



Universidad Nacional Autónoma de México

Posgrado en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

Ecología

Efecto de la competencia interespecífica sobre algunos caracteres de historia de vida de *Ceratophysella denticulata* (Collembola: Hypogastruridae) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. JOEL ELIHÚ CATALÁN ALFARO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Universidad Nacional Autónoma de México

Posgrado en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

Ecología

Efecto de la competencia interespecífica sobre algunos caracteres de historia de vida de *Ceratophysella denticulata* (Collembola: Hypogastruridae) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. JOEL ELIHÚ CATALÁN ALFARO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2016



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/023/16

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **30 de noviembre de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **CATALÁN ALFARO JOEL ELIHÚ** con número de cuenta **303306881** con la tesis titulada **"Efecto de la competencia interespecífica sobre algunos caracteres de historia de vida *Ceratophysella denticulata* (Collembola: Hypogastruridae) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel"**, realizada bajo la dirección del (la) **DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES:**

Presidente: DRA. ALICIA CALLEJAS CHAVERO
Vocal: DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN
Secretario: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Suplente: DRA. MARIANA HERNÁNDEZ APOLINAR
Suplente: DR. LEOPOLDO QUERUBIN CUTZ POOL

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de enero de 2016

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

MCAA/MJFM/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS:

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por brindarme la oportunidad de cursar mis estudios de maestría.

A CONACyT, por otorgarme el apoyo de beca durante la duración de mis estudios.

A todos los miembros de mi comité tutor:

A la Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses, por aceptar dirigir este proyecto de tesis y aceptarme como su estudiante. Así como también, por brindarme sus comentarios, sugerencias y correcciones para la realización y finalización de este manuscrito, pero sobre todo por brindarme su amistad y apoyo incondicional aun fuera de lo académico.

A la Dra. Alicia Callejas, quien aceptó dirigir de manera conjunta la realización de este proyecto de tesis. Por todos sus comentarios, sugerencias y correcciones para este manuscrito, así como por brindar su ayuda para la elaboración del diseño experimental. Por brindar su amistad y apoyo fuera de lo académico.

Al Dr. Jose G. Palacios Vargas, por brindarme un lugar de trabajo dentro del laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos del Suelo, así como por facilitarme el uso del equipo y materiales de laboratorio que fueron necesarios para la realización de este proyecto. También por brindar sus comentarios y sugerencias al inicio de este proyecto.

Al Dr. Atilano Contreras Ramos, quien acepto ser parte del comité tutorial, así como brindar sus comentarios y sugerencias para el enriquecimiento y desarrollo del proyecto.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán, la Dra. Mariana Hernández Apolinar y al Dr. Lepopoldo Q. Cutz Pool, quienes aceptaron ser parte del jurado de tesis, tomándose la molestia de revisar el manuscrito, brindando sus sugerencias y correcciones para la finalización del mismo.

DEDICATORIA:

A mi madre, Hermina Alfaro Pérez, quien siempre me ha apoyado en todas mis decisiones, proyectos, y forma de vida. Por ser una amiga y ejemplo de lucha constante pese a los constantes embates de esta vida. Por brindarme un techo donde poder vivir y sobre todo por darme la vida.

A mis hermanas Rubí Zafiro y Blaca Estela y mis sobrinos Alexander y Thamara que, de manera directa o indirecta, me han apoyado siempre que he necesitado y sobre todo por mantener con alegría y ganas de vivir a mi madre. Por ser una familia unida.

A toda la familia Catalán y Alfaro: abuelas y abuelos, tías, tíos, primos y sobrinos.

A todos mis amigos del laboratorio de Microartrópodos que me han brindado su ayuda y amistad: Angela Arango, Daniela Pérez, la Dra. Blanca Mejía, Arturo Gómez, Ricardo Iglesias, Carmen Maldonado. Judith Santana, Isaac Leal, Monserrat Lara, Lina Romero y Maira Montejo.

A todos mis amigos, que durante años continúan siguiendo de cerca mi andar: Carlos Ochoa, Oscar Morales, Jair Hernández, Victor Del Castillo, Carlos Serna[†], Maria Ayala, Nadezhda Cano, Adrian Patiño, Hugo Barrón, Rodolfo Soto, Alberto Ruíz, Yolanda Robledo, Jorge A. Serrano, Luis Valdez, y a todos los demás amigos que he conocido a lo largo de estos 10 años de hacer ciencia o también a aquellos que he conocido en este gran placer que es vivir.

RESUMEN

En los sistemas naturales, los organismos establecen distintos tipos de interacciones entre sí y, dependiendo del contexto en el que ocurran, éstas pueden tener un efecto positivo o negativo sobre la dinámica poblacional de las especies involucradas. Por ejemplo, la competencia es una interacción recíproca negativa para las especies que interactúan. De ahí el interés de evaluar el efecto de la interacción de competencia intra e interespecífica sobre algunos caracteres de historia de vida de *Ceratophysella denticulata* (Collembola: Hypogastruridae) en condiciones de laboratorio. Los organismos utilizados en este experimento se colectaron en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y fueron cultivados bajo condiciones de oscuridad total, temperatura de 24°C y HR 70%. Se alimentaron con levadura de pan (*Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E. C. Hansen, 1883). Para evaluar el cambio en caracteres de historia de vida (fecundidad, sobrevivencia, tiempo de eclosión, talla al nacer y edad a la que se alcanza la primera reproducción) por efecto de la competencia intra e interespecífica, se pusieron en competencia 20 organismos de *C. denticulata* (competencia intraespecífica), 20 organismos de *C. denticulata* y 20 de *Schoetella distincta* (competencia interespecífica) y 20 organismos de *S. distincta* (competencia intraespecífica), en frascos de vidrio con un medio de cultivo (yeso y carbón vegetal), suelo y alimento limitado, bajo condiciones controladas de laboratorio. Los resultados mostraron que, en competencia interespecífica, *C. denticulata* manifestó cambios negativos estadísticamente significativos en algunos de sus caracteres de historia de vida (disminución de la fecundidad ($F_{3,45}=9.8696$, $P<0.0001$), retraso en el tiempo de eclosión ($F_{3,45}=13.944$, $P<0.0001$), reducción de la talla corporal de los juveniles al nacer ($F_{3,45}= 363.31$; $P<0.0001$) y retraso en el tiempo al cual se dio la primera reproducción ($F_{3,45}= 5.3309$, $P<0.01$)). Con respecto a la supervivencia, y contrario a lo que se esperaba, los resultados mostraron que la competencia interespecífica no generó cambios estadísticamente significativos ($P>0.05$), en comparación con la competencia intraespecífica. Por lo tanto, se concluye que la competencia interespecífica ejerce una mayor presión sobre el cambio en algunos caracteres de historia de vida de *C. denticulata* que la competencia intraespecífica.

ABSTRACT

In the natural systems, the species establish different types of interactions among themselves and, depending of the context in which this occurs, these can have a positive or negative effect on population dynamics of the species involved. For example, competition is a reciprocal interaction that has a negative result for interacting species. Hence the interest of evaluating the effect of intra- and interspecific competition on some life history traits of *Ceratophysella denticulata* (Collembola: Hypogastruridae) under laboratory conditions. The organisms used in this experiment were collected in the Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel and were cultivated under conditions of total darkness, temperature of 24°C of temperature and 70%HR. They were feeding with yeast (*Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen, 1883). In order to evaluate the change in life history characteristics (fecundity, survival, egg eclosion time, birth size and age of first reproduction) due to interspecific competition, were put on competition 20 organisms of *C. denticulata* (intraspecific competition), 20 organisms of *C. denticulata* and 20 organisms *Schoetella distincta* (interspecific competition) and 20 organisms of *S. distincta* (intraspecific competition), into glass jars with a medium of crop, soil, and limited food, under controlled conditions of laboratory. The results show that, in interspecific competition, *C. denticulata* showed statistically significant changes in some of their history life traits (decrease in fertility ($F_{3,45}=9.8696$, $P<0.0001$), delay in eclosion time ($F_{3,45}=13.944$, $P<0.0001$), reduction of birth size ($F_{3,45}= 363.31$, $P<0.0001$) and delay in the time of first reproduction ($F_{3,45}= 5.3309$, $P<0.01$)). With respect to survival, and contrary to predictions, the results show that interspecific competition generated no statistically significant changes ($P>0.05$) in comparison with the intraspecific competition. Therefore, we conclude that interspecific competition exerts the major pressure on the change of some life history traits of *C. denticulata*, than the intraespecific competition.

ÍNDICE

1.- INTRODUCCIÓN

2.- JUSTIFICACIÓN

3.-OBJETIVOS

3.1.- General

3.2.- Particulares

4.- HIPOTESIS

5.- METODOS

5.1.- Sitio de estudio

5.2.- Sistema de estudio

5.2.1.- Distribución geográfica de *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941) y *Schoettella distincta* (Denis,1931)

5.3.- Colecta de organismos

5.4.- Establecimiento de cultivos, identificación y determinación de la proporción sexual de *C. denticulata* y *S. distincta*.

5.5.- Aspectos del ciclo de vida de *C. denticulata* y *S. distincta* y registro de caracteres de historia de vida de *C. denticulata* bajo competencia intraespecífica y con suministro de alimento a libre demanda

5.6.- Efecto de la interacción de competencia interespecífica sobre caracteres de historia de vida de *C. denticulata*

5.7.- Determinación de la proporción sexual de *C. denticulata* y *S. distincta*

6.- RESULTADOS

7.- DISCUSIÓN y CONCLUSIONES

8.- LITERATURA CITADA

1.- INTRODUCCIÓN

En los sistemas naturales, los organismos establecen distintos tipos de relaciones entre ellos, lo cual se conoce como interacciones. Cuando la relación se lleva a cabo entre individuos de la misma especie se refiere a una interacción intraespecífica, y cuando la relación es entre individuos de diferentes especies se refiere a una interacción interespecífica (Gotelli, 2008). Estas relaciones pueden tener un efecto positivo, negativo o neutro sobre la dinámica poblacional de las especies involucradas, dependiendo del contexto en el que ocurran. Las interacciones de competencia, depredación o mutualismo encontradas en el suelo, son resultado de la gran diversidad vegetal y animal que ahí se encuentra (Delaporte y Bellido, 1995; Schaefer, 1995).

La interacción de competencia se caracteriza porque, en ésta, las especies involucradas tienen un efecto recíproco negativo sobre su tasa de crecimiento y tamaño poblacional (Gotelli, 2008). La competencia puede llevarse a cabo de dos formas: por explotación de recursos y por interferencia. En la primera, los organismos de una especie o entre organismos especies diferentes, que están en interacción, utilizan un recurso (alimento, espacio, parejas reproductivas, etc.) a un tiempo o con estrategias propias, de tal forma que hay un agotamiento del mismo y, por ende, un decremento poblacional en una o ambas especies. Por otro lado, la interferencia ocurre cuando un individuo o población de una especie interfiere directamente con otro individuo o población de la otra especie para acceder al recurso, o se comporta de tal manera que reduce la explotación eficiente del recurso que se comparte con la otra especie (Gotelli, 2008). Cuando la competencia es intraespecífica, todos los organismos de la especie tienen necesidades muy similares para sobrevivir, crecer y reproducirse; pero la necesidad combinada de todos estos organismos por un mismo recurso puede exceder la oferta del mismo (Begon *et al.*, 1999). Por lo tanto, si todos los organismos buscan su supervivencia, es necesaria una coexistencia, o permanecer en un punto de equilibrio estable donde no se exceda la capacidad de carga del recurso del cual dependen los organismos. Por otro lado, en la competencia interespecífica, el efecto ecológico consistirá, de

manera general, en que una especie pueden ser eliminada del hábitat por la competencia de individuos de otra especie o, en el caso de que ambas especies coexistan, que los individuos de por lo menos una de ellas sufran reducciones en su supervivencia y/o fecundidad (Begon *et al.*, 1999). Según los modelos de competencia de “Lotka-Volterra” (Volterra, 1926 y Lotka, 1932 en Begon *et al.*, 1999), existen cuatro posibles resultados que derivan de la interacción entre dos especies: 1) que la especie *a* desplaza a la especie *b*, 2) que la especie *b* desplaza a la especie *a*, 3) que ambas especies coexistan en un equilibrio estable, y 4) que haya exclusión competitiva en un equilibrio inestable (Begon *et al.*, 1999).

Las interacciones, como la competencia y otras, se pueden analizar en diferentes sistemas, entre ellos las comunidades de organismos edáficos, permitiendo entender no sólo aspectos relacionados con el desarrollo de los ciclos biogeoquímicos en el suelo, sino también la composición y dinámica de las cadenas tróficas edáficas, así como cambios en la disponibilidad de nutrientes del suelo (Santos y Whitford, 1981). Por otro lado, las interacciones que se generan entre organismos que habitan en el suelo o sobre este, ya sea en un mismo nivel trófico o diferente, pueden regular la gran diversidad que se encuentra en un sistema dado (Wardle, 2006). Por ejemplo, en grupos como los hongos se ha observado que, durante la descomposición de materia vegetal fresca, las especies que colonizan primero se encargan de degradar productos como la celulosa a formas simples y esto incrementa la diversidad de hongos que se establecen posteriormente (Wardle, 2006). Otro ejemplo, es la dispersión de hifas y bacterias que es llevada a cabo por invertebrados detritívoros, que favorecen la colonización y diversidad de estos organismos en nuevos microambientes (Müller *et al.*, 2002; Wardle, 2006). En general, las interacciones, ya sea intra o interespecíficas, implican el uso de un mismo recurso para sobrevivir, aunque otras han derivado en el intercambio de una serie de beneficios y servicios que incluyen, además de la alimentación, transporte, protección, refugio, entre otros (De Val y Boege, 2013).

Si bien las interacciones son parte de las constantes presiones de selección, también promueven la evolución mediante el desarrollo de múltiples soluciones adaptativas, esto es a través de la

variación en algunos caracteres de historia de vida de las especies. Por ejemplo, McPeck y Peckarsky (1998) mencionan que la selección natural moldeará el comportamiento y desarrollo de las especies dependiendo de la intensidad con que se llevan a cabo las interacciones intra o interespecíficas. Los caracteres de historias de vida se pueden definir como un conjunto de atributos que han ido cambiando a lo largo del tiempo evolutivo de las especies y están directamente relacionados con su adecuación. Estos caracteres son: el tiempo de vida, tamaño al nacer, tiempo de desarrollo, edad y talla a la que se alcanza la madurez sexual, número y proporción sexual de los descendientes, edad y talla específica de los progenitores, edad y talla específica a la que se tiene mayor mortalidad (Stearns, 1992). Cuando los organismos se encuentran bajo la influencia de factores bióticos (interacciones) y abióticos (condiciones ambientales), la selección natural podría moldear dichos caracteres de historia de vida, provocando cambios que pueden estar sujetos a limitaciones intrínsecas del organismo, y que representan alguna ventaja adaptativa para hacer frente a estas presiones de selección, y con ello permitir a los organismos maximizar su adecuación (Caswell, 1983; Stearns, 1992, 2000). Sin embargo, los cambios en caracteres de historia de vida también pueden no ser la mejor solución ante las presiones de selección en un ambiente determinado y, por lo tanto, tener un efecto negativo en su adecuación (Gotelli, 2008).

Se ha pensado que los caracteres de historia de vida son el resultado de la asignación diferencial de energía entre diferentes funciones del organismo. Por ejemplo, por recursos internos limitados dando lugar a lo que conocemos como disyuntivas (*trade-off*). Las disyuntivas son el costo que se paga en favorecer la adecuación, cuando un cambio positivo en un carácter está ligado al cambio negativo en otro (Stearns, 1989). En un contexto energético, si los recursos internos son limitados e insuficientes para cubrir los gastos de construcción y mantenimiento del organismo, entonces habrá una disyuntiva entre dos caracteres de historia de vida que estén limitados por un recurso en común (Stearns, 1989). Es decir, el incremento en la cantidad de recurso que se destina a uno de los caracteres significa la disminución de recurso hacia el otro carácter (Zera y Harshman, 2001).

Las disyuntivas pueden ocurrir entre caracteres fisiológicos expresados durante el mismo o diferente lapso de tiempo dentro del ciclo de vida de los organismos y pueden ser resultado de variación en factores genéticos y ambientales; o bien, por una combinación de ambos, dando lugar a una interacción negativa entre caracteres (Zera y Harshman, 2001). Las disyuntivas más importantes involucran el costo de la reproducción. Este costo involucra dos componentes principales: los costos de la reproducción en el presente y a futuro (Stearns, 1989; Zera y Harshman, 2001).

Así pues, la teoría de historias de vida analiza cómo la variación en caracteres por efecto de la selección natural produce cambios en la adecuación de los organismos (Schluter *et al.*, 1991; Stearns, 1992; Benabib, 1993; Oromi *et al.*, 2012). Estos cambios en la adecuación pueden influenciar el resultado de las interacciones o producir fluctuaciones en la estructura poblacional de los organismos involucrados y repercutir en la dinámica de un sistema dado (Stearns, 1992; Bernstein *et al.*, 2002; Hazell *et al.*, 2006).

De acuerdo a estas ideas, se tienen algunos estudios donde se han observado cambios en caracteres de historia de vida de algunos grupos de insectos y de colémbolos por efecto de interacciones intra o interespecíficas. Por ejemplo Callejas (2002), menciona que, en un sistema planta-herviboro-competidor y parasitoide analizado en escarabajos granívoros, establece que, bajo competencia interespecífica, existe un efecto en algunos caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) como el aumento en el tiempo de desarrollo y reducción de la supervivencia, de la talla de la prole y de la fecundidad. Por otro lado, en dípteros (*Aedes aegypti* y *Culex pipiens quinquefasciatus*), lepidópteros (*Pararge aegeria* y *Ephesia kuehniella*), himenópteros (*Venturia canescens*) y ortópteros (Acrididae), se ha observado que, ante el aumento de la densidad de organismos interactuando bajo competencia intraespecífica hay una reducción o aumento de la talla y peso corporal en larvas y adultos, una menor supervivencia y fecundidad de adultos, una disminución de la longevidad de larvas, un retraso de la pupación, un incremento

del tiempo de desarrollo y una reducción del tiempo al que se alcanza la madurez sexual (Agnew *et al.* 2000, 2002; Bernstein *et al.* 2002; Fielding, 2004; Gibbs *et al.* 2004;)

Particularmente, en el caso de los colémbolos existe muy poca información sobre el tema de las historias de vida, sin embargo, se han hecho algunos trabajos como el de Sabatini e Innocenti (2000) y Bracht *et al.* (2007), quienes registran que, como consecuencia de la variación en las especies de hongos ofrecidas como alimento a *Mesaphorura krausbaueri*, ocurren cambios en caracteres de historias de vida como el aumento o disminución de la tasa de crecimiento corporal, supervivencia y fecundidad; disminución del tiempo al cual se alcanza la madurez sexual; reducción del ciclo de vida y mortalidad temprana. Por otro lado, Choi *et al.* (2008) mencionan que, bajo la influencia de herbicidas, ocurre una disminución de la supervivencia y de la reproducción de *Paronychiurus kimi* (Onychiuridae).

En otros trabajos, como los de Christiansen (1967) y Christiansen *et al.* (1992), aunque no se menciona en sentido estricto el cambio en caracteres de historia de vida de colémbolos por efecto de interacciones, se aporta información relacionada con esta teoría. Estos autores mencionan que, en condiciones de laboratorio, los colémbolos son excelentes como objeto de estudio debido a que poseen ciertas características que permiten diseñar experimentos que ayudan a conocer y analizar diferentes tipos de interacciones entre ellos, por ejemplo una talla pequeña, limitado movimiento, reproducción con dietas similares, ciclo de vida corto (menos de un mes de huevo-huevo). Por otro lado, también mencionan que un sistema donde existe una interacción de competencia interespecífica se pueden dar tres tipos de resultados: 1) que una de las especies domine desde el comienzo y a lo largo de toda la interacción; 2) que una de las especies domine al principio pero eventualmente sea reemplazada por la otra especie; 3) que ninguna de las especies domine y coexistan indefinidamente. Estos resultados, aunque no lo mencionan los autores, podrían estar relacionados con cambios de caracteres de historias de vida. Por ejemplo, si en una interacción de competencia por alimento una de las especies involucradas es mejor competidor que la otra, podría ocasionar que esta última obtenga una menor cantidad de recursos para destinar a su reproducción,

afectado así su adecuación. Así, conforme avanza el tiempo de la interacción esta especie más debil terminaría siendo excluida.

A partir de esta evidencia se pueden mencionar en general algunos efectos positivos y negativos sobre la adecuación de los organismos. Entre los efectos positivos, se encuentra el aumento de la talla corporal y la supervivencia de los descendientes, que se traduce en ciertas ventajas como: una mayor capacidad de competencia por interferencia donde los individuos de mayor talla compiten mejor por los recursos y donde las hembras de mayor talla pueden destinar mayor cantidad de energía a la reproducción, produciendo así huevos con mayor contenido energético que podría beneficiar la supervivencia de los descendientes. Por otro lado, una menor talla corporal puede aumentar también la supervivencia y reproducción debido a que cuando hay una reducida disponibilidad de recursos, los organismos necesitan menos alimento y optimizan su uso al máximo para realizar estas funciones (Nylin y Gotthard, 1998). En el caso de una rápida maduración, ésta aporta beneficios como el acortamiento del tiempo generacional y una reducción del tiempo de exposición de los juveniles ante factores que puedan aumentar su mortalidad antes de su primer evento reproductivo, por otro lado, una maduración tardía puede tener efectos positivos como un tiempo prolongado en el cual crecer y adquirir una gran talla corporal que beneficie la fecundidad (Stearns, 2000, Gotelli, 2008).

Con respecto a los efectos negativos, se ha encontrado que un decremento en la talla corporal de una hembra, por ejemplo debido a la escases de alimento, puede dar como resultado una reducción en la cantidad de recursos disponibles para la producción de huevos (Nylin y Gotthard, 1998). La constante reducción en la fecundidad podría traducirse en un decremento en la tasa de crecimiento poblacional de la especie (Gotelli, 2008). Así mismo, un decremento en la cantidad de energía destinada a la producción de huevos, provoca que emerjan crías de menor talla corporal, con altas tasas de mortalidad o que al llegar a la etapa de adulto mueran en poco tiempo (Agnew *et al.*, 2000, 2002; Bernstein *et al.*, 2002).

2.- JUSTIFICACIÓN

En particular, en este trabajo se propone como sistema de estudio los colémbolos porque presentan una rápida respuesta ante presiones ambientales en condiciones naturales y de laboratorio, características que los hace adecuados para evaluar cambios en sus historias de vida en corto tiempo. La información que se genere contribuirá a la comprensión de los efectos que tienen las interacciones, en este caso la competencia intra e interespecífica, sobre caracteres de historias de vida de colémbolos, puesto que a la fecha la información es escasa y no se tiene ningún dato para México, y dada la importancia del grupo en procesos de descomposición, tales datos pueden ser de ayuda para entender procesos ecológicos importantes como la velocidad de fragmentación o degradación de la materia orgánica y formación del suelo, particularmente en la REPSA, o bien para proponer estrategias para la recuperación de sitios alterados.

En general los microartrópodos son de suma importancia en los sistemas terrestres, ya que estos organismos desempeñan diversas actividades en los procesos biológicos y fisicoquímicos del suelo, lo que los hace de vital importancia en la fertilidad del mismo. Por ejemplo, Santos y Whitford (1981) mencionan que la exclusión de microartrópodos, como los colémbolos, por medio de insecticidas causa un decremento de la tasa de descomposición de la materia orgánica en un 53%. En este contexto, es relevante el estudio de estos organismos, ya que no sólo forman una parte fundamental en los procesos de reciclaje de nutrientes, sino que también ayudan a controlar la composición de las comunidades de organismos desintegradores (bacterias y hongos), lo cual incide directamente sobre las tasas de descomposición de la materia orgánica (Kaneda y Kaneko, 2008; Yang *et al.*, 2012). Además, los colémbolos tienen una gran influencia sobre la estructura de algunos suelos, ya que sus heces pueden ayudar a retardar la liberación de los nutrientes esenciales para las raíces de plantas y servir de sustrato para otros microorganismos (bacterias y hongos). Por otro lado, los colémbolos son elemento fundamental en las cadenas

tróficas al ser recurso para otros invertebrados como ácaros, escarabajos y hormigas (Palacios-Vargas *et al.*, 2000).

3.- OBJETIVOS

3.1.- Objetivo general

- Estimar el efecto de la competencia intra e interespecífica sobre algunos caracteres de historia de vida de *Ceratophysella denticulata* (Collembola: Hipogastruridae)

3.2.- Objetivos particulares

- Describir aspectos del ciclo de vida (tamaño y apariencia del huevo, tiempo de eclosión del huevo, talla y apariencia de los juveniles al nacer, número de mudas hasta alcanzar la mayor talla corporal, talla y apariencia de adulto de *Ceratophysella denticulata* y *Schottella distincta* bajo condiciones de laboratorio.
- Evaluar el efecto de la competencia intra e interespecífica sobre la variación en algunos caracteres de historia de vida de *Ceratophysella denticulata* (tiempo de eclosión, fecundidad, supervivencia, talla de la progenie al nacer, edad a la primera reproducción) en condiciones de laboratorio.

4.- HIPÓTESIS

De acuerdo con lo antes descrito, si la interacción de competencia por alimento actúa como presión de selección sobre *C. denticulata*, siendo más fuerte el efecto de la competencia interespecífica que la intraespecífica, entonces se espera un efecto negativo sobre algunos caracteres de historia de

vida, tales como: retraso del tiempo de eclosión, disminución de la fecundidad y supervivencia, reducción de la talla corporal al nacer, retraso de la edad a la que alcanzan su primera reproducción.

5.- MÉTODOS

5.1.- Sitio de estudio

Se eligió como sitio de estudio a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA; 19°18'21''–19°20'11'' Norte y 99°10'15''–99°12'4'' Oeste) que se caracteriza por poseer suelos con alta acumulación de materia orgánica en grietas, fisuras y depresiones del terreno, sin embargo, son suelos con un espesor de pocos centímetros por lo que es difícil distinguir horizontes edafológicos típicos (Rzedowski, 1994). Son suelos con arenas (52-58%), limos (30-40 %) y arcillas (8-12%) moderadamente ácidos, con una gran cantidad de materia orgánica (5.3-12.1 %), ricos en potasio y calcio pero pobres en nitrógeno ($\text{NH}_4 < 0.00014\%$, $\text{NO}_2 < 0.00021\text{-}0.00011\%$) y fósforo (0.00002%) aprovechables (Rzedowski, 1994). La temperatura media anual es de 14 a 15.5 °C con variaciones extremas que van de 6 a 34.6 °C y una precipitación que fluctúa entre 700 y 950 mm por año (Valiente-Baunet y Luna, 1994). El clima, según la clasificación de Köppen, es templado sub-húmedo con régimen de lluvias de verano (Soberón *et al.*, 1994). El tipo de vegetación es de matorral xerófilo de alta elevación (<http://www.repsa.unam.mx>).

5.2.- Sistema de estudio

La REPSA cuenta con el registro de al menos 55 especies de colémbolos (Palacios-Vargas, *et al.*, 2009) y donde puede ser interesante evaluar aspectos ecológicos de estas especies que están implicadas en los procesos de reciclaje de nutrientes y formación de suelo de la zona.

C. denticulata y *S. distincta*, son dos de las especies reportadas para la REPSA, se caracterizan por encontrarse con mucha frecuencia compartiendo el mismo nicho, lo cual sugiere que se encuentran interactuando de alguna forma en este sistema natural. Desafortunadamente, con excepción del trabajo de Skarzynski (2000) donde se abordan aspectos de cambios morfológicos y de comportamiento de *C. denticulata* durante su reproducción, no existe algún otro trabajo donde se aborde en sentido estricto el tema de la historia de vida de estas especies o aspectos de la biología de la especie.

5.2.1.- Distribución geográfica de *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941) y *Schoettella distincta* (Denis, 1931).

Según Bellinger *et al.* (1996-2015), *C. denticulata* muestra una distribución relativamente amplia, principalmente en la región Holarctica. Para el continente Americano se encuentra principalmente en la región Neártica y con menor presencia en la región Neotropical. Para el caso de México (Fig. 1), los registros de *C. denticulata* se ubican en la región central del país, en el Estado de México, D. F, Morelos y Puebla; y con menor registro en los estados de Baja California Sur, Chihuahua, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Querétaro, Tamaulipas, y Veracruz (Delgado, 2010).



Figura 1. Distribución geográfica en México de *C. denticulata*. Tomado y modificado de www.gbif.org (2015)

En el caso de *S. distincta* su distribución está restringida sólo al continente Americano, predominantemente en la región Neotropical y en menor grado en la región Neártica. En México (Fig. 2), *S. distincta* cuenta con registros en los estados de Baja California Sur, Durango, Guerrero, Hidalgo, Michoacán Puebla, Veracruz, Edo. de México y D. F (Delgado, 2010; Bellinger *et al.*, 1996-2015).



Figura 2. Distribucion geográfica en México de *S. distincta*. Tomado y modificado de www.gbif.org (2015)

5.3.- Colecta de organismos

Para obtener los organismos necesarios para el establecimiento del cultivo, se hicieron colectas de suelo y hojarasca dentro del Jardín Botánico Exterior ubicado dentro de la REPSA (19° 14' - 19° 25' N - 99° 08' - 99° 15' W). Las muestras de suelo fueron procesadas mediante embudos de Berlese-Tullgren. Para mantener a los colémbolos se utilizaron frascos de vidrio de 135 ml con una capa de 2 cm de espesor de medio de cultivo húmedo hecho con una mezcla de carbón vegetal y yeso (1:9 respectivamente). Además del medio de cultivo se agregó una capa fina de suelo previamente tamizado que se extrajo de la misma zona de colecta de los organismos.

5.4.- Establecimiento de cultivos, identificación y determinación sexual de *C. denticulata* y *S. distincta*

Los organismos de *C. denticulata* y *S. distincta* que lograron extraerse de la colecta fueron mantenidos bajo condiciones controladas de oscuridad total, temperatura promedio de 24° (e.e = 1.08) y una humedad relativa de 70% en una incubadora HINOTEK Mod. MGC-450HPY-2. Se suministró constantemente levadura de pan (*Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E. C. Hansen, 1883) como alimento. Todos los frascos fueron revisados cada 24 horas para el registro de cualquier cambio y mantener las condiciones de humedad y alimento óptimas para el crecimiento de los organismos.

Para confirmar la identidad de las especies, algunos organismos se sacrificaron en alcohol al 70% y fueron montados en preparaciones semipermanentes en líquido de Hoyer. La identificación se hizo con un microscopio de contraste de fases Carl Zeiss y con las claves de Palacios-Vargas y Castaño-Meneses (1998) y Bellinger *et al.* (1999 en Bellinger *et al.* 1996-2015). El establecimiento y mantenimiento de los cultivos se hizo teniendo como referencia estudios previos como el de Joosse y Testerink (1977), Moore *et al.* (2005) y Choi *et al.* (2008).

Para asegurar la reproducción de ambas especies, fue necesario determinar previamente el tamaño y sexo de los organismos adultos. Para ello se extrajeron y sacrificaron al azar un total de 190 organismos de *C. denticulata* y de *S. distincta*, que fueron montados en preparaciones semipermanentes en líquido de Hoyer para poder observar la placa genital bajo un microscopio óptico (marca Carl Zeiss, Sin modelo).

Para *C. denticulata* se montaron un total de 140 organismos, de los cuales se obtuvieron 104 hembras, 25 machos, 4 pre-adultos y 7 no se pudieron sexar, debido a que se estropearon mucho los organismos durante el montaje. La proporción sexual resultante fue de 4:1. Además, se pudo observar que las hembras adultas eran de mayor talla corporal (mínimo 1.6 mm y máximo 2.2 mm)

y con coloración amarillo claro. Los machos adultos eran de menor talla (mínimo 0.7 mm y máximo 1.2 mm) y con una coloración marrón claro (Figs. 3 y 4).



Figura 3. Hembra adulta de *C. denticulata*.



Figura 4. Macho adulto de *C. denticulata*.

Para *S. distincta* se montaron un total de 50 organismos de los cuales 43 fueron hembras y en 7 no se pudo observar la placa genital debido a que se dañó el cuerpo del organismo durante el montaje. Debido a que la mayoría de los organismos fueron hembras se decidió no sacrificar más organismos y se infiere que esta especie tiene la capacidad de reproducirse por partenogénesis en condiciones de laboratorio, ya que en un trabajo de Díaz y Palacios-Vargas (1983) se menciona la descripción de la placa genital del macho de esta especie. Por lo tanto, la explicación es que sólo se colectaron hembras y a partir de estas se obtuvieron los cultivos en el laboratorio.

En general las hembras adultas alcanzaron una talla máxima de 1 a 1.2 mm, con una coloración violeta claro (Fig. 5)



Figura 5. Hembra de *S. distincta*.

5.5.- Aspectos del ciclo de vida de *C. denticulata* y *S. distincta* bajo competencia intraespecífica y con suministro de alimento a libre demanda.

Para registrar algunos aspectos del ciclo de vida de ambas especies bajo el efecto de competencia intraespecífica, se extrajeron al azar huevos de los cultivos iniciales, justo después de la

oviposición. Estos huevos se colocaron en frascos con las mismas características y bajo las mismas condiciones de oscuridad, temperatura, humedad y alimento, que se agregó a libre demanda una vez que emergieron los juveniles. En promedio se colocaron 17 huevos por frasco, lográndose obtener un total de 19 frascos durante este periodo de tiempo (13 para *C. denticulata* y 6 para *S. distincta*). La diferencia en el número de frascos fue debido a que los huevos de *S. distincta* fueron más susceptibles al ataque de hongos una vez que eran transportados y aislados para su observación y seguimiento, y por lo tanto, sólo en estos 6 frascos se logró observar aspectos de su desarrollo

5.6.- Efecto de la competencia intra e interespecífica sobre el cambio en algunos caracteres de historia de vida de *C. denticulata* y con suministro limitado de alimento

Para el registro de cambios en caracteres de historia de vida de *C. denticulata* por efecto de la competencia intra e interespecífica, se utilizaron tres bloques, con 15 réplicas o frascos cada uno, bajo los siguientes tratamientos: 1) *C. denticulata* en competencia con *S. distincta*; 2) *C. denticulata* aislada y 3) *S. distincta* aislada (cinco réplicas por tratamiento y con desfase de 8 días, a fin de contar con el tiempo necesario para la revisión de los frascos). En cada réplica se colocaron hembras y machos de colémbolos adultos de acuerdo al tratamiento, 20 organismos de *C. denticulata* (proporción 1:1) y 20 organismos de *S. distincta* (todas hembras). A estos organismos se les denominó **progenitores**, tal y como se muestra en la Tabla 1. El número de organismos que fueron puestos en cada replica se determinó por observación personal durante la fase de establecimiento de los cultivos.

Tabla 1. Distribución de organismos por bloque y por tratamiento

Bloque/tratamiento	<i>C. denticulata</i> (competencia intraespecífica)	<i>S. distincta</i> (competencia intraespecífica)	<i>C. denticulata</i> vs <i>S. distincta</i> (competencia interespecífica)
Bloque 1 10 de Octubre	5 frascos, cada uno con 20 organismos (10 hembras+10 machos)	5 frascos, cada uno con 20 organismos (todas hembras)	5 frascos, cada uno con 20 organismos de <i>C. denticulata</i> (10 machos+10 hembras) y 20 organismos de <i>S. distincta</i> (todas hembras)
Bloque 2 18 de Octubre	5 frascos, cada uno con 20 organismos (10 hembras+10 machos)	5 frascos, cada uno con 20 organismos (todas hembras)	5 frascos, cada uno con 20 organismos de <i>C. denticulata</i> (10 machos+10 hembras) y 20 organismos de <i>S. distincta</i> (todas hembras)
Bloque 3 26 de Octubre	5 frascos, cada uno con 20 organismos (10 hembras+10 machos)	5 frascos, cada uno con 20 organismos (todas hembras)	5 frascos, cada uno con 20 organismos de <i>C. denticulata</i> (10 machos+10 hembras) y 20 organismos de <i>S. distincta</i> (todas hembras)

Cuando se presentó el evento reproductivo de los **progenitores** se contabilizó: el número de huevos puestos durante cada evento reproductivo y se registraron las características: color, tamaño y forma de los huevos. Posteriormente, se registró el tiempo de eclosión, o sea el número de días transcurridos a partir de la fecha de oviposición y hasta que emergieron los juveniles. A estos juveniles se les denominó **progenie** y en ellos se registró el tiempo de eclosión, la talla al nacer (la talla se tomó a partir de la base de las antenas y hasta el final del sexto segmento abdominal), la edad a la que alcanzaron la madurez sexual, la supervivencia y la fecundidad de acuerdo con los términos de la Tabla 2. El registro de caracteres se hizo mediante la observación directa y diaria de los organismos en cada frasco con uso de un microscopio estereoscópico marca Carl Zeiss, modelo: Stemi DV4.

Tabla 2. Registro de caracteres de historia de vida

Carácter	Registro
Edad a la que se alcanzó la madurez sexual	Número de días promedio transcurridos desde la eclosión de los huevos y hasta el primer evento de reproducción.
Tiempo de eclosión	Número de días promedio transcurridos desde la oviposición y hasta que emergieron los juveniles
Talla de la progenie al nacer	Talla promedió de los organismos al momento de emerger (10 organismos al azar)
Supervivencia de la progenie	Número de organismos que lograron emerger con respecto al total de huevos ovipositados en cada frasco y durante cada evento de reproducción.
Fecundidad	Número total de huevos ovipositados entre el número de hembras en cada frasco y por cada tratamiento

Para evitar que ocurriese confusión en el registro de eventos reproductivos y de muda entre los organismos, se retiró a todos los **progenitores** del sistema cuando los juveniles de la **progenie** estaban cerca de alcanzar la talla de los progenitores.

Para asegurar la presión de competencia por alimento, a cada uno de los 45 frascos se adicionó un total de 90 micropelets de levadura (Fig. 6). Estos fueron racionados en 4 tiempos, 30 micropelets al inicio del cultivo y 3 raciones posteriores de 20 micropelets cada 10 días. Por observación personal, se determinó que éste número de micropelets era la cantidad mínima para que los organismos soportaran los días entre cada suministro. Por otro lado, también se observó que no podían ser puestos los 90 micropelets al mismo tiempo ya que la humedad del microambiente dentro de los frascos propiciaba que la levadura desarrollara hifas donde los juveniles quedaban atrapados y morían en un corto tiempo. Los micropelets cubiertos por hifas fueron reemplazados si estaban completos y se dejaron en el frasco si ya habían sido parcialmente consumidos.



Figura 6. Micropelets de levadura (*Saccharomyces cerevisiae*)

Para evaluar el efecto del tratamiento sobre los caracteres de historia de vida se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía con el programa STATISTICA. Los datos de sobrevivencia que se obtuvieron como porcentajes fueron transformados mediante la función del arco-seno de la raíz cuadrada para poder aplicar la prueba estadística. En caso de encontrar diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples utilizando la prueba de Tukey ($\alpha=0.05$)

5.7.- Determinación de la proporción sexual de *C. denticulata* y *S. distincta* al final de la competencia intra e interespecífica con recurso de alimento limitado

Para determinar la proporción sexual al final del experimento se capturaron y sacrificaron al azar 10 organismos de *C. denticulata* y *S. distincta* por cada frasco. Todos los organismos fueron montados en preparaciones semipermanentes en líquido de Hoyer para poder observar la placa genital en el microscopio óptico. Finalmente se aplicó una prueba de X^2 para averiguar si hay diferencias entre la proporción sexual obtenida para *C. denticulata* bajo competencia intra e interespecífica.

6.- RESULTADOS

Aspectos del ciclo de vida de *C. denticulata* y *S. distincta* bajo competencia intraespecífica y suministro de alimento a libre demanda

Para *C. denticulata*, al momento de la oviposición los huevos presentaron una forma esférica, son de color blanco nacarado y con un tamaño de 0.15 a 0.16 mm. Tres días después los huevos cambiaron a un aspecto hialino, tomando una forma comprimida lateralmente y con aumento de tamaño de 0.17 a 0.2 mm. En este momento ya eran notables las manchas oculares del juvenil en desarrollo (Fig. 7).

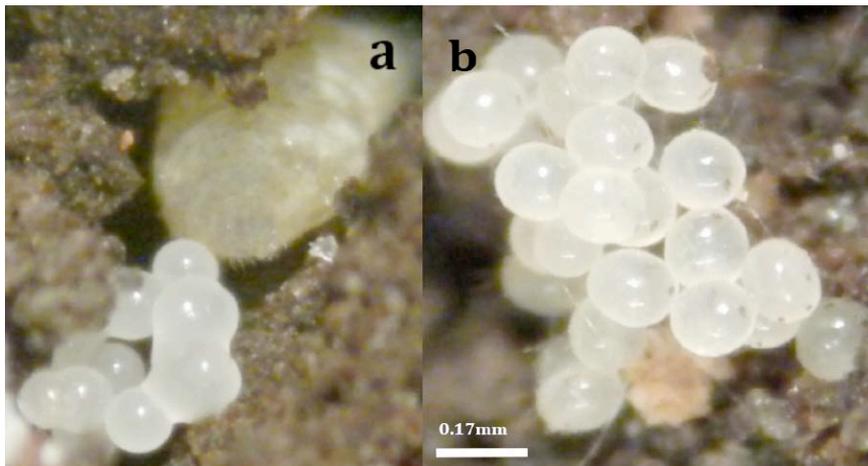


Figura 7. a, Oviposición de huevos de *C. denticulata*; b, apariencia de los huevos tras haber transcurrido 7 días de la oviposición.

El tiempo de eclosión de los huevos se dio a los 6.52 días ($e.e = \pm 0.193$; mínimo 5 y máximo 8 días) y al momento de emerger, los individuos juveniles presentaron una talla corporal de 0.32 mm (± 0.004 ; mínimo 0.3 y máximo 0.35 mm) (Fig. 8). Los juveniles al emerger no presentaron pigmentación en el cuerpo, pero después de dos días adquirieron una coloración rosada muy pálida hasta pasar a una tonalidad amarillo-marrón que se mantuvo hasta alcanzar la mayor talla corporal.



Figura 8. Juveniles de *C. denticulata* al momento de emerger.

El primer evento reproductivo se dio entre la cuarta y quinta muda, a los 23.6 días de vida (± 0.476 ; mínimo de 20 y máximo de 26 días). La mayor talla corporal que se registró fue de 1.7 mm (± 0.035 ; máximo 2.2 y mínima de 1.65) al momento de la octava muda, 45 días de vida (Fig. 9). Desde el momento de emerger y hasta que los organismos alcanzaron la mayor talla corporal se registraron entre 7 y 8 mudas sin un patrón de días definido entre estas, excepto en la primera muda que se presentó a los cuatro días de nacer (mínimo tres y máximo cinco días).

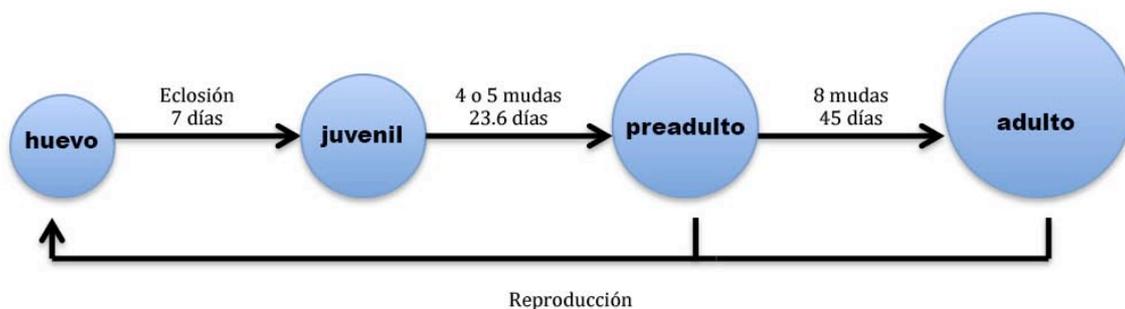


Figura 9. Ciclo de vida de *C. denticulata*

En el caso de *S. distincta* no fue posible registrar los mismo datos como en *C. denticulata*, pero se pudo observar que, al momento de la oviposición, los huevos presentan una forma esférica, son de color blanco nacarado, y con un tamaño de 0.105 mm (mínimo 0.1 y máximo 0.11 mm). Después de dos a tres días los huevos aumentaron a 0.15 mm, con coloración hialina, forma comprimida lateralmente y con presencia de las manchas oculares del juvenil en desarrollo. El tiempo de eclosión de los huevos fue a los 6 días (± 0.516 ; mínimo 5 y máximo 8 días). Al momento de emerger, los organismos juveniles presentaron una talla de 0.27 mm (± 0.006 ; mínimo 0.24 y máximo 0.3 mm) y sin pigmento, pero después de dos días éstos comenzaron a desarrollar pigmento color violeta muy claro que se mantuvo así hasta alcanzar la mayor talla corporal.

Efecto de la interacción de competencia intra e interespecífica sobre el cambio de algunos caracteres de historia de vida de *C. denticulata*.

Si bien este trabajo se enfocó sólo en cambios de caracteres de historia de vida de *C. denticulata* por efecto de la competencia intra e interespecífica, también se hace referencia en las figuras a los efectos sobre *S. distincta* a fin de comparar los patrones encontrados entre ambas especies.

Fecundidad

Se encontró que durante la competencia interespecífica la fecundidad de *C. denticulata* se redujo significativamente ($F_{3,45}=9.8696$, $P<0.0001$). Esto es porque, en competencia intraespecífica, *C. denticulata* ovipositó 42.2 huevos por hembra (± 4.7) mientras que en competencia interespecífica las hembras sólo lograron ovipositar 32.2 huevos (± 4.3), lo cual representa una disminución de 23.6 % (Fig. 10).

De manera similar, cuando las hembras de *S. distincta* se encontraban en competencia intraespecífica lograron ovipositar 26 huevos por hembra (± 4.5), y durante la competencia interespecífica, sólo ovipositaron 8.45 huevos (± 4.3), lo cual representa una disminución de la fecundidad del 67.53%.

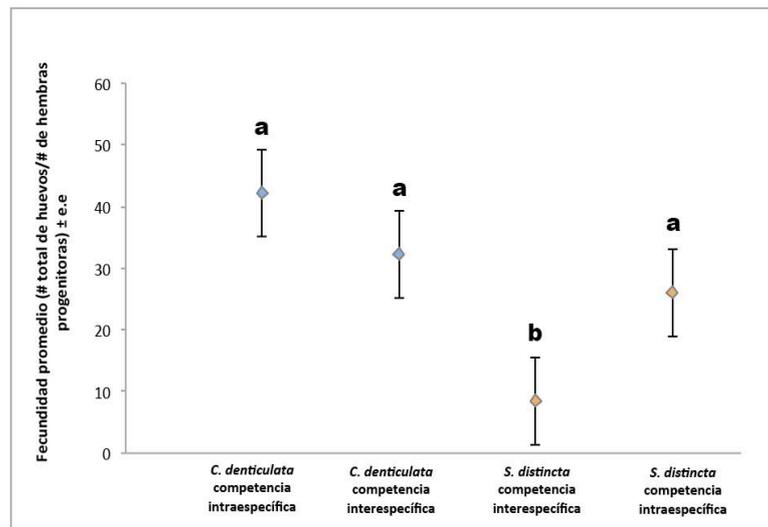


Figura 10. Fecundidad promedio de hembras progenitoras de *C. denticulata* y *S. distincta* bajo competencia intra e interespecífica.

Supervivencia

Aunque hubo una reducción en la supervivencia de *C. denticulata*, el análisis estadístico mostró que no hay diferencias significativas entre tratamientos ($P > 0.05$). Los resultados muestran que la supervivencia de la prole de *C. denticulata* al estar en competencia intraespecífica fue del 56.42 % (± 0.60), mientras que en competencia interespecífica la supervivencia se redujo a 56.30 % (± 0.55). Esta diferencia representa una reducción mínima de 0.21% y como se mencionó no es significativa. (Fig. 11).

S. distincta, por su parte, en competencia intraespecífica tuvo una supervivencia de 39.99 % (± 0.05) mientras que en competencia interespecífica fue de 55.27 % (± 0.05), lo que representa un incremento de 43.21%.

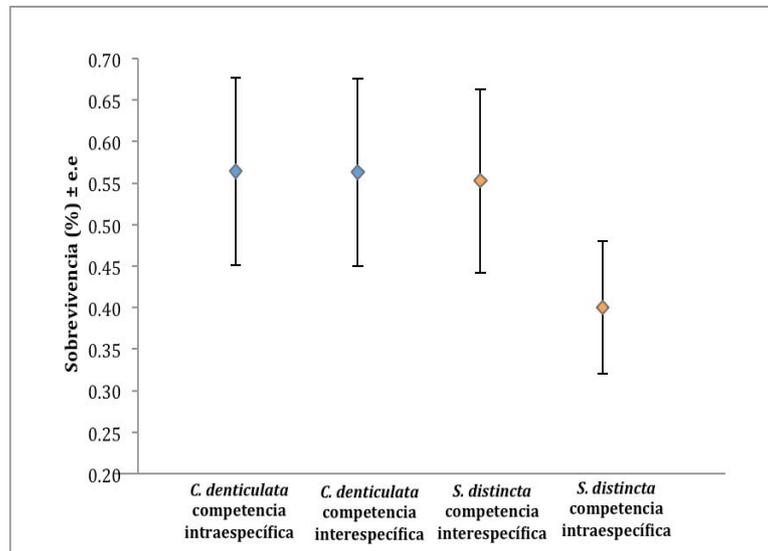


Figura 11. Supervivencia de *C. denticulata* y *S. distincta* bajo competencia intra e interespecífica.

Tiempo de eclosión

Se encontró que, bajo competencia interespecífica, hubo un retraso significativo ($F_{3,45}=13.944$, $P<0.0001$) del tiempo de eclosión de los huevos de *C. denticulata*. Esto es, durante la competencia intraespecífica, los huevos de *C. denticulata* eclosionaron a los 7 días (± 0.16), pero durante la competencia interespecífica, hubo un retraso del tiempo de eclosión hasta los 7.76 días (± 0.15). (Fig. 12), es decir *C. denticulata* se desarrolla 10. 85% más rápido en competencia intraespecífica que en interespecífica.

Para *S. distincta*, el tiempo de eclosión bajo competencia intraespecífica fue a los 6.3 días (± 0.16), pero en competencia interespecífica hubo un retraso hasta los 7 días (± 0.15).

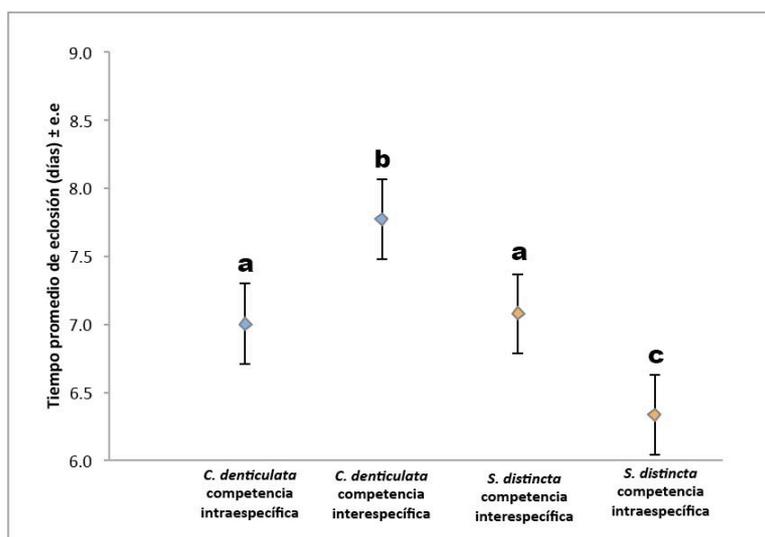


Figura 12. Tiempo de eclosión promedio de los huevos de *C. denticulata* y *S. distincta* bajo competencia intra e interespecífica.

Edad a la que se alcanza la primera reproducción

Se encontró que durante la competencia interespecífica, hubo un retraso significativo ($F_{3,45}=5.3309$, $P<0.01$) de la edad a la que la progenie de *C. denticulata* alcanzó su primera reproducción. Esto es, durante la interacción de competencia intraespecífica, la progenie de *C. denticulata* alcanzó la primera reproducción a los 14 días (± 1.57) mientras que en competencia interespecífica hubo un retraso donde los organismos se reprodujeron hasta los 17.2 días (± 1.45) (Fig. 13), es decir que *C. denticulata* comienza a reproducirse a edades más tempranas cuando está en competencia intraespecífica que en competencia interespecífica, donde se retrasó la reproducción en un 22.85%.

Para *S. distincta*, durante la competencia intraespecífica, los organismos alcanzaron la primera reproducción a los 11.6 días (± 1.51), mientras que en competencia interespecífica comenzaron a reproducirse hasta los 19.46 días de vida (± 1.45).

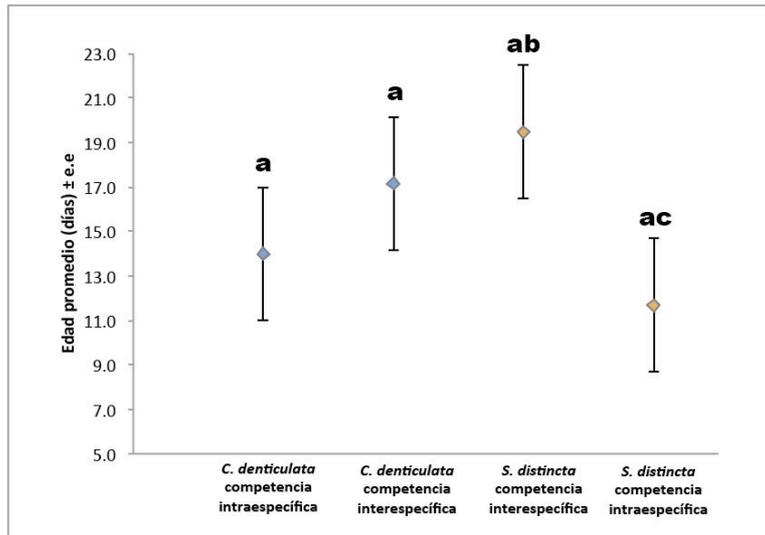


Figura 13. Edad a la que se alcanza la primera reproducción (en días) de la progenie de *C. denticulata* y *S. distincta* bajo competencia intraespecífica e interespecífica.

Talla corporal de juveniles al momento de emerger

Se encontró que, durante la interacción de competencia interespecífica, los organismos juveniles de *C. denticulata* emergieron con una talla corporal significativamente menor ($F_{3,45} = 363.31$; $P < 0.0001$). Esto es, durante la competencia intraespecífica, los juveniles de *C. denticulata* emergieron con una talla de 0.33 mm (± 0.003), mientras que, en competencia interespecífica emergieron con una talla de 0.31 mm (± 0.003), lo cual representa una reducción en la talla de un 5.8%. Es decir, fueron significativamente más grandes los organismos de *C. denticulata* que emergieron en competencia intraespecífica que en competencia interespecífica, (Fig. 13).

Con respecto a *S. distincta*, bajo competencia intraespecífica, la talla de los juveniles al emerger fue de 0.22 mm (± 0.003), mientras que en competencia interespecífica los juveniles emergieron con una talla de 0.21, esto es, una disminución del 4.5 % (Fig. 14).

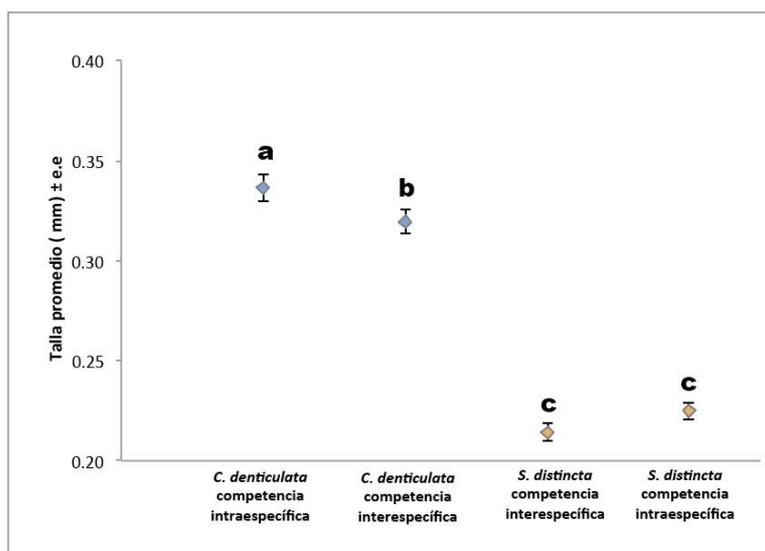


Figura 14. Talla corporal de los juveniles de *C. denticulata* al momento de emerger bajo competencia intraespecífica e interespecífica.

Proporción sexual de *C. denticulata* y *S. distincta* bajo competencia intra e interespecifica.

La proporción sexual de *C. denticulata* en competencia intraespecífica fue de 74 hembras y 33 machos y en competencia interespecífica fue de 84 hembras y 46 machos. En ambos casos la proporción se aproximó a 2:1. De acuerdo con los resultados de X^2 no se encontraron diferencias significativas ($X^2=0.5252$, $P<0.05$), es decir que para esta especie independientemente de que se encuentre en competencia intra o interespecífica, la proporción sexual se mantiene en dos hembras por cada macho (2:1)

En el caso de *S. distincta* la proporción sexual no cambió ya que en todas la preparaciones realizadas (250) todas resultaron ser hembras, justo como se había determinado anteriormente en el establecimiento de cultivos (apartado 5.3 de métodos).

7.- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Aún y cuando están bien documentados los efectos negativos de la competencia interespecífica sobre cambios en algunos caracteres de historia de vida de algunos grupos de insectos (Agnew *et al.* 2000, 2002; Bernstein *et al.* 2002; Callejas, 2002; Fielding, 2004; Gibbs *et al.* 2004;), para colémbolos de México este es el primer trabajo que aborda de manera conjunta aspectos del ciclo de vida e historias de vida de *C. denticulata* y *S. distincta*

De manera general podemos decir que la competencia interespecífica tiene mayor influencia sobre cambios en algunos caracteres de historia de vida de *C. denticulata*, que la competencia intraespecífica. Los resultados aquí obtenidos muestran que, en competencia interespecífica, la fecundidad disminuyó, el tiempo de eclosión se incrementó, se redujo la talla al nacer, y se tardaron más días en alcanzar su madurez sexual y tener su primera oviposición. Sin embargo, la supervivencia no se vio afectada, es decir sobreviven el mismo número de organismos, tanto en competencia intraespecífica como en competencia interespecífica. Este resultado no se esperaba y que difiere de lo registrado en coleópteros por Mendoza (2000) y Callejas (2002); y lepidópteros por Gibbs *et al.* (2004), quienes encontraron que al haber una baja fecundidad también se reduce la supervivencia. Por lo tanto, se puede inferir que, en *C. denticulata* pudo haber varias disyuntivas de tal forma que se vieron afectados la fecundidad, el tiempo de eclosión y la talla al nacer de los organismos a costa de incrementar la supervivencia de las crías. Esto es similar al estudio de Bernstein *et al.* (2002) en *Venturia canescens* (Hymenoptera) donde, ante la escases de alimento, la larvas llevaron a cabo la disyuntiva de reducir la fecundidad a costa de incrementar la supervivencia. Así mismo, esto concuerda con las ideas mencionadas anteriormente de Stearns (1989) y Zera y Harshman (2001), quienes mencionan que, si los recursos internos son limitados, habrá una disyuntiva entre caracteres de historia de vida que estén limitados por un recurso en común. Es decir, el incremento en la cantidad del recurso que se destina a uno de los caracteres significa la disminución de recurso hacia el otro carácter.

Con respecto a la fecundidad, se encontró que las hembras de *C. denticulata* que estuvieron en competencia intraespecífica ovipositaron más huevos que en competencia interespecífica, resultado que coincide con lo reportado en otros estudios. Mendoza (2000) y Callejas (2002) reportan un decremento en la fecundidad, sobrevivencia y tamaño corporal de la progenie, así como un retraso en el tiempo de desarrollo de *Stenocorse bruchivora* compitiendo con *Dinarmus basalis* (Hymenoptera) y *Zabrotes subfasciatus* en competencia con *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera), respectivamente.

Así mismo se han reportado efectos similares, pero en competencia intraespecífica. Josse y Testerink (1977) reportan una disminución en la fecundidad de *Orchesella sincta* (Collembola) cuando hay poca disponibilidad de alimento. Por otra parte, Gibbs *et al.* (2004) reportan que durante una interacción de competencia entre larvas de *P. aegeria* (Lepidoptera) estas sufrieron un decremento en la fecundidad y sobrevivencia, además de un retraso en el tiempo de desarrollo ante la escasez de alimento. Según Stearns (2000) en ambientes de recursos limitados, una hembra puede ovipositar pocos huevos para asegurar sólo la sobrevivencia de esos descendientes, lo que implicaría un ahorro de energía. Por su parte Smith y Fretwell (1974) mencionan que conforme se incrementa el gasto energético por descendiente, entonces disminuye el número de éstos, es decir tienen fecundidades bajas. Un patrón similar se presentó en *C. denticulata* ya que la fecundidad, en condiciones de competencia interespecífica, fue menor que en competencia intraespecífica. En este mismo sentido, Allen (2008) reporta que en condiciones ambientales de intensa competencia, una madre asigna de manera diferente los recursos a su progenie dependiendo del ambiente donde esta se encuentre, es decir, si se encuentran un ambiente poco apropiado ovipositaran muchos huevos, pero de bajo costo energético y si se encuentra en ambientes con condiciones optimas puede poner pocos huevos, pero de un alto contenido energético. Esta puede ser una posible explicación del porque en *C. denticulata*, aún cuando presentó una fecundidad mayor en competencia intraespecifica que en interespecifica, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para la sobrevivencia, pero si en la talla de los organismos al nacer. Los organismos

que nacieron en competencia intraespecífica tuvieron una mayor talla (0.33 mm) en comparación con los que nacieron en competencia interespecífica (0.31 mm). Este resultado concuerda con lo reportado por Gebhardt y Stearns (1988, 1992) en *Drosophila mercatorum* y *D. melanogaster*; y Callejas (2002) con *Z. subfasciatus*; donde hay disminución en el tamaño corporal de la progenie al momento de emerger debido a la escasez de recursos bajo competencia intra e interespecífica respectivamente.

La talla de la progenie al nacer puede tener una influencia significativa sobre la adecuación de un organismo (Roff, 1992 en Fielding, 2004). Por ejemplo, una progenie de menor talla puede requerir más tiempo para alcanzar la madurez sexual, tal y como ocurrió con *C. denticulata*, ya que al estar en competencia interespecífica, donde su progenie fue de menor talla, tardaron casi cuatro días más (22.85%) en alcanzar su primer evento reproductivo con respecto a lo observado en competencia intraespecífica, donde los organismos fueron de mayor talla y se empezaron a reproducir a edades más tempranas. Se sabe que la mayoría de los artrópodos exhiben algún grado de plasticidad en su desarrollo, con lo cual la progenie puede parcialmente compensar su pequeña talla al nacer mediante la extensión del tiempo de desarrollo, hasta alcanzar la talla máxima permitida por las condiciones y recursos, favoreciendo así su adecuación (Fox y Czesak 2000; Stearns, 2000). De Roos *et al.* (2003), mencionan que la talla corporal es uno de los caracteres más importantes de un organismo, ya que éste determina el tipo y fuerzas de las interacciones ecológicas que influyen en procesos clave de las historias de vida como la elección de alimento, capacidad de forrajeo, crecimiento, desarrollo, reproducción y mortalidad.

Por otro lado, aún cuando los resultados muestran que la competencia intraespecífica fue menos intensa que la competencia interespecífica, no es posible determinar cuál de las dos especies sería excluida en esta última interacción, debido a la corta duración del experimento, sin embargo el resultado más probable, de acuerdo al modelo de competencia de Lotka-Volterra y los resultados de Christiansen *et al.* (1992) donde de manera general ante la interacción de competencia entre dos especies por un mismo recurso una de las dos especies termina siendo excluida, es que *S. distincta*

terminaría siendo excluida debido a que su fecundidad, su talla al emerger, su tiempo de eclosión y edad a la que se da la reproducción se ven más afectadas durante la interacción con *C. denticulata*.

En conclusión y de acuerdo con los resultados aquí obtenidos, podemos decir que para este sistema de estudio, se confirma que la competencia intraespecífica es menos intensa que la competencia interespecífica, como lo menciona Morin (1999). Para *C. denticulata*, la competencia interespecífica provocó cambios negativos significativos en algunos de sus caracteres de historia de vida (disminución de la fecundidad, reducción de la talla de la progenie al emerger, así como retraso en la eclosión de los huevos y de la edad a la que se alcanza la primera reproducción) en comparación con la competencia intraespecífica. La sobrevivencia, fue el único carácter para el que no se registraron diferencias significativas entre tratamientos. Estos cambios representan un efecto negativo en la adecuación de esta especie.

Consideraciones finales

Aún cuando la competencia interespecífica fue la casusa del cambio en caracteres de historia de vida de *C. denticulata* puede haber otros factores que no son evidentes, por ejemplo factores como el espacio o aspectos endócrinos que no se han evaluado del todo. Según Zera y Harshman (2001), evaluar estos aspectos es importante ya que, aun cuando las cuestiones energéticas han sido el foco principal del surgimiento de disyuntivas entre caracteres de historia de vida, no se puede afirmar que la asignación diferencial de recursos internos los organismos es la causa primaria. Por lo tanto es necesario continuar ampliando la información acerca de los factores que pueden estar involucrados en cambios de caracteres de historia de vida con colémbolos.

Dada la importancia de los colémbolos en la fragmentación y degradación de la materia orgánica, así como en el reciclaje de nutrientes del suelo, los resultados obtenidos en este estudio proporcionan información importante para entender la dinámica de tales procesos considerando la implicación de las relaciones bióticas entre las distintas especies que integran las comunidades edáficas. Una vez indentificados los factores bióticos y abióticos que causan cambios en caracteres

de historia de vida de colémbolos, se pueden hacer inferencias sobre cómo se verá afectada o favorecida la adecuación, desempeño y crecimiento poblacional de los individuos y así poder proponer estrategias para recuperación de suelos degradados. Otro posible uso de la información sobre cambios en caracteres de historia de vida en colémbolos, es para posible control biológico de especies de hongos que son patógenos, según Sabatini e Innocenti (2000), los colémbolos pueden modificar sus estrategias de historia de vida en respuesta a diferentes calidades de alimento y por medio de sus actividades de alimentación pueden influenciar la competencia entre hongos patógenos y por lo tanto modular las infecciones en raíces de plantas de cereales.

8.- LITERATURA CITADA

- Agnew, P., C. Haussy & Y. Michalakis. 2000. Effects of density and larval competition on selected life history traits of *Culex pipiens quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 37: 732-735.
- Agnew, P., M. Hide, C. Sidobre & Y. Michalakis. 2002. A minimalist approach to the effects of density- dependent competition on insect life-history traits. *Ecological Entomology*, 27: 396-402.
- Allen, R. C., Y. M. Buckley & D. J. Marshall. 2008. Offspring size plasticity in response to intraspecific competition: an adaptative maternal effect across life-history stages. *The American Naturalist*, 171: 225-237
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1999. Ecología, individuos, poblaciones y comunidades. Ed Omega, S.A. Barcelona. 1148pp.

- Bellinger, P.F., K.A. Christiansen, & F. Janssens. 1996-2015. Checklist of the Collembola of the World. <http://www.collembola.org>
- Bellinger, P.F., K. A. Christiansen, P. Greenslade & F. Janssens. 1999. Key to the Genera of the Collembola of the World. *In* Bellinger, P.F., K.A. Christiansen, & F. Janssens. 1996-2015. Checklist of the Collembola of the World. <http://www.collembola.org>
- Benabib, M, 1993. Los vertebrados y las historias de vida. *Ciencias*. 7:23-31.
- Bernstein, C., A. Heizmann & E. Desouhant. 2002. Intraspecific competition between healthy and parasitised hosts in a host-parasitoid system: consequences for life-history traits. *Ecological Entomology*, 27: 415-423.
- Bracht, H., K. Hedlund & J. Aagaard. 2007. Life-history traits of soil collembolans in relation to food quality. *Applied Soil Ecology*, 38: 146-151.
- Callejas Chavero A. 2002. Variación en los caracteres de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) en cuatro poblaciones silvestres de *Phaseolus vulgaris*: efecto de la planta hospedera, la competencia interespecífica y el parasitismo. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM. México. 124 pp.
- Caswell, H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: demographic effects and evolutionary consequences. *American Zoologist*, 23: 35-46.
- Choi, Won Il., D.A. Nehera & Mun Il Ryoo. 2008. Life-history trade-offs of *Paronychiurus kimi* (Lee) (Collembola: Onychiuridae) populations exposed to paraquat. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 69:227–232.
- Christiansen, K.A. 1967. Competition between Collembolan Species in Culture Jars. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 4: 439-462.
- Christiansen, K., M. Doyle, M. Kahlert & D. Gobaleza. 1992. Interspecific interactions between collembolan populations in culture. *Pedobiologia*, 36: 274-286.
- Delgado, E. 2010. Distribución Geográfica de Collembola (Hexápoda: Collembola) en México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 161 pp.

- Delaporte, S. & A. Bellido. 1995. Macro-mesofaunal interaction in a deciduous forest litter: Field experiment on Diptera and oribatid mites. *Acta Zoologica Fennica*, 196: 139-141.
- De Roos, A. M., L. Persson & E. McCauley. 2003. The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities. *Ecology Letters*, 6: 473-487.
- Del Val, E y K. Boege. 2013. Ecología y evolución de las interacciones bióticas. Ediciones científicas universitarias. 275 pp.
- Díaz, A. y Palacios-Vargas, J. G. 1983. Contribución a la Taxonomía del género *Schoettella* (Collembola: Hypogastruridae) con descripción de una nueva especie de Venezuela. *Caribbean Journal of Science*, 19: 81-91.
- Fielding, D. J., 2004. Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individual-based model of grasshoppers. *Ecological Modelling*, 175: 169-187.
- Fox, C. W & M. E. Czesak. 2000. Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 45: 341-369.
- Gebhardt M. & S. C. Stearns. 1988. Reaction norms for developmental time and weight at eclosion in *Drosophila mercatorum*. *Journal of Evolutionary Biology*, 1:335-354.
- Gebhardt, M & S. C. Stearns. 1992. Phenotypic plasticity for life-history traits in *Drosophila melanogaster*. III. Effect of the environment on genetic parameters. *Genetics Research, Cambridge*, 60: 87-101.
- Gibbs, M., L. A. Lace, M. J. Jones & A. J. More. 2004. Intraspecific competition in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*: Effect of rearing density and gender on larval life history. *Journal of Insect Science*, 4:1-6.
- Gotelli, N., 2008. A primer of Ecology. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 291 pp.

- Hazell, S. P., I. A. D. McClintock & M. D. E. Fellowes. 2006. Intraspecific heritable variation in life-history traits can alter the outcome of interspecific competition among insect herbivores. *Basic and Applied Ecology*, 7: 215-223.
- Joosse Els N.G & G.J. Testerink. 1977. The role of food in the population dynamics of *Orchesella cincta* (Linnb) (Collembola). *Oecologia* (Berl.), 29: 189-204.
- Kaneda, S & N. Kaneko. 2008. Collembolans feeding on soil affect carbon and nitrogen mineralization by their influence on microbial and nematode activities. *Biology and Fertility of Soils*, 44: 435-442.
- Mendoza, F. 2000. Interacción competitiva y discriminación interespecífica en dos especies de parasitoides del gorgojo del frijol *Zabrotes subfasciatus*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 70 p.
- McPeck, M. A. & B. L. Peckarsky. 1998. Life Histories and the strengths of species interactions: combining mortality, growth, and fecundity effects. *Ecology*, 79: 867-879.
- Moore, J. C., P. Saunders, G. Selby, H. Horton, M. K. Chelius, A. Chapman & R. D. Horrocks. 2005. The distribution and life history of *Arrhopalites caecus* (Tullberg): order: Collembola, in wind cave, South Dakota, USA. *Journal of Cave and Karst Studies*, 67: 110–119.
- Morin, P. J. 1999. Community ecology. Blackwell Science. 433 pp.
- Müller. M.M., M. Varama, J. Heinonen & A.-M. Hallaksela. 2002. Influence of insects on the diversity of fungi in decaying spruce wood in managed and natural forest. *Forest Ecology and Management*, 166:165-181.
- Nylin, S. & K. Gotthard. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, 43: 63-83.
- Oromi, N., D. Sanuy & U. Sinsch. 2012. Altitudinal variation of demographic life-history traits does not mimic latitudinal variation in waterjack toads (*Bufo calamita*). *Zoology*, 115: 30-37.

- Palacios-Vargas, J.G. & G. Castaño-Meneses. 1998. Genus *Schoettella* (Collembola: Hypogastruridae) with description of a new species from Mexico and key for identification. *Annals of the Entomological Society of America*, 91: 779-781.
- Palacios-Vargas, J. G., G. Castaño-Meneses & B. E. Mejía-Recamier. 2000. Collembola. *En* Llorente-Bousquets J., E. González-Soriano y N. Papavero (eds.) Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II. UNAM. México, D.F., pp 249-273
- Palacios-Vargas, J. G., B. E. Mejía-Recamier y L. Q. Cutz Pool. 2009. Microartrópodos Edáficos. *En*: Lot, A. y Z. Cano Santana (eds.) Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. UNAM. México, D.F., pp 203-211.
- REPSA portal web. Disponible en: <http://www.repsa.unam.mx>. (Accesado en agosto 2015)
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación del Pedregal de San Ángel. Reserva ecológica “El Pedregal de San Ángel”. *En*: Rojo A. (ed.) Ecología e historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Sabatini, M. A. & G. Innocenti. 2000. Functional relationships between Collembola and plant pathogenic fungi of agricultural soils. *Pedobiologia*, 44: 467-475
- Santos, P. F. & W. Whitford. 1981. Microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan desert ecosystem. *Ecology*, 62: 654-663.
- Schaefer, M. 1995. Interspecific interactions in the soil community. *Acta Zoológica Fennica*, 196: 101-106.
- Schluter, D., T. D. Price & L. Rowe. 1991. Conflicting selection pressures and life history Trade-offs. *Proceedings of the Royal Society, London. B*, 246: 11-17.
- Skarzynski, D. 2000. Notes on morphology and behaviour of the reproductive stage of *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941) (Collembola: Hypogastruridae). *Genus*, 11: 521-526.

- Smith, C. C. & S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108: 499-506.
- Soberón, J., M. Rosas y G. Jiménez. 1994. Ecología hipotética de la reserva del Pedregal de San Ángel. pp. 129-148. En: Rojo A. (eds.) Reserva ecológica “El Pedregal de San Ángel”. Ecología e historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Stearns, S. C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3: 259-268.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. Nueva York. 266 pp.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: successes, limitations and prospects. *Naturwissenschaften*, 87: 476-486.
- Valiente-Baunet, A y E. Luna. 1994. Una lista florística para la reserva del Pedregal de San Ángel. pp. 67-82. En: Rojo A. (eds.) Reserva ecológica “El Pedregal de San Ángel” Ecología e historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F
- Wardle, D.A. 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, 9: 870-886.
- Yang, X., Z. Yang, M. W. Warren & J. Chen. 2012. Mechanical fragmentation enhances the contribution of Collembola to leaf litter decomposition. *European Journal of Soil Biology*, 53: 23-31.
- Zera, A. J. & L. G. Harshman. 2001. The Physiology of life history trade-offs in animals. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 32: 95-126.