus*, *B. macracanthus*, *B. rubens* y *B. patulus* como alimento, los dos últimos se mantuvieron con las mismas características antes mencionadas y sólo fueron empleados como alimento para *Asplanchna*.

Todos los rotíferos presas se filtraron con una malla de 50 µm y *A. brightwelli* con una malla de 130 µm y se trasladaron a medio EPA con *Chlorella* y con rotíferos para *Asplanchna*.

## DISEÑO EXPERIMENTAL

### CRECIMIENTO POBLACIONAL

Se utilizaron vasos transparentes de 50 ml de capacidad con 20 ml de medio EPA. En cada uno de los vasos se colocaron 20 individuos de *B. calyciflorus* de diferentes edades elegidos al azar provenientes de una población en crecimiento exponencial, fue utilizada alga verde *C. vulgaris* ( $1 \times 10^6$  cél. ml<sup>-1</sup>) como alimento. En el interior de los vasos se colocaron redes para plancton de 50 µm, en éstas se depositaron individuos de *A. brightwelli* en tres diferentes densidades (1, 4 y 16 ind. 20 ml<sup>-1</sup>), todas con cuatro repeticiones. La finalidad de la malla es que el depredador no este en contacto directo con la presa, pero que los infoquímicos pasen sin dificultad. A los rotíferos depredadores contenidos en el interior de la malla se alimentaron con un número mínimo de presas, no incluyendo la especie que estaba bajo evaluación (únicamente *B. patulus* y *B. rubens*), diariamente se verificó que la densidad de depredadores fuera la establecida.

La densidad poblacional fue estimada usando dos métodos, cuando la densidad de rotíferos era menor a 10 ind. ml<sup>-1</sup> se realizó cuenta total y cuando la densidad era mayor a 15 ind. ml<sup>-1</sup> se tomaron dos alícuotas de 1 ml para cada repetición. Diariamente se contabilizó el número de ejemplares vivos presentes. Después de estimar la densidad, los rotíferos fueron transferidos a vasos con la cantidad de medio y concentración de alga correspondientes. Así el experimento finalizó cuando la mayoría de las réplicas terminan un ciclo aproximadamente.

Por otro lado cada tercer día se fijó una alícuota de un ml de cada repetición con formol al 10%, para analizar posteriormente las características morfométricas de los rotíferos presa, para medir el efecto de la presencia de diferentes densidades del depredador.

Concurrentemente pero por separado, los experimentos también fueron conducidos usando el otro rotífero *B. macracanthus*. Para esta especie también, el diseño experimental y las condiciones de laboratorio se mantuvieron similares a *B. calyciflorus*.

La tasa de crecimiento poblacional de la presa se calculó usando la ecuación exponencial (Krebs, 1985):

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

Donde:

r = Tasa de Crecimiento Poblacional

N<sub>t</sub> = densidad al tiempo t (ind. ml<sup>-1</sup>)

N<sub>0</sub> = densidad inicial

t = tiempo en días

Para el cálculo de esta tasa, con cada densidad de *A. brightwelli* y de cada repetición se seleccionaron los puntos de la curva durante la fase de crecimiento exponencial; se calculó el valor de  $\bar{r}$  y al final los valores resultantes se promediaron para que el resultado fuera representativo (Dumont y Sarma, 1995).

En cada grupo se determinó la densidad máxima considerando el valor máximo (ind. ml<sup>-1</sup>) de las curvas individuales de crecimiento de cada repetición independientemente del día en que este valor se observó. El día de densidad máxima se determinó de igual forma y se promedió también al final. Cabe señalar que ambos valores se calcularon a partir de los valores individuales de cada repetición y promediados al final. Para determinar si las diferencias entre los grupos eran significativas, se utilizó el análisis de varianza de una vía (Sokal y Rohlf, 1995). Las diferencias resultantes (Diferencias Verdaderamente Significativas) se analizaron con la prueba de comparaciones múltiples de Tukey (Sokal y Rohlf, 1995). Se empleó el programa de cómputo Sigma Plot (Ver. 2001) para la preparación de las gráficas.

## ESTUDIO DE TABLA DE VIDA

Para los estudios de tabla de vida se obtuvo un gran número de neonatos (menor de seis horas después de la eclosión) de ambas especies presa. El modelo experimental consistió de un total de 16 (el grupo control y 3 densidades de *Asplanchna brightwelli* x 4 réplicas) vasos transparentes de 50 ml de capacidad con 20 ml de medio EPA. En cada vaso se colocaron 20 neonatos de *B. calyciflorus* con ayuda de una pipeta Pasteur; se utilizó como alimento alga verde *Chlorella vulgaris* (1x10<sup>6</sup> cél. ml<sup>-1</sup>). De igual forma se colocaron dentro de los vasos mallas de plancton de 50 µm, con densidades de 1, 4 y 16 individuos de *A. brightwelli* en su interior. Estos rotíferos se alimentaron con un número mínimo de presas, no incluyendo la especie bajo evaluación (únicamente *B. patulus* y *B. rubens*).

Cada día se contó el número de individuos originales vivos y el número de neonatos producidos de la presa. Los adultos sobrevivientes fueron transferidos a vasos con la cantidad de medio y concentración de alimento correspondientes. Todos los días se aseguró que el número de depredadores fuera el correspondiente. Los neonatos fueron contados y eliminados cada día. Así el experimento fue terminado hasta la muerte del último individuo. Las variables analizadas fueron: sobrevivencia, fecundidad, esperanza de vida, distribución de edad estable, promedio de vida, tasa de reproducción bruta, tasa de reproducción neta, tiempo de generación y tasa de crecimiento poblacional. Durante el experimento las observaciones se tomaron cada 12 horas.

También fue conducido el experimento usando al rotífero *B. macracanthus* con el mismo diseño experimental y las condiciones de laboratorio se mantuvieron similares a *B. calyciflorus*. Para determinar si las diferencias entre los grupos eran significativas, se utilizó el análisis de varianza de una vía. Las diferencias resultantes (Diferencias Verdaderamente Significativas) se analizaron con la prueba de comparaciones múltiples de Tukey (Sokal y Rohlf, 1995). Se empleó el programa de cómputo Sigma Plot (Ver. 2001) para la preparación de las gráficas.

Se analizaron las pruebas demográficas con las siguientes fórmulas (Krebs, 1985):

$$\text{Tasa bruta de reproducción} = \sum_0^{\alpha} m_x$$

Donde:  
 $m_x$  = fecundidad

$$\text{Tasa neta de reproducción} = R_0 = \sum_0^{\alpha} l_x m_x$$

Donde:  
 $l_x$  = supervivencia  
 $m_x$  = fecundidad

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

Donde:  
 $l_x$  = supervivencia  
 $m_x$  = fecundidad  
 $x$  = edad

$$\text{Tasa de incremento poblacional} = (r) = \sum_{x=0}^n e^{-rx} l_x m_x = 1$$

Donde:  
 $e = 2.718$   
 $x$  = edad  
 $l_x m_x = R_0$

## MORFOMETRÍA

Para realizar la medición de los rotíferos provenientes del crecimiento poblacional se utilizó un microscopio óptico a 20X con cámara lúcida de diagramas a 13X y se dibujaron los rotíferos magnificados y posteriormente se calibraron a micrómetros. El número de individuos medidos dependió del tiempo de crecimiento poblacional del que fueron extraídos, sin embargo en ningún caso fueron menores de 5 individuos por cada réplica.

Los cambios morfométricos de *B. calyciflorus* fueron estudiados analizando los siguientes parámetros morfométricos: Largo de la lóricia (LL), Ancho de la lóricia (AL), Espinas anteriores (SA), Espinas posteriores (SP) y Espinas posterolaterales (SPL).

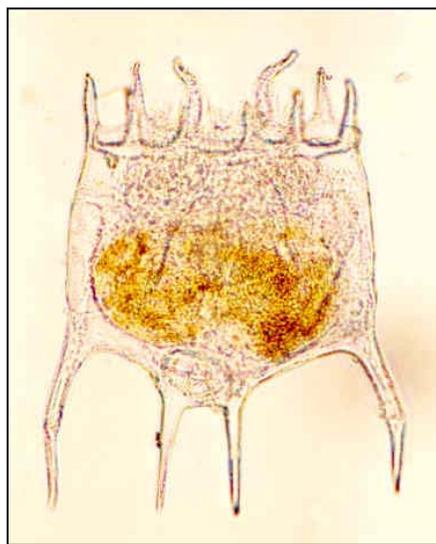
Para *B. macracanthus* se registró: Largo de la lóricia (LL), Ancho de la lóricia (AL), Espinas anteriores medianas (SAM), Espinas anteriores largas (SAL), Espinas posteriores (SP) y Espinas posterolaterales (SPL).

**ESPECIES EMPLEADAS EN EL EXPERIMENTO**

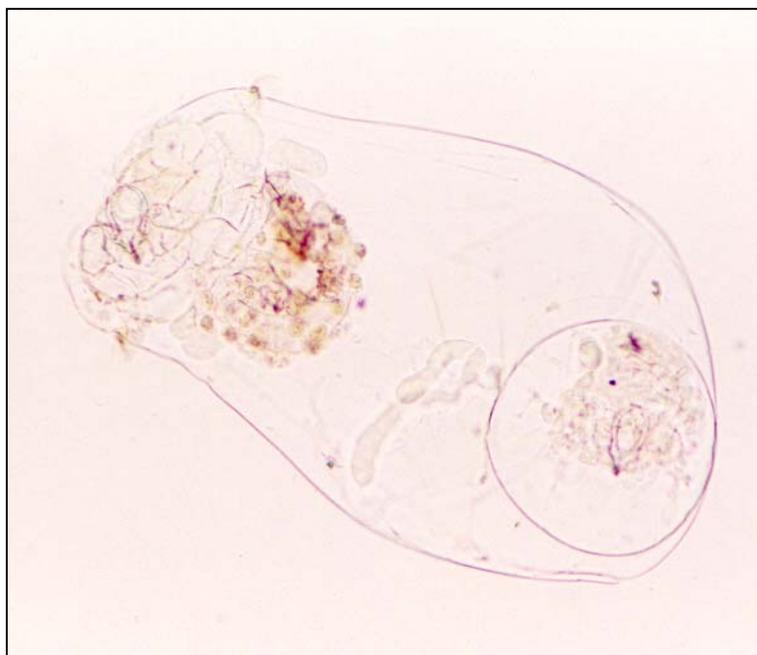
*B. calyciflorus* (153.85±7.8µm)



*B. macracanthus* (129.16±3.5µm)



*A. brightwelli* (705.6±16µm)



## RESULTADOS

### CRECIMIENTO POBLACIONAL

Las curvas de crecimiento poblacional de *Brachionus calyciflorus* (Figura 1A) en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *Asplanchna brightwelli* muestran un patrón cuya magnitud dependió de la densidad del rotífero depredador a la que estuvieron expuestos. *B. calyciflorus* iniciaron su crecimiento entre el segundo y tercer día en todos los grupos. Entre los días doce y trece todos los individuos en todos los tratamientos alcanzaron la densidad máxima, manteniéndose estable y declinando durante los últimos días. A partir de los patrones de crecimiento es posible observar el efecto indirecto que tiene el rotífero depredador sobre el crecimiento poblacional de *B. calyciflorus* que en ausencia del depredador creció de manera más rápida en todas las réplicas, el crecimiento fue menor a medida que aumento la densidad de depredadores a la que estuvieron expuestos.

En *B. macracanthus* (Figura 1B), se observó que los mayores crecimientos se obtuvieron después del día 12, y se mantuvieron estables hasta la culminación del experimento justo a los 15 días cuando la mayoría de las réplicas se mantuvo así. De igual forma se observó que el crecimiento fue más lento y constante en presencia del rotífero depredador; el mayor crecimiento se observó en ausencia de *A. brightwelli*.

En términos de porcentaje el grupo de *B. calyciflorus* que estuvo en contacto indirecto con un *A. brightwelli* creció 30% menos que el grupo testigo, el grupo que se mantuvo con cuatro depredadores se estableció justamente al 50% de lo alcanzado por el control y por último el grupo que se cultivo con 16 depredadores se registró muy por debajo de la mitad con únicamente 40% con respecto al lote que estuvo en ausencia del depredador. Por otro lado la especie *B. macracanthus* expuesto a uno, cuatro y 16 depredadores de manera indirecta registraron un valor muy cercano al 40% menos con respecto al crecimiento del control, viéndose influenciado también por la presencia de *A. brightwelli*.

## DENSIDAD MÁXIMA

Las densidades máximas promedio de *B. calyciflorus* (Figura 2A) se encontraron en ausencia del depredador (testigo) con  $85.5 \pm 2.72$  ind.  $\text{ml}^{-1}$  y la menor densidad en presencia de 16 depredadores con  $36.5 \pm 1.55$  ind.  $\text{ml}^{-1}$ . Se encontraron diferencias significativas entre los diferentes grupos ( $p < 0.001$ ; Tabla 1). La prueba de Tukey (Sokal y Rohlf, 1995) permitió la formación de tres grupos diferentes, ( $p > 0.05$ , Tabla 1a); uno integrado por el control, otro por un *A. brightwelli* y el tercero formado por cuatro y 16 depredadores. Por otro lado los rotíferos *B. macracanthus* (Figura 2B) se encontraron entre  $65.7 \pm 4.51$  y  $33.1 \pm 0.51$  ind.  $\text{ml}^{-1}$ , se observó la mayor densidad en la población mantenida en ausencia de *A. brightwelli* y la menor en la cultivada en presencia de cuatro depredadores. Se encontraron diferencias significativas ( $p < 0.001$ ; Tabla 1) entre la ausencia y diferentes densidades de *A. brightwelli*. La prueba de Tukey indicó la formación de únicamente dos grupos, ( $p > 0.05$ , Tabla 1a); el primero constituido por el control, y el otro formado por los grupos expuestos al depredador.

## DÍA DE DENSIDAD MÁXIMA

Las densidades máximas de *B. calyciflorus* (Figura 2A) se obtuvieron entre  $13 \pm 0.57$  y  $14.2 \pm 0.25$  días, siendo en presencia de 16 depredadores con la cual estos rotíferos tardaron menos días y en presencia de un depredador con la que requirieron más tiempo. Las diferencias de tiempo entre las diferentes densidades del depredador no fueron significativas ( $p > 0.05$ ; Tabla 2). Por otro lado el tiempo que tardaron los rotíferos *B. macracanthus* en llegar a la densidad máxima (Figura 2B) fue mayor en ausencia del depredador (15 días), en presencia del depredador requirieron menos tiempo para llegar a la máxima densidad que se encontró entre  $12 \pm 1.0$  y  $13.5 \pm 0.86$  días. Las diferencias de tiempo entre los grupos no fueron significativas ( $p > 0.05$ ; Tabla 2).

## TASA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL

La tasa de crecimiento poblacional por día ( $r$ ) para *B. calyciflorus* (Figura 2A) resultó con diferencias significativas entre la ausencia y en presencia de diferentes densidades del depredador ( $p < 0.01$ ; Tabla 3), se encontraron dos grupos, el primero por únicamente por el control y el otro grupo por los lotes expuestos a uno, cuatro y 16 depredadores ( $p < 0.05$ , Tabla 3a). Se registró la mínima  $r$  en presencia de 16 depredadores con  $0.303 \pm 0.008$  ind.  $\text{día}^{-1}$  y la mayor para la ausencia del depredador con un valor de  $0.355 \pm 0.006$  ind.  $\text{día}^{-1}$ . En lo que respecta a esta tasa por parte de *B. macracanthus* (Figura 2B) se encontró entre  $0.256 \pm 0.013$  ind.  $\text{día}^{-1}$  en presencia de cuatro depredadores y  $0.262 \pm 0.07$  ind.  $\text{día}^{-1}$  en ausencia del depredador, las diferencias no fueron estadísticamente significativas ( $p > 0.05$ ; Tabla 3).

Tabla 1. Análisis de Varianza para densidad máxima de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\*=  $p < 0.01$ , \*=  $p < 0.05$  y ns= no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	5675.297	1891.77	37.84 ***
Dentro de grupos	12	599.938	49.99	
Total	15	6275.234		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	2778.293	926.10	26.54 ***
Dentro de grupos	12	418.705	34.89	
Total	15	3196.998		

Tabla 1a. Prueba de Tukey para encontrar diferencias entre las medias de densidad máxima de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*. (0=control, 1=1 *A. brightwelli*, 4=4 *A. brightwelli* y 16=16 *A. brightwelli*) En negritas Diferencias verdaderamente significativas.

<b><i>B. calyciflorus</i></b>					<b><i>B. macracanthus</i></b>				
	0	1	4	16		0	1	4	16
0					0				
1	<b>.002537</b>				1	<b>.000335</b>			
4	<b>.000206</b>	<b>.019039</b>			4	<b>.000213</b>	.546275		
16	<b>.000200</b>	<b>.001501</b>	.440525		16	<b>.000237</b>	.815274	.962401	

Tabla 2. Análisis de Varianza para el día de densidad máxima de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\*=  $p < 0.01$ , \*=  $p < 0.05$  y ns= no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	3.688	1.23	3.11 ns
Dentro de grupos	12	4.750	0.40	
Total	15	8.438		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	18.000	6.00	2.77 ns
Dentro de grupos	12	26.000	2.17	
Total	15	44.000		

Tabla 3. Análisis de Varianza para la tasa de crecimiento poblacional por día de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\*=  $p < 0.01$ , \*=  $p < 0.05$  y ns= no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	0.006	0.0021	6.37 **
Dentro de grupos	12	0.004	0.00033	
Total	15	0.009		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	0.000	0.000025	0.03 ns
Dentro de grupos	12	0.010	0.00083	
Total	15	0.010		

Tabla 3a. Prueba de Tukey para encontrar diferencias entre las medias de tasa de crecimiento poblacional por día de *B. calyciflorus* en ausencia y en diferentes densidades de *A. brightwelli*. (0=control, 1=1 *A. brightwelli*, 4=4 *A. brightwelli* y 16=16 *A. brightwelli*) En negritas Diferencias verdaderamente significativas.

<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
	0	1	4	16
0				
1	<b>.000813</b>			
4	<b>.002316</b>	.876390		
16	<b>.000251</b>	.434004	.150425	

gl= grado de libertad, SC= suma de cuadrado, CM= promedio de cuadrado y F= Fisher.

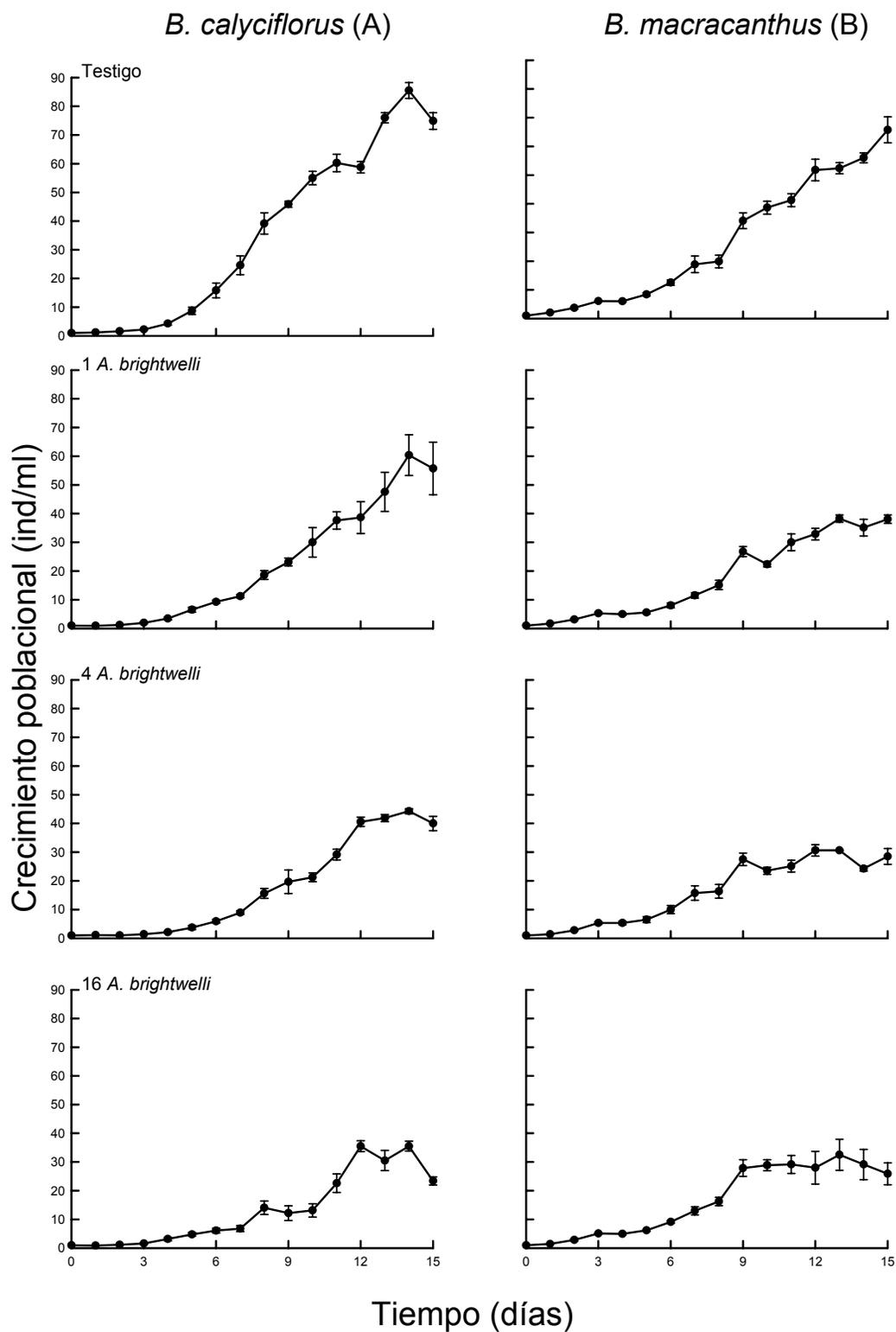


Figura 1. Curvas de crecimiento poblacional de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*, presentando valores promedio y barras de error estándar de 4 réplicas.

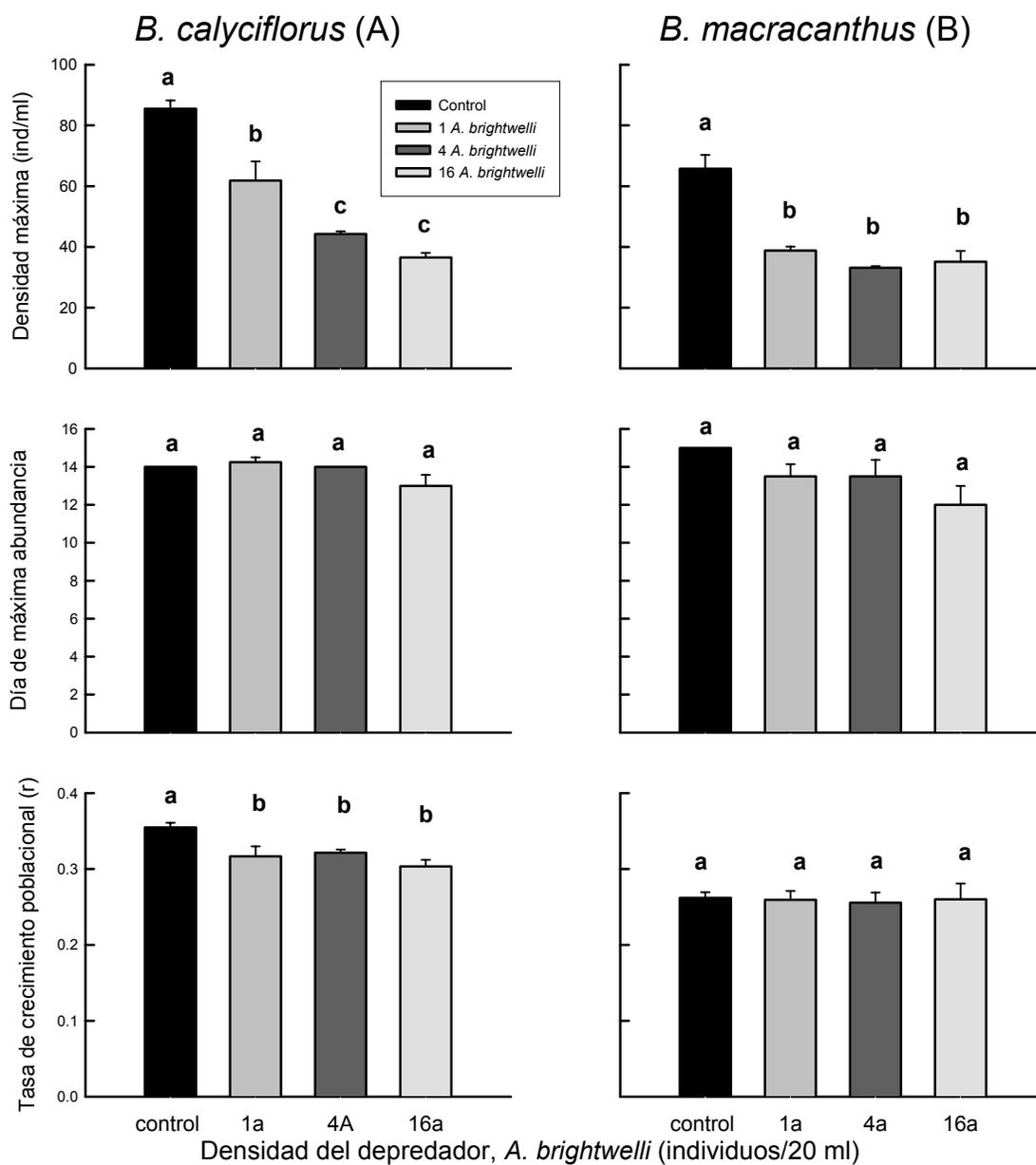


Figura 2. Abundancia máxima, día de abundancia máxima y tasa de crecimiento poblacional por día de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*, presentando valores promedio y barras de error estándar de 4 réplicas. Barras con la misma letra no son estadísticamente significativo ( $p > 0.05$ , prueba de Tukey).

## TABLA DE VIDA

### SOBREVIVENCIA

*B. calyciflorus*, alcanzó la mayor sobrevivencia en ausencia del depredador en la cual esta variable alcanzó los 12 días, mientras que en los diferentes tratamientos los rangos de sobrevivencia fueron desde 9 y 11 días bajando con el aumento en la densidad del depredador (Figura 3A). La tendencia de la curva ideal se presentó en el control y con la presencia de 16 depredadores hubo una mayor mortalidad en los primeros dos días.

Las curvas de sobrevivencia de *B. macracanthus* (Figura 3B) en el testigo y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* en general hay una mortandad por cada día independientemente de la presencia de depredador, sin embargo, fue menor en el testigo la cual únicamente alcanzó el día 9, en cambio los grupos que estuvieron expuestos al depredador tuvieron valores por encima del control; el grupo que se mantuvo en presencia aislada de un *A. brightwelli* la sobrevivencia fue de 11 días, con cuatro *A. brightwelli* la sobrevivencia fue de 13 días y la mayor fue en presencia de 16 *A. brightwelli*, la cual alcanzó los 15 días.

### FECUNDIDAD

En *B. calyciflorus* (Figura 4A) los valores de fecundidad oscilaron entre 0.5 y 2 descendientes por hembra en 12 horas. Los valores más altos y los más bajos de fecundidad, fueron observados en el grupo que estuvo en contacto indirecto con 16 depredadores y en presencia de cuatro *A. brightwelli* respectivamente. La presencia del depredador disminuyó el tiempo de fecundidad de *B. calyciflorus*, generalmente la tendencia de la distribución normal aparecen en el testigo y bajo la densidad de un depredador, esta tendencia cambió cuando hubo alta densidad del depredador.

Independientemente de la presencia del depredador *B. macracanthus* (Figura 4B) muestra valores bajos de fecundidad en comparación con *B. calyciflorus*, la presencia del depredador prolongó los primeros valores de reproducción hasta 2.5 días, sin embargo, la mayoría de la curva de fecundidad presentó más o menos una distribución en la producción de descendientes. Se presentó en promedio un descendiente producido en 12 horas por cada hembra de *B. macracanthus*. Las curvas tuvieron un comportamiento con mayor tiempo de reproducción en la presencia de *Asplanchna*.

## ESPERANZA DE VIDA

En general la esperanza de vida en *B. calyciflorus* (Figura 5A) independientemente de la condición bajo la que se mantuvo se registró un intervalo entre 9 y 12 días registrándose los valores más altos en el grupo con ausencia del depredador y los más bajos se registraron en presencia de 16 *A. brightwelli*. Por otro lado en la presa *B. macracanthus* aparentemente no hay una gran diferencia en las curvas de esperanza de vida (Figura 5B) para la ausencia y presencia de diferentes densidades del depredador obteniendo un intervalo de 12 a 15 días.

## DISTRIBUCIÓN DE EDAD ESTABLE

Las curvas de edad específica de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* fueron presentadas en la figura 6, en general una distribución de edad estable de los individuos fue alcanzada en menor tiempo en *B. calyciflorus* que por *B. macracanthus* que tardó el doble de tiempo que *B. calyciflorus* en establecerse la edad. En *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* (Figura 6A y B) las curvas de la distribución de edad estable en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* se mantuvieron bajo un patrón semejante.

## PROMEDIO Y ESPERANZA DE VIDA

El promedio de vida de *B. calyciflorus* en presencia y ausencia del depredador es representado en la figura 7A, en general independientemente del tratamiento, el promedio de vida varió entre 3 y 6 días. Hubo un decremento en el promedio de vida con el aumento de la densidad del depredador, el patrón de promedio de vida también se refleja en la esperanza de vida, donde en el testigo la esperanza de vida es más alta que en el grupo con alta densidad de depredador. El promedio y la esperanza de vida fueron significativamente influenciados con la presencia del depredador ( $p < 0.001$ , Tablas 4 y 5), formando únicamente dos grupos, el primero integrado por el control, uno y cuatro depredadores y el segundo grupo por el expuesto a 16 depredadores ( $p < 0.05$ , Tablas 4a y 5a). Para *B. macracanthus* (Figura 8A y B) el valor más alto se presentó en la exposición a cuatro depredadores ya que alcanzó 7 días, le siguió el grupo expuesto a 16 depredadores y con valores más bajos estuvieron el grupo expuesto a un depredador y el grupo testigo. En este caso no se presentaron diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 4 y 5).

## TASA BRUTA DE REPRODUCCIÓN

Los datos de reproducción bruta (número de descendientes por hembra por vida) para *B. calyciflorus* fueron presentados en la figura 7C. En general, la tasa bruta en el estudio varió entre 10 y 18 descendientes en su vida. La tendencia de la curva se muestra que en ausencia del depredador el número de neonatos fue mayor y a medida que aumento la densidad del depredador disminuyó en número de descendientes por hembra. Esta tasa no se vio significativamente influenciada por la presencia del depredador ( $p > 0.05$ , Tabla 6).

Se pudo observar de forma general que la reproducción bruta de *B. macracanthus* (Figura 8C) en los cuatro grupos se observaron valores entre 6 a 12 neonatos. La tendencia del experimento demuestra que en presencia del depredador el número de neonatos fue mayor y a medida que disminuyó la densidad del depredador a la que estuvieron expuestos disminuyó el número de descendientes. Tampoco se presentaron diferencias significativas con respecto a esta especie ( $p > 0.05$ , Tabla 6).

## TASA NETA DE REPRODUCCIÓN

Los resultados de la tasa de reproducción neta de *B. calyciflorus* en ausencia y presencia del depredador fueron presentados en figura 7D, en general el número de descendientes para cada hembra basándose en el patrón de mortandad varió entre 3 y 7 descendientes de hembra para su vida, sin embargo, la presencia del depredador muestra una disminución en la tasa de reproducción neta en comparación con la del testigo. Estadísticamente se encontraron diferencias significativas ( $p < 0.001$ , Tabla 7) entre los tratamientos con la formación de tres grupos, el primero fue el control, el segundo grupo constituido por uno y cuatro depredadores y el tercer grupo únicamente por los expuestos a 16 depredadores ( $p < 0.05$ , Tabla 7a).

Para la especie *B. macracanthus* se pudo observar de forma general que la reproducción neta (Figura 8D) en los cuatro grupos tuvieron valores entre 2 y 5 neonatos. La tendencia de las curvas muestra que en presencia de *A. brightwelli* el número de neonatos fue mayor y a medida que disminuyó la densidad del depredador a la que estuvieron expuestos, disminuyó el número de descendientes, sólo que el valor que se obtuvo en presencia de 4 depredadores fue mayor que el registrado en presencia de 16. Estos resultados no fueron significativamente influenciados ( $p > 0.05$ , Tabla 7).

## TIEMPO GENERACIONAL

En *B. calyciflorus* los valores de tiempo generacional (Figura 7E) se mantuvieron entre 3 y 4.5 días; aparentemente no hay diferencia en el tiempo generacional en ausencia y en presencia mínima del depredador, estos valores disminuyeron en presencia de 4 depredadores y el valor menor fue en presencia de 16 depredadores. En este caso se registraron diferencias significativas ( $p < 0.05$ , Tabla 8) con la formación de dos grupos, el testigo, uno y cuatro depredadores el primero y el segundo grupo por uno, cuatro y 16 depredadores ( $p < 0.05$ , Tabla 8a). Para la presa *B. macracanthus* se registraron valores entre 5.5 y 6.2 días, y es representado en la figura 8E donde se observa la tendencia que tuvo. Estos resultados no fueron significativamente influenciados ( $p > 0.05$ , Tabla 8).

## TASA DE CRECIMIENTO

La tasa de crecimiento poblacional en *B. calyciflorus* (Figura 7F) varió de manera irregular e inesperada, en general hay un decremento de la tasa, con la presencia de *A. brightwelli*. Independientemente de tratamiento los valores de  $r$  varían entre 0.40 y 0.48 ind. día<sup>-1</sup>, estadísticamente en la tasa de crecimiento poblacional no se encontraron diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 9). Por el otro lado la presa *B. macracanthus* (Figura 8F) presentó una tasa de crecimiento menor que *B. calyciflorus*, registrándose valores entre 0.11 y 0.23 ind. día<sup>-1</sup>, pero de igual forma que *B. calyciflorus* no se encontraron diferencias estadísticas para esta tasa ( $p > 0.05$ , Tabla 9).

Tabla 4. Análisis de Varianza para promedio de vida de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\* =  $p < 0.01$ , \* =  $p < 0.05$  y ns = no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	17.092	5.70	18.20 ***
Dentro de grupos	12	3.757	0.31	
Total	15	20.848		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	1.017	0.34	1.67 ns
Dentro de grupos	12	2.434	0.20	
Total	15	3.451		

Tabla 4a. Prueba de Tukey para encontrar diferencias entre las medias de promedio de vida de *B. calyciflorus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*. (0=control, 1=1 *A. brightwelli*, 4=4 *A. brightwelli* y 16=16 *A. brightwelli*) En negritas Diferencias verdaderamente significativas.

<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
	0	1	4	16
0				
1	.546326			
4	.092697	.610419		
16	<b>.000262</b>	<b>.000742</b>	<b>.004569</b>	

Tabla 5. Análisis de Varianza para esperanza de vida de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\* =  $p < 0.01$ , \* =  $p < 0.05$  y ns = no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	17.092	5.70	18.20 ***
Dentro de grupos	12	3.757	0.31	
Total	15	20.848		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	1.017	0.34	1.67 ns
Dentro de grupos	12	2.434	0.20	
Total	15	3.451		

Tabla 5a. Prueba de Tukey para encontrar diferencias entre las medias de esperanza de vida de *B. calyciflorus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*. (0=control, 1=1 *A. brightwelli*, 4=4 *A. brightwelli* y 16=16 *A. brightwelli*) En negritas Diferencias verdaderamente significativas.

<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
	0	1	4	16
0				
1	.546326			
4	.092697	.610419		
16	<b>.000262</b>	<b>.000742</b>	<b>.004569</b>	

Tabla 6. Análisis de Varianza para tasa bruta de reproducción de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\*=  $p < 0.01$ , \*=  $p < 0.05$  y ns= no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	70.71	23.57	2.04 ns
Dentro de grupos	12	138.429	11.54	
Total	15	209.144		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	34.326	11.44	2.17 ns
Dentro de grupos	12	63.302	5.28	
Total	15	97.62		

Tabla 7. Análisis de Varianza para tasa neta de reproducción de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\*=  $p < 0.01$ , \*=  $p < 0.05$  y ns= no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	32.844	10.95	21.82 ***
Dentro de grupos	12	6.021	0.50	
Total	15	38.865		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	10.274	3.42	3.06 ns
Dentro de grupos	12	13.423	1.12	
Total	15	23.697		

Tabla 7a. Prueba de Tukey para encontrar diferencias entre las medias de tasa neta de reproducción de *B. calyciflorus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*. (0=control, 1=1 *A. brightwelli*, 4=4 *A. brightwelli* y 16=16 *A. brightwelli*) En negritas Diferencias verdaderamente significativas.

<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
	0	1	4	16
0				
1	<b>.015497</b>			
4	<b>.021007</b>	.998066		
16	<b>.000208</b>	<b>.004160</b>	<b>.003136</b>	

Tabla 8. Análisis de Varianza para tiempo generacional de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\*=  $p < 0.01$ , \*=  $p < 0.05$  y ns= no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	5.282	1.76	4.59 *
Dentro de grupos	12	4.603	0.38	
Total	15	9.884		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	1.265	0.42	2.25 ns
Dentro de grupos	12	2.250	0.19	
Total	15	3.514		

Tabla 8a. Prueba de Tukey para encontrar diferencias entre las medias de tiempo generacional de *B. calyciflorus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*. (0=control, 1=1 *A. brightwelli*, 4=4 *A. brightwelli* y 16=16 *A. brightwelli*) En negritas Diferencias verdaderamente significativas.

<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
	0	1	4	16
0				
1	.983479			
4	.325097	.506201		
16	<b>.027133</b>	.050573	.449055	

Tabla 9. Análisis de Varianza para tasa de crecimiento de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\*=  $p < 0.01$ , \*=  $p < 0.05$  y ns= no significativo  $p > 0.05$ ).

Fuente de variación	gl	SC	CM	F
<b><i>B. calyciflorus</i></b>				
Entre grupos	3	0.060	0.02	2.99 ns
Dentro de grupos	12	0.080	0.01	
Total	15	0.140		
<b><i>B. macracanthus</i></b>				
Entre grupos	3	0.044	0.01	2.66 ns
Dentro de grupos	12	0.067	0.01	
Total	15	0.111		

gl= grado de libertad, SC= suma de cuadrado, CM= promedio de cuadrado y F= Fisher.

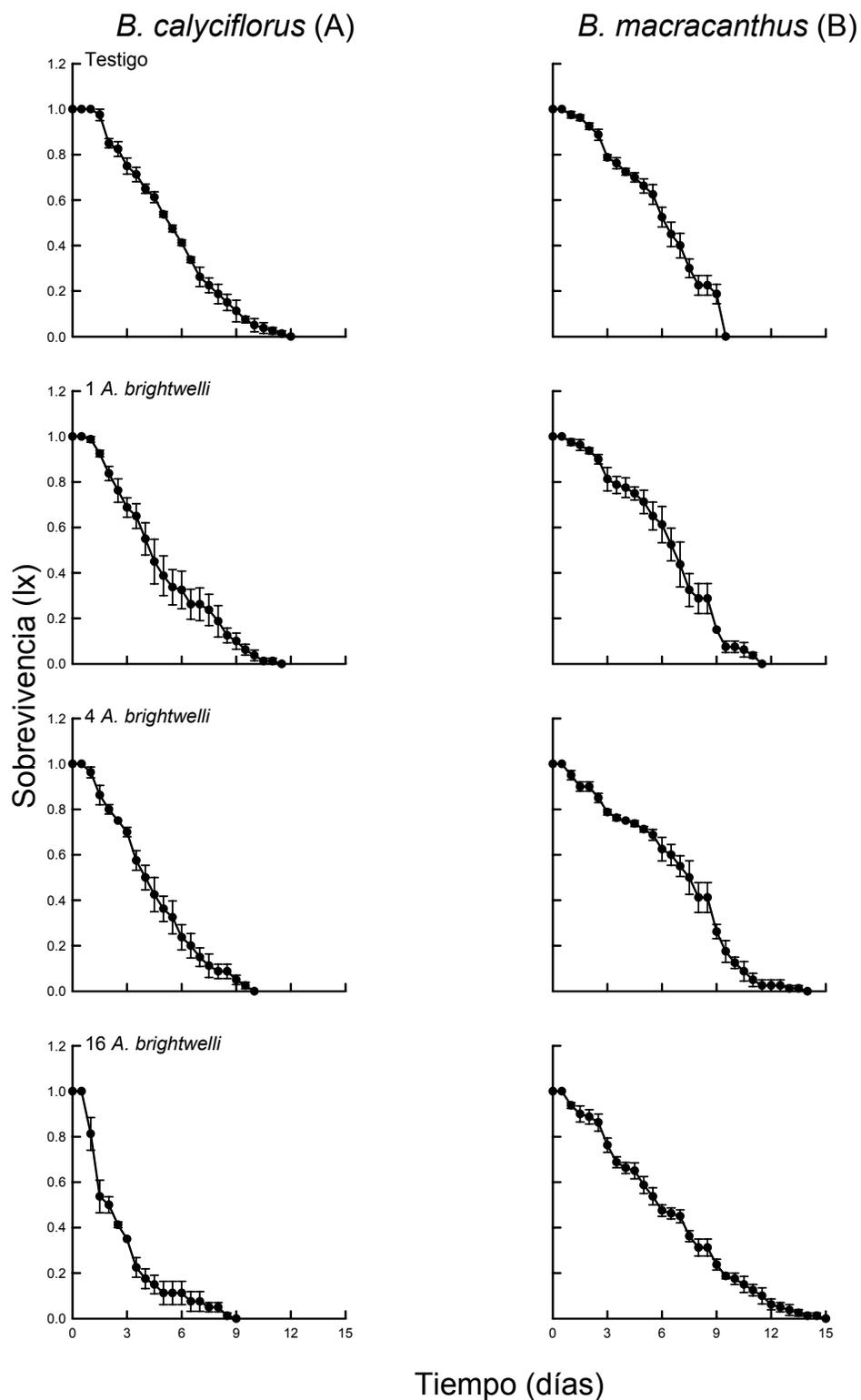


Figura 3. Curvas de sobrevivencia de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *Asplanchna brightwelli*, presentando valores promedio y barras de error estándar de 4 réplicas.

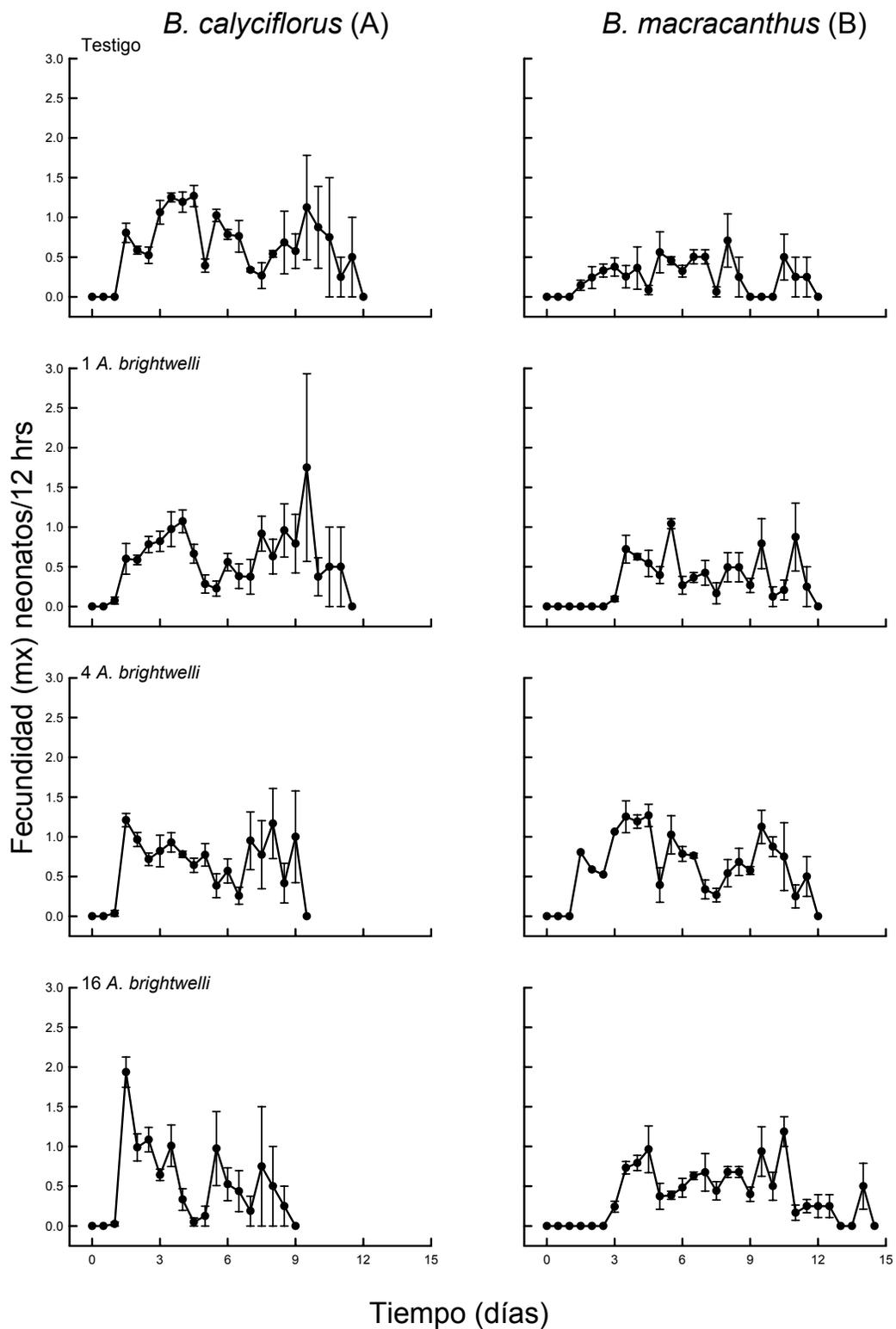


Figura 4. Curvas de fecundidad de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *Asplanchna brightwelli*, presentando valores promedio y barras de error estándar de 4 réplicas.

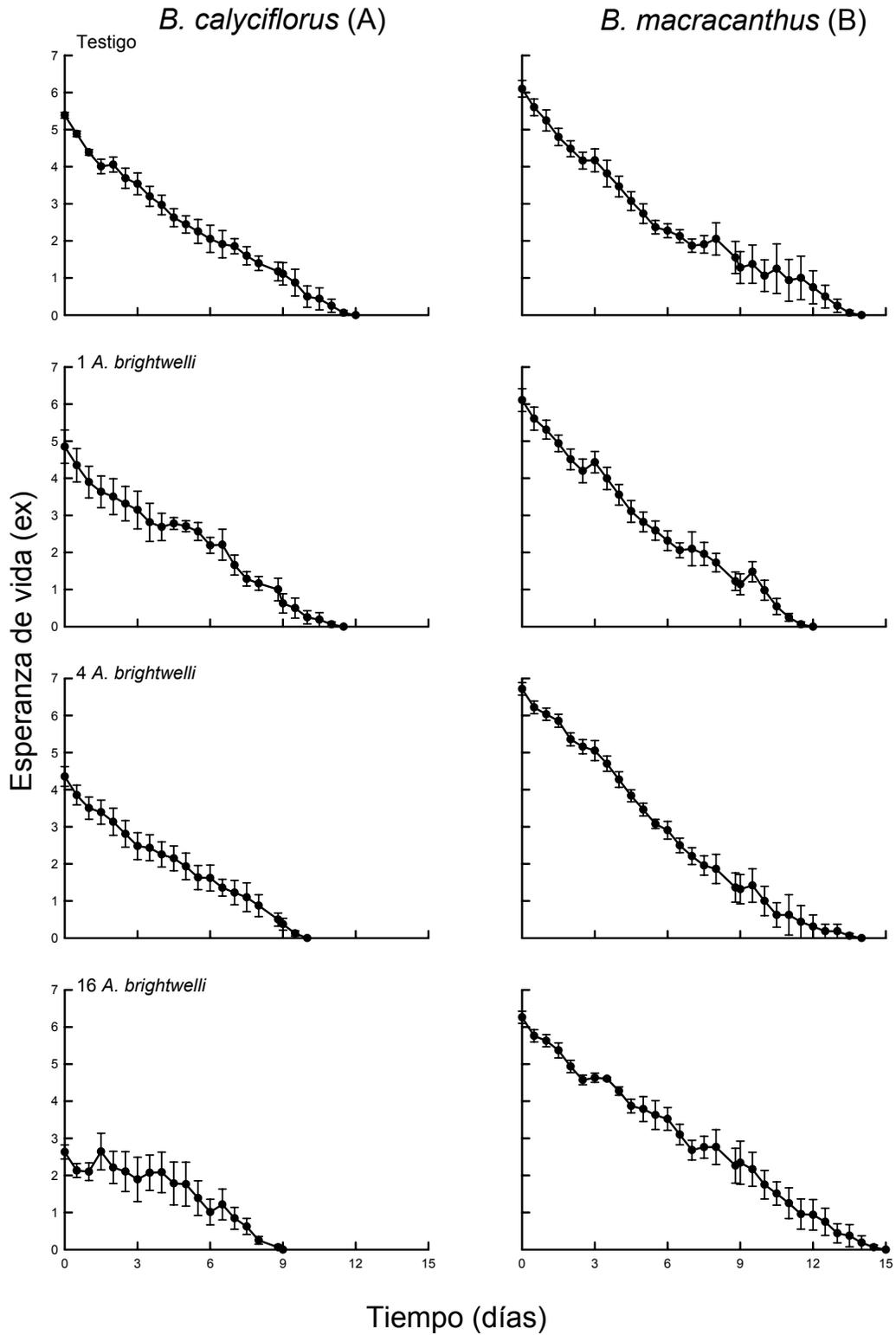


Figura 5. Curvas de esperanza de vida de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *Asplanchna brightwelli*, presentando valores promedio y barras de error estándar de 4 réplicas.

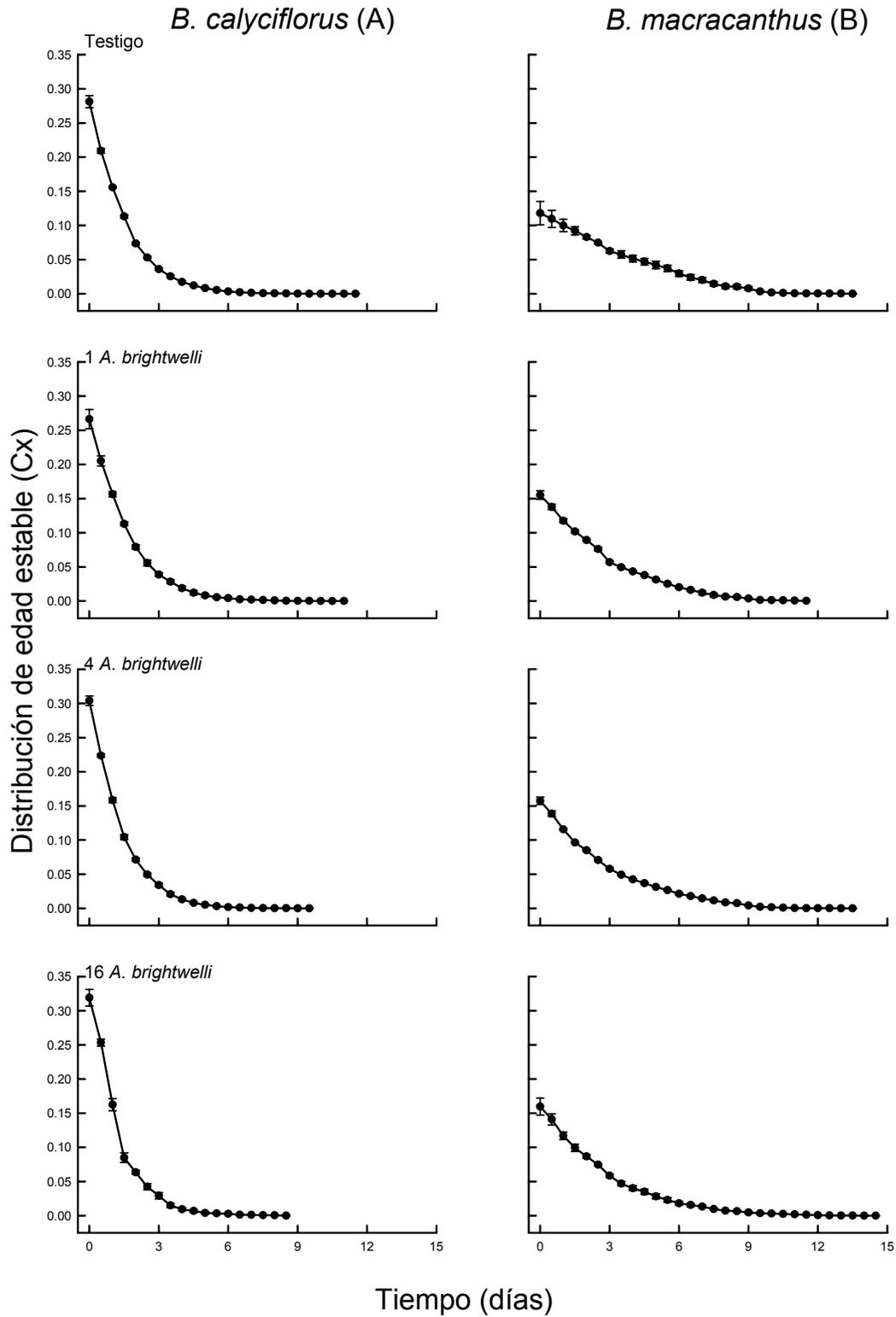


Figura 6. Curvas de distribución de edad estable de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *Asplanchna brightwelli*, presentando valores promedio y barras de error estándar de 4 réplicas.

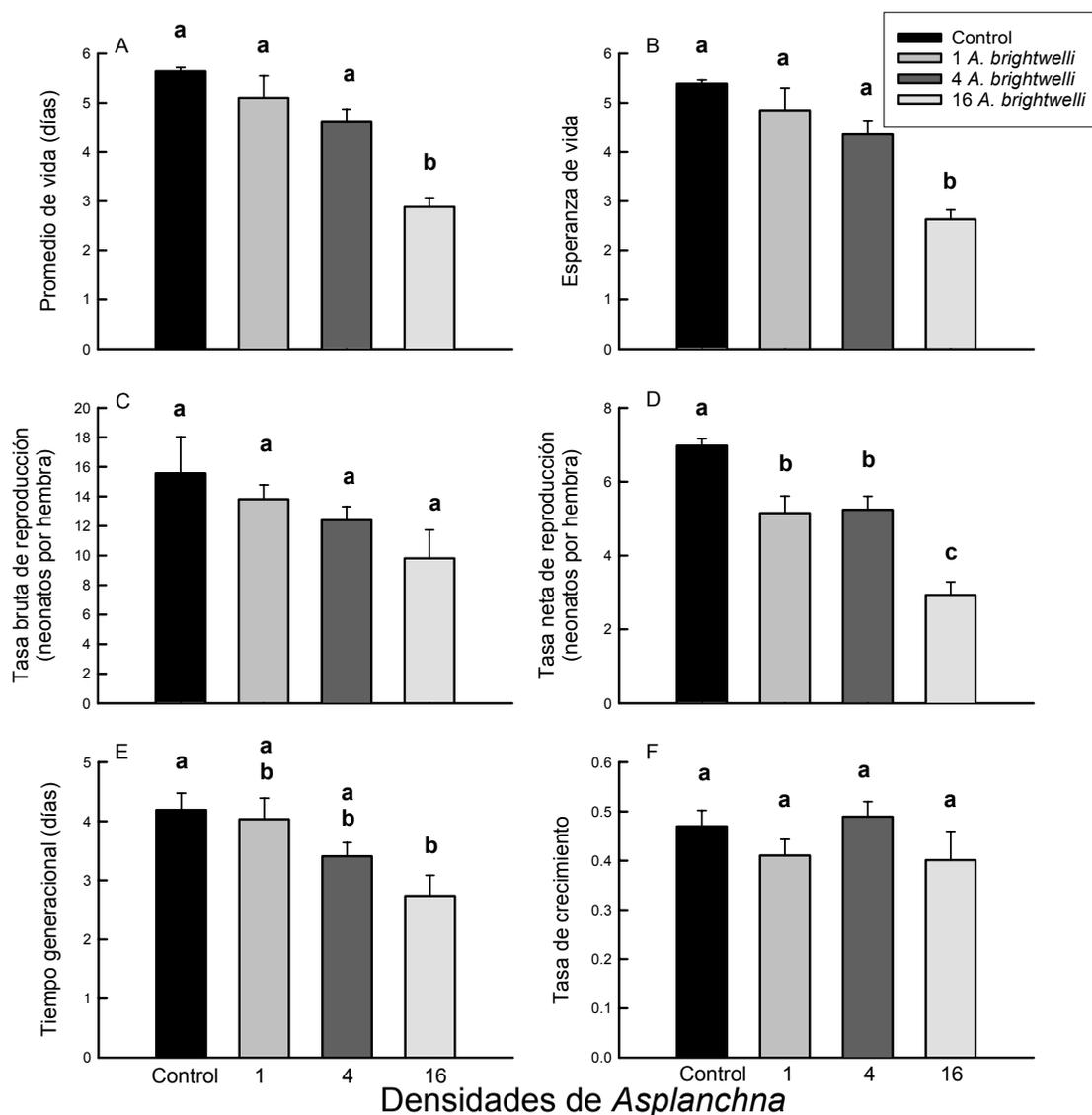


Figura 7. Parámetros de tabla de vida de *B. calyciflorus*: promedio de vida (A), esperanza de vida (B), tasa bruta de reproducción (C), tasa neta de reproducción (D), tiempo generacional (E) y tasa de crecimiento poblacional (F) en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*, presentando valores promedio y barras de error estándar de 4 réplicas. Barras con la misma letra no son estadísticamente significativo ( $p > 0.05$ , prueba de Tukey).

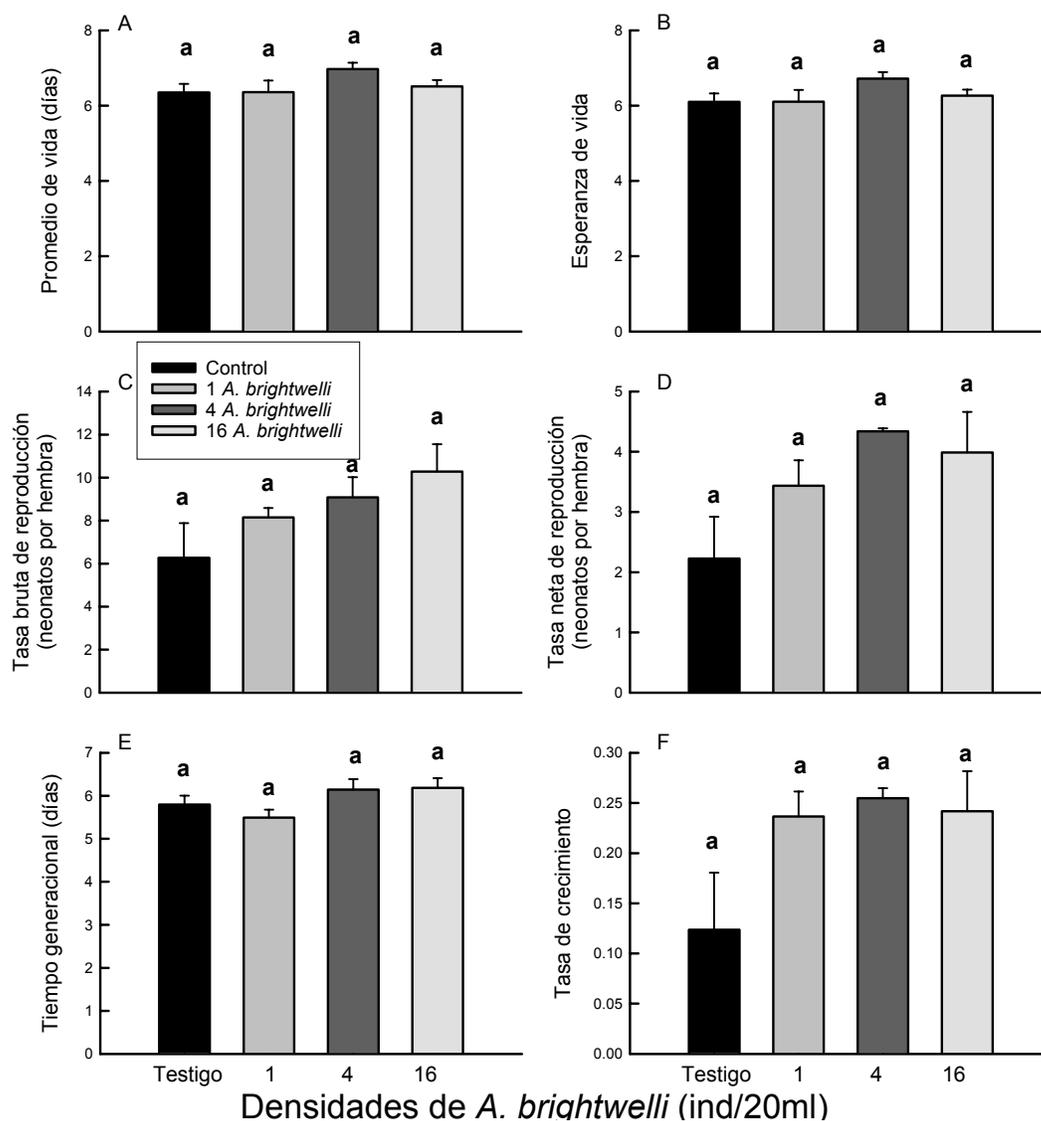


Figura 8. Parámetros de tabla de vida de *B. macracanthus*: promedio de vida (A), esperanza de vida (B), tasa bruta de reproducción (C), tasa neta de reproducción (D), tiempo generacional (E) y tasa de crecimiento poblacional (F) en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli*, presentando valores promedio y barras de error estándar de 4 réplicas. Barras con la misma letra no son estadísticamente significativo ( $p > 0.05$ , prueba de Tukey).

## MORFOMETRÍA

### LONGITUD Y ANCHO DE LA LÓRICA

Los valores obtenidos de longitud en *B. calyciflorus* durante los 15 días del experimento en el testigo se mantuvieron entre  $139.7 \pm 5.26$  hasta  $149.5 \pm 5.1$   $\mu\text{m}$ , para el grupo expuesto a un depredador se mostró un incremento en la longitud alrededor del día 15, mientras que para el grupo expuesto a cuatro depredadores superaron el rango del control a partir del día 3 con un intervalo de  $138.5 \pm 11.4$  y  $172 \pm 3.8$   $\mu\text{m}$ ; y para el grupo expuesto a la máxima densidad de depredadores alcanzó el máximo valor de  $175.3 \pm 2.6$   $\mu\text{m}$ . Los resultados se mantuvieron muy semejantes en lo que respecta el ancho de *B. calyciflorus*; en el testigo hubo un rango de  $104.8 \pm 3.94$  y  $111.9 \pm 3.8$   $\mu\text{m}$ , el grupo expuesto a la mínima densidad del depredador llegó al máximo de longitud hasta el día 15 con un valor de  $126.2 \pm 14.6$   $\mu\text{m}$ , el grupo expuesto a cuatro depredadores superó el valor promedio del testigo a partir del día 3 y registró un valor máximo al día 15 con  $129.0 \pm 2.8$   $\mu\text{m}$ , en lo que respecta al grupo expuesto a 16 depredadores tuvo un intervalo de  $100.5 \pm 6.7$   $\mu\text{m}$  al día cero y  $131.5 \pm 1.9$   $\mu\text{m}$  al día 15.

En la figura 9 se observa las líneas de tendencia para la longitud de *B. calyciflorus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* donde en el control como en presencia de un depredador no se presentaron diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 10), entre el tiempo de exposición, en el grupo expuesto a cuatro depredadores el coeficiente de correlación fue de 0.9186 encontrándose diferencias significativas ( $p < 0.01$ , Tabla 10), y para la mayor densidad del depredador fue de 0.8999 con diferencias significativas ( $p < 0.01$ , Tabla 10). En lo que respecta al ancho (Figura 10) se observó una tendencia similar donde en ausencia y en presencia de un depredador no se registraron diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 10), pero para la presencia de cuatro y 16 depredadores el coeficiente de correlación fue de 0.9178 y 0.8722 correspondientemente presentando diferencias significativas ( $p < 0.01$ , Tabla 10).

Para *B. macracanthus* el intervalo de longitud para el testigo durante los 15 días fue de  $122.5 \pm 3.9$  y  $135.4 \pm 3.6$   $\mu\text{m}$ , expuesto a un *A. brightwelli* alcanzó el máximo de longitud para este grupo al día 12 con  $139.9 \pm 3.9$   $\mu\text{m}$ , en el grupo expuesto a cuatro depredadores obtuvo un valor máximo de  $138.1 \pm 4.39$   $\mu\text{m}$  al día 6, mientras que para el grupo expuesto a 16 depredadores llegó a una longitud máxima promedio de  $138.5 \pm 1.01$   $\mu\text{m}$  al día 12. El ancho de *B. macracanthus* no se vió muy afectado por la presencia del depredador, en el grupo testigo se registró un rango de  $133.35 \pm 3.5$  hasta  $161.8 \pm 1.8$   $\mu\text{m}$  y en los grupos expuestos al depredador los valores no estuvieron muy lejos de este rango.

En la figura 14 se observa cláramente la diferencia en el largo de *B. macracanthus* en los tratamientos donde la línea de tendencia del control se mantuvo estable ( $r = 0.1104$ ) sin presentar diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 10), mientras que para los grupos expuestos a depredadores el ángulo de inclinación de la recta fue cada vez mayor con respecto a la densidad del depredador a la que estuvo expuesto. Con un depredador el coeficiente de correlación fue de 0.6095, para la exposición de cuatro depredadores de 0.4793, y con 16 depredadores fue el valor máximo de 0.6598, en los diferentes tratamientos no se presentaron diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 10). Por otro lado se observó la misma tendencia en el ancho (Figura 15) donde el coeficiente de correlación fue mayor en presencia de 16 depredadores con 0.7629 con diferencias significativas ( $p < 0.05$ , Tabla 10), en presencia de cuatro depredadores fue de 0.3512, en presencia de un depredador fue de 0.2193 y en ausencia de este el valor fue de 0.3271, en los últimos tres no se presentaron diferencias significativas.

#### ESPINAS ANTERIORES

Las espinas anteriores de *B. calyciflorus* en el testigo registraron un rango de  $33.81 \pm 1.3$  a  $38.24 \pm 1.6$   $\mu\text{m}$ , el grupo expuesto a un depredador se obtuvo un valor alrededor de  $45 \mu\text{m}$ , para el grupo expuesto a cuatro *A. brightwelli* se observó un valor superior que fue de  $48.66 \pm 1.9$   $\mu\text{m}$  alcanzado el último día, mientras que el grupo expuesto a la mayor densidad de depredadores se alcanzó el máximo valor que fue de  $50.98 \pm 2.5$   $\mu\text{m}$  registrado para el día 15. La línea de tendencia para *B. calyciflorus* se observa en la figura 11 donde se puede apreciar que coeficiente de correlación es mayor dependiendo de la densidad del depredador a la que estuvo expuesto; en el control se registró un valor bajo ( $r = 0.2154$ ), expuesto a un depredador 0.0707, estos dos sin diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 10), para cuatro depredadores 0.9659 con diferencias significativas

( $p < 0.001$ , Tabla 10) y para la máxima densidad de *A. brightwelli* fue de 0.8224 con diferencias significativas ( $p < 0.05$ , Tabla 10).

Para *B. macracanthus* las espinas anteriores medianas se registraron valores de  $29.52 \pm 1.3$  a  $35.61 \pm 0.8$   $\mu\text{m}$  para el testigo independientemente del tiempo, los lotes que estuvieron expuestos a *A. brightwelli* no mostraron una diferencia en los valores ya que se encontraron dentro de el rango del testigo. Por otro lado las espinas anteriores largas, en el testigo fueron de  $43.79 \pm 1.37$  a  $50.56 \pm 1.23$   $\mu\text{m}$ , para los grupos expuestos a uno y cuatro depredadores el rango fue muy parecido al del control, mientras que para los rotíferon expuestos a 16 depredadores se registró un valor máximo de  $56.03 \pm 1.93$   $\mu\text{m}$  para el día 12. Las líneas de tendencia para estas espinas se representaron en la figura 10 donde no hay un incremento considerable con la presencia del depredador, sin presentarse diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 10).

#### ESPINAS POSTERIORES

Las espinas posteriores de *B. calyciflorus* no tuvieron una diferencia entre el grupo testigo y en presencia de un depredador presentando un intervalo entre  $20.13 \pm 1.54$  y  $25.6 \pm 1.03$   $\mu\text{m}$ , mientras que para las otras densidades del depredador fueron superiores a medida que aumento el tiempo de exposición al depredador; alcanzando la longitud de  $32.01 \pm 1.82$   $\mu\text{m}$  para cuatro depredadores y para 16 depredadores  $34.5 \pm 0.59$   $\mu\text{m}$  en el día 12. La línea de tendencia se muestra en la figura 12 en la que se aprecia el aumento de la pendiente a medida que incrementa la densidad del depredador a la que estuvo expuesto, en el control durante los 15 días no hubo diferencia ( $p > 0.05$ , Tabla 10), con un depredador el coeficiente de correlación fue mínimo ( $r = 0.1941$ ) de igual forma sin diferencias significativas, en presencia de cuatro *A. brightwelli* fue de 0.8929 y para 16 depredadores fue de 0.8975 teniendo diferencias significativas ( $p < 0.01$ , Tabla 10).

Para la presa *B. macracanthus* las espinas posteriores en el testigo el rango de longitud para las espinas fue entre  $47.17 \pm 1.65$  y  $57.58 \pm 1.87$   $\mu\text{m}$ , para los diferente lotes de exposición al depredador los valores se registraron dentro de ese intervalo. La línea de tendencia con respecto al tiempo de exposición al depredador se muestra en la figura 11 donde en ausencia, en presencia de uno y cuatro depredadores no se observaron diferencias ( $p > 0.05$ , Tabla 10), sin embargo en presencia de 16 depredadores el coeficiente de correlación estuvo muy por encima de los demás lotes ( $r = 0.8535$ ) encontrándose diferencias significativas ( $p < 0.05$ , Tabla 10).

## ESPINAS POSTEROLATERALES

En lo que respecta a las espinas posterolaterales de *B. calyciflorus* en el testigo los individuos presentaron espinas muy pequeñas o incluso totalmente ausentes (entre  $7.10 \pm 2.1$  y  $15.81 \pm 2.3 \mu\text{m}$ ), sin embargo la presencia del depredador causó un incremento significativo en el tamaño de las espinas dependiendo del tiempo y de la densidad de *A. brightwelli* a la que estuvieron expuestos, en presencia aislada de un depredador el incremento se manifestó desde el tercer día superando el rango del testigo con  $33.93 \pm 5.6$  hasta  $53.53 \pm 13.3 \mu\text{m}$  al último día registrado; el grupo expuesto a cuatro depredadores superó el rango del control y el de un depredador justo al día 3 con  $50.86 \pm 5.6 \mu\text{m}$  y a partir del día 9 se estabilizó con valores que oscilaron entre 76 y 79  $\mu\text{m}$ . Al grupo expuesto a la densidad de *A. brightwelli* más alta superó los intervalos de los demás grupos a partir del día 3 con valores cercanos a 76  $\mu\text{m}$  y alcanzó la máxima longitud de las espinas al día 15 con un valor promedio de  $93.7 \pm 4.6 \mu\text{m}$ .

Las líneas de tendencia para las espinas posterolaterales de *B. calyciflorus* se presentaron en la figura 11 en la cual se observan claramente la diferencia en la ausencia y en la presencia de diferentes densidades del depredador, en el grupo control el coeficiente de correlación es mínimo ( $r = 0.6777$ ) sin diferencias significativas ( $p > 0.05$ , Tabla 10), mientras que con un depredador el ángulo de inclinación de la línea de tendencia fue mucho mayor ( $r = 0.9136$ ), en presencia de cuatro depredadores el coeficiente fue de (0.8844) en ambos se registraron diferencias significativas ( $p < 0.01$ , Tabla 10) y para 16 depredadores fue de 0.7792 con diferencias significativas ( $p < 0.05$ , Tabla 10).

Las espinas posterolaterales de *B. macracanthus* no manifestaron un impacto considerable en el incremento de la densidad del depredador dado que en el testigo se obtuvo un intervalo de  $73.17 \pm 3.24$  y  $83.25 \pm 2.43 \mu\text{m}$ , mientras que para los otros grupos independientemente de la densidad del depredador a la que estuvieron expuestos los valores promedio se establecieron dentro o muy cercanos al rango del testigo. En la figura 11 se observa lo antes mencionado donde no se tiene una diferencia en los lotes expuestos a uno y cuatro depredadores con respecto al control ( $p > 0.05$ , Tabla 10), sin embargo en la exposición máxima al depredador si se aprecia un incremento en el ángulo de la inclinación con un coeficiente de correlación de 0.8251 con diferencias significativas ( $p < 0.05$ , Tabla 10).

Tabla 10. Valores de coeficiente de correlación (r) para la morfometría de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* durante 15 días (\*\*\*=  $p < 0.001$ , \*\*=  $p < 0.01$ , \*=  $p < 0.05$  y ns= no significativo  $p > 0.05$ ).

Parámetro	Tratamiento	Grados de libertad	Coeficiente de correlación	
			<i>B. calyciflorus</i>	<i>B. macracanthus</i>
Largo de la lórica	Control	5	0.3258ns	0.1104ns
	1 <i>A. b</i>	5	0.6802ns	0.6095ns
	4 <i>A. b</i>	5	0.9186**	0.4793ns
	16 <i>A. b</i>	5	0.8999**	0.6598ns
Ancho de la lórica	Control	5	0.3268ns	0.3271ns
	1 <i>A. b</i>	5	0.6788ns	0.2193ns
	4 <i>A. b</i>	5	0.9178**	0.3512ns
	16 <i>A. b</i>	5	0.8722**	0.7629*
Espinass anteriores	Control	5	0.2154ns	0.2154ns
	1 <i>A. b</i>	5	0.0707ns	0.5427ns
	4 <i>A. b</i>	5	0.9659***	0.7710*
	16 <i>A. b</i>	5	0.8224*	0.4097ns
Espinass anteriores largas	Control	5		0.2368ns
	1 <i>A. b</i>	5	----	0.2179ns
	4 <i>A. b</i>	5		0.3765ns
	16 <i>A. b</i>	5		0.3459ns
Espinass posteriores	Control	5	0.1545ns	0.3676ns
	1 <i>A. b</i>	5	0.1941ns	0.4239ns
	4 <i>A. b</i>	5	0.8929**	0.4526ns
	16 <i>A. b</i>	5	0.8975**	0.8535*
Espinass posterolaterales	Control	5	0.6777ns	0.4358ns
	1 <i>A. b</i>	5	0.9136**	0.1655ns
	4 <i>A. b</i>	5	0.8844**	0.5342ns
	16 <i>A. b</i>	5	0.7792*	0.8251*

1 *A. b.*: *Asplanchna brightwelli*, 4 *A. b.*: 4 *A. brightwelli*, 16 *A. b.*: 16 *A. brightwelli*.

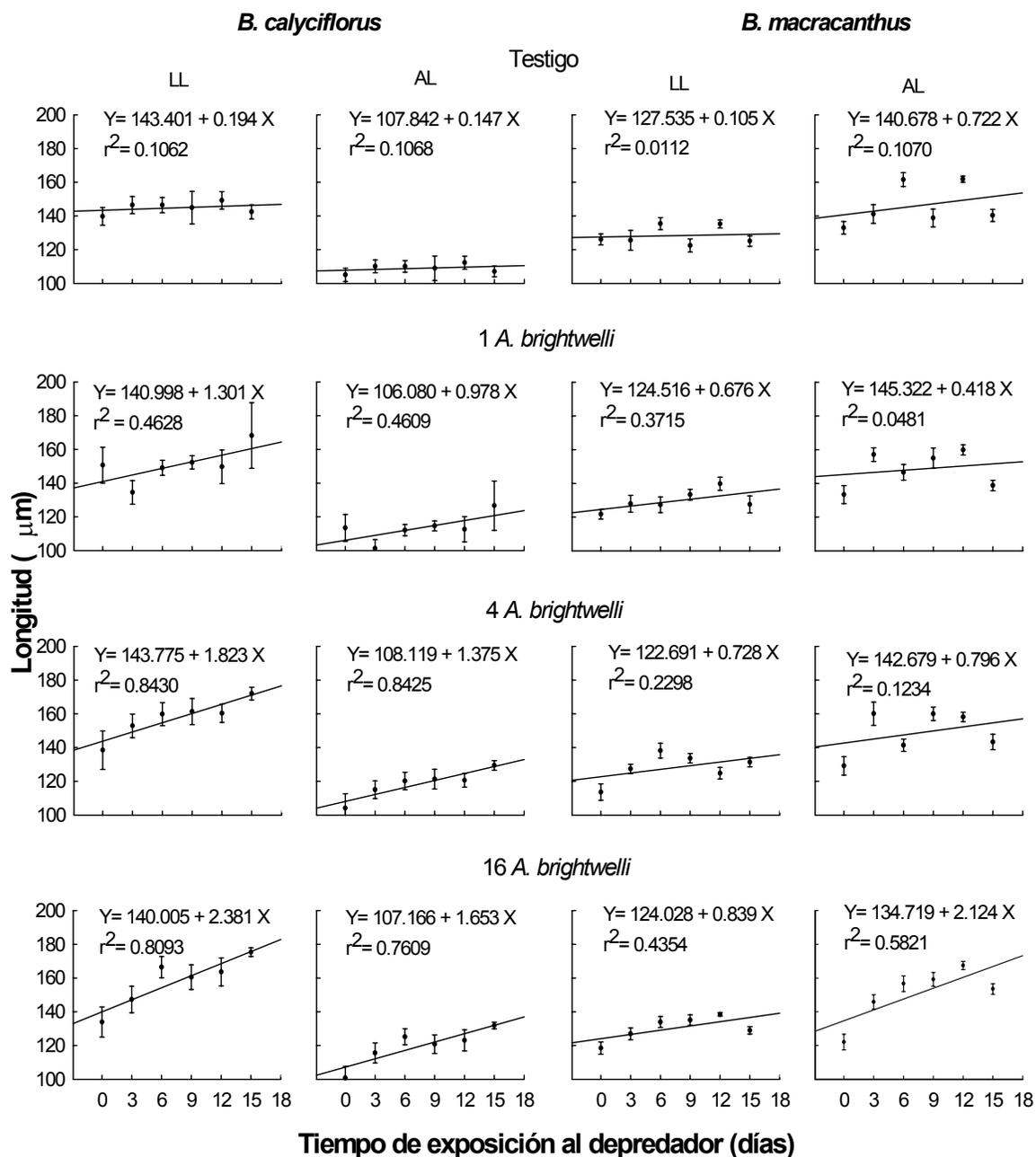


Figura 9. Longitud (LL) y ancho (AL) de la lórica ( $\mu\text{m}$ ) de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwellii* durante 15 días. Presentando promedio y error estándar para cada tratamiento.

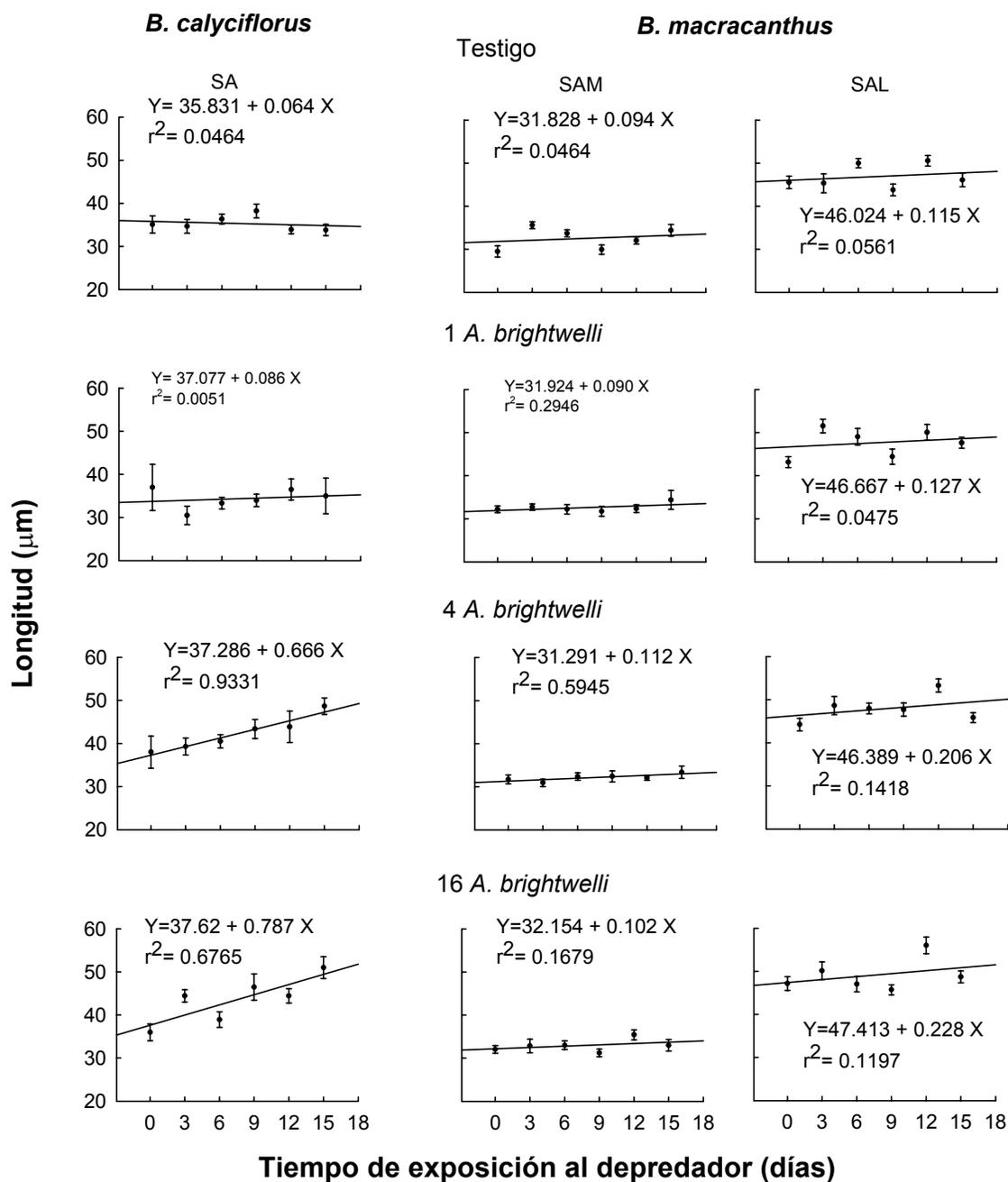


Figura 10. Longitud de espinas anteriores (SA) de *B. calyciflorus* y espinas anteriores medianas y largas (SAM y SAL) de *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* durante 15 días. Presentando promedio y error estándar para cada tratamiento.

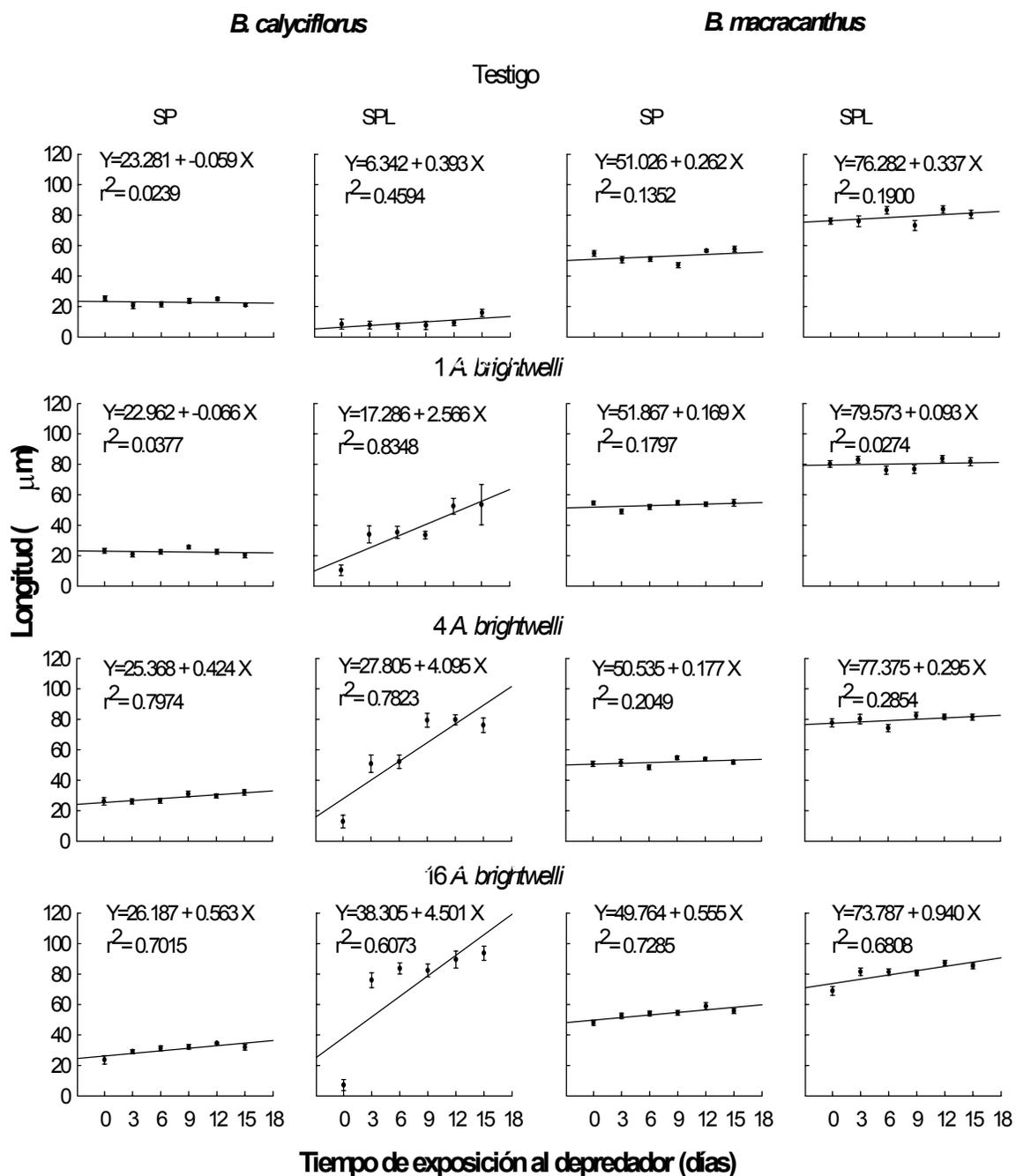


Figura 11. Longitud de las espinas posteriores (SP) y posterolaterales (SPL) de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en ausencia y en presencia de diferentes densidades de *A. brightwelli* durante 15 días. Presentando promedio y error estándar para cada tratamiento.

## DISCUSIÓN

### CRECIMIENTO POBLACIONAL Y MORFOMETRÍA

La depredación desempeña un papel importante en la estructura de las comunidades zooplantónicas, en cuerpos de agua naturales. Los rotíferos coexisten y están sujetos a depredación por larvas de peces, copépodos, insectos acuáticos y rotíferos depredadores del género *Asplanchna*. En los miembros de la familia Brachionidae el polimorfismo puede observarse especialmente en el género *Brachionus*, comúnmente encontrados en cuerpos de agua tropicales; especies de este género como *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* están sujetas a cambios morfológicos debido a la presencia del rotífero depredador *A. brightwelli*; la evaluación de estos cambios morfológicos en el ambiente es generalmente difícil y no definitivo, por este motivo los experimentos de laboratorio ayudan a evaluar la respuesta de la presa hacia ciertos depredadores, la mayoría de los estudios que abordan este tema son realizados colocando las presas en contacto directo con su depredador. En el presente trabajo las presas y el depredador estuvieron aislados (Kerfoot, 1980; Kerfoot y Sih, 1987 y Dumont et al., 1990)

La cantidad de infoquímicos producida por un sólo depredador puede ser mayor a medida que aumenta el número de depredadores incrementando así, la cantidad de infoquímicos presentes en el medio (Gilbert, 1999), provocando que el efecto sea más fuerte sobre el crecimiento poblacional de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus*. Por lo tanto, no sólo el depredador por su presencia misma induce la elongación de espinas, sino que también es importante considerar las diferentes densidades del depredador en el presente estudio.

El crecimiento poblacional de las presas *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* indicó que en ausencia o en presencia del depredador tiene un patrón de crecimiento muy semejante, lo cual corresponde a una forma típica de la mayoría de las especies de herbívoros como *Anuraeopsis fissa* (Dumont y Sarma, 1995, Dumont et al 1995) *Brachionus patulus* (Sarma, 1985) y *B. rotundiformis* (Sarma et al., 2002), en donde hay una pequeña fase de iniciación, una larga fase exponencial y una última fase de decline. Independientemente de la presencia del depredador las densidades más alta de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* observados en este estudio están dentro del intervalo reportado en estudios anteriores (Sarma et al, 1997, Pavón, 2001, Sarma et al, 2001).

Normalmente alrededor de una temperatura de 25 °C. alcanzan un valor de pico entre dos semanas (Sarma et al, 1997). Basándose en diferentes estudios de *Brachionus* alimentados con *Chlorella* a una densidad de  $1 \times 10^6$  células por mililitro permiten a la especie alcanzar un valor de pico de 50 a 100 individuos por mililitro dependiendo del tamaño del rotífero, normalmente las especies con tamaño pequeño como por ejemplo *B. patulus* pueden alcanzar valores altos de crecimiento poblacional bajo cierta concentración de alimento comparando con especies de tamaño más grande como *B. calyciflorus* (Pavón, 2001 y Sarma et al, 2001).

En las curvas de crecimiento poblacional de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* se encontró que fue afectado por la presencia de *A. brightwelli* al que estuvieron expuestos de manera aislada. La disminución de la población no se debe al efecto de la depredación ya que el depredador nunca pudo estar en contacto directo con las presas ni con los huevos, estas especies tienen un tamaño de huevo de 60 micrómetros, por lo tanto, los huevos no pueden pasar por la malla de 50. Comparando este estudio con el trabajo realizado por Mejía (2003) donde los organismos estuvieron en contacto directo el rotífero depredador *A. brightwelli* tuvo un efecto sobre el crecimiento poblacional de su presa causando una disminución significativa en la tasa de crecimiento y en densidad máxima afectada por la depredación de neonatos y huevos principalmente.

El mayor crecimiento lo presentó el grupo que se mantuvo en ausencia del depredador, por lo que es posible determinar que tiene un efecto sobre el crecimiento poblacional de su presa impidiendo un mayor crecimiento que se manifestó en poblaciones más reducidas siendo que la disponibilidad del alimento no era un factor limitante como se menciona más adelante. Es posible que los rotíferos cuando están expuestos al depredador inviertan la energía en la producción de espinas, en el crecimiento somático, pero no así, en la reproducción; otra causa puede ser también que el depredador al arrojar infoquímicos al ambiente pueda inhibir el crecimiento poblacional de la presa teniendo un efecto alelopático (Gilbert y Stemberger, 1984).

La primera prueba donde *B. calyciflorus* invierte la mayor disponibilidad de la energía en el crecimiento somático y en la producción de espinas, son evidentes en las figuras 9, 10 y 11, donde se convierten en individuos con cuerpos levemente más grandes (aproximadamente 20%), espinas anteriores considerablemente más largas (aproximadamente 44%), espinas posteriores más largas (aproximadamente 55%) y mucho más largas las espinas posterolaterales aproximadamente nueve veces el tamaño, de 11.46 a 93.7  $\mu\text{m}$  (900%). En el caso de *B. macracanthus* también se observa la misma tendencia, pero con menores cambios, el tamaño de la lórica en presencia del depredador fue más grande (aproximadamente 12%), en cuanto a las espinas anteriores se distinguen claramente en esta especie tres tamaños, un par muy pequeño que tal vez no tiene influencia en la capturabilidad de este organismo, los tres pares de espinas medianas mostraron un porcentaje de elongación muy bajo (aproximadamente 8%) y el par de ornamentaciones mayores fueron más grandes (aproximadamente 20%). Estos datos coinciden con los publicados por Halbach y Halbach-Keup (1974), los cuales demostraron que las especies armadas con mecanismos de defensa pueden sobrevivir bajo la presencia de su depredador aumentando la longitud de la lórica, de espinas posteriores y desarrollando espinas posterolaterales. Así mismo, Pourriot (1974), utilizando *B. bidentatus* llegó a la conclusión de que esta especie al estar en presencia de *A. brightwelli* tienen un tamaño de cuerpo significativamente mayor en comparación con los rotíferos crecidos en ausencia de *Asplanchna*. Por otro lado Bogdan y Gilbert (1982) trabajaron con la especie *Keratella slacki* la cual al estar en contacto con el rotífero depredador aumentan aproximadamente el 15% en la longitud del cuerpo, las espinas anteriores crecieron un 30% más y las espinas posteriores aumentaron un 130%, haciendo que esta presa sea mucho menos susceptible a la depredación de *Asplanchna*.

El desarrollo morfológico de la presa garantiza no solo su sobrevivencia en presencia del depredador, sino también la de este último, por ejemplo especies presa como *B. rubens* o *Anuraeopsis fissa*, que no presentan un mecanismo de defensa contra *Asplanchna*, su población puede desaparecer totalmente en presencia del depredador causando la desaparición de este, Halbach y Halbach-Keup (1974) demostraron que *Asplanchna* no puede sobrevivir por largo tiempo cuando se utiliza *B. rubens* como presa, pero de igual forma este depredador sobrevivió un largo tiempo en presencia de *B. calyciflorus*, debido a la existencia de espinas desarrolladas minimizando la mortalidad por parte del depredador y equilibrando la presencia de ambas especies.

En lo que respecta a las densidades máximas promedio, los valores observados con *B. calyciflorus* ( $85.5 \pm 2.72$  ind  $\text{ml}^{-1}$ ) fueron superiores a los reportados por Sarma y colaboradores (2001) quienes obtuvieron una densidad máxima de  $77 \pm 12$  ind  $\text{ml}^{-1}$  usando *Chlorella vulgaris* como alimento a una concentración de  $1 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ , en otro trabajo realizado por Peña (2003) se obtuvo un valor muy semejante quien reportó un valor de  $89.4 \pm 3.9$  ind  $\text{ml}^{-1}$  bajo las mismas condiciones.

Sarma y colaboradores (2001), recopilaron los valores de tasa de crecimiento de rotíferos herbívoros (Anexo III), para *B. calyciflorus* reportaron valores de 0.79 a 2.20 ind  $\text{día}^{-1}$ , siendo el valor más bajo obtenido en crecimiento poblacional y el más alto en tabla de vida. En el presente trabajo, independientemente de la presencia del depredador, la tasa de crecimiento poblacional de la presa *B. calyciflorus* varió entre 0.30 y 0.35 ind  $\text{día}^{-1}$ . La tasa de crecimiento de rotíferos herbívoros varía entre 0.1 (*Anuraeopsis fissa*) y 2.20 ind  $\text{día}^{-1}$  (*B. calyciflorus*), sin embargo, la mayoría de rotíferos tienen una tasa superior a 0.2 ind  $\text{día}^{-1}$ . Para la presa *B. macracanthus* Sarma y Nandini (2002) y Enríquez-García y colaboradores (2003) obtuvieron un rango de tasa de crecimiento de 0.059 a 0.22 ind  $\text{día}^{-1}$  bajo concentración de 0.25 y  $4 \times 10^6$  cél.  $\text{ml}^{-1}$ , el resultado obtenido en el presente trabajo independientemente de la densidad del depredador a la que estuvieron expuestos fue semejante al reportado en la literatura de 0.25 a 0.26 ind  $\text{día}^{-1}$ . Por lo antes mencionado en este trabajo los rangos de tasa de crecimiento fueron mayores para *B. calyciflorus* ( $0.303 \pm 0.008$  y  $0.355 \pm 0.006$  ind  $\text{día}^{-1}$ ) y para *B. macracanthus* los valores fueron inferiores ( $0.256 \pm 0.013$  y  $0.262 \pm 0.07$  ind  $\text{día}^{-1}$ ).

Generalmente las especies de rotíferos muestran una tendencia positiva en su abundancia con respecto al incremento en la disponibilidad de alimento. La tasa de crecimiento poblacional puede variar dependiendo de la densidad de alimento disponible, normalmente la mayoría de las especies de *Brachionus* adquieren una tendencia a tener altas tasas de crecimiento poblacional con altas concentraciones de alimento algal disponible en el ambiente (Sarma et al, 2001).

Sarma y colaboradores (1996) realizaron un estudio donde basándose en el peso seco confirmaron que *B. calyciflorus* incremento su biomasa de  $1.3 \mu\text{g ml}^{-1}$  cultivada con una densidad  $0.5 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$  de *Scenedesmus acutus* hasta  $143.75 \mu\text{g ml}^{-1}$  alimentado con la misma alga a una densidad de  $40.5 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ . En el mismo trabajo *A. fissa* aumentó de  $0.75 \mu\text{g ml}^{-1}$  al ser alimentado con una concentración de  $0.5 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$  hasta  $19.5 \mu\text{g ml}^{-1}$  alimentado con la misma alga a una densidad de  $40.5 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ . *A. fissa* mostró un menor porcentaje de crecimiento que *B. calyciflorus* que presentó un crecimiento mayor con la misma disponibilidad del alimento. En otras palabras las diferentes especies tienen una tasa de crecimiento distinta cuando se cultivan bajo las mismas densidades de alimento o bajo las mismas condiciones. En el presente trabajo solo se uso una concentración de alimento para la simplificación y evitar confusión, por que entre diferentes especies no tienen en mismo comportamiento en relación con diferentes factores. Sin embargo, en varios trabajos muestran que los rotíferos incrementan su biomasa y tasa de crecimiento con el aumento de la disposición del alimento.

#### TABLA DE VIDA

En el crecimiento poblacional no es fácil tomar datos para observar la mortalidad y natalidad al mismo tiempo porque los individuos de la población tienen diferentes edades, el incremento de la población en el experimento de crecimiento poblacional da como resultado la diferencia entre estas variables pero para conocer la tasa de reproducción en una edad específica para las presas es necesario seguir a un cohorte de edad conocida hasta que todos los individuos de la población mueran. Este trabajo permite tomar datos como edad específica, la reproducción, así como la mortalidad. Las variables relacionadas con la supervivencia son esperanza de vida, edad específica, promedio de vida y tiempo generacional, basándose en la reproducción, las variables que podemos medir son la tasa de reproducción bruta, tasa de reproducción neta y tasa de crecimiento poblacional (Krebs, 1985).

En el presente estudio se pudo observar que para las diferentes variables de tabla de vida para *B. calyciflorus* se registraron los valores más altos en el grupo control y en presencia de 16 depredadores los valores fueron mínimos, sin embargo, para la presa *B. macracanthus* los valores se presentaron diferentes a *B. calyciflorus* siendo estos valores mayores a medida que aumento la densidad de depredadores y los valores mínimos en la ausencia de este. La sobrevivencia de *B. macracanthus* fue mejorando con la presencia del depredador en comparación con el control, el significado de esta observación no está clara en la literatura, sin embargo, los datos publicados explican la manera indirecta, por ejemplo, depredadores como *Asplanchna* pueden permitir el crecimiento somático de *B. macracanthus* lo cual consigue capturar más energía de acuerdo a la hipótesis de eficiencia del tamaño (Brooks y Dodson, 1965).

El promedio de vida de rotíferos puede variar desde dos hasta 40 días dependiendo de las especies y de las concentraciones del cultivo, normalmente los rotíferos bdelloideos tienen un periodo de vida más largo que rotíferos monogonontos, como por ejemplo *Asplanchna* que tiene una duración de vida más corta; *Brachionus* en general tiene un promedio de vida entre casi una y dos semanas. En el presente estudio *B. calyciflorus* en el grupo testigo tiene un promedio de vida de  $5.6 \pm 0.1$  días, en el estudio realizado por Ramírez-Peréz y colaboradores (2003) obtuvieron un valor superior que fue de  $8.12 \pm 1.33$  correspondiente al grupo alimentado con  $0.5 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$  y el grupo cultivado con  $1.5 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$  registró un valor de  $12.27 \pm 0.99$  días. La información sobre la tabla de vida de *B. macracanthus* es pobre, sin embargo, en el estudio realizado por Sarma y Nandini (2002) obtuvieron un resultado para *B. macracanthus* entre 8.7 y 11.6 días dependiendo de la concentración del alimento, en el presente trabajo obtuvieron un valor de alrededor de 6 días.

Usando las curvas de esperanza de vida se puede caracterizar la duración de una población que puede vivir basándose en su edad, normalmente cuando no hay factores que afecten la sobrevivencia de una población la esperanza de vida decrece con el incremento de la edad de la población (Krebs, 1985). Sin embargo, la población tiene una etapa primaria cuando son débiles, la esperanza de vida puede bajar durante un tiempo y después subir, eso normalmente pasa con individuos bajo condiciones de contaminación y otros químicos que afectan la etapa de neonatos (Sarma et al., 2003). En el presente trabajo las curvas de esperanza de vida de *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* en la mayoría de casos exhibieron la misma tendencia, en donde aparece un decremento de la

esperanza de vida con el incremento de la edad de la población, sin embargo *B. calyciflorus* bajo la presencia de alta densidad de *A. brightwelli* mostró una tendencia donde los neonatos son más susceptibles a la presencia del depredador (infoquímicos) durante los primeros dos días; una vez aclimatada la población de *B. calyciflorus* mostró una tendencia como era esperado (Figura 5).

Los rotíferos como especies oportunistas e iteróparos se reproducen rápidamente (cada 12 horas), por eso las gráficas tuvieron apariencia de dientes de sierra para ambas especies presa, en la mayoría de casos hubo una distribución de reproducción normal, pero esta tendencia cambio con presencia del depredador, por ejemplo la presencia de *A. brightwelli* en *B. macracanthus* tarda en iniciar la reproducción el doble de tiempo que el control. En *B. calyciflorus* únicamente en la primera reproducción incrementó considerablemente a medida que aumentó la presencia del depredador. Normalmente la mayoría de rotíferos del género *Brachionus* pueden depositar entre 1 y 4 huevos por hembra para cada día (Pourriot, 1983). En el presente estudio los datos de reproducción de *B. calyciflorus* variaron entre 2 y 4 huevos por hembra en 24 horas; para *B. macracanthus* independientemente de la presencia del depredador fue alrededor de 2 y 3 por cada hembra. El patrón del depósito de huevos varió desde distribución normal a la oblicua.

En *B. calyciflorus* la tasa reproducción bruta decreció con el aumento del depredador *A. brightwelli*. La presencia del depredador causó un 40% de disminución en la tasa de reproducción bruta para *B. calyciflorus*. En *B. macracanthus* hubo un incremento en la tasa reproducción bruta con la presencia de *A. brightwelli*, por ejemplo en el testigo esta tasa fue alrededor de 6 descendientes para hembra, aumento hasta alrededor de 11 neonatos por hembra en la presencia de *A. brightwelli*, generalmente los valores de tasa bruta de reproducción son mayores que la tasa de reproducción neta. En la tasa reproductiva neta es un producto del patrón de sobrevivencia de adultos y el patrón de reproducción (Krebs, 1985). Las tasas reproductiva neta y bruta dependen de las condiciones del cultivo, generalmente bajo condiciones óptimas para la mayoría de las especies de rotíferos brachionidos la tasa de reproducción bruta puede ser de alrededor de 20 descendientes por hembra, pero la tasa de reproducción neta puede ser alrededor de 15. Generalmente la tasa de reproducción bruta y la tasa de reproducción neta incrementan con el aumento de la disponibilidad de alimento, muy altas densidades de alimento también pueden provocar una disminución en ambas tasas. En este trabajo se usó una densidad de alimento de  $1 \times 10^6$  cél.  $\text{ml}^{-1}$  de *Chlorella vulgaris* lo cual permitió medir tasas de reproducción bajo influencia de *Asplanchna*.

El tiempo de generación en rotíferos puede variar entre 3 y 30 días dependiendo de la especie y las condiciones del cultivo, miembros del género *Asplanchna* generalmente tienen corto tiempo generacional que los rotíferos herbívoros, los bdelloideos tienen largo tiempo generacional (Ricci, 1983) la mayoría de especies *Brachionus* tienen un tiempo generacional entre 5 y 10 días, en este trabajo independientemente de la presencia del depredador se registraron valores de entre 3 y 6, sin embargo, en *B. calyciflorus* hubo un decremento del tiempo generacional con el aumento de la densidad del depredador, esta tendencia para *B. macracanthus* aparentemente hubo un incremento en el tiempo generacional con el incremento del depredador. Otro trabajo donde realizaron tabla de vida demográfica de *B. macracanthus* obtuvieron  $7.07 \pm 1.48$  días de tiempo generacional alimentados con *Chlorella vulgaris* a una concentración de  $0.5 \times 10^6$  cél.  $\text{ml}^{-1}$  y para  $1.5 \times 10^6$  cél.  $\text{ml}^{-1}$  obtuvieron  $8.82 \pm 0.11$  días (Ramírez-Pérez et al, 2003).

La tasa de crecimiento poblacional para rotíferos puede variar dependiendo de las características del medio de cultivo y de la especie, en general miembros de la familia brachionidae tienen tasas de crecimiento que pueden variar en 0.12 y 2.0, especies como *Anuraeopsis fissa* tienen una tasa de crecimiento poblacional baja en comparación de especies como *B. rubens* y *B. calyciflorus*. La tasa de crecimiento poblacional de los rotíferos fueron reseñados por Sarma et al (2001) (Anexo III) para diferentes especies de *Brachionus*, *B. calyciflorus* tiene alta tasa de crecimiento poblacional y *B. macracanthus* tiene bajo valor de  $r$  (Sarma y Nandini 2002) en este estudio para la misma especie los valores variaron entre en el 0.15 y 0.25 ind.  $\text{día}^{-1}$ .

Las curvas de distribución de edad estable para ambas especies indican la presencia de equilibrio entre diferentes edades de la población después de la primera semana en *B. calyciflorus* y alrededor de la segunda en *B. macracanthus*. La presencia del depredador influyó este equilibrio, a medida que aumento la presencia del depredador el tiempo de equilibrio fue reducido para *B. calyciflorus* y ampliado para *B. macracanthus* (Figura 6).

Los depredadores causan cambios morfológicos y patrones de reproducción de su presa, los cambios morfológicos de *Brachionus* en respuesta de *Asplanchna* como sucedió en este trabajo fueron reportados en trabajos anteriores (Halbach y Halbach-Keup, 1974 y Gilbert, 1999), *A. brightwelli* es un depredador ciego, la capturabilidad de la presa depende de la capacidad de la esta para escapar o armarse contra el depredador, como por ejemplo el género *Hexhartra* y *Polyhartra* son organismos con alta tasa de natación y, *Asplanchna* no pueden capturar fácilmente (Iyer y Rao 1996). *B. calyciflorus* y *B. macracanthus* no tienen alta tasa de natación (promedio 1mm/seg ) (Epp y Lewis,1984), sin embargo, ambas especies desarrollan su propia defensa contra *Asplanchna*, en el presente trabajo se observó que ambas especies presa incrementaron significativamente el largo, el ancho de lórica y las espinas posteriores y posterolaterales (Figuras 9 y 11).

Cambios en la tasa de reproducción de la presa por un depredador explican la evolución del mecanismo entre la relación presa y depredador, un incremento en la tasa de reproducción con la presencia del depredador puede aumentar la cantidad de alimento disponible para el depredador, pero al mismo tiempo pueden permitir que algunos neonatos desarrollen estructuras de defensa contra el depredador, entre las dos especies presa seleccionadas hay diferencia con respecto a su morfología, por ejemplo *B. calyciflorus* en ausencia del depredador puede reducir sus espinas posteriores y posterolaterales hasta su ausencia total, pero *B. macracanthus* siempre tiene espinas posteriores y posterolaterales, aunque esta especie fue cultivada dos años en el laboratorio en ausencia de depredadores, Sarma y Nandini (2002) afirman que nunca desaparecieron las espinas posteriores, concluyendo que esta especie siempre esta preparada contra su depredador, por lo tanto, no fue observado cambios en la tasa de crecimiento poblacional en presencia y en ausencia de diferentes densidades de depredador. *B. calyciflorus* puede invertir cierta cantidad de energía en la producción de espinas posteriores y posterolaterales, lo cual es probablemente responsable por el cambio de las variables demográficas cuando se cultiva en ausencia y en presencia de *Asplanchna* (Gilbert, 1999). Los cambios morfológicos y abundancias poblacionales de ambas especies observados en varias muestras de campo pueden ser una respuesta a la depredación de *Asplanchna* como se observó en el trabajo, aunque no se colectaron muestras de campo para extender las observaciones. Hay amplia información documentada donde la presencia de *Asplanchna* causa un incremento en las espinas de *B. calyciflorus* y *B. bidentatus* (Halbach y Halbach-Keup, 1974 y Pourriot, 1974).

## CONCLUSIONES

Existe influencia del rotífero depredador *A. brightwelli* sobre la dinámica poblacional y morfometría de sus presas *B. calyciflorus* y *B. macracanthus*.

De manera aislada el depredador tuvo un efecto negativo sobre el crecimiento poblacional de sus presas. La población de *B. calyciflorus* en presencia aislada de 1 individuo de *A. brightwelli* creció 30% menos con 4 y 16 depredadores y creció 50% menos que el cultivado en ausencia del depredador. *B. macracanthus* con 1, 4 y 16 depredadores registraron un valor de 40% menos con respecto a la ausencia, por lo tanto esta especie fue influenciada por el depredador pero no por la densidad de este.

Las variables seleccionadas de tabla de vida de *B. calyciflorus* fueron afectadas negativamente por la presencia de *A. brightwelli*, la densidad de 16 depredadores fue el grupo que indujo las respuestas más significativas. Las variables (relacionadas con la reproducción y sobrevivencia) de *B. macracanthus* no fueron afectadas significativamente.

La longitud, el ancho y las espinas anteriores de *B. calyciflorus* se vieron muy afectada por la presencia de 4 y 16 depredadores aumentando entre un 30 y 40% más que en la ausencia de *Asplanchna*. Las espinas posteriores incrementaron un 60% y las espinas posterolaterales incrementaron casi 9 veces su tamaño, aproximadamente la mitad de la longitud del cuerpo.

La morfometría de *B. macracanthus* fue afectada únicamente por la presencia de 16 depredadores, el ancho, las espinas posteriores y las posterolaterales incrementaron su tamaño entre un 15 y 20% en comparación con la ausencia del depredador.

Las diferencias observadas en la morfología tabla de vida demográfica de ambas especies de presa son responsables de las estrategias de sobrevivencia en presencia de su depredador en condiciones naturales.

## REFERENCIAS

- Anónimo. 1985. Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. US Environment Protection Agency EPA/600/4-85/013.
- Begon, M., Harper, J. & Townsend, C. 1995. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona. 886p.
- Bogdan K.G. & Gilbert J.J. (1982) Seasonal patterns of feeding by natural populations of *Keratella*, *Polyarthra* and *Bosmina*: Clearance rates, selectivities and contributions to community grazing. *Limnology and Oceanography* 27, 918-934.
- Borowitzka, M.A. & Borowitzka, L.J. 1988. Micro-algal biotechnology. Cambridge University. London. 477p.
- Brooks, J.L. & S.I. Dodson. 1965. Predation body size and competition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Conde-Porcuna J.M. & Sarma, S.S.S. 1995. Prey selection by *Asplanchna girodi* (Rotifera): The importance of prey defense mechanisms. *Freshwater Biology*. 33: 341-348.
- De Beauchamp. 1952. Un facteur de la variabilité chez les rotifères du genre *Brachionus*. *C.R. Academy Science (Paris)*, D234, 273-275.
- Dumont, H.J., Tundisi, J.G. & Roche, K. 1990. Interooplankton. *Developments in hydrobiology* 60 (reprinted from *Hydrobiologia* vol. 198).
- Dumont, H.J. & Sarma, S.S.S. 1995. Demography and population growth of *Asplanchna girodi* (Rotifera) as a function of prey (*Anuraeopsis fissa*) density. *Hydrobiologia*. 306: 97-107.
- Dumont, H.J., Sarma, S.S.S. & Jawahar, A. 1995. Laboratory studies on the population dynamics of *Anuraeopsis fissa* (Rotifera) in relation to food density. *Freshwater Biology*. 33: 39-46.
- Enríquez-García, C.E., Nandini, S. & Sarma, S.S.S. 2003. Food type effects on the population growth patterns of littoral rotifers and cladocerans. *Acta Hydrochim. Hydrobiol.* 31(2): 120-133.

- Epp, R.W. & Lewis, W.M. 1980. Cost and speed of locomotion for rotifers. *Oecologia*, 61: 289-292.
- Equihua, Z.M. y Benítez, B.G. 1994. *Dinámica de las comunidades ecológicas*. Trillas, México. 120p.
- Gilbert, J.J. 1967. *Asplanchna* and posterolateral spine production in *Brachionus calyciflorus*. *Arch. Hydrobiol.*, 64:1-62.
- Gilbert, J.J. & Waage, J.K. 1967. *Asplanchna*, *Asplanchna*-substance, and postlateral spine length variation of the rotifer *Brachionus calyciflorus* in a natural environment. *Ecology*, 48:1027-1031.
- Gilbert, J.J. 1980. Further observations on developmental polymorphism and its evolution in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *Freshwater Biol.* 10(3) 281-294.
- Gilbert, J.J. & Stemberger, R.S. 1984. *Asplanchna*-induced polymorphism in the rotifer *Keratella slacki*. *Lymnology and Oceanography*. 29(6): 1309-1316.
- Gilbert, J.J. 1999. Kairomone-induced morphological defenses in rotifers. In: Tollrian, R. & C. D. Harvell (eds), *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, NJ: 127–141.
- Gilbert, J.J. 2001. Spine development in *Brachionus quadridentatus* from an Australian billabong: genetic variation and induction by *Asplanchna*. *Hydrobiologia* 446/447: 19-28.
- Green, J. & Lan, O.B. 1974. *Asplanchna* and the spines of *Brachionus calyciflorus* in two Javanese sewage ponds. *Freshwater Biol.* 4(3): 223-226.
- Green, J. 1981. Altitude and seasonal polymorphism of *Keratella cochlearis* (Rotifera) in lakes of the Auvergne, Central France. *Biol. J. Linn. Soc., Lond.*, 16(1): 55-61
- Halbach, U.G. & Halbach-Keup. 1974. Quantitative Beziehungen Zwischen Phytoplankton under Populations dynamic des Rotator *Brachionus calyciflorus* Pallas. Befunde aus laboratoriums experimenten and freilandun tersuchungen. *Auch. Hydrobiol.* 73: 273-209.
- Iyer, N. & Rao, R. 1996. Responses of the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* to prey species differing in vulnerability: laboratory and field studies. *Freshwater Biology*. 36: 521-533.

- Kerfoot, W.C. (Ed.). 1980 Evolution and ecology of zooplankton communities. Univ. Press New England, Hanover, N.H.
- Kerfoot, W.C. & Sin, A. 1987. Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. Univ. Press New England, Hanover, N.H. 386p.
- Koste, W. 1978. Rotatoria Borntraeger Berlin, volume II. 673p.
- Krebs, C.J. 1985. Ecología. Estudios de la Distribución y la Abundancia. 2da edición. Harla, México. 754p.
- Kumar, R. & Rao, T.R. 2001. Effect of the cyclopoid copepod *Mesocyclops thermocyclopoides* on the interactions between the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* and its prey *Brachionus calyciflorus* and *B. angularis*. Hydrobiologia. 453(1-3): 261-268.
- Margalef, R. 1995. Ecología. Ediciones Omega, Barcelona. 952p.
- Mejía, H.S. 2003. Efecto de la densidad de la presa *Brachionus calyciflorus* Pallas sobre el crecimiento poblacional del depredador *Asplanchna brightwelli* (Gosse). Tesis de Licenciatura. UNAM-FES Iztacala. México. 50p.
- Pavón, E., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. 2001. Effect of different densities of live and dead *Chlorella vulgaris* on the population growth of rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus*. Rev. Biol. Trop. 49(3-4): 895-902.
- Peña, A.F. 2003. Crecimiento poblacional de tres rotíferos y dos cladóceros planctónicos en relación con el tipo de dieta. Tesis de Maestría. ICMYL. UNAM. México. 50p.
- Pourriot, R. 1974. Predator-Prey relationships in Rotifers: effect of the *Asplanchna* substance on the morphology of the prey (*Brachionus bidentatus*). Ann. Hydrobiol. 5 (1): 43-55
- Pourriot, R. 1983. Reproductive strategies in rotifers. C. R.Acad. Sci., 296: 1109-1111.
- Ramírez-Pérez, T. 2003. Effect of mercury on the life table demography of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotifera). Ecotoxicology (en prensa).
- Ricci, C. 1983. Life histories of some species of rotifera bdelloidea. Hydrobiologia, 104: 175-180.

- Sarma, S.S.S. 1985. Effect of food density on the growth of the rotifer *Brachionus patulus* Muller. Bull. Bot. Soc.- Sagar. 32: 54-59.
- Sarma, S.S.S., Nandini, S. & Dumont, H.J. 1996. Competitive interactions between herbivorous rotifers: importance of food concentration and initial population density. Hydrobiologia 331: 1-7.
- Sarma, S.S.S., Stevenson, R. A. A. & Nandini, S. 1997. Influence of food (*Chlorella vulgaris*) concentration and temperature on the population dynamics of *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotifera). Ciencia Ergo Sum. 5(1): 77-81.
- Sarma, S.S.S., Nandini, S. & Dumont, H.J. 1998. Feeding preference and population growth of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera) offered two non-evasive prey rotifers. Hydrobiologia. 361: 77-87.
- Sarma, S.S.S. 1999. Checklist of rotifers (Rotifera) from Mexico. Environment & Ecology 17(14): 978-983.
- Sarma, S.S.S., Larios-Jurado, S.P. & Nandini, S. 2001. Effect of three food types on the population growth of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera Brachionidae). Rev Biol. Trop. 49(1): 77-84.
- Sarma, S.S.S. & Nandini, S. 2002. Comparative life table demography and population growth of *Brachionus macracanthus* Daday, 1905 and *Platytias quadricornis* Ehrenberg, 1832 (Rotifera, Brachionidae) in relation to algal (*Chlorella vulgaris*) food density. Acta. Hydrochim Hydrobiol. 30: 1-13.
- Sarma, S.S.S., Larios-Jurado, P. & Nandini, S. 2002. Population growth of *Asplanchna sieboldi* fed two *Brachionus spp.* (Rotifera) raised on green alga and baker's yeast. Hydrobiologia. 467(1-3): 63-69.
- Sarma, S.S.S., Trujillo-Hernández, H.E. & Nandini, S. 2003. Population growth of herbivorous rotifers and their predator (*Asplanchna*) on urban wastewaters. Aquatic Ecol. 37: 243-250.
- Sarma, S.S.S., Elguea-Sánchez, B. & Nandini, S. 2002. Effect of salinity on competition between the rotifers *Brachionus rotundiformis* Tschugunoff and *Hexarthra jenkiniae* (De Beauchamp) (Rotifera). Hydrobiologia 474: 183-188.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 2000. Biometry. W.H. Freeman and Company. 807p.
- Wetzel, R. G. 1981. Limnología. Ediciones Omega. Barcelona. 679p.

**Anexo I. Medio Bold.**

## MEDIO DE CULTIVO PARA MICROALGAS BOLD BASAL

(Borowizka y Borowitzka, 1988)

1. Nitrato de sodio ( $\text{NaNO}_3$ )	250 g/l
2. Sulfato de magnesio ( $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ )	75 g/l
3. Fosfato de potasio dibásico ( $\text{K}_2\text{HPO}_4$ )	75 g/l
4. Fosfato de potasio monobásico ( $\text{KHPO}_4$ )	75 g/l
5. Cloruro de sodio ( $\text{NaCl}$ )	25 g/l
6. EDTA	50 g + 31 g KOH /l
7. Sulfato de fierro ( $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ )	4.98 g + 1 ml $\text{H}_2\text{SO}_4$
8. Ácido bórico ( $\text{H}_3\text{BO}_3$ )	11.42 g/l
9. Elementos traza:	
*Cloruro de magnesio ( $\text{MgCl}_2 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ )	1.44 g/l
*Trióxido de molibdeno ( $\text{MoO}_3$ )	0.71 g/l
*Sulfato de cobre ( $\text{CuSO}_3$ )	1.75 g/l
*Nitrato de cobalto ( $\text{Co}(\text{NO}_3)_2$ )	0.49 g/l
*Sulfato de zinc ( $\text{ZnSO}_4$ )	8.82 g/l

Para cada litro de agua destilada, se agregaron dos mililitros de cada solución.

**Anexo II. Medio EPA.**

## MEDIO DE CULTIVO PARA ZOOPLANCTON (EPA)

(Anónimo, 1985)

1. Bicarbonato de sodio ( $\text{NaHCO}_3$ )	96 mg/l
2. Sulfato de calcio ( $\text{CaSO}_4$ )	60 mg/l
3. Sulfato de magnesio ( $\text{MgSO}_4$ )	60 mg/l
4. Cloruro de potasio ( $\text{KCl}$ )	4 mg/l

Todo lo anterior se disuelve en un litro de agua destilada.

**Anexo III. Tasa de incremento poblacional (r) por día de rotíferos del Género *Brachionus* (Modificado de Sarma et al, 2002).**

<b>Especie</b>	<b>Experimento</b>	<b>Tipo de alimento</b>	<b>Nivel de alimento</b>	<b>Valor de r</b>	<b>Referencia</b>
<i>Brachionus calyciflorus</i>	Tabla de vida	-----		2.20	Wang y Li, 1997
	Crecimiento poblacional	<i>Scenedesmus acutus</i>	0.5-40.5x10 <sup>6</sup> cél. ml <sup>-1</sup>	0.79-1.49	Sarma et al., 1996
	Crecimiento poblacional	Varios tipos de alga	-----	0.80	Rothhaupt, 1990
<i>B. angularis</i>	Crecimiento poblacional	<i>Stichococcus bacillaris</i>	-----	0.58	Walz, 1993
<i>B. patulus</i>	Tabla de vida	<i>Chlorella</i>	1-4x10 <sup>6</sup> cél. ml <sup>-1</sup>	0.14-0.61	Sarma y Rao, 1991
	Crecimiento poblacional	<i>Chlorella</i>	1-3x10 <sup>6</sup> cél. ml <sup>-1</sup>	0.12-0.24	Sarma y Rao, 1990
<i>B. plicatilis</i>	Crecimiento poblacional	<i>Tetrathelmis tetrathele</i>	0.05x10 <sup>6</sup> cél. ml <sup>-1</sup>	0.24-0.49	Okahuchi y Fuckusho, 1984
	Crecimiento poblacional	<i>Chlorella</i>	1.53x10 <sup>6</sup> cél. ml <sup>-1</sup>	0.16-0.47	Okahuchi y Fuckusho, 1984
<i>B. rubens</i>	Crecimiento poblacional	Varios tipos de alga	-----	0.80	Rothhaupt, 1990
	Crecimiento poblacional	<i>Chlorella</i>	3x10 <sup>6</sup> cél. ml <sup>-1</sup>	0.79	Iyer y Rao, 1993
<i>B. urceolaris</i>	Tabla de vida	-----	-----	1.32	Wang y Li, 1997
<i>B. macracanthus</i>	Tabla de vida	<i>Chlorella</i>	0.25-4.0x10 <sup>6</sup> cél. ml <sup>-1</sup>	0.41-0.52	Sarma y Nandini, 2002
	Crecimiento poblacional	<i>Chlorella</i>	0.25-4.0x10 <sup>6</sup> cél. ml <sup>-1</sup>	0.05-0.11	Sarma y Nandini, 2002