



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

BIOLOGÍA EXPERIMENTAL

Caracterización demográfica y alimentaria de dos especies de *Stenostomum*

(Platelmintos): Estudios en campo y laboratorio

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

ALMA ROSA NÚÑEZ ORTIZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Nandini Sarma

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTOR: Dr. Javier Carmona Jiménez

FACULTAD DE CIENCIAS

Dr. Jorge Ciro Pérez

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
BIOLOGÍA EXPERIMENTAL

**Caracterización demográfica y alimentaria de dos especies de *Stenostomum*
(Platelmintos): Estudios en campo y laboratorio**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

ALMA ROSA NÚÑEZ ORTIZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Nandini Sarma
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
COMITÉ TUTOR: Dr. Javier Carmona Jiménez
FACULTAD DE CIENCIAS
Dr. Jorge Ciros Pérez
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE, 2020.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

OFICIO CPCB/1249/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **27 de mayo de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **NUÑEZ ORTIZ ALMA ROSA** con número de cuenta **405070297** con la tesis titulada "**Caracterización demográfica y alimentaria de dos especies de *Stenostomum* (Platelmintos): Estudios en campo y laboratorio**", realizada bajo la dirección de la **DRA. NANDINI SARMA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA
Vocal: DRA. MARIA DEL ROSARIO SANCHEZ RODRIGUEZ
Secretario: DR. JORGE CIROS PEREZ
Suplente: DRA. VIRGINA LEON REGAGNON
Suplente: DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 20 de noviembre de 2019

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



c. c. p. Expediente del alumno

Agradecimientos

Primeramente, al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por darme la oportunidad de formarme de la mano de investigadores de la más alta calidad.

Al CONACyT por el apoyo económico (324856) a partir del semestre 2014-1 hasta el semestre 2017-2.

Al PAPIIT por el apoyo IN216315 y al IN por el apoyo 219218.

Primero que nada, agradezco a mi tutora, Dra. Nandini Sarma, por orientarme durante la realización de este proyecto de investigación, pero también por el tiempo que dedicó a impulsar mi conocimiento en habla y gramática inglesa, y por su insistencia en acercarme a científicos ampliamente reconocidos en mi área de trabajo. Gracias por preocuparse por mis problemas e incluso compartirme recetas gastronómicas y “remedios” para numerosas afecciones. Gracias también, por creer en nosotros (los mexicanos) que solo necesitamos uno que otro “empujón” para entender lo mucho que tenemos para aportar a la ciencia. Gracias por demostrarme como una persona con múltiples tareas puede ser tan eficiente. Gracias por compartirme su filosofía de vida.

Gracias a los Dres. Jorge Ciros Pérez y Javier Carmona Jiménez por ser parte de mi comité tutorial. Sus preguntas, críticas y consejos me permitieron mejorar bastante mi proyecto de investigación y mi desarrollo académico.

Agradecimientos a título personal

Gracias a los Dres. Sergio Cházaro Olvera, María del Rosario Sánchez Rodríguez, Virginia León Regagnon y Gerardo Pérez Ponce de León por su atención a los detalles, en la redacción, y la estructura científica de este trabajo.

Al Dr. Sarma por su asesoría (y paciencia) respecto a la taxonomía de rotíferos y por todos los conocimientos transmitidos mediante cursos y revisiones durante la escritura de textos científicos (artículos, resumen de trabajos para congresos, etc.), e incluso por sus bromas que muchas veces hicieron mi estancia mucho más agradable.

Gracias a la Dra. Rosario Sánchez Pérez, por su asesoría en el cultivo de protozoos, y por la donación de *Paramecium*. Además, agradezco enormemente su amabilidad y el tiempo invertido, no solo en asesorías académicas sino personales.

Gracias al Dr. Jurek Kolasa, por su ayuda en la determinación de los turbelarios.

Agradezco al Dr. Henri Dumont cuyos comentarios y preguntas abren mi mente hacia nuevas perspectivas y son alicientes en mi labor científica.

Gracias a todas las personas que fueron parte del laboratorio durante mi estancia. De cada uno aprendí algo (o mucho). Gracias por ser tan diversos y mantener el funcionamiento del laboratorio, así como por sus valiosos comentarios y preguntas durante seminarios y pláticas.

Gracias a Georgina Morán García por su amabilidad, paciencia y consejos, no solo durante la entrega de documentos para trámites misceláneos sino por escucharme siempre.

A Daniel Villareal, por su apoyo en las videoconferencias.

Esta tesis se la dedico con especial cariño a la Dra. Beatriz Vázquez Cruz, quien fue mi tutora de maestría, pero siguió al pendiente de mi desarrollo científico hasta los últimos momentos, y de quien no pude despedirme. ¡Gracias por todo!

Gracias a mi papá y a mis hermanos por su apoyo, por comprender mi ausencia en varias ocasiones especiales y por todo lo que me han inculcado.

A Gerardo García García, que me ha apoyado durante cada proceso.

Índice

Resumen.....	1
Abstract	2
Capítulo 1 Estado del arte: Turbelarios dulceacuícolas.....	4
Taxonomía, diversidad y distribución.....	4
Reproducción y regeneración.....	5
Biología del desarrollo y biología evolutiva	6
Control biológico.....	6
Contribuciones del conocimiento de los turbelarios en México	7
Capítulo 2 Capítulo introductorio.....	7
Capítulo 3 Preferencias alimentarias de <i>S. virginianum</i> y <i>S. leucops</i>.....	10
Hipótesis.....	14
Objetivo general	15
Métodos.....	15
Selectividad de recursos en campo	15
Preferencia alimentaria de <i>S. leucops</i> en laboratorio.....	17
Resultados	18
Selectividad de recursos en campo	18
Preferencia alimentaria de <i>S. leucops</i> en laboratorio.....	21
Discusión.....	21
Selectividad de recursos por <i>S. virginianum</i>	21
Preferencia alimentaria de <i>S. leucops</i>	23
Capítulo 4 Dinámica depredador-presa.....	25
Introducción	25
Objetivos	28
Métodos.....	28
Colecta y cultivo de organismos.....	28
Descripción de las presas potenciales de <i>Stenostomum</i> spp.	28
Estudios en laboratorio	29
Respuesta funcional de <i>Stenostomum</i> spp.	30
Crecimiento poblacional de <i>S. leucops</i>	31
Resultados	31

Respuesta funcional.....	35
Crecimiento poblacional de <i>S. leucops</i>	36
Discusión.....	39
Respuesta funcional.....	39
Crecimiento poblacional de <i>Stenostomum leucops</i>	41
Capítulo 5 Efecto indirecto de <i>S. leucops</i> en la historia de vida de sus presas	45
Hipótesis.....	48
Objetivo.....	48
Métodos.....	49
Resultados	50
Tabla de vida de <i>B. calyciflorus</i> y <i>P. patulus</i>	50
Discusión.....	54
Capítulo 6 Efecto de <i>S. virginianum</i> en la comunidad de rotíferos litorales	57
Hipótesis.....	60
Objetivo.....	60
Métodos.....	60
Microcosmos	60
Resultados	62
Discusión.....	67
Capítulo 7 Discusión general.....	70
Capítulo 8 Conclusiones generales	73
Referencias.....	74
Anexo I. Microhábitat de las especies de rotíferos monogonontes presentes en Presa Benito Juárez.....	98
Anexo II. Artículo requisito	100

Resumen

La depredación es considerada uno de los factores bióticos con más influencia en la estructuración de las comunidades acuáticas, ya que los depredadores propician rápidamente cambios en las densidades y en diferentes ámbitos de la biología de sus presas, como en su comportamiento e historia de vida, entre otros, que se transfieren a diferentes niveles ecológicos, afectando finalmente a las comunidades de sus presas.

Gran parte de la teoría ecológica sobre depredación se ha desarrollado respecto a organismos presentes en la zona limnética de los cuerpos acuáticos dulceacuícolas, donde se han estudiado principalmente los efectos de depredadores vertebrados con tácticas visuales. Sin embargo, respecto a la zona litoral, hay una gran escasez de información. Esta zona es importante, ya que frecuentemente es colonizada por macrófitas que soportan diversas y numerosas formas de vida incluyendo organismos epifíticos, micro- y meiofauna, y macroinvertebrados; siendo dominantes los protozoos, rotíferos, gastrotricos, nemátodos, cladóceros, copépodos y turbelarios. Estos últimos con gran importancia en investigación sobre temas de regeneración, envejecimiento, evolución, entre otros. Sin embargo, a pesar de que los turbelarios pueden llegar a ser muy numerosos, en muestras fijadas con algún solvente se deforman completamente, complicando la determinación taxonómica y su presencia misma. Estos organismos son poco populares en tópicos ecológicos, por lo que se desconoce su papel en los ecosistemas. Los turbelarios incluyen al menos 1 300 especies dulceacuícolas con hábitos alimentarios variados y diversas estrategias de vida. El género *Stenostomum* (Familia Catenulidae) incluye aproximadamente 50 especies ampliamente distribuidas a nivel mundial, por lo cual, en el presente trabajo se pretende contribuir al conocimiento sobre el impacto, como depredadores, de *Stenostomum virginianum* y *S. leucops* sobre sus presas bentónico-litorales.

Se inicia con una revisión sobre la importancia de estos organismos, posteriormente se hace una descripción de la investigación; enseguida se analiza su preferencia alimentaria mediante estudios en campo y en laboratorio, la dinámica depredador-presa a través de la determinación del crecimiento poblacional un depredador alimentado con diferentes dietas y la respuesta funcional; el impacto debido a la liberación de infoquímicos (efecto indirecto) en la historia de vida de poblaciones de rotíferos susceptibles a kairomonas; y el efecto directo debido al consumo en la comunidad de sus presas estudiado en microcosmos. Los resultados muestran que los factores que determinan la selectividad/preferencia alimentaria de los turbelarios son el tamaño y

la abundancia de las presas. Ambos turbelarios consumen principalmente rotíferos con morfología simple (sin ornamentaciones como espinas o setas muy largas), de hábitos bentónicos y epifíticos. Mientras *S. virginianum* consume principalmente rotíferos monogonontes, menores a 140 µm de largo como *Trichocerca porcellus*; *S. leucops* es capaz de consumir organismos de tallas mayores, incluyendo rotíferos monogonontes como *Euchlanis dilatata* o cladóceros como *Moina macrocopa*. Ambos turbelarios mostraron una respuesta funcional tipo II con los rotíferos; mientras el turbelario *S. leucops* mostró una respuesta funcional tipo III cuando la presa fue el cladócero *Alona glabra* cuyas densidades máximas ofrecidas fueron similares a las densidades a las que se encuentra en campo. A pesar de que no se observó un impacto significativo en la historia de vida y en la estructura de la comunidad de sus presas, se sugiere determinar de forma precisa las densidades de los turbelarios en campo, incluyendo su presencia en el bentos, y analizar otras interacciones (competencia) y enfoques (el impacto del gremio de depredadores con estrategias similares) con los miembros de su comunidad. Este trabajo es una de las primeras contribuciones respecto al papel que desempeñan los turbelarios de vida libre en los ambientes dulceacuícolas.

Abstract

Predation has a strong influence on aquatic community structure, since predators cause changes in prey density, as well as different aspects of their prey's biology, such as behavior, life history, morphometry and somatic growth.

Ecological theory regarding predation is often based on freshwater planktonic organisms, but mostly visual predators. Thus, there is a lacuna of information about non-visual predation, particularly in the littoral zone. This region of water bodies is complex since it is frequently colonized by macrophytes that support numerous living organisms and serve as a shelter for many others, including epiphytic micro- and meiofauna, macroinvertebrates as protozoans, turbellarians, rotifers, gastrotrichs, nematodes, cladocerans, and copepods. Turbellarians, often abundant in freshwater systems, are very important organisms because of their evolution, regeneration capacity, and their unique senescence process. Unfortunately, if the samples are fixed, turbellarians are deformed making their taxonomy difficult, if not impossible. Hence their role in the ecosystem is widely unknown. It is estimated that there are 1 300 freshwater species,

with very variable life history strategies and feeding behaviors. Approximately, fifty species belong to the genus *Stenostomum* (Family: Catenulidae) and are distributed worldwide. This study contributes to the knowledge of the impact, as predators, of *Stenostomum virginianum* and *S. leucops* on their benthonic-littoral prey.

The study begins with a review of the Turbellaria, with a description of the research conducted on them. Next, their food selectivity/preference was analyzed through field and laboratory studies and the predator-prey dynamics through the determination of population growth when the predator was fed with different diets, and their functional response. The impact of the turbellaria due to the release of infochemicals (indirect effect) on the life history of rotifers and the susceptibility of the latter to the kairomones; and the direct effect due to the consumption in the community of its prey studied in microcosms. Results show that the factors that determine food selectivity/preference are the size and abundance of the prey. Both species of turbellarians consumed mainly benthic and epiphytic rotifers with simple morphology (without ornamentation such as spines or setae). While *S. virginianum* consumes mainly monogonont rotifers, less than 140 μm long, such as *Trichocerca porcellus*; *S. leucops* can consume larger organisms, including monogonont rotifers such as *Euchlanis dilatata* or cladocerans such as *Moina macrocopa*. Both turbellarians showed a type II functional response on a rotifer diet; while *S. leucops* showed a type III functional response when the prey was the cladoceran *Alona glabra*, at densities commonly found in field conditions. Although there was no significant impact on the life history and community structure of its prey, it is suggested that the turbellarian densities in the field should be determined, including their presence in the benthos. Interactions such as, competition and predation should be analyzed in greater detail and approaches (the impact of the predator's guild with similar strategies). This work is one of the first contributions on the role of free-living turbellarians in freshwater environments in Mexican water bodies.

Capítulo 1 Estado del arte: Turbelarios dulceacuícolas

Taxonomía, diversidad y distribución

A nivel mundial se calcula que existen aproximadamente 200 000 especies de invertebrados diferentes a los artrópodos. De los cuales, en México se han descrito aproximadamente el 4%, la gran mayoría de origen marino (Conabio y Semarnat, 2009). Sin embargo, respecto a los invertebrados dulceacuícolas existe una enorme laguna de información respecto a organismos como nemátodos, nemertinos y turbelarios, entre otros.

Los turbelarios pertenecen al Phylum Platyhelminthes (Gr. *platys*, aplanado, + *helmins*, gusano). Este grupo incluye cuatro clases, tres de ellas conformadas exclusivamente por organismos parásitos, y la clase Turbellaria que incluye principalmente organismos de vida libre. Los turbelarios de vida libre se clasifican funcionalmente en micro y macroturbelarios. Los macroturbelarios dulceacuícolas, alcanzan longitudes de hasta 2 cm e incluyen a los tríclados (≈ 426 especies); mientras los microturbelarios (< 2 cm) están ampliamente representados a nivel mundial por los taxones Typhloplanoida (≈ 307 especies), Dalyellioida (≈ 159 especies), Catenulida (≈ 90 especies), Macrostomida (≈ 84 especies) y Kalyptorhynchia (≈ 82 especies) (Schockaert et al., 2008). Los grupos relativamente mejor estudiados son los tríclados y los Typhloplanoida (Reynoldson y Davies, 1970; Maly et al., 1980; Dumont et al., 2014).

A nivel mundial existen $\approx 1,300$ especies de turbelarios dulceacuícolas con nombre válido. El 56% de los registros pertenecen a la zona paleártica; debido a las exploraciones intensivas realizadas durante la década de 1970 en cuerpos continentales rusos y europeos. En tanto, los registros del continente Americano contribuyen con el 25.4 % de los registros a nivel mundial (Schockaert et al., 2008). Familias como Catenulidae y Macrostomidae tienen una distribución amplia a nivel mundial; mientras familias como Tricladida están más restringidas geográficamente (Ribas et al., 1989). Se han realizado algunas correlaciones respecto a las zonas climáticas (mayor diversidad en la zona templada que en la zona polar), los estados tróficos (mayor diversidad en sitios meso y eutróficos que oligotróficos), la profundidad de los sistemas (mayor diversidad en sitios someros), y el tamaño del cuerpo acuático (Eitam et al., 2004). Sin embargo, algunos autores sugieren que estas cifras son altamente especulativas y que representan principalmente el esfuerzo de estudio en las diferentes zonas; proponiendo que se requiere un mayor número de estudios para obtener conclusiones más reales (Schockaert et al., 2008).

Reproducción y regeneración

La clase Turbellaria cuenta con formas de reproducción muy variadas (Peter et al., 2001). Algunos taxones, como la familia Catenulidae, se reproducen exclusivamente de forma asexual, por paratomía transversa y no se han observado organismos con estructuras sexuales maduras. Los taxones con reproducción sexual incluyen organismos gonocóricos y hermafroditas. Los turbelarios hermafroditas pueden ser protándricos o protogínicos (Hyman, 1953; Vizoso y Schärer, 2007) y se reproducen principalmente por fecundación cruzada (Simanov et al., 2012); aunque algunas especies pueden autofecundarse (Ramm et al., 2015). También existen especies que en sus ciclos de vida incluyen reproducción sexual y asexual, en algunos casos, este comportamiento es dependiente de la densidad (Peter, 1995).

Ante ciertas condiciones como desecación en ambientes temporales (Vanschoenwinkel et al., 2010) o cambios de temperatura, especies del género *Mesostoma* generan huevos de resistencia (Dumont y Schorreels, 1990). Los tiempos de viabilidad de estos es corto (meses), comparado con otros organismos como rotíferos (décadas, Pourriot y Snell, 1983), copépodos (5 a >300 años, Hairston, 1996) y cladóceros (décadas, Abrusán et al., 2007); por lo que la puntualidad del estímulo para la eclosión es indispensable para la persistencia de las especies en el sistema (Dumont et al., 2014).

Se ha identificado una alta correlación entre la capacidad de reproducirse asexualmente y la capacidad de regeneración; ambas son comunes en los taxones Catenulidae, Macrostromidae y Tricladida (Reuter y Kreshchenko, 2004; Simanov et al., 2012). Estos organismos pueden ser una excelente alternativa para estudios de regeneración (Elliott y Sánchez Alvarado, 2013) ya que aproximadamente 30% de las células de su cuerpo son neoblastos (células madre pluripotenciales). Se pueden cultivar en agua, alcanzando altas densidades y el medio donde se cultiva puede modificarse con químicos para fines experimentales; y al ser organismos transparentes, se pueden analizar de una forma relativamente sencilla (Simanov et al., 2012; Yuan et al., 2015). En el caso de los tríclicos, el tamaño mínimo para poder regenerarse es de 10,000 células (Montgomery y Coward, 1974); mientras el microturbelario *Macrostromum lignano* solo requiere 4,000 células (Egger et al., 2006). El tríclico *Schmidtea* ha sido sugerido como un buen modelo en busca de alternativas médicas para explorar padecimientos degenerativos que afectan al ser humano (Robb et al., 2007).

Biología del desarrollo y biología evolutiva

Los turbelarios son un taxón modelo para el estudio de la evolución de procesos regenerativos, ya que a pesar de que los neoblastos están presentes en varios organismos del reino animal, como los anélidos (Sugio et al., 2008), aún existen dudas sobre si la capacidad de regeneración se fue perdiendo en muchos taxones o si apareció independientemente en algunos grupos (Cebrià y Saló, 2015).

Los turbelarios pueden ayudar a responder cuestiones evolutivas sobre el sistema nervioso central, al encontrarse en una posición intermedia entre los cnidarios y metazoos superiores; además, diferentes miembros del grupo tienen sistemas nerviosos con diferente grado de complejidad, permitiendo el estudio de una gama de complejidades del sistema nervioso (Koopwitz, 1986).

Las rutas evolutivas en metazoos, frecuentemente son difíciles de determinar, por ejemplo, la señalización necesaria para desarrollar un eje corporal antero-posterior, determinado por genes de las familias Wnt (que reciben su nombre de dos genes que producen glucoproteínas similares: *Wingless* -sin alas- referido a su efecto en la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*; e *Int* referido al genoma proviral *integrado* que provoca tumores mamarios en ratón) (Holstein, 2012), o la determinación del eje dorso-ventral, guiado por los factores de crecimiento BMP (por sus siglas en inglés *Bone Morphogenetic Protein* - Proteína morfogenética ósea -); sin embargo, los turbelarios pueden considerarse organismos modelo en este tipo de investigación; ya que al regenerarse mantienen ambos patrones corporales (Molina et al., 2007).

Otra de las rutas que pueden estudiarse en turbelarios es la señalización Hippo, encargada de mantener la homeostasis de los tejidos y controlar el tamaño de los órganos; la cual, al bloquearse promueve el crecimiento descontrolado de células madre produciendo hiperplasias. La ruta es conservada funcionalmente en turbelarios y en mamíferos, a diferencia de organismos como los nemátodos, en los que la ruta se ha perdido (Demircan y Berezikov, 2013).

Control biológico

Los microturbelarios de la especie *Mesostoma* y el triclado *Girardia anceps* han sido ampliamente utilizados en ensayos de depredación de los estadios larvales de insectos vectores de enfermedades como *Aedes* y *Culex*, capaces de transmitir enfermedades causadas por virus o protozoos como la fiebre amarilla, dengue, chikungunya y malaria (Kolasa, 1984; Manengkey y Salaki, 2000; Tranchida et al., 2014). En estos estudios se han obtenido resultados prometedores:

M. appia, en menos de 5 días es capaz de reducir $\approx 90\%$ de la población de *A. aegypti* (Kolasa, 1984); *Mesostoma* sp. es capaz de consumir hasta 18 larvas de *Anopheles* (Manengkey y Salaki, 2000) y *G. anceps* es capaz de reducir las poblaciones larvales hasta un 70% (Tranchida et al., 2014).

En el caso de los macroturbelarios, además de depredar eficazmente las larvas de mosquito, son capaces de resistir los compuestos químicos utilizados para regular el crecimiento de insectos; por lo cual, se consideran controles biológicos potenciales.

Contribuciones del conocimiento de los turbelarios en México

En México, el mayor porcentaje de los registros son de turbelarios marinos y parásitos. Existe el registro de un microturbelario, ocho registros de tríclicos dulceacuícolas, tres de tríclicos troglobíticos, y dos de tríclicos terrestres (Tyler et al., 2006).

Respecto a la temática ecológica, se han abordado interacciones simbióticas entre turbelarios y gasterópodos marinos (González y Salazar-Vallejo, 1996). Un ejemplo es el parasitismo de *Urastoma cyprinae* sobre *Mytilus galloprovincialis*, un bivalvo importante para el consumo humano (Cáceres-Martínez et al., 1998).

Los estudios sobre turbelarios dulceacuícolas de vida libre son muy escasos e incluyen los trabajos enfocados a su importancia como depredadores de zooplancton (Nandini et al., 2011; Nandini y Sarma, 2013; Nandini et al., 2014).

De acuerdo con Martínez-Aquino et al. (2014), este “caso de abandono” se presenta a nivel mundial y es debido a la falta de entrenamiento y a la dificultad que representa su reconocimiento taxonómico (Schockaert et al., 2008; Dumont et al., 2014).

Capítulo 2 Capítulo introductorio

Los cuerpos acuáticos suelen dividirse con base en diferentes factores. Respecto a la distancia de la orilla, la zona que abarca la masa de agua abierta se denomina zona pelágica; mientras la región con baja profundidad y frecuentemente colonizada por macrófitas se denomina zona litoral (Jørgensen, 1990; Thorp y Covich, 2001). Esta puede considerarse un ecotono, al ser la zona de transición entre el sistema acuático y terrestre; y debido a que las macrófitas son un sustrato adecuado para el crecimiento de diversas y numerosas formas de vida, esta zona

comúnmente presenta el “efecto de borde” representado por alta productividad y diversidad (Jørgensen, 1990).

Los principales invertebrados que habitan la zona litoral de los sistemas dulceacuícolas son protozoos, gastrotricos, turbelarios, rotíferos, cladóceros, nemátodos, ácaros y larvas de insectos (Jørgensen, 1990; Thorp y Covich, 2001). El estudio de los factores que determinan la estructura de estas comunidades se ha enfocado principalmente en la depredación por peces (Gilinsky, 1984; Werner y Hall, 1976; Braoudaki y Jackson, 2016) y la heterogeneidad brindada por macrófitas (Jeppesen et al., 1997). Sin embargo, el efecto de la presencia de los invertebrados, como depredadores es prácticamente desconocido. Los estudios ecológicos sobre estos grupos se enfocan principalmente en su papel como recicladores de nutrientes (Hall, 1995) y la modificación de la estructura y composición de los sedimentos (Covich et al., 1999).

Los turbelarios son uno de los grupos más abundantes en la zona litoral presentándose en densidades de hasta 40,000 ind. m⁻² (Schwank, 1981); además de que su presencia es constante durante todo el año, a diferencia de los invertebrados estacionales (Negreiros et al., 2010). A pesar de ser considerados organismos bentónicos, muchos de ellos son ticoplanctónicos o euplanctónicos (Maly et al., 1980; Rocha et al., 1990).

Respecto a las interacciones ecológicas de estos organismos, existen estudios sobre simbiosis, competencia y depredación con macroturbelarios y microturbelarios del grupo Typhloplanoida, siendo casi desconocido el rol de los grupos Dalyellioida y Catenulida.

Algunos microturbelarios como *Phaenocora typhlops* y *Typhloplana viridata* hacen simbiosis con las microalgas *Chlorella* spp. Durante esta interacción, los turbelarios obtienen maltosa y entre el 30-40 % del carbón fijado por el alga (Eaton y Young, 1975; Douglas, 1987).

Respecto a competencia, Adams (1980) reportó que los macroturbelarios trícilados *Bdellocephala punctata* y *Polycelis* utilizan los mismos recursos (oligoquetos, gasterópodos y crustáceos), por lo que *B. punctata*, al ser un competidor inferior busca nuevos hábitats cuando *Polycelis* está presente, a pesar de que la cantidad de recursos sea menor y repercuta en su reproducción. Por otro lado, Young y Reynoldson (1988) analizaron el resultado de la competencia entre *Polycelis nigra* con o sin exposición previa a *Polycelis tenuis*; observando que los turbelarios previamente expuestos a la competencia resultaron menos afectados y fueron más tolerantes al estrés.

La dieta de los microturbelarios incluye bacterias, detritus, microalgas, ciliados, gastrotricos, rotíferos, cladóceros (Wang, et al., 2011), larvas de insectos (Manengkey y Salaki, 2000),

moluscos, otros turbelarios, entre otros. A su vez, los turbelarios son alimento de copépodos, larvas de insectos, peces y anfibios (Heitkamp, 1982; Rocha et al., 1990; Young, 2001; Dumont et al., 2014); convirtiéndose en un eslabón de las redes tróficas.

Los turbelarios detectan a sus presas, principalmente mediante percepción química y mecánica (Wrona y Koopowitz, 1998), pueden buscar activamente o emboscar a sus presas. Especies como *Mesostoma lingua*, liberan neurotoxinas de naturaleza desconocida capaces de paralizar a las presas. Otras especies pueden perforar a sus presas con un tubo esclerotizado denominado estilete, e incluso algunas especies son capaces de construir trampas. Una vez que la presa es sometida, la faringe de estos depredadores tiene la función de engullir totalmente a la presa (*Stenostomum* spp.) o, si la talla de la presa es mayor a la del depredador, pueden introducirse a esta (ya sea perforando o ingresando a través de sitios frágiles) para succionar sus contenidos (Nuttycombe y Waters, 1935; Wrona y Koopowitz, 1998).

Los efectos de los turbelarios como depredadores pueden ser de dos tipos: debido directamente al consumo de las presas o indirectamente, como consecuencia de ello. Majdi et al. (2016) observaron que el triclado *Polycelis* disminuye la biomasa de su presa debido al consumo, pero, promueve el crecimiento de sus poblaciones, por un lado, al incrementar la disponibilidad de fósforo, y con ello el alimento de sus presas (bacterias y protozoos) y, por otro, al depredar a sus competidores (chironomidos y oligochaetos).

En el caso de los microturbelarios, su impacto ecológico como depredadores se ha dirigido a entender su papel como depredadores de zooplancton (Maly et al., 1980; Wang et al., 2011), y a pesar de que la información es exigua, Kolasa (2001) propone que sus altas abundancias en los ecosistemas sugieren no únicamente interacciones tróficas, y que estas requieren atención para determinar su función en los ecosistemas.

El efecto de la presencia de los catenúlidos como depredadores en los sistemas acuáticos es prácticamente desconocido, a pesar de su amplia distribución y sus densidades substanciales entre macrófitas de la zona litoral. Por esta razón, en este trabajo se pretende determinar en qué grado dos especies de *Stenostomum* pueden participar en la estructuración de las comunidades de sus presas.

Se inicia determinando qué organismos de la comunidad litoral son sus presas en el campo (Capítulo 2); posteriormente, se analizan las características de la interacción depredador-presa, es

decir, cómo los turbelarios responden al incremento de las presas, modificando el consumo y/o incrementando sus propias densidades (Solomon, 1949), las denominadas respuesta funcional y numérica, respectivamente (Capítulo 3).

También se exploran los efectos indirectos (por la presencia química) del depredador en poblaciones de dos especies de rotíferos que presentan respuestas fisiológicas rápidas ante la presencia de infoquímicos en el medio y que se reflejan en rasgos de su historia de vida (Capítulo 4) y directos (por su presencia física) en una comunidad litoral de rotíferos (Capítulo 5).

Capítulo 3 Preferencias alimentarias de *S. virginianum* y *S. leucops*

La eficacia biológica de un individuo se refleja en su éxito reproductivo y su consecuente aporte en el acervo genético de generaciones subsecuentes. Para que un organismo logre reproducirse debe evitar o superar factores como la depredación, las enfermedades y la competencia; para ello, el organismo debe obtener y destinar la energía de forma eficaz (Gliwicz, 2003). Esta eficacia implica que los organismos “opten” por comportamientos que maximicen los beneficios y disminuyan los costos, incrementando así, su probabilidad de reproducirse.

Para ilustrar como los organismos maximizan sus beneficios, disminuyendo costos se pueden citar las modificaciones en el comportamiento, morfología o la historia de vida de las presas ante la presencia de un depredador. Por ejemplo, ciertos protozoos, que adquieren su alimento filtrando partículas mientras nadan cuando son expuestos a depredadores, reducen sus velocidades con el fin de disminuir su tasa de encuentro con el depredador, incrementando su probabilidad de sobrevivir, a costa de la disminución en su tasa de alimentación, y entonces, de reproducirse (Hammill et al., 2010). Otro ejemplo, es el comportamiento de *Daphnia* y varios miembros del zooplancton, que nadan hacia zonas profundas durante el día para evitar ser depredados por organismos con tácticas visuales, a pesar de que en la profundidad el agua es más fría, oscura y frecuentemente hipóxica, condiciones menos favorables que las de la superficie, repercutiendo en la obtención de recursos y en su reproducción (O’Brien y Vinyard, 1978). Respecto a modificaciones morfológicas, el ejemplo más común también es el género *Daphnia* que, ante depredadores como *Chaoborus* y *Notonecta*, produce prole con estructuras que reducen su susceptibilidad a la depredación. Sin embargo, el desarrollo de estas defensas provoca

cambios significativos en la edad de madurez y el desarrollo de huevos, repercutiendo en su fecundidad (Riessen y Sprules, 1990).

Según la teoría del forrajeo óptimo, durante la adquisición de recursos, un organismo debe tomar decisiones basadas en características que puedan ser evaluadas y percibidas de una forma fácil y precisa, con la finalidad de obtener presas que le brinden una mayor cantidad de energía neta (Pyke, 1984). Es decir, aumentando la energía obtenida al digerir la presa y disminuyendo la energía gastada en buscar, perseguir, someter y digerir a la presa. Para lo cual, se deben considerar factores como la elección de la dieta óptima, la elección y el tiempo gastado en sitios de aglomeración de recursos (parches), la movilidad del depredador (propia o debido al ambiente; por ejemplo, las corrientes de los ríos) y la influencia de variables estocásticas, entre otras (Pyke, 1984).

La elección de la dieta óptima depende de las abundancias relativas y de las características de las presas; por lo tanto, conocer si un organismo se alimenta de forma óptima implica, entre otros factores, la evaluación de la selección de alimento. A pesar de que los términos selectividad y preferencia se usan indistintamente, existe una diferencia basada en el uso del recurso respecto a su densidad. La selección implica una diferencia entre las densidades de las presas disponibles (en el ambiente) y las densidades de las presas incluidas en la dieta del depredador (Juanes y Conover, 1994). Mientras que la preferencia corresponde a que las presas, disponibles en igual cantidad, serán seleccionadas activamente, es decir, implica un sesgo de un muestreo al azar, de tal forma, que una presa puede ser consumida sin ser preferida (Juanes y Conover, 1994; Krebs, 1999).

La selección de presas influye en la estructuración de las comunidades acuáticas (Lapesa et al., 2002). Por un lado, si dos especies utilizan el mismo recurso habrá cierto grado de solapamiento de nicho (Fenchel et al., 1975), propiciando la competencia y sus consecuencias negativas. Por otro, si un depredador selecciona a una presa, provocará disminuciones en sus densidades, beneficiando indirectamente a los competidores de la presa que son menos eficientes (competidores inferiores) y a las presas del organismo depredado (Wang et al., 2011).

El éxito en la depredación está dado en función de la probabilidad de éxito de cada uno de los mecanismos del proceso de depredación: encuentro, ataque, captura e ingesta. Los encuentros dependen principalmente de la abundancia de las presas; mientras las características de las presas y del depredador se consideran componentes subsidiarios (Holling, 1961). Entre dichas

características se incluyen el tamaño, la presencia de defensas anti-depredación y el microhábitat (Werner y Hal, 1976; Iyer y Rao, 1996; Lampert y Sommer, 2007; Dutilleul, 1993).

En general, presas de tallas grandes se asocian a un mayor contenido de nitrógeno y fósforo, ya que así lo requiere su estructuración corporal (Elser et al., 1996); sin embargo, estas requieren tiempos de manejo mayores que presas pequeñas (Juanes y Conover, 1994), incrementando el gasto energético del depredador. Además, los consumidores presentan limitantes, principalmente morfológicas, que restringen el tamaño de presas que pueden consumir (Hall et al., 1976), como se ha demostrado respecto al tamaño de partículas consumidas por rotíferos del género *Brachionus* (Rothhaupt, 1990), y al de las presas seleccionadas por cordados, como el pez *Lepomis macrochirus* (Werner y Hall, 1974).

Respecto al desarrollo de defensas en las presas para evitar ser consumidas, existen algunos ejemplos como el alargamiento de espinas de *B. macracanthus* (Sarma et al., 2007), los movimientos de propulsión sincrónicos de los remos laterales de *Polyarthra vulgaris*, que le permiten una respuesta de escape muy rápida (Gilbert, 1985), la liberación de toxinas por *Paramecium tetraurelia* efectivo contra diferentes depredadores (Buonanno et al., 2013), o la presencia de sabores desagradables como en el caso de los químicos que se encuentran presentes en las “verrugas” debajo de la corona de *Sinantherina socialis* y que provocan que el depredador los rechace (Felix et al., 1995).

Respecto al uso de hábitat, diferentes depredadores utilizan diferente porcentaje del hábitat total para cazar a sus presas (dominio de hábitat). Por lo cual, la distribución de la presa (y su movilidad) afectará las tasas de encuentro, la energía requerida y obtenida para su consumo y así, el éxito de depredación. Por ejemplo, las migraciones verticales de individuos de tallas grandes de *Daphnia galeata* que ante la presencia de depredadores con percepción visual eficiente, migran hasta 10 m (Zaret y Suffern, 1976).

Existen datos cualitativos de las preferencias alimentarias de turbelarios del género *Stenostomum*. Por ejemplo, previamente se conocía que varias especies de *Stenostomum* en América incluyen en su dieta a rotíferos y cladóceros (Nuttycombe y Waters, 1935; Nandini et al., 2011; observación personal). Sin embargo, no existen datos cuantitativos necesarios para describir más precisamente las interacciones depredador-presa. Por ello, en este estudio se analizó la preferencia alimentaria de *S. virginianum* en la zona litoral de la presa Benito Juárez, Villa del Carbón, México.

Este cuerpo de agua está colonizado por la macrofita *Egeria densa* que aporta heterogeneidad ambiental, y presenta una riqueza de especies de 82 rotíferos, 13 cladóceros y 3 copépodos (Espinosa Rodríguez, 2016). Entre las especies de rotíferos presentes, varias se encontraron en el contenido intestinal de los turbelarios, incluyendo *Lecane bulla*, *Plationus patulus*, *Brachionus calyciflorus* y *Euchlanis dilatata*, y también se encontraron cladóceros como *Alona* sp. y *Moina micrura*. Además, muestreos preliminares demostraron la presencia constante y abundante de turbelarios.

También se analizó la preferencia en laboratorio de *S. leucops* utilizando a los rotíferos *L. bulla*, *P. patulus*, *E. dilatata*, y a los cladóceros *Alona glabra*, *Macrothrix triserialis* y *Moina macrocopa* encontrados en la zona litoral de diferentes cuerpos acuáticos, para evaluar la importancia de características de las presas en términos de tamaño, presencia de espinas (Fig. 3.1) y del microhábitat.

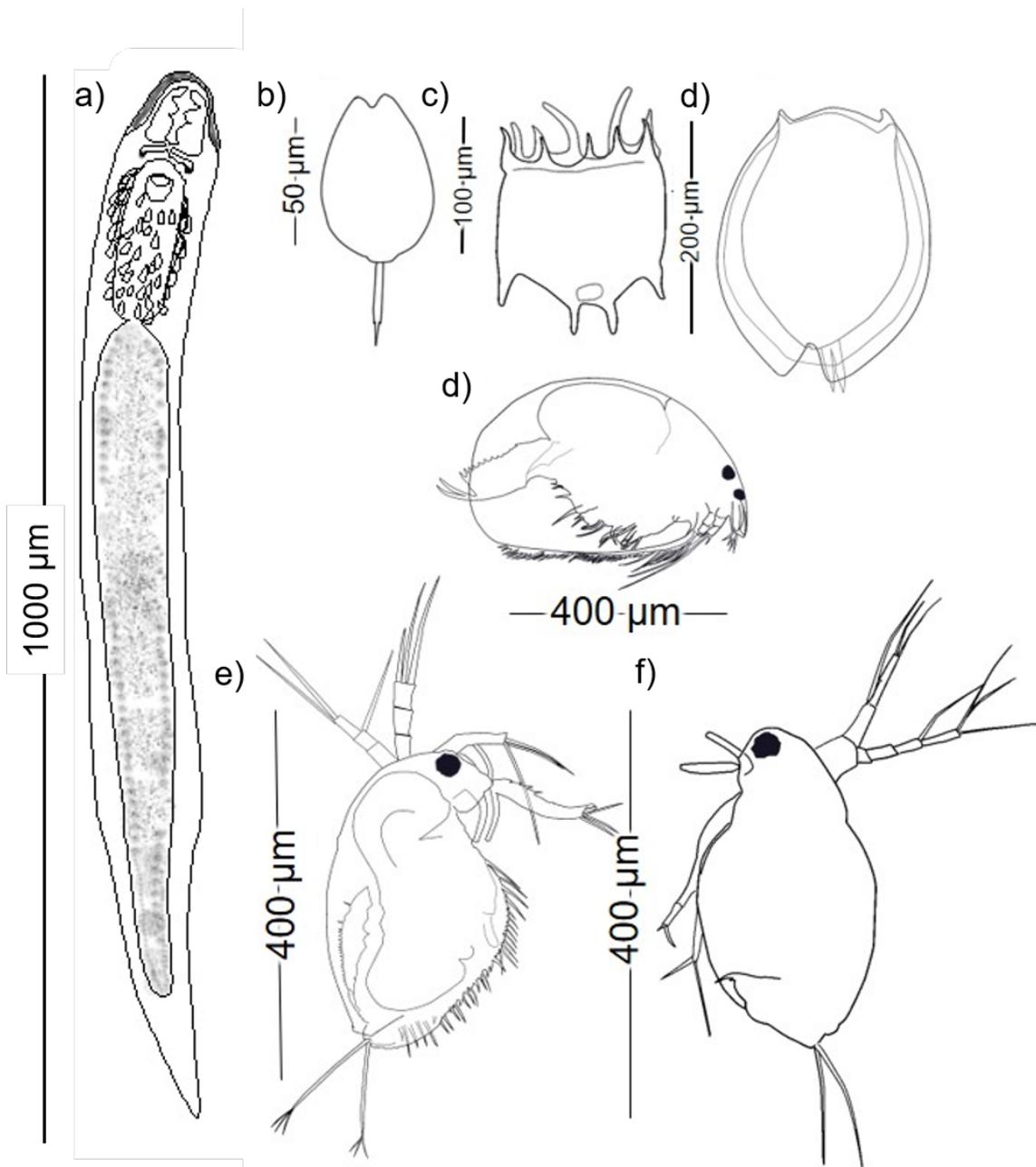


Figura 3.1 Organismos utilizados en el ensayo de preferencia alimentaria del turbelario depredador *S. leucops* (a). Rotíferos presa: b) *L. bulla*, c) *P. patulus*, d) *E. dilatata*; cladóceros presa: e) *A. glabra*, f) *M. triserialis*, g) *M. macrocopa*.

Hipótesis

Si los turbelarios del género *Stenostomum* son depredadores de emboscada que se encuentran principalmente en el bentos, y cuyo principal mecanismo de alimentación incluye engullir completamente a sus presas entonces, la selección de sus presas dependerá de la densidad, tipo de microhábitat y características físicas (talla).

Objetivo general

Analizar los efectos de la densidad y las características físicas de las presas (talla y presencia de loriga en el caso de los rotíferos, y talla en el caso de los cladóceros) sobre la preferencia alimentaria de dos especies del género *Stenostomum*.

Métodos

Selectividad de recursos en campo

La colecta se realizó mensualmente, en los meses de febrero a julio de 2016 en la Presa Benito Juárez, ubicada en Villa del Carbón, al noreste del Estado de México (latitud: 19 ° 41'21" N, longitud: 99 ° 25'46" O; elevación: 1,250 msnm) (Fig. 3.2). Esta presa se encuentra rodeada de bosque de pino encino, y presenta un clima semitemplado. La vegetación litoral incluye a la macrófita sumergida *Egeria densa*, la macrófita emergente *Typha latifolia* y la macrófita de hojas flotantes *Nymphoides fallax*. La cobertura de las dos últimas es baja comparada con la de *Egeria densa* (Espinosa Rodríguez, 2016). Dado que en muestreos preliminares se observó que la presencia de los turbelarios fue constante y numerosa en la zona habitada por *Egeria densa*, se eligieron tres sitios de muestreo similares entre ellos, asociados a esta macrófita. Se colectaron 10 L de agua de cada sitio, los cuales fueron enfriados, colocándoles 1.6 kg de hielo a cada contenedor y transportados al laboratorio inmediatamente (tiempo de trayecto: ≈1 h, 30 min). El volumen no fue concentrado, para evitar incrementar los encuentros entre el turbelario y las presas en la muestra (Sarma, 1993). En el laboratorio se examinaron y se extrajeron los turbelarios de la especie *S. virginianum*. Se aplastaron entre 10 y 20 especímenes entre un portaobjetos y un cubreobjetos para identificar el contenido intestinal. Debido a que más del 50% de los turbelarios contenían restos de rotíferos monogonotes (Fig. 3.4), la preferencia se analizó en función de las especies de estos presentes, el tipo de loriga y su talla, características que pueden modificar su susceptibilidad a ser depredadas. La determinación de las especies se realizó utilizando la clave taxonómica de Rotatoria (Koste, 1978). El tipo de loriga fue determinado por Dr. S.S.S. Sarma (com. pers.). El tamaño fue determinado utilizando el programa Motic Images Plus 2.0 (Motic China Group Co., LTD). Para formar las clases de talla se asumió una distribución normal de Gauss (Bhattacharya, 1967).

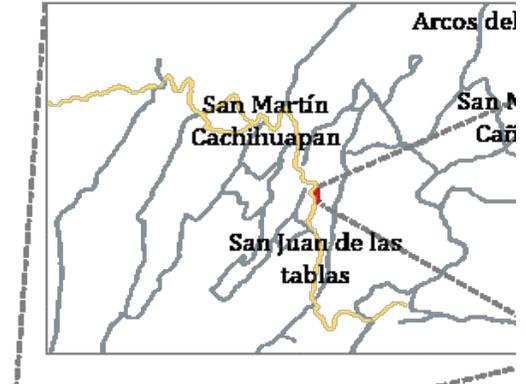


Figura 3.2. Localización de la Presa Benito Juárez, Villa del Carbón, Estado de México y ubicación de los sitios de muestreo (*). La línea verde representa la cobertura aproximada de *Egeria densa*.

Para determinar la densidad en campo, la muestra fue concentrada en 200 ml y fijada con formaldehído al 4 %. Se analizaron tres alícuotas de 1 ml de cada muestra, homogenizando la muestra antes de cada toma agitándola durante 30 s. Cada mililitro se colocó en una cámara de Sedgwick-Rafter, y fue contado completamente, observándolo con microscopio invertido, utilizando los aumentos de 40x y 100x. El índice de selectividad utilizando fue el α de Manly (Krebs, 1999):

$$\hat{\alpha}_i = \frac{\hat{r}_i}{\hat{n}_i} \left(\frac{1}{\sum (\hat{r}_j / \hat{n}_j)} \right)$$

donde α_i es el alfa de Manly (índice de selectividad) para la presa tipo i ; r_i, r_j es la proporción de presas tipo i o j en la dieta (i y $j= 1, 2, 3 \dots m$); n_i, n_j es la proporción de presas tipo i o j en el ambiente; y m es el número de tipos de presas posibles.

Se realizó una prueba de G para determinar si la selectividad fue estadísticamente significativa (Krebs, 1999)

Se realizó una correlación de Pearson entre la abundancia de las presas (rotíferos) y la cantidad de organismos consumidos. La significancia estadística se determinó con las tablas de valores críticos de r (Sokal y Rohlf, 2000).

Preferencia alimentaria de *S. leucops* en laboratorio

En el caso de *S. leucops*, las observaciones en campo y laboratorio previamente mostraron que *P. patulus*, *E. dilatata*, *L. bulla*, *A. glabra*, *M. triserialis* y *M. macrocopa* son organismos incluidos en su dieta, por lo que se realizó un estudio de selectividad con estas especies, las cuales son consideradas especies comunes en la zona litoral (Pennak, 1966) y en los cuerpos de agua mexicanos (García et al., 2004; Nandini et al., 2005). Los experimentos se llevaron a cabo a $23 \pm 2^\circ$ C. Cada turbelario se mantuvo previamente en inanición durante 3 h y se aclimató a dicha temperatura. En 15 ml de medio EPA, se ofreció una mezcla de los rotíferos (1 ind. ml⁻¹) y los cladóceros (0.3 ind. ml⁻¹). El tiempo de alimentación fue de 2 h. El consumo se calculó por la diferencia entre la densidad inicial y final. A partir de estos datos se utilizó el índice de Manly. Se realizó la prueba de G para determinar si existía preferencia significativa (Krebs, 1999).

Resultados

Selectividad de recursos en campo

De los organismos cuantificados, durante los meses de muestreo, los rotíferos fueron los más abundantes en todos los sitios. En el sitio 1 la densidad varió de 1066 a 2720 ind. l⁻¹; en el sitio 2 fue de 1025 a 3068 ind. l⁻¹; y en el sitio 3 varió de 1100 a 2600 ind. l⁻¹. La densidad de los cladóceros es aproximadamente 1/13 de la densidad de los rotíferos; siendo la mínima 41 y la máxima 595 ind. l⁻¹. Los copépodos fueron analizados según sus estadios de desarrollo (larvas nauplio, copepoditos y adultos), pero, considerando los tres estadios, en el sitio 1 sus densidades variaron de 123 a 1538 ind. l⁻¹. En el sitio 3 en abril se encontró su máxima abundancia de 1087 nauplios l⁻¹ similar a la densidad de rotíferos (1100 ind. l⁻¹) (Fig. 3.3).

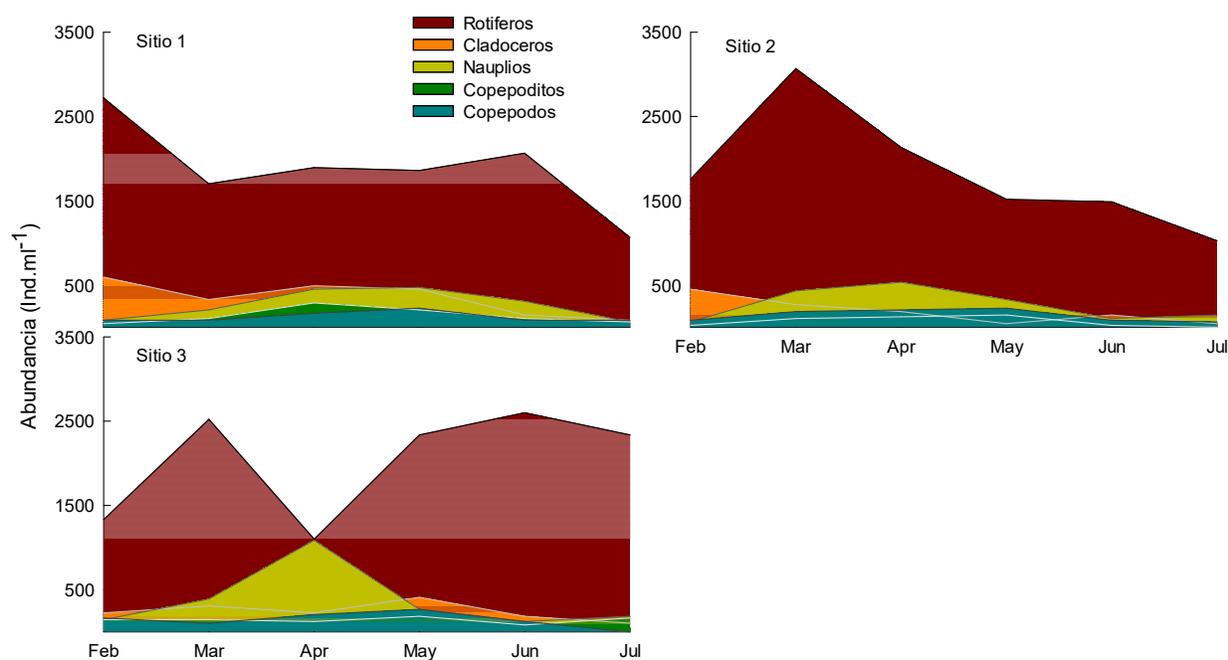


Figura 3.3 Abundancia de rotíferos, cladóceros y copépodos presentes en la presa Benito Juárez durante febrero a julio de 2016.

Se analizaron 280 turbelarios. El porcentaje de intestinos vacíos (coeficiente de vacuidad (Windell, 1971)) fue de 14%, en el intestino del 8% de los turbelarios se encontró material irreconocible y en el del 78% de se encontraron materiales útiles para la determinación taxonómica de las presas como lorigas y trofos. En la mayoría de los intestinos se observó material vegetal y animal. Las presas más comunes fueron rotíferos monogonontes (58%), seguidos por dinoflagelados (14%), rotíferos bdelloides (12%), amibas (8%), gastrotricos (5%) y nauplios de copépodos (3%) (Fig. 3.4).

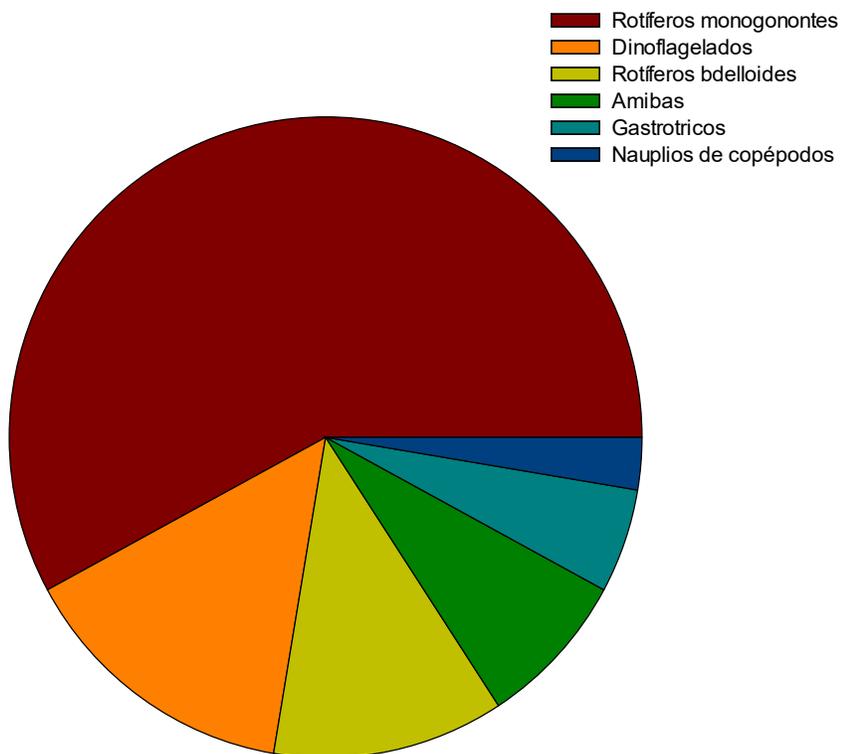


Figura 3.4 Taxones incluidos en la dieta de *S. virginianum* en la Presa Benito Juárez.

En la presa Benito Juárez se encontraron 37 especies de rotíferos monogonontes, cuatro especies de cladóceros y dos especies de copépodos, de las cuales, 12 especies de rotíferos (35% de la riqueza total de rotíferos) y los nauplios de copépodos (no identificadas) se encontraron en el intestino de los turbelarios (Tabla 3.1).

Se observó que *S. virginianum* consumió preferentemente a *Trichocerca porcellus* durante la mayoría de los meses de muestreo. En febrero, esta especie fue preferida ($\alpha=1$) en los sitios 2 y 3, en los que las densidades fueron 410 y 252 ind. l⁻¹, respectivamente. En marzo, en el sitio 1 y 2 fue preferida; su densidad promedio fue de 169 ± 18 ind. l⁻¹, y los valores de α fueron 0.7 y 0.3 respectivamente. En abril la densidad mínima fue de 68 y la máxima de 314 ind. l⁻¹ y en todos los sitios fue preferida, con valores de α mayores a 0.53. En mayo, fue preferida ($\alpha=0.7$) en el sitio 3 con una densidad de 82 ind. l⁻¹; en junio ($\alpha=0.4$) en el sitio 2 con una densidad de 103 ind. l⁻¹ y en julio ($\alpha>0.3$), en todos los sitios; en este sitio las densidades oscilaron entre 61 y 205 ind. l⁻¹, respectivamente. La segunda especie preferida fue *Colurella obtusa*. Durante el mes de mayo en los sitios 1 y 2 ($\alpha=0.5$ y 0.2, respectivamente) y en junio en los sitios 1 y 3 ($\alpha=0.95$ y 0.98,

	Sitio 1						Sitio 2						Sitio 3					
	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul
<i>Aspelta</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asplanchnopus multiceps</i> (Schrank, 1793)	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cephalodella forficula</i> (Ehrenberg, 1838)	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>C. uncinata</i> (Müller, 1773)	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+
<i>Encentrum acrodon</i> Wulfert, 1936	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Euchlanis incisa</i> Carlin, 1939	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-
<i>L. hamata</i> (Stokes, 1896)	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>L. ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>L. nana</i> (Murray, 1913)	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. ovalis</i> (Müller, 1786)	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	-
<i>L. patella</i> (Müller, 1773)	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>L. rhomboides</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. triptera</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Monommata arndti</i> Remane, 1933	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plationus patulus</i> (Müller, 1786)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-

<i>Proales fallaciosa</i> Wulfert, 1937	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Scaridium longicaudum</i> (Müller, 1786)	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Squatinella mutica</i> (Ehrenberg, 1832)	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-
<i>T. elongata</i> (Gosse, 1886)	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>T. iernis</i> (Gosse, 1887)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+
<i>T. longiseta</i> (Schrank, 1802)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. porcellus</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+

Tabla 3.1 Especies de rotíferos presentes en zona litoral cubierta por las macrófitas *Egeria densa* en la presa Benito Juárez de febrero a julio de 2016.

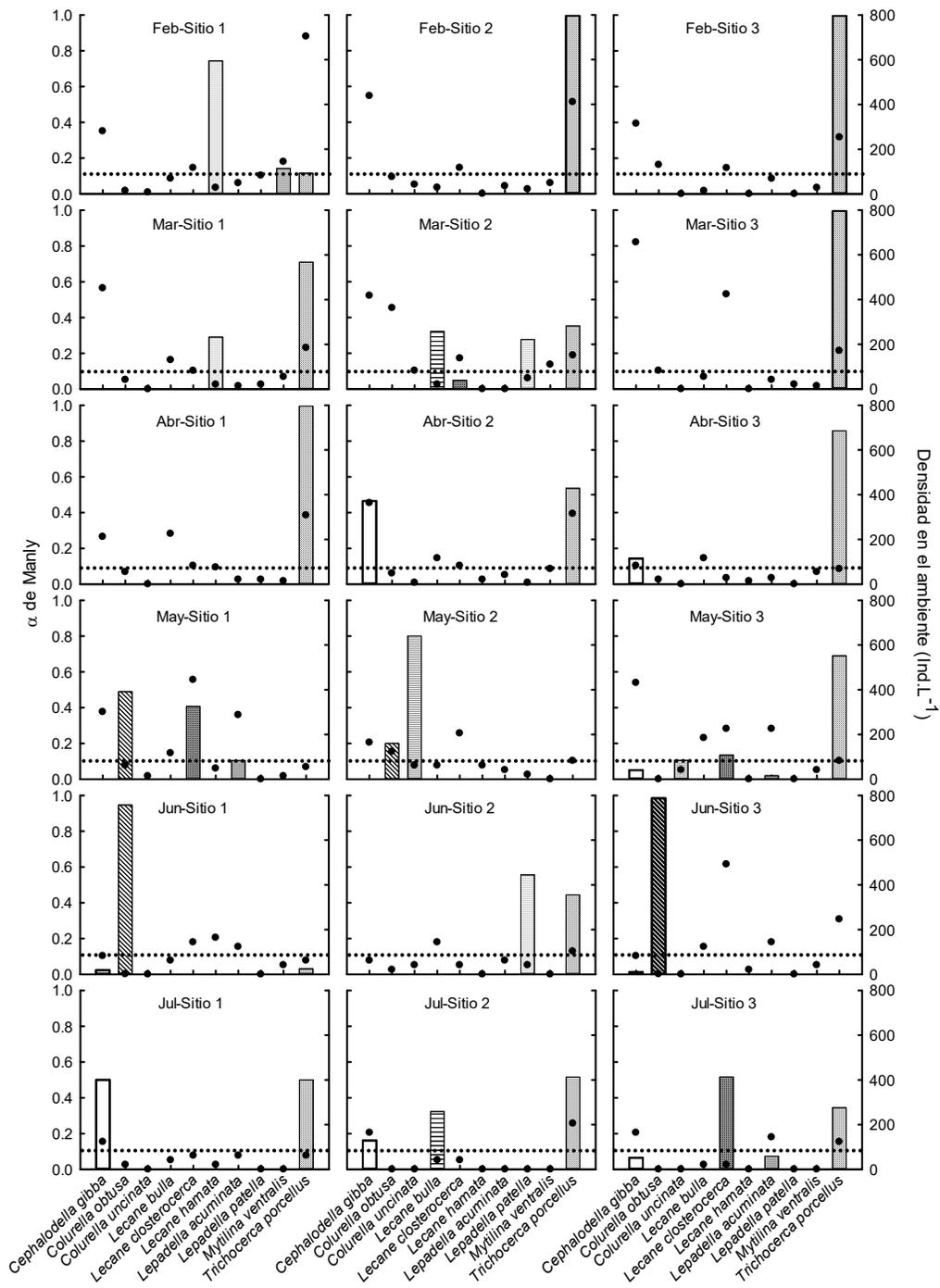


Figura 3.6 Especies de rotíferos consumidas en algún momento por *S. virginianum* en la Presa “Benito Juárez”. Las barras que superan la línea punteada ($1/m$; m =rotíferos consumidos) indican preferencia por la presa; los puntos representan la disponibilidad de las presas en el ambiente.

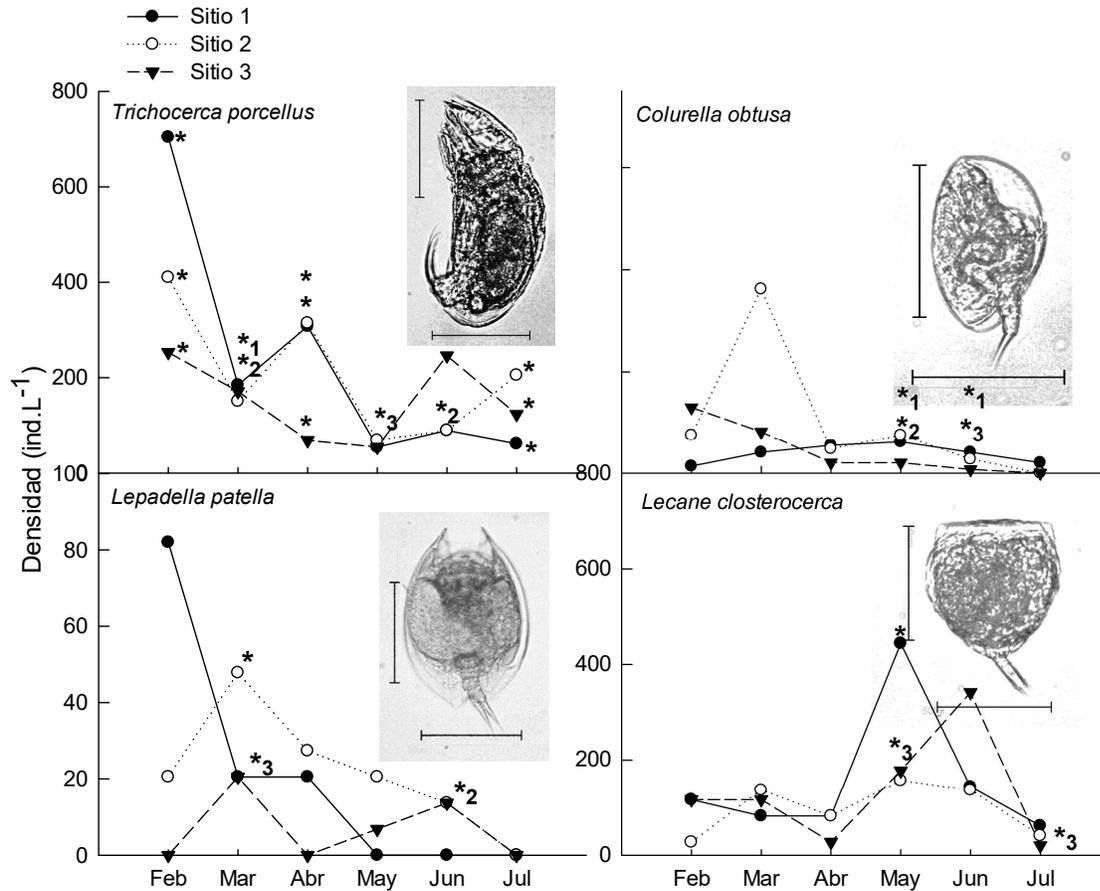


Figura 3.7. Variación de la abundancia de los cuatro rotíferos más frecuentemente seleccionados como presa por *S. virginianum*. Las líneas de escala representan 50 µm. Los asteriscos indican selectividad; el número junto al asterisco indica el sitio, cuando no es posible distinguirlo. Nótese la diferencia en la escala de abundancia de *L. patella*.

Las abundancias de los organismos seleccionados más frecuentemente variaron durante el periodo de muestreo. La mayor parte del tiempo *T. porcellus* fue seleccionada. La densidad más baja a la que fue seleccionada fue de 62 ind. l⁻¹ en el sitio 3, en julio. La variación en las densidades de *C. obtusa* fue más sutil. Este rotífero fue seleccionado a la densidad mínima de 7 ind. l⁻¹ en el sitio 3, en junio. *L. patella* se mantuvo a densidades bajas en comparación con los otros rotíferos, durante todo el estudio; siendo la densidad máxima 82 ind. l⁻¹; la densidad mínima a la que fue seleccionada fue 14 ind. l⁻¹ en el sitio 2, en junio. La densidad más baja a la que fue seleccionada *L. closterocerca* fue de 21 ind. l⁻¹ en el sitio 3, en julio (Fig. 3.6).

El tipo de loriga no resultó un factor estadísticamente significativo para la selección de las presas (prueba de G, p>0.05). De las 37 especies de rotíferos identificadas, 26 (70%) son especies con loriga dura, 8 (22%) de loriga débil y solo 3 (8%) son especies ilorigadas. El turbelario se

alimentó de 9 especies con loriga dura, principalmente *T. porcellus*, *C. obtusa*, *L. patella* y *L. closterocerca*; de 8 especies con loriga débil, principalmente *C. gibba*, y de las especies ilorigadas solo se alimentó de *Proales fallaciosa* (Fig. 3.8a). En el sitio 1, de febrero a mayo *S. virginianum* prefirió consumir rotíferos de loriga fuerte; y en junio y julio prefirió consumir rotíferos de loriga débil. En el sitio 2 en todos los meses, con excepción de abril *S. virginianum* consumió rotíferos con loriga dura. En el sitio 3 durante febrero, marzo, mayo y julio prefirió consumir rotíferos de loriga dura, mientras en abril la preferencia fue similar por los de loriga fuerte y los de loriga débil y en junio prefirió consumir rotíferos con loriga débil (Fig. 3.8b-d).

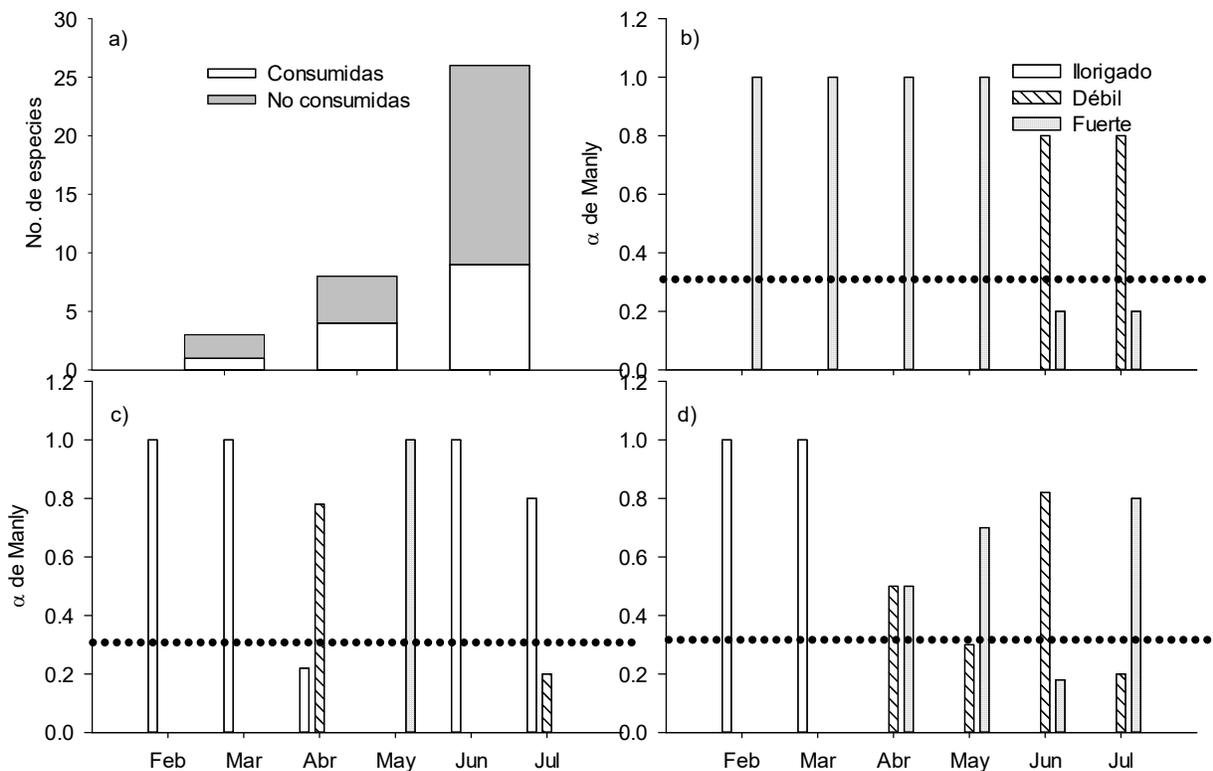


Figura 3.8 Análisis de preferencia con base al tipo de loriga de los rotíferos presentes en la presa Benito Juárez. a) Porcentaje de rotíferos consumidos (gris)/no consumidos (blanco) con los diferentes tipos de loriga. b-d). Preferencia alimentaria para cada tipo de loriga en los sitios 1, 2 y 3, respectivamente. Las barras que superan la línea punteada ($1/m$; $m = \text{Tipos de loriga}$) indica preferencia por rotíferos con ese tipo de loriga.

Se obtuvo la talla de 30 especies de rotíferos. La talla mínima fue 81.6 μm de *L. nana* y la máxima 572 μm de *Trichocerca elongata*. Con base en ello se formaron 6 clases de talla. La clase de talla menor (rotíferos $<164 \mu\text{m}$) incluye 12 especies, de las cuales 7 fueron consumidas

por *S. virginianum*, incluyendo a *T. porcellus*, *C. uncinata*, *C. obtusa* y *L. hamata*. La segunda clase de talla (rotíferos de 164-246 μm) incluye 8 especies, la mitad de las cuales fueron consumidas por *S. virginianum*, incluyendo a *C. gibba*, *L. bulla* y *M. ventralis*. Los rotíferos de tallas mayores no fueron consumidos por el turbelario (Fig. 3.9a). La talla resultó ser un factor significativo en la selección de las presas durante todos en todos los sitios y durante todos los meses (prueba de G, $p < 0.05$). En el sitio 1 durante febrero y mayo *S. virginianum* consumió preferentemente rotíferos de 164.1-246.4 μm ; mientras durante marzo, abril, mayo y julio tuvo preferencia por la talla menor. En el sitio 2 (Fig. 3.9c), en febrero, abril, mayo y junio tuvo preferencia por la talla $< 164 \mu\text{m}$; en tanto, en marzo y julio prefirió los rotíferos de entre 164.1 y 246.4 μm . En el sitio 3 (Fig. 3.9b-d), en febrero y marzo consumió rotíferos $< 164 \mu\text{m}$; en cambio, en el resto de los meses consumió preferentemente rotíferos entre 164.1 y 246.4 μm .

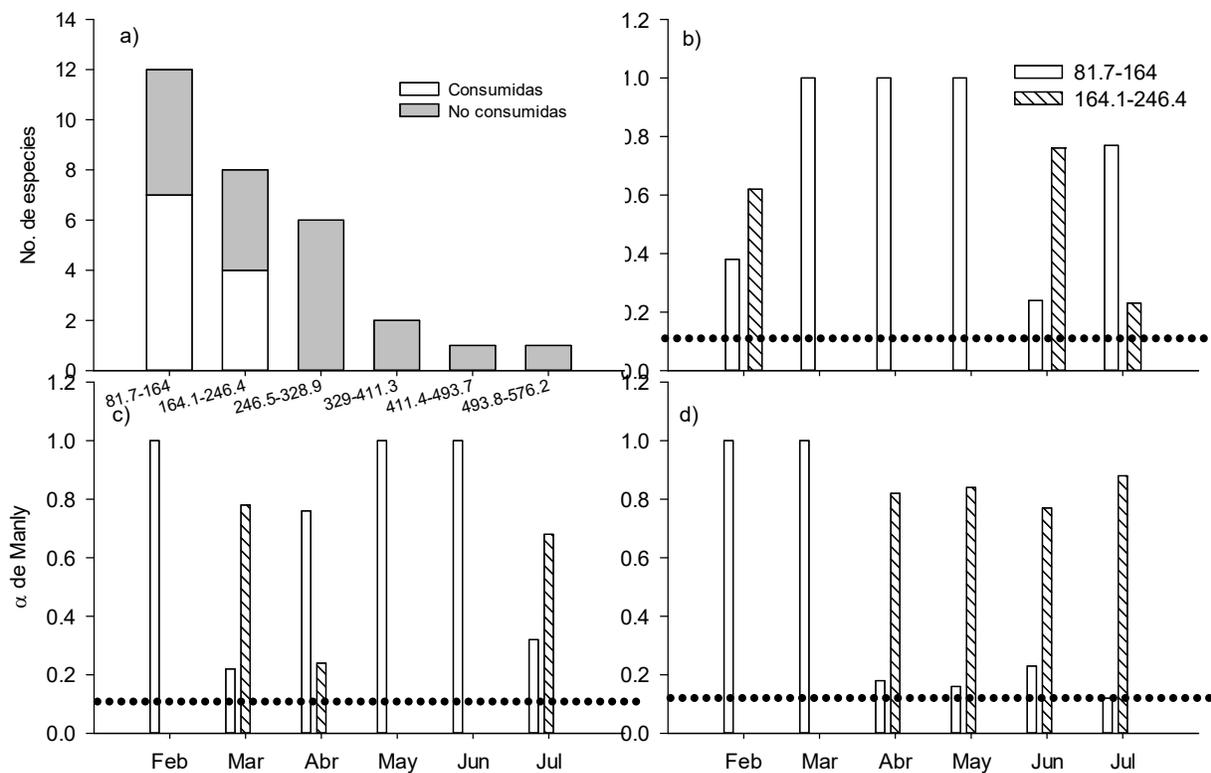


Figura 3.9 Análisis de preferencia con base a la talla de los rotíferos presentes en la presa Benito Juárez. a) Porcentaje de rotíferos consumidos (gris)/no consumidos (blanco) según las clases de talla resultantes. b-d) Preferencia alimentaria para cada talla en los sitios 1, 2 y 3 respectivamente. Las barras que superan la línea punteada ($1/m$; m =clases de talla) indica preferencia por rotíferos con ese tipo de loriga.

Preferencia alimentaria de *S. leucops* en laboratorio

Los datos sobre preferencia alimentaria mostraron que, entre los tipos de presas ofrecidas, *E. dilatata* y *L. bulla* fueron seleccionados, mientras *P. patulus* y los cladóceros no; sin embargo, no se presentó preferencia estadísticamente significativa ($p > 0.05$) (Fig. 3.10).

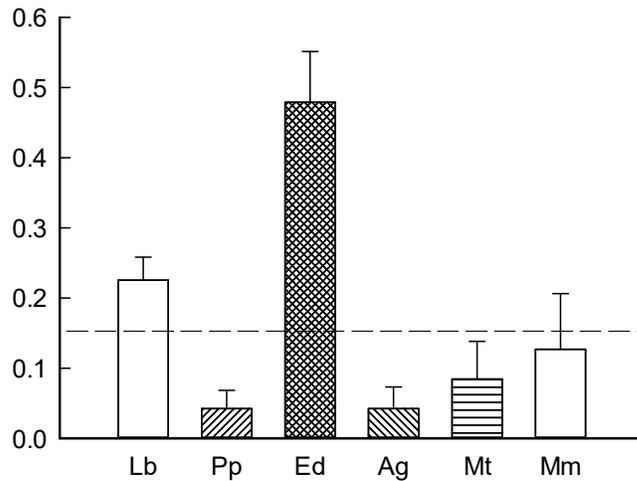


Figura 3.10 Preferencia alimentaria de *S. leucops*. Lb: *L. bulla*; Pp: *P. patulus*; Ed: *E. dilatata*; Ag: *A. glabra*; Mt: *M. triserialis*; Mm: *M. macrocopa*. La línea punteada representa $1/m$. Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$.

Discusión

Selectividad de recursos por *S. virginianum*

Dentro del filo Turbellaria, existen especies especialistas y omnívoras (Kolasa, 2001). La especie *S. virginianum*, presente en la presa Benito Juárez, es generalista, e incluye en su dieta diferentes taxones pertenecientes a dos niveles tróficos, productores primarios: clorofitas, diatomeas y dinoflagelados; y consumidores primarios: gastrotricos, rotíferos y nauplios de copépodos (Fig. 3.4), estos resultados concuerdan con las observaciones reportadas por Nuttycombe y Waters (1935). Esta combinación de nutrientes en su dieta puede contribuir en su éxito reproductivo (Oelbermann y Scheu, 2002) y explica su amplia distribución observada en México y reportada desde Nueva Escocia, Canadá hasta Berisso, Argentina en América (Noreña et al., 2005).

La teoría de forrajeo óptimo sugiere que la energía obtenida al consumir la presa debe ser mayor a la gastada en obtenerla. De acuerdo con el principio de maximización de números (Calow, 1981), un depredador generalista consumirá las presas con más altas abundancias debido al incremento en la probabilidad de encuentros. En este caso, se observa una correlación positiva y significativa; aunque baja, entre la abundancia de las presas y su consumo (Fig. 3.5). El

turbelario *S. virginianum* consumió selectivamente rotíferos, cuyas densidades en el campo fueron mayores (1025-3068 ind. l⁻¹) a las de otros taxones como cladóceros (41-492 ind. l⁻¹) y copépodos (62-1240 ind. l⁻¹) (Fig. 3.4). Esta densidad de rotíferos es similar a la encontrada en otros cuerpos dulceacuícolas (Sarma, 1993), por lo que es probable que en otros cuerpos de agua en los que predominen los rotíferos, estos sean el principal recurso alimentario de *Stenostomum*. Además de la abundancia, otros factores también influyen las interacciones depredador-presa. La loriga, es un integumento sincitial cuyo grosor puede ser >3 µm (Hochberg et al., 2015), esta puede ser rígida o flexible, y las especies que las portan se denominan lorigadas e ilorigadas, respectivamente (Wallace y Snell, 2001). Se ha reportado que especies lorigadas como *Keratella cochlearis* y *Anuraeopsis fissa* son menos vulnerables a un depredador ciclopoideo que especies ilorigadas como *Polyarthra remata* (Gilbert y Hampton, 2001). En este trabajo se observó dominancia de las especies lorigadas respecto a las especies ilorigadas; similar a lo reportado en otros cuerpos acuáticos mexicanos (García et al., 2012; Figueroa-Sanchez et al., 2014). Sin embargo, la presencia de loriga no representó una defensa *per se* contra la depredación por *S. virginianum*, ya que, de las 17 especies lorigadas encontradas, 9 de ellas fueron encontradas en el intestino de *S. virginianum* y seleccionadas positivamente la mayor parte del tiempo (Fig. 3.8). Probablemente porque *S. virginianum* al igual que *S. leucops*, engulle completamente a la presa (Nandini et al., 2011), misma que es llevada hacia el intestino, en donde comienza la digestión por procesos mecánicos (Jennings, 1968) dirigidos por fibras musculares alrededor de la faringe; las estructuras difíciles de digerir (en este caso, la loriga) son eyectadas a través de la boca (Antoniazzi y Silveira, 1996).

La eficacia de depredación de otros depredadores invertebrados como el rotífero *Asplanchna* puede ser significativamente afectada por factores como la velocidad de nado o la talla de las presas (Sarma, 1993). La especie *S. virginianum* puede modificar su velocidad y dirección rápidamente, permitiéndole ser un depredador eficiente (Ruppert y Schreiner, 1980).

Respecto a la talla de las presas, los depredadores visuales como anfibios y peces consumen zooplancton de tallas grandes reduciéndolos o excluyéndolos de los sistemas (Chaparro-Herrera, et al., 2011; Iglesias et al., 2011). Mientras, en los depredadores invertebrados, la talla de los organismos afecta el proceso de depredación (encuentro, ataque, captura e ingesta). Por ejemplo, los depredadores no visuales, guiados por la señal hidromecánica de su presa, perciben más fácilmente presas de tallas grandes que generen más turbulencia (Sih, 1987). Sin embargo, el

manejo de presas de tallas grandes es más complicado, reduciendo la eficacia en su depredación (Sarma, 1993; Nandini et al., 2003). En este caso, se observó que los rotíferos de menor tamaño (84-164 μm) fueron los más abundantes (Fig. 3.9), lo cual debe ser común, dado que las especies pequeñas tienen tasas de crecimiento mayores que las especies grandes (Serrania-Soto et al., 2011). El turbelario *S. virginianum* se alimentó principalmente de esta clase de talla, no solo por sus altas abundancias (341-2268 ind. ml^{-1}) sino por el tamaño adecuado, ya que el proceso alimentario de los turbelarios de este género incluye la protrusión de la faringe para capturar y engullir completamente a la presa (Nutting y Waters, 1935).

A pesar de que consumió selectivamente *T. porcellus*, probablemente porque se trata de un organismo bentónico y perifítico (Jersabek y Bolortsetseg, 2010) que puede encontrarse más frecuentemente con el turbelario (Anexo I), en dicho microhábitat también disponía de especies como *T. elongata* y *T. longiseta*; sin embargo, estas dos especies son más grandes, alcanzando tallas de 572 \times 50 y 361 \times 81 μm , respectivamente; además de que estas dos especies cuentan con espinas anteriores y caudales muy pronunciadas que pudieron evitar su ataque y así ser depredadas (Sih, 1987). Otras especies frecuentemente consumidas fueron *C. gibba* y *L. closterocerca* (Fig. 3.6). La primera, al igual que el turbelario, suele encontrarse en la zona litoral de los lagos, asociada a la vegetación (Anexo I) (Jersabek y Bolortsetseg, 2010). En el mes que fue más consumida alcanzó densidades de hasta 506 ind. ml^{-1} ; además, tiene una loriga muy suave y, a diferencia *C. forficula* (su congénere, que no fue consumido), esta no tiene dedos tan gruesos. Por otro lado, el rotífero *L. closterocerca*, tiene una forma simple y un solo dedo, su presencia es común en el fondo y entre las macrófitas (Jersabek y Bolortsetseg, 2010), y fue seleccionado incluso a densidades bajas (20.5 ind. ml^{-1}) (Fig. 3.6). Se observó que *S. virginianum* puede consumir un espectro amplio de presas, similar a lo reportado en el caso de la dieta de tríclicos, en los cuales, la presencia de otros tríclicos (competidores), determina si se comportan como generalistas o como especialistas (Reynoldson y Davies, 1970).

Preferencia alimentaria de *S. leucops*

En el estudio de preferencia alimentaria en laboratorio del turbelario *S. leucops*, se observó que la presa preferida fue *E. dilatata* (Fig. 3.10); probablemente porque es un organismo con hábitos bentónicos. A pesar de que, entre los rotíferos ofrecidos, *E. dilatata* es el más veloz alcanzando velocidades de hasta 0.98 mm seg^{-1} (Rico-Martínez y Snell, 1997), frecuentemente se observa moviendo lentamente en el fondo del recipiente de cultivo. El rotífero *P. patulus* no fue preferido

positivamente; probablemente, porque a pesar de que su velocidad es menor que la de *E. dilatata* (0.69 mm seg^{-1}), tiene otros hábitos, encontrándose principalmente en la columna de agua; por lo que, en el caso de los rotíferos, se le puede adjudicar un mayor peso a los microhábitats que a la morfología; ya que a pesar de que *P. patulus* está provisto de espinas anteriores y posteriores (Fig. 3.1), se ha reportado que en presas con tallas corporales menores a 1 mm el desarrollo de defensas morfológicas es inoperante ante depredadores como turbelarios (Nandini et al., 2011). Además de que puede ser utilizado como recurso cuando no hay otros disponibles como se verá en el capítulo siguiente. Este comportamiento es similar al reportado para el turbelario depredador *Mesostoma ehrenbergii*, que cuando hay carencia de recursos y, por lo tanto, su nivel de saciedad es bajo, puede nadar en la columna de agua en busca de alimento (De Meester y Dumont, 1990). Además, se ha registrado que de cada 10 turbelarios, 3 se encuentran nadando o planeando en la columna de agua (Nandini et al., 2011).

Alternativamente, *E. dilatata* pudo ser más afectado por las toxinas, que se sospecha, son liberadas por *S. leucops* (Nandini et al., 2011); ya que se ha demostrado que este rotífero suele tener mayor sensibilidad comparado con organismos del género *Brachionus* y *Lecane* (Arias-Almeida y Rico-Martínez, 2011).

En el caso de los cladóceros ninguno fue seleccionado, probablemente porque el tiempo de alimentación solo fue de dos horas y se observó que *S. leucops* tiende a depredar a organismos grandes (como los cladóceros) cuando estos quedan atrapados entre los sedimentos del contenedor.

El mecanismo de alimentación de *S. virginianum* incluye la apertura de la boca, y la captura de su presa mediante la succión creada al dilatar la faringe (Nutting y Waters, 1935), similar a *S. leucops*. Sin embargo, la talla del último es mayor, probablemente, debido a ello, *S. leucops* es capaz de consumir cladóceros de tallas grandes (*M. macrocopa*), en tanto *S. virginianum*, nunca se observó con cladóceros o restos de estos en su intestino, lo cual concuerda con la hipótesis de eficiencia por tallas (Hall et al., 1976).

La abundancia de los organismos afecta en baja, pero significativa medida el consumo de estos. La presencia de loriga fuerte y de espinas en los rotíferos no afectaron su selección/preferencia, debido a que los depredadores engullen completamente a la presa. La talla de las presas y de los depredadores, sí afectan la selección/preferencia. A pesar de que el principal hábitat de los turbelarios es bentónico-perifítico; y consumen preferentemente presas que comparten su hábitat,

no se puede descartar el consumo de presas planctónicas, ya que, dependiendo de su nivel de saciedad, pueden explorar en la columna de agua en busca de alimento. Otro factor importante, puede ser el tiempo de coexistencia, y la especie, debido a que ciertas especies pueden liberar químicos al medio, y afectar a las presas.

Capítulo 4 Dinámica depredador-presa

Introducción

En la interacción depredador-presa las densidades de la presa tienen repercusiones en las densidades del depredador y viceversa, por lo que los efectos de un depredador pueden ser estabilizadores o desestabilizadores en las poblaciones de la presa y como consecuencia, en la dinámica depredador-presa (Murdoch y Oaten, 1975; Kramer y Drake, 2010). Una dinámica estable implica que las poblaciones regresen a sus puntos de equilibrio, después de alguna perturbación (Oaten y Murdoch, 1975). Cuando dicha estabilidad es interrumpida se habla de un efecto desestabilizador, el cual es reportado frecuentemente como resultado de la introducción de especies, por ejemplo, la inestabilidad causada por la introducción de la lamprea en los Grandes Lagos sobre la comunidad de peces (Baldwin, 1964); o la de la serpiente *Boiga irregularis* en la isla Guam sobre la avifauna (Savidge, 1987).

El efecto estabilizador o desestabilizador de los depredadores depende de varios factores, como la presencia de refugios, la heterogeneidad ambiental, los movimientos de individuos entre las poblaciones (migraciones), y muy importantemente de las respuestas del depredador a los cambios en la densidad de la presa. Al incrementar la densidad de la presa, los depredadores pueden aglomerarse (respuesta agregativa), incrementar el consumo de recursos (respuesta funcional) (Holling, 1961), en consecuencia crecer más rápidamente (respuesta de desarrollo) e incrementar sus tasas de reproducción (respuesta numérica) (Murdoch y Oaten, 1975).

La respuesta funcional suele tener un efecto estabilizador debido a que las densidades altas de la presa llevan a un mayor consumo, provocando la disminución de la densidad de las presas, y con ello conducen a la disminución en las tasas de consumo (auto-amortiguamiento) (Murdoch y Oaten, 1975). Holling (1959) propuso cuatro tipos de respuesta funcional: la respuesta funcional tipo I implica que la tasa de búsqueda es constante, independientemente de las densidades de las presas; por lo que las presas consumidas incrementarán proporcionalmente a la densidad de esta, hasta obtener una tasa máxima de consumo, que permanece constante (nivel limitante

incipiente). En la respuesta tipo II, el incremento en el consumo es limitado principalmente por el tiempo de manejo. En la respuesta tipo III, hay dos asíntotas; una a densidades bajas del recurso, y otra a densidades altas; es decir, la tasa de ataque incrementa, mientras el tiempo de manejo disminuye (Holling, 1961).

En los sistemas acuáticos, la mayoría de los organismos herbívoros presentan la respuesta tipo I (Jeschke et al., 2004). La respuesta tipo II la presentan la mayoría de los invertebrados, como en el caso de los turbelarios *Mesostoma lingua* (Dumont y Schorreels, 1990) y *S. virginianum* (Kratina et al., 2009), el rotífero depredador *Asplanchna* (Nandini y Sarma, 1999), los copépodos ciclopoideos *Mesocyclops pehpeiensis* (Sarma et al., 2013) y *Acanthocyclops americanus* (Enríquez-García et al., 2013), el cladócero *Leptodora* durante su estadio adulto (Pichlova y Vijverberg, 2001) y ninfas del insecto *Notonecta undulata* (Streams, 1994). La respuesta tipo III la presentan organismos como larvas de anuros (Jeschke et al., 2004) y ninfas de *Notonecta undulata* cuando la densidad de la presa es baja (Streams, 1994). La respuesta funcional se presenta a corto plazo, es decir, el incremento en las densidades de la presa resulta en el aumento de la probabilidad de encuentro y con ello, la modificación en el comportamiento alimentario del depredador. Lo que, a su vez, determinará la adquisición de recursos y con ello, cómo se destinan estos en reproducción, es decir, la respuesta numérica (Murdoch y Oaten, 1975).

La respuesta numérica suele ser desestabilizadora, debido al retraso de su efecto, ya que transcurre un lapso entre el incremento en las densidades de la presa y en que se observe el aumento en las densidades del depredador, debido a limitantes metabólicas (Murdoch y Oaten, 1975).

La respuesta funcional y la respuesta numérica son influenciadas por las habilidades del depredador, entre las que se incluyen los mecanismos de adquisición de alimento, optimización de inversión de energía, etc. (Taylor y Gabriel, 1992) y por la vulnerabilidad de las presas a ser depredadas. Esta última está determinada por características como la distribución espacial (Dutilleul, 1993), tamaño, morfología (Hall et al., 1976) y movimiento (Iyer y Rao, 1996; Lampert y Sommer, 2007).

Respecto a la adquisición de alimento, los turbelarios pueden utilizar varios mecanismos, incluyendo: búsqueda activa, emboscada, liberación de toxinas y la colocación de trampas mucosas (Blaustein y Dumont, 1990). Se ha demostrado que *M. lingua* es capaz de depredar a

Daphnia magna liberando una trampa mucosa tóxica que la paraliza, para posteriormente engullirla con la zona ventral de su cuerpo y succionarla (Dumont y Carels, 1987).

La distribución espacial es importante, ya que organismos que ocupen diferentes áreas tendrán menos probabilidad de encuentros (Dutuilleul, 1993; Gilinsky, 1984). Sin embargo, depredadores capaces de elaborar trampas como el turbelario *M. ehrenbergii* pueden depredar a *Acanthocyclops robustus* y *Boeckella gracilis*, copépodos pelágicos (Trochine et al., 2006). Se ha registrado que ante lapsos prolongados en inanición algunos turbelarios son capaces de incrementar su velocidad de nado para eficientizar la búsqueda de alimento (De Meester y Dumont, 1990).

Los turbelarios *Stenostomum virginianum* y *S. leucops* son organismos omnívoros, los cuales consumen productores primarios como las clorofitas y las diatomeas (Capítulo 2), probablemente para satisfacer requerimientos de moléculas que son incapaces de sintetizar (Wacker y Martin-Creuzburg, 2007). Sin embargo, en zonas bentónicas la presencia de clorofitas es baja, y predomina sus formas en descomposición (detritus), por lo que es más común así, su uso como recurso, a pesar de su baja calidad nutrimental (Perhar y Arhonditsis, 2009). Por lo cual, los turbelarios, pueden ser importantes eslabones en la cadena trófica, transfiriendo energía hacia niveles superiores al ser presa de ciliados como *Dileptus margaritifer* (Buonanno, 2009), copépodos como *Mesocyclops longisetus*, larvas del díptero *Chaoborus* (Rocha et al., 1990), peces (*Poecilia vivipara* y *P. reticulata*; Dumont et al., 2014) y anfibios (Heitkamp, 1982; Young, 2001).

En este trabajo se analizó la respuesta funcional de *S. virginianum* y *S. leucops*; así como el crecimiento poblacional de *S. leucops* (Dugès, 1828), ambas especies ampliamente distribuidas en América (Noreña et al., 2005). Esto, con el fin de conocer cómo se comportan como depredadores ante los cambios en la densidad de alimento, y en el caso de *S. leucops* determinar qué características de sus presas son importantes para su reproducción. Las presas fueron elegidas por su talla, su promedio de vida corto, y su fácil cultivo en laboratorio (Lampert, 1997). Las presas seleccionadas poseen características variables en términos de morfología, movimiento, tamaño y hábitat. Las presas fueron, el ciliado heterotrófico *Paramecium* sp. (donado por el laboratorio de Limnología tropical, UIICSE, FES-Iztacala), los rotíferos *Lecane bulla*, *Plationus patulus*, *Euchlanis dilatata*, y los cladóceros *Alona glabra*, *Macrothrix*

triserialis y *Moina macrocopa*. El medio fue complementado con alga fresca (*Scenedesmus acutus*) o con detritus, elaborado en laboratorio a partir de *S. acutus*.

Objetivos

Caracterizar la respuesta funcional de *S. leucops* utilizando como alimento especies zooplanctónicas y/o litorales seleccionadas y representativas de la zona litoral de los cuerpos acuáticos del centro de México.

Describir el crecimiento poblacional de *S. leucops* alimentado con las especies seleccionadas.

Métodos

Colecta y cultivo de organismos

El turbelario *S. leucops*, fue aislado de un estanque poco profundo, eutrofizado, colonizado por macrófitas y con una alta abundancia de rotíferos y cladóceros en el Estado de Veracruz, México (Nandini et al., 2011). El turbelario *S. virginianum* fue colectado de la presa Benito Juárez, ubicada en Villa del Carbón estado de México (Capítulo 3).

Los turbelarios fueron cultivados en medio EPA moderadamente duro (96 mg NaHCO₃, 60 mg CaSO₄, 60 mg MgSO₄ y 4 mg KCl disueltos en 1 L de agua destilada) (Weber, 1993) con una mezcla de las microalgas *S. acutus* y *Chlorella vulgaris* (1:1), y rotíferos, cladóceros y ciliados. El volumen de los cultivos fue de 300 ml en vasos de precipitado de 500 ml. El medio fue remplazado dos veces por semana. Para los experimentos se seleccionaron turbelarios de longitud similar (*S. leucops* 1045 ± 46 µm y *S. virginianum* 915.6 ± 66 µm).

El cultivo de *S. acutus* se realizó en botellas transparentes usando medio basal Bold (Borowitzka y Borowitzka, 1988). Las algas fueron cosechadas durante la fase logarítmica de crecimiento; se centrifugaron y resuspendieron en medio EPA (Coutteau, 1996). Para conocer la densidad de células se utilizó el hemocitómetro de Neubauer. Para mantener los cultivos de rotíferos y cladóceros se utilizó una concentración de algas de 1×10⁶ cél. ml⁻¹ mantenidos a 23 ± 2° C.

Descripción de las presas potenciales de *Stenostomum* spp.

El ciliado *Paramecium* tiene una morfología sencilla: ovoide o alargado con una superficie dorsal y una ventral; con una apertura canal oral que corre de la parte ventral anterior izquierda a la parte media ventral derecha del cuerpo; seguida de una zona más amplia denominada vestíbulo; que continúa hacia una cavidad bucal con un patrón especial de cilios. Son organismos

nadadores; con un movimiento vigoroso en espiral. Se encuentran frecuentemente asociados a vegetación acuática de lagos y arroyos (Wichterman, 1986).

De los rotíferos, el género *Lecane* es uno de los más comunes. Las hembras son cilíndricas, dorsoventralmente aplanadas. Tienen una región cefálica anterior; y su cabeza puede ser contraída hacia una hendidura dorsoventral. Posee un solo pie con una fisura terminal. Nadan distancias cortas. La rigidez de su loriga es variable (Segers, 2004); en este caso, se utilizaron las especies *L. inermis* y *L. bulla*, cuya loriga es débil y fuerte, respectivamente. El rotífero *P. patulus* es una especie lorigada; tiene diez espinas anteriores y cuatro espinas posteriores. Es una especie ticoplanctónica que se encuentra comúnmente entre macrófitas. La especie *E. dilatata* tiene una morfología ovalada; su placa dorsal ligeramente arqueada y su placa ventral es plana; no presenta espinas; únicamente tiene dos dedos cortos y fuertes. Su loriga es fuerte (Sarma y Nandini, 2017).

Respecto a los cladóceros, son microcrustáceos que poseen un caparazón quitinoso que se segmenta para cubrir al cuerpo y a la cabeza (Smirnov, 2017). Los tres géneros se han observado asociados a la zona litoral de cuerpos continentales (Pennak, 1966; Vanjare et al., 2010); sus segmentos cefálicos están fusionados; en la parte posterior del cuerpo poseen un órgano queratinizado, provisto con varias espinas y setas (postabdomen). Los cladóceros *Macrothrix* y *Moina* poseen anténulas de mayor tamaño que sus cabezas (Dodson y Frey, 2001) (Fig. 3.1).

Estudios en laboratorio

Selección de las unidades experimentales

Los turbelarios tienen un intercambio gaseoso poco eficiente que realizan a través de las paredes corporales, el cual depende de la proporción superficie/volumen. Esta circunstancia puede afectar las actividades metabólicas de los organismos experimentales (Kolasa, 2001). Para evaluar este factor se analizó si existe un efecto del contenedor en la ingesta de alimento, utilizando vasos de plástico o cajas Petri (relación superficie volumen: 0.37 y 1.32, respectivamente). Se colocaron dos turbelarios y 0.5 *P. patulus* ml⁻¹ en 50 ml de EPA. Los turbelarios (con 2 h de inanición previa) tuvieron un tiempo de consumo de dos horas. Para conocer si existen diferencias significativas se realizó una prueba de *t* (Sokal y Rohlf, 2000).

Selección de las densidades de presas experimentales

Para determinar la densidad de las presas adecuada para los experimentos se realizó un experimento de crecimiento poblacional, iniciando con 2 turbelarios, utilizando como alimento *P. patulus*, un rotífero que comúnmente comparte hábitat con el turbelario, siendo parte del perifiton y el cual, es una presa potencial del turbelario (Nandini et al., 2011). Las densidades del rotífero fueron 0.2, 0.5, 1 y 2 ind. ml⁻¹ en un volumen de 50 ml. Se compararon los picos de densidad poblacional usando un análisis de varianza (ANDEVA) (Sokal y Rohlf, 2000) y una prueba *post hoc* de Tukey (Sigma Plot 12.0).

Respuesta funcional de *Stenostomum* spp.

Los experimentos se mantuvieron en una incubadora (Thermo Scientific™) a 23 ± 1 °C. Se usaron 5 densidades: 0.5, 1, 2, 5 y 10 ind. l⁻¹ en el caso de los rotíferos; y 0.2, 0.5, 1, 2 y 5 ind. ml⁻¹ en el caso de los cladóceros. En cada caja Petri se le colocaron 15 ml de medio EPA, dos turbelarios (mantenidos en inanición previa de 3 h) y las presas. El tiempo de alimentación fue de 2 h; después de las cuales, las presas que quedaron en la caja de Petri fueron fijadas con formaldehído al 4 %. El número de rotíferos y cladóceros consumidos fue calculado por la diferencia entre la densidad inicial y final.

Para determinar la forma de la respuesta funcional, se realizó una regresión logística de las presas consumidas vs. la proporción de presas consumidas. En caso de que los parámetros estimados fueran significativamente diferentes de cero, se analizó el parámetro lineal y el parámetro cuadrático para determinar las zonas de dependencia de densidad. Posteriormente se realizó un análisis no lineal de mínimos cuadrados para determinar los parámetros respecto a los modelos mecanicistas de la respuesta funcional:

Respuesta tipo I, $N_{ha} = N[1 - \exp(-P_1)]$ (Nicholson y Bailey, 1935)

Respuesta tipo II, $N_{ha} = N \left[1 - \exp\left(\frac{-P_1}{N}\right) \right]$ (Thompson, 1924)

Respuesta tipo III, $N_{ha} = \frac{P_1}{1 + P_2 \exp(-P_3 N)}$ (ecuación logística para curvas sigmoidales)

Donde N_{ha} representa el número de presas consumidas, N el número de presas disponibles, P_1 representa la asíntota, P_2 la posición de la curva a lo largo del eje x y P_3 la tasa a la que se alcanza la asíntota de la curva (Trexler et al., 1988). La bondad respecto a los modelos se calculó mediante la prueba de Chi cuadrada. Se determinó la significancia de acuerdo con la distribución de Chi (Sokal y Rohlf, 2000).

Crecimiento poblacional de *S. leucops*

Se evaluó el crecimiento de *S. leucops* modificando dos factores: 1) estado del alga (fresca o detritus), y 2) presa presente (el ciliado *Paramecium* sp., los rotíferos *P. patulus*, *E. dilatata* y *Lecane bulla*, y los cladóceros *A. glabra*, *M. triserialis* y *M. macrocopa*). El primer factor se evaluó debido a que los turbelarios, al considerarse principalmente bentónicos, se han asociado a la detritofagia. Sin embargo, durante el estudio de preferencia alimentaria (Capítulo 3), se observó comúnmente la presencia de microalgas frescas en su intestino. Ambos factores se analizaron para determinar en qué condiciones su eficacia biológica es mayor.

Para ello, se utilizaron cajas Petri en las que se colocaron 15 ml de medio EPA con *S. acutus*, vivo (1×10^6 cél. ml⁻¹) o en forma de detritus. Para preparar el detritus se contó el alga (1×10^6 cél. ml⁻¹) y se mantuvo 4 días en oscuridad a 30 °C (modificado de Gulati et al. (2001). Las densidades de las presas fueron 2 ind. ml⁻¹ para los ciliados, rotíferos y 1 ind. ml⁻¹ cladóceros, respectivamente. Las densidades de las presas se seleccionaron de acuerdo con sus densidades promedio en cuerpos acuáticos del centro de México (en la presa Benito Juárez, observación personal; García et al., 2012; Nandini et al., 2016). Diariamente se determinó la densidad de *S. leucops* con un microscopio estereoscópico y se remplazaron las presas para tener un suministro de alimento constante. El medio se cambió dos veces a la semana. La tasa de incremento (día⁻¹) de cada población fue calculada usando la ecuación de crecimiento exponencial (Krebs, 1985):

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

donde r es la tasa de incremento poblacional; N_0 y N_t son las densidades poblacionales inicial y máxima alcanzada, respectivamente; y t es el día en el que se alcanzó la densidad máxima. Las tasas de crecimiento poblacional se compararon usando ANDEVA bifactorial, así como la interacción de los factores (factor 1: *S. acutus* vs. detritus; factor 2: *Paramecium* sp., *P. patulus*, *E. dilatata*, *Lecane bulla*, *A. glabra*, *M. triserialis* y *M. macrocopa*) (Sigma-Plot 12.0).

Para determinar cómo la talla de las presas afecta a los turbelarios; se realizó una regresión lineal paramétrica entre la densidad máxima alcanzada por *S. leucops* y las tallas de las presas.

Resultados

Selección de las unidades experimentales

Se observó que *S. leucops* tendió a consumir una mayor cantidad del rotífero *P. patulus* cuando se encontraba en los vasos de plástico de 50 ml que cuando se encontraba en las cajas Petri; sin

embargo, no se encontraron diferencias significativas (prueba de t , $p= 0.139$) (Fig. 4.1). También se observó que los turbelarios permanecían en el fondo del recipiente por lo que se decidió utilizar cajas de Petri como contenedor en todos los experimentos.

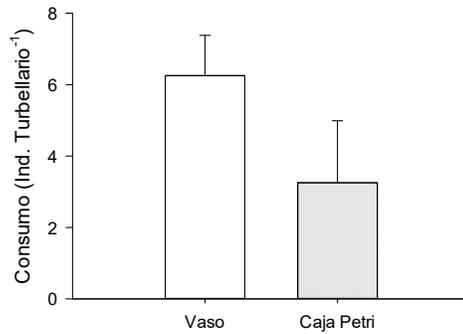


Figura 4.1 Consumo de *P. patulus* por *S. leucops* en diferentes unidades experimentales. Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$

Selección de las densidades de presas experimentales

El consumo inicial varió dependiendo de la densidad de la presa, y la mayor parte del tiempo fue menor a 10 rotíferos por turbelario; en tanto, las curvas de crecimiento de *S. leucops* muestran un crecimiento lento, independientemente de las densidades de *P. patulus* (Fig. 4.2). Lo cual se refleja en los valores de r (Fig. 4.3). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en los valores de r ni en los picos de densidad poblacional (Fig. 4.4), por lo que se decidió utilizar una densidad de 1 ind. ml⁻¹ para el estudio de crecimiento poblacional.

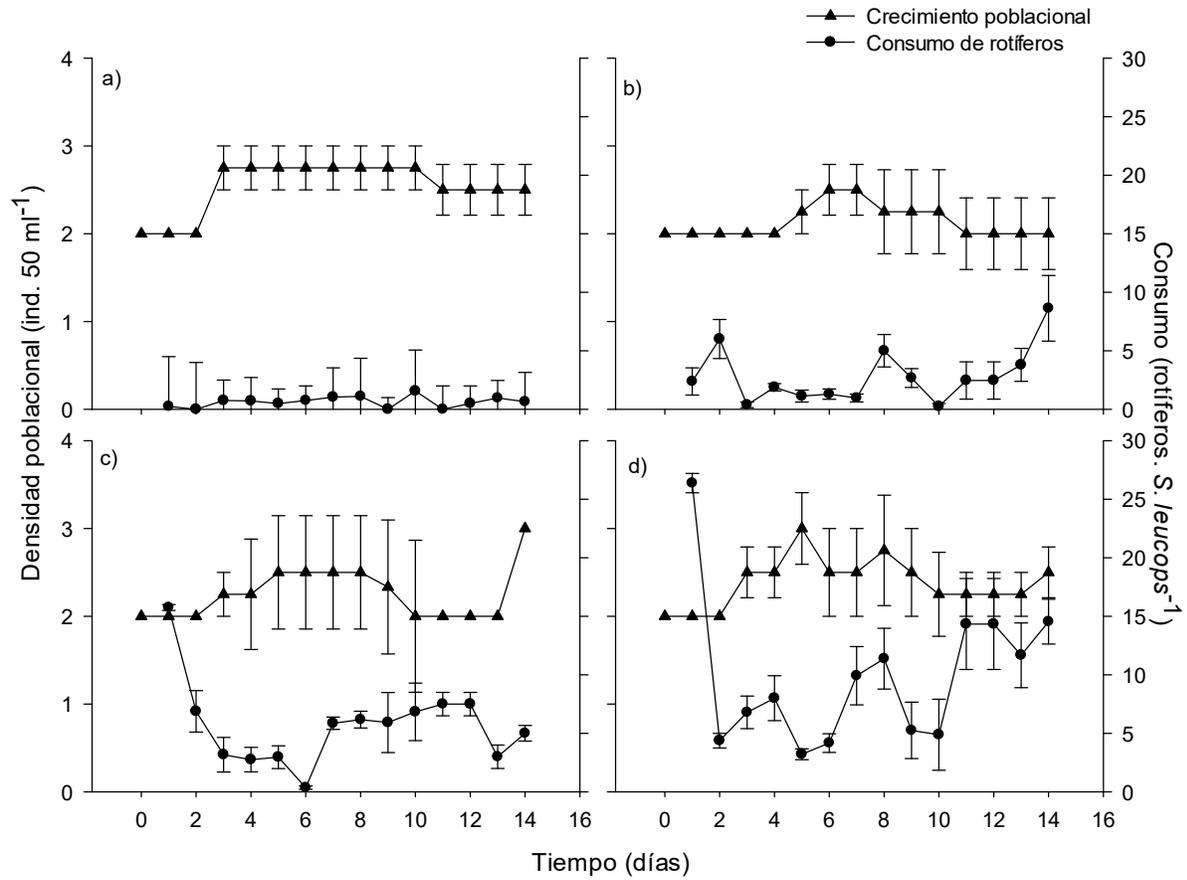


Figura 4.2 Crecimiento poblacional y tasa de consumo de *S. leucops* con diferentes densidades de alimento (*P. patulus*), a) 0.2, b) 0.5, c) 1 y d) 2 ind. ml⁻¹. Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$

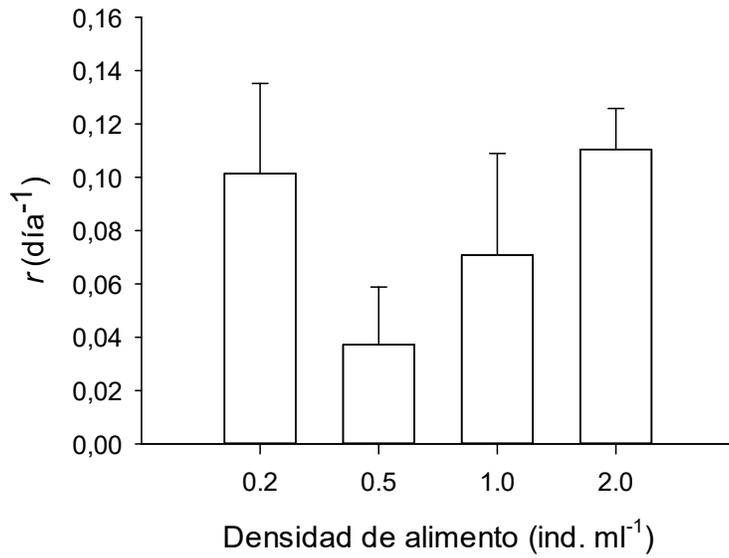


Figura 4.3 Tasa de crecimiento poblacional de *S. leucops* con diferentes densidades de alimento. Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$.

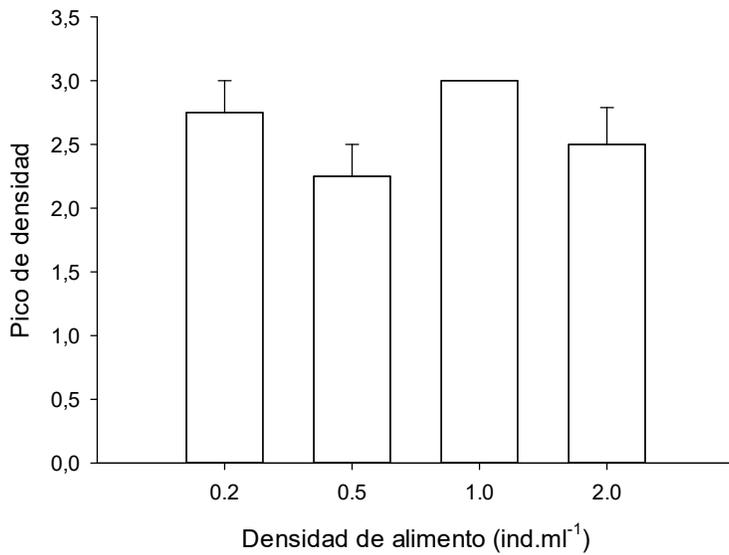


Figura 4.4 Máxima densidad poblacional alcanzada por *S. leucops* alimentado con diferentes densidades del rotífero *P. patulus*. Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$.

Respuesta funcional

Las curvas de respuesta funcional de *S. virginianum* mostraron incremento en el consumo de presas al incrementar la densidad de estas en el medio. El número máximo (\pm error estándar) de rotíferos consumidos por *S. virginianum* en dos horas, fue 4.7 ± 0.6 en el caso de *L. inermis* y 2.3 ± 1.9 para *L. bulla*. El turbelario *S. virginianum* mostró una respuesta tipo II con ambas presas (Chi cuadrada; *L. inermis*, $p < 0.1$; *L. bulla*, $p < 0.05$) (Fig. 4.5).

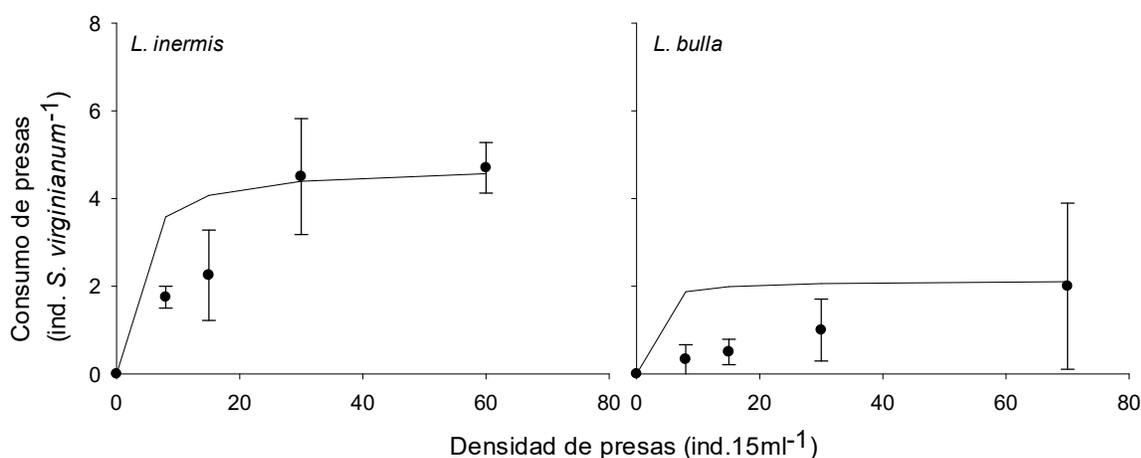


Figura 4.5 Respuesta funcional de *S. virginianum*. Utilizando como presas a *L. inermis* y *L. bulla*. Se muestra la media \pm error estándar del consumo real y la curva obtenida de la transformación de Michaelis-Menten, $n = 4$, prueba de Chi cuadrada (*L. bulla*, $p < 0.05$; *L. inermis*, $p < 0.1$).

Las curvas de respuesta funcional de *S. leucops* mostraron incremento en el consumo de presas al incrementar la densidad de estas en el medio. El número máximo (\pm error estándar) de rotíferos consumidos por *S. leucops* en dos horas, fue 10 ± 2.1 para *L. bulla*, 8.5 ± 1.5 en el caso de *E. dilatata* y 7.3 ± 0.9 para *P. patulus*. En el caso del cladóceros *A. glabra*, el consumo máximo fue de 3.2 ± 0.75 . El turbelario *S. leucops* mostró una respuesta tipo II con los rotíferos; sin embargo, cuando la presa fue el cladóceros *A. glabra* se observa un “mejor” ajuste respecto al modelo sigmooidal (Fig. 4.6, Anexo II).

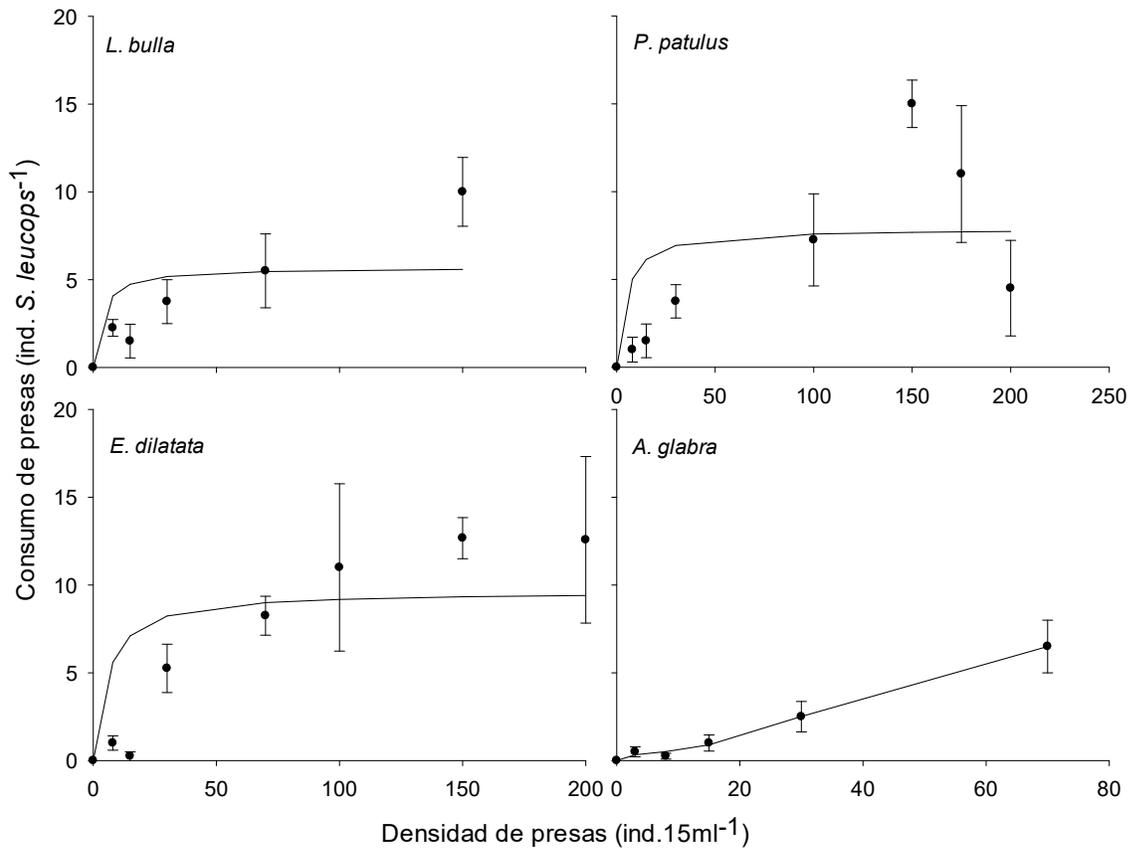


Figura 4.6 Respuesta funcional de *S. leucops*. Utilizando como presas a *L. bulla*, *P. patulus*, *E. dilatata* y *A. glabra*. Se muestra la media \pm error estándar del consumo real y la curva a partir del modelo cuya bondad de ajuste fue mayor, $n=4$. Prueba de Chi cuadrada (*L. bulla*, $p<0.1$; *P. patulus*, $p<0.05$; *E. dilatata*, $p<0.01$; *A. glabra* $p<0.9$).

Crecimiento poblacional de *S. leucops*

Cuando *S. leucops* fue alimentado con el alga fresca se observó un sutil incremento en sus densidades, alcanzando un valor máximo de 2.6 ± 0.66 ind. en el día 19. Sin embargo, con la dieta de detritus, no hubo reproducción, presentándose el primer decremento (de 2 a 1.6 ± 0.3 ind) en el día 9 y solo un individuo se mantuvo vivo hasta el día 36. Cuando la dieta consistió en *S. acutus*+*Paramecium* los primeros cuatro días la densidad se mantuvo y posteriormente disminuyó hasta el colapso. Cuando la dieta fue detritus+*Paramecium* la densidad comenzó a disminuir inmediatamente. En el caso de los rotíferos, la dieta de *L. bulla* no permitió el crecimiento del turbelario, con ninguna combinación, aunque con el alga fresca logró mantenerse hasta el día 4 y con el detritus hasta el día 9. En el caso de las dietas que incluyeron a *P. patulus*

y *E. dilatata*, se observaron crecimientos más altos cuando se adicionó alga fresca que cuando se adicionó detritus. La población alimentada con *P. patulus* alcanzó un pico de 4 ind. a los 29 días; mientras la población alimentada con *E. dilatata* alcanzó un pico de 13 ind. 50 ml⁻¹ a los 24 días. La dieta con el cladócero *A. glabra* resultó en una mayor densidad de *S. leucops* que las dietas de *M. triserialis* y *M. macrocopa*, en ambas combinaciones (Fig. 4.7). La duración del experimento fue de 35 días, ya que en ese tiempo las densidades poblacionales ya habían alcanzado sus puntos máximos y habían comenzado a disminuir. Las densidades máximas se presentaron entre los días 11 y 33, pero la mayoría de los tratamientos la alcanzaron alrededor del día 18.

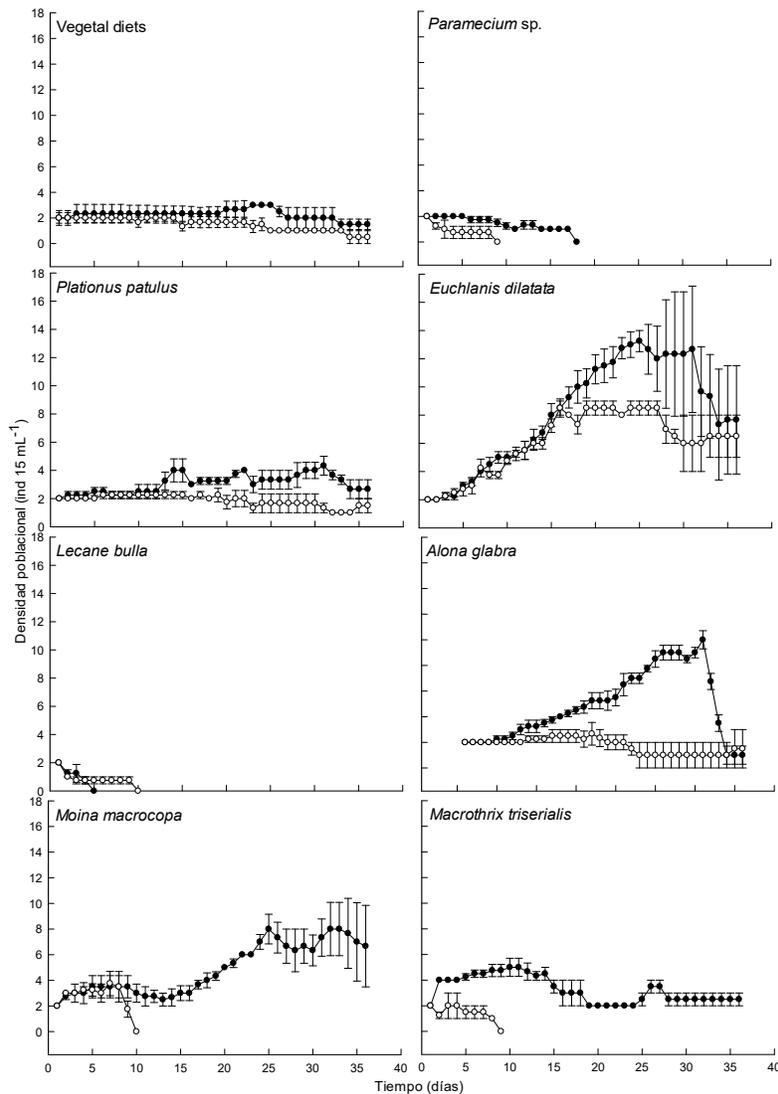
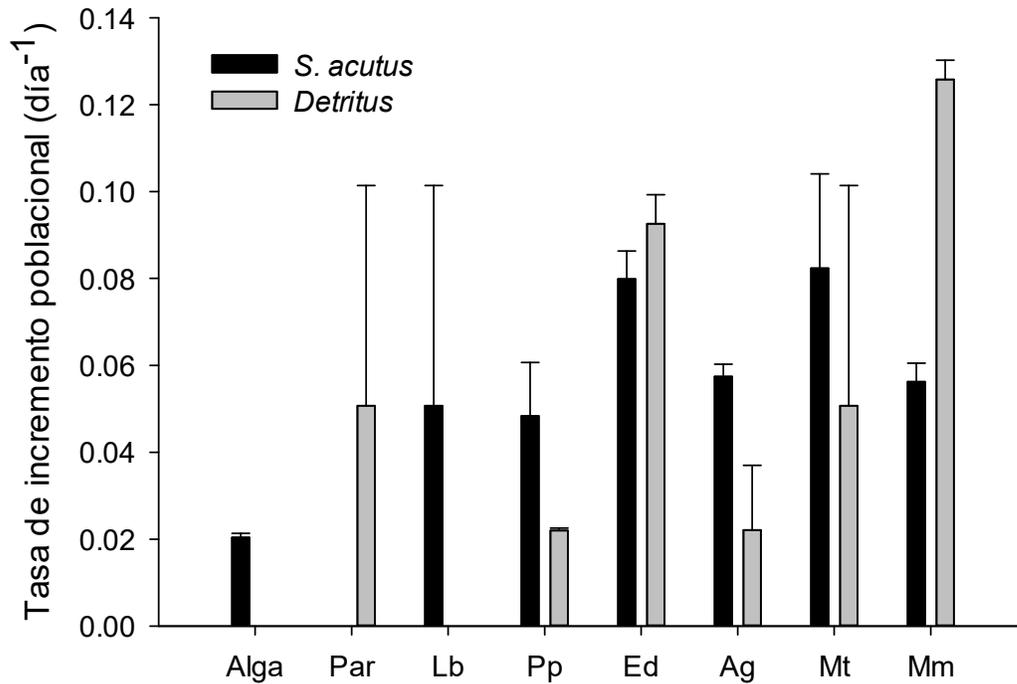


Figura 4.7 Crecimiento poblacional de *S. leucops*. Se muestra la media \pm error estándar, n =4

Al no observarse crecimiento, los valores de r fueron de 0 cuando la dieta consistió en detritus y con las combinaciones *Paramecium-Scenedesmus acutus* y *L. bulla*-detritus. Las tasas de crecimiento más altas fueron 0.12 ± 0.004 cuando la dieta consistió en *M. macrocopa*-detritus, y 0.09 ± 0.006 cuando consistió en *E. dilatata*-detritus. En la mayoría de las dietas, excepto en las de *M. macrocopa* y *E. dilatata*, se observó que el alga fresca permitió a *S. leucops* obtener valores de r más altos que los de las dietas complementadas con detritus; sin embargo, no propició cambios significativos en la tasa de crecimiento (prueba de Tukey, $p > 0.05$) (Fig.



4.8).

Figura 4.8 Tasa de crecimiento poblacional (r) de *S. leucops* con diferentes dietas. Par: *Paramecium* sp.; Ed: *E. dilatata*; Lb: *L. bulla*; Pp: *P. patulus*; Ag: *A. glabra*; Mm: *M. macrocopa*; Mt: *M. triserialis*; Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$.

Las densidades de *S. leucops* más altas se obtuvieron con las presas de entre 200 y 400 μm ; con las presas de tallas menores o mayores, las densidades máximas fueron más bajas (Fig. 4.9)

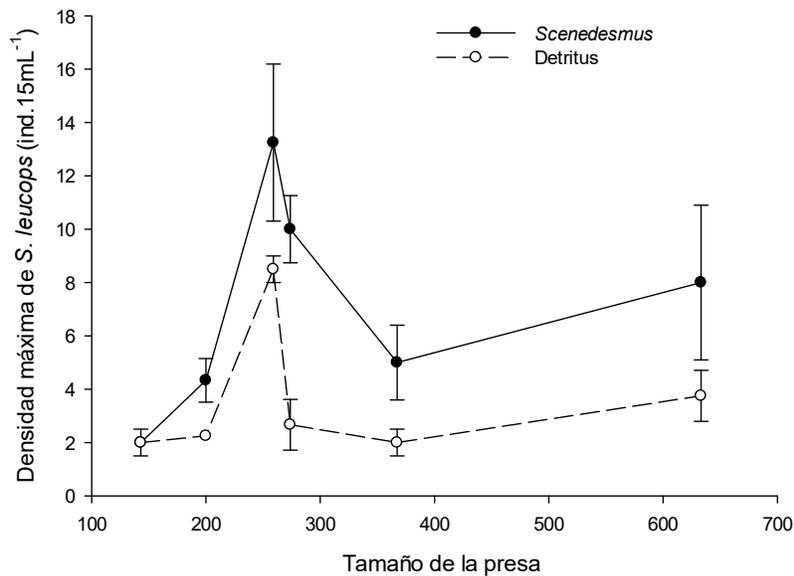


Figura 4.9 Densidad máxima de *S. leucops* de acuerdo con el tamaño de la presa. Las tallas de las presas fueron: *L. bulla* 143 µm; *P. patulus* 200 µm; *E. dilatata* 229 µm; *A. glabra* 260 µm; *M. triserialis* 367.3 µm; *M. macrocopa* 639.9 µm.

Discusión

Respuesta funcional

El turbelario *S. virginianum* mostró una respuesta tipo II con *L. inermis* y *Lecane bulla* (Fig. 4.5). Este patrón es diferente a lo reportado por Altwegg et al. (2006), quienes utilizaron como presa al ciliado *Euplotes*, el cual suele desarrollar defensas reduciendo el número de presas consumidas en función del desarrollo de defensas de una forma no lineal. En este caso, conforme incrementa la densidad de la presa, primero incrementa el riesgo a ser depredado y después disminuye; es decir, mantener densidades bajas puede ser un tipo de refugio para la presa, que en términos ecológicos, puede traducirse en que se disminuye la probabilidad de dinámicas inestables (Murdoch y Oaten, 1975; Juliano, 2001).

El turbellario *S. leucops* mostró una respuesta funcional tipo II cuando las presas fueron rotíferos (Fig. 4.6), la más común en invertebrados depredadores (Lampert y Sommer, 2007). En el caso de *A. glabra* el consumo fue muy bajo (Fig. 4.6), probablemente debido a su tamaño (Fig. 3.1), su velocidad y la dureza de su exoesqueleto que modifican el tiempo de manejo, captura e ingesta, disminuyendo las tasas de consumo (Altwegg et al., 2006). Con esta presa mostró una

respuesta funcional que se ajusta mejor a la respuesta funcional tipo III (Anexo II), la cual se reporta muy escasamente en estudios en laboratorio. Esta respuesta implica que el turbelario es capaz de mejorar su eficiencia (ya sea debido a su método de búsqueda o al ataque). Anteriormente, se reportó la capacidad de aprendizaje en microturbelarios, por ejemplo, *S. sphagnetorum* aprendió a distinguir entre ciliados tóxicos e inocuos (Buonanno, 2011).

El hecho de que *S. leucops* mostrara una respuesta tipo III, también puede indicar que las poblaciones de las presas son muy bajas, por lo que son difíciles de detectar, hasta cierto umbral. En este caso, tratándose de un depredador generalista, esta respuesta podría implicar que, si disminuye la densidad de una presa, el turbelario optaría por consumir otras presas que sean más fácilmente detectables, como se observó en el capítulo 3 (fig. 3.6).

En el caso del rabdocelo *Mesostoma lingua*, se ha reportado una ingesta máxima de entre 4 y 5 individuos de *Daphnia* por día (Dumont y Schorreels, 1990; Schwartz y Hebert, 1986) ofreciendo densidades de 10 individuos de *Daphnia* por día; y en el caso de *S. leucops* se observó que a la máxima densidad ofrecida de cladóceros (70 Alona ml^{-1}), el consumo per cápita fue de 3.25 Alona en 2 h. Sin embargo, no es posible extrapolar este resultado, dado que se ha reportado que posterior a la ingesta de alimento, algunos turbelarios permanecen inactivos durante un lapso, y vuelven a recuperar su actividad en las posteriores 24 h (Kolasa, 1984), probablemente, debido a que el tiempo requerido para la digestión de los alimentos es frecuentemente mayor al tiempo requerido para obtenerlos (Kaiser et al., 1992). La efectividad de ciertos depredadores también depende de otros factores que en este estudio no se consideraron, como la capacidad de formar grupos para cazar al variar las densidades. Además, se ha reportado que densidades muy bajas de depredadores, o muy poco variables de presas, podría resultar en una estimación restringida de los consumos per cápita. Otra variable por considerar es el tiempo de los experimentos, ya que, los tiempos muy cortos solo permiten estimar el efecto directo (o indirectos a muy corto plazo). También sería importante conocer el efecto de la gama de presas disponibles, ya que en campo se ha reportado que el incremento en la diversidad de presas disminuye la efectividad de los depredadores, al existir más organismos no incluidos en la dieta que pueden interferir en la eficacia de depredación.

Este estudio nos permitió reconocer cuales son las características principales de las presas potenciales de *S. virginianum* y *S. leucops* con base a la vulnerabilidad de las presas seleccionadas para realizar los experimentos. La selección de presas de ambos depredadores está

principalmente influenciada por la talla y por el microhábitat de las presas. Además, ambos depredadores requieren de un tiempo de manejo de la presa, por lo que a pesar de que estas alcancen densidades altas en el ambiente, la tasa de depredación no se incrementará tan rápidamente, debido al manejo requerido (y probablemente al tiempo de “descanso” posterior a la ingesta de una presa).

La presencia constante de los turbelarios en los cuerpos acuáticos (Negreiros et al., 2010), tanto en la zona bentónica como asociados a macrófitas, es debido en parte, a la plasticidad respecto a sus dietas; de tal forma que sus ciclos de vida no son dependientes de un solo tipo de alimento como en el caso de depredadores especialistas (Murdoch y Bence, 1987). Como consecuencia de su presencia constante, pueden tener un papel importante como depredadores clave, principalmente en sistemas carentes de otros depredadores como peces y macroinvertebrados (Maly et al., 1980; Schwartz y Hebert, 1982; Blaustein y Dumont, 1990; Beisner et al., 1997; Wrona y Koopowitz, 1998).

El efecto de la depredación por turbelarios, probablemente es mayor debido a las densidades del turbelario que a la respuesta funcional, ya que sus tiempos generacionales son muy cortos (iguales o menores a los de sus presas). Por ejemplo, los catenúlidos suelen fisionarse en menos de 48 h (observación personal); mientras los Typhloplanidae, como *Macrostomum lignano* tienen un tiempo generacional de 2-3 semanas (Mouton et al., 2009), a diferencia de depredadores vertebrados como peces y salamandras con tiempos generacionales mayores a los de sus presas (Murdoch y Bence, 1987).

Se sugiere el uso de otras alternativas como el etiquetamiento con isotopos estables, de tal forma que se pueda seguir el rastro y las proporciones de determinados elementos, desde que se encuentran en los tejidos de la presa, hasta que son fijados en los tejidos del depredador (Aberle et al., 2005).

Crecimiento poblacional de *Stenostomum leucops*

A pesar de que se ha documentado que la calidad del detritus es muy diferente respecto a su fuente de origen, los crecimientos de los turbelarios alimentados con alga o detritus no resultaron diferentes significativamente. Las mayores densidades del turbelario se obtuvieron cuando su dieta estuvo complementada con alga fresca, respecto a la dieta complementada con detritus (Fig. 4.7), indicando que el turbelario adquiere diferentes nutrimentos dependiendo del estado del alga. El detritus, además, solía depositarse rápidamente en los contenedores, y considerando

que el alga *Scenedesmus* contiene una capa de polisacáridos en sus paredes, incluyendo celulosa (Němcová, 2003), estas moléculas podrían ser degradadas por organismos heterotróficos que consumen oxígeno, generando así ambientes anóxicos (Fenchel y Jørgensen, 1977), con diferentes efectos en los turbelarios (Kolasa, 2001).

Cabe mencionar que, durante este estudio, el detritus se elaboró únicamente con el alga *S. acutus*, mientras en la naturaleza, el detritus suele ser más variado (al provenir de diferentes tejidos de macrófitas, microalgas, crustáceos, desechos fecales, etc.). Además el alga fue sometida a una temperatura elevada, proceso, que se ha reportado, provoca la pérdida de clorofila a, carbono y nitrógeno, disminuyendo la calidad nutrimental (Brillant y MacDonald, 2003). A su vez, la calidad nutrimental diferencial entre el alga fresca y el detritus probablemente afectó el contenido de fósforo somático, modificando la síntesis de RNA y proteínas ribosomales, ligadas a la composición de los ácidos grasos (Arndt y Sommer, 2014), los cuales se pueden reflejar en cambios en la tasa de crecimiento somático (DeMott y Pape, 2005), la tasa de crecimiento poblacional y la densidad máxima poblacional (Yin et al., 2013).

Los organismos que se ofrecieron como presas, al encontrarse en el medio, estuvieron alimentándose del detritus o del alga; modificando así, su propio valor nutrimental. En el caso de los rotíferos, se ha comprobado que varias especies llenan su intestino con las partículas alimentarias disponibles en tiempos muy cortos (20-35 min.) (Gilbert y Starkweather, 1977; Baer et al., 2008), y que su eficiencia de asimilación de los nutrientes es muy alta, incluso en densidades bajas de alimento (Gulati et al., 1987). Los cladóceros tardan menos tiempo en llenar su intestino (1.5-10 min) (Hessen, 1985), evacuando, aproximadamente, cada 7-55 min; con una eficiencia de asimilación de hasta el 85% (Smirnov, 2017).

La energía obtenida de la dieta se utiliza para capturar más alimento, evitar depredadores, durante el proceso digestivo, para crecimiento somático, para la reparación de tejidos y para reproducción (Pianka, 1981). Esta energía depende del contenido energético de las presas y de la energía gastada durante su obtención (Sarma y Rao, 1991; Krebs y Davies, 1997). La energía gastada en su obtención, a su vez depende de la vulnerabilidad de las presas a ser depredadas y es función de características como el tamaño, la presencia de espinas, el comportamiento de nado, entre otras (Iyer y Rao, 1996), modificando las densidades que puede alcanzar el depredador.

La dieta con *Paramecium* sp. solo permitió a *S. leucops* sobrevivir menos de 20 días, por lo que, a pesar de que estos ciliados heterotróficos son activamente consumidos por el turbelario (observación personal), parecen no ser una fuente de buena calidad nutricional, como se ha demostrado al ofrecerlos como alimento a rotíferos, cladóceros y copépodos (DeBiase et al., 1990; Mohr y Adrian, 2002). Se ha demostrado que ingerir *Paramecium* permite a sus depredadores satisfacer sus demandas de supervivencia, pero su aporte de carbono es insuficiente para la reproducción. Otra posibilidad es que *Paramecium* desarrollara alguna defensa; como cuando *Didinium* (Wichterman, 1986) o *Monodinium balbiani* lo depredan, *Paramecium* genera numerosos extrusomas (tipo tricocistos) para evitar su consumo.

La densidad máxima de *S. leucops* fue de 19 turbelarios en 15 ml (1.3 turbelarios ml⁻¹; o 1 ind. cm⁻²) y se presentó al día 28 días cuando fue alimentado con *E. dilatata* (Fig. 4.9); lo cual implica que es la presa que le permite invertir más energía en reproducción. Estos datos son importantes, ya que, en campo, densidades altas de turbelarios depredadores provocan una disminución importante de sus presas (Holling, 1966; Monteiro, 1988; Caramujo y Boavida, 2000; Blaustein y Dumont, 1990). Mientras las densidades altas de sus presas son seguidas de un incremento en las densidades del turbelario (Jeppesen et al., 1997; Wang et al., 2011).

Existen escasos registros sobre sus densidades en el campo. En cultivos de arroz en Japón, las densidades de *S. leucops* fueron menores (0.0016 y 0.034 ind. ml⁻¹) (Yamazaki et al., 2012), respecto a la densidad máxima alcanzada en este estudio; y también fueron menores las densidades del microturbelario *Mesostoma ehrenbergii* encontradas en estanques al occidente de Colorado (max: 0.26 ind. cm⁻²).

Los picos de densidad máxima de *S. leucops* se alcanzaron con las presas con tallas de entre 200 y 400 µm (Fig. 4.9), probablemente debido a que las presas de tallas menores le brindan menor cantidad de energía (Sarma y Nandini, 2007), no son percibidas fácilmente por el depredador, o su manipulación es compleja. Mientras que, en el caso de las presas de tallas mayores a 400 µm, su manipulación también es más compleja que la de presas de tallas intermedias, reduciendo la energía neta obtenida. Los picos de densidad de *S. leucops* mostraron una relación positiva con las tallas de los rotíferos ($R^2=0.9$, $p=0.29$) y una relación negativa respecto a las tallas de los cladóceros ($R^2=-0.98$, $p=0.02$); probablemente debido al tiempo de manejo o de ingesta que requieren los turbelarios para depredar a los cladóceros. Depredadores invertebrados como

Asplanchna brightwelli (600 μm) muestran comportamientos similares, y obteniendo tasas de captura correlacionadas inversamente con la talla de 14 especies de rotíferos (Sarma, 1993).

Las densidades máximas alcanzadas por *S. leucops* fueron bajas comparadas con otros invertebrados de tallas similares (Thorp y Covich, 2001) o menores. Probablemente debido a diferencias en los tipos de reproducción; y a que, en general, organismos de tallas mayores requieren tiempos de desarrollo mayores, lo cual suele resultar en tasas de reproducción menores (Stearns, 1992); así se ha observado en diferentes especies de rotíferos expuestos a condiciones similares (Nandini y Sarma, 2001; Serrania-Soto et al., 2011).

Cabe resaltar que cuando el turbelario se alimentó con las dietas que no le permitieron incrementar sus densidades (detritus, alga, *Paramecium* y *L. bulla*), comenzó a reducir su tamaño (observación personal), proceso denominado decrecimiento (Baguña et al., 1990). Este proceso se ha reportado previamente en diferentes especies del filo, algunas de las cuales pueden reducir su tamaño hasta en un orden de magnitud (Reuter y Kreshchenko, 2004) y puede incluir la reabsorción de ciertos órganos. Sin embargo, en este caso no se registró el proceso cuantitativamente. El decrecimiento es reversible, una vez que los organismos se vuelven a alimentar adecuadamente, la actividad de las células mitóticas incrementa y el metabolismo se reestablece (Baguña et al., 1990). Este mecanismo es importante en términos ecológicos, ya que, ante la limitación de recursos o competencia intensa, los organismos comienzan a decrecer y sus poblaciones disminuyen (Reynoldson, 1965), pero ante la mejoría de condiciones, sus poblaciones pueden recuperarse.

Es recomendable, también considerar cuantitativamente factores como la temperatura, ya que, dependiendo de esta, los organismos pueden cambiar su dieta, y su comportamiento reproductivo. Por ejemplo, comparando la reproducción de *M. lingua* a 15 y 30° C, se encontró que a la temperatura baja el turbelario consume menor cantidad de alimento y, a pesar de ello, alcanza su madurez más rápido; sin embargo, el desarrollo de sus huevos es más lento (Dumont y Schorreels, 1990).

La respuesta funcional del turbelario indica que, a pesar de que los rotíferos son más fáciles de manipular que los cladóceros, requieren un tiempo de manejo y procesamiento, por lo que estas presas pueden utilizar como defensa mantener densidades altas. En tanto, con el cladóceros, el turbelario probablemente requiera “aprender” a manipular a la presa; además de requerir los tiempos de procesamiento de alimento.

Se observó que *S. leucops*, no puede proliferar alimentándose únicamente del alga *S. acutus*, o del detritus elaborado a partir de esta; así como del ciliado *Paramecium* y el rotífero *L. bulla*; sin embargo, su eficacia biológica mejora al ser alimentado con presas preferidas (Capítulo 4), de tallas intermedias. Probablemente, en campo, ante la ausencia de las presas preferidas, que le brinden una mejor adecuación, puede utilizar fuentes alternas que le permitan sobrevivir, y en caso de carecer de estas también, puede recurrir al proceso de decrecimiento para persistir en el sistema.

Capítulo 5 Efecto indirecto de *S. leucops* en la historia de vida de sus presas

La depredación se ha reconocido como un factor determinante en la estructuración de las comunidades acuáticas, ya sea a través de efectos directos, es decir, a las modificaciones en las densidades debidas al consumo, o mediante efectos indirectos, los cuales pueden determinar en igual, o mayor medida los efectos de la depredación a nivel poblacional, a pesar de ser menos populares en las investigaciones (Preisser et al., 2007). Los efectos directos se han observado en cuerpos acuáticos permanentes, donde la depredación por organismos con tácticas visuales promueve la mortalidad de zooplancton de tallas grandes (Brooks y Dodson, 1965).

Los efectos indirectos pueden ser el resultado del cambio en las densidades o características de las presas que, en consecuencia, afectan las interacciones con otros organismos; o a través del efecto en la presa producido por la liberación de infoquímicos al medio (Murdoch y Bence, 1987). En el primer caso, las especies clave son un buen ejemplo. Su presencia, independientemente de su densidad, es determinante en la diversidad del ecosistema. El pez *Cichla ocellaris* consume peces zooplanctívoros, lo que provoca modificaciones importantes en las densidades de diferentes tallas y formas (ausencia/presencia de defensas morfológicas) de zooplancton e incluso en la densidad de mosquitos (Zaret y Paine, 1973). Por otro lado, las interacciones mediadas por infoquímicos son esenciales en el medio acuático, donde la percepción visual puede afectarse por la atenuación de la luz, dependiente de la profundidad o la turbidez (Brönmark y Hansson, 2012); siendo la percepción química más específica y cuya persistencia en el medio puede ser de horas e incluso días (Ferrari et al., 2010; Brönmark y Hansson, 2012).

Las presas pueden detectar el riesgo a ser depredadas mediante dos tipos de infoquímicos: sustancias alarma y kairomonas (Dodson et al., 1994; Chivers y Smith, 1998; Brönmark y

Hansson, 2012). Las sustancias alarma son productos liberados cuando la presa es herida y beneficia a la presa al informar a conespecíficos sobre el riesgo a ser depredado (Chivers y Smith, 1998). Las kairomonas son sustancias liberadas por el depredador y únicamente benefician a las presas (Ferrari, et al., 2010; Weiss et al., 2012). Ambos tipos de infoquímicos, al ser percibidos por el receptor, son capaces de provocar cambios fenotípicos en el desarrollo, morfología, comportamiento, fisiología o historia de vida, con la finalidad de reducir la vulnerabilidad a ser encontrados, capturados o sometidos por el depredador (Sih, 1987). Estas modificaciones repercuten en la eficacia biológica de la presa, sus dinámicas poblacionales y el flujo de energía en las redes tróficas (Hansson, 2000).

En cuanto a las sustancias alarma, se ha demostrado en columnas experimentales que individuos del cladóceros *Daphnia*, detectan el riesgo a ser depredados al percibir las sustancias liberadas cuando sus conespecíficos son triturados, respondiendo de diferentes formas, entre ellas, modificando su distribución vertical (Pijanowska, 1997), lo cual puede repercutir en la disponibilidad de oxígeno, afectando su crecimiento y reproducción (Homer y Waller, 1983).

Respecto a la respuesta ante kairomonas, depende en gran medida del riesgo que represente el depredador, lo cual depende de su identidad, la táctica de depredación y el dominio del hábitat tanto de la presa como del depredador (Turner et al., 2000; Preisser et al., 2007). Por ejemplo, varias especies de dáfnidos expuestos a las kairomonas liberadas por peces (depredadores visuales) muestran un incremento en la energía destinada a la reproducción y una reducción en los tiempos de maduración, lo que resulta en la reducción de la talla de su progenie; en tanto, si son expuestos a kairomonas de invertebrados (con tácticas no visuales), los dáfnidos destinan más energía a que sus crías crezcan, para lo cual, la edad de maduración se alcanza más tarde disminuyendo sus tasas reproductivas (Tollrian y Dodson, 1999). El ciliado *Euplotes octocarinatus* al detectar los químicos liberados por su depredador reduce su movimiento para disminuir las tasas de encuentro con este, lo que implica la disminución de sus tasas de forrajeo, y por lo tanto la adquisición de energía para su reproducción (Hammill, et al., 2010). Los infoquímicos liberados por el pez *Poecilia reticulata* provocan la disminución de la talla de los neonatos de *Ceriodaphnia cornuta* y el incremento de su fecundidad, lo que puede afectar la transferencia de energía de los productores primarios hacia niveles tróficos superiores (Serpe et al., 2009), en tanto, si *C. cornuta* es expuesta al depredador invertebrado *Mesocyclops pepehiensis* se observa un incremento en el tamaño de los neonatos y en el tamaño máximo

alcanzado por estos (Hwang et al., 2009). En sistemas marinos, el cangrejo *Carcinus maenas* libera infoquímicos que reducen la tasa de forrajeo del molusco *Littorina*, teniendo un fuerte efecto indirecto positivo sobre las algas fucáceas (Trussell et al., 2002).

Respecto a la táctica de depredación, se ha observado que los depredadores de emboscada tienen efectos más fuertes en las variables de la historia de vida de sus presas que los depredadores activos (Preisser et al., 2007). Por lo tanto, es importante considerar las relaciones causa-efecto respecto a los diferentes depredadores (Schmitz, 2007). En los sistemas, hay varios depredadores, con roles funcionales diferentes, haciendo el estudio del impacto de la depredación complejo en términos conceptuales y técnicos.

Dentro del filo Turbellaria existen aproximadamente 400 especies de microturbelarios (350 de ellas registradas en Europa y 150 en Norteamérica) capaces de utilizar, al menos, cuatro tácticas de depredación distintas (Blaustein y Dumont, 1990). En el caso de los Typhloplanidae, *Mesostoma ehrenbergii* produce una trampa de material mucoso para capturar dáfnidos y libera una toxina con un papel determinante en la estructuración de las comunidades del zooplancton, especialmente en estanques pequeños y en lagos someros (Maly et al., 1980; Schwartz y Hebert, 1986). La especie *M. lingua*, registrada en África, Europa y Norteamérica, libera toxina que provoca desorientación, parálisis y la muerte a *Daphnia*. Además los turbelarios tienen dominios del hábitat variados, pudiéndose encontrar en la columna de agua, asociados a plantas macrófitas o en el bentos (Rocha et al., 1990; Trochine et al., 2006; Majdi et al., 2014).

Específicamente en el caso de kairomonas, se ha observado que los infoquímicos liberados por varias especies de *Stenostomum* provocan respuestas en ciliados, rotíferos y cladóceros. El ciliado dulceacuícola *Euplotes* al ser expuesto a los infoquímicos de *S. sphagnetorum*, cambia significativamente su morfología en periodos menores a 4 h, disminuyendo la habilidad de los depredadores para digerirlos (Kusch, 1993a). Los rotíferos *Euchlanis dilatata* y *Plationus patulus*, así como del cladócero *Moina macrocopa* presentan cambios en su demografía al ser expuestos de forma indirecta a *S. leucops*, por lo que se cree que este depredador puede regular la población del rotífero en condiciones naturales (Nandini et al., 2011). Lo cual es relevante, dado que los rotíferos son eslabones importantes en las cadenas tróficas; transfiriendo energía de los productores primarios a los consumidores secundarios y terciarios (Nogrady et al., 1993).

Los efectos y mecanismos de acción de varios infoquímicos han sido estudiados en el zooplancton, debido principalmente a que las respuestas pueden observarse en lapsos muy cortos

(Krueger y Dodson, 1981; Aránguiz-Acuña et al., 2010). Por ejemplo, el pez *Leuciscus idus* libera trimetilamina N-óxido debido a procesos de degradación, la cual se acumula en sus escamas en donde es reducida a trimetilamina por el metabolismo bacteriano, y al ser percibida por *Daphnia*, provoca en este organismo migraciones verticales para evadir al depredador (Boriss et al., 1999). El rotífero depredador *Asplanchna* libera asplanchnina, un oligopéptido sensible a pronasa, no dializable, soluble en agua, con sensibilidad media al calor que, al ser percibida por los huevos de rotíferos amícticos, produce una generación de hembras con espinas posterolaterales largas (Gilbert, 1966; Gilbert y Waage, 1967).

Los rotíferos son considerados un excelente modelo de estudio de los efectos de kairomonas, debido a que ante la presencia de diferentes depredadores generan una amplia gama de respuestas en los neonatos de madres expuestas al infoquímico, entre las que se encuentran, el desarrollo de espinas en las especies *Brachionus havanaensis*, *B. budapestensis*, *Keratella* spp., *Lecane stokesii* y *Plationus macracanthus* (Green, 1980; Gilbert y Stemberger, 1984; Garza-Mouriño et al., 2005; Soto y Sarma, 2009; Sarma et al., 2011), cambios de talla en *Anuraeopsis fissa* (Sarma y Nandini, 2007) y la generación de huevos de resistencia (Nielsen et al., 2000). Sin embargo, la inversión de energía en dichas respuestas representa modificaciones en la energía disponible para reproducción y supervivencia, afectando las variables demográficas de las madres. Por ejemplo, *B. havanaensis* ante la presencia de kairomonas de un depredador ciclopoide incrementa sus tasas reproductivas neta y bruta y disminuye el tiempo generacional, y al ser expuesto a un depredador vertebrado, las respuestas se acentúan. (García et al., 2007). Por lo que en este capítulo se busca responder si la presencia química de *S. leucops* afecta los parámetros de la historia de vida de *P. patulus* y de *B. calyciflorus*.

Hipótesis

Si *Stenostomum leucops* es un depredador eficiente de *Brachionus calyciflorus* y *Plationus patulus*, entonces al detectar su presencia química, los rotíferos realizarán modificaciones en su inversión energética que se reflejarán en los parámetros de su historia de vida.

Objetivo

Evaluar el efecto de la presencia química de *Stenostomum leucops* en la historia de vida de *Brachionus calyciflorus* y *Plationus patulus*.

Métodos

Las presas seleccionadas fueron los rotíferos *B. calyciflorus* y *P. patulus*, debido a que, se ha reportado, responden brevemente a alteraciones químicas en el medio. Además, poseen una gran plasticidad fenotípica ante la presencia de depredadores (Tollrian, 1994; Garcia et al., 2007; Guo et al., 2011; Sarma et al., 2011). Estos rotíferos son herbívoros, y se encuentran frecuentemente en los cuerpos de agua del centro de México. *Brachionus calyciflorus* es un organismo principalmente planctónico que se alimenta de las partículas en suspensión, aunque también se puede encontrar en la zona litoral (Gilbert y Waage, 1967). *Plationus patulus* es un organismo ticoplanctónico, la rigidez de su loriga es relativamente alta, posee espinas anteriores y posteriores (Segers et al., 1993). Ambos rotíferos pueden compartir el microhábitat con *S. leucops*, un depredador de emboscada con un dominio de hábitat amplio que consume preferentemente rotíferos (Capítulo 2; Nandini et al., 2011).

Para los estudios de historia de vida, se colocaron 10 neonatos de la especie seleccionada (*B. calyciflorus* o *P. patulus*) en 10 ml de medio EPA con 1×10^6 cél. ml^{-1} de *Scenedesmus acutus* en una caja Petri de 2.7 cm. de radio y 1.5 cm. de alto. Se utilizó a *B. rubens* como fuente de alimento para evitar efectos de sustancias alarma de conoespecíficos (Chivers y Smith, 1998). El tratamiento consistió en colocar dos individuos de *S. leucops* y 20 individuos de *B. rubens* como fuente de alimento para el turbelario, dentro de un tubo de PVC con un radio de 1.15 cm. y una altura de 1.2 cm. con una malla de apertura de poro de 20 μm colocada a la altura de 0.8 cm. A pesar de que no se determinó la presencia de las kairomonas, estudios previos han demostrado que especies del género *Stenostomum* las liberan al medio acuoso, y ahí, son percibidas por las presas (Kusch, 1993a; Nandini et al., 2011). En el control se colocó la malla, pero esta estaba vacía. En el control negativo, dentro de la malla solo se colocaron 20 individuos de *B. rubens*. El número de rotíferos se registró cada 12 h y los neonatos fueron desechados. El medio se renovó cada 24 h.

Los parámetros de la tabla de vida se calcularon con las fórmulas estándar (Krebs, 1985):

$$\text{Tasa reproductiva bruta} = \sum_0^{\infty} m_x$$

$$\text{Tasa reproductiva neta } (R_0) = \sum_0^{\infty} l_x m_x$$

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

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

Donde m_x =fecundidad; l_x =edad de supervivencia específica.

El experimento concluyó cuando el último individuo de la cohorte inicial murió. Para el análisis estadístico de los parámetros de la tabla de vida, se asumió que los datos se ajustan a una distribución normal, posteriormente se realizó un ANDEVA de un factor, y las comparaciones post hoc se realizaron utilizando una prueba de Tukey (Sigma Plot 12.0).

Resultados

Tabla de vida de *B. calyciflorus* y *P. patulus*

Ambos rotíferos mostraron una disminución constante en la supervivencia con el tiempo. *B. calyciflorus* tuvo un promedio de vida de 15 días; mientras *P. patulus* tuvo un promedio de vida de 24 días. No se encontraron diferencias significativas en las tendencias de ambos rotíferos ante la presencia de *S. leucops* (Fig. 5.1).

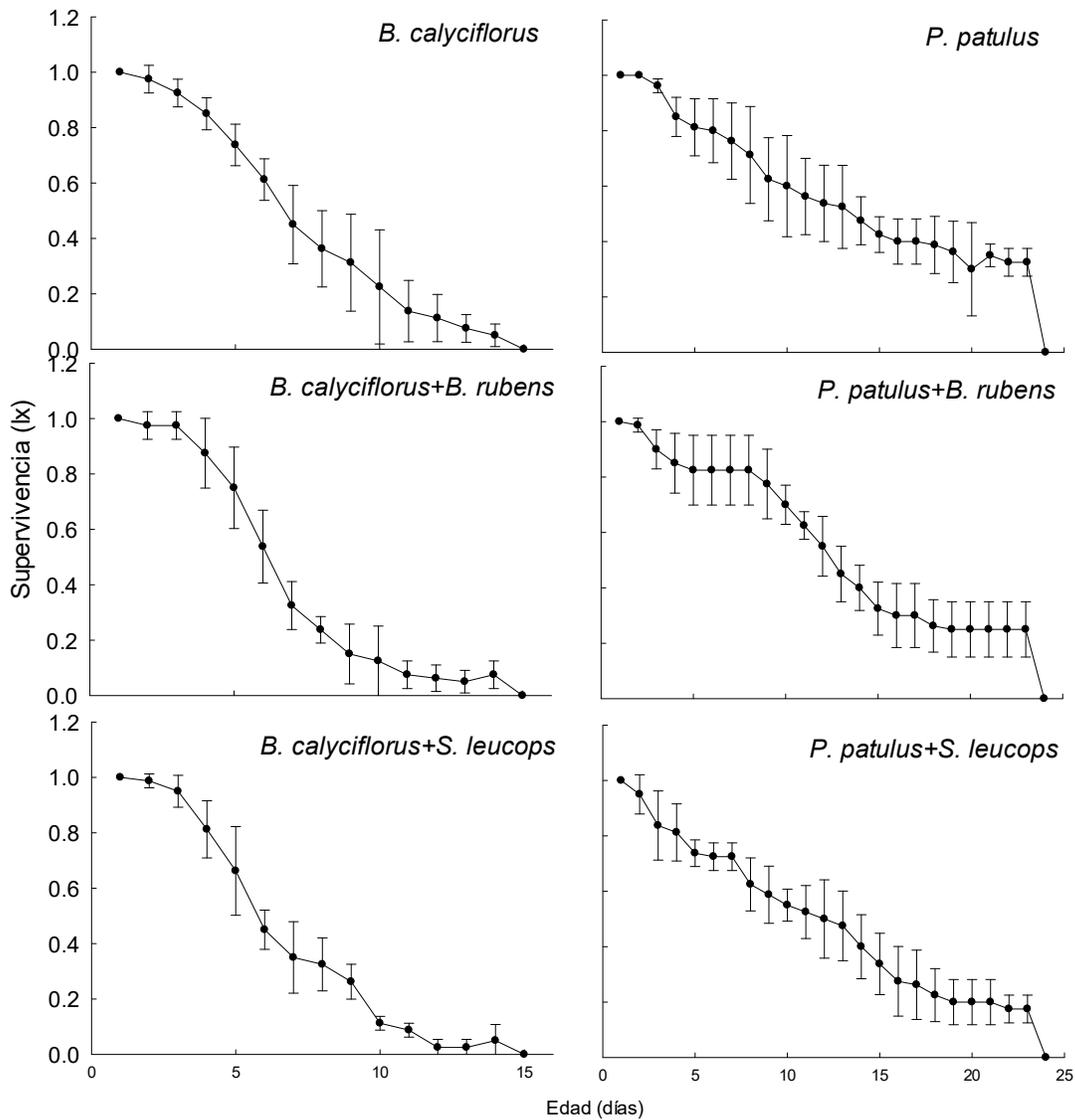


Figura 5.1 Supervivencia por edad específica de *B. calyciflorus* y *P. patulus* creciendo en contacto indirecto con *B. rubens* o *S. leucops*+ *B. rubens*. Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$.

El rotífero *B. calyciflorus* comenzó a reproducirse en 24 h en todos los tratamientos, incluso en los controles (Fig. 5.2). Los patrones de fecundidad de *B. calyciflorus* fueron similares en los diferentes tratamientos. La fecundidad fue oscilante, pero continua, hasta la muerte de los rotíferos. También se observa un incremento en la variabilidad, aproximadamente a partir del día 6. En tanto, *P. patulus* mostró dos fases reproductivas; el primer pico al rededor del día 10, seguido de un pico menor en el día 20.

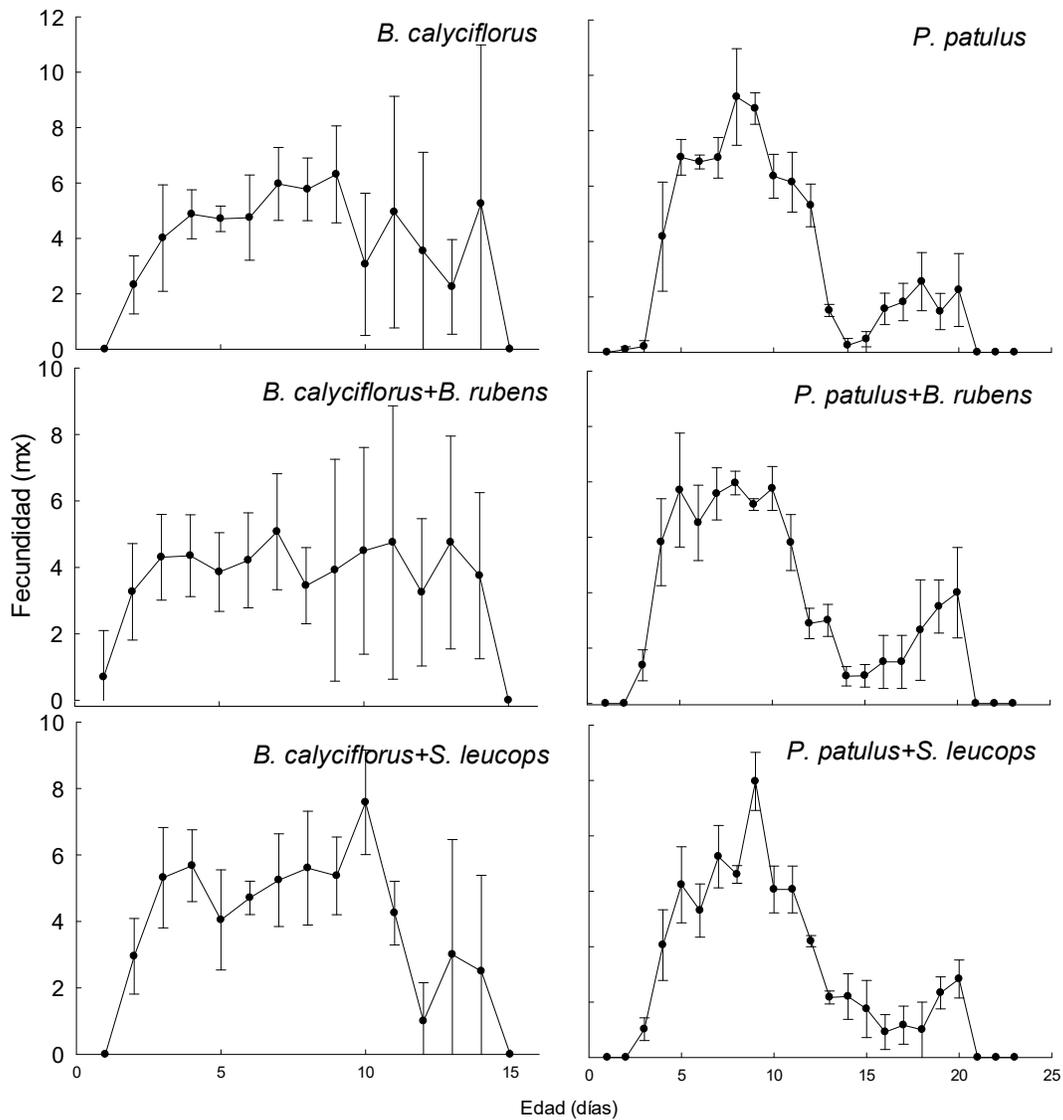


Figura 5.2 Fecundidad por edad específica de *B. calyciflorus* y *P. patulus* creciendo en contacto indirecto con *B. rubens* o *S. leucops*+ *B. rubens*. Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$.

El promedio de vida, el tiempo generacional, la tasa reproductiva bruta y neta tuvieron una tendencia a disminuir cuando *B. calyciflorus* se expuso de manera indirecta a *S. leucops* e incluso en el control negativo; en tanto la tasa de incremento poblacional tendió a aumentar; sin embargo, ningún cambio resultó significativo (prueba de Tukey, $p > 0.05$) (Fig. 5.3).

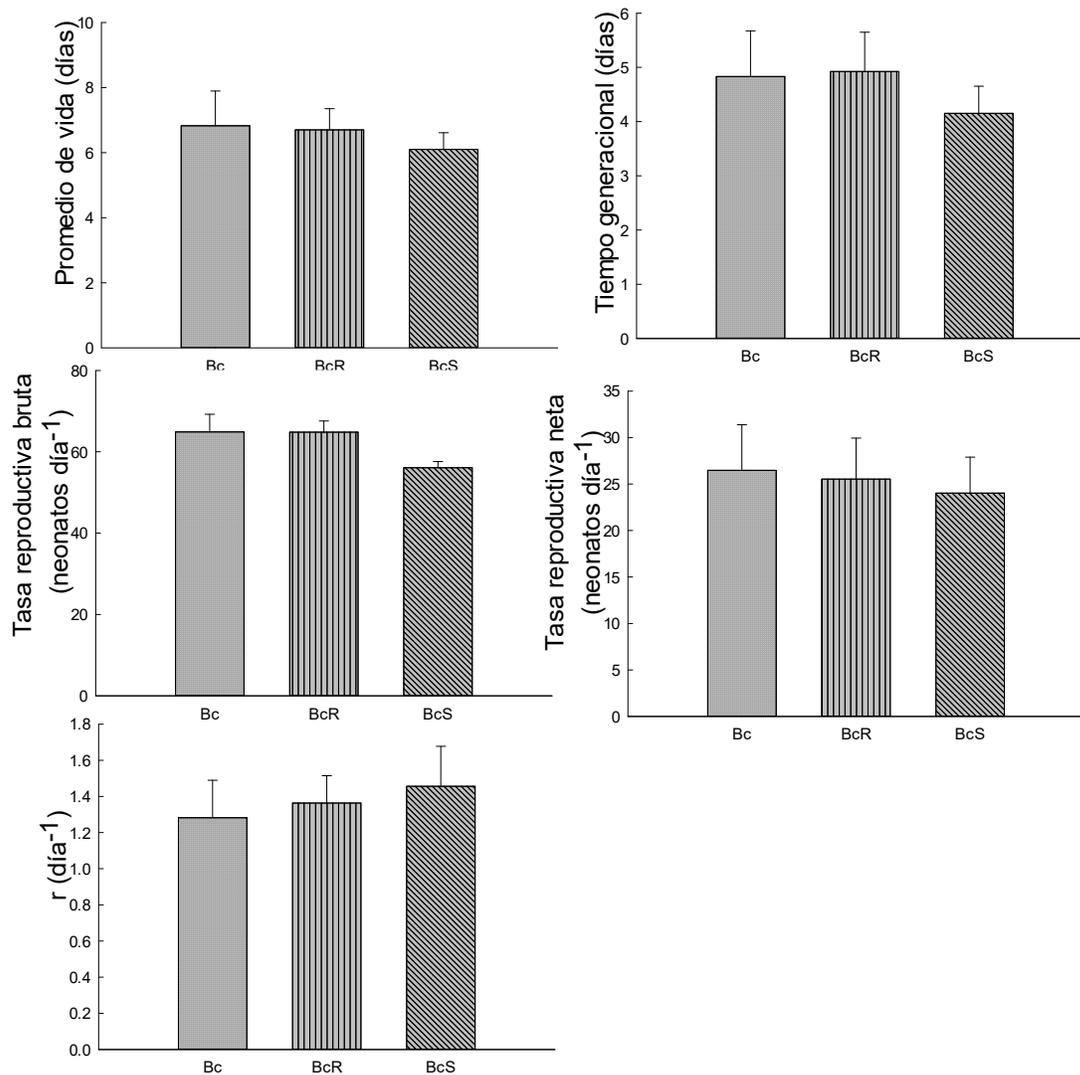


Figura 5.3 Variables de la historia de vida de *B. calyciflorus* creciendo en contacto indirecto con *B. rubens* (BcR) o tanto con *S. leucops* como con *B. rubens* (BcS). Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$.

El promedio de vida de *P. patulus* fue 12-13 días; en tanto el tiempo generacional fue de 7.5-8.5 días. No se encontraron diferencias significativas entre los controles y el tratamiento (prueba de Tukey, $p > 0.05$). La tasa reproductiva bruta fue entre 17 y 21 neonatos por hembra. La tasa reproductiva neta disminuyó ligeramente en presencia de *S. leucops*, pero no se encontraron diferencias significativas (prueba de Tukey, $p > 0.05$) (Fig. 5.4).

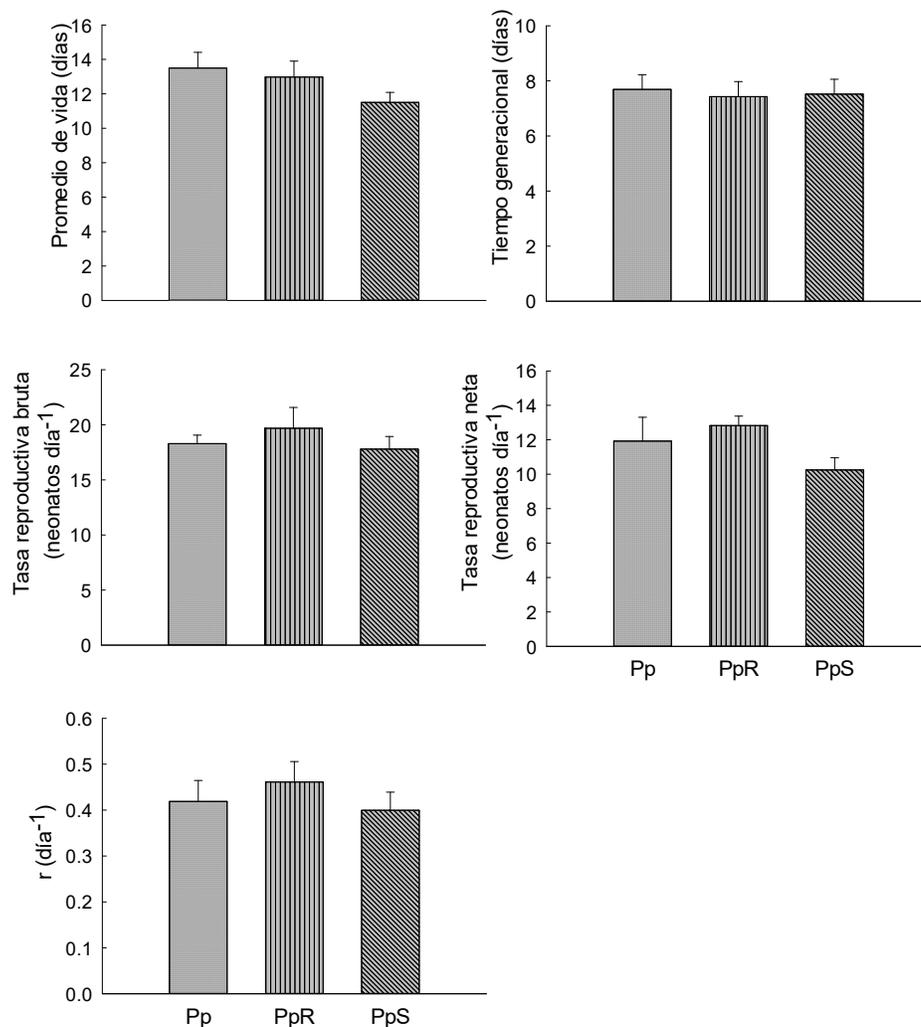


Figura 5.4 Variables de la historia de vida de *P. patulus* creciendo en contacto indirecto con *B. rubens* (PpR) o tanto con *S. leucops* como con *B. rubens* (PpS). Se muestra la media \pm error estándar, $n = 4$.

Discusión

En este estudio se observó que tanto *B. calyciflorus* como *P. patulus* son consumidos activamente por *S. leucops*. Sin embargo, no se encontraron cambios significativos en las variables de la historia de vida de *B. calyciflorus* y de *P. patulus* expuestos a la presencia química de *S. leucops* (Fig. 5.3-5.4), incluyendo la tasa intrínseca de crecimiento r (producto de la ecuación de Euler), que puede interpretarse como una medida indirecta de la eficacia biológica (Smith, 1989) y que se define como la contribución de progenie o genes de un individuo a las generaciones futuras, y está determinado por su supervivencia y reproducción (McIntosh et al., 1999; Molles, 2016). Diferentes estudios han demostrado los cambios en la eficacia biológica

dependen de la susceptibilidad a la depredación. La susceptibilidad está influenciada por factores como qué tan voraz es el depredador, si es especialista o generalista, que a su vez se asocia a las tácticas de depredación, la identidad y talla del depredador y de la presa, y el dominio del hábitat de la presa como del depredador, e incluso el ambiente (McIntosh et al., 1999; Turner et al., 1999; Schmitz 2005; Preisser et al., 2007; Sarma et al., 2011; Crawford et al., 2012).

Anteriormente, tampoco observaron cambios morfológicos o en la historia de vida de *B. havanaensis* al exponerlo indirectamente al turbelario *S. leucops*, probablemente debido a que es un depredador pasivo y poco voraz, comparado con depredadores como el rotífero *Asplanchna* (Nandini et al., 2011), que incluso a densidades muy bajas es capaz de producir respuesta en *B. calyciflorus* (Gilbert y Waage, 1967). Sin embargo, en ocasiones, la relación riesgo-respuesta no es tan clara; por ejemplo, la microalga *Scenedesmus* expuesta a infoquímicos de zooplancton herbívoro (*B. calyciflorus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Bosmina longirostris* y *Daphnia galeata*) forma colonias cuyo tamaño y número de células por colonia varían de acuerdo al depredador; pero, a pesar de que los depredadores más grandes son los cladóceros, las colonias más grandes resultaron cuando *Scenedesmus* fue expuesta a los infoquímicos de un depredador relativamente pequeño (*B. calyciflorus*) (Lüring y Van Donk, 1997); contrario a lo que se esperaría de acuerdo a la hipótesis de eficiencia por tamaños, que propone que los herbívoros grandes son filtradores más eficientes (Hall et al., 1976), representando un mayor riesgo.

Por otro lado, si un depredador es selectivo, puede provocar cambios mayores que un generalista; principalmente, porque poseerá mecanismos específicos, y más eficientes para cazar a su presa, lo cual, representaría un mayor riesgo que un depredador generalista (Crawford et al., 2012).

Respecto a la identidad del depredador, se ha demostrado que los cambios significativos en la historia de vida de los rotíferos son debidos, principalmente, a la inversión de energía en estrategias anti-depredación como el desarrollo de defensas morfológicas. Sin embargo, en el caso de *S. leucops* probablemente el desarrollo de dichas defensas sea inoperante, ya que engullen completamente a presas de tallas de 770 μm como *Macrothrix triserialis* (Chaparro-Herrera et al., 2011; Nandini y Sarma, 2013) con numerosas espinas en su caparazón que sirven como defensa contra depredadores como *Asplanchna* (Nandini y Sarma, 2013). La relación entre la talla del depredador y la respuesta se ha observado en varias especies de la familia Brachionidae, estas desarrollan respuestas morfológicas diferenciales cuando son expuestas a diferentes especies de *Asplanchna*, observándose una respuesta mayor (alargamiento de espinas)

ante la especie más grande (*A. sieboldi*) que, de acuerdo con Gama-Flores et al. (2011), se debe a que especies de tallas mayores liberan una mayor cantidad de kairomona, generando efectos más evidentes. Este patrón también se ha observado en el desarrollo de crestas por *D. carinata* en función del tamaño del depredador notonéctido presente; por ejemplo, la presencia de *Anisops hackeri* (la más pequeña de las especies estudiadas) provoca el desarrollo de crestas pequeñas, suficiente para que el cladóceros persista en el medio, mientras depredadores de tallas mayores provocan el desarrollo de crestas más grandes (Grant y Bayly, 1981). Estas respuestas diferenciales no únicamente están asociadas a la morfología del depredador (p. ej., tamaño de boca), sino que depredadores de tallas mayores deben ingerir mayores cantidades de alimento para satisfacer sus demandas metabólicas (Calder, 1996), representando una mayor amenaza para las presas. Así, los efectos de los depredadores están asociados a dicha proporción de tallas, lo cual repercute en la fuerza de la interacción entre depredadores y presas (Emmerson y Raffaelli, 2004).

Las especies de rotíferos estudiadas (*B. calyciflorus* y *P. patulus*) se seleccionaron con base en su plasticidad fenotípica, ya que a pesar de que previamente se observó que, entre las presas ofrecidas, la presa preferida de *S. leucops* es *E. dilatata*, hasta la fecha no existen reportes sobre plasticidad fenotípica, respecto a su morfología e historia de vida en esta especie influenciada por la presencia de depredadores. Las especies utilizadas en este experimento fueron recolectadas en el Lago de Xochimilco, donde se ha observado la presencia de varios catenúlidos (no identificados). Sin embargo, no se puede asegurar su coexistencia con *S. leucops*, por lo que, probablemente, no se observó una respuesta significativa, ya que se ha reportado que tanto la respuesta a infoquímicos como las sustancias alarma y kairomonas depende de la exposición previa, con una posible transmisión de información (Ramcharan y Sprules, 1991; Chivers y Smith, 1998), similar a lo registrado por De Roeck et al. (2005), quienes encontraron que las kairomonas liberadas por *Mesostoma* provocan disminución en la eclosión de los huevos de *Branchipodopsis wolffi* previamente expuestos al depredador (en charcos entre rocas de Botsuana); mientras que, si los huevos provienen de poblaciones lejanas (otros estanques de Botsuana o incluso de estanques de Estados Unidos), sin haber coexistido con el depredador, no se presenta respuesta. En estudios similares, *Daphnia pulex* no responde ante depredadores que en la naturaleza no son fuente de mortalidad (Dodson, 1989), mientras que, el ciliado *Euplotes*

tiene diferentes respuestas dependiendo del tiempo de coexistencia con su depredador *Amoeba proteus* (Kusch, 1993b).

Finalmente, en el presente estudio, los turbelarios fueron alimentados con mezclas de cladóceros y rotíferos que no incluían a los rotíferos de la prueba; ya que algunos autores sugieren que la liberación de kairomonas y su efecto es independiente de la dieta del depredador (Walls y Ketola, 1989; De Roeck et al., 2005). En depredadores como *Chaoborus* se ha demostrado que, a pesar de que la kairomona proviene del tracto digestivo, esta no proviene directamente de la digestión de su presa, *Daphnia*, sino de los jugos gástricos (Parejko y Dodson, 1990) y, a pesar de ello, tiene un efecto significativo en la morfología de *Daphnia*. Pero en algunos otros depredadores, las kairomonas sí son producto de la digestión de las presas (Ferrari et al., 2010). En *Ambystoma macrodactylum*, un anfibio caníbal, las respuestas a las kairomonas son mayores cuando este se alimenta (antes de iniciar el experimento) con larvas de su propia especie que cuando se alimenta con *Tubifex* (Wildy et al., 1999).

La susceptibilidad de las presas de los turbelarios a los infoquímicos requiere de más estudio, dada la amplia distribución de los turbelarios (Kolasa, 2001) y, probablemente, la sensibilidad especie-específica de sus presas; por ejemplo, *S. sphagnetorum* provoca cambios en la morfología de ciliados dulceacuícolas del género *Euplotes* en periodos muy cortos (2-4 h) y densidades muy bajas (1 ind. ml⁻¹); mientras la respuesta a otros depredadores requiere más tiempo (hasta 12 h). Además, en estudios posteriores podría ser útil estudiar las características de comportamiento, las tasas de filtración cuando son expuestos al depredador, ya que las modificaciones en la historia de vida de las presas expuestas a kairomonas, frecuentemente son el subproducto de las modificaciones de comportamiento o morfología (Ball y Baker, 1996).

Capítulo 6 Efecto de *S. virginianum* en la comunidad de rotíferos litorales

Las comunidades son conjuntos de organismos de diferentes especies, los cuales interactúan y se encuentran expuestos a los mismos factores ambientales, existiendo entre ellos un flujo de materia y energía (Morin, 1999). En las comunidades litorales, los invertebrados representan un amplio porcentaje de la productividad secundaria (Hart, 1979), incluyendo frecuentemente anfípodos, tanaidaceos, isópodos, larvas de quironómidos, larvas de *Chaoborus*, moluscos de la clase Lamellibranchiata, anélidos, oligoquetos, hidras, ninfas de Trichoptera, cladóceros, copépodos, nemátodos, protozoos, turbelarios y rotíferos (Boltz, 1969; Thorp y Covich, 2001).

Existe un debate sobre en qué medida una comunidad y sus propiedades emergentes son producto de factores estocásticos o deterministas (Connor y Simberloff, 1979), y sobre qué factores deterministas tienen una mayor influencia. En los ecosistemas, factores abióticos y bióticos forman gradientes ambientales que restringen la distribución (p. ej., Ley de la tolerancia de Shelford), y el éxito de los organismos (Wellborn et al., 1996). En los sistemas terrestres, entre los factores más influyentes, se encuentran la dispersión y la colonización, mientras en los sistemas acuáticos, sistemas relativamente más aislados, los factores más influyentes son las características físicoquímicas del agua y los sedimentos, la heterogeneidad ambiental, y las interacciones entre organismos, principalmente competencia y depredación (Giller, 2012).

Dentro de los organismos que componen la comunidad litoral, los rotíferos son uno de los taxones más representativos, debido a que se reproducen rápidamente y pueden ocupar una gran variedad de nichos oportunamente. Pueden ser ramoneadores de la biopelícula bentónica, raspar las paredes de las macrófitas para obtener su alimento, ser filtradores e incluso depredadores (Schmid-Araya, 1995); no obstante, diferentes especies tienen diferentes tolerancias térmicas y requerimientos como la concentración de oxígeno, por lo que ambientes diferentes permiten la presencia de diferentes conjuntos de rotíferos; por ejemplo, en zonas donde las concentraciones de oxígeno son altas, se pueden encontrar especies como *Polyarthra dolychoptera* y *Asplanchna priodonta*; mientras especies como *Keratella cochlearis* son tolerantes a variaciones en ambos factores (Mikschi, 1989). Además, la presencia de otros organismos puede afectar sus comunidades, si se encuentran presentes competidores superiores (p. ej., *Daphnia*), estos interfieren con la obtención de alimento y sus tasas reproductivas, limitando sus densidades poblacionales (Gilbert, 1988), produciendo cambios en la estructura de la comunidad.

Los rotíferos, además, son presa de una miríada de depredadores, los cuales pueden modificar sus densidades de forma directa e indirecta. Directamente, debido al consumo y manipulación, e indirectamente como consecuencia de cambios en las jerarquías ecológicas inferiores, que implican costos-beneficios entre supervivencia y reproducción (Bourdeau et al, 2016).

Los efectos de la depredación varían de acuerdo al tipo de depredador y de la fuerza de la interacción entre el depredador y la presa, la cual está ampliamente influenciada por las tallas de la presa y del depredador, y la identidad de este último (Emmerson y Raffaelli, 2004). En los sistemas acuáticos, los depredadores vertebrados con tácticas visuales han sido ampliamente

estudiados. Mediante la depredación tamaño-selectiva, pueden promover la dominancia de organismos de tallas pequeñas que no son fáciles de percibir visualmente, como los rotíferos (Brooks y Dodson, 1965). Por lo tanto, ante la presencia de depredadores visuales, algunas presas adoptan estrategias como la reducción de talla (O'Brien, 1979), o de pigmentación (Tollrian y Heibl, 2004) para disminuir su detección. Sin embargo, en la zona litoral predominan los depredadores invertebrados, con tácticas de percepción no visuales; por ejemplo, copépodos ciclopoideos como *Cyclops vicinus* que detectan a sus presas (ciliados) mediante mecanorreceptores presentes en su primera antena (Rabette et al., 1998); larvas de efemerópteros y ninfas de plecópteros que detectan a sus presas con mecano- y quimiorreceptores (p. ej., sensilios) presentes en estructuras como antenas y maxilas que les permiten detectar a las presas (Neagu, 2009). El anélido *Motobdella montezuma* tiene una gran densidad de sensilios bucales que le permiten detectar las vibraciones emitidas por su presa, discriminando incluso entre jóvenes y adultos (Blinn et al., 1988). Algunos macroturbelarios tienen una gran cantidad de quimiorreceptores en las estructuras laterales de la cabeza (aurículas), mientras los microturbelarios las poseen en las fosetas ciliadas. El resultado de este tipo de tácticas en los sistemas acuáticos es poco conocido, ya que el estudio de estos organismos se ha enfocado principalmente en su papel como recicladores de nutrientes (Lindegaard, 1994) y bioingenieros, al provocar cambios en las características de los sedimentos (Covich et al., 1999), creando o modificando hábitats (Mendez et al., 2015).

En la zona litoral, el impacto de depredadores invertebrados puede presentarse tanto en la comunidad planctónica como bentónica, ya que, debido a la baja profundidad de la columna de agua de esta zona, y a diferentes procesos físicos y biológicos, es posible la interacción entre ambas comunidades (Schmid-Araya y Schmid, 1995; Nandini et al., 2011; Nandini et al., 2014). A pesar de que se ha establecido que las interacciones entre depredadores invertebrados y sus presas son débiles, principalmente debido a la heterogeneidad espacio-temporal (Schmid-Araya y Schmid, 1995), se ha ignorado que algunos organismos pueden ser muy numerosos lo que incrementa sus efectos en términos cuantitativos.

Los turbelarios pueden encontrarse en densidades de hasta 40 000 ind. m⁻² en zonas cálidas y someras (Strayer, 1985) y pueden encontrarse en el medio durante casi todo el año (Negreiros et al., 2010), debido principalmente a que: 1) soportan inanición ante condiciones adversas y cuando las condiciones mejoran, sus tallas incrementan y su reproducción se recupera

rápida (Baguña et al., 1990); 2) no se les conocen depredadores o parásitos fuertes; 3) tienen plasticidad ante cambios ambientales, soportando diferentes niveles de oscilaciones (Reynoldson y Davies, 1970), y como se observó en los capítulos anteriores, su dieta es flexible. En los capítulos 2 y 3 se observó que *Stenostomum* spp. consumen rotíferos y cladóceros que les permiten reproducirse exitosamente, y que en el caso de *S. leucops*, también es sujeto del proceso de decrecimiento ante condiciones no aptas (p. ej., dieta).

En la presa Benito Juárez se registraron 37 especies de rotíferos, cuya densidad total varió de entre 1100 y 3068 ind.L⁻¹. La talla de los organismos registrados fue de entre 81.7 y 576.2 µm; sin embargo, *S. virginianum* consumió preferentemente a *Trichocerca porcellus*, pero ante la disminución de sus densidades en el medio, fue capaz de optar por otras presas con tallas de entre 81.7 y 246.4 µm (Capítulo 2). Los rotíferos incluidos en la dieta de *S. virginianum* pertenecen a dos clases de talla que llegan a aportar hasta el 85 % del total de rotíferos por litro, aportando en promedio el 64 %. El resto de los rotíferos está distribuido en tres clases de talla. Por lo que, probablemente el consumo de presas con tallas de entre 81.7 y 246.4 µm por *S. virginianum* permita disminuir la dominancia de dichos organismos, incrementando la equitatividad y con ello, la diversidad.

Hipótesis

Si *S. virginianum* es un depredador generalista, cuya selección alimentaria depende significativamente de la densidad y talla de sus presas (Capítulo 3), entonces consumirá las presas más abundantes (que corresponden a las presas de tallas intermedias), incrementando la equitatividad y con ello, la diversidad de la comunidad.

Objetivo

Evaluar el papel de *S. virginianum* en la estructuración de una comunidad de rotíferos litorales dada su preferencia alimentaria por rotíferos de tallas entre 81.7-246.4 µm., mediante la utilización de microcosmos.

Métodos

Microcosmos

La comunidad fue conformada únicamente por rotíferos, debido a que estos fueron la presa principal de los turbelarios (Capítulo 2). Se colectaron 60 L de agua de la presa Benito Juárez (detalles, Capítulo 2); el agua se enfrió y transportó al laboratorio. La muestra fue filtrada con una malla de 300 µm para retirar depredadores de tallas mayores, principalmente larvas de

insectos y gastrópodos, y fue analizada con microscopio estereoscópico para eliminar depredadores como *Asplanchnopus*, *Chaoborus*, cyclopoideos, y el ciliado *Stentor*, de tal forma, que la comunidad de rotíferos fue similar a la del campo (con excepción de la remoción del rotífero depredador *Asplanchnopus*). El tamaño de los microcosmos fue elegido con base a la talla de los organismos utilizados (rotíferos: 81.7-576.2 μm ; *S. virginianum* 915.6 \pm 66 μm); por lo que se consideró que en 1 L las interacciones podían llevarse a cabo.

La muestra proveniente de campo se repartió equitativamente (mezclando cada vez) en 20 peceras de cristal de 10 \times 10 \times 15 (volumen total: 1.5 L). La duración del experimento fue de 96 h, tiempo similar al tiempo generacional de varias especies de los rotíferos presentes, p. ej., *Keratella cochlearis*: 4.3 días (Walz, 1983), *Polyarthra dolychoptera*: 2-4.6 días y *Synchaeta*: 1.7-3.7 días (Pourriot y Deluzarches, 1971), y el turbelario *S. virginianum* puede comenzar a fisionarse a partir de las 24 h después de su separación de la cadena de zooides (observación personal).

Sin embargo, debido a la complejidad para distinguir a los turbelarios después de fijar las muestras, no se llevó registro de las densidades del depredador; por lo que sus densidades pudieron variar (incrementando y disminuyendo) durante el experimento. A ocho peceras se les agregaron 0.012 *S. virginianum* ml⁻¹ (densidades intermedias reportadas por Yamazaki et al. (2012)) obtenidos a partir del cultivo monoclonal de *S. virginianum*, proveniente del mismo sitio (aislado 3 meses antes del experimento) y mantenido bajo las mismas condiciones que *S. leucops* (Capítulo 3). Las peceras fueron etiquetadas y distribuidas aleatoriamente y fueron mantenidas a 20° C durante 48 (t48) y 96 h (t96). Al tiempo inicial (t0) y terminado los lapsos correspondientes cuatro peceras con depredador y cuatro sin depredador fueron concentradas en 150 ml, los cuales fueron fijados inmediatamente con formaldehído al 4 %.

Para determinar la estructura de la comunidad, se contaron los rotíferos presentes en 1 ml del concentrado de las peceras (n=3), usando una cámara de Sedgwick-Rafter. La estructura de la comunidad se comparó con base en la riqueza, diversidad (utilizando el índice de Simpson, debido a la simplicidad y relativa facilidad de interpretación, además de proveer medidas de diversidad precisas sin importar el tamaño de la muestra, y sin asumir supuestos sobre la distribución de las abundancias de las especies), dominancia y equitatividad, utilizando las siguientes fórmulas:

$$D = \frac{1}{\sum_{t=1}^S p^2}$$

$$\text{Dominancia} = 1 - D$$

$$J = \frac{-\sum_{t=1}^S p \ln p}{\ln S}$$

Donde D representa el índice de diversidad de Simpson, J representa la equitatividad; p es la proporción de cada especie, respecto al total de individuos de todas las especies; y S representa la riqueza.

Se verificó la normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Posteriormente los datos fueron comparados utilizando un ANDEVA bifactorial (factor 1: tiempo; factor 2: presencia/ausencia de depredador) (Sigma-Plot 12)

También se calculó la fuerza de interacción entre los depredadores y las presas utilizando el índice de Paine (1992):

$$PI = \frac{N - D}{DY}$$

Donde PI representa el índice de Paine, N es la abundancia de la presa cuando el depredador está presente; D es la abundancia de la presa cuando el depredador está ausente; y Y es la abundancia del depredador. El PI adopta valores asimétricos alrededor de cero. Cuando los efectos son negativos, el índice tendrá valores negativos >-1 ; mientras que cuando los efectos son positivos el índice tenderá a $+\alpha$, conforme D se aproxime a 0 (Berlow et al., 1999).

Resultados

La riqueza de especies tendió a disminuir conforme pasaron los días, tanto en el control, como en el tratamiento; sin embargo, el cambio no fue significativo entre los tratamientos con depredador y sin depredador (ANDEVA de dos vías, $P = 0.965$); y únicamente fue significativo el cambio en el tiempo (prueba de t , $p=0.05$). Al inicio se encontraron 23 ± 1.7 especies; a las 48 h se determinó un total de 20 ± 1.3 y de 19 ± 2.3 en ausencia y presencia del turbelario, respectivamente. A las 96 h la riqueza de especies fue de 20 ± 1.1 en los microcosmos sin el turbelario y 18 ± 0.7 cuando estuvo presente el turbelario (Fig. 6.1).

La interacción entre la presencia del depredador y el tiempo no resultó significativa en ningún caso. La densidad total de rotíferos incrementó significativamente a las 96 h (642 ± 35.6 ind. l^{-1}) respecto al tiempo 0 (443 ± 70.6 ind. l^{-1}) (Fig. 6.1); sin embargo, no fue modificada significativamente por la presencia del depredador (prueba de t , $p > 0.05$). Algunas especies incrementaron y algunas disminuyeron, lo cual se refleja en las gráficas de dominancia y equitatividad. Analizando las fluctuaciones en las diferentes especies, este aumento en la densidad se debió a especies como *C. gibba* (incremento > 10 ind. l^{-1}), *K. cochlearis* (incremento de 36 ind. l^{-1}), *L. bulla* (incremento 45 ind. l^{-1}) y *Synchaeta* sp. (incremento 240 ind. l^{-1}). Algunas especies tuvieron poca fluctuación en sus densidades, *Lecane ludwigi* (6-7 ind. l^{-1}); *Mytilina ventralis* (11-14 ind. l^{-1}) y *Scaridium longicaudum* (30-38 ind. l^{-1}) y algunas disminuyeron drásticamente como en el caso de *Trichocerca iernis* y *T. porcellus*; de 63 a 8 y de 56 a 4 ind. l^{-1}

La dominancia tuvo un valor de 0.10 al t_0 ; y un incremento a las 48 y 96 h, con valores de 0.2 y 0.18, respectivamente; sin embargo, no se obtuvieron diferencias a las 48 y 96 h debido a la presencia/ausencia del depredador (prueba de t , $p = 0.05$). En el t_0 se obtuvo un valor de equitatividad de 0.85; que disminuyó por el transcurso del tiempo a 0.72 y 0.73 a las 48 y 96 h, respectivamente. No se obtuvieron diferencias a las 48 y 96 h debido a la presencia/ausencia del depredador (prueba de t , $p = 0.05$).

Los valores del índice de Simpson se redujeron con el paso del tiempo. El valor al inicio del experimento fue de 0.9 ± 0.01 ; a las 48 h fue de 0.8 ± 0.01 y a las 96 h fue de 0.8 ± 0.006 . No se encontraron diferencias significativas ocasionadas por la presencia del depredador (prueba de t , $p > 0.05$).

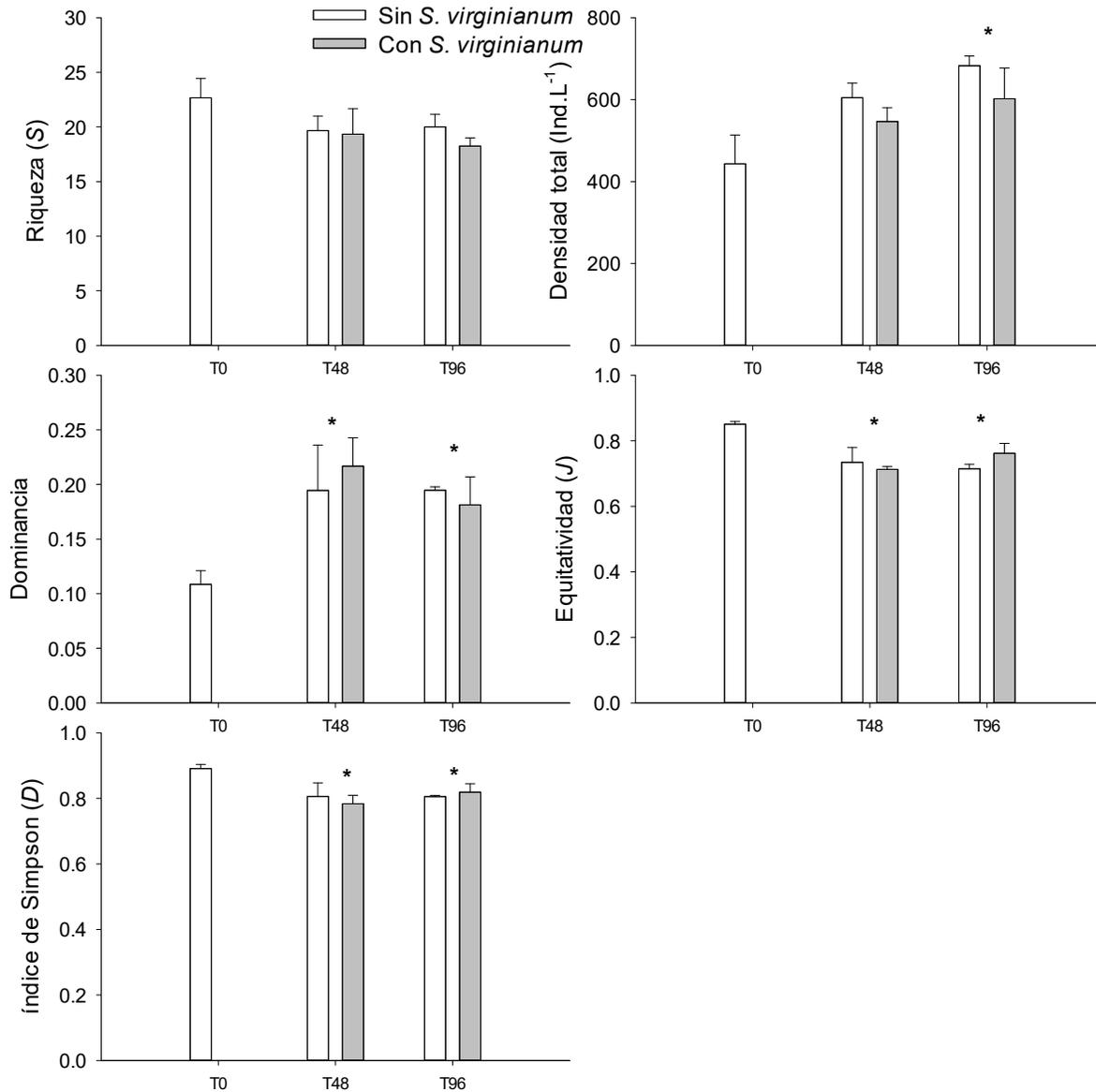


Figura 6.1. Indicadores de la estructura de la comunidad. Las barras blancas y grises representan los microcosmos sin y con *S. virginianum*, respectivamente. Se muestra la media \pm error estándar de la media, $n = 4$. * indica cambios significativos en el tiempo (Prueba de Tukey, $p < 0.05$)

Las densidades de los rotíferos de la talla menor (83.56-135.7 μm) fueron similares durante todo el experimento; mientras la densidad de los rotíferos de la talla preferida por el turbelario (135.7-187.97 μm) disminuyó significativamente (prueba de t , $p=0.05$), independientemente de la presencia del depredador. La densidad de los rotíferos con tallas entre 187.9 y 292 μm no mostró cambios significativos (prueba de t , $p>0.05$) durante el experimento; mientras la densidad de los

rotíferos de tallas superiores a 344 μm tendió a incrementar con el tiempo mostrando un incremento significativo (prueba de Tukey, $p=0.05$) a las 96 h, independientemente de la presencia del depredador (Fig. 6.2).

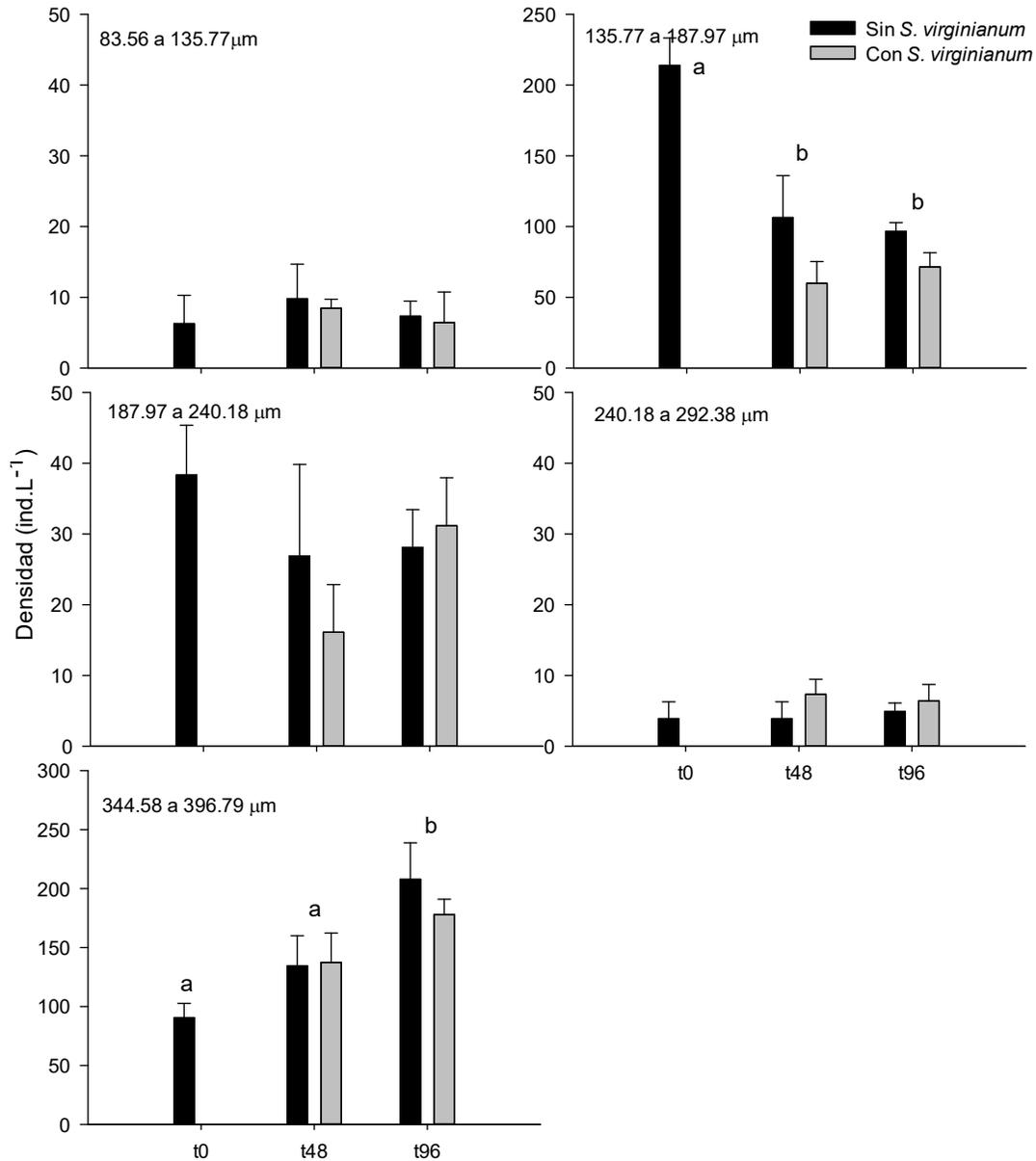


Figura 6.2 Densidades de los rotíferos de diferentes tallas en los microcosmos a las 48 y 96 h con y sin depredador. Las barras representan la media \pm error estándar de la media, $n = 3$. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Las densidades de los organismos consumidos preferentemente en el estudio de campo (Capítulo 2) variaron en el estudio de microcosmos. Las densidades de la especie *Trichocerca porcellus*

disminuyeron entre el tiempo 0 y a las 48 y 96 h; pero también la presencia de *S. virginianum* provocó una disminución significativa (prueba de t , $p=0.05$). Las densidades de *Colurella obtusa* y de *Lecane closterocerca* disminuyeron a lo largo del estudio, y a pesar de que en los microcosmos con depredador ya no se registró su presencia a partir de las 48 h, no se encontraron diferencias significativas respecto a ninguno de los factores (tiempo y la presencia del depredador).

Las densidades de *Lepadella patella* disminuyeron significativamente (prueba de t , $p=0.05$) a las 48 y 96 h respecto al inicio del experimento; pero no se encontró efecto significativo (prueba de t , $p>0.05$) respecto a la presencia del depredador (Fig. 6.3).

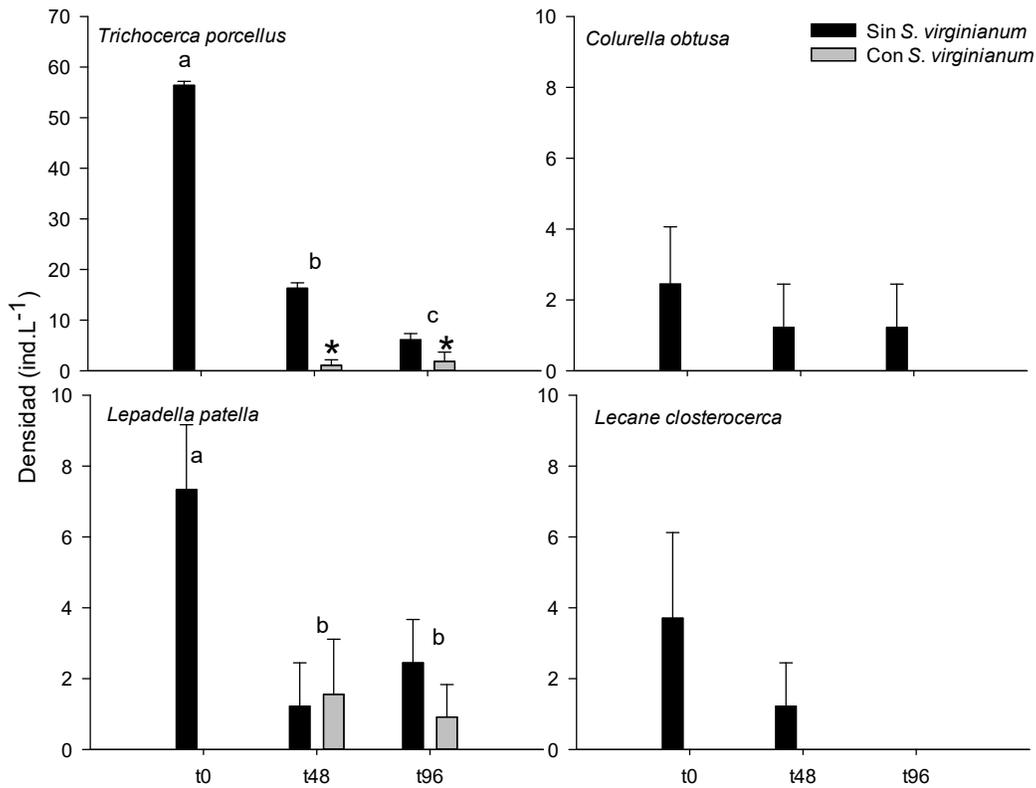


Figura 6.3. Densidades de los organismos preferidos por *S. virginianum* (Capítulo 2) en los microcosmos a las 48 y 96 h con y sin depredador. Las barras representan la media \pm error estándar de la media, $n = 3$. * denota diferencia significativa con respecto a las densidades iniciales (t0). Diferentes letras denotan diferencia significativa respecto al tratamiento sin *S. virginianum* (Prueba de Tukey, $p=0.05$).

Respecto a la interacción entre *S. virginianum* con los rotíferos de diferentes tallas, se observó una interacción más intensa y negativa con los rotíferos de entre 135 y 187 μm (6.4).

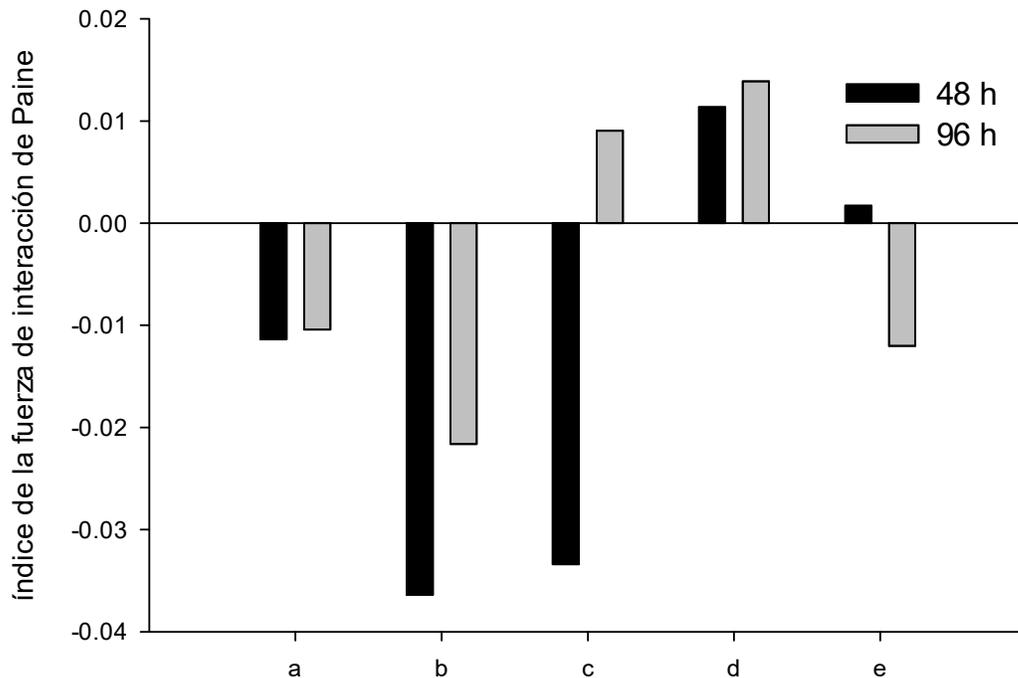


Figura 6.4. Intensidad de la interacción entre el depredador *S. virginianum* y los rotíferos de diferentes tallas. a) 83.5-135.7 µm; b)135.8-187.9 µm; c)188-240.1 µm; d)240.2-292.2; e)344.6-396.7

Discusión

En este estudio, la comunidad de rotíferos en los microcosmos fue similar a la encontrada en campo. Las densidad y riqueza de especies de rotíferos fueron menores a las de campo (23 especies con una densidad total de 443 ± 70 ind. l^{-1} en los microcosmos –al inicio del experimento– y 37 especies con una densidad total de entre 1025 y 3068 ind. l^{-1} en campo) (Capítulo 2). Sin embargo, las densidades presentes en los microcosmos son adecuadas para mantener a *S. virginianum* cuyas tasas de consumo son bajas (menores a 7 ind. durante dos horas; véase Fig. 4.5).

Respecto a la estructura de la comunidad en los microcosmos se observó que la riqueza de especies varió entre 18 y 23 especies, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre la riqueza de los microcosmos con y sin *S. virginianum*. Las especies *C. obtusa*, *L. acuminata*, *L. rhomboides* y *T. longiseta* se encontraron al inicio del experimento, pero no a las 48 y 96 h, tanto en los tratamientos como en los controles, por lo que probablemente se debieron a modificaciones en el medio debido al metabolismo de los organismos (APHA, 2005). Esto

indica que las especies se adaptan diferencialmente a las fluctuaciones en los ecosistemas (McCann, 2000), lo cual se refleja en el incremento significativo en la dominancia (y por lo tanto, disminución en la equitatividad y de diversidad) debidos al transcurso del tiempo. El oxígeno pudo variar importantemente a lo largo del experimento, ya que tanto procesos químicos como físicos provocan cambios en la disponibilidad y demandas de este (Spieles y Mitsch, 2003). Además, en los cuerpos acuáticos, el equilibrio de gases requiere de la circulación del agua, para que el oxígeno atmosférico pueda solubilizarse en el agua (Wetzel, 2001), y en este caso no se utilizó ningún método de circulación .

Respecto a la intensidad de la interacción, se observó una interacción mayor negativa con los individuos de la tallas $< 246.4 \mu\text{m}$ (Fig. 6.4); tallas consumidas selectivamente en el campo por *S. virginianum* (Fig. 3.9). Sin embargo, los índices de interacción con el depredador son bajos (< 0.03); similar a lo reportado por Emmerson y Raffaelli, (2004), donde analizaron la fuerza de las interacciones en un sistema estuarino, encontraron que había un sesgo fuerte hacia interacciones débiles; con posibles repercusiones en la estabilidad de los sistemas.

Dados los resultados en el presente estudio, *S. virginianum* podría percibirse como un depredador débil. Sin embargo, únicamente se observó el efecto neto a corto plazo en la estructura de la comunidad, que puede ser el resultado de causas directas e indirectas. Los primeros implican que las tasas de consumo son bajas e intermitentes, es decir, el efecto directo en la densidad de las presas es bajo. Aunque también puede ser que la respuesta funcional es estabilizadora (dependiente de la densidad) (Capítulo 3), de tal forma que ante densidades bajas de la presa, el consumo disminuye, permitiendo a las presas recuperarse. En el caso de los efectos indirectos, es probable que se presenten diversas interacciones con diferente signo y magnitud (Berlow, 1999; Peacor y Werner, 2001).

En este caso se observó que *S. virginianum* incrementa sus tasas de consumo al incrementar las densidades de alimento disponibles (Capítulo 3). En el microcosmos, la densidad de rotíferos inicial fue de $0.443 \text{ ind. l}^{-1}$; que se aproxima a la densidad más baja utilizada en el estudio de respuesta funcional (0.5 ind. ml^{-1}), ante la cual *S. virginianum* consumió únicamente 1.7 rotíferos en dos horas. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, no puede extrapolarse a tiempos mayores; ya que varias especies (*Mesostoma appia*, *M. wanum*, *M. timbunka* y *M. zaraiae*) no se alimentan de forma constante, ya que entre un ataque y otro puede pasar hasta una hora (Kolasa, 1984).

Por otro lado, a pesar de que la respuesta funcional varía de acuerdo a las condiciones (y no fue determinada en las condiciones de los microcosmos), *S. virginianum* mostró una respuesta tipo II (observada en experimento monoespecíficos de *Lecane inermis* y *L. bulla*, véase Capítulo 3), lo que implica que el depredador consume una mayor cantidad de presas a niveles intermedios; pero a densidades bajas el consumo es mínimo; teniendo entonces, un efecto estabilizador en las poblaciones, al permitir a poblaciones con densidades bajas recuperarse (McAllister et al., 1972). Sin embargo, en una comunidad, la densidad relativa de las presas puede modificar estas respuestas.

Respecto a los efectos indirectos del depredador, puede darse en varias interacciones. Por ejemplo, puede consumir ciertas especies, pero también a sus competidores, o puede promover incrementos en las densidades de los recursos, de tal forma que sean más evidentes los efectos de dichas interacciones indirectas

Por lo que los efectos indirectos pueden conjuntarse para minimizar el impacto de la interacción directa, como se ha descrito en el caso de *Polycelis* (Turbellaria: Tricladida) que, por un lado, los afecta negativamente incrementando su mortalidad, y por otro (la interacción más fuerte) los beneficia, ya que al desplazarse secreta una sustancia mucosa, que incrementa la disponibilidad de fósforo en los sedimentos y permite que organismos como bacterias y protozoos crezcan, sirviendo como fuente de alimento a su presa (Majdi et al., 2016). En este caso, si únicamente se hubiera observado el efecto neto en las densidades de sus presa, tampoco se habría determinado su impacto en el sistema.

Debido a estos factores, existen pocos ejemplos de depredadores con efectos desproporcionalmente grandes (i.e., las denominadas *especies clave*, (Paine, 1969) en la estructura y función del ecosistema. Por ejemplo, *Triops* es considerado un depredador clave al afectar no solo la estructura de la comunidad de crustáceos (copépodos, cladóceros, etc.) y la función en el ecosistema (modificando interacciones tróficas), sino también la calidad del agua (por bioturbación) en cuerpos acuáticos temporales, lo cual puede estar relacionado con una baja variabilidad en su comportamiento (Waterkeyn et al., 2016).

Por lo que se ha propuesto que, en conjunto, las interacciones débiles podrían magnificar el efecto, resultando en variaciones importantes en la estructura de la comunidad (Berlow, 1999). Sin embargo, es más común la investigación del impacto de una sola especie (Thorp y Cothran, 1984) observando frecuentemente “interacciones débiles” (Berlow, 1999). Generalmente, los

efectos más importantes se observan cuando la talla de los depredadores es grande (Emmerson y Raffaelli, 2004), considerados frecuentemente como depredadores tope. Sin embargo, es importante considerar que cuando estos son eliminados del sistema, frecuentemente se produce la liberación de mesodepredadores (depredadores de tallas medias), con importantes repercusiones en el ecosistema (Ritchie y Johnson, 2009). Por lo que se sugiere estudiar a estos depredadores, incluyendo a todo el gremio, de acuerdo a su clase de talla o de acuerdo a su ciclo de vida (Cohen, 1990) para poder analizar su papel funcional en el ecosistema. Por otro lado, el diseño experimental podría interpretarse mejor si se controlan factores como la densidad del depredador, la disponibilidad de recursos, las concentraciones de oxígeno, y si es posible, verificar que la acumulación de metabolitos no afecte las poblaciones de los organismos.

Se debe considerar que en un sistema natural existen varios depredadores y estos pueden tener efectos antagónicos o sinérgicos, y dichos efectos pueden intensificar o debilitar el efecto colectivo de los depredadores en el ecosistema.

Capítulo 7 Discusión general

Los turbelarios son un componente común en la zona litoral de cuerpos acuáticos someros, dominantes en México; sin embargo, su biología es ampliamente desconocida, por lo que determinar sus preferencias, tasas de consumo y de crecimiento puede ser útil, no solo para comprender su impacto en las dinámicas de las comunidades litorales, sino también para generar cultivos óptimos, lo cual es importante dado su uso potencial en investigación respecto a temas de regeneración, evolución, reproducción, entre otros.

En este estudio se aportan datos sobre el papel ecológico que tienen *S. virginianum* y *S. leucops*, dos catenúlidos comúnmente encontrados en la zona litoral de cuerpos acuáticos continentales someros de México. El comportamiento alimentario de *S. virginianum* y *S. leucops* se ajusta a ciertos postulados de la teoría de forrajeo óptimo (Pyke, 1984). La densidad de las presas afecta las tasas de encuentro. A mayor densidad de presas, se reduce el tiempo y la energía gastada en localizarlas. En el caso de *S. virginianum*, se observó una correlación significativa (Correlación de Pearson, Fig. 3.5) entre el consumo y las densidades de las presas, y la preferencia y las densidades de las presas.

Respecto a la talla adecuada de presas, es importante considerar que a pesar de que las presas de tallas más grandes, generalmente se asocian a contenidos mayores de nutrientes (Elser et al.,

1996), existen limitantes fisiológicas respecto a los mecanismos de alimentación. En este caso, ambos depredadores requieren que sus presas sean de un tamaño intermedio. Las presas de tallas muy pequeñas pueden ser difíciles de detectar (Sarma y Nandini, 2007), y presas muy grandes implicarían costos respecto a la energía requerida para su manejo (Hall et al., 1976). Mediante el estudio de preferencia alimentaria en campo se observó que el tamaño óptimo de las presas de *S. virginianum* es de entre 100 y 200 μm (índice de Manly); mientras que *S. leucops* consumió selectivamente presas de $\sim 229 \mu\text{m}$ en el estudio de preferencia alimentaria en laboratorio.

La presencia de la loriga, que puede ser un factor limitante en algunas especies de depredadores como los ciclopoides (Gilbert y Hampton, 2001), no representó restricciones en el caso de los turbelarios, probablemente, porque si no es digerida, dado su contenido de quitina y escleroproteínas que requieren un tiempo de digestión largo y tiene un valor nutricional bajo (Sarma et al., 1998), simplemente es regurgitada para concluir el proceso digestivo.

Una vez que se analizó qué tipo de presas son preferentemente consumidas, se determinó la respuesta funcional y la respuesta numérica del depredador, para conocer como es afectado por los cambios en las densidades de su presa; a corto y largo plazo. Respecto a la respuesta funcional del depredador se observó que cuando las presas fueron rotíferos, el turbelario mostró una respuesta funcional de tipo II, y cuando fue el cladócero, mostró una respuesta funcional de tipo III, con las densidades ofrecidas, las cuales se seleccionaron con base a sus densidades en campo. Lo anterior implica que la presencia del turbelario en las poblaciones de los rotíferos, podría tener un efecto estabilizador, al crear una retroalimentación positiva entre la mortalidad de las presas y el crecimiento poblacional. Asimismo, en las poblaciones del cladócero, podría tener un efecto estabilizador; debido a que, si determinada densidad representa el equilibrio de la población de las presas, cuando la densidad incrementa, podría regresar a los niveles de estabilidad debido al consumo por el depredador (Uszko et al., 2015).

Se esperaba que dado que los turbelarios son organismos considerados bentónicos (donde disponen principalmente de detritus), pudieran utilizar eficientemente al detritus como fuente de nutrientes; sin embargo, el detritus fue preparado únicamente a partir del alga *Scenedesmus*, y no permitió la reproducción del turbelario. También se esperaba, que *E. dilatata*, la presa preferida por *S. leucops* (Capítulo 3), le permitirán obtener tasas de crecimiento mayores que las presas no preferidas; ya que dicha preferencia indicaría que son más adecuadas al brindar una mayor cantidad de energía neta, que puede ser utilizada para incrementar la reproducción. Este hecho se

corroboró al obtener el máximo pico de densidad (19 turbelarios en 15 ml, 1 ind. cm⁻²) en el día 28; sin embargo, no se vio reflejado en las tasas de crecimiento, debido a que se utilizó la ecuación de crecimiento exponencial (Krebs, 1985). En esta ecuación, la tasa de crecimiento es inversamente proporcional al día en el que se alcanza la densidad máxima, por lo tanto, entre más tiempo tarde en alcanzarse la densidad máxima, la tasa de crecimiento disminuirá; y se obtendrán tasas de crecimiento mayores aunque las densidades máximas no sean tan altas, siempre y cuando, se alcancen en tiempos más cortos.

Por otro lado, en los ambientes acuáticos es muy común la comunicación mediante la liberación de sustancias químicas (Brönmark y Hansson 2012), por lo que se decidió explorar los efectos de la presencia química del depredador en la historia de vida de dos organismos, cuya plasticidad fenotípica al respecto, se ha estudiado ampliamente (Gilbert y Stemberger, 1984; García et al., 2007; Soto y Sarma, 2009; Sarma et al., 2011), esperando que si el depredador libera kairomonas al medio, entonces las presas percibirían el riesgo a ser depredadas, y modificarían la inversión de energía, para incrementar su eficacia biológica; sin embargo, no se encontraron efectos significativos en los parámetros de la tabla de vida. Esto pudo deberse a que los turbelarios no representan un riesgo lo suficientemente alto para provocar modificaciones en la asignación de energía. Por un lado, debido a que son depredadores pasivos, poco voraces comparados con depredadores como *Asplanchna* o *Chaoborus*; pero también porque son generalistas, es decir, no poseen mecanismos específicos de depredación para una sola presa. Alternativamente, las presas utilizadas frecuentemente disminuyen sus tasas de reproducción para invertir en defensas morfológicas, lo cual ante el depredador *S. leucops* no tendría utilidad dado que el depredador puede engullir especies de hasta 770 µm (Nandini y Sarma, 2013).

Finalmente, para determinar el efecto de su presencia física en las comunidades de sus presas se utilizaron microcosmos, en los que las comunidades fueron similares a la comunidad encontrada en la Presa Benito Juárez. Los parámetros que determinan la estructura de la comunidad (riqueza, densidad, dominancia, equitatividad e índice de diversidad) cambiaron en el transcurso del tiempo, pero estos cambios no se relacionaron significativamente con la presencia del depredador. En futuras pruebas experimentales, sería adecuado monitorear la densidad del depredador, así como los niveles de oxígeno, y las concentraciones de nutrientes y metabolitos en el sistema.

Por otro lado, con los datos generados en este estudio (preferencia alimentaria y respuesta al cambio de presas) es posible mejorar las condiciones de los cultivos de estos organismos, utilizados para investigación respecto a diferentes temáticas.

A pesar de que no se encontró un efecto significativo en las poblaciones, estos datos son precedente de que los turbelarios son depredadores que no suelen considerarse; y que pueden ser importantes en estudios integrativos en zonas donde otros depredadores como peces, no pueden subsistir, como en zonas sujetas a desecación.

Capítulo 8 Conclusiones generales

La densidad y la talla de las presas afectan significativamente la selección alimentaria de las especies de *Stenostomum* estudiadas.

El turbelario *Stenostomum virginianum* se alimentó principalmente de rotíferos monogonotes, con densidades altas y tallas pequeñas, incluyendo a *Trichocerca porcellus*, *Colurella obtusa*, *Lepadella patella* y *Lecane closterocerca*.

El turbelario *S. leucops* consume preferencialmente a los rotíferos *Euchlanis dilatata* y *Lecane bulla*, con tallas medianas, además de ser rotíferos con hábito bentónico y morfología simple (sin espinas).

La presencia de lorica no tiene efecto significativo en la selectividad alimentaria de *S. virginianum*.

Ambos turbelarios mostraron una respuesta funcional tipo II con los rotíferos y *S. leucops* mostró una respuesta tipo III con el cladócer. Lo que indica que en las poblaciones de rotíferos podrían tener un efecto desestabilizador; mientras en las poblaciones del cladócer *S. leucops* tendría un efecto estabilizador.

Las dietas vegetales (fresca y detritus), así como su mezcla con el ciliado *Paramecium* sp. y el rotífero *L. bulla* no permitieron al turbelario reproducirse y solo le permitieron sobrevivir un tiempo.

La mezcla de las dietas vegetales con *M. triserialis* y *P. patulus* le permitieron a *S. leucops* mantener su población. Las densidades más altas de *S. leucops* se alcanzaron al alimentarse de presas con microhábitat bentónico y tallas de entre 200 y 400 μm (*Euchlanis dilatata* y *Alona glabra*), indicando que estas le proporcionaron mayor energía neta.

La presencia química de *S. leucops* alimentado con *B. rubens* no afectó significativamente los parámetros de la historia de vida de *B. calyciflorus* y *P. patulus*, probablemente, debido a que es un depredador poco voraz y generalista.

El turbelario *S. virginianum* (a las densidades utilizadas) no provocó cambios significativos en la estructura de la comunidad de los rotíferos litorales; sin embargo, se corroboró una fuerte interacción negativa con los rotíferos de tallas entre 100 y 200 μm .

Existen varias líneas de investigación sobre el filum Turbellaria. En México no existen listas de diversidad de turbelarios dulceacuícolas de vida libre, necesarias tanto para tener un panorama más completo sobre la diversidad en el país, como para determinar la distribución y los requerimientos de estos organismos; cuyos roles ecológicos son escasamente conocidos y cuya relevancia en temáticas evolutivas y médicas está creciendo rápidamente.

Referencias

- Aberle, N., Hillebrand, H., Grey, J., y Wiltshire, K. H. (2005). Selectivity and competitive interactions between two benthic invertebrate grazers (*Asellus aquaticus* and *Potamopyrgus antipodarum*): An experimental study using ^{13}C - and ^{15}N -labelled diatoms. *Freshwater Biology*, 50(2), 369–379. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01325.x>
- Abrusán, G., Fink, P., y Lampert, W. (2007). Biochemical limitation of resting egg production in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 52(4), 1724–1728
- Adams, J. (1980). The Role of Competition in the Population Dynamics of a Freshwater Flatworm, *Bdellocephala punctata* (Turbellaria, Tricladida). *Journal of Animal Ecology*, 49(2), 565–579
- Altwegg, R., Eng, M., Caspersen, S., y Anholt, B. R. (2006). Functional response and prey defence level in an experimental predator – prey system. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 115–128.
- American Public Health Association. (2005). *APHA. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. (21st ed.). Washington DC: American Public Health Association.
- Antoniuzzi, M. M., y Silveira, M. (1996). Studies on *Stenostomum grande* Child, 1902 (Platyhelminthes, Catenulida): fine structure of the digestive tract and the endocytotic activity of the gastrodermis. *Acta Zoologica*, 77(1), 25–32
- Aránguiz-Acuña, A., Ramos-Jiliberto, R., Nandini, S., Sarma, S. S. S., Bustamante, R. O., y

- Toledo, V. (2010). Benefits, costs and reactivity of inducible defences: An experimental test with rotifers. *Freshwater Biology*, 55(10), 2114–2122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02471.x>
- Arias-Almeida, J. C., y Rico-Martínez, R. (2011). Toxicity of cadmium, lead, mercury and methyl parathion on *Euchlanis dilatata* Ehrenberg 1832 (Rotifera: Monogononta). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 87(2), 138–142
- Arndt, C., y Sommer, U. (2014). Effect of algal species and concentration on development and fatty acid composition of two harpacticoid copepods, *Tisbe* sp. and *Tachidius discipes*, and a discussion about their suitability for marine fish larvae. *Aquaculture Nutrition*, 20(1), 44–59. <https://doi.org/10.1111/anu.12051>
- Baer, A., Langdon, C., Mills, S., Schulz, C., y Hamre, K. (2008). Particle size preference, gut filling and evacuation rates of the rotifer *Brachionus* “Cayman” using polystyrene latex beads. *Aquaculture*, 282(1-4), 75–82
- Baguñà, J., Romero, R., Saló, E., Collet, J., Auladell, C., Ribas, M., ... Bueno, D. (1990). Growth, degrowth and regeneration as developmental phenomena in adult freshwater Planarians. In H. J. Marthy (Ed.), *Experimental Embryology in Aquatic Plants and Animals* (pp. 129–163). Boston, MA: NATO ASI Series (Series A: Life Sciences). <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3830-1>
- Baldwin, N. S. (1964). Sea lamprey in the Great Lakes. *Canadian Audubon Magazine*, 26(5), 20–27
- Ball, S. L., y Baker, R. L. (1996). Predator--Induced Life History Changes: Antipredator Behavior Costs or Facultative Life History Shifts? *Ecology*, 77(4), 1116–1124
- Beisner, B. E., Mccauley, E., y Wrona, F. J. (1997). Predator – prey instability : individual-level mechanisms for population-level results, 112–120
- Berlow, E. L. (1999). Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*, 398(6725), 330–334. <https://doi.org/10.1038/18672>
- Bhattacharya, C. G. (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23(1), 115–135
- Blaustein, L., y Dumont, H. J. (1990). Typhloplanid flatworms (*Mesostoma* and related genera): Mechanisms of predation and evidence that they structure aquatic invertebrate communities. *Hydrobiologia*, 198(1), 61–77. <https://doi.org/10.1007/BF00048623>

- Blinn, D. W., Pinney, C., y Wagner, V. T. (1988). Intraspecific discrimination of amphipod prey by a freshwater leech through mechanoreception. *Can.J.Zool.*, 66, 427–430
- Boltz, R. E. (1969). The benthos of some southern african lakes part II: The epifauna and infauna of the benthos of lake Sibayi. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 38(3), 249–269. <https://doi.org/10.1080/00359196909519090>
- Boriss, H., Boersma, M., y Wiltshire, K. H. (1999). Trimethylamine induces migration of waterfleas. *Nature*, 398, 382–383
- Borowitzka, M. A., y Borowitzka, L. J. (1988). *Micro-algal biotechnology*. United Kingdom: Cambridge University Press
- Bourdeau, P. E., Bach, M. T., y Peacor, S. D. (2016). Predator presence dramatically reduces copepod abundance through condition-mediated non-consumptive effects. *Freshwater Biology*, 61(6), 1020–1031
- Brillant, M. G. S., y MacDonald, B. A. (2003). Postingestive sorting of living and heat-killed *Chlorella* within the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 290(1), 81–91. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00073-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00073-X)
- Brönmark, C., y Hansson, L. A. (2012). *Chemical ecology in aquatic systems*. Oxford University Press
- Brooks, J. L., y Dodson, S. I. (1965). Body Size and Composition of Plankton. *Science*, 150(3692), 28–35
- Buonanno, F. (2009). Antipredator behavior of the freshwater microturbellarian *Stenostomum sphagnetorum* against the predatory ciliate *Dileptus margaritifer*. *Zoological Science*, 26(7), 443–447. <https://doi.org/10.2108/zsj.26.443>
- Buonanno, F. (2011). The changes in the predatory behavior of the microturbellarian *Stenostomum sphagnetorum* on two species of toxin-secreting ciliates of the genus *Spirostomum*. *Biologia*, 66(4), 648-653.
- Buonanno, F., Harumoto, T., y Ortenzi, C. (2013). The defensive function of trichocysts in *Paramecium tetraurelia* against metazoan predators compared with the chemical defense of two species of toxin-containing ciliates. *Zoological Science*, 30(4), 255–61. <https://doi.org/10.2108/zsj.30.255>
- Cáceres-Martínez, J., Vásquez-Yeomans, R., y Sluys, R. (1998). The turbellarian *Urastoma*

- cyprinae* (Platyhelminthes: Urastomidae) associated with natural and commercial populations of *Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus californianus* from Baja California, NW Mexico. *J. Invertebr. Pathol.*, 72, 214–219.
- Calder, W. A. (1996). *Size, Function and Life History*. New York.: Dover Publications
- Calow, P. (1981). Acquisition. In *Invertebrate biology* (Vol. 212, pp. 436–437). Boston, MA: Springer. <https://doi.org/10.1126/science.212.4493.436>
- Caramujo, M. J., y Boavida, M. J. (2000). Dynamics of *Daphnia hyalinaxgaleata* in Castelo-do Bode reservoir: the effect of food availability and flatworm predation. *Aquatic Ecology*, 34, 155–163
- Cebrià, F., y Saló, E. (2015). Regeneration and growth as modes of adult development: The Platyhelminthes as a case study. In A. Wanninger (Ed.), *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 2: Lophotrochozoa Spiralia* (pp. 41–78). Viena: Springer-Verlag Wien. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1871-9>
- Chaparro-Herrera, D. J., Nandini, S., Sarma, S. S. S., y Zambrano, L. (2011). Feeding behaviour of larval *Ambystoma mexicanum*. *Amphibia-Reptilia*, 32, 509–517
- Chivers, D. P., y Smith, R. J. F. (1998). Chemical alarm signaling in aquatic predator-prey systems: A review and prospectus. *Ecoscience*, 5(3), 338–352
- Cohen, J. E. (1990). Empirical Regularities. In J. E. Cohen, F. Briand, y C. M. Newman (Eds.), *Community Food Webs: Data and Theory. Biomathematics* (pp. 15–55). Berlin: Springer
- Conabio, & Semarnat. (2009). Cuarto informe nacional de México al Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB). Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad y Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México DF.
- Connor, E., y Simberloff, D. (1979). The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology*, 60(6), 1132–1140
- Coutteau, P. (1996). Micro-algae. Manual on the production and use of live food for aquaculture. FAO Fisheries Technical Paper, 361, 7-26.
- Covich, A. P., Palmer, M. A., y Crowl, T. A. (1999). The Role of Benthic Invertebrate Species in Freshwater Ecosystems - Zoobenthic Species Influence Energy Flows and Nutrient Cycling. *BioScience*, 49, 119–127.
- Crawford, B. A., Hickman, C. R., y Luhring, T. M. (2012). Testing the Threat-Sensitive Hypothesis with Predator Familiarity and Dietary Specificity. *Ethology*, 118(1), 41–48

- De Meester, L., y Dumont, H. J. (1990). Laboratory observations on the vertical distribution of a tropical pelagic flatworm (*Mesostoma* sp.) in relation to satiation. *Hydrobiologia*, 198(1), 103–106. <https://doi.org/10.1007/BF00048626>
- De Roeck, E. R. M., Artois, T., y Brendonck, L. (2005). Consumptive and non-consumptive effects of turbellarian (*Mesostoma* sp.) predation on anostracans. *Hydrobiologia*, 542(1), 103–111. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-2411-z>
- DeBiase, A. E., Sanders, R. W., y Porter, K. G. (1990). Relative nutritional value of ciliate protozoa and algae as food for *Daphnia*. *Microbial Ecology*, 19(2), 199–210. <https://doi.org/10.1007/BF02012100>
- Demircan, T., y Berezikov, E. (2013). The Hippo pathway regulates stem cells during homeostasis and regeneration of the flatworm *Macrostomum lignano*. *Stem Cells and Development*, 22(15), 2174–2185. <https://doi.org/10.1089/scd.2013.0006>
- DeMott, W. R., y Pape, B. J. (2005). Stoichiometry in an ecological context: Testing for links between *Daphnia* P-content, growth rate and habitat preference. *Oecologia*, 142(1), 20–27. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1716-y>
- Dodson, S. I. (1989). The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behaviour in *Daphnia*. *Oecologia*, (78), 361–367
- Dodson, S. I., Crowl, T. A., Peckarsky, B. L., Kats, L. B., Covich, A. P., y Culp, J. M. (1994). Non-Visual Communication in Freshwater Benthos: An Overview. *Journal of the North American Benthological Society*, 13(2), 268–282. <https://doi.org/10.2307/1467245>
- Dodson, S. I., y Frey, D. G. (2001). The Cladocera and other Branchiopoda. En J. H. Thorp y A. P. Covich (Eds.), *Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates* (pp. 145–171). San Diego, California: Academic Press
- Douglas, A. E. (1987). Experimental studies on symbiotic *Chlorella* in the Neorhabdocoel Turbellaria *Dalyellia viridis* and *Typhloplana viridata*. *British Phycological Journal*, 22(2), 157–161. <https://doi.org/10.1080/00071618700650181>
- Dumont, H. J., y Carels, I. (1987). Flatworm predator (*Mesostoma* cf. *lingua*) releases a toxin to catch planktonic prey (*Daphnia magna*). *Limnology and Oceanography*, 32(3), 699–702. <https://doi.org/10.4319/lo.1987.32.3.0699>
- Dumont, H. J., Rietzler, A. C., y Han, B. P. (2014). A review of typhloplanid flatworm ecology, with emphasis on pelagic species. *Inland Waters*, 4(3), 257–270.

<https://doi.org/10.5268/IW-4.3.580>

- Dumont, H. J., y Schorreels, S. (1990). A laboratory study of the feeding of *Mesostoma-lingua* (Schmidt) (Turbellaria, Neorhabdoceola) on *Daphnia magna* Straus at four different temperatures. *Hydrobiologia*, 198, 79–89.
- Dutilleul, P. (1993). Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics*, 49, 305–314.
- Eaton, J. ., y Young, J. O. (1975). Studies on the symbiosis of *Phaenocora typhlops* (Vejovsky)(Turbellaria; Neorhabdoceola) and *Chlorella vulgaris* var. *vulgaris*, Fott y Novakova (Chlorococcales). *Archiv Fur Hydrobiologie*.
- Egger, B., Ladurner, P., Nimeth, K., Gschwentner, R., y Rieger, R. (2006). The regeneration capacity of the flatworm *Macrostomum lignano* - On repeated regeneration, rejuvenation, and the minimal size needed for regeneration. *Development Genes and Evolution*, 216(10), 565–577. <https://doi.org/10.1007/s00427-006-0069-4>
- Eitam, A., Noreña, C., y Blaustein, L. (2004). Microturbellarian species richness and community similarity among temporary pools: relationships with habitat properties. *Biodiversity and Conservation*, 13, 2107–2117. <https://doi.org/10.1023/B>
- Elliott, S. A., y Sánchez Alvarado, A. (2013). The history and enduring contributions of planarians to the study of animal regeneration. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology*, 2(3), 301–326. <https://doi.org/10.1242/jcs.03292>.Multiple
- Elser, J. J., Dobberfuhl, D. R., MacKay, N. A., y Schampel, J. H. (1996). Organism Size, Life History, and N:P Stoichiometry. *BioScience*, 46(9), 674–684. <https://doi.org/10.2307/1312897>
- Emmerson, M. C., y Raffaelli, D. (2004). Predator–prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Jornal of Animal Ecology*, 73(3), 399–409
- Enríquez-García, C., Nandini, S., y Sarma, S. S. S. (2013). Feeding behaviour of *Acanthocyclops americanus* (Marsh) (Copepoda: Cyclopoida). *Journal of Natural History*, 47(5–12), 853–862
- Espinosa Rodríguez, C. A. (2016). *Impacto de la macrofita invasora Egeria densa sobre la comunidad del zooplancton presente en la Presa Benito Juárez (Villa del Carbón, Edo. de Méx)*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Felix, A., Stevens, M. E., y Wallace, R. L. (1995). Unpalatability of a Colonial Rotifer,

- Sinantherina socialis*, to Small Zooplanktivorous Fishes. *Invertebrate Biology*, 114(2), 139–144
- Fenchel, T., y Jørgensen, B. B. (1977). Detritus food chains of aquatic ecosystems: the role of bacteria. En *Advances in microbial ecology* (pp. 1–58). Springer, Boston, MA
- Fenchel, T., Kofoed, L. H., y Lappalainen, A. (1975). Particle size-selection of two deposit feeders: the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch. *Hydrobia Ulvae. Marine Biology*, 30(2), 119–128
- Ferrari, M. C. O., Wisenden, B. D., y Chivers, D. P. (2010). Chemical ecology of predator–prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 88(7), 698–724. <https://doi.org/10.1139/Z10-029>
- Figueroa-Sanchez, M. A., Nandini, S., y Sarma, S. S. S. (2014). Zooplankton community structure in the presence of low levels of cyanotoxins: A case study in a high altitude tropical reservoir (Valley de Bravo, Mexico). *Journal of Limnology*, 73(1), 157–166
- Flores-Burgos, J., Sarma, S. S. S., y Nandini, S. (2005). Effect of single species or mixed algal (*Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus acutus*) diets on the life table demography of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera: Brachionidae). *CLEAN–Soil, Air, Water*, 33(6), 614–621.
- Gama-Flores, J. L., Huidobro-Salas, M. E., Sarma, S. S. S., y Nandini, S. (2011). Effects of predator (*Asplanchna*) type and density on morphometric responses of *Brachionus calyciflorus* (Rotifera). *Allelopathy Journal*, 27(2), 289–300
- García, C. E., De Jesús Chaparro-Herrera, D., Nandini, S., y Sarma, S. S. S. (2007). Life-history strategies of *Brachionus havanaensis* subject to kairomones of vertebrate and invertebrate predators. *Chemistry and Ecology*, 23(4), 303–313. <https://doi.org/10.1080/02757540701525988>
- García, G. G., Nandini, S., y Sarma, S. S. S. (2004). The effect of cadmium on the population dynamics of *Moina macrocopa* and *Macrothrix triserialis* (Cladocera). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 72(4), 717–724
- García, G. G., Nandini, S., Sarma, S. S. S., Martínez-Jerónimo, F., y Jiménez-Contreras, J. (2012). Impact of chromium and aluminium pollution on the diversity of zooplankton: A case study in the Chimaliapan wetland (RAMSAR Site) (Lerma basin, Mexico). *Journal of Environmental Science and Health A*, 47(4), 534–547

- Garza-Mouriño, G., Silva-Briano, M., Nandini, S., Sarma, S. S. S., y Castellanos-Páez, M. E. (2005). Morphological and morphometrical variations of selected rotifer species in response to predation: a seasonal study of selected brachionid species from Lake Xochimilco (Mexico). *Hydrobiologia*, 546(1), 169–179. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4114-5>
- Gilbert, J. J. (1966). Rotifer ecology and embryological induction. *Science*, 151(4), 1234–1237
- Gilbert, J. J. (1985). Escape response of the rotifer *Polyarthra*: a high-speed cinematographic analysis. *Oecologia*, 66(3), 322–331. <https://doi.org/10.1007/BF00378293>
- Gilbert, J. J. (1988). Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 33(6), 1286–1303. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.6.1286>
- Gilbert, J. J., y Hampton, S. E. (2001). Diel vertical migrations of zooplankton in a shallow, fishless pond: a possible avoidance-response cascade induced by notonectids. *Freshwater Biology*, 46(5), 611–621. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00697.x>
- Gilbert, J. J., y Starkweather, P. L. (1977). Feeding in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *Oecologia*, 28(2), 125-131
- Gilbert, J. J., y Stemberger, R. S. (1984). *Asplanchna*-induced polymorphism in the rotifer *Keratella slacki*. *Limnology and Oceanography*, 29(6), 1309-1316
- Gilbert, J. J., y Waage, J. K. (1967). *Asplanchna*, *asplanchna*-substance, and posterolateral spine length variation of the rotifer *Brachionus calyciflorus* in a natural environment, 48(6), 1027–1031
- Gilinsky, E. (1984). The Role of Fish Predation and Spatial Heterogeneity in Determining Benthic Community Structure. *Ecology*, 65(2), 455–468
- Giller, P. (Ed.). (2012). Community structure and the niche. Springer Science y Business Media
- Gliwicz, M. Z. (2003). Between Hazards of Starvation and Risk of Predation: The ecology of Offshore Animals. In O. Kinne (Ed.), *Excellence in ecology*. Luhe, Germany: International Ecology Institute
- González, N., y Salazar-Vallejo, S. (1996). Simbiosis entre *Collisella* spp.(Gastropoda) y *Zygantriplana ups* (Platyhelminthes: Turbellaria) en el Golfo de California, México. *Rev. Biol. Trop.*, 44(1), 97–105
- Grant, J. W. G., y Bayly, I. A. E. (1981). Predation induction of crest in morphs of the *Daphnia carinata* King complex. *Limnology and Oceanography*, 26(2), 201–218.

<https://doi.org/10.1007/BF00006796>

- Green, J. (1980). Asymmetry and variation in *Keratella tropica*. *Hydrobiologia*, 73(1–3), 241–248.
- Gulati, R. D., Bronkhorst, M., y Van Donk, E. (2001). Feeding in *Daphnia galeata* on *Oscillatoria limnetica* and on detritus derived from it. *Journal of Plankton Research*, 23(7), 705–718. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.7.705>
- Gulati, R. D., Rooth, J., y Ejsmont-Karabin, J. (1987). A laboratory study of feeding and assimilation in *Euchlanis dilatata lucksiana*. *Hydrobiologia*, 147(1), 289–296
- Guo, R., Snell, T. W., y Yang, J. (2011). Ecological strategy of rotifer (*Brachionus calyciflorus*) exposed to predator- and competitor-conditioned media. *Hydrobiologia*, 658(1), 163–171. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0459-5>
- Hairston, N. G. (1996). Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, 41(5), 1087–1092. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.5.1087>
- Hall, D. J., Threlkeld, S. T., Burns, C. W., y Crowley, P. H. (1976). The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annu.Rev.Ecol.Syst.*, 7, 177–208.
- Hall, S. J. (1995). Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. *Oceanographic Literature Review*, 32, 179–239.
- Hammill, E., Kratina, P., Beckerman, A. P., y Anholt, B. R. (2010). Precise time interactions between behavioural and morphological defences. *Oikos*, 119(3), 494–499. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17812.x>
- Hansson, L. A. (2000). Induced pigmentation in zooplankton: a trade-off between threats from predation and ultraviolet radiation. *Proceedings of the Royal Society B*, 267(1459), 2327–2331. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1287>
- Hart, R. C. (1979). The invertebrate communities: zooplankton, zoobenthos and littoral fauna. In B. R. Allanson (Ed.), *Lake Sibaya* (pp. 108–161)
- Heitkamp, U. (1982). Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Systematik limnischer Turbellarien periodischer und perennierender Kleingewässer Südniedersachsens. *Archiv Für Hydrobiologie*, 64, 65–188
- Hessen, D. O. (1985). Filtering structures and particle size selection in coexisting Cladocera.

Oecologia, 66(3), 368-372

- Hochberg, R., Hochberg, A., y Chan, C. (2015). Ultrastructure of the rotifer integument: Peculiarities of *Sinanotherina socialis* (Monogononta: Gnesiotrocha). *Invertebrate Biology*, 134(3), 181–188. <https://doi.org/10.1111/ivb.12085>
- Holling, C. S. (1959). Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism1. *The Canadian Entomologist*, 91(7), 385–398
- Holling, C. S. (1961). Principles of insect predation. *Annual Review of Entomology*, 6, 163–182
- Holling, C. S. (1966). The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomology Society of Canada*, (48), 86 pp. <https://doi.org/10.4039/entm9848fv>
- Holstein, T. W. (2012). The Evolution of the Wnt Pathway. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 1–18. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a007922>
- Homer, D. H., y Waller, W. T. (1983). Chronic effects of reduced dissolved oxygen on *Daphnia magna*. *Water, Air, y Soil Pollution*, 20(1), 23–28
- Hwang, J. S., Kumar, R., & Kuo, C. S. (2009). Impacts of predation by the copepod, *Mesocyclops pehpeiensis*, on life table demographics and population dynamics of four cladoceran species: a comparative laboratory study. *Zoological Studies*, 48(6), 738-752.
- Hyman, L. H. (1953). North American triclad Turbellaria. 14, A new, probably exotic, dendrocoelid. *American Museum Novitates*, 1629, 1–6
- Iglesias, C., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Lacerot, G., Clemente, J. M., Scasso, F., ... Jeppesen, E. (2011). High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*, 667(1), 133–147
- Iyer, N., y Rao, T. (1996). Responses of the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* to prey species differing in vulnerability: Laboratory and field studies. *Freshwater Biology*, 36, 521–533
- Jennings, J. B. (1968). Feeding, digestion and food storage in two species of temnocephalid flatworms (Turbellaria: Rhabdocoela). *Journal of Zoology*, 156(1), 1–8
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Pedersen, L. J., y Jensen, L. (1997). Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, 342, 151–164
- Jersabek, C. D., y Bolortsetseg, E. (2010). Mongolian rotifers (Rotifera, Monogononta)—a

- checklist with annotations on global distribution and autecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 159, 119–168
- Jeschke, J. M., Kopp, M., y Tollrian, R. (2004). Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews*, 79(2), 337–349
- Jørgensen, S. E. (1990). Introduction. In S. E. Jørgensen y H. Löffler (Eds.), *Guidelines of Lake Shore Management* (Vol. 3). Shiga, Japan: International Lake Environment Committee
- Juanes, F., y Conover, D. O. (1994). Piscivory and prey size selection in young-of-the-year bluefish: Predator preference of size-dependent capture success? *Marine Ecology Progress Series*, 114(1–2), 59–69. <https://doi.org/10.3354/meps114059>
- Juliano, S. A. (2001). Non-linear curve fitting: predation and functional response curve. *Design and Analysis of Ecological Experiment*, 178–196.
- Kaiser, M. J., Westhead, A. P., Hughes, R. N., y Gibson, R. N. (1992). Are digestive characteristics important contributors to the profitability of prey? A study of diet selection in the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.). *Oecologia*, 90(1), 61–69. <https://doi.org/10.1007/BF00317809>
- Kolasa, J. (1984). Predation on Mosquitoes by Juveniles of *Mesostoma* spp. (Turbellaria). *Freshwater Invertebrate Biology*, 3(1), 42–47
- Kolasa, J. (2001). Flatworms: Turbellaria and Nemertea. En J. H. Thorp y A. P. Covich (Eds.), *Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates* (pp. 145–171). San Diego, California: Academic Press
- Koopwitz, H. (1986). On the evolution of central nervous systems: Implications from polyclad turbellarian neurology. *Hydrobiologia*, 132, 79–87
- Koste, W. (1978). *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Ein Bestimmungswerk begründet von Max Voigt. Bornträger, Stuttgart.*
- Kramer, A. M., y Drake, J. M. (2010). Experimental demonstration of population extinction due to a predator-driven Allee effect. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 633–639. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01657.x>
- Kratina, P., Vos, M., Bateman, A., y Anholt, B. R. (2009). Functional responses modified by predator density. *Oecologia*, 159(2), 425–433. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1225-5>
- Krebs, C. J. (1985). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (3rd ed.). New York: Harper and Row

- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology. The Benjamin/Cummings series in the life sciences* (2nd ed.). Mexico City: Jim Green. <https://doi.org/10.1007/s007690000247>
- Krebs, J. R., y Davies, N. B. (1997). The evolution of behavioural ecology. In J. R. Krebs y N. B. Davies (Eds.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. (4th ed., pp. 3–12). Main Street, USA: Blackwell Publishing
- Krueger, D. A., y Dodson, S. I. (1981). Embriological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, 26(2), 219–223
- Kusch, J. (1993a). Predator-induced morphological changes in Euplotes (Ciliata): Isolation of the inducing substance released from *Stenostomum sphagnetorum* (turbellaria). *Journal of Experimental Zoology*, 265(6), 613–618
- Kusch, J. (1993b). Behavioural and morphological changes in ciliates induced by the predator *Amoeba proteus*. *Oecologia*, 96(3), 354–359. <https://doi.org/10.1007/BF00317505>
- Lampert, W. (1997). Zooplankton research: the contribution of limnology to general ecological paradigms. *Aquatic Ecology*, 31, 19–27. <https://doi.org/10.1023/a:1009943402621>
- Lampert, W., y Sommer, U. (2007). *Limnoecology: the Ecology of Lakes and Streams*. New York: Oxford University Press
- Lapesa, S., Snell, T. W., Fields, D. M., y Serra, M. (2002). Predatory interactions between a cyclopoid copepod and three sibling rotifer species. *Freshwater Biology*, 47(9), 1685–1695. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00926.x>
- Lindgaard, C. (1994). The role of zoobenthos in energy flow in two shallow lakes. *Hydrobiologia*, 275–276(1), 313–322. <https://doi.org/10.1007/BF00026722>
- Lüring, M., y Van Donk, E. (1997). Morphological changes in *Scenedesmus* induced by infochemicals released in situ from zooplankton grazers. *Limnology and Oceanography*, 42(4), 783–788. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.4.0783>
- Majdi, N., Boiché, A., Traunspurger, W., y Lecerf, A. (2014). Predator effects on a detritus-based food web are primarily mediated by non-trophic interactions. *Journal of Animal Ecology*, 83(4), 953–962. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12189>
- Majdi, N., Kreuzinger-Janik, B., y Traunspurger, W. (2016). Effects of flatworm predators on sediment communities and ecosystem functions: a microcosm approach. *Hydrobiologia*, 776(1), 193–207. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2751-5>
- Maly, E. M., Schoenholtz, S., y M.T., A. (1980). The influence of flatworm predation on

- zooplankton inhabiting small ponds. *Hydrobiologia*, 76, 233–240
- Manengkey, G. S. J., y Salaki, C. (2000). The utilizing of *Mesostoma* sp. as a biological control agent to the malarie and dengue hemorrhagic fever vectors in Bolaang Mangondow. *Eugenia (Indonesia)*
- Martínez-Aquino, A., Brusa, F., y Damborenea, Y. C. (2014). Los temnocéfalos. *Biodiversitas*, 116, 12–16
- McAllister, C. D., LeBrasseur, R. J., Parsons, T. R., y Rosenzweig, M. L. (1972). Stability of enriched aquatic ecosystems. *Science*, 175(4021), 562-565
- McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228–233
- McIntosh, A. R., Peckarsky, B. L., y Taylor, B. W. (1999). Rapid size-specific changes in the drift of *Baetis bicaudatus* (Ephemeroptera) caused by alterations in fish odour concentration. *Oecologia*, 118(2), 256–264. <https://doi.org/10.1007/s004420050726>
- Mendez, M. M., Schwindt, E., y Bortolus, A. (2015). Differential benthic community response to increased habitat complexity mediated by an invasive barnacle. *Aquatic Ecology*, 49(4), 441–452. <https://doi.org/10.1007/s10452-015-9536-1>
- Mikschi, E. (1989). Rotifer distribution in relation to temperature and oxygen content. *Hydrobiologia*, 186/187(3), 209–214. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01511.x>
- Mohr, S., y Adrian, R. (2002). Reproductive success of the rotifer *Brachionus calyciflorus* feeding on ciliates and flagellates of different trophic modes. *Freshwater Biology*, 47(10), 1832–1839. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00929.x>
- Molina, M. D., Saló, E., y Cebrià, F. (2007). The BMP pathway is essential for re-specification and maintenance of the dorsoventral axis in regenerating and intact planarians. *Developmental Biology*, 311(1), 79–94. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2007.08.019>
- Molles, M. C. (2016). Ecology: Concepts and Applications (p. 85). McGraw-Hill, Boston, MA
- Monteiro, M. T. (1988). *Zooplanktonic communities from Southern Portuguese Reservoirs*. Lisboa
- Montgomery, J. R., y Coward, S. J. (1974). On the minimal size of a planarian capable of regeneration. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 93(3), 386–391
- Morin, P. J. (2009). Community ecology. John Wiley & Sons.
- Mouton, S., Willems, M., Back, P., Braeckman, B. P., y Borgonie, G. (2009). Demographic analysis reveals gradual senescence in the flatworm *Macrostomum lignano*. *Frontiers in*

- Zoology*, 6(1), 15. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-6-15>
- Murdoch, W. W., y Bence, J. (1987). General predators and unstable prey populations. In C. W. Kerfoot y A. Sih (Eds.), *Predation Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities* (pp. 17–29). London: University Press of New England
- Murdoch, W. W., y Oaten, A. (1975). Predation and Population Stability. *Advances in Ecological Research*, 9(C), 1–131. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60288-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60288-3)
- Nandini, S., Pérez-Chávez, R., y Sarma, S. S. S. (2003). The effect of prey morphology on the feeding behaviour and population growth of the predatory rotifer *Asplanchna sieboldi*: A case study using five species of *Brachionus* (Rotifera). *Freshwater Biology*, 48(12), 2131–2140. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01149.x>
- Nandini, S., Ramírez-García, P., y Sarma, S. S. S. (2005). Seasonal variations in the species diversity of planktonic rotifers in Lake Xochimilco, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, 20(2), 287–294
- Nandini, S., Ramírez-García, P., y Sarma, S. S. S. (2016). Water quality indicators in Lake Xochimilco, Mexico: Zooplankton and *Vibrio cholerae*. *Journal of Limnology*, 75(1), 91–100
- Nandini, S., y Sarma, S. S. S. (1999). Effect of starvation time on the prey capture behaviour, functional response and population growth of *Asplanchna sieboldi* (Rotifera). *Freshwater Biology*, 42, 121–130
- Nandini, S., y Sarma, S. S. S. (2001). Population growth of *Lepadella patella* (O. F. Müller, 1786) at different algal (*Chlorella vulgaris*) densities and in association with *Philodina roseola* Ehrenberg, 1832. *Hydrobiologia*, 446–447, 63–69. <https://doi.org/10.1023/A:1017573105906>
- Nandini, S., y Sarma, S. S. S. (2013). Demographic characteristics of cladocerans subject to predation by the flatworm *Stenostomum leucops*. *Hydrobiologia*, 715(1), 159–168. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1453-5>
- Nandini, S., Sarma, S. S. S., y Dumont, H. J. (2011). Predatory and toxic effects of the turbellarian (*Stenostomum cf leucops*) on the population dynamics of *Euchlanis dilatata*, *Plationus patulus* (Rotifera) and *Moina macrocopa* (Cladocera). *Hydrobiologia*, 662(1), 171–177. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0493-3>
- Nandini, S., Zúñiga-Juárez, F. S., y Sarma, S. S. S. (2014). Direct and indirect effects of

- invertebrate predators on population level responses of the rotifer *Brachionus havanaensis* (Rotifera). *International Review of Hydrobiology*, 99(1–2), 107–116. <https://doi.org/10.1002/iroh.201301709>
- Neagu, A.-N. (2009). Galeal tip sensilla of a carnivorous stonefly nymph, *Perla marginata* (Plecoptera: Perlidae). *An. Șt. Ale Univ. "Al. I. Cuza" Iași*, 35–41
- Negreiros, N. F., Santos-Wisniewski, M., José dos Santos, R., y Martins dos Rocha, O. (2010). The influence of environmental factors on the seasonal dynamics and composition of Rotifera in the Sapucaí River arm of Furnas Reservoir , MG , Brazil. *Biota Neotrop*, 10(4), 173–182
- Nicholson, A.J., Bailey, V.A. (1935) The balance of animal populations. *Proc Zool Soc Lond* 3:551-598
- Nielsen, D. L., Smith, F. J., Hillman, T. J., y Shiel, R. J. (2000). Impact of water regime and fish predation on zooplankton resting egg production and emergence. *Journal of Plankton Research*, 22(3), 433–446. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.3.433>
- Nogrady, T., Wallace, R. L., y Snell, T. W. (1993). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world, Volume 4: Rotifera
- Noreña, C., Damborenea, C., y Brusa, F. (2005). A taxonomic revision of South American species of the genus *Stenostomum* O. Schmidt (Platyhelminthes: Catenulida) based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 144(1), 37–58
- Nuttycombe, J. W., y Waters, A. J. (1935). Feeding habits and pharyngeal structure in *Stenostomum*. *The Biological Bulletin*, 69(3), 439–446. <http://www.biolbull.org/content/69/3/439.short>
- O'Brien, W. J. (1979). The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton: recent research with planktivorous fish and their zooplankton prey shows the evolutionary thrust and parry of the predator-prey relationship. *American Scientist*, 67(5), 572–581
- O'Brien, W. J., y Vinyard, G. L. (1978). Polymorphism and predation: the effect of invertebrate predation on the distribution of two varieties of *Daphnia carinata* in South India ponds. *Limnology and Oceanography*, 23, 452–460
- Oaten, A., y Murdoch, W. W. (1975). Functional response and stability in predator-prey systems. *The American Naturalist*, 109(967), 289–298
- Oelbermann, K., y Scheu, S. (2002). Effects of prey type and mixed diets on survival, growth

- and development of a generalist predator, *Pardosa lugubris* (Araneae: Lycosidae). *Basic and Applied Ecology*, 3(3), 285–291
- Paine, R. T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, 103(929), 91–93
- Paine, R. T. (1992). Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, 355(6355), 73
- Parejko, K., y Dodson, S. (1990). Progress towards characterization of a predator/prey kairomone: *Daphnia pulex* and *Chaoborus americanus*. *Hydrobiologia*, 198(1), 51–59
- Peacor, S. D., y Werner, E. E. (2001). The contribution of trait-mediated indirect effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(7), 3904–3908. <https://doi.org/10.1073/pnas.071061998>
- Pennak, R. W. (1966). Structure of Zooplankton Populations in the Littoral Macrophyte Zone of Some Colorado Lakes. *Transactions of the American Microscopical Society*, 85(3), 329–349
- Perhar, G., y Arhonditsis, G. B. (2009). The effects of seston food quality on planktonic food web patterns. *Ecological Modelling*, 220(6), 805–820. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.12.019>
- Peter, R. (1995). Regenerative and reproductive capacities of the fissiparous planarian *Dugesia tahitiensis*. *Hydrobiologia*, 305(1–3), 261–261
- Peter, R., Ladurner, P., y Rieger, R. M. (2001). The role of stem cell strategies in coping with environmental stress and choosing between alternative reproductive modes. *Marine Ecology*, 22(1–2), 35–51
- Pianka, E. . (1981). Resource Acquisition and Allocation among Animals. In *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use* (pp. 300–314). Oxford, UK: Blackwell Scientific Publishers
- Pichlova, R., y Vijverberg, J. (2001). A laboratory study of functional response of *Leptodora kindtii* to some cladoceran species and copepod nauplii. *Archiv Für Hydrobiologie*, 150(4), 529–544
- Pijanowska, J. (1997). Alarm signals in *Daphnia*? *Oecologia*, 112(1), 12–16. <https://doi.org/10.1007/s004420050277>
- Pourriot, R., y Deluzarches, M. (1971). Recherches sur la biologie des rotifères. II - Influence de

- la température sur la durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire. *Annales de Limnologie*, 7(1), 25–52
- Pourriot, R., y Snell, T. W. (1983). Resting eggs in rotifers. *Hydrobiologia*, 104(1), 213–224. <https://doi.org/10.1007/BF00045970>
- Preisser, E. L., Orrock, J. L., y Schmitz, O. J. (2007). Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology*, 88(11), 2744–2751. <https://doi.org/10.1890/07-0260.1>
- Pyke, G. H. (1984). Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), 523–575. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.15.1.523>
- Rabette, C., Thouvenot, A., y Lair, N. (1998). Laboratory experiments on trophic relationships and remote detection between two ciliates and *Cyclops vicinus vicinus*. *Hydrobiologia*, 373–374, 157–167. <https://doi.org/10.1023/A:1017001725062>
- Ramcharan, C. W., y Sprules, W. G. (1991). Predator-induced behavioral defense and its ecological consequences for two calanoid copepods. *Oecologia*, 86(2), 276–286. <https://doi.org/10.1007/BF00317541>
- Ramm, S. A., Schlatter, A., Poirier, M., y Schärer, L. (2015). Hypodermic self-insemination as a reproductive assurance strategy. *Proc. R. Soc. B*, 282(1811), 20150660
- Reuter, M., y Kreshchenko, N. (2004). Flatworm asexual multiplication implicates stem cells and regeneration. *Canadian Journal of Zoology*, 82(2), 334–356. <https://doi.org/10.1139/z03-219>
- Reynoldson, T. B. (1965). Preliminary Laboratory Experiments on Recruitment and Mortality in Triclad Populations: *Internationale Vereinigung Für Theoretische Und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 16(3), 1621–1631
- Reynoldson, T. B., y Davies, R. W. (1970). Food niche and co-existence in lake-dwelling triclads. *The Journal of Animal Ecology*, 39(3), 599–617
- Ribas, M., Riutort, M., y Bagaña, J. (1989). Morphological and biochemical variation in populations of *Dugesia* (G.) *tigrina* (Turbellaria, Tricladida, Paludicola) from the western Mediterranean biogeographical and taxonomical implications. *Journal of Zoology*, 218, 609–626
- Rico-Martínez, R., y Snell, T. W. (1997). Mating behavior in eight rotifer species: using cross-mating tests to study species boundaries. *Hydrobiologia*, 356, 165–173.

<https://doi.org/10.1023/A:1003194216467>

- Riessen, H. P., y Sprules, W. G. (1990). Demographic costs of antipredator defenses in *Daphnia pulex*. *Ecology*, 71(4), 1536–1546. <https://doi.org/10.2307/1938290>
- Ritchie, E. G., y Johnson, C. N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12(9), 982–998
- Robb, S. M., Ross, E., y Alvarado, A. S. (2007). SmedGD: the *Schmidtea mediterranea* genome database. *Nucleic Acids Research*, 36(1), D599–D606
- Rocha, O., Matsumura-Tundisi, T. Tundisi, J. G., y Fonseca, C. P. (1990). Predation on and by pelagic Turbellaria in some lakes in Brazil. *Hydrobiologia*, 198(1), 91–101. <https://doi.org/10.1007/BF00048625>
- Rothhaupt, K. O. (1990). Differences in particle size-dependent feeding efficiencies of closely related rotifer species. *Limnology and Oceanography*, 35(1), 16–23. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.1.0016>
- Ruppert, E. E., y Schreiner, S. P. (1980). Ultrastructure and potential significance of cerebral light-refracting bodies of *Stenostomum virginianum* (Turbellaria, Catenulida). *Zoomorphology*, 96(1–2), 21–31. <https://doi.org/10.1007/BF00310074>
- Sarma, S. S. S. (1993). Feeding responses of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera): laboratory and field studies. *Hydrobiologia*, 255, 275–282
- Sarma, S.S.S., Nandini, S. y 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., García-Martínez, G., y Nandini, S. (2007). Population growth of *Asplanchna brightwellii* (rotifera) fed prey species having different morphological defenses. *Journal of Freshwater Ecology*, 22(4), 667–676. <https://doi.org/10.1080/02705060.2007.9664827>
- Sarma, S. S. S., Gómez-Cabral, G. C., García-Arroyo, A., y Nandini, S. (2011). Effects of kairomones from predatory vertebrates on the population growth of rotifer *Plationus patulus* (Müller). *Allelopathy Journal*, 27(2), 301–308
- Sarma, S. S. S., Jiménez-Contreras, J. Fernández, R., Nandini, S., y García-García, G. (2013). Functional responses and feeding rates of *Mesocyclops pehpeiensis* Hu (Copepoda) fed different diets (rotifers, cladocerans, alga and cyanobacteria). *Journal of Natural History*, 47(841–852), 5–12

- Sarma, S. S. S., y Nandini, S. (2007). Small prey size offers immunity to predation: a case study on two species of *Asplanchna* and three brachionid prey (Rotifera). *Hydrobiologia*, 593(1), 67–76. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9069-2>
- Sarma, S. S. S., y Nandini, S. (2017). Rotíferos mexicanos (Rotifera) Estado de México. Manual de enseñanza. (pp. 38-48). Estado de México, México: Universidad Nacional Autónoma de México
- Sarma, S. S. S., y Rao, T. R. (1991). The combined effects of food and temperature on the life history parameters of *Brachionus patulus* Muller (Rotifera). *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 76, 225–239
- Sarma, S. S. S., Resendiz, R. A. L., y Nandini, S. (2011). Morphometric and demographic responses of brachionid prey (*Brachionus calyciflorus* Pallas and *Plationus macracanthus* (Daday)) in the presence of different densities of the predator *Asplanchna brightwellii* (Rotifera: Asplanchnidae). *Hydrobiologia*, 662(1), 179–187. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0494-2>
- Savidge, J. A. (1987). Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecological Society of America*, 68(3), 660–668
- Schmid-Araya, J. M. (1995). Disturbance and population dynamics of rotifers in bed sediments. *Hydrobiologia*, 313–314(313/314), 279–290. <https://doi.org/10.1007/BF00025960>
- Schmid-Araya, J. M., y Schmid, P. E. (1995). Preliminary Results on Diet of Stream Invertebrate Species: the Meiofaunal Assemblages. *Jber. Biol. Stn Lunz*, 15, 23–31
- Schmitz, O. J. (2005). Behavior of Predators and Prey and Links with Population-Level Processes. In P. Barbosa y I. Castellanos (Eds.), *Ecology of predator-prey interactions* (pp. 256–279). Mexico City: Oxford University Press
- Schmitz, O. J. (2007). Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, 88(10), 2415–2426
- Schockaert, E. R., Hooge, M., Sluys, R., Schilling, S., Tyler, S., y Artois, T. (2008). Global diversity of free living flatworms (Platyhelminthes, “Turbellaria”) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 41–48. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9002-8>
- Schwank, P. (1981). Turbellarien, Oligochaeten und Archianneliden des Breitenbachs und anderer oberchessischer Mittelgebirgsbäche. II. Die Systematik und Autökologie der einzelnen Arten. *Archiv Für Hydrobiologie*, 62, 1–85
- Schwartz, S. S., y Hebert, P. D. . (1982). A laboratory study of the feeding behavior of the

- rhabdocoel *Mesostoma ehrenbergii* on pond Cladocera. *Can.J.Zool.*, 60, 1305–1307
- Schwartz, S. S., y Hebert, P. D. N. (1986). Prey preference and utilization by *Mesostoma lingua* (Turbellaria, Rhabdocoela) at a low arctic site. *Hydrobiologia*, 135(3), 251–257. <https://doi.org/10.1007/BF00006537>
- Segers, H., Murugan, G., y Dumont, H. J. (1993). On the taxonomy of the Brachionidae: description of *Plationus* n. gen.(Rotifera, Monogononta). *Hydrobiologia*, 268(1), 1–8
- Segers, H. (2004). Rotifera: Monogononta. *Freshwater Invertebrates of the Malaysian Region. Kuala Lumpur, Malaysia: Academy of Sciences of Malaysia and Monash University*, 106–120
- Serpe, F. R., Larrazábal, M. E. ., y Santos, P. J. P. (2009). Effects of a vertebrate predator (*Poecillia reticulata*) presence on *Ceriodaphnia cornuta* (Cladocera: Crustacea) in laboratory conditions. *Acta Limnol. Bras*, 21(4), 399–408
- Serrania-Soto, C. R., Sarma, S. S. S., y Nandini, S. (2011). Studies on comparative population growth of some species of the rotifer *Lecane* (Rotifera). *Journal of Environmental Biology*, 32(4), 523–527
- Sih, A. (1987). Behaviour and morphological responses. In *Predation Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities* (pp. 203–223)
- Simanov, D., Mellaart-Straver, I., Sormacheva, I., y Berezikov, E. (2012). The flatworm *Macrostomum lignano* is a powerful model organism for ion channel and stem cell research. *Stem Cells International*, 2012. <https://doi.org/10.1155/2012/167265>
- Smirnov, N. N. (2017). *Physiology of the Cladocera*. Academic Press
- Smith, J. M. (1989). *Evolutionary genetics*. Oxford University Press
- Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 18, 1–35
- Soto, C. S., y Sarma, S. S. S. (2009). Morphometric changes in *Lecane stokesii* (Pell, 1890) (Rotifera: Lecanidae) induced by allelochemicals from the predator *Asplanchnopus multiceps* (Schrank, 1793). *Allelopathy Journal*, 23(2), 215–222
- Sokal, R. R., y Rohlf, F. J. (2000). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*
- Spieles, D. J., & Mitsch, W. J. (2003). A model of macroinvertebrate trophic structure and oxygen demand in freshwater wetlands. *Ecological Modelling*, 161(3), 183–194

- Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York
- Stemberger, R. S., y Gilbert, J. J. (1984). Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*. *Freshwater Biology*, 14(6), 639–647
- Strayer, D. L. (1985). *The benthic micrometazoans of Mirror lake, New Hampshire*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
- Streams, F. A. (1994). Effect of prey size on attack components of the functional-response by *Notonecta undulata*. *Oecologia*, 98(1), 57–63
- Sugio, M., Takeuchi, K., Kutsuna, J., Tadokoro, R., Takahashi, Y., Yoshida-Noro, C., y Tochinal, S. (2008). Exploration of embryonic origins of germline stem cells and neoblasts in *Enchytraeus japonensis* (Oligochaeta, Annelida). *Gene Expression Patterns*, 8(4), 227–236.
- Taylor, B. E., y Gabriel, W. (1992). To grow or not to grow: optimal resource allocation for *Daphnia*. *The American Naturalist*, 139(2), 248–266
- Thompson, W.R. (1924) La theorie mathematique de l'action des parasites entomophages et le factor du hasard. *Annls Fac Sci Marseille* 2: 69-89
- Thorp, J. H., y Cothran, M. L. (1984). Regulation of freshwater community structure at multiple intensities of dragonfly predation. *Ecology*, 65(5), 1546–1555. <https://doi.org/10.2307/1939134>
- Thorp, J. H., y Covich, A. P. (2001). An overview of freshwater habitats. In J. P. Thorp y A. P. Covich (Eds.), *Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates* (Segunda, pp. 19–39). Jamestown Road, London: Academic press
- Tollrian, R. (1994). Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars). *Archiv Für Hydrobiologie*, 130(1), 69–75
- Tollrian, R., y Dodson, S. I. (1999). Inducible defenses in Cladocera: constraints, costs, and multipredator environments. In *The ecology and evolution of inducible defenses* (pp. 177–202)
- Tollrian, R., y Heibl, C. (2004). Phenotypic plasticity in pigmentation in *Daphnia* induced by UV radiation and fish kairomones. *Functional Ecology*, 18(4), 497–502. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00870.x>
- Tranchida, M. C., Pelizza, S. A., Micieli, M. V., y Maciá, A. (2014). Consequences of the introduction of the planarian *Girardia anceps* (Tricladida: Dugesiiidae) in artificial

- containers with larvae of the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) from Argentina. *Biological Control*, 71, 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.01.005>
- Trexler, J. C., McCulloch, C. E., y Travis, J. (1989). How can the functional response best be determined?. *Oecologia*, 78(4), 571–571
- Trochine, C., Modenutti, B., y Balseiro, E. (2006). Influence of spatial heterogeneity on predation by the flatworm *Mesostoma ehrenbergii* (Focke) on calanoid and cyclopoid copepods. *Journal of Plankton Research*, 28(3), 267–274. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi071>
- Trussell, G. C., Ewanchuk, P. J., y Bertness, M. D. (2002). Field evidence of trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology Letters*, 5(2), 241–245
- Turner, A. M., Bernot, R. J., y Boes, C. M. (2000). Chemical cues modify species interactions: the ecological consequences of predator avoidance by freshwater snails. *Oikos*, 88(1), 148–158
- Tyler, S., Schilling, S., Hooge, M., y Bush, L. F. (2006). Turbellarian taxonomic database. <http://turbellaria.umaine.edu>
- Uszko, W., Diehl, S., Pitsch, N., Lengfellner, K., y Müller, T. (2015). When is a type III functional response stabilizing? Theory and practice of predicting plankton dynamics under enrichment. *Ecology*, 96(12), 3243–3256
- Vanjare, A. I., Padhye, S. M., y Pai, K. (2010). Zooplankton from a polluted river, Mula (India), with record of *Brachionus rubens* (Ehrenberg, 1838) epizoic on *Moina macrocopa* (Straus, 1820). *Opusc. Zool. Budapest*, 41(1), 89–92
- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Jocqué, M., Boven, L., Seaman, M., y Brendonck, L. (2010). Species sorting in space and time—the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(4), 1267–1278. <https://doi.org/10.1899/09-114.1>
- Vizoso, D. B., y Schärer, L. (2007). Resource-dependent sex-allocation in a simultaneous hermaphrodite. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(3), 1046–1055. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01294.x>
- Wacker, A., y Martin-Creuzburg, D. (2007). Allocation of essential lipids in *Daphnia magna* during exposure to poor food quality. *Functional Ecology*, 21(4), 738–747.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01274.x>

- Wallace, R. L., y Snell, T. W. (2001). Phylum rotifera. In J. H. Thorp y A. P. Covich (Eds.), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. (pp. 195–254). New York: Academic Press
- Walls, M., y Ketola, M. (1989). Effects of predator-induced spines on individual fitness in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, 34(2), 390–396
- Walz, N. (1983). Comparative population dynamics of rotifers *Branchionus angularis* and *Keratella cochlearis*. *Hydrobiologia*, 147, 209–213
- Wang, T., Xiao, L., Lin, Q., Han, B. P., y Dumont, H. J. (2011). Pelagic flatworm predation on daphniids in a subtropical reservoir: different effects on *Daphnia galeata* and on *Ceriodaphnia quadrangula*. *Hydrobiologia*, 658, 139–146. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0457-7>
- Waterkeyn, A., Grillas, P., y Brendonck, L. (2016). Experimental test of the ecosystem impacts of the keystone predator *Triops cancriformis* (Branchiopoda: Notostraca) in temporary ponds. *Freshwater Biology*, 61(9), 1392–1404. <https://doi.org/10.1111/fwb.12779>
- Weber, C. I. (1993). *Methods for Measuring the Acute Toxicity of Effluents and Receiving Waters to Freshwater and Marine Organisms* (4th ed.). Cincinnati, Ohio.: Environmental protection Agency
- Weiss, L., Laforsch, C., y Tollrian, R. (2012). The taste of predation and the defences of prey. In C. Brönmark y L.-A. Hansson (Eds.), *Chemical ecology in aquatic systems* (pp. 111–123). Great Clarendon Street, Oxford: Oxford University Press
- Wellborn, G. A., Skelly, D. K., y Werner, E. E. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 337–363. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.337>
- Werner, E. E., y Hall, D. J. (1974). Optimal Foraging and the Size Selection of Prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 55, 1042–1052. <https://doi.org/10.2307/1940354>
- Werner, E. E., y Hall, D. J. (1976). Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. *Science*, 191(4225), 404–406
- Wetzel RG (2001) Cap. 9 oxygen. En: *Limnology*, 3a edn (ed. Wetzel RG), pp. 151–168. Academic Press, San Diego.

- Wichterman, R. (1986). *The Biology of Paramecium* (2nd ed.). New York: Plenum Press.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00877.x>
- Wildy, E. L., Chivers, D. P., y Blaustein, A. R. (1999). Shifts in life-history traits as a response to cannibalism in larval long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*). *Journal of Chemical Ecology*, 25(10), 2337–2346. <https://doi.org/10.1023/A:1020830125611>
- Windell, JT. 1971. Food analysis and rate of digestion. En: Ricker WR, editor. Fish production in freshwater. Oxford, England, Blackwell Sci. Publ; 215-226.
- Wrona, F., y Koopowitz, H. (1998). Behavior of the rhabdocoel flatworm *Mesostoma ehrenbergii* in prey capture and feeding. *Hydrobiologia*, 383, 35–40
- Yamazaki, M., Asakawa, S., Murase, J., y Kimura, M. (2012). Phylogenetic diversity of microturbellarians in Japanese rice paddy fields, with special attention to the genus *Stenostomum*. *Soil Science and Plant Nutrition*, 58(1), 11–23.
<https://doi.org/10.1080/00380768.2012.658350>
- Yin, X. W., Min, W. W., Lin, H. J., y Chen, W. (2013). Population dynamics, protein content, and lipid composition of *Brachionus plicatilis* fed artificial macroalgal detritus and *Nannochloropsis* sp. diets. *Aquaculture*, 380–383, 62.69
- Young, J. O. (2001). *Keys to the freshwater microturbellarians of Britain and Ireland*. Ambleside, Cumbria: Freshwater Biological Association
- Young, J. O., y Reynoldson, T. B. (1988). Allopatric and sympatric populations of *Polycelis nigra* in competition with *P. tenuis* (Turbellaria; Tricladida). *Journal of Zoology*, (216), 177–185
- Yuan, Z., Zhang, J., Zhang, Y., Zhen, H., y Sun, Y. (2015). The effect of perfluorooctanoic acid on the planarian *Dugesia japonica*. *Polish Journal of Environmental Studies*, 24(2), 801–807. <https://doi.org/10.15244/pjoes/32098>
- Zaret, T. M., y Paine, R. T. (1973). Species introduction in a tropical lake. *Science*, 182(4111), 449–455. <https://doi.org/10.1126/science.182.4111.449>
- Zaret, T. M., y Suffern, S. J. (1976). Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography*, 21(6), 804–813

Anexo I. Microhábitat de las especies de rotíferos monogonontes presentes en Presa Benito Juárez

Especie	Microhábitat
<i>Aspelta circinator</i>	En sustratos ricos en barro; litoral, perifítica
<i>Asplanchnopus multiceps</i>	Común bajo tapetes de <i>Lemna</i> ; agua dulce
<i>Cephalodella forficula</i>	Construye tubos a partir de detritus; en los cuales ellos flotan hacia atrás y hacia adelante; perifítica y bentónica en sedimentos ricos en detritus de aguas estancadas
<i>Cephalodella gibba</i>	Psamolitoral, entre plantas acuáticas, lodo y hongos; en las agallas de los crustáceos de río; en pantanos, agua salobre
<i>Colurella obtusa</i>	En pantanos y arenas
<i>Colurella uncinata</i>	En estanques y lagos; bentónica y perifítica
<i>Dicranophorus forcipatus</i>	En fango, en goteos de agua de tratamiento y residuales
<i>Ecentrum sp.</i>	Bentónica, perifítico e intersticial. La especie (<i>E. axi</i>) es psamolitoral
<i>Euchlanis incisa</i>	Bentónica, perifítica
<i>Kellicottia bostoniensis</i>	Pelágica
<i>Keratella cochlearis</i>	Planctónica
<i>Lecane bulla</i>	Perifítica; Ocasionalmente planctónica
<i>Lecane closterocerca</i>	Perifítica
<i>Lecane flexilis</i>	Perifítica y bentónica, entre sedimentos ricos en detritus; en aguas estancadas
<i>Lecane hamata</i>	Perifítica, intersticiales, en musgo; en fitotelmata; euritópico
<i>Lecane ludwigi</i>	Perifítica
<i>Lecane lunaris</i>	Perifítica en aguas estancadas; euritópico
<i>Lecane nana</i>	Bentónica, perifítica
<i>Lepadella acuminata</i>	En la arena y en fitotelmata. Euritópico
<i>Lepadella ovalis</i>	Bentónica en sedimentos ricos en detritus y perifítica en macrofitas de todo tipo; en lodos, en fuentes de azufre
<i>Lepadella patella</i>	Perifítica, entre la arena, en el detritus, en fitotelmata; euritópico
<i>Lepadella rhomboides</i>	Perifítica, entre musgos
<i>Lepadella triptera</i>	Perifítica, bentónica en sedimentos ricos en detritus; en aguas estancadas
<i>Monommata arndti</i>	En estanques pantanosos
<i>Mytilina ventralis</i>	Bentónica, perifítica, planctónica
<i>Plationus patulus</i>	Epibéntica, perifítica y planctónica
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	Euplanctónica; y en agua litoral
<i>Proales fallaciosa</i>	Litoral, perifítica y planctónica. En goteos de aguas residuales, en plantas muertas

<i>Scaridium longicaudum</i>	Perifítica; especialmente entre plantas filamentosas
<i>Synchaeta sp.</i>	
<i>Squatinella mutica</i>	Litoral de estanques y perifítica en musgos
<i>Trichocerca cylindrica</i>	Planctónica
<i>Trichocerca elongata</i>	Litoral, perifítica; en ocasiones ticoplanctónica
<i>Trichocerca iernis</i>	Litoral y planctónica
<i>Trichocerca longiseta</i>	Litoral, bentónica, perifítica
<i>Trichocerca porcellus</i>	Litoral, bentónica, perifítica; ocasionalmente ticoplanctónica; los huevos los fijan al fitoplancton (<i>Fragilaria</i>)
<i>Trichotria pocillum</i>	Litoral, bentónica, perifítica
<i>Trichotria tetractis</i>	Litoral, bentónica, perifítica

Demography and feeding behavior of *Stenostomum leucops* (Dugés, 1828)

Alma R. NÚÑEZ-ORTIZ, Sarma NANDINI,* S.S.S. SARMA

Laboratorio de Zoología Acuática, Unidad de Morfofisiología, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. de los Barrios No. 1, Los Reyes, CP 54090 Iztacala, Tlalnepantla, Mexico

*Corresponding author: nandini@unam.mx

ABSTRACT

Freshwater turbellarians, despite their mainly benthic habits, interact with pelagic communities of rotifers and cladocerans. However, very little is known about their demographic characteristics, food preference and functional response. To fill that gap we studied one of the most widely spread species, Stenostomum leucops. We conducted population growth experiments using abundant food (several rotifer and cladocerans species). To evaluate possible impact of S. leucops on planktonic communities, we conducted prey preference experiments at two temperatures: 18 and 23°C. The number of rotifers and cladocerans consumed was calculated by the difference between the initial and final density. We found that diets supplemented with fresh algae achieved higher S. leucops densities than those with detritus supplements in their diets. In the case of animal diets, Euchlanis dilatata allowed S. leucops reach higher densities than the other zooplankton species; E. dilatata was positively selected for in the selectivity study at both 18 and 23°C. Stenostomum leucops showed a type II functional response on rotifers and the cladoceran Alona glabra. Our results suggest that S. leucops select their prey according to their vulnerability using different mechanisms, which optimize their food intake.

Key words: Stenostomum; functional responses; population growth; prey selection; feeding behavior.

Received: April 2015. *Accepted:* October 2015.

INTRODUCTION

Freshwater turbellarians can be found in headwater streams to large rivers and in wetlands to large lakes where they are part of the bottom, surface and interstitial benthos (Schwartz and Hebert, 1982; Blaustein and Dumont, 1990). They can also be found in very small streams and brooks or on different types of substrates (e.g., moss, vascular plants, wood snags, detritus, gravel, or sand) in the littoral areas of rivers (Noreña *et al.*, 2005). Littoral species of lotic and lentic environments, inhabitants of plant roots, leaves, and surface sediments (*i.e.*, the first cm) are subject to disturbances during the different seasons due to changes in the water level. This fact causes great oscillations in the abundance dynamics of species (Threlkeld, 1994) and their ability to swim in the water column (Trochine *et al.*, 2006), allow them to interact with the zooplankton community. Their diet includes a wide variety of unicellular organisms and invertebrates especially bacteria, ciliates, rotifers and cladocerans (Nandini *et al.*, 2011; Hammill *et al.*, 2015). Thus, they play an important role in structuring the ecological community and in recycling nutrients to higher trophic levels. Turbellarians have been a neglected group of organisms in ecological research although, it is estimated that there are over 200 species in lotic waters in the world with densities up to 40,000 ind. m⁻² (Kolasa and Tyler, 2010). However, their identification is difficult, especially due to the paucity of trained taxonomists.

Most studies on flat worms are aimed at regeneration (Reddien and Alvarado, 2004; Cebrià and Newmark, 2005; Bely and Sikes, 2010), senescence (Martinez and Levinton, 1992; Mouton *et al.*, 2009) and stem cells subjects (Reuter and Kreshchenko, 2004). Most turbellarians have neoblasts (Newmark and Alvarado, 2000) which allow them to be good models for this type of research. Neoblasts also allow these multicellular organisms to reproduce asexually, primarily by transverse fission, which complicates the study of their demographic characteristics, whereby these studies are scarce and the data are highly variable (Egger *et al.*, 2007; Mouton *et al.*, 2009; Dunkel *et al.*, 2011).

Biotic interactions, especially those related to feeding and competition, are essential in structuring aquatic communities. These interactions depend on several factors: density of organisms (Chesson, 1986), their biological characteristics (Iyer and Rao, 1996; Lampert and Sommer, 2007) and spatial distribution (Dutuilleul, 1993). In predator-prey relationships changes in prey density result in two types of responses of the predator: numerical and functional (Case, 2000). The first involves changes in predator density and the second, adjustments in their feeding rates; both related to prey type and availability (Case, 2000). In the case of some non-generalist predators, life cycles of prey and predator are often linked (Murdoch and Bence, 1987). These responses have been observed in few freshwater flatworms such as

Mesostoma lingua (Dumont and Schorreels, 1990) and *Stenostomum virginianum* (Kratina *et al.*, 2009).

Some biological characteristics have an influence on predator-prey relationship, for instance: morphology, motion, prey size, and the predation mechanisms (Werner and Hall, 1976; Iyer and Rao, 1996; Lampert and Sommer, 2007). Turbellarians use various mechanisms to capture their prey, including: active search, sit and wait, toxins release or secretion of mucus traps (Blaustein and Dumont, 1990). For example, it has been shown that *Mesostoma lingua* is able to prey on *Daphnia magna* releasing a toxic mucus trap that paralyzes the prey, and then, engulfs it with the ventral area of its body and sucks the prey (Dumont and Carels, 1987). The spatial distribution of predator and prey is important because it controls the probability of encounter with each other (Dutilleul, 1993); organisms sharing the same habitat, have more probabilities of encounters (Gilinsky, 1984). However, it has been reported that *M. ehrenbergii* is able to capture evasive prey that inhabit different habitats, such as the copepods *Boeckella gracilis* and *Acanthocyclops robustus*, using mucus traps (Trochine *et al.*, 2006), and if the worm is very hungry, it can swim very fast, searching for its prey (De Meester and Dumont, 1990). Turbellarians are carnivorous, but their diet also includes algae; maybe to satisfy their eicosapentaenoic acid requirements. Eicosapentaenoic acid is important for growth and reproduction; but most of animals are unable to synthesize it, and must be obtained it from their diet (Wacker and Martin-Creuzburg, 2007); moreover, detritus can be an alternative source, even if quality of fatty acids and nutrients are less than in fresh algae (Perhar and Arhonditsis, 2009), it could be important because in the case of flatworms, this resource would be more available in its preferred benthic habitat. Turbellarians are involved in top-down regulation, being predators; but they are also prey, some of their predators are fishes such as *Poecilia vivipara* and *P. reticulata*; (Dumont *et al.*, 2014) and the predatory ciliate *Dileptus margaritifer* (Buonanno, 2009).

Given the potential growth of *Stenostomum* populations, we aimed at to explore their possible impact on prey by quantifying the growth and consumptions rates of *S. leucops* on selected prey species. In this work, we present data on the population growth on different diets and the feeding behavior of *Stenostomum leucops* (Dugès, 1828) widely distributed in America (Noreña *et al.*, 2005) that can produce changes in morphology, behavior, physiology and life history of its prey. We used littoral prey with different characteristics with respect to morphology, movement, size and habitat; including the rotifers *Euchlanis dilatata*, *Plationus patulus*, *Lecane bulla*, and the cladocerans *Alona glabra*, *Moina macrocopa* and *Macrothrix triserialis*; the diets were supplemented with fresh algae or detritus.

METHODS

Cultures

Stenostomum leucops was isolated from a pond in the State of Veracruz (Mexico) in 2005 and has been cultured in moderately hard water (EPA; Weber, 1993) on a mixture of zooplankton for several years in our laboratory. We fed *S. leucops* using rotifers (*Plationus patulus*, *Euchlanis dilatata*) and cladocerans (*Alona glabra* and *Macrothrix triserialis*) *ad libitum*. Cladocerans and rotifers were grown in EPA medium and fed *Scenedesmus acutus*. Cell density was measured using a hemocytometer and the density offered to zooplankton was 1×10^6 cells mL^{-1} . The medium was changed twice a week.

Population growth

We selected similar size worms for all experiments. All the experiments were performed in Petri dishes, where we put 2 worms and 15 mL of EPA medium with *S. acutus*, live or in detrital form. To prepare detritus, we enumerated cell density of *S. acutus* which was kept for four days in darkness at 30°C following Gulati *et al.* (2001).

Two individuals of *S. leucops* were placed in each Petri dish and were offered seven different diets: a ciliate (*Paramecium* sp.), rotifers (*P. patulus*, *E. dilatata*, *Lecane bulla*) and cladocerans (*A. glabra*, *M. triserialis* and *Moina macrocopa*). The densities were 4 ind. mL^{-1} for *Paramecium* sp.; 2 and 1 ind. mL^{-1} for rotifers and cladocerans, respectively. We estimated daily the density of the organisms using a stereomicroscope. Rotifers and cladocerans were replaced to maintain the initial density. The medium was changed twice a week. The growth rate (day^{-1}) for each population was calculated using the exponential growth equation (Case, 2000):

$$r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t} \quad (\text{eq. 1})$$

where

r , rate of population increase;

N_0 and N_t , initial and maximum population densities, respectively;

T , is the day on which the maximum density is reached.

We compared the growth rates (r) of *S. leucops* on different diets using one and two-way ANOVA (Sigma-Plot ver. 11).

Feeding preference

The experiments were conducted at two temperatures: 18 and 23°C. Before experiments, each turbellarian was starved for 3 h and acclimated to the respective temperature. Each Petri dish contained 15 mL of EPA medium and *P. patulus*, *E. dilatata*, *Lecane bulla* (15 individuals of each species) and *A. glabra*, *M. triserialis* and *Moina*

macrocopa (5 individuals of each species). The feeding time was 2 h. The consumption of each prey species was calculated by the difference between the initial and final densities. For the selectivity index, α Manly (Krebs, 1999) was used:

$$a_i = \frac{\hat{r}_i}{\hat{n}_i} \left(\frac{1}{\sum (\hat{r}_j/\hat{n}_j)} \right) \quad (\text{eq. 2})$$

where

\hat{a}_i , Manly's α for prey type i ;

\hat{r}_i, \hat{r}_j , proportion of prey type i or j in the diet ($i, j=1, 2, 3, \dots, m$);

\hat{n}_i, \hat{n}_j , proportion of prey type i or j in the environment;

m , number of types of possible prey.

Functional response

Five densities were used: 0.5, 1, 2, 5 and 10 ind mL⁻¹ in the case of rotifers (*P. patulus*, *E. dilatata*, *Lecane bulla*); and 0.2, 0.5, 1, 2 and 5 ind. mL⁻¹ in the case of cladocerans (*A. glabra*, *M. triserialis* and *Moina macrocopa*). Each Petri dish containing 15 mL of EPA medium, 2 worms (starved for 3 h) and the chosen prey. Feeding time was 2 h after which the prey remained in the Petri dish were fixed using 4% formalin. The number of rotifers and cladocerans consumed was calculated by the difference between the initial and final density. The obtained data were transformed using the Michaelis-Menten equation (Lampert and Sommer, 2007)

$$V_0 = \frac{V_{max}S}{K_m+S} \quad (\text{eq. 3})$$

where

V_0 , consumption rate;

V_{max} , saturation value of the rate of consumption;

S , prey availability;

K_m , prey density at which $V_{max}/2$ was reached.

In order to determine the type of functional response, data was linearized by the equation of the proportion of ingested prey (Trexler *et al.*, 1988): $d=PR/N_0$, where PR =predation rate; and N_0 =initial number of prey.

RESULTS

Stenostomum leucops increased in abundance on diets involving fresh algae but a decreased on diets supplemented with detritus. The experimental duration was 35 days, by which time population densities had reached a peak and then began to decline. The maximum densities were reached between days 11 to 30, but in most treatments they reached maximum densities at day 18. For rotifers as prey, we observed that *S. leucops* reached higher abundances on *E. dilatata* than on *P. patulus* or *Lecane bulla*, in both cases, with fresh algae or detritus. Among cladocerans, population densities were highest on *A. glabra* and *M. macrocopa* supplemented with fresh algae rather than detritus (Fig. 1).

The range for the rate of population increase r varied from -0.69 and 0.141 day⁻¹, depending on the diet. Regardless of the prey species fresh algae in the medium allowed *S. leucops* obtain a higher r than detritus. The population growth rates were negative on diets of *Paramecium* sp.+*S. acutus* and *Paramecium* sp.+detritus (Fig. 2); these diets had a significant effect on the r value ($P<0.05$, F-test, one-way ANOVA, Tab. 1). For diets of algae and rotifer or cladocerans, both type of rotifer ($P<0.01$) and cladoceran species had a significant effect ($P<0.05$) on r values (F-test, two-way ANOVA, Tab. 1).

Data from the prey selectivity experiments showed that among the zooplankton species, at prey density tested, *E. dilatata* and *L. bulla* were positively selected in both temperatures but *P. patulus* was avoided. At 18°C *S. leucops* also consumed *M. triserialis* but at 23°C none of the cladocerans was selected and preference for *E. dilatata* increased (Fig. 3).

Tab. 1. Results of one and two-way analysis of variance performed on the r values of *S. leucops* feeding with different algal and animal diets.

	Source of variation	DF	SS	MS	F	P
One-way ANOVA <i>S. acutus</i> - <i>Paramecium</i> sp.	Between groups	1	0.0220	0.0220	37.349	0.002
	Residual	5	0.00294	0.000589		
	Total	6	0.0249			
Two-way ANOVA algal diet-rotifer	Algae type (fresh or detritus)	1	0.0507	0.0507	7.268	0.015
	Rotifer species	2	1.850	0.925	132.675	<0.001
	Algae type x Rotifer	2	0.0843	0.0422	6.049	0.010
	Residual	17	0.119	0.00697		
	Total	22	2.239	0.102		
Two-way ANOVA algal diet - Cladocera	Algae type (fresh or detritus)	1	0.201	0.201	0.036	
	Cladocera	2	0.289	0.144	0.045	
	Algae type x Cladocera	2	0.304	0.152	0.040	
	Residual	16	0.612	0.0383		
	Total	21	1.493	0.0711		

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

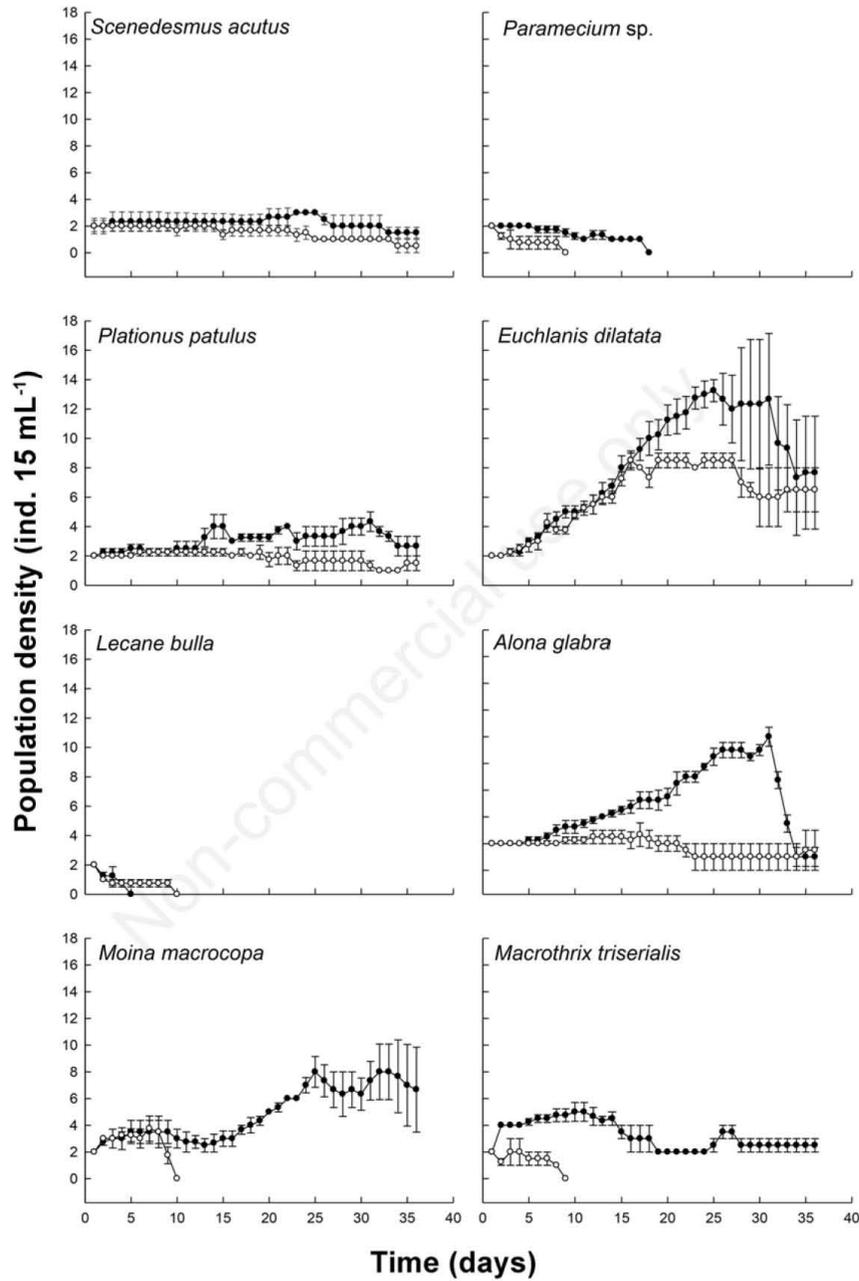


Fig. 1. Population growth of *S. leucops* offered: a) *S. acutus*; b) detritus; c) *P. patulus* with *S. acutus*; d) *P. patulus* with detritus; e) *E. dilatata* with *S. acutus*; f) *E. dilatata* with detritus; g) *A. glabra* with *S. acutus*; h) *A. glabra* with detritus. Shown are mean \pm SE based on four replicate observations.

Functional response curves showed increased prey consumption with increasing prey density in the medium (Fig. 4). In general, changes in temperature did not have a significant impact with respect to prey consumption. The maximum number (\pm SD) of rotifers prey consumed by *S. leucops* during 2 h feeding, were 8.75 ± 3.8 at 23°C for *E. dilatata*, 10.87 ± 2.4 at 18°C for *P. patulus* and 5.75 ± 0.9 at 18°C for *L. bulla*. When *A. glabra* as prey, the maximum prey consumed was 3.33 ± 0.29 at 18°C .

DISCUSSION

Turbellarians are involved in structuring zooplankton communities through modifying directly and/or indirectly the morpho-physiological or demographic characteristics of organisms (Hammill *et al.*, 2015). They could be a link in channelizing energy between the pelagic and benthic zones but there are few studies on the interaction of organisms from both zones (Threlkeld, 1994). Published data suggest that an increase in density of flatworms leads to decreased zooplankton such as *Daphnia* and *Bosmina* (Caramujo and Boavida, 2000), and *Moina* (Blaustein and Dumont, 1990). In this study we observed highest densities of *S. leucops* on *E. dilatata* and *A. glabra*, both species share a similar habitat of littoral regions of water bodies as the worm (Kolasa and Tyler, 2010). It appears that the spines of the rotifer *P. patulus* and the cladoceran *M. triserialis* are effective defenses since the population growth rate of the worms was considerably lower on these prey. *Stenostomum leucops* has a simple pharynx without much capacity for expansion. In some other invertebrate predators such as *Asplanchnopus multiceps* fed *P. patulus* and *M. triserialis*, the growth rates were low (Nandini and

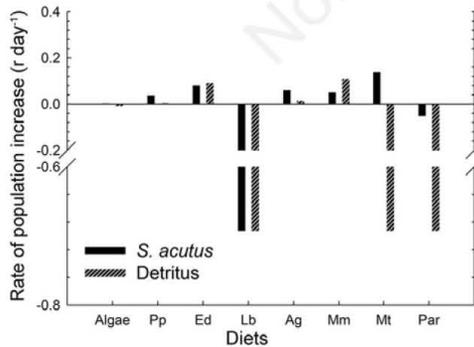


Fig. 2. *r* values of *S. leucops* offered six diets. Sa, *S. acutus*; D, detritus; Pp/Sa, *P. patulus*/*S. acutus*; Pp/D, *P. patulus*/detritus; Ed/Sa, *E. dilatata*/*S. acutus*; Ed/D, *E. dilatata*/detritus; Ag/Sa, *A. glabra*/*S. acutus*; Ag/D, *A. glabra*/ detritus. Mean values \pm SE based on four replicate observations are shown.

Sarma, 2005). Although it is assumed that turbellarians grow well on detritus and/or protozoan diets, we did not find this trend in this study. This could be due to the low carbon content of the diet and the lack of nutrients; in nature the turbellarians need be exposed to a richer and more varied detrital diet.

The peaks of maximum density achieved by *Stenostomum* were low compared with other smaller worms (Kolasa and Tyler, 2010) most probably due to its mode of reproduction which is transverse paratomy. The highest densities of *S. leucops* were reached when their diet was supplemented with fresh algae but not detritus, probably because of the poor nutritional quality of the latter (Sterner and Hessen, 1994). Nutritional value of these resources is reflected in the somatic phosphorus content and composition of fatty acids (DeMott and Pape, 2005; Amtdt and Sommer, 2014). *Paramecium* sp. allowed *S. leucops* survive just less than 20 days, even though these heterotrophic flagellates include in their natural diet (Vera *et al.*, 2001), participating in the transfer of energy. However, it appears that they are not a good source of nutrients. It has been shown that ingesting

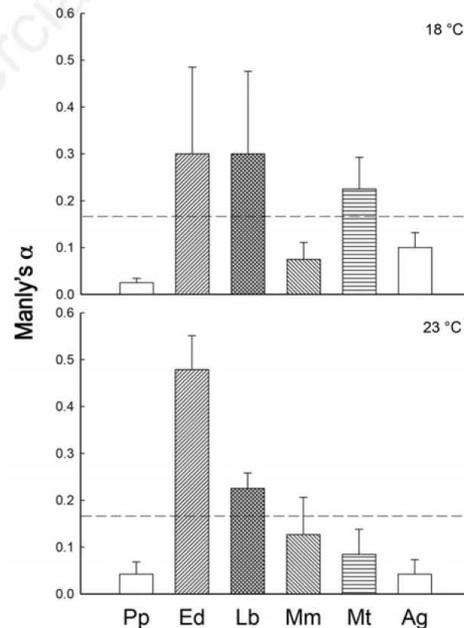


Fig. 3. Feeding preference of *S. leucops* offered six prey types at two temperatures: a) 18°C ; and b) 23°C . Pp, *P. patulus*; Ed, *E. dilatata*; Lb, *L. bulla*; Mm, *M. macrocopa*; Mt, *M. triserialis*; Ag, *A. glabra*. The Manly's α -values (mean \pm SE) based on four replicate observations) are shown.

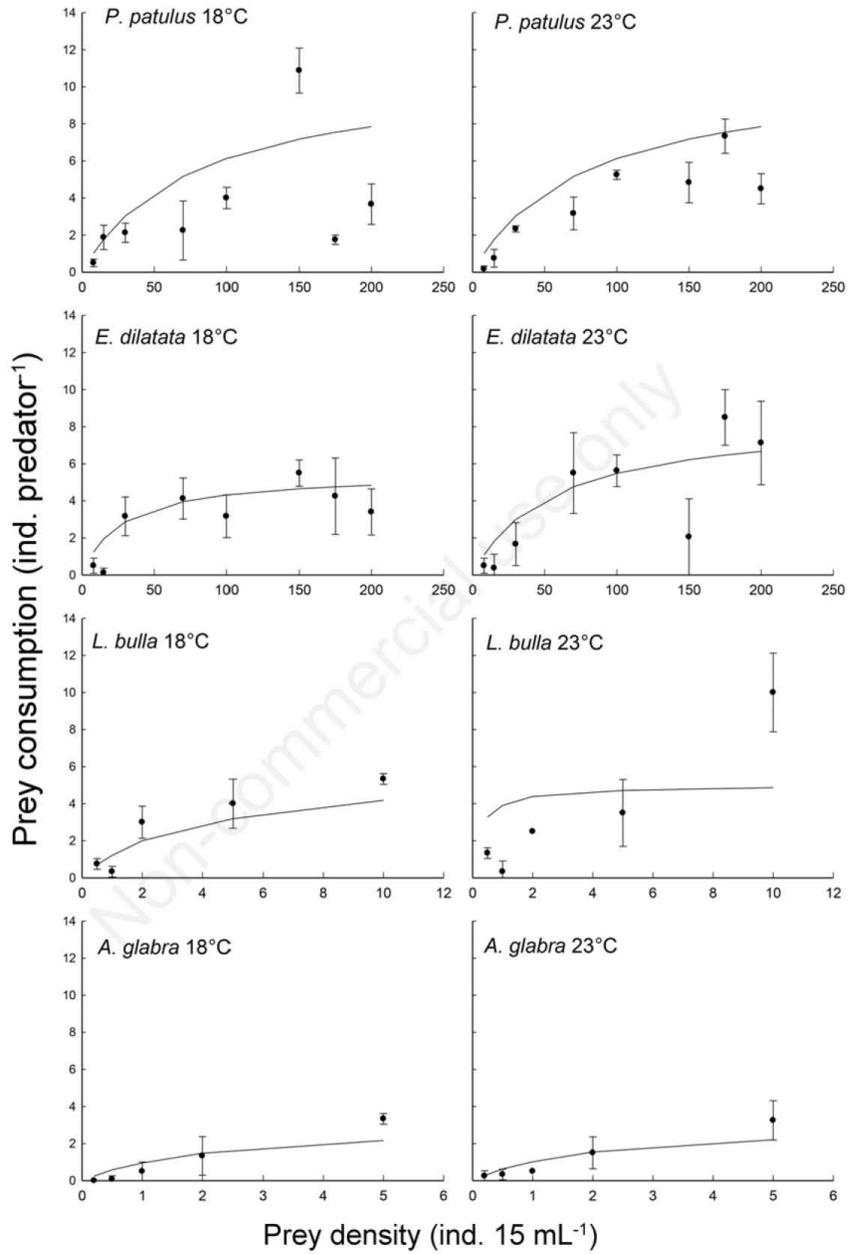


Fig. 4. Functional response of *S. leucops* offered four preys at two temperatures: a) *P. patulus* at 18°C; b) *P. patulus* at 23°C; c) *E. dilatata* at 18°C; d) *E. dilatata* at 23°C; e) *L. bulla* at 18°C; f) *L. bulla* at 23°C; g) *A. glabra* at 18°C; h) *A. glabra* at 23°C. The mean \pm SE values of the actual prey consumed based on four replicate observations, and the transformation of the curve using the Michaelis-Menten equation are shown.

Paramecium allows predators satisfy their metabolic demands but the carbon input is insufficient to permit adequate reproduction in cladocerans, copepods and rotifers (De Biase *et al.*, 1990; Mohr and Adrian, 2002). The quality of the different diets was reflected in the turbellarian population growth even when the diet consisted only of algae or detritus; this suggests that *S. leucops* acquires different nutrients, the availability of which, in turn, affects its demographic parameters.

The energy designated for reproduction depends on the amount of food available and consumed (Sarma and Rao, 1991) which, in turn, depends on the vulnerability of the prey. Vulnerability is affected by characteristics such as size, presence of spines, swimming behavior, *etc.* (Iyer and Rao, 1996). These characteristics affect directly the prey selection by the predator; but also affect the functional response; which helps us understand how a predator plays a role in structuring prey populations. In the food preference experiment, we observed that in both temperatures *S. leucops* prefer *E. dilatata* compared to other prey; probably because *E. dilatata* is an organism with benthic habits. Among the rotifers offered, *E. dilatata* is the fastest achieving speeds up to 0.98 mm s^{-1} (Rico-Martínez and Snell, 1997), but despite this, probably the hungry turbellarian is able to swim faster to capture this spineless prey easily. *P. patulus* was not positively selected at any temperature even though its speed (0.69 mm s^{-1}) is lower than that of *E. dilatata* as it has numerous anterior (10) and posterior spines (4), features not present in *E. dilatata* and *L. bulla*. Although it was surprising to note that the flatworm did not prefer and neither did it grow well on the seemingly defenseless *Lecane bulla* similar trends are not uncommon in other invertebrate predators (Iyer and Rao, 1996). On the other hand our results indicate that it is not easy to extrapolate findings from preference studies to possible growth patterns. Although *M. triserialis* was the only cladoceran positively selected, the growth of the turbellarian on this species was low as compared to *M. macrocopa* and *A. glabra* perhaps because the feeding time was only two hours and it was observed that *S. leucops* tends to prey on larger organisms (such as cladocerans).

We observed that the number of prey items consumed increased with increasing prey density. The asymptote was achieved with prey such as *P. patulus* and *E. dilatata*, but not in the case of *A. glabra*. In the case of *A. glabra* consumption was very low, probably due to its size, and ornamentation that can modify handling time, capture and ingestion and decreasing consumption rates. For *Mesostoma lingua* a maximum intake of between 4 and 5 *Daphnia* per day, on a density of 10 daphniids per day (Dumont and Schorreels, 1990; Schwartz and Herbert, 1982); and in the case of *S. leucops* it was observed that the maximum density of cladocerans (*Alona* 70 mL^{-1}) *per capita* consumption was 3.25 *A. glabra* in 2 h. The effectiveness

of predator depends on many factors which have not yet been analyzed, such as the ability to form groups to hunt which reduces *per capita* consumption or slow hunting speeds (Kratina *et al.*, 2009). We also observed a general increase in prey consumption with increasing temperature, most probably to meet the increased metabolic demands (Lampert and Sommer, 2007).

CONCLUSIONS

Our study showed that *S. leucops* could have an important role regulating the population density of their prey, influenced by the selectivity of the predator and vulnerability of the prey (Lampert and Sommer, 2007). Our observations suggest that turbellarians may play an important role in transferring energy to higher trophic levels especially under conditions in which rotifers and cladocerans face competitive stress for limiting food or space habitats and predation as a result of fish or amphibian breeding.

ACKNOWLEDGMENTS

The first author thanks the financial assistance obtained from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for a doctoral scholarship (233847) and the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. SN and SSSS thank Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for SNI support (20520 and 18723).

REFERENCES

- Arndt C, Sommer U, 2014. Effect of algal species and concentration on development and fatty acid composition of two harpacticoid copepods, *Tisbe* sp. and *Tachidius discipes*, and a discussion about their suitability for marine fish larvae. *Aquacult. Nutrition* 20:44-59.
- Bely AE, Sikes JM, 2010. Acoel and platyhelminth models for stem-cell research. *J. Biol.* 9:14-18.
- Blaustein L, Dumont HJ, 1990. Typhloplanid flatworms (*Mesostoma* and related genera): mechanisms of predation and evidence that they structure aquatic invertebrate communities. *Hydrobiologia* 198:61-77.
- Buonanno F, 2009. Antipredator behavior of the freshwater Microturbellarian *Stenostomum sphagnetorum* against the predatory ciliate *Dileptus margaritifer*. *Zool. Sci.* 26:443-447.
- Case TJ, 2000. An illustrated guide to theoretical ecology. Oxford: Oxford University.
- Caramujo MJ, Boavida MJ, 2000. Dynamics of *Daphnia hyalina* × *galeata* in Castelo-do-Bode Reservoir: The effect of food availability and flatworm predation. *Aquat. Ecol.* 34:155-163.
- Cebrià F, Newmark PA, 2005. Planarian homologs of netrin and netrin receptor are required for proper regeneration of the central nervous system and the maintenance of nervous system architecture. *Development* 132:3691-3703.
- Chesson PL, 1986. Environmental variation and the coexistence species, P. 240-256. In: J. Diamond J. and T. Case (eds.), *Community Ecology*. Harper & Row, New York.

- DeBiase AE, Sanders RW, Porter KG, 1990. Relative nutritional value of ciliate protozoa and algae as food for *Daphnia*. Microbial Ecol. 19: 99-210.
- De Meester L, Dumont HJ, 1990. Laboratory observations on the vertical distribution of a tropical pelagic flatworm (*Mesostoma* sp.) in relation to satiation. Hydrobiologia 198:103-106.
- DeMott WR, Pape BJ, 2005. Stoichiometry in an ecological context: testing for links between *Daphnia* P-content, growth rate and habitat preference. Oecologia 142:20-27.
- Dumont HJ, Carels I, 1987. Flatworm predator (*Mesostoma* cf. *lingua*) releases a toxin to catch planktonic prey (*Daphnia magna*). Limnol. Oceanogr. 32:699-702.
- Dumont HJ, Schorreels S, 1990. A laboratory study of the feeding of *Mesostoma lingua* (Schmidt) (Turbellaria: Neorhabdocoela) on *Daphnia magna* Straus at four different temperatures. Hydrobiologia 198:61-77.
- Dumont HJ, Rietzler AC, Han BP, 2014. A review of typhloplanid flatworm ecology, with emphasis on pelagic species. Inland Waters 4:257-270.
- Dunkel J, Talbot J, Schötz EM, 2011. Memory and obesity affect the population dynamics of asexual freshwater planarians. Physical Biol. 8:026003.
- Dutilleul P, 1993. Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. Biometrics 49:305-314.
- Egger B, Gschwentner R, Rieger R, 2007. Free-living flatworms under the knife: past and present. Dev. Genes Evol. 217:89-104.
- Gilinsky E, 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. Ecology 65:455-468.
- Gulati RD, Bronkhorst M, Van Donk E, 2001. Feeding in *Daphnia galeata* on *Oscillatoria limnetica* and on detritus derived from it. J. Plankton Res. 23:705-718.
- Hammill E, Kratina P, Vos M, Petchy OL, Anholt BR, 2015. Food web persistence is enhanced by non-trophic interactions. Oecologia 178:549-556.
- Iyer N, Rao TR, 1996. Responses of the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* to prey species differing in vulnerability: laboratory and field studies. Freshwater Biol. 36: 521-533.
- Kolasa J, Tyler S, 2010. Flatworms: Turbellaria and Nemertea, p. 145-172. In: J.H. Thorp and A.P. Covich (eds.), Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press, San Diego.
- Kratina P, Vos M, Bateman A, Anholt BR, 2009. Functional responses modified by predator density. Oecologia 159:425-433.
- Krebs CJ, 1999. Ecological methodology. Addison Wesley Longman Inc., New York: 654 pp.
- Lampert W, Sommer U, 2007. Limnoecology: the ecology of lakes and streams. Oxford University Press, New York.
- Martinez DE, Levinton JS, 1992. Asexual metazoans undergo senescence. PNAS 89:9920-9923.
- Mohr S, Adrian R, 2002. Reproductive success of the rotifer *Brachionus calyciflorus* feeding on ciliates and flagellates of different trophic modes. Freshwater Biol. 47:1832-1839.
- Mouton S, Willems M, Back P, Braeckman BP, Borgonie G, 2009. Demographic analysis reveals gradual senescence in the flatworm *Macrostomum lignano*. Front. Zool. 6:1-7.
- Murdoch WW, Bence J, 1987. General predators and unstable prey populations, p. 538-554. In W.C. Kerfoot and A. Sih (eds.), Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Hanover.
- Nandini S, Sarma SSS, 2005. Life history characteristics of *Asplanchnopus multiceps* (Rotifera) fed rotifer and cladoceran prey. Hydrobiologia 546:491-501.
- Nandini S, Sarma SSS, Dumont HJ, 2011. Predatory and toxic effects of the turbellarian (*Stenostomum* cf. *leucops*) on the population dynamics of *Euchlanis dilatata*, *Plationus patulus* (Rotifera) and *Moina macrocopa* (Cladocera). Hydrobiologia 662:171-177.
- Newmark PA, Alvarado AS, 2000. Bromodeoxyuridine specifically labels the regenerative stem cells of planarians. Dev. Biol. 220:142-153.
- Noreña C, Damborenea C, Brusa F, 2005. A taxonomic revision of South American species of the genus *Stenostomum* O. Schmidt (Platyhelminthes: Catenulida) based on morphological characters. Zool. J. Linn. Soc. 144:37-58.
- Perhar G, Arhonditsis GB, 2009. The effects of seston food quality on planktonic food web patterns. Ecol. Model. 220:805-820.
- Petersen CP, Reddien PW, 2008. Smed- β catenin-1 is required for anteroposterior blastema polarity in planarian regeneration. Science 319:327-330.
- Reuter M, Kreshchenko N, 2004. Flatworm asexual multiplication implicates stem cells and regeneration. Can. J. Zool. 82:334-356.
- Rico-Martínez R, Snell TW, 1997. Mating behavior in eight rotifer species: using crossmating tests to study species boundaries. Hydrobiologia 356:165-173.
- Reddien PW, Alvarado AS, 2004. Fundamentals of planarian regeneration. Ann. Rev. Cell Dev. Biol. 20:725-757.
- Schwartz SS, Hebert PDN, 1982. A laboratory study of the feeding behavior of the rhabdocoel *Mesostoma ehrenbergii* on pond Cladocera. Can. J. Zool. 60:1305-1307.
- Stern RW, Hessen DO, 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. Annu. Rev. Ecol. Syst. 25:1-29.
- Sarma SSS, Rao T, 1991. The Combined Effects of Food and Temperature on the Life History Parameters of *Brachionus patulus* Muller (Rotifera). Int. Rev. Ges Hydrobiol. 76:225-239.
- Threlkeld ST, 1994. Benthic-pelagic interactions in shallow water columns: an experimentalist's perspective. Hydrobiologia 275-276:293-300.
- Trexler JC, McCulloch CE, Travis J, 1988. How can the functional response best be determined? Oecologia 76:206-214.
- Trochine C, Modenutti B, Balseiro E, 2006. Influence of spatial heterogeneity on predation by the flatworm *Mesostoma ehrenbergii* (Focke) on calanoid and cyclopoid copepods. J. Plankton Res. 28: 67-274.
- Véra A, Desvilettes C, Bec A, Bourdier G, 2001. Fatty acid composition of freshwater heterotrophic flagellates: an experimental study. Aquat. Microb. Ecol. 25:271-279.
- Wacker A, Martin-Creuzburg D, 2007. Allocation of essential lipids in *Daphnia magna* during exposure to poor food quality. Funct. Ecol. 21:738-747.
- Weber CI, 1993. Methods for measuring the acute toxicity of effluents and receiving waters to freshwater and marine organisms, 4th ed. U.S. Environmental Protection Agency, Cincinnati, OH, USA.
- Werner EE, Hall DJ, 1976. Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. Science 191:404-406.