

VARIACION EN LAS CARACTERISTICAS DEL CICLO DE VIDA EN INDIVIDUOS DE *Daphnia magna*, PROVENIENTES DE DIFERENTES CAMADAS

CAMILO E. LÓPEZ, ADRIANA ESPINOSA Y JOSEPH ALAPE.

Departamento de Biología, Universidad Nacional. Laboratorio de Bioensayos

RESUMEN

Se evaluaron características de ciclo de vida (Longevidad, Periodo de Maduración, Número Total de Crías y de Camadas producidas) en individuos de *Daphnia magna* provenientes de diferentes camadas. Los individuos provenientes de las últimas camadas presentaron una reproducción y longevidad reducidas. Esta variación entre camadas se puede explicar ya sea por efectos maternos, o plasticidad fenotípica ecológica.

ABSTRACT

Daphnia magna life-history traits (longevity, age at first reproduction, progeny produced and clutch size) were measured in individuals from diferents clutches. First-clutches offspring presented larger clutches, more progeny and more longevity than those from later clutches. Such interclutch variation can does explain for maternal effects or for phenotypic plasticity.

Palabras claves: *Daphnia*, ciclo de vida (life-history), variación (variation), camadas (clutches), efectos maternos (maternal effects), plasticidad fenotípica (Phenotypic Plasticity), genética (genetics).

Introducción

"...sexually produced offspring may be analogous to lottery tickets, and those asexually produced analogous to redundant copies of the same ticket".

G.C. Williams.

Las daphnias son un grupo de organismos acuáticos invertebrados que pertenecen a la clase Crustácea (suborden Cladocera).

Una daphnia hembra adulta transporta uno o varios huevos en su cámara de incubación, los cuales se desarrollan como adultos en miniatura. Después de liberar estos jóvenes, una nueva camada es depositada en la cámara de incubación. El anterior patrón es repetido varias veces a lo largo de la vida de estos cladoceros (Barnes, 1968).

Estos organismos se reproducen por partenogénesis (Zaffagnini y Sabelli, 1972; Lynch, 1983), la cual es un tipo de reproducción asexual donde la descendencia es producida por una hembra virgen, es decir, no hay fertilización. Dentro de los tipos de partenogénesis está la apomítica, en la cual no hay paso de una fase nuclear zigote a una azigote, no hay reducción ni segregación cromosómica y por lo tanto, la única fuente de variación esta dada por la acumulación de mutaciones (Soumalainen, 1962; Smith, 1978).

Ciertos grupos de daphnias se reproducen por partenogénesis cíclica (Hebert y Crease, 1980; Hebert, 1987; Lynch, 1983, 1984), en la cual se da una fase asexual y una sexual, en ésta última se requiere la presencia de machos para fertilizar los huevos de resistencia (epipiales). Mientras que otras poblaciones de daphnias se reproducen por partenogénesis obligada (Hebert y Crease 1980, 1983 Hebert, 1987; Lynch, 1983, 1985), en donde no se presenta la fase sexual y los huevos de resistencia son producidos por partenogénesis ameiotica, siendo por consiguiente diploides y no necesitan ser fertilizados.

A pesar de que en los clones obligados el único modo de reproducción es el asexual, se ha encontrado una alta e inusual variabilidad clonal, evaluada por medio de electroforesis aloenzimática (Hebert y Crease, 1983; Hebert, 1987; Hebert et al., 1988; Innes et al., 1986; Weider et al., 1987). Dicha variabilidad ha sido explicada mediante la hipótesis de un origen polifilético de la asexualidad (Hebert y Crease, 1983; Hebert et al., 1989; Crease, 1989), acompañada por la teoría de un gen supresor de meiosis (Hebert, 1981; Innes y Hebert, 1988).

Teniendo en cuenta las anteriores consideraciones teóricas respecto a la partenogénesis, se esperaría que durante la fase asexual de una daphnia proveniente de una población ya sea cíclica u obligada, el comportamiento de los individuos de diferentes camadas, sometidos a las mismas condiciones ambientales, sea igual. Sin embargo, se asume que de presentarse variación dentro y

entre individuos de la misma y de diferentes camadas respectivamente, ésta no es heredable y el origen de tal variación sería puramente materno (Tessier y Consolatti, 1989). Ningún estudio sobre ciclo de vida de *Daphnia* se ha centrado en evaluar las diferencias en el ciclo de vida entre individuos de diferentes camadas, salvo un par de trabajos que han tocado someramente este aspecto, (Tessier y Consolatti, 1989; Ebert, 1991).

El presente trabajo buscó evaluar el grado de variación que existe entre individuos de diferentes camadas producidas por descendientes de una misma madre.

Materiales y Métodos

Se tomó un neonato de una población de *Daphnia magna*, el cuál se mantuvo aislado en un recipiente con capacidad de 35 ml., a éste se le adicionó 15 ml. de agua reconstituida a una dureza de 180 y fue alimentado con una concentración de 7.5×10^6 células/ml. del alga unicelular *Ankistrodesmus* sp diariamente; este medio fue reemplazado cada siete días. De la primera camada de este individuo se tomó al azar cinco crías, formando las daphnias parentales. De estas cinco daphnias parentales se tomaron al azar tres individuos de las camadas 1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 12 y 14, los cuales se mantuvieron aislados en condiciones idénticas a las anteriormente descritas.

Cada uno de los individuos de cada camada fue observado diariamente, y se tomó así información respecto al periodo de maduración (PM: tiempo transcurrido desde el nacimiento hasta la liberación de la primera camada), número total de crías y de camadas producidas, y longevidad. Con este diseño se esperaba obtener información de 150 individuos (10 camadas \times 3 individuos = 30×5 daphnias parentales = 150), sin embargo se obtuvo información de 141 individuos, ya que algunas crías murieron tempranamente y no alcanzaron a llegar a la edad reproductiva.

Resultados

A. Abortos

Como se ha reportado (Lynch et al., 1989), posterior a la liberación de una camada ocurre una ecdisis. Adicionalmente se observó un fenómeno sobresaliente: en algunos casos superado el PM se encontraban mudas sin embriones indicando esto una posible reabsorción de huevos, lo cual fue definido como abortos; en otros casos al interior de la muda aparecían embriones no desarrollados, este fenómeno podía estar acompañado o no de la presencia de crías vivas, en el caso de no haber crías vivas se consideró también como un aborto. Todas estas situaciones reflejan un evento reproductivo fallido o una no viabilidad de huevos y/o embriones.

Para calcular una relación del número de abortos que ocurrieron según la camada de origen de las daphnias, se dividió el número de abortos ocurridos en cada uno de los individuos provenientes de cada camada por el número total de camadas producidas por los individuos de dicha camada. Esto debido a que las daphnias de las primeras camadas tienen un mayor número de camadas. Esta relación se muestra en la tabla 1 y figura 1, en donde se ve que la frecuencia de abortos aumenta con el origen de las daphnias, es decir, las daphnias que proceden de las primeras camadas presentan un menor número de abortos.

TABLA No. 1

Relación del Número de Abortos producidos por individuos provenientes de diferentes camadas. Para el cálculo de esta relación se dividió el No. de Abortos producidos por los individuos de cada camada sobre el No. de camadas que tuvieron dichos individuos

| CAMADA DE ORIGEN | #DE ABORTOS | #CAMADAS | #ABORTOS/#CAMADAS |
|------------------|-------------|----------|-------------------|
| Camada 1 | 9 | 204 | 0.04 |
| Camada 2 | 16 | 270 | 0.06 |
| Camada 3 | 20 | 300 | 0.07 |
| Camada 5 | 22 | 266 | 0.08 |
| Camada 6 | 19 | 247 | 0.08 |
| Camada 7 | 10 | 255 | 0.04 |
| Camada 9 | 10 | 143 | 0.07 |
| Camada 10 | 22 | 210 | 0.1 |
| Camada 12 | 22 | 180 | 0.12 |
| Camada 14 | 35 | 196 | 0.18 |

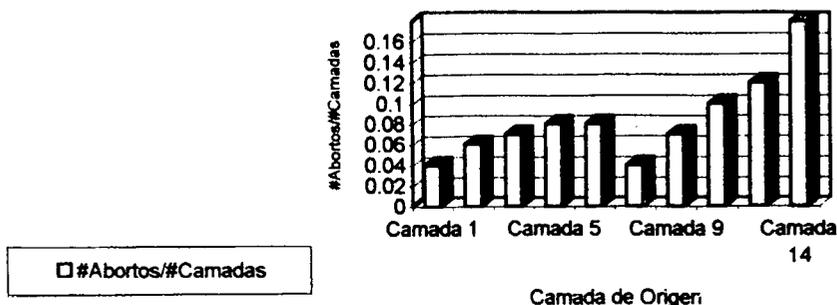


FIGURA No. 1 Proporción de Abortos producidos por individuos provenientes de diferentes camadas.

B. Período de Maduración.

La mayoría de los individuos provenientes de camadas diferentes tuvieron un tiempo de PM muy semejante, alrededor de 11 días, sin embargo se observa que los individuos provenientes de las camadas 3 y 6 tuvieron un PM un poco mas largo: 12 días (Tabla y Figura No. 2).

| CAMADA DE ORIGEN | PROMEDIO | DESVIACIÓN ESTÁNDAR |
|------------------|----------|---------------------|
| Camada 1 | 11.15 | 1.82 |
| Camada 2 | 11.0 | 0.92 |
| Camada 3 | 12.07 | 0.26 |
| Camada 5 | 11.86 | 0.86 |
| Camada 6 | 12.31 | 1.25 |
| Camada 7 | 11.60 | 1.55 |
| Camada 9 | 11.09 | 1.14 |
| Camada 10 | 11.0 | 2.03 |
| Camada 12 | 11.21 | 0.89 |
| Camada 14 | 11.23 | 1.23 |

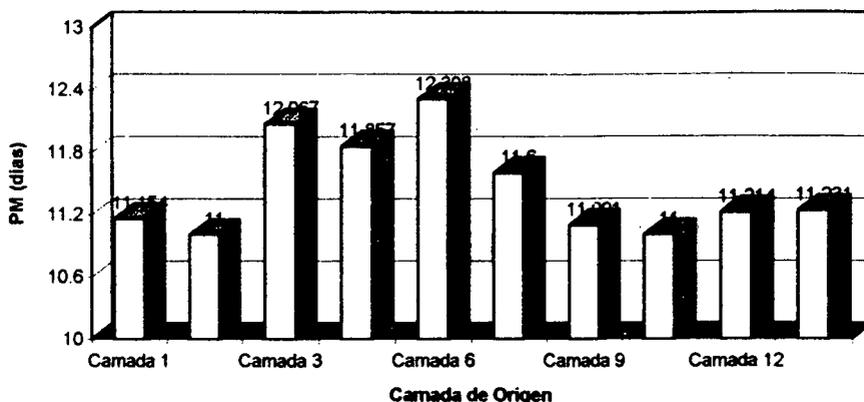


FIGURA No. 2 PM de individuos provenientes de diferentes camadas.

C. Reproducción y Longevidad

La reproducción en este estudio fue evaluada a partir de i) número total de crías y ii) número total de camadas. Para el número total de crías se tuvieron en cuenta las crías vivas así esa camada estuviese acompañada de abortos o no. La

variabilidad en reproducción y longevidad en individuos provenientes de diferentes camadas fue considerable, con una clara reducción a medida que aumenta su camada de origen (Tabla 3 y 4, Figuras Nos. 3, 4 y 5).

| TABLA No. 3 | | | | |
|---|----------------------------|---------------------|-------------------------------|---------------------|
| Promedio y Desviación Estándar del número total de crías y de camadas producidas por individuos provenientes de diferente camada. | | | | |
| CAMADA DE ORIGEN | PROMEDIO No TOTAL DE CRÍAS | DESVIACION ESTÁNDAR | PROMEDIO No. TOTAL DE CAMADAS | DESVIACIÓN ESTANDAR |
| Camada 1 | 312.92 | 97.69 | 17.33 | 6.64 |
| Camada 2 | 335.13 | 111.84 | 18.27 | 6.25 |
| Camada 3 | 348.87 | 113.46 | 20.0 | 7.0 |
| Camada 5 | 318.43 | 74.07 | 18.93 | 4.12 |
| Camada 6 | 308.23 | 56.46 | 18.46 | 4.37 |
| Camada 7 | 286.80 | 74.66 | 16.47 | 4.83 |
| Camada 9 | 217.64 | 109.53 | 13.36 | 6.26 |
| Camada 10 | 273.47 | 100.06 | 14.40 | 5.59 |
| Camada 12 | 214.80 | 64.69 | 11.80 | 4.17 |
| Camada 14 | 182.21 | 45.03 | 14.0 | 4.04 |

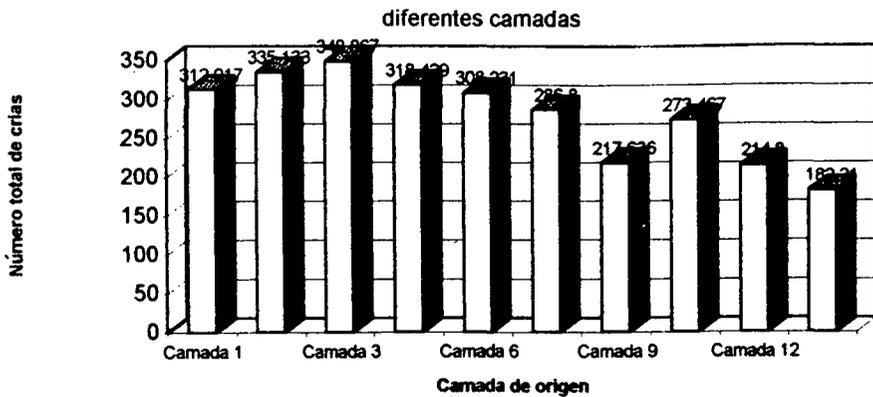


FIGURA No. 3 Número total de crías producidas por individuos provenientes de diferentes camadas.

Figura No. 4 y Tabla 4 siguiente página

D. Relación Camada de Origen-Características de Ciclo de Vida

Los coeficientes de correlación significativos y negativos entre camada de origen, longevidad y reproducción revelan que la variación en estas características

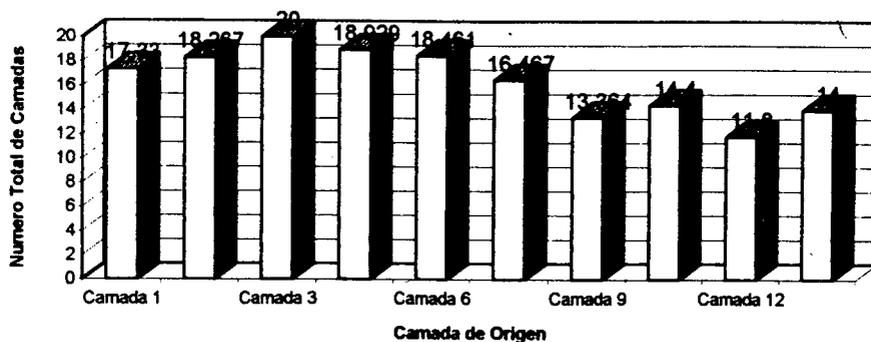


FIGURA No. 4 Número total de camadas producidas por individuos provenientes de diferentes camadas.

TABLA No. 4

Promedio y Desviación Estándar de la longevidad de individuos provenientes de diferentes camadas.

| CAMADA DE ORIGEN | PROMEDIO | DESVIACIÓN ESTÁNDAR |
|------------------|----------|---------------------|
| Camada 1 | 73.43 | 38.54 |
| Camada 2 | 85.60 | 26.29 |
| Camada 3 | 90.93 | 32.71 |
| Camada 5 | 82.0 | 26.01 |
| Camada 6 | 72.40 | 30.89 |
| Camada 7 | 76.80 | 19.51 |
| Camada 9 | 65.0 | 25.77 |
| Camada 10 | 67.47 | 22.88 |
| Camada 12 | 56.79 | 18.14 |
| Camada 14 | 59.92 | 23.23 |

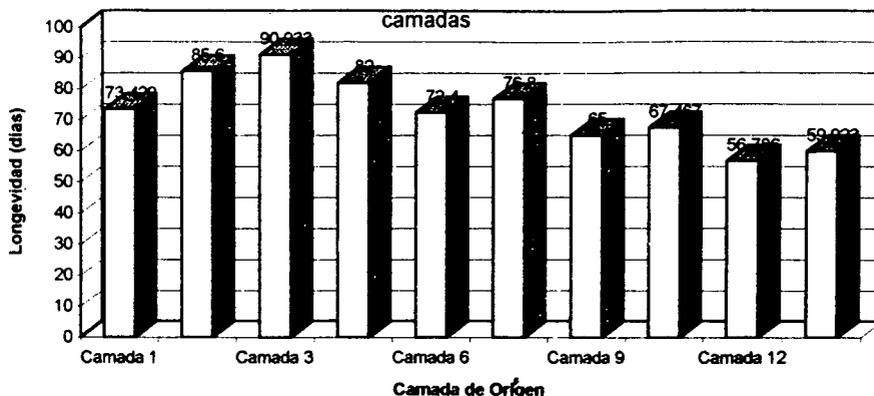


FIGURA No. 5 Longevidad promedio de individuos provenientes de diferentes camadas.

de ciclo de vida puede ser atribuida a la camada de origen (tabla No. 5 de la página siguiente). Los individuos de las primeras camadas son significativamente mas longevos y tienen una mayor capacidad reproductiva; mientras que las daphnias de las últimas camadas muestran una longevidad y reproductividad reducida.

| CARACTERÍSTICA | CAMADA DE ORIGEN |
|---------------------------|------------------|
| Período de Maduración | -0.0870 |
| Número total de Crías | -0.6533** |
| Número total de Camadas | -0.5672** |
| Longevidad | -0.6359** |
| **Significativo al -0.001 | |

Discusión

A. Abortos

El fenómeno que nosotros hemos descrito como abortos puede ser considerado también como no viabilidad de huevos o embriones el cual recientemente ha sido estudiado por Boersma y Vijverberg (1995) en poblaciones naturales de *Daphnia galeata*, *D. cucullata* y el híbrido entre estas especies. Estos autores han reportado una porcentaje de 20 a 35% de hembras con huevos sin desarrollar y han sugerido que la no viabilidad no es producto de la cantidad de alimento, al mismo tiempo que reconocen la dificultad de establecer cuales sean sus causas. Nuestros resultados del aumento de abortos en individuos provenientes de las últimas camadas llevan a pensar que los efectos maternos pueden estar jugando un papel importante en la viabilidad de huevos y/o embriones.

B. Variación en Características de Ciclo de Vida entre Individuos provenientes de diferentes Camadas

La reducción en características de ciclo de vida tales como longevidad y reproducción y el aumento en los abortos puede ser atribuido a efectos maternos, tal como se ha hecho para explicar la mortalidad infantil en madres de edad avanzada (Stafford, citado por Stearns y Koella, 1986), en la reducción en el tamaño de los propágulos (Harper et al., 1970) o de descendientes (Wellington y Maelzer, 1967). Esta hipótesis establece que el aumento de la edad materna trae consigo un desgaste fisiológico, metabólico y de reservas que conlleva en últimas a que los descendientes de madres de edad avanzada tengan una vigorosidad reducida, la cual se vería reflejada en nuestro caso en una longevidad y reproducción mas baja y un aumento en los abortos. Los coeficientes de correlación, que revelan una reducción paulatina en estas características con relación a la camada de origen, confirmarían esta hipótesis; sin embargo dada la alta variabilidad

en las camadas ésta no puede ser explicada únicamente por herencia materna ni da razón del comportamiento respecto a la variación en el PM.

Se ha establecido teóricamente que para organismos que viven en ambientes inestables es ventajoso poseer genes que confieran una plasticidad fenotípica que aumente la capacidad del organismo a permanecer aún frente a los grandes cambios en las condiciones ambientales. De esta forma la selección debe favorecer parentales que produzcan descendientes diferentes, algunos de los cuales podrían ser capaces de adaptarse efectivamente si un cambio ambiental ocurre (Capinera, 1979).

Este es el caso del ambiente que habitan las daphnias: lagos y estanques expuestos a continuas desecaciones, a cambios repentinos en la intensidad y tipo de competidores y predadores y en la escasez de recursos alimenticios.

Esta consideración complementaría la explicación respecto a la variabilidad entre camadas por lo menos para las características de reproducción y PM.

Un bajo número de crías y tamaño y número de camadas reducido puede reflejar una estrategia de supervivencia diferente (Capinera, 1979), en el sentido de que estos individuos pueden ser más exitosos bajo circunstancias tales como cambios ambientales repentinos en donde un gran esfuerzo reproductivo puede ser desastroso ya que causaría la muerte de jóvenes y adultos, y en cambio les permite dirigir el gasto de energía hacia otras funciones como competencia y sobrevivencia (Stearns, 1976).

En daphnia se ha visto que PM largos y cortos producen descendientes con un mayor y menor tamaño corporal respectivamente (Ebert, 1991). Al producir en una misma generación individuos con PM largos y cortos, las daphnias, a través de fuertes presiones selectivas, han logrado crear una estrategia que les permiten sobrevivir frente a dos tipos de predadores: las daphnias con PM mas largos (provenientes de las camadas 3 y 6,) al ser mas grandes son mas vulnerables de ser predadas por vertebrados pero escapan a los predadores invertebrados, mientras que las daphnias con PM mas cortos alcanzan un menor tamaño logrando escapar de los predadores vertebrados dado que éstos no alcanzan a detectarlas pero son más fácilmente capturadas por predadores invertebrados, larvas de Chaoborus por ejemplo (Lynch, 1980).

Estas hipótesis respecto al origen de la variación, no son excluyentes y la causa de esta variación puede quedar aún abierta a discusión, pero lo mas concluyente de los datos aquí presentados es que a pesar del tipo de reproducción partenogenética de las daphnias hay una variabilidad mucho mas alta de lo esperada, la que además de su interés en cuestiones evolutivas, resulta de vital importancia considerar en un organismo como Daphnia, dada su amplia utilización en Bioensayos de Toxicidad, en donde la respuesta de los individuos frente a un tóxico puede variar según haya sido su camada de origen.

Agradecimientos

A la profesora Indiana Bustos por su colaboración en el manejo e interpretación de los datos.

BIBLIOGRAFIA

- BARNES, R.D. 1968. Zoología de Invertebrados. Nueva Editorial Interamericana. México.
- BOERSMA, M., VIJVERBERG, J. 1995. The Significance of Nonviable Eggs for Daphnia Populations Dynamics. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1215-1224.
- CAPINERA, J.L. 1979. Qualitative Variation in Plants and Insects: Effect of Propagule Size on Ecological Plasticity. *Am. Nat.* 114: 350-361.
- CREASE, T.J. D.J. STANTON and P.D.N. HEBERT. 1989. Polyphyletic Origins of Asexuality in *Daphnia pulex*. II. Mitochondrial-DNA Variation. *Evolution* 43: 1016-1026.
- EBERT, D. 1991. The Effect of Size at Birth, Maturation Threshold and Genetics Differences on the Life-History of *Daphnia magna*. *Oecologia* 86: 243-250.
- HARPER, J.L., P.H. LOVELL and K.G. MOORE. 1970. The Shapes and Size of Seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1:327-356.
- HEBERT, P.D.N. 1981. Obligate Asexuality in *Daphnia*. *Am. Nat.* 117: 784-789.
- _____ 1987. Genotypic Characteristics of the Cladocera. *Hydrobiologia* 145: 183-193.
- _____ T.J. CREASE. 1980. Clonal Coexistence in *Daphnia pulex* (Leydig): Another Planktonic Paradox. *Science* 207: 1363-1365.
- _____ T. CREASE. 1983. Clonal Diversity in Populations of *Daphnia pulex* Reproducing by Obligate Parthenogenesis. *Heredity* 51: 353-369.
- _____ R.D. WARD and L.J. WEIDER. 1988. Clonal-Diversity Patterns and Breeding-System Variation in *Daphnia pulex*, an Asexual-Sexual Complex. *Evolution* 42: 147-159.
- _____ M.J. BEATON, S.S. SCHWARTZ and D. J. STANTON. 1989. Polyphyletic Origins of Asexuality in *Daphnia pulex*. I. Breeding-System Variation and Levels of Clonal Diversity. *Evolution* 43: 1004-1015.
- INNES, D. J., S.S. SCHWARTZ, P.D.N. HEBERT. 1986. Genotypic Diversity and Variation in Mode of Reproduction Among Populations in the *Daphnia pulex* Group. *Heredity* 57: 345-355.
- _____ P.D.N. HEBERT. 1988. The Origin and Genetic Basis of Obligate Parthenogenesis in *Daphnia pulex*. *Evolution* 42: 1024-1035.
- LYNCH, M. 1980. The Evolution of Cladoceran Life Histories. *Q. Rev. Biol.* 55: 23-42.
- _____ 1983. Ecological Genetics of *Daphnia pulex*. *Evolution* 37: 358-374.
- _____ 1984. The Genetic Structure of a Cyclical Parthenogen. *Evolution* 38: 186-203.
- _____ 1985. Spontaneous Mutations for Life-History Characters in an Obligate Parthenogen. *Evolution* 39: 804-818.
- _____ K. SPITZE and T. CREASE. 1989. The Distribution of Life-History Variation in the *Daphnia pulex* Complex. *Evolution* 43: 1724-1736.

- SUOMALAINEN, E. 1962. Significance of Parthenogenesis in the Evolution of Insects. *Annu. Rev. Entomol.* 7: 349-365.
- SMITH, J.M. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press. Cambridge.
- STEARNS, S.C. 1976. Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *Q. Rev.Biol.* 51: 3-47.
- _____. J.C. KOELLA. 1986. The Evolution Of Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Predictions of Reaction Norms for Age and Size at Maturity. *Evolution* 40: 893-913.
- TESSIER, A.J. and N.L. CONSOLATTI. 1989. Variation in Offspring Size in *Daphnia* and Consequences for Individual Fitness. *Oikos* 56: 269-276.
- WEIDER, L.J., M.J. BEATON and P.D.N. HEBERT. 1987. Clonal Diversity in High-Arctic Populations of *Daphnia pulex*, a Polyploid Apomictic Complex. *Evolution* 41:1335-1346.
- WELLINGTON, W.G. and MAELZER. 1967. Effects of Farnesyl Methyl Ether on the Reproduction of the Western Tent Caterpillar, *Malacosoma pluviale*: some Physiological, Ecological and Practical Implications. *Can. Entomol.* 99: 249-263.
- ZAFFAGNINI, F. and B. SABELLI. 1972. Karyologic Observations on the Maturation of the Summer and Winter Eggs of *Daphnia pulex* and *Daphnia middendorffiana*. *Chromosoma (Berl.)* 36: 193-203.