

00344

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

"ESTUDIO EXPERIMENTAL SOBRE TABLAS DE
VIDA Y COMPETENCIA ENTRE DOS ESPECIES
DE CLADOCEROS (CRUSTACEA: CLADOCERA)"

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGIA DE SISTEMAS Y
RECURSOS ACUATICOS)
P R E S E N T A :
BIOL. GLORIA MURO CRUZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. NANDINI SARMA

MEXICO, D. F.,

2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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.

DEDICATORIA:

A la memoria de mi padre
ENRIQUE MURO EROSTEGUI

Tu ejemplo me ha ayudado a perseverar en mis metas, por eso te dedico este trabajo que sé disfrutas tanto como yo, donde quiera que estés.

A mi madre ANGELINA CRUZ AVILA

Agradezco a la vida por que estás conmigo compartiendo en esta dimensión los momentos buenos y malos, pero sobre todo por ser mi madre.

Gracias a los dos, los amo.

A mis hermanas, hermanos, sobrinas y sobrinos

Por realizar junto conmigo este viaje fascinante y lleno de aventura que es la vida, por el cariño y apoyo que me dan en todo momento, los quiero mucho.

A la Dra. Nandini Sarma

Porque pocas veces tenemos la fortuna de encontrarnos personas tan valiosas que dan todo a cambio de nada. Gracias por todo, pero sobre todo por tu amistad.

A la memoria del Dr. Fermín Rivera Agüero

Su impulso me ayudó a iniciar este episodio académico que hoy culmina. Gracias por su presencia, siempre está en mi corazón.

AGRADECIMIENTOS:

A la Dra. Nandini Sarma, por la dirección de este trabajo, por la total disposición para compartir sus conocimientos y su enorme paciencia que fueron determinantes para la realización de esta tesis y por su contribución al mejoramiento de mi formación académica, profesional y personal.

Al Dr. SSS. Sarma por su apoyo académico incondicional que enriqueció mi formación académica y profesional, que se influirá de manera importante en el futuro.

A las Dras. María Luisa Andrea Raz-Guzman Macbeth, Guadalupe de la Lanza Espino, los Dres. SSS Sarma, Xavier Chiappa Carrara, Miroslav Macek, Marcelo Silva Briano, por sus valiosas aportaciones y sugerencias en la revisión de este trabajo, mejorándolo sustancialmente.

A la Dra. M. L. Andrea Raz-Guzmán Macbeth por sus observaciones objetivas en todo momento y por su apoyo hasta el final de este trabajo, siempre con buena disposición.

Al Dr. Marcelo Silva Briano, por su ayuda en la identificación de las especies utilizadas en este trabajo.

A la Dra. Cecilia Vanegas por hacer más fáciles todos los trámites administrativos por su amabilidad y su buen humor.

Al Dr. Francisco Camacho Lacroix, por ser mi amigo y estar conmigo siempre que lo necesito, gracias por su afecto.

Al inolvidable proyecto CyMA, de la FES Iztacala, a su fundador, Dr. Fermín Rivera Agüero, a la Dra. Patricia Bonilla Lemus y al Biól. Mario Chávez Arteaga, por el apoyo académico y moral que me brindaron durante la realización de la maestría, la elaboración de esta tesis y por su amistad.

A las Maestras Guadalupe Oliva M., Elizabeth Ramírez F., Maritza Landázuri, al Dr. Miroslav Macek, al M. en C. Conrado Ruíz, y al Biól. Juan Flores B., por su apoyo en diferentes momentos y aspectos de este trabajo, por ser mis amigas y amigos.

A los maestros y compañeros de la Maestría en Ciencias Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos, de la Facultad de Ciencias, por los conocimientos y los momentos agradables que compartimos.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

El hombre puede intentar nombrar al amor bautizándolo con todos los nombres a su disposición y aun así no dejará de verse envuelto en interminables decepciones. Si tiene una pizca de sabiduría, bajará los brazos y nombrará lo desconocido con lo más desconocido... con el nombre de Dios.

C. G. Jung

ÍNDICE GENERAL

Índice General	i
Índice de Figuras y Tablas	ii
Resumen	iii
1. Introducción	
1.1 Generalidades	1
1.2 Ecología	2
1.2.1 Aspectos Generales	2
1.2.2 Tablas de Vida y Crecimiento Poblacional	3
1.2.3 Competencia	5
1.3 Filogenia	6
1.4 Morfología y Fisiología	7
1.5 Reproducción	8
1.6 Características de las Familias Macrothricidae y Chydoridae	9
1.7 Importancia y Distribución en México	10
2. Justificación	12
3. Hipótesis	12
4. Objetivos	
4.1 General	13
4.2 Particulares	13
5. Antecedentes	
5.1 Tablas de Vida	14
5.2 Crecimiento Poblacional	15
5.3 Competencia	17
5.4 Otros estudios sobre Cladóceros	18
6. Materiales y Métodos	
6.1 Trabajo de Laboratorio	19
6.2 Experimentos de Tablas de Vida	20
6.3 Experimentos de Crecimiento Poblacional	21
6.4 Experimentos de Competencia	21
7. Resultados	
7.1 Tablas de Vida	23
7.2 Crecimiento Poblacional	28
7.3 Competencia	33
8. Discusión	
8.1 Tablas de Vida de y Crecimiento Poblacional de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i>	46
8.2 Competencia entre <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i>	48
9. Conclusiones	53
10. Bibliografía	55

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

FIGURAS

Figura 1. Curvas de supervivencia de <i>M. triserialis</i> y <i>A. rectangula</i> .	24
Figura 2. Curvas de fecundidad de <i>M. triserialis</i> y <i>A. rectangula</i> .	25
Figura 3. Curvas de esperanza de vida de <i>M. triserialis</i> y <i>A. rectangula</i> .	26
Figura 4. Curvas de densidad poblacional de <i>M. triserialis</i> y <i>A. rectangula</i> .	30
Figura 5. Densidades máximas de población de <i>M. triserialis</i> y <i>A. rectangula</i> .	31
Figura 6. Tasa de incremento poblacional de <i>M. triserialis</i> y <i>A. rectangula</i> .	32
Figura 7. Densidad poblacional total de <i>M. triserialis</i> y <i>A. rectangula</i> en 0.5×10^6 células ml^{-1} .	34
Figura 8. Densidad poblacional total de <i>M. triserialis</i> y <i>A. rectangula</i> en 2.0×10^6 células ml^{-1} .	35
Figura 9. Densidad poblacional total de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i> en 0.5×10^6 células ml^{-1} .	37
Figura 10. Densidad poblacional total de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i> en 2.0×10^6 células ml^{-1} .	38
Figura 11. Densidad poblacional máxima de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i> .	40
Figura 12. Día de Densidad poblacional máxima de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i> .	41
Figura 13. Tasa de incremento poblacional de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i> .	43
Figura 14. Longitud del cuerpo de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i>	44

TABLAS

Tabla 1. Variables de las tablas de vida de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i> .	27
Tabla 2. Análisis de varianza de historias de vida de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i> .	29
Tabla 3. Análisis de varianza para la interacción de competencia de <i>A. rectangula</i> y <i>M. triserialis</i> .	45

RESUMEN

Se trabajó con dos especies de cladóceros litorales-bentónicos *Macrothrix triserialis* y *Alona rectangula* (familias Macrothricidae y Chydoridae). Se realizaron estudios sobre las tablas de vida y crecimiento poblacional de cada especie, así como sobre la competencia interespecífica que ocurrió entre ellas, para lo cual se montaron tres diseños experimentales, usando en cada uno de ellos dos concentraciones del alga *Chlorella vulgaris* (0.5×10^6 y 2×10^6 células ml^{-1}) como alimento.

Los parámetros registrados de las tablas de vida fueron: fecundidad, curvas de supervivencia, curvas de esperanza de vida, tasa de reproducción bruta y neta, tiempo de generación y tasa de incremento poblacional (r). En crecimiento poblacional y competencia se calculó la densidad máxima total y la densidad por día. En la competencia también se calculó la tasa de incremento poblacional y longitud del cuerpo para cada especie en las dos concentraciones de *C. vulgaris*.

M. triserialis presentó fuertes oscilaciones en su reproducción pero tuvo más neonatos, independientemente del nivel de alimento, mientras que *A. rectangula* mostró un ciclo reproductivo constante pero con menos descendientes. Las curvas de esperanza de vida fueron muy similares para las dos especies en ambos niveles de alga. *M. triserialis* obtuvo los promedios más altos de supervivencia (31 días), tasa de reproducción bruta (38 neonatos/hembra), tasa de reproducción neta (27 neonatos/hembra) y tiempo de generación (19 días). La tasa reproductiva neta de *A. rectangula* fue de 13-15 (neonatos/hembra), con un tiempo de generación de 10 días. *A. rectangula*, en los dos niveles de alimento, tuvo las tasas de incremento poblacional más altas (0.34 d^{-1}) debido quizá a su bajo tiempo de generación. Estadísticamente la densidad de *C. vulgaris* influyó de manera significativa ($p < 0.05$) solo en el promedio de supervivencia y las tasas reproductivas bruta y neta de *M. triserialis*.

Las curvas de crecimiento poblacional de las dos especies mostraron que sus poblaciones crecieron cuando aumentó la densidad de *C. vulgaris*. *M. triserialis* tuvo un pico de abundancia mayor que *A. rectangula* que fue autónomo de la densidad del alimento. *A. rectangula* mostró una tasa de crecimiento poblacional mayor y en poco tiempo alcanzó su máxima densidad. Estadísticamente la concentración de alimento ejerció un efecto significativo en la densidad y en la tasa de incremento poblacional, en las dos especies ($p < 0.05$).

M. triserialis resistió mejor la presión de la competencia en la concentración menor de alga y *A. rectangula* en la concentración de 2×10^6 células ml^{-1} . *A. rectangula* tuvo una tasa de incremento con un intervalo de 0.022 - 0.070 y la de *M. triserialis* fue de 0.024 - 0.075. Hubo un impacto significativo sobre *M. triserialis* ($p < 0.001$) debido a los niveles de alimento y la presión competitiva atribuidas a la densidad inoculada. En *A. rectangula* se atribuyó solo a la presión competitiva creada por la diferencia de densidades inoculadas ($p < 0.001$). Las dos especies aumentaron su talla corporal, al incrementarse el alimento y la presión competitiva disminuyó.

Los datos de las variables de las tablas de vida de las dos especies, estuvieron dentro del intervalo registrado para muchos cladóceros. Las dos especies presentaron r bajas como ocurre con las especies litorales y bentónicas. *M. triserialis* tuvo una supervivencia más larga y una mortalidad menor que *A. rectangula*, también presentó una reproducción muy fluctuante en comparación con *A. rectangula*. Las dos especies aumentaron su población al incrementarse el nivel de *C. vulgaris*. Existió una coexistencia entre las dos especies sin dominio de una sobre la otra.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Generalidades

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

Los cladóceros, objeto de estudio en este trabajo, son organismos principalmente dulceacuícolas que pueden habitar la zona pelágica, bentónica y litoral de un cuerpo de agua. Su abundancia está determinada por el alimento, las variaciones ambientales y las interacciones que ocurren entre las especies. Desde el punto de vista ecológico, su trascendencia radica en que tienen una representación importante en el zooplancton, son los mayores consumidores primarios y secundarios dentro de la cadena trófica, sirviendo a su vez, como presas a otros organismos. Debido a que son de tamaño pequeño, tienen corto tiempo de generación y altas tasas reproductivas, son fáciles de mantener bajo condiciones experimentales (Pennak, 1978; González, 1988; Dodson y Frey, 1991; Dole-Olivier *et al.*, 2000), con dietas de diferentes especies de algas (Romanovsky y Feniova, 1985; DeMeester, 1994; Nandini y Rao, 1998), licuados de fruta y vegetales (Rojas *et al.*, 1999), lo que ha permitido conocer más acerca de sus historias de vida, dado que responden rápidamente a los cambios ambientales, especialmente los relacionados con la cantidad y calidad de alimento, la temperatura, la competencia y la depredación (Sommer, 1989; Dumont *et al.*, 1990; Gulati y DeMott, 1997)

En la naturaleza y en los experimentos realizados en el laboratorio con cladóceros pelágicos, la concentración de alimento ha demostrado ser uno de los factores que más los afectan (Lampert y Sommer, 1997). Muchas especies de cladóceros son generalistas en sus hábitos, por lo que son afectados de manera adversa por las elevadas concentraciones de alimento al no poder

aprovecharlo (Downing y Rigler, 1984). Sin embargo se desconoce si las especies litorales responden de igual manera que las planctónicas, cuando se incrementan las concentraciones de alimento (Nandini *et al.*, 1998) ya que mientras existe una amplia información sobre la biología y ecología de las especies pelágicas en condiciones naturales y experimentales (Gulati *et al.*, 1990; Boersmá y Wiltshire, 2001), se conoce poco acerca de las especies litorales y bentónicas (Lampert y Sommer, 1997).

1.2 Ecología

1.2.1 Aspectos Generales

Las poblaciones de cladóceros en ambientes naturales, especialmente las especies pelágicas, se caracterizan por tener algunas variaciones anuales en su tamaño. Los picos poblacionales generalmente ocurren durante los florecimientos de las algas comestibles (Lampert *et al.*, 1986), que suceden cuando el cuerpo de agua tiene exceso de nutrimentos, particularmente fósforo, e influyen en el crecimiento de la clase y abundancia de algas que se desarrollan en un cuerpo de agua así como en su calidad (Schindler, 1977). Algunos estudios indican que la dinámica de la cadena trófica se ve influenciada por la calidad del agua (Edmondson y Litt, 1982; Shapiro y Wright, 1984; Carpenter *et al.*, 1985).

Shapiro y Wright (1984) y Carpenter (1988) sugirieron que la calidad del agua puede ser mejorada por medio del control o manejo de la cadena trófica (biomanipulación), específicamente en los primeros niveles, en donde intervendrían los cladóceros de talla grande como *Daphnia*, que pueden eliminar a las cianobacteria (Hrbáček, 1962; Edmondson y Litt, 1982; Carpenter *et al.*, 1985; Gulati *et al.*, 1990), y que a través del ramoneo que efectúan sobre las algas, provocan una regeneración de nutrimentos, convirtiéndose a su vez en una fuente de alimento para las larvas de peces.

Es sabido que los cladóceros son particularmente útiles en la acuicultura (Jhingran y Pullin, 1978), ya que varias larvas de peces muestran un cambio ontogenético en sus dietas con preferencia por cladóceros adultos. Estos son digeridos mucho mejor que el alimento artificial debido a que sus componentes enzimáticos apoyan la protólisis autolítica (Dabrowski, 1984). Estos organismos

también tienen altas tasas de crecimiento, como ocurre, particularmente, con las especies del género *Moina* (Nandini y Sarma, 2000).

Los cladóceros meiobentónicos (quidóridos, macrotrícidos y muchos sídidos) constituyen uno de los primeros transformadores de la materia orgánica en asociación con otros microorganismos, debido a sus hábitos alimenticios (detritívoros, algívoros, etc.) (Dole-Olivier *et al.*, 2000). Tienen su mayor diversidad en la comunidad litoral y bentónica de los medios lénticos (Dodson y Frey, 1991) y lóticos (Dole-Olivier *et al.*, 2000). Aunque la zona litoral también incluye otros crustáceos, insectos, varias macrofitas y algas sésiles y asociadas al sustrato, los cladóceros son los más abundantes en esta zona, es decir son los consumidores dominantes. Se les ha encontrado en grandes cantidades (hasta un millón) en un metro cuadrado de fondo (Smirnov, 1974; Whiteside *et al.*, 1978). Pueden hallarse 30 especies o más en esta zona y pueden estar asociadas con el sedimento o con macrofitas. Virtualmente se encuentran en cualquier cuerpo de agua desde un pequeño charco hasta un gran lago. Muchos cladóceros son sensibles a la salinidad aunque algunos están restringidos a hábitats alcalinos, otros a lugares ácidos o a aguas suaves (Dodson y Frey, 1991).

1.2.2 Tablas de Vida y Crecimiento Poblacional

La respuesta de los cladóceros pelágicos a los cambios de concentración de alimento ha sido estimada usando algunas variables como tablas de vida, crecimiento somático, crecimiento poblacional y competencia. Contrariamente, no se cuenta con la misma información acerca de tablas de vida y crecimiento poblacional y la competencia de manera individual y de poblaciones de cladóceros bentónicos y litorales (Robertson, 1990; Nandini *et al.*, 1998), aun cuando los datos obtenidos permitirían saber la capacidad que tienen estos organismos para mantener la estructura y crecimiento de la población.

Los estudios de tablas de vida y de crecimiento poblacional son complementarios y permiten tener un panorama completo de los efectos de la densidad de alimento sobre las especies de cladóceros, aunque son pocos los

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

trabajos que se han realizado tomando en cuenta estos dos aspectos (Nandini *et al.*, 2000).

Las tablas de vida son herramientas importantes para conocer las estrategias de vida de los cladóceros. Sus parámetros: fecundidad (tasa de un individuo para producir neonatos), supervivencia (fracción de individuos que sobrevive a hasta una edad x), esperanza de vida (duración media de la vida de la cohorte) ciclo de vida promedio, tasa de reproducción bruta (número total de neonatos producidos por una hembra en ausencia de mortalidad) y tasa de reproducción neta (número medio de neonatos producidos por un organismo durante toda su vida) así como tiempo de generación (periodo promedio entre el nacimiento de los padres y el de los descendientes), modelos o curvas de supervivencia y mortalidad en una edad específica y tasa de incremento poblacional (medida de la tasa instantánea de cambio de tamaño de población (por individuo) (Krebs, 1985; Pianka, 1988; Colinvaux, 1993), proporcionan información muy importantes para comprender las condiciones que rodean a los cladóceros tanto en condiciones naturales como experimentales (Dodson y Frey, 1991; Nandini y Rao, 1998).

Los estudios de crecimiento poblacional suministran información acerca del efecto que tiene el nivel de alimento en los individuos de varias generaciones simultáneas que conviven en un medio de cultivo. Aunque se conoce una aproximación sobre el efecto que tiene la densidad de alimento, ésta no puede resolver los efectos adversos relacionados con la supervivencia y la reproducción (Krebs, 1985). Por otra parte, los estudios de tablas de vida de una cohorte de cladóceros proporcionan información que permite conocer el potencial que tiene una especie determinada (Pianka, 1988). Sin embargo, estos estudios no dan información sobre la posible influencia de la descendencia en el crecimiento de la población ni sobre la densidad máxima alcanzada por las especies cuando crecen constantemente bajo condiciones experimentales definidas de calidad y cantidad de alimento así como de temperatura. Mientras que en las investigaciones sobre tablas de vida únicamente se mantienen los organismos originales, en el crecimiento poblacional se conservan éstos y su descendencia dando como resultado la competencia por espacio y alimento lo que puede originar un decrecimiento

acelerado de la población, lo cual no sucede en tablas de vida donde no existe pugna por el espacio y el alimento (Sarma y Nandini, 2001).

1.2.3 Competencia

La competencia y depredación han sido reconocidas como las fuerzas más importantes en la estructura de un ecosistema acuático. La competencia se torna más importante cuando la depredación es baja, aunque los efectos de la depredación son más rápidos de observar que aquellos causados por la competencia entre las especies. Los estudios de competencia en condiciones experimentales proporcionan información acerca de dos tipos de interacciones: 1) la competencia explotativa en especies de poca demanda de alimento contra las que tienen requerimientos elevados en medios con condiciones ambientales limitadas en alimento, es de gran importancia entre especies de talla similar; y, 2) la competencia por interferencia, donde las especies grandes provocan perturbaciones sobre las de tallas pequeñas (Gilbert, 1988 a, b).

Se conoce la influencia de varios factores sobre el resultado de la competencia entre especies. Uno de ellos es la tasa de crecimiento poblacional máxima de las especies que es considerada, algunas veces, determinante en la superioridad competitiva de una especie (Allan, 1976). Sin embargo los experimentos en el campo y en el laboratorio no apoyan esta hipótesis debido a que no siempre se obtiene un crecimiento poblacional máximo (Lynch, 1978; Sarma *et al*., 1996). Se ha sugerido que la relación entre la tasa de crecimiento poblacional y el nivel umbral de alimento requerido para un crecimiento positivo, a menudo gobierna el resultado de la competencia entre las especies (Grover, 1997). Otro factor importante incluye la disponibilidad de alimento tanto en cantidad como calidad, la habilidad para sobrevivir en condiciones de estrés constante incluyendo la resistencia a la inanición y a las densidades iniciales de los taxa que compiten (Matveev, 1985; Romanovsky y Feniova, 1985; Kirk, 1997). A menudo es difícil estimar la cantidad de alimento disponible y por lo tanto la influencia de este factor que es determinante, ha sido pasado por alto, particularmente en los experimentos en el campo (Tessier y Goulden, 1982).

En los cladóceros, la habilidad de los juveniles para superar la competencia explotativa por el alimento establece, en gran parte, la

superioridad competitiva de una especie (Romanovsky y Feniova, 1985). El resultado final de la competencia es particularmente evidente en las variables de la historia de vida tales como tasa de reproducción neta y tasa de incremento poblacional.

Los experimentos en el laboratorio también han demostrado que la competencia entre especies planctónicas, frecuentemente llevan a la exclusión de una o más de las especies que compiten, y que entre los taxa litorales, hay una coexistencia prolongada (Gilbert, 1988 b, Nandini *et al.*, 1998).

1.3 Filogenia

Hasta hace algunos años los cladóceros eran considerados un grupo heterogéneo y artificial desde el punto de vista filogenético (Frey, 1987). Sin embargo, evidencias moleculares recientes sugieren que Cladocera es un grupo monofilético (Hanner, 1997; Crease y Taylor, 1998; Negrea, *et al.*, 1999). Actualmente, el superorden Cladocera está dividido en tres órdenes: Ctenopoda con dos familias, Onychopoda con tres familias, y Anomopoda con 10 familias (Negrea, *et al.*, 1999).

Los cladóceros más comúnmente conocidos, son los que pertenecen al orden Anomopoda, que agrupa a las familias Daphniidae Straus, 1820, Bosminidae Baird, 1845, Macrothricidae Norman y Brady, 1867, Ilyocryptidae Smirnov, 1976, Chydoridae Dybowaki y Grochowski, 1894, Eurycercidae Kurz, 1875, Sayciidae Frey, 1967, Ophryoxidae Smirnov, 1976, Acantholeberidae Dumont y Silva-Briano, 1998 y Neothricidae Dumont y Silva-Briano, 1998 (Negrea *et al.*, 1999). Las dos primeras están formadas por organismos que habitan el plancton y las otras ocho por organismos litorales y bentónicos (Frey, 1987; Dodson y Frey, 1991). Es importante resaltar, que después del estudio filogenético de Negrea *et al.* (1999), la familia Moinidae Goulden, 1968 que agrupa a los géneros *Moina* y *Moinodaphnia* pasó a formar parte de la familia Daphniidae ya que de acuerdo con los resultados de esta investigación comparte características similares con esta familia, aunque algunos investigadores todavía la siguen refiriendo como Moinidae

Las especies experimentales de este estudio, *Macrothrix triserialis* grupo y *Alona rectangula* grupo, pertenecen a las familias Macrothricidae y

Chydoridae respectivamente. Estas especies taxonómicamente son consideradas grupos o complejos de especies, por lo que después del género es conveniente poner la palabra grupo, por lo menos la primera vez que se mencionen (Silva-Briano, com per).

1.4 Morfología y Fisiología

Los cladóceros tienen el cuerpo cubierto por un caparazón que los protege y a la vez les sirve para incubar los huevos. En la cabeza presentan dos pares de antenas, las primeras llamadas anténulas, que tienen función sensorial, son cortas y más pequeñas que la cabeza en casi todas las familias, con excepción de la familia Macrothricidae y los géneros *Moina* y *Moinodaphnia*, de la familia Daphniidae, en los que son largas. En algunas especies los machos tienen anténulas grandes y conspicuas que utilizan en la reproducción (Dodson y Frey, 1991). Las antenas o segundo par, son grandes y se emplean para el nado el cual ocurre por medio de fuertes contracciones de los músculos. Presentan un ojo central compuesto y algunas especies presentan un ocelo. Las partes bucales incluyen mandíbulas, maxílulas, maxilas, labro y labio. Su longitud va de 0.2 a 3.5 mm.

El cuerpo está formado por el tórax y abdomen que se encuentran fusionados como un "tronco" el cual se flexiona posteriormente terminando en el postabdomen. El tórax tiene los 5-6 pares de patas o apéndices que son birrámeos, aplanados, en forma de hoja terminados en setas, y son los encargados de recolectar las partículas alimenticias (Dodson y Frey, 1991). Hay una marcada diferencia en forma y función, de los apéndices pero tienen un patrón general en su estructura. Cada pata consiste de una base (basipodito) la cual tiene un endopodito (rama interior) y un exopodito (rama exterior) y son determinantes en para la identificación taxonómica (Smirnov, 1974; Alonso, 1996).

El abdomen tiene dos uñas en su parte terminal, que en su base pueden tener espinas y estar o no pectinadas, esta región se conoce como postabdomen, cuya función es la de limpiar las patas de animal y también es muy importante taxonómicamente (Dodson y Frey, 1991). Las valvas del caparazón tienen dentículos que pueden estar presentes en los márgenes

posterior y ventral. Su número y a veces su tamaño varía marcadamente, sin embargo, su forma es un carácter taxonómico específico

El intercambio gaseoso se lleva a cabo por la superficie del organismo y a través de las patas de ahí el nombre del grupo branquiópodos (patas en forma de branquias) al que pertenecen los cladóceros (Dodson y Frey, 1991). En una investigación hecha por Smimov (1974) con quidóridos, observó que la sangre fue oxigenada en las áreas de los epipoditos de las patas, y que se mueve por acción del corazón, que está situado dorsalmente antes de la cámara incubadora. Algunos como el género *Daphnia* y ciertos quidóridos presentan hemoglobina cuando los niveles de oxígeno son bajos en el cuerpo de agua (Smimov, 1974; Dodson y Frey, 1991).

Los órganos excretores consisten en un par de glándulas maxilares o de la concha las cuales abren en la base de las maxilulas. La excreción además de relacionarse con las etapas finales del metabolismo ayuda al equilibrio osmótico. Los ovarios están situados en ambos lados del intestino, terminan posteriormente en un oviducto el cual abre en la cámara incubadora. En el macho los testículos están situados sobre ambos lados del intestino, el conducto seminal descarga su contenido en el postabdómen, en la base de las uñas (Smimov, 1974).

Los órganos de los sentidos están constituidos por varias estructuras. El ojo que está situado encima del ganglio cefálico. Algunas especies tienen ocelo conspicuo como los Chydoridae y se encuentra en la parte anterior del ganglio cefálico. Las anténulas pueden estar cubiertas distalmente en forma ligera por papilas sensoriales. Las hembras tienen nueve papilas en cada anténula y los machos de nueve a doce, todas o la mayoría se sitúan sobre el ápice de la anténula. Los quidóridos presentan dos o tres poros cefálicos que dependiendo de la especie pueden estar o no conectados en el integumento; que tienen importancia taxonómica y se cree que son órganos sensoriales (Smimov, 1974).

1.5 Reproducción

La reproducción de los cladóceros es mayormente partenogenética pero en épocas de estrés ocurre una alternancia, es decir presentan reproducción sexual. Durante la mayor parte del año, las hembras producen huevos diploides

que se desarrollan partenogénicamente. Los machos que también son diploides, aparecen generalmente en condiciones adversas, como la falta de alimento, desecación del cuerpo de agua, etc. (Margalef, 1983). Estos presentan el primer par de apéndices prensiles, las anténulas muy largas modificadas para la cópula y son de menor talla. La reproducción sexual da origen a los efipios, los cuales son huevos fertilizados con una cubierta muy resistente que los hace capaces de sobrevivir en condiciones difíciles (Brooks, 1959; Margalef, 1983, Dodson y Frey, 1991). La presencia de machos tiene importancia taxonómica ya que hay géneros que no se pueden identificar sin éstos.

La reproducción sexual se presenta en diferentes ocasiones del año, estableciéndose una variación de comportamientos con diferentes denominaciones: policíclicas, son especies que se reproducen varias veces al año, dicíclicas con dos épocas por año, monocíclicas con una sola época de reproducción y acíclicos que son los que al parecer han perdido su sexualidad, como *Bosmina coregoni* (Margalef, 1983). Ambos sexos tienen desarrollo interno y directo, por lo cual el organismo eclosiona como neonato, que tiene la apariencia de un adulto sólo que de menor tamaño y a veces con estructuras no del todo desarrolladas (Margaritora, 1983; Dodson y Frey, 1991).

1.6 Características de las familias Macrothricidae y Chydoridae

Las dos especies utilizadas en esta investigación pertenecen a las familias Macrothricidae y Chydoridae las cuales son esencialmente litorales y bentónicas. Presentan la diversidad más alta de las familias que constituyen al orden Anomopoda. La familia Macrothricidae, es de particular interés porque está formada por los cladóceros más primitivos, al mismo tiempo es una de las menos estudiadas y más confusa. Esto es debido a que aun cuando está distribuida en todo el mundo, en su mayoría no es muy común. Se le encuentra desde el Ártico hasta el Antártico, aunque parece ser más abundante en las regiones subtropicales y tropicales (Dodson y Frey, 1991) Los organismos de esta familia viven en el bentos y la zona litoral, se les localiza sobre las plantas o en plancton litoral y en cuerpos de agua dulce y salobre (Smirnov, 1992). Los organismos de Chydoridae son muy abundantes en la zona litoral de los lagos. Contribuyen de manera fundamental a la producción secundaria de pequeños cuerpos de agua, además sirven de alimento a microinvertebrados y peces

(Frey, 1995; Tremel *et al.*, 2000). Debido a su hábitat de vida, se ha encontrado una correlación positiva entre la biomasa de macrofitas y la abundancia de microcrustáceos litorales (Paterson, 1993).

1.7 Importancia y Distribución en México

En México el conocimiento de la composición y distribución de los cladóceros es todavía limitado. El primer trabajo sobre ellos corresponde el llevado a cabo por Juday en 1915, en el que registró catorce especies en los cuerpos de agua remanentes de la Cuenca del Valle de México (en Elías *et al.*, 1999). A partir de este estudio se han realizado muchos más que incluyen cuerpos de agua de estados como Aguascalientes (Dodson y Silva-Briano, 1996), Distrito Federal (Muro, 1994), Estado de México (Franco, 1981; Elías, 1982; Navarrete y Sánchez, 1985, Chávez, 1986), Michoacán (Altamirano y Figueroa, 1976), Quintana Roo y Yucatán (Wilson, 1936), entre otros

Hasta la fecha, se han registrado 300 taxa de cladóceros en América del Norte y del Sur. En tanto que en nuestro país, existen 110 especies de cladóceros que pertenecen a los órdenes Anomopoda y Ctenopoda. Los cladóceros están ampliamente distribuidos en México, especialmente en pequeños reservorios, estanques y charcos temporales, donde generalmente carecen de presión por depredadores. No obstante, el conocimiento de su distribución es muy pobre, dado que algunos estados especialmente del sureste mexicano, no han sido estudiados adecuadamente, a pesar su gran diversidad biológica. En cambio, en la parte central del país, se tienen registros de más de 40 especies.

La composición de estos organismos en los grandes reservorios mexicanos, está dominada por organismos como *Daphnia*, *Bosmina* y *Diaphanosoma*, que prefieren hábitats limnéticos. De los taxa encontrados en el centro de México, el 44% de ellos está constituido por especies endémicas de América, y de éste porcentaje aproximadamente el 4% corresponden a especies endémicas mexicanas. Las familias que más abundan son: Chydoridae a la cual pertenecen más del 40% de las especies registradas; Daphniidae, también está ampliamente distribuida y representa el 30% de todos los registros hechos en México (Elías *et al.*, 1999). Otras familias como

Bosminidae no es muy diversa pero puede hallarse dominando en sistemas eutróficos (Suárez-Morales *et al.*, 1986).

Elías *et al.* (1999) realizaron un estudio bibliográfico de los órdenes Ctenopoda y Anomopoda encontrados en México, y hallaron 110 especies de cladóceros registradas en nuestro país, las cuales pertenecen a las familias Sididae (orden Ctenopoda), Daphniidae, Moinidae, Bosminidae, Ilyocriptidae Macrothricidae y Chydoridae (la más numerosa) las tres últimas litorales y bentónicas

Suárez-Morales *et al.* (2000) hicieron un estudio más extenso de los cladóceros que habitan nuestro país, incluyendo su biodiversidad, taxonomía y biogeografía

Algunos géneros de la familia Macrothricidae, entre ellos *Macrothrix*, han sido identificados en varios cuerpos de agua mexicanos por Elías(1995), Ciro-Pérez y Elías-Gutiérrez (1996 y 1997) quienes describieron *Macrothrix triserialis*, especie que en 1997 refieren como nueva con el nombre de *M smimovi*. Dodson y Silva-Briano (1996) y Silva Briano *et al.* (1999) han encontrado otras especies nuevas de *Macrothrix*, también han redescrito algunas especies de este género

Varios géneros de la familia Chydoridae entre los que se encuentra *Alona*, han sido registrados en diferentes cuerpos de agua de México (Muro, 1994; Elías-Gutiérrez, 1995; Elías-Gutiérrez *et al.*, 1997). Dumont y Silva-Briano (2000) encontraron un nuevo género de Chydoridae, describieron dos especies nuevas y produjeron una clave para esta familia.

De acuerdo con Dumont (1994), en un sistema de aguas tropicales podrían encontrarse alrededor de 50 especies. Sin embargo, los registros faunísticos que se tienen en México han sido más o menos limitados debido al método de muestreo utilizado, que frecuentemente no proporciona más de dos o tres muestras por cuerpo de agua, y principalmente de hábitats limnéticos. Esto explicaría en cierta medida el desconocimiento que se tiene acerca de los cladóceros específicamente de los que habitan la zona bentónica y litoral, lo que lleva a plantear la necesidad de realizar muestreos más minuciosos en estas dos zonas en cada sistema para obtener muestras que permitan conocer la diversidad y riqueza faunística de los cladóceros de la República Mexicana

2. JUSTIFICACIÓN

Es necesario realizar investigaciones sobre la dinámica poblacional de los cladóceros litorales y bentónicos, utilizando para ello herramientas como las tablas de vida, el crecimiento poblacional y la competencia interespecífica que ocurren entre las especies de cladóceros que viven en estos hábitats, dado que la información acerca de estos tópicos es escasa en nuestro país. Debido a que los cladóceros son los principales consumidores primarios en los ecosistemas acuáticos, el conocimiento de sus interacciones se vuelve prioritario, ya que éste permitirá utilizarlos en diferentes áreas del conocimiento.

3. HIPÓTESIS

La tasa de crecimiento de los cladóceros depende de la disponibilidad de alimento. Esta tasa es específica tanto para cada especie de cladóceros como para la del alimento que se le suministre. En consecuencia, la especie que aproveche mejor el alimento proporcionado, es decir, que tenga una mayor tasa de crecimiento, será más apta para resistir las presiones de competencia, con lo cual asegurará su permanencia y la de su descendencia en el medio.

2. JUSTIFICACIÓN

Es necesario realizar investigaciones sobre la dinámica poblacional de los cladóceros litorales y bentónicos, utilizando para ello herramientas como las tablas de vida, el crecimiento poblacional y la competencia interespecífica que ocurren entre las especies de cladóceros que viven en estos hábitats, dado que la información acerca de estos tópicos es escasa en nuestro país. Debido a que los cladóceros son los principales consumidores primarios en los ecosistemas acuáticos, el conocimiento de sus interacciones se vuelve prioritario, ya que éste permitirá utilizarlos en diferentes áreas del conocimiento.

3. HIPÓTESIS

La tasa de crecimiento de los cladóceros depende de la disponibilidad de alimento. Esta tasa es específica tanto para cada especie de cladóceros como para la del alimento que se le suministre. En consecuencia, la especie que aproveche mejor el alimento proporcionado, es decir, que tenga una mayor tasa de crecimiento, será más apta para resistir las presiones de competencia, con lo cual asegurará su permanencia y la de su descendencia en el medio.

4. OBJETIVOS

4.1 GENERAL:

Establecer las tablas de vida de *Macrothrix triserialis* Brady 1866 y *Alona rectangula* Sars 1862, en concentraciones de *Chlorella vulgaris* baja (0.5×10^6) y alta (2×10^8 células ml^{-1}) y relacionar la tasa de crecimiento de *M. triserialis* grupo y *A. rectangula* grupo, con las interacciones que ocurren en la competencia interespecífica.

4.2 PARTICULARES:

- Realizar cultivos de *M. triserialis* grupo y *A. rectangula* grupo para determinar la tasa de crecimiento de cada especie, en dos concentraciones diferentes de *C. vulgaris*.
- Registrar los parámetros, fecundidad, supervivencia, tasa reproductiva bruta, tasa reproductiva neta, esperanza de vida, tiempo de generación, y tasa de incremento poblacional que constituyen a una tabla de vida, para elaborar la de cada especie.
- Determinar las interacciones de competencia que ocurren entre los individuos de cada especie.
- Explicar la competencia interespecífica que se da entre *M. triserialis* grupo y *A. rectangula* grupo.

5. ANTECEDENTES

Los trabajos que existen acerca de tablas de vida, crecimiento poblacional y competencia son en su mayoría de especies pelágicas. Sin embargo, estos han servido como apoyo para los pocos trabajos llevados a cabo con especies bentónicas y litorales por lo cual se mencionan a continuación.

5.1 Tablas de Vida

Pace *et al.* (1983) estudiaron las interacciones tróficas entre *Daphnia parvula*, *Ceriodaphnia lacustris* y las bacterias, realizando también sus tablas de vida y calculando sus tasas de alimentación. Orcutt (1985) proporcionó diferentes concentraciones de alimento a *Diaphanosoma brachyurum* y *Daphnia ambigua* y realizó una tabla de vida con los resultados obtenidos. Matveev (1985) elaboró un experimento en el laboratorio con *Bosmina coregoni* y *B. longirostris* calculando sus tasas de crecimiento poblacional, nacimiento y mortalidad, así como su densidad y su capacidad de competencia.

Threlkeld (1987) hizo tablas de vida de dos especies de *Daphnia* en ambientes naturales. Asimismo, Burak (1997) estudió tablas de vida de *Moina macrocopa* cultivada en siete diferentes concentraciones de alimento, para observar cómo se adaptaban las generaciones sucesivas a la temperatura y al alimento. Nandini y Sarma (2000), realizaron un estudio de tablas de vida y crecimiento poblacional utilizando cuatro especies de cladóceros, dos planctónicas (*Ceriodaphnia cornuta* y *Moina macrocopa*) y dos litorales (*Pleuroxus aduncus* y *Simocephalus vetulus*), a las cuales proporcionaron como alimento *Chlorella vulgaris* en tres concentraciones diferentes.

Nandini *et al.* (2000) llevaron a cabo un experimento sobre el crecimiento poblacional y la tabla de vida de *Daphnia laevis* a la que le proporcionaron *Chlorella vulgaris* y *Microcystis aeruginosa* en diferentes concentraciones. Nandini (2000) hizo un estudio de crecimiento poblacional en el que describe algunos parámetros de tablas de vida, como que la media más larga de sobrevivencia, la tasa reproductiva neta más alta fueron para *Ceriodaphnia cornuta*, el tiempo de generación mayor fue para *Simocephalus*

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

vetulus y la tasa de crecimiento poblacional más alta fue para *Moina macrocopa*.

5.2 Crecimiento Poblacional

Entre los trabajos que se han elaborado sobre el crecimiento de la población de cladóceros a los cuales se les ha dado determinada especie de alga como alimento se encuentran los siguientes. Lampert (1974) investigó que *Daphnia* filtra grandes cultivos de bacterias tan eficientemente como diatomeas, mientras que DeMott (1982), al hacer estudios de selectividad de alimento con organismos de los géneros *Daphnia* y *Bosmina*, notó que igualmente filtraban al flagelado verde, *Chlamydomonas*, que otras partículas. DeMott y Kerfoot (1982) realizaron un experimento de competencia en un medio natural y otro artificial en el laboratorio entre *Daphnia* y *Bosmina* y observaron que esta última puede seleccionar su dieta porque tiene la capacidad de detectar a las algas tóxicas y no tóxicas con su quinto par de patas

DeMott (1985) realizó experimentos en los que proporcionó una mezcla de *Chlamydomonas* con partículas ultrafinas, como la bacteria *Aerobacter* a nueve especies de cladóceros, siete planctónicas y dos litorales (*Chydorus sphaericus* y *Simocephalus serrulatus*), para observar su predisposición al ramoneo Brendelberger (1985) hizo un experimento similar al anterior, pero utilizó una picocianobacteria (identificada como *Synechococcus*) y una alga verde *Scenedesmus* como alimento para diez especies de cladóceros, nueve planctónicas y una litoral (*S. vetulus*) y encontró que la preferencia fue de acuerdo al tamaño de cada especie. Duncan (1985) midió el carbono corporal de *Daphnia pulicaria* y *Daphnia thorata*, que en promedio fue de $0.125 \text{ mg C l}^{-1}$, para calcular la concentración del alimento disponible en el medio. Taylor (1985) investigó los efectos que tiene la limitación de alimento en el crecimiento y reproducción de *D. pulex* y *D. pulicaria*.

Fulton y Paerl (1987) observaron el efecto que tiene la morfología de las cianobacterias durante un florecimiento, sobre el zooplancton al utilizarlo como fuente de alimento. Haney (1987) quien trabajó en el campo y Lampert (1987) que hizo estudios en el laboratorio, investigaron independientemente, las

interacciones entre las cianobacterias y el zooplancton y cómo las cianobacterias filamentosas pueden afectar el crecimiento y la reproducción del zooplancton.

Davidowicz *et al* (1988) examinaron en el laboratorio la posibilidad de que *Daphnia* prevenga florecimientos de cianobacterias en lagos eutróficos. Duncan (1989) hizo una investigación acerca de la manera en que la limitación de alimento afecta la talla y el ciclo de vida de rotíferos y cladóceros planctónicos. De Bernardi y Giussani (1990) hicieron un experimento con *Daphnia magna* y *D. pulex* para determinar si las cianobacterias eran un alimento conveniente, concluyendo que ello depende de las propiedades bioquímicas, de las diferentes cepas algales de una especie así como de su forma y tamaño

Robertson (1990) hizo el estudio de la dinámica poblacional de algunos miembros de las familias Chydoridae (*Alona affinis*, *Disparalona rostrata* y *Leydigia leydigi*) y Macrothricidae (*Ilyocryptus sordidus*).

Jurgens (1994) hizo una investigación sobre el fuerte impacto que *Daphnia* puede ejercer en el circuito microbiano, específicamente sobre el bacterioplancton. Boersmá (1997) observó la relación que tenía el tamaño de la descendencia de *Daphnia* con niveles elevados de alimento y si esto motivaba un sobrepeso en los individuos. Repka (1997) midió las consecuencias que tiene el tipo de alimento sobre la historia de vida de clones de *Daphnia galeata* provenientes de cuatro lagos con diferentes estados tróficos.

Kilham *et al.* (1997) estudiaron los efectos de la calidad del alimento sobre las tasas de fecundidad y crecimiento poblacional de *D. pulicaria* cuando se le proporcionaba el alga verde *Ankistrodesmus falcatus*. Lürling y Van Donk (1997) investigaron las consecuencias que tiene en la historia de vida de *D. pulex*, alimentarla con diferentes especies de algas verdes y cianobacterias. Lampert y Sommer (1997) observaron que los dáfnidos proporcionan una asociación importante entre el seston y la producción de peces, y consideraron que la habilidad de *Daphnia* para filtrar partículas ultra finas podría ser la clave para entender el mecanismo de la producción secundaria en el metabolismo de un lago.

Nandini y Rao (1998) hicieron una investigación del efecto que tiene *M. aeruginosa* y *C. vulgaris*, sobre el crecimiento somático y poblacional de cladóceros tanto pelágicos (*Ceriodaphnia comuta*, *Moina macrocopa* y *Daphnia carinata*) como litorales (*Scapholeberis kingi* y *Simocephalus vetulus*) y de los rotíferos *Brachionus calyciflorus* y *Hexarthra mira*, y observaron que *C. comuta*, *S. kingi*, *S. vetulus* y *H. mira* pueden consumir *M. aeruginosa* sin sufrir daño, en cambio *M. macrocopa*, *D. carinata* y *B. calyciflorus* fueron sensibles a sus toxinas.

5.3 Competencia

Las referencias que se tienen acerca del fenómeno de competencia entre cladóceros son: Hebert (1977 a, b) y Geller y Müller (1981) plantearon que *Daphnia* juega un papel importante en el estudio de interacciones de competencia, dado que las especies pelágicas viven en un ambiente relativamente estructurado, por lo tanto, la fuente de alimento puede ser una importante dimensión en el nicho de diferentes especies de este género

Goulden *et al.* (1982) investigaron la capacidad competitiva de tres especies planctónicas de cladóceros: *Daphnia magna*, *Daphnia galeata* y *Bosmina longirostris* para lo cual realizaron tablas de vida y registros de nacimiento para analizar el efecto de niveles bajos de alimento en cada población y en la competencia. Kerfoot *et al.* (1985) observaron las interacciones que ocurrieron entre los cladóceros al limitarles el alimento y la competencia que hubo, teniendo como resultado que la especie dominante fue *Daphnia pulex*. Hrbáček (1985) estudió el papel que desempeñó la materia alóctona que llegaba a lagos sobre la competencia entre especies de *Daphnia* en condiciones restringidas de alimento.

Orcutt (1985) en el trabajo antes mencionado, efectuó una investigación en el laboratorio referente a los efectos que tienen diferentes, concentraciones de alimento, en las interacciones de competencia entre *Diaphanosoma brachyurum* y *Daphnia ambigua*. Gilbert (1985) observó la competencia entre los rotíferos *Brachionus calyciflorus* y *Keratella cochlearis* y *Daphnia pulex* y advirtió que los rotíferos fueron excluidos por *D. pulex*. Romanovsky y Feniova (1985) hicieron un estudio sobre la competencia explotativa que se da entre

una especie grande de cladóceros (*D. pulex*) y otra pequeña (*Ceriodaphnia reticulata*). Gilbert (1988 b), investigó la competencia por interferencia y explotativa que se establece entre *Brachionus calyciflorus* y *Keratella cochlearis* y *D. pulex*.

5.4 Otros Estudios sobre Cladóceros

Por otra parte, se han hecho otros trabajos experimentales con especies pelágicas en distintas áreas de la biología, que a continuación se mencionan brevemente. En ecotoxicología se han realizado bioensayos para estudiar el efecto de la acumulación de diferentes metales pesados, pesticidas y detergentes con distintas especies de cladóceros, siendo las más utilizadas las del género *Daphnia* (Leeuwangh, 1978; Anderson, 1980; Enserink *et al.*, 1993; Hatakeyama y Yasuno, 1981; Fores y Comin, 1988; Barry *et al.*, 1995; Warne y Schiffko, 1999; Villarroel *et al.*, 1999). Se han empleado en sistemas de tratamiento, encontrándose que las especies grandes como *Daphnia magna* son organismos promisorios para eliminar la materia orgánica al consumirla (Myrand y de la Noüe, 1982; Pace *et al.*, 1983; Vaqué y Pace, 1992; Roche, 1998; Cauchie *et al.*, 2000). En interacciones depredador-presa en donde Brooks y Dodson (1965) observaron que ante la depredación de los peces los cladóceros disminuyen su tamaño, o bien, las especies pelágicas son sustituidas por especies litorales como una estrategia de sobrevivencia. En acuicultura (Jhingran y Pullin, 1978) son utilizados ya que son un excelente alimento vivo para otros organismos. También se han empleado en la biomanipulación de los lagos, específicamente *Daphnia magna* (Gulati *et al.*, 1990).

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Trabajo de Laboratorio

Se trabajó con dos especies de cladóceros del orden Anomopoda: *Macrotrix triserialis* grupo y *Alona rectangula* grupo, que pertenecen a las familias Macrothricidae y Chydoridae respectivamente. Los organismos se colectaron mediante muestreos puntuales. *M. triserialis* se obtuvo en un pequeño charco temporal de agua dulce, con gran cantidad de materia orgánica, en el estado de Veracruz. *A. rectangula* se recolectó en el lago de Chapultepec en la orilla y se encontró sobre unos flóculos algales. En el laboratorio se identificaron los cladóceros y se colocaron los individuos encontrados de las dos especies en recipientes separados, durante poco más de seis meses. Para realizar los cultivos con ellos, se utilizó medio EPA (éste se preparó disolviendo 96 mg NaHCO_3 , 60mg CaSO_4 , 60mg MgSO_4 y 4 mg KCl en un litro de agua destilada) (Anónimo, 1985), se mantuvieron a temperatura ambiente, alimentándolos con *Chlorella vulgaris* al 1×10^6 células ml^{-1} , la cual a su vez se cultivó en medio basal de Bold (Borowitzka y Borowitzka, 1988). A partir de estos cultivos se obtuvieron los clones para los experimentos de este trabajo.

Se montaron tres dispositivos experimentales: el primero para tablas de vida, el segundo para crecimiento poblacional y el tercero para la competencia interespecífica. En cada uno de ellos se utilizaron dos concentraciones del alga verde *C. vulgaris*, 0.5×10^6 (baja) y 2×10^6 células ml^{-1} (alta), como fuente de alimento. Las concentraciones se tomaron como alta y baja de acuerdo a la capacidad que tienen las especies de asimilar el alimento, ya que un exceso de éste provoca que el organismo respire más rápidamente, debido a que se incrementa la tasa de asimilación, requiere de más energía para limpiar sus patas o apéndices torácicos que le sirven para filtrar y si la concentración de alimento es muy alta ocasiona que los cladóceros no puedan alimentarse al agregarse en sus patas, por lo que aun cuando el alimento esté disponible en abundancia los organismos mueren por inanición (Dodson y Frey, 1991; Lampert y Sommer, 1997).

La disposición de cada experimento fue la siguiente:

6.2 Experimentos de Tablas de Vida

Para el experimento de tablas de vida se colocaron 10 neonatos de cada especie en vasos de plástico conteniendo 50 ml de medio EPA con *C. vulgaris* en las dos concentraciones, 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml^{-1} . Para cada una de ellas se hicieron cuatro réplicas. El diseño de este experimento comprendió 8 vasos (dos concentraciones de alimento cada una con 4 réplicas), para cada una de las especies de cladóceros en estudio. La temperatura durante el periodo experimental fue de $24 \pm 2^\circ\text{C}$ bajo una fuente de luz fluorescente difusa.

Los individuos originales se contaron diariamente manteniéndolos en sus respectivos vasos, separando y contando a su descendencia y retirando a los muertos.

Los parámetros que se tomaron en cuenta en tablas de vida de acuerdo con Pianka (1988), fueron: fecundidad (número de individuos/hembra), supervivencia (%), curva de supervivencia (número de individuos/día), esperanza de vida (días), ciclo de vida promedio (días), tasa de reproducción bruta (número total de neonatos/hembra/tiempo), tasa de reproducción neta (número promedio de neonatos/hembra/tiempo total), tiempo de generación (días) y tasa de incremento poblacional (individuos por unidad de tiempo). Las fórmulas tomadas de Krebs (1985) y Pianka (1988) para calcular estos parámetros fueron las siguientes:

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

donde: m_x = fecundidad

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

donde: l_x = supervivencia

m_x = fecundidad

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

donde l_x = supervivencia

m_x = fecundidad

x = edad

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

donde: $e = 2.718$

x = edad

$$l_x m_x = R_0$$

6.3 Experimentos de Crecimiento Poblacional

Para el crecimiento poblacional se colocaron 10 individuos de cada especie de diferentes edades, en medio EPA con *C. vulgaris* en las concentraciones 0.5×10^6 y 2×10^6 células ml^{-1} . El diseño experimental comprendió 8 vasos (con las dos concentraciones de alimento cada una con cuatro réplicas) tanto para *A. rectangula* como para *M. triserialis*, contándose diariamente los organismos originales y su descendencia, conservándolos a todos en su vaso respectivo.

6.4 Experimentos de Competencia

Para este diseño experimental se colocaron separadamente individuos de diferentes edades y en número determinado, de *M. triserialis* y *A. rectangula* en vasos con medio EPA con *C. vulgaris* en las dos concentraciones 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml^{-1} . Se hicieron cinco combinaciones de la siguiente manera: se colocaron 20 individuos de *M. triserialis* (Mt 20) y 20 de *A. rectangula* (Ar 20) en vasos separados como grupos control; 15 individuos de *M. triserialis* y 5 de *A. rectangula* (Mt 15 Ar 5); 10 de *M. triserialis* y 10 de *A. rectangula* (Mt 10 Ar 10), y, 5 *M. triserialis* y 15 de *A. rectangula* (Mt 5 Ar 15). Se hicieron 3 replicas de cada combinación, tanto para la concentración de alga 0.5×10^6 como para la de 2.0×10^6 células ml^{-1} . Todos los días se cuantificaron los individuos vivos.

Los cladóceros de los tres diseños experimentales antes mencionados, se pasaron del vaso a una caja Petri y mediante una pipeta Pasteur fueron

contados uno por uno, utilizando un microscopio estereoscópico marca Nikon (modelo SMZ645). En los casos de crecimiento poblacional y competencia, cuando las poblaciones sobrepasaron los 500 individuos se hicieron alícuotas de 5 ml, en tres ocasiones, de cada réplica con una pipeta automática (marca Boeco, 1 a 5 ml).

Todos los días se cambiaron cada una de las réplicas de los experimentos antes descritos a EPA nuevo con alga, tanto en la concentración de 0.5×10^6 como en la de 2×10^6 células ml^{-1} , con el fin de que tuvieran la misma cantidad de alimento todos los días, para lo cual se usó una red de malla de $50\mu\text{m}$.

Al terminar el experimento de competencia, se fijaron algunos organismos con formol (4%) de cada una de las combinaciones para medirlos, con un microscopio óptico con micrómetro, para determinar si existió un cambio en su talla como respuesta a la competencia.

Con los datos obtenidos se calculó la tasa de incremento poblacional utilizando la ecuación de crecimiento exponencial la cual también fue utilizada en el experimento de crecimiento poblacional

$$r = \frac{(\ln N_t - \ln N_0)}{t} \quad [\text{d}^{-1}]$$

donde: N_0 = densidad poblacional inicial [ind l^{-1}]

N_t = densidad poblacional después del tiempo t [ind l^{-1}]

t = tiempo [d]

A los resultados obtenidos se les aplicó una prueba de Anova de dos vías (Sokal y Rohlf 1981).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

7. RESULTADOS

7.1 Tablas de Vida

En la figura 1 se presentan las curvas de supervivencia de *Alona rectangular* y *Macrothrix triserialis*, que fueron del tipo I en las densidades baja y alta de *C. vulgaris*. Puede observarse que, independientemente de los niveles de alimento, *M. triserialis* tuvo una supervivencia más larga (de 42 a 50 días) que *A. rectangular* (de 23 a 25 días). Mientras que *M. triserialis* mostró un patrón de mortalidad estable durante todo su ciclo de vida en los dos niveles de alimento, *A. rectangular* tuvo una mortalidad baja (3 a 18 %) en las dos primeras semanas aunque posteriormente, su tasa de mortalidad fue alta (20 a 80 %).

Las curvas de fecundidad fueron considerablemente diferentes en las dos especies de cladóceros. En general, *M. triserialis* mostró fuertes oscilaciones en su reproducción pero produjo más descendientes en cada periodo, en ambos niveles de alimento, en tanto que *A. rectangular* tuvo más periodos reproductivos pero produjo menos descendientes en cada uno de ellos (Figura 2). Las curvas de esperanza de vida en una edad específica fueron muy similares tanto para *M. triserialis* como para *A. rectangular*, en las dos densidades de alimento (Figura 3).

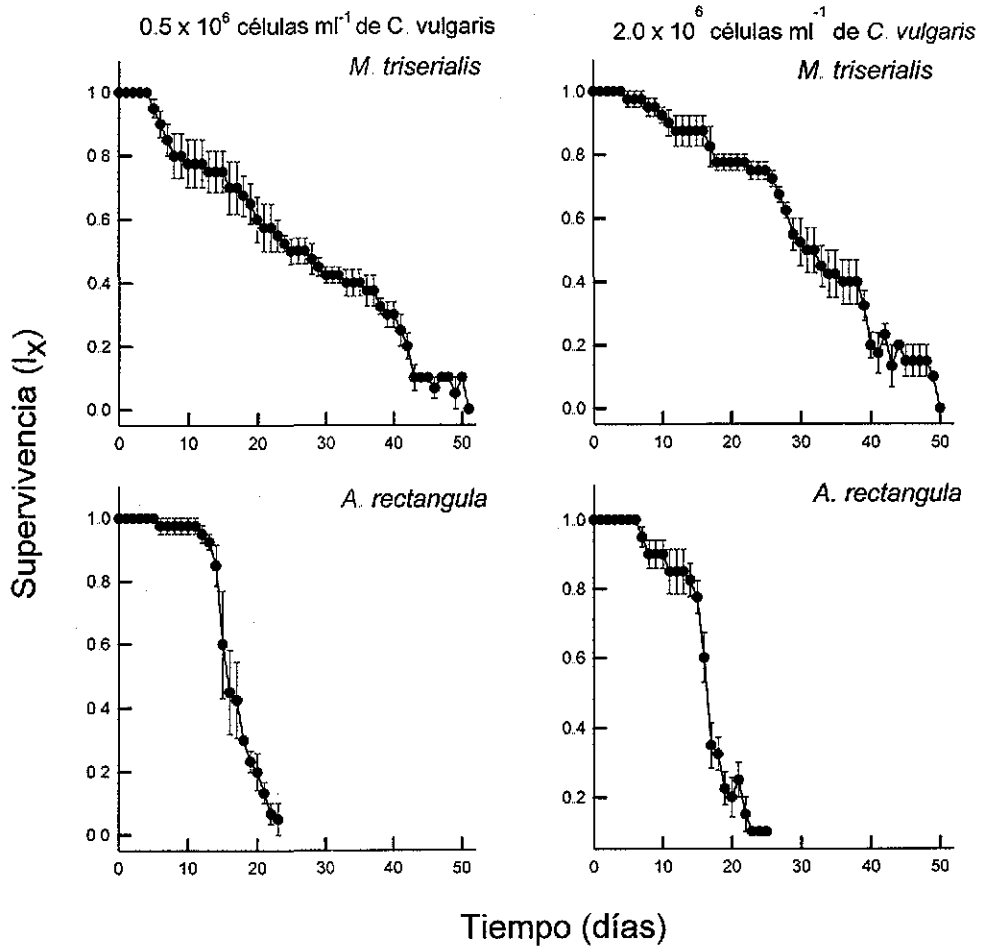


Figura 1 Curvas de supervivencia (I_x) en una edad específica (número ind./día) de *M. triserialis* y *A. rectangularis* con 0.5×10^6 células ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar, basados en cohortes de cuatro réplicas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

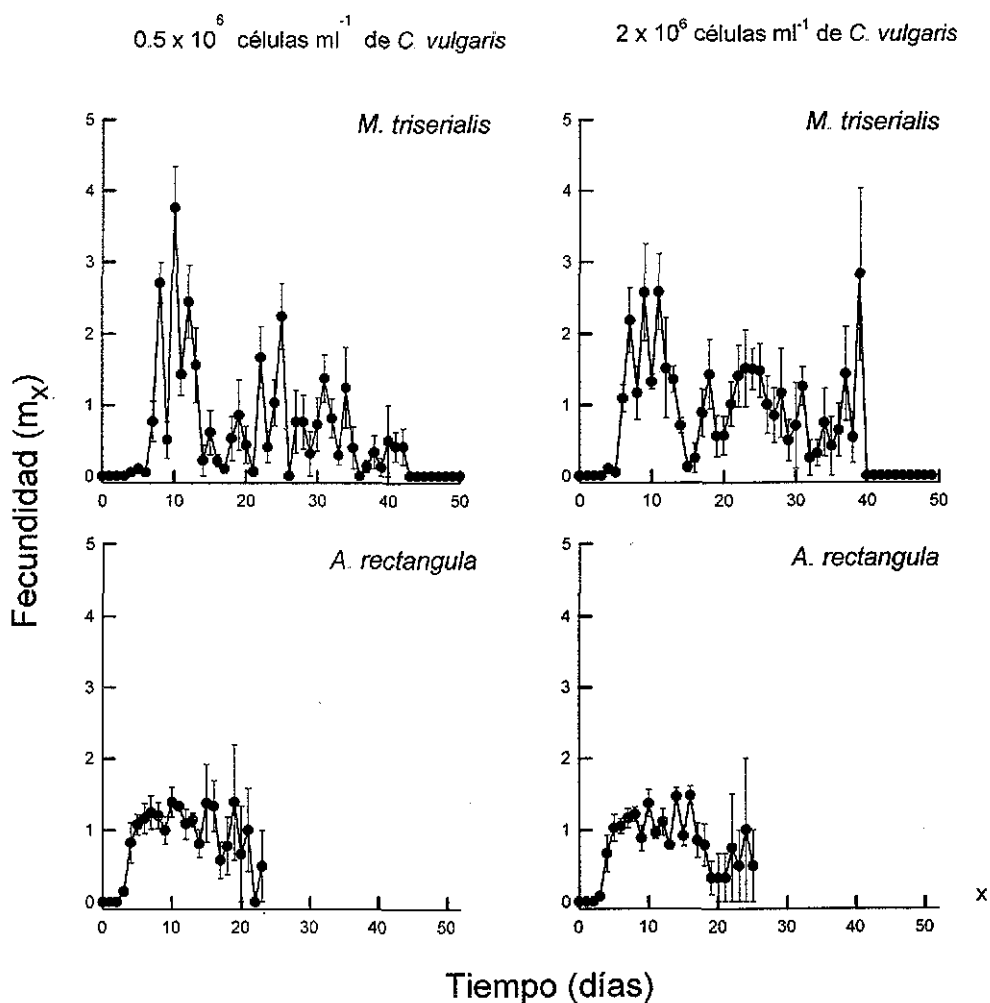


Figura 2. Curvas de fecundidad (m_x) en una edad específica (número de ind./hembra) de *M. triserialis* y *A. rectangula* con 0.5×10^6 células ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar, basados en cohortes de cuatro réplicas

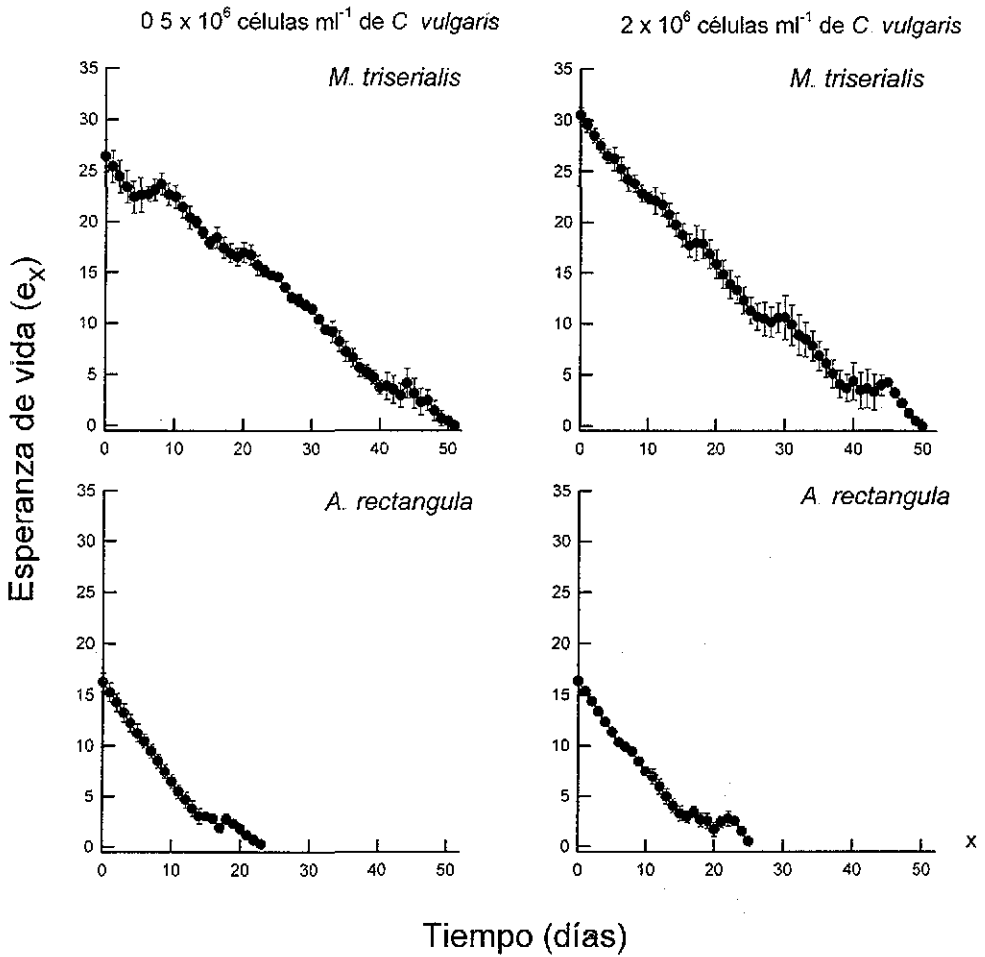


Figura 3 Curvas de esperanza de vida (e_x) en una edad específica (días) de *M. triseriatis* y *A. rectangula* con 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml^{-1} de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar basados en cohortes de cuatro réplicas.

Las variables seleccionadas derivadas de los datos de tablas de vida de las dos especies se presentan en la Tabla 1. En general, los niveles altos de *C. vulgaris* repercutieron en un incremento del promedio de supervivencia, tasa bruta y neta de reproducción, y la tasa de incremento poblacional para *M. triserialis*, en tanto que todas estas variables decrecieron marginalmente con el incremento de la densidad algal para *A. rectangula*. *M. triserialis* tuvo un promedio de supervivencia (31 días), tasa bruta de reproducción (38 neonatos/hembra) y tasa neta reproductiva (27 neonatos/hembra) y tiempo de generación (19 días) altos. *A. rectangula* en las dos concentraciones de alimento tuvo altas tasas de incremento poblacional (0.34 d^{-1}), debido probablemente, a su bajo tiempo de generación (10 días) el cual fue más alto que en *M. triserialis* (17-18 días).

Tabla 1. Variables seleccionadas de historia de vida obtenidas de la tabla de vida de *Macrothrix triserialis* grupo y *Alona rectangula* grupo en dos niveles de *Chlorella vulgaris* (0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml^{-1}). Se muestra el ciclo de vida promedio (días), tasa reproductiva bruta (neonatos por hembra (por supervivencia) durante su vida), tasa reproductiva neta (supervivencia neonatos/hembra/supervivencia), tiempo de generación (T) (días), y tasa de incremento poblacional (r) por día. Los valores representan la media \pm error estándar, basados en cuatro réplicas.

Taxa	Ciclo de Vida Promedio (días)	Tasa de Reprod. Bruta	Tasa de Reprod. Neta	Tiempo de Generación (días)	Tasa de Increm. Pobl. (r)
<i>A. rectangula</i> grupo					
Nivel de alga	18.35 \pm 0.731	18.84 \pm 1.34	14.72 \pm 0.62	10.18 \pm 0.20	0.34 \pm 0.01
0.5×10^6 células ml^{-1}					
2×10^6 células ml^{-1}	16.85 \pm 0.22	18.02 \pm 1.03	13.22 \pm 0.77	10.57 \pm 0.35	0.31 \pm 0.02
<i>M. triserialis</i> grupo					
Nivel de alga	26.92 \pm 1.59	30.37 \pm 0.50	19.00 \pm 2.12	16.92 \pm 0.68	0.25 \pm 0.01
0.5×10^6 células ml^{-1}					
2×10^6 células ml^{-1}	30.82 \pm 0.66	38.10 \pm 3.59	27.12 \pm 3.19	18.60 \pm 0.72	0.26 \pm 0.01

Estadísticamente, la densidad de alimento tuvo una influencia significativa ($p > 0.5$) solo en el promedio de supervivencia y las tasas bruta y neta de reproducción, de *M. triserialis*. En cambio, en *A. rectangula* el nivel de alimento no tuvo un efecto significativo ($p > 0.5$) en ninguna de las variables derivadas del estudio de tablas de vida (Tabla 2).

7.2 Crecimiento Poblacional

Las curvas de crecimiento poblacional de *M. triserialis* y *A. rectangula* en relación con los dos niveles de *C. vulgaris* se presentan en la figura 4. En general, las dos especies de cladóceros mostraron un incremento poblacional cuando se aumentaron los niveles de alimento. En el caso de *M. triserialis* después de casi tres semanas alcanzó su pico máximo de población, mientras que *A. rectangula* requirió de solo dos semanas. A pesar de los niveles de alimento, *M. triserialis* tuvo mayores picos de abundancia que *A. rectangula* (Figura 5). Sin embargo, *A. rectangula* tuvo una tasa de crecimiento poblacional alta (Figura 6) debido a que en menor tiempo alcanzó mayores picos de densidad. Estadísticamente, los niveles de alimento tuvieron un efecto significativo en los picos de densidad poblacional y en el incremento de la tasa de población en las dos especies de cladóceros ($p < 0.05$, Tabla 2)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 2. Análisis de varianza (ANOVA) realizado para seleccionar las variables de historia de vida de *Alona rectangula* grupo y *Macrothrix triserialis* grupo en dos niveles de *Chlorella vulgaris*. DF = grados de libertad, SS = suma de cuadrados, MS = media cuadrática, F-relación = *** p < 0.001 muy significativo; F = ** p < 0.01 significativo; F = (p > 0.05) no significativo.

Fuente	DF	SS	MS	F-relación
Estudio de crecimiento poblacional				
Densidad poblacional				
Máxima				
<i>A. rectangula</i> grupo				
Entre niveles de alga	1	8.020	8.020	6.20*
Error	6	7.760	1.29	
<i>M. triserialis</i> grupo				
Entre niveles de alga	1	27.085	27.085	7.97*
Error	6	20.401	3.4	
Tasa de incremento Poblacional				
<i>A. rectangula</i> grupo				
Entre niveles de alga	1	0.001	0.001	264.44***
Error	6	0.0000228	0.0000038	
<i>M. triserialis</i> grupo				
Entre niveles de alga	1	0.003	0.003	177.8***
Error	6	0.000	0.000	
Supervivencia				
<i>A. rectangula</i>				
Entre niveles de alga	1	4.500	4.500	3.86*
Error	6	7.000	1.17	
<i>M. triserialis</i>				
Entre niveles de alga	1	30.420	30.420	5.14*
Error	6	35.535	5.92	
Tasa reproductiva bruta				
<i>A. rectangula</i>				
Entre niveles de alga	1	1.337	1.337	0.24*
Error	6	34.109	5.68	
<i>M. triserialis</i>				
Entre niveles de alga	1	123.479	123.479	4.74*
Error	6	156.368	26.06	
Tasa reproductiva neta				
<i>A. rectangula</i>				
Entre niveles de alga	1	4.500	4.500	2.32*
Error	6	11.615	1.94	
<i>M. triserialis</i>				
Entre niveles de alga	1	132.031	132.031	4.48*
Error	6	176.647	29.44	
Tiempo de generación				
<i>A. rectangula</i>				
Entre niveles de alga	1	0.296	0.296	0.92*
Error	6	1.931	0.32	
<i>M. triserialis</i>				
Entre niveles de alga	1	5.678	5.678	2.87*
Error	6	11.876	1.98	
Tasa de incremento poblacional (r)				
<i>A. rectangula</i>				
Entre niveles de alga	1	0.001	0.001	1.00*
Error	6	0.006	0.001	
<i>M. triserialis</i>				
Entre niveles de alga	1	0.00048	0.00048	0.72*
Error	6	0.004	0.0006	

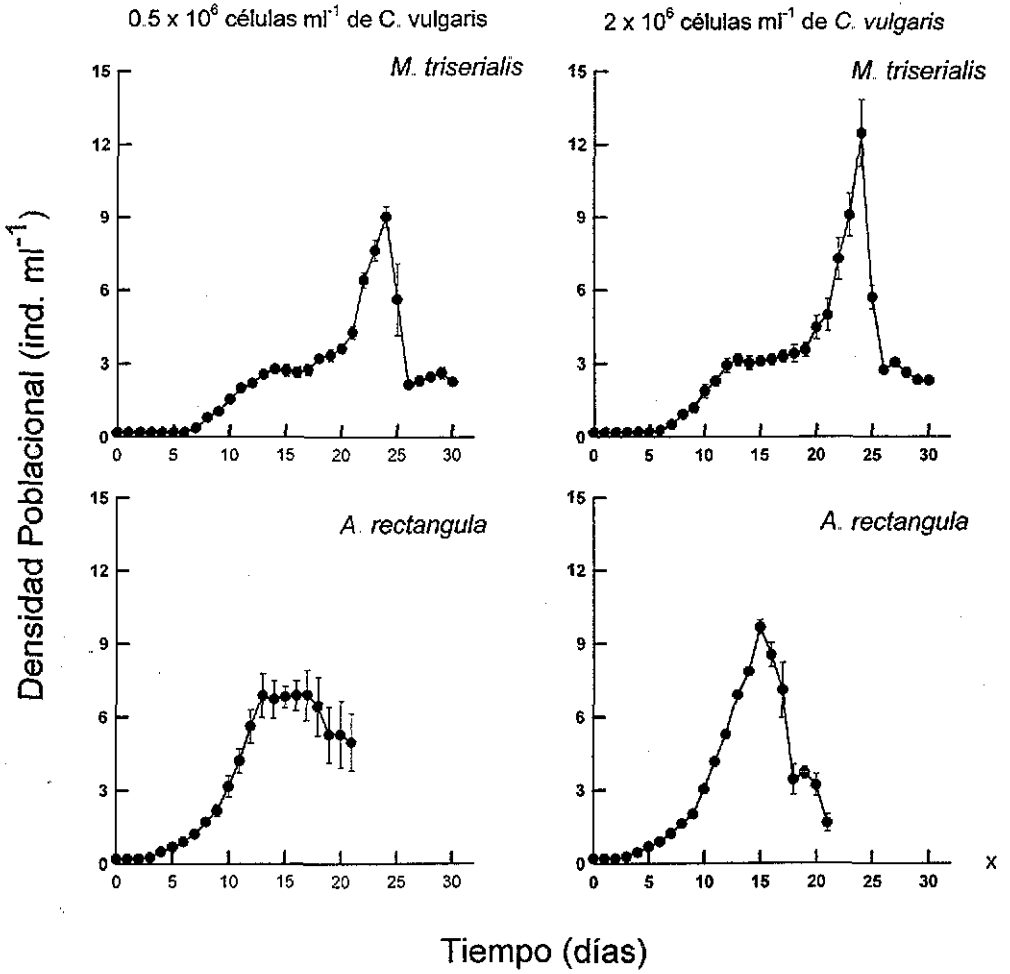


Figura 4. Curvas de crecimiento poblacional de *M. triserialis* y *A. rectangularis* con 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media ± error estándar basados en cohortes de cuatro réplicas

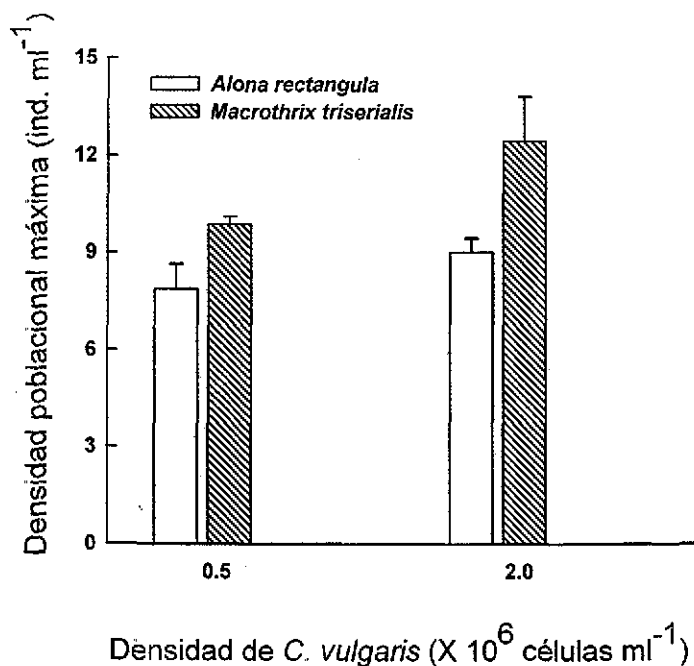


Figura 5. Densidades máximas de población (ind. ml⁻¹) de *M. triserialis* y *A. rectangularis* con 0.5×10^6 y 2×10^6 células ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar, basados en cohortes de cuatro réplicas

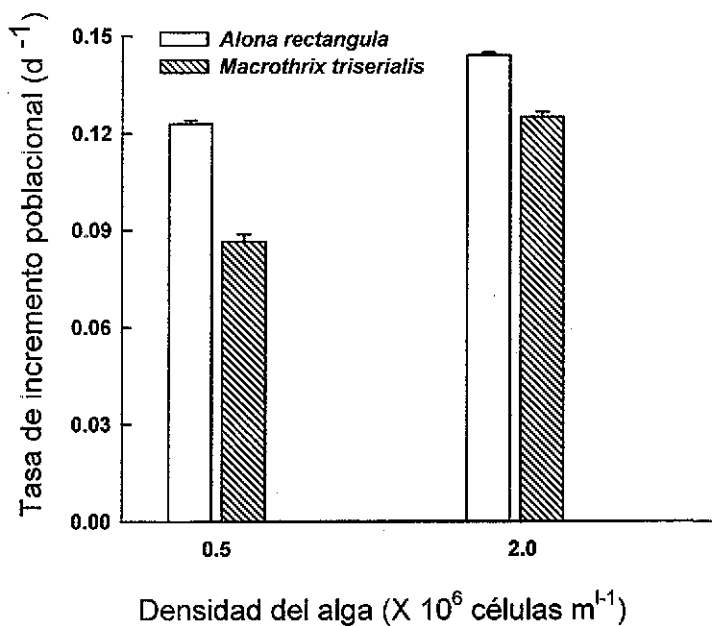


Figura 6 Tasa de incremento poblacional (ind. ml⁻¹) de *M. triserialis* y *A. rectangula* con 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la mediaterror estándar basados en cohortes de cuatro réplicas.

7.3 Competencia

Los resultados del efecto de la competencia sobre *M. triserialis* se explican en las figuras 7 y 8. En la figura 7 se presenta su densidad poblacional total con la concentración menor de *C. vulgaris*, 0.5×10^6 células ml^{-1} . Se observó que en esta concentración, el grupo control de *M. triserialis* (Mt 20) tuvo un crecimiento constante y alcanzó su mayor densidad poblacional hacia los 30 días. En el grupo con 15 *M. triserialis* y 5 *A. rectangula* (Mt 15 Ar 5), hubo algunas fluctuaciones y su densidad máxima se dio 29 días después, pero al parecer ni la competencia ni la concentración del alga afectaron su densidad.

En el grupo con 10 *M. triserialis* y 10 *A. rectangula* (Mt 10 Ar 10), *M. triserialis* alcanzó su densidad poblacional más alta hacia el día 30 con menor número de individuos ya que al parecer la competencia con *A. rectangula* le afectó así como la concentración de alga. En el grupo con 5 *M. triserialis* y 15 *A. rectangula* (Mt 5 Ar 15), *M. triserialis* tuvo su máxima densidad después de 28 días con un número bajo de organismos alrededor de 30 individuos, debido a que la competencia influyó grandemente en la población de *M. triserialis*. Como se observa en la figura 7, en todos los casos se presentó cierta continuidad en el tiempo cuando se obtuvo la densidad total de la población.

Los resultados de la densidad poblacional total con la concentración más alta de alimento (2×10^6 células ml^{-1}) de *M. triserialis* pueden observarse en la figura 8. El grupo control Mt 20, alcanzó su densidad máxima 29 días después con un número menor de individuos que en la concentración mínima de alimento. El grupo Mt 15 Ar 5, tuvo su densidad poblacional total 28 días después, y también en este caso el número de individuos fue significativamente menor que en la concentración de *C. vulgaris* de 0.5×10^6 células ml^{-1} , debido a que *M. triserialis* fue afectado por la competencia con *A. rectangula* y por la concentración de alimento.

Para el grupo Mt 10 Ar 10, la densidad poblacional total se presentó 29 días después con un número similar al de la concentración menor de alimento aunque, al parecer, la competencia tuvo efecto sobre el crecimiento de *M. triserialis*. El grupo Mt 5 Ar 15 obtuvo su densidad total 29 días después con un número de individuos bajo similar al de la menor concentración, por lo que puede inferirse que esto se debió a la competencia ejercida por *A. rectangula*.

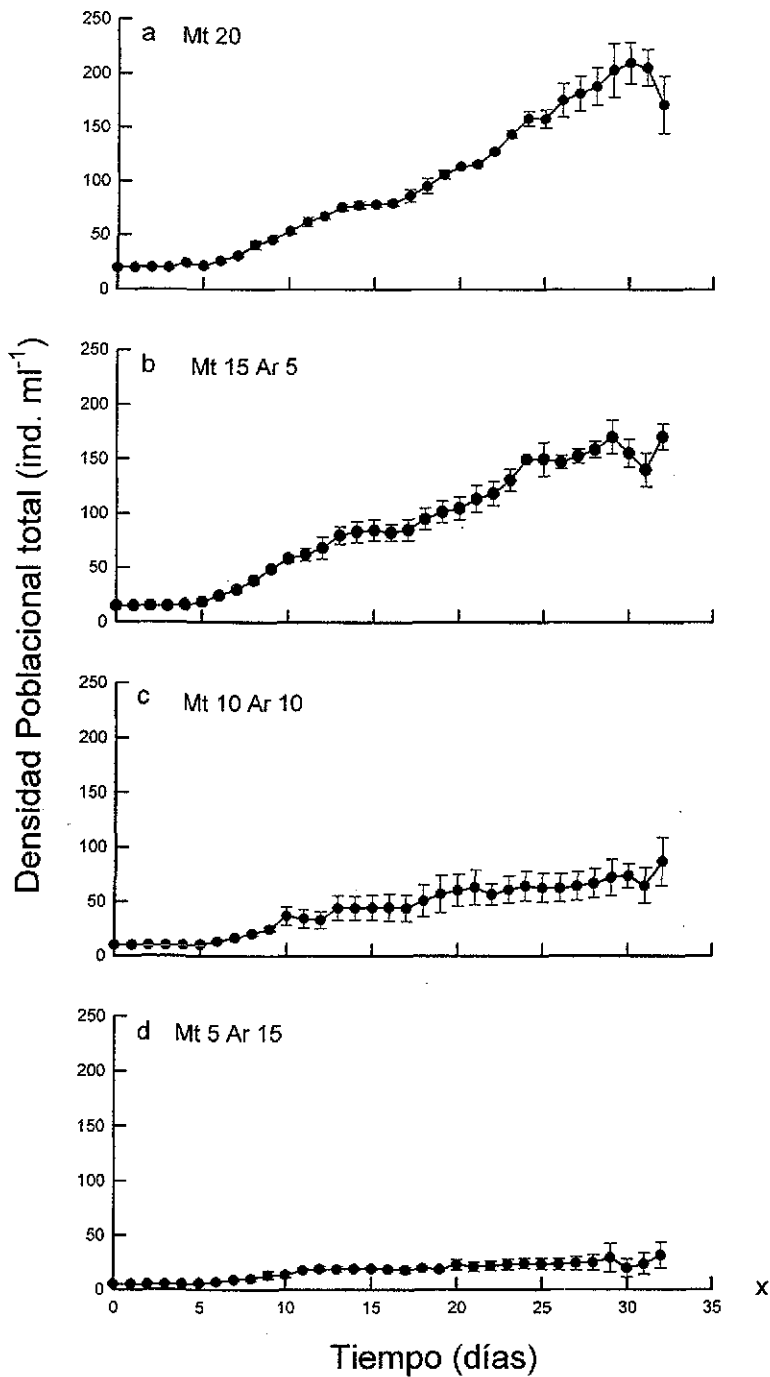


Figura 7. Densidad poblacional total (ind. ml⁻¹) de *M. triserialis* y *A. rectangularis* con 0.5×10^6 células de ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar, basados en cohortes de tres réplicas.

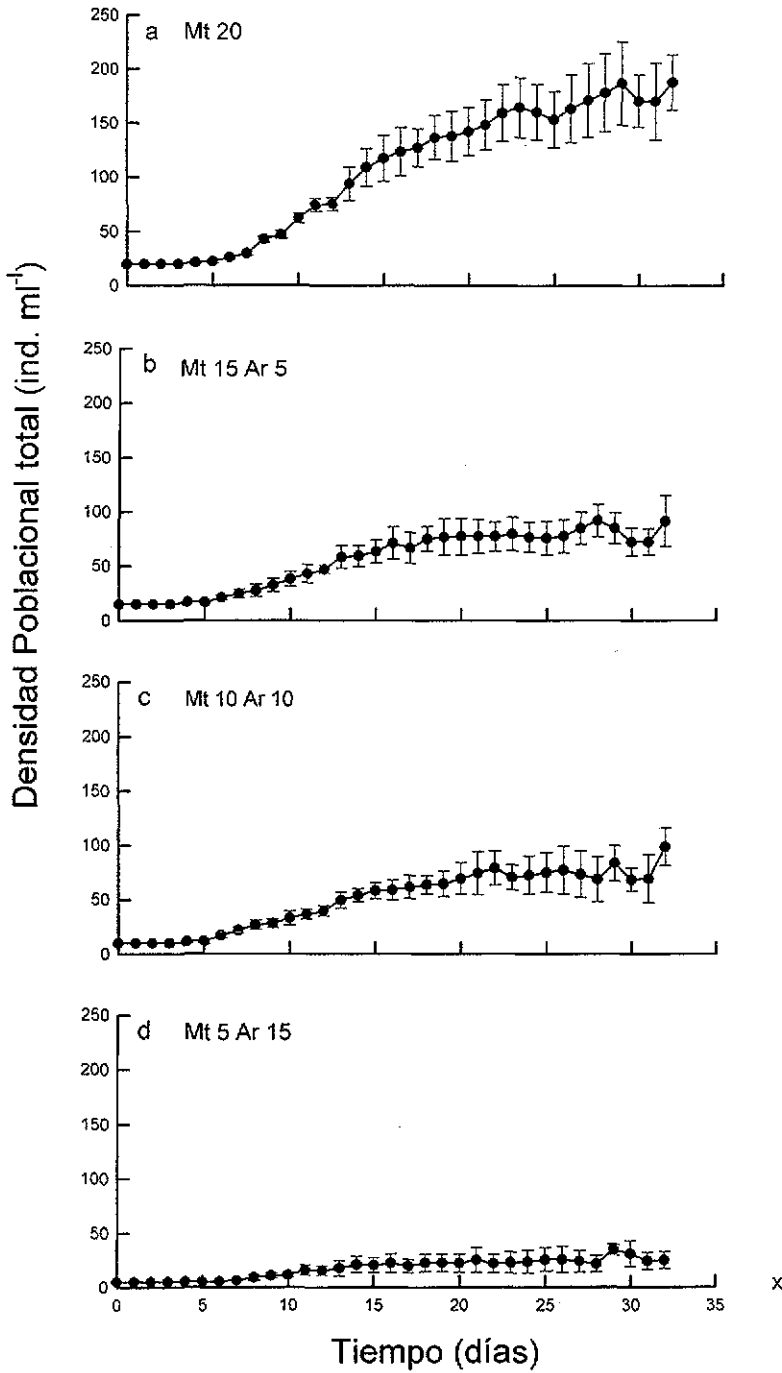


Figura 8. Densidad poblacional total (ind. ml⁻¹) de *M. triserialis* y *A. rectangularis* con 2.0×10^6 células ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar basados en cohortes de tres réplicas.

Los resultados del efecto de la competencia sobre *A. rectangula* se presentan en las figuras 9 y 10. En la figura 9 puede observarse que con la menor concentración de alimento (0.5×10^6 células ml^{-1}), el grupo control Ar 20, tuvo su densidad poblacional total después de 30 días con un número de individuos menor a 200. Al parecer el crecimiento de este grupo fue modificado por la concentración del alimento. En el grupo Ar 15 Mt 5 la densidad poblacional total ocurrió 30 días después con un número de individuos bajo debido a la interacción competitiva que tuvo *A. rectangula* con *M. triserialis*.

El grupo Ar 10 Mt 10 alcanzó su densidad total 28 días después, con un número escaso de individuos, lo cual indica que la población de *A. rectangula* fue afectada por la competencia con *M. triserialis*. Para el grupo Ar 5 Mt 15 la densidad total se obtuvo 29 días después con el número de individuos más bajo que en los grupos anteriores, lo cual puede atribuirse a que la competencia con *M. triserialis* le afectó.

Los resultados de *A. rectangula* con la mayor concentración de *C. vulgaris* (2×10^6 células ml^{-1}) pueden observarse la figura 10. El grupo control Ar 20 tuvo su densidad poblacional total 30 días después y un número de individuos mayor que en la concentración menor de alga. El grupo Ar 15 Mt 5 alcanzó su densidad total de población 29 días después, con un número de individuos mayor que en la anterior concentración de *C. vulgaris*, por lo que al parecer la competencia con *M. triserialis* no le dañó.

En el grupo Ar 10 Mt 10 la densidad poblacional total fue de 26 a 28 días, aunque antes ocurrió una baja en la población. Al parecer esta concentración de alimento le favoreció tanto en su crecimiento como en la competencia. En el grupo Ar 5 Mt 15 se presentó 31 días después de iniciado el experimento con un mayor número de individuos que en la concentración de alimento anterior, y también la competencia con *M. triserialis* le afectó menos.

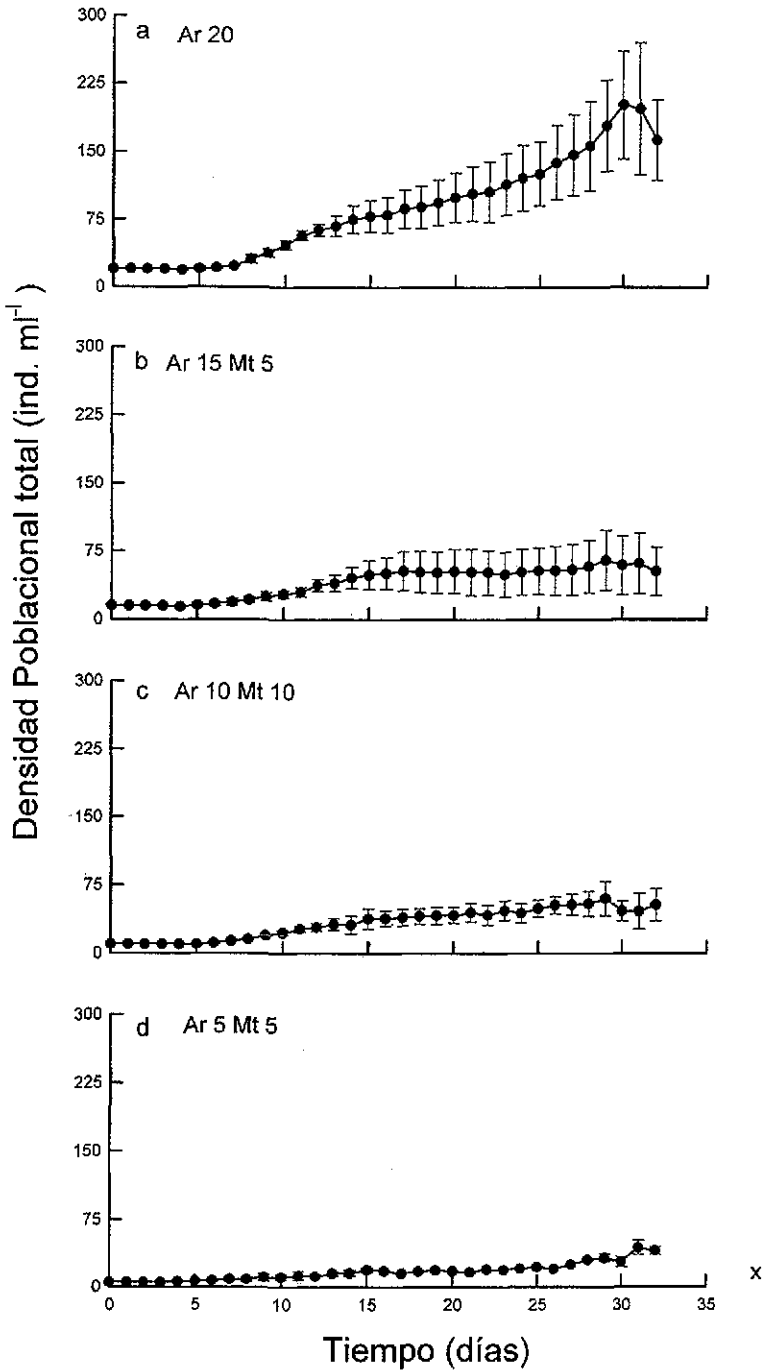


Figura 9. Densidad poblacional total (ind. ml⁻¹) de *A. rectangula* y *M. triserialis* con 0.5×10^8 células ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar basados en cohortes de tres réplicas.

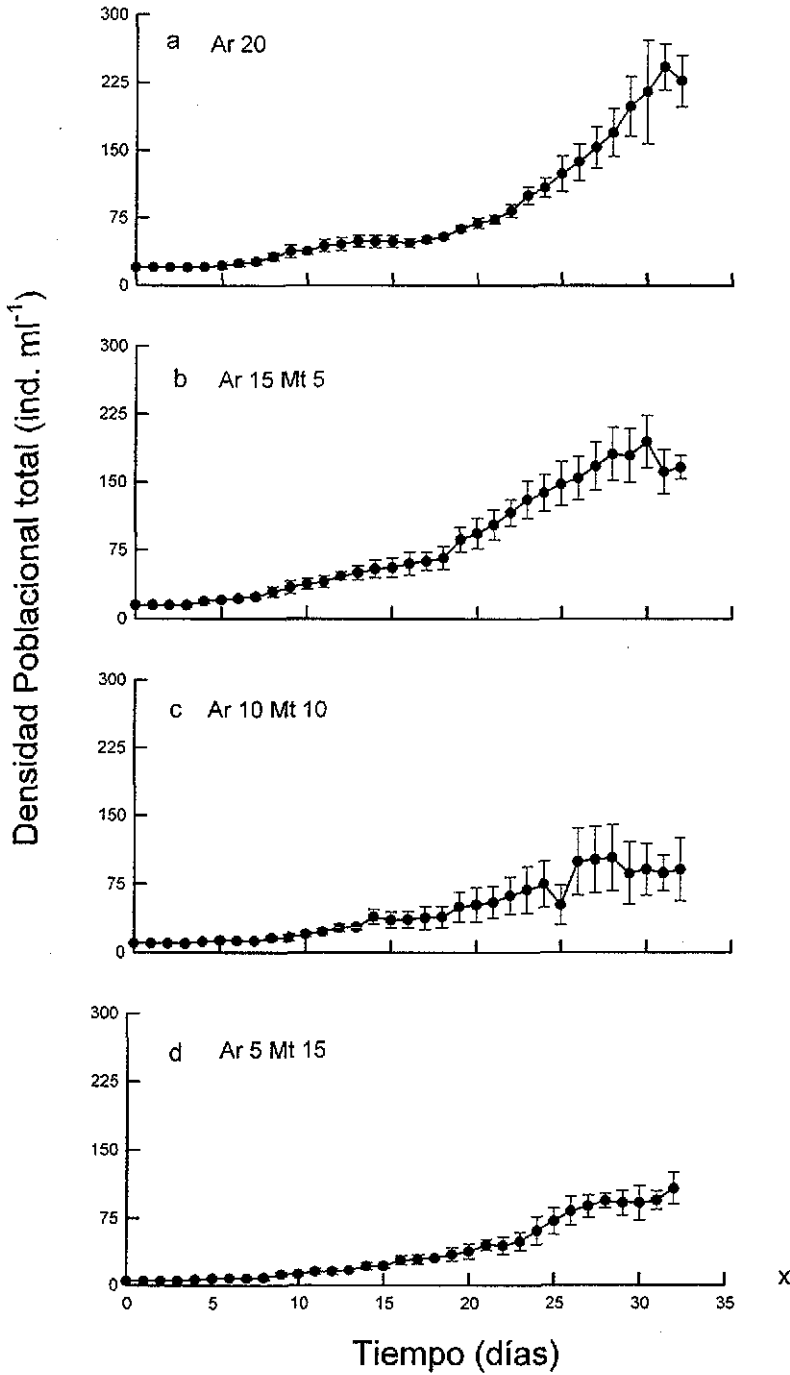


Figura 10. Densidad poblacional total (ind. ml⁻¹) de *A. rectangula* y *M. triserialis* con 2.0×10^6 células ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar basados en cohortes de tres réplicas.

TESIS CON
FALTA DE ORIGEN

En la figura 11 se observa que la densidad poblacional máxima de *M. triserialis* ocurrió en la menor concentración de alimento en todos los grupos pues, como se describió anteriormente, el alimento y la competencia afectaron a esta especie de manera significativa en la mayor concentración de alimento.

En esta figura, también se presentan los resultados de la máxima densidad poblacional de *A. rectangula* en las dos concentraciones de alimento y puede verse que fue en la concentración mayor de *C. vulgaris* (2.0×10^6 células ml^{-1}), donde alcanza su densidad poblacional máxima en todos los grupos, siendo notablemente mayor, que en la concentración mínima de *C. vulgaris* (2.0×10^6 células ml^{-1}) en donde también fue influida por la competencia.

La densidad poblacional máxima alcanzada durante el trabajo experimental fue significativamente más baja, para las dos especies, conforme se incrementó el estrés de la competencia, lo que no aconteció con los grupos control (Mt 20 y Ar 20) (Figura 11)

Se observó un impacto significativo en la cantidad inicial de inoculación sobre la densidad poblacional alcanzada por cada especie ($p < 0.01$, Tabla 3). Por otro lado, la concentración de alimento tuvo un impacto significativo en el pico de densidad poblacional alcanzado solo en el caso de *A. rectangula* ($p < 0.05$, Tabla 3)

En la figura 12 pueden apreciarse las densidades máximas por día de *M. triserialis* que ocurrieron en las dos concentraciones de alimento en los cuatro grupos. En la concentración mayor de *C. vulgaris* la densidad máxima por día fue entre el día 28 y 30, en cambio en la concentración menor de alimento hubo una fluctuación mayor dado que ocurrió entre el día 23 y 30.

Estos resultados pueden atribuirse a que en algunos días se presentaba mayor cantidad de neonatos de esta especie (hasta 30) en cualquiera de las dos concentraciones de alimento. En esta misma figura, se muestran las densidades máximas por día de *Alona rectangula* en las dos concentraciones de alimento

La mayor concentración favoreció una densidad más alta por día en todos los grupos, ya que se observó que casi tuvieron su densidad máxima el mismo día (día 28 y 30). En cambio, en la menor concentración fue un poco más fluctuante, del día 26 al 30.

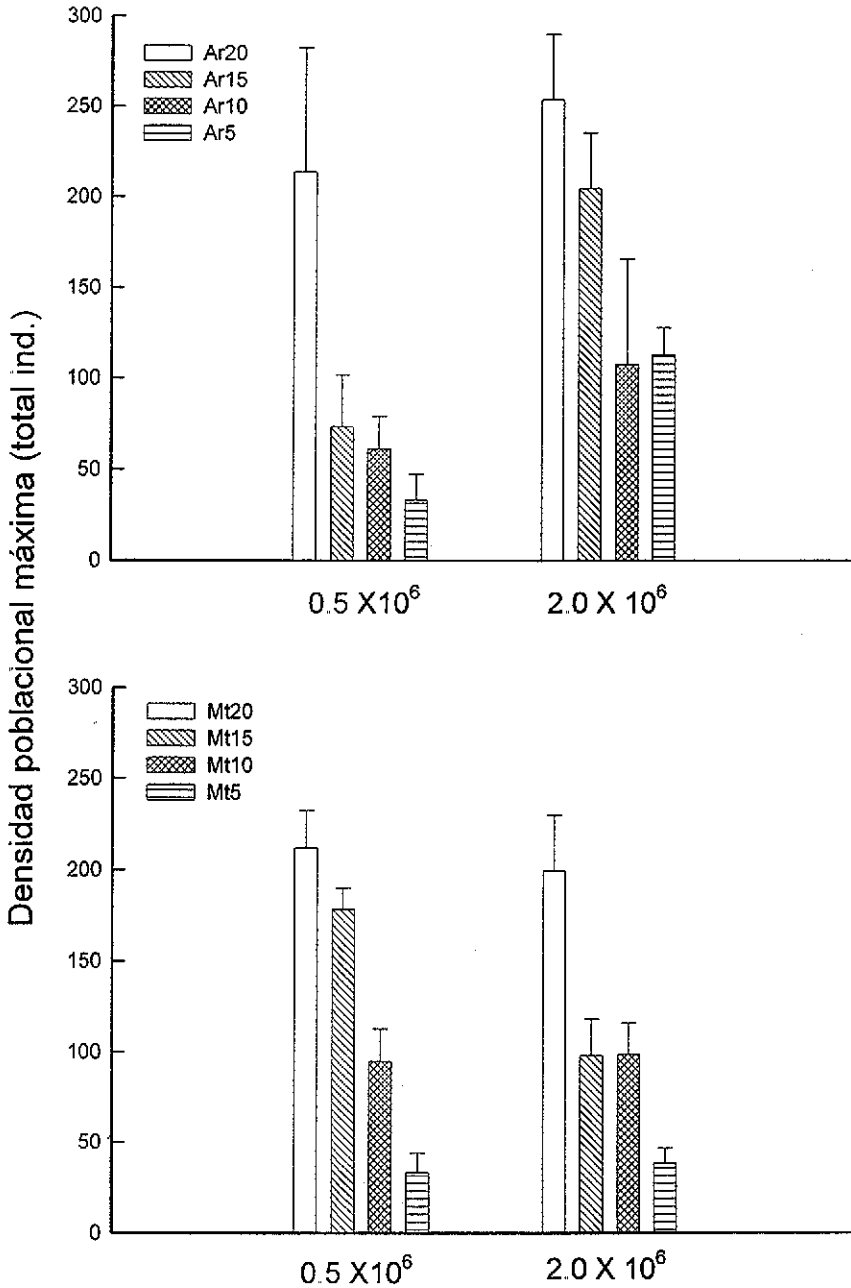


Figura 11. Densidad poblacional máxima (total ind.) de *A. rectangula* y *M. triserialis* en 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml^{-1} de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar basados en cohortes de tres réplicas.

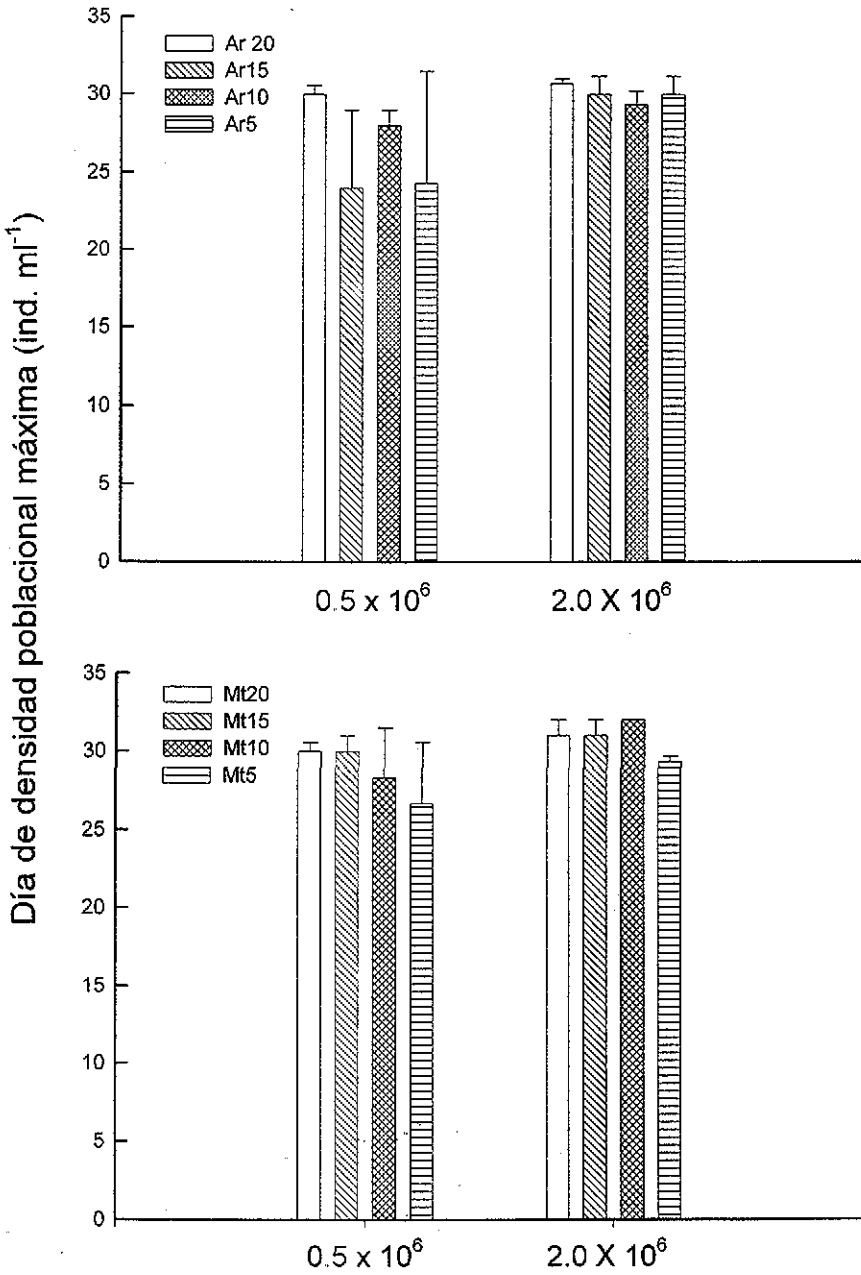


Figura 12 Día de densidad poblacional máxima (ind. ml^{-1}) de *A. rectangula* y *M. triserialis* con 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml^{-1} de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar basados en cohortes de tres réplicas.

Los resultados de la tasa de incremento poblacional tanto de *M. triserialis* como de *A. rectangula* se presentan en la figura 13. Puede advertirse que el nivel de alimento no afectó a *M. triserialis*, pero sí la competencia que fue altamente significativa. Como puede observarse, en la concentración menor de alimento (0.5×10^6 células ml^{-1}), en el grupo Mt 5 Ar 15, se aprecia el efecto de la competencia, el cual fue más obvio en el grupo Mt 15 Ar 5 en las dos concentraciones de alimento.

En el caso de *A. rectangula*, el nivel de alimento no afectó el incremento poblacional, pero sí la competencia, como aconteció en el grupo Ar 15 Mt 5 en la concentración de *C. vulgaris* 0.5×10^6 células ml^{-1} y en la combinación Ar 5 Mt 15 en ambas concentraciones de alimento.

La tasa de incremento poblacional estuvo entre 0.022 y 0.07 para *A. rectangula* y entre 0.024 y 0.075 para *M. triserialis*. En general hubo un impacto significativo de ambas concentraciones de alimento y la presión diferencial de competencia creada por la densidad diferente de inoculación en el caso de *M. triserialis* ($p < 0.001$, Tabla 3). Sin embargo, en el caso de *A. rectangula*, el impacto significativo fue únicamente por la presión de la competencia debida a la densidad diferencial de *Macrothrix* (0.001, Tabla 3), *M. triserialis* (0.001, Tabla 3) pero no por la concentración de alimento ($p > 0.05$, Tabla 3) sobre las tasas de incremento poblacional.

Estadísticamente sólo la competencia tuvo un efecto significativo en el incremento de la tasa de población de *A. rectangula* ($p < 0.001$).

El tamaño de *A. rectangula* estuvo en el intervalo de 370 a 440 μm en tanto que el de *M. triserialis* fue de 590 a 780 μm (Figura 14). Las dos concentraciones de alimento y las diferencias en la presión de competencia creadas por las densidades diferentes del inoculo inicial utilizado, tuvieron un impacto significativo en el tamaño corporal ($p < 0.01$) Se obtuvo un mayor crecimiento somático al incrementarse el alimento disponible y decrecer la presión de la competencia entre las dos especies experimentales

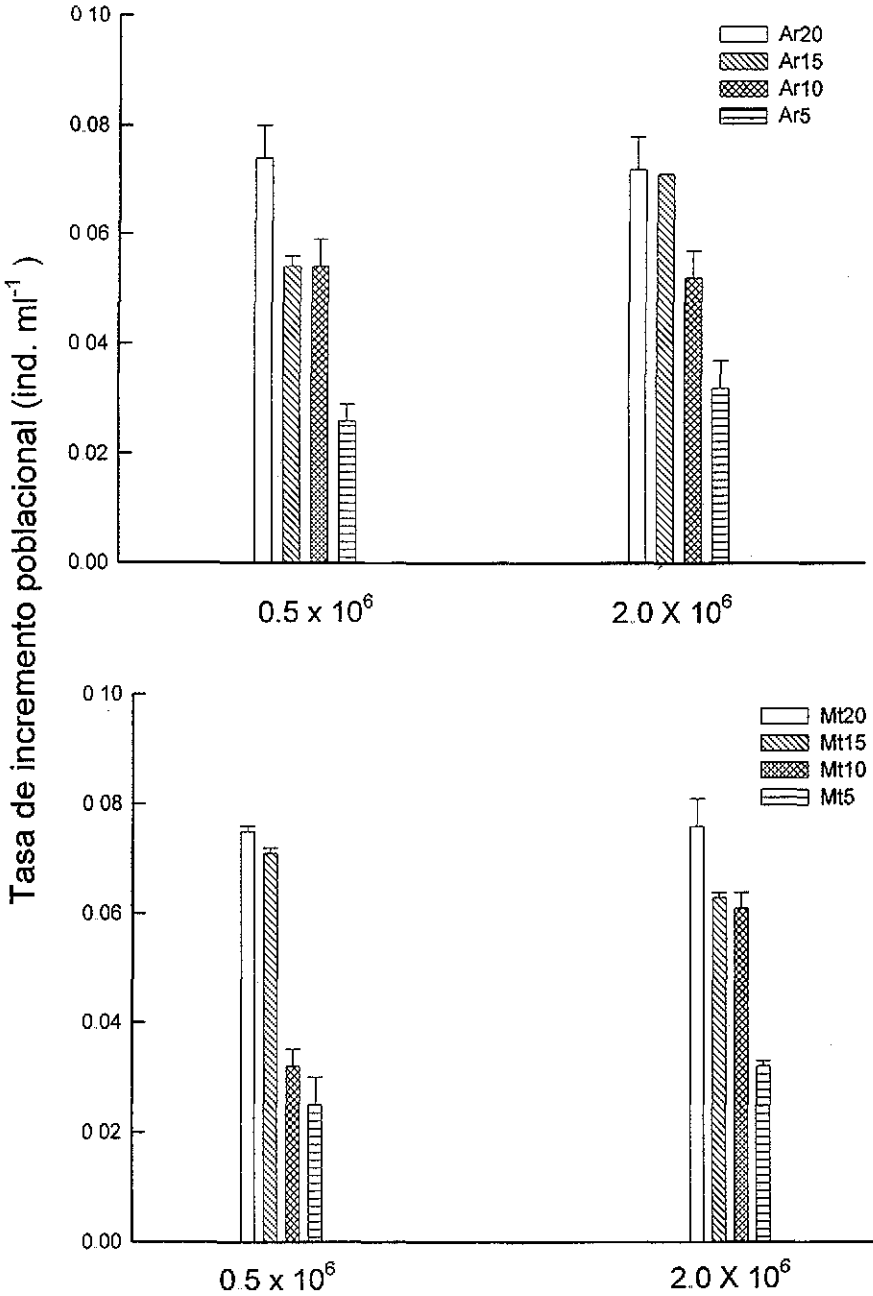


Figura 13. Tasa de incremento poblacional (ind. ml^{-1}) de *A. rectangularis* y *M. triserialis* con 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml^{-1} de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar basados en cohortes de tres réplicas

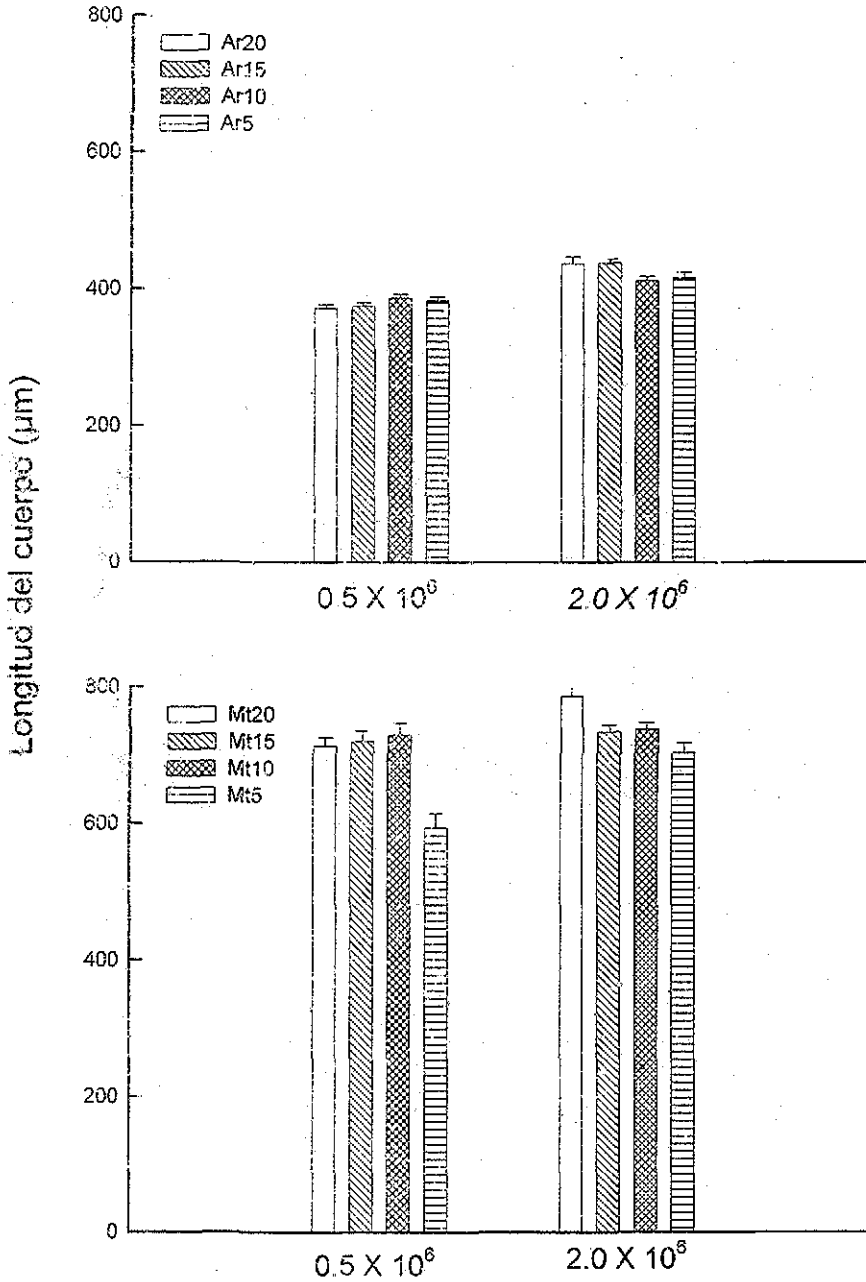


Figura 14. Longitud del cuerpo (μm) de *A. rectangula* y *M. triserialis* con 0.5×10^6 y 2.0×10^6 células ml^{-1} de *Chlorella vulgaris*. Se muestran los valores de la media \pm error estándar basados en las medidas de quince individuos de cada grupo.

Tabla 3 Análisis de varianza (ANOVA) que muestran la densidad poblacional máxima, día de densidad máxima, tasa de incremento poblacional (r) de *Alona rectangula* y *Macrothrix triserialis* en el fenómeno de competencia en los dos niveles de alimento. DF = grados de libertad, SS = suma de cuadrados, MS = media cuadrática, F = F-relación = ***p < 0.001 muy significativo; F = **p < 0.01 significativo; F = *p > 0.05 no significativo.

Fuente	DF	SS	MS	F
Densidad poblacional máxima				
<i>Alona rectangula</i>				
Nivel de alga (A)	1	33301.500	33301.50	9.18**
Competencia (B)	3	97013.000	32337.67	8.35**
Interacción (A X B)	3	7792.156	2597.39	0.67*
Error	16	58070.688	3629.42	
<i>Macrothrix triserialis</i>				
Nivel de alga (A)	1	2625.063	2625.06	2.57*
Competencia (B)	3	91930.125	30643.38	28.07***
Interacción (A X B)	3	7362.438	2454.15	2.25*
Error	16	16373.344	1023.33	
Día de densidad poblacional máxima				
<i>Alona rectangula</i>				
Nivel de alga (A)	1	70.043	70.04	2.30*
Competencia (B)	3	43.459	14.49	0.45*
Interacción (A X B)	3	35.457	11.82	0.36*
Error	16	488.000	30.50	
<i>Macrothrix triserialis</i>				
Nivel de alga (A)	1	20.168	20.17	1.66*
Competencia (B)	3	16.500	5.50	0.43*
Interacción (A X B)	3	7.166	2.39	0.18*
Error	16	194.000	12.13	
Tasa de incremento poblacional				
<i>Alona rectangula</i>				
Nivel de alga (A)	1	0.000	0.00	2.25*
Competencia (B)	3	0.006	0.00	34.23***
Interacción (A X B)	3	0.000	0.00	1.96*
Error	16	0.001	0.00	
<i>Macrothrix triserialis</i>				
Nivel de alga (A)	1	0.000	0.00	10.61***
Competencia (B)	3	0.008	0.00	85.71***
Interacción (A X B)	3	0.001	0.00	11.91***
Error	16	0.000	0.00	

8. DISCUSIÓN

8.1 Tablas de Vida y Crecimiento Poblacional de *A. rectangula* y *M. triserialis*.

El efecto de la concentración de alimento en las características de la historia de vida de las especies de cladóceros podría diferir ampliamente dependiendo de varios factores. Por ejemplo, las especies bien adaptadas a altas concentraciones de alimento muestran un incremento en la supervivencia y crecimiento de la población con el aumento de los niveles del alimento. Nandini y Sarma (2000) observaron que la especie pelágica *Ceriodaphnia dubia* mostró un aumento en la tasa de incremento poblacional al elevarse los niveles de *C. vulgaris* de 0.5×10^6 a 4.5×10^6 células ml^{-1} mientras que el cladócero litoral *Pleuroxus aduncus* presentó un decremento en las tasas de reproducción bruta y neta, así como en la tasa de incremento poblacional, al elevar la densidad de alimento. Lo mismo ocurrió con las especies utilizadas en este trabajo, *M. triserialis* y *A. rectangula*, que mostraron tasas de crecimiento bajas cuando el alga *C. vulgaris* proporcionada como alimento aumentó de 0.5 a 2.0×10^6 células ml^{-1} .

Es importante resaltar que la respuesta de los cladóceros a los que se les proporcionan diferentes niveles de alimento puede contrastar dependiendo del tipo de experimento que se esté llevando a cabo. Por ejemplo, en el caso de estudios sobre tablas de vida demográficas, los neonatos nacidos durante el periodo experimental son eliminados diariamente, quedando solo los individuos inoculados inicialmente los cuales no sufren la competencia intraespecífica, fenómeno que sí ocurre en los estudios de crecimiento poblacional donde los neonatos no son removidos lo cual provoca un fuerte estrés debido a la competencia que se da por el espacio y el alimento, tal como aconteció en el experimento llevado a cabo en este trabajo.

En el estudio de la tabla de vida demográfica de *Alona rectangula*, el valor de la tasa de incremento poblacional (r) no fue afectado significativamente por el nivel de alimento, en tanto que su crecimiento poblacional sí estuvo influenciado por el alimento. Los datos de las variables de la historia de vida tanto de *Macrothrix triserialis* como de *Alona rectangula* estuvieron dentro del intervalo registrado para muchos otros cladóceros (Gliwicz, 1990; Nandini, 2000, Nandini y Sarma, 2000). De acuerdo con

algunos autores (Robertson, 1990; Lüring y Van Donk, 1997, Nandini *et al.*, 1998), los cladóceros bentónicos generalmente tienen tasas más bajas de incremento poblacional comparadas con las especies pelágicas. Por ejemplo, mientras *Pleuroxus aduncus* tuvo una tasa de crecimiento de 0.15 por día (Nandini y Sarma, 2000), organismos del género *Moina* pueden tener valores de r tan altos como 0.60-0.80 por día (Hanazato, 1990; Nandini y Rao, 1998), dependiendo de la temperatura y el tipo de alimento que se les proporcione.

En el caso de *A. rectangularis* y *M. triserialis* que son especies bentónicas como *P. aduncus*, éstas también presentaron valores de r bajos, dado que estos fueron menores de 0.15. Allan y Goulden (1980) encontraron que la familia Chydoridae, a la cual pertenece *A. rectangularis*, tiene bajas tasas de reproducción y en ocasiones sus tasas de crecimiento son negativas debido principalmente a su baja fertilidad. Otra diferencia importante que existe entre cladóceros litorales y pelágicos es la larga fase lag precedente al momento en que ellos alcanzan la tasa máxima de crecimiento de su fase exponencial, lo que da como resultado tasas bajas de crecimiento debido a la competencia entre los cladóceros bentónicos y los pelágicos.

Hasta la fecha, han sido muy pocos los estudios publicados sobre el cultivo y las variables demográficas de cladóceros litorales y bentónicos, a pesar de que su diversidad es muy alta en muchos cuerpos de agua. Tan solo en México, más del 65% de los cladóceros conocidos, habitan esas zonas (Elías-Gutiérrez *et al.*, 1999). Otra causa es que es difícil obtener una fuente confiable y cuantificable de su dieta natural (Nandini y Sarma, 2000), debido a que no existe información acerca de cómo cultivarlos. Las especies litorales podrían jugar un papel importante en aguas someras, por ejemplo como alimento para las larvas y crías de peces de esas regiones, debido a que éstas viven en estas zonas por la protección que las macrófitas les proporcionan. Otra ventaja es que se mueven más lentamente que las especies pelágicas, tales como *Daphnia* y *Moina*, que habitan la columna de agua, fenómeno que las hace muy accesibles a sus depredadores. Se sabe que algunos cladóceros litorales que habitan esta región podrían ser tan grandes como las especies pelágicas. Tal es el caso de *Simocephalus vetulus* que puede medir más de 2000 μm , por lo que serían visibles para sus depredadores.

8.2 Competencia entre *A. rectangula* y *M. triserialis*

Cuando dos o más especies diferentes compiten por los mismos recursos bajo condiciones ambientales estables, una de ellas es eliminada de acuerdo con el principio de exclusión competitiva (Gause, 1934, Hutchinson, 1961). En este experimento no ocurrió así. Esto podría explicarse por la duración de los ciclos de vida de las dos especies experimentales, dado que *A. rectangula* se reproduce más rápidamente que *M. triserialis*. Debido a este hecho, no pudieron darse las condiciones adecuadas para el dominio de alguna de las dos especies.

La competencia explotativa es más importante entre especies de talla similar que por interferencia (Lampert y Sommer, 1997). Los factores que afectan la competencia son tasas de crecimiento, la disponibilidad de alimento, la habilidad para aguantar el estrés, la resistencia a la inanición y la densidad inicial de los taxa que compiten (Romanovsky y Feniova, 1985; Matveev, 1985). La diferencia de tamaño no fue suficiente para que *M. triserialis*, que es más grande que *A. rectangula*, excluyera a la población de esta última. Este fenómeno se ha observado entre *Daphnia* y *Bosmina* (DeMott y Kerfoot, 1982) en donde la primera deprime a la segunda pero sin excluirla del todo, y en ocasiones *Bosmina* domina la situación. Lo mismo ocurrió con *A. rectangula*, cuando el nivel del agua fue alto.

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



facilitación en el que las especies que interactúan no se eliminan unas a otras, sino que de cierta manera se favorecen. Varios experimentos realizados por algunos investigadores tanto en el campo como en el laboratorio, han dado resultados similares (Sprules, 1972; Hall *et al* , 1976; Romanovsky y Feniova, 1985). También se ha observado que las especies litorales tienen mayor capacidad para coexistir que las especies pelágicas y que su densidad así como su riqueza específica también son mayores.

Por otra parte, se ha supuesto que la competencia entre cladóceros litorales esté en función de la disponibilidad de nichos. Es decir, que en un sistema natural los cladóceros podrían habitar entre la vegetación sumergida, así como también cerca o dentro de sus raíces. Aunque la selección del sustrato se considera importante para la distribución de los cladóceros, la mutua presión competitiva de dos o más especies podría dar como resultado diferencias en las abundancias relativas. Esto podría aumentar la capacidad para filtrar más alimento del medio provocando una competencia explotativa o demandando la coexistencia física de especies de talla pequeña, lo que llevaría a una competencia por interferencia mecánica (Gilbert, 1988 b).

Los límites de la competencia explotativa son los requerimientos umbrales de alimento que cada especie tiene, dado que por debajo de cierto nivel de alimento algunos cladóceros simplemente no pueden sobrevivir ni reproducirse por lo que son eliminados (Gliwicz, 1990). Otro punto es el tamaño de los taxones que compiten, el cual restringe la competencia mecánica. Esto sucede únicamente cuando las diferencias de talla de las especies zooplanctónicas que conviven, como en este estudio, son bastante grandes ($> 1000 \mu\text{m}$) (Gilbert, 1988 b).

Los estudios de laboratorio han mostrado que la disponibilidad de alimento por debajo o por encima del nivel umbral de alimento provoca fuertes oscilaciones en la dinámica de competencia del zooplancton por un periodo de tiempo. Kreutzer y Lampert (1999) han demostrado que una quimiostasis controlada de los niveles umbrales de alimento, es un buen pronóstico de la capacidad competitiva de las especies. Sin embargo, la aplicación de ésta en estudios de competencia está fuertemente limitada por la organización estricta del diseño experimental, lo que causa frecuentes fallas, al igual que por la poca experiencia con algunos taxones y la inclusión escasa tanto de caracteres

físicos como biológicos para calcular la falta de adaptación ante los cambios constantes en los sistemas naturales. Van der Hoeven (1989) revisó varios trabajos sobre dinámica de poblaciones de cladóceros planctónicos concluyendo que las desviaciones debidas a las variaciones en el diseño experimental son más fuertes que las desviaciones esperadas en los modelos de crecimiento en la competencia.

Por ser *A. rectangula* la más pequeña de las dos especies experimentales de este estudio, se podría esperar que su umbral límite de alimento fuera más bajo cuando creciera en quimiostasis (Gliwicz, 1990). Las especies con bajos umbrales de alimento normalmente no compiten con las de niveles altos (Kreutzer y Lampert, 1999). Los resultados obtenidos en este trabajo muestran esta tendencia, aunque el impacto de la densidad inicial de organismos inoculada también influyó. Por ejemplo, en densidades iniciales iguales en los tratamientos de competencia, el pico poblacional de *A. rectangula* se redujo 25% en comparación con el grupo control. Bajo condiciones similares, *M. triserialis* sufrió solo una reducción del 11%. La habilidad para resistir la presión competitiva con el incremento de la disponibilidad de alimento, en términos del aumento en la tasa de población, fue también más evidente en el caso de *M. triserialis* que de *A. rectangula*.

Los estudios realizados sobre el papel que tiene la densidad inicial inoculada de organismos zooplanctónicos, han mostrado que este factor puede ser de considerable importancia en la determinación del resultado de la competencia entre especies (Margalef, 1989). Existen varios experimentos acerca de este factor, que han sido realizados con rotíferos pero no con cladóceros. Por ejemplo, Sarma *et al.* (1996) demostraron que el pequeño rotífero *Anuraeopsis fissa* puede competir con *Brachionus calyciflorus* que es un rotífero grande, solo en densidades inoculadas de 100 ind ml^{-1} y en altas concentraciones de alimento ($40.5 \times 10^6 \text{ células ml}^{-1}$). En este experimento también se demostró la capacidad de *M. triserialis* y *A. rectangula* para tolerar mejor la presión competitiva en la mayor densidad inoculada.

Las interacciones de competencia entre los cladóceros pelágicos y los rotíferos a menudo llevan a la extinción de especies pequeñas (Gilbert, 1988 b; Sarma *et al.*, 1996). Los rotíferos pelágicos pueden evitar los efectos adversos de la presencia de los cladóceros de talla grande por medio de una conducta

evasiva, como el movimiento en flecha de *Hexarthra*, el cual le permite coexistir mejor con grandes cladóceros como son *Moina* y *Daphnia* (Kak y Rao, 1988). Entre taxa de cladóceros y rotíferos litorales, parece ser un hecho común (Nandini *et al.*, 1998; Nandini y Sarma, 2002). En este estudio, fue evidente un impacto distinto en la presión de competencia en términos del descenso de las tasas de crecimiento poblacional. No obstante, se encontró que tanto *A. rectangula* como *M. triserialis* permanecieron en los vasos hasta el fin de los experimentos. Al parecer, la capacidad de coexistir es más común entre los cladóceros litorales y bentónicos que entre los taxa pelágicos

La interferencia mecánica probablemente no ocurrió entre las especies experimentales debido a que la diferencia de tamaños entre *A. rectangula* y *M. triserialis* no fue mayor a 500 μm . El papel de la competencia explotativa en la reducción del crecimiento poblacional de *A. rectangula* en presencia de *M. triserialis* y viceversa también debe ser considerado con cierta precaución. Los factores considerados aquí fueron nivel de alimento y la densidad inicial de competencia de los cladóceros. Un impacto estadísticamente significativo de estas variables en la tasa de incremento poblacional y las abundancias máximas de las poblaciones de *A. rectangula* y *M. triserialis*, demuestran claramente que la relación del tamaño en la competencia explotativa no es la única explicación posible para entender las interacciones de competencia entre especies. Los resultados obtenidos en este trabajo, fundamentan que la hipótesis usada comúnmente sobre la relación que existe entre el nivel de alimento y el tamaño con la eficiencia citada no es la adecuada para explicar la competencia que ocurre entre los diferentes géneros de cladóceros (Gliwicz, 1990; Lampert y Sommer, 1997).

Como se mencionó anteriormente, se ha demostrado que la competencia entre *Daphnia* y *Bosmina* no siempre lleva a la exclusión de especies de talla pequeña (DeMott y Kerfoot, 1982; Goulden *et al.*, 1982). Otros factores como densidad relativa de inoculación, los niveles de alimento y la estructura por edades de la población, frecuentemente modifican el resultado previsto sobre la competencia entre especies. También se ha empezado a estudiar (De Eyto y Irvine, 2001) las respuestas que tienen algunos quidóridos como *Alona affinis*, *Alonopsis elongata* y *Chydorus*

sphaericus a los cambios de temperatura, pH, y diferentes tipos de alimento, sobre la reproducción, tiempo de desarrollo de los huevos y el crecimiento poblacional, obteniéndose como resultado, en todos los casos que *C. sphaericus* reacciona más rápidamente a los cambios que las otras dos especies, aunque generalmente se mantienen las tres especies, como ocurrió en este trabajo, con *M. triserialis* y *A. rectangula*, no obstante que pertenecen a familias diferentes

9. CONCLUSIONES

Las tablas de vida de las dos especies experimentales demostraron que *Macrothrix triserialis* tuvo una supervivencia más larga, hasta 52 días y una mortalidad estable, independientemente de la concentración de *Chlorella vulgaris*. *Alona rectangula* tuvo una supervivencia más corta, entre 22 y 26 días y una mortalidad (20 a 80%) que aumentó después de dos semanas.

El patrón de fecundidad fue diferente en las dos especies. *Macrothrix triserialis* tuvo grandes fluctuaciones en su reproducción pero produjo más neonatos en cada puesta (entre 9 y 25). En cambio, *A. rectangula* tuvo más periodos reproductivos pero produjo uno o dos neonatos en cada uno de ellos. La esperanza de vida fue similar para las dos especies, sin importar la concentración de alimento.

Los niveles altos de alga influyeron en el incremento de la supervivencia, la tasa bruta y neta reproductivas y la tasa de incremento poblacional en *M. triserialis*. En cambio, en *A. rectangula*, los valores de estos parámetros disminuyeron con el aumento de *C. vulgaris*, aunque tuvo una tasa de incremento poblacional alta en las dos concentraciones de alga y un tiempo de generación corto.

Las dos especies incrementaron su población en la concentración de *C. vulgaris* de 2×10^6 células ml^{-1} . *A. rectangula* tuvo su densidad máxima después de dos semanas y *M. triserialis* después de tres semanas. *M. triserialis* tuvo mayores picos de abundancia que *A. rectangula* pero requirió de más tiempo que ésta para alcanzarlos, debido a la diferencia en sus ciclos reproductivos, en *A. rectangula* fue más corto que en *M. triserialis* y al número de neonatos producidos en cada puesta.

Las especies coexistieron durante todo el experimento, sin que existiera el dominio de una especie sobre otra, lo cual puede explicarse por el fenómeno de facilitación el cual permite que ambas especies se beneficien.

Aun cuando podría esperarse que *A. rectangula* por ser una especie pequeña tuviera un umbral límite de alimento menor que *M. triserialis* controló la competencia específicamente cuando la concentración de alga fue alta, sin importar la diferencia de tamaño que tiene con *M. triserialis*.

Se observó un impacto importante en la presión de competencia en el descenso de las tasas de crecimiento poblacional, sin embargo, las dos especies permanecieron hasta el final del experimento, fenómeno que parece ser más común en las especies litorales y bentónicas que en las pelágicas.

10. BIBLIOGRAFIA

- Alonso, M. 1996 Crustacea, Branchiopoda. En Fauna Ibérica, vol.7 Ramos, M. A. *et al* (Eds.) Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC. Madrid. 486 pp
- Allan, J. D. 1976. Life history patterns in zooplankton. *Am. Nat.* 110: 165-180.
- Allan, J. D. & Goulden, C. E. (1980). Some aspects of reproductive variation among freshwater zooplankton. In Kerfoot, W. C. (Eds.), *Ecology and Evolution of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire: pp. 388-410.
- Altamirano, R. C. & Figueroa A. J. L. (1976). Contribución al estudio limnológico de la Presa Adolfo López Mateos (El Infiernillo) en los Estados de Michoacán y Guerrero. Serie Técnica No. 2 FIDEFA, México
- Anderson, B. G. (1980). Aquatic invertebrates in tolerance investigations from Aristotle to Naumann. In A. L. Buikema, Jr & J. Cairns, Jr (Eds.) *Aquatic Invertebrates Bioassays ASTM/STP 715*: 3-35.
- Anónimo (1985). Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. US Environment Protection Agency EPA/600/4-85/013.
- Barry, M. J., Logan, D. C. & Holdway, D. A. (1995). Effect of algal food concentration on toxicity of two agricultural pesticides to *Daphnia carinata*. *Ecotoxicol Environ. Saf.* 32: 273-279
- Boersmá, M. (1997). Offspring size in *Daphnia*: does it pay to be overweight? *Hydrobiologia* 360: 79-88.
- Boersmá, M. & Wiltshire, K. H. (Eds.). (2001). Cladocera. *Hydrobiologia* 442: 350 pp.
- Borowitzka, M. A. & Borowitzka, L. J. (1988) *Micro-algal biotechnology*. Cambridge University Press, London.
- Brendelberger, H. (1985). Filter mesh-size and retention efficiency for small particles: comparative studies with Cladocera *Arch Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21 135-146.
- Brooks, J. L. (1959). Cladocera. In W.T Edmondson (Ed.), *Fresh-Water Biology*, 2^a edn. John Wiley, New York. pp 587-656
- Brooks, J. L. & Dodson, S. I. (1965). Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Burak, E. S. (1997). Life tables of *Moina macrocopa* (Straus) in successive generations under food and temperature adaptation. *Hydrobiologia* 360: 101-108
- Carpenter, S. R. (Ed.). (1988). *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer Verlag, New York. pp. 283
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. & Hodgson, J. R. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639
- Cauchie, H. M., Thys, I., Hoffmann, L. & Thomé, J. P. (2000). *In situ versus laboratory estimations of length-weight regression and growth rate of Daphnia magna* (Branchiopoda, Anomopoda) from an aerated waste stabilization pond *Hydrobiologia* 421: 47-50.
- Ciros-Pérez, J. & Elías-Gutiérrez, M. (1996) Nuevos registros de cladóceros (Crustacea: Anomopoda) en México. *Rev. Biol. Trop.* 44: 297-304
- Ciros-Pérez, J. & Elías-Gutiérrez, M. (1997) *Macrothrix smirnovi* a new species (Crustacea: Anomopoda: Macrothricidae) from Mexico, a member of the *M. triserialis*-group. *Proc. Biol. Soc. Washington* 110: 115-127.

- Colinvaux, P. (1993). Ecology 2. John Wiley & Sons Inc. Canada. pp. 688.
- Crease, T. J. & Taylor, D. J. (1998). The origin and evolution of evolution of variable-region helices in V4 and V7 of the small-subunit ribosomal RNA of branchiopod crustaceans. *Molecular Biology and Evolution* 15: 1430-1446.
- Chávez, A. M. M. (1986). Contribución al conocimiento de la estructura y composición de las comunidades planctónicas de Valle de Bravo Edo de Mex., Tesis Lic., Fac. de Cien., UNAM, México, 227 pp.
- Dabrowski, K. (1984). The feeding of fish larvae: Present state of the art and perspectives. *Reprod. Nutr. Develop.* 24: 807-803.
- Davidowicz, P., Gliwicz, Z. M. & Gulati, R. D. (1988). Can *Daphnia* prevent a blue-green algal bloom in hypertrophic lakes? *Limnologica (Berlin)* 19: 21-26.
- De Bernardi, R. & Giussani, G. (1990). Are blue green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia* 200/201: 29-41.
- DeMeester, L. (1994). Life histories and habitat selection in *Daphnia*: Divergent life histories of *D. magna* clones differing in phototactic behavior. *Oecologia (Berlin)* 97: 333-341.
- DeMott, W. R. (1982). Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnol. Oceanogr.* 27: 518-527.
- DeMott, W. R. (1985). Relation between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21:125-134.
- DeMott, W. R. & Kerfoot, W. C. (1982). Competition among cladocerans: nature of interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63: 1949-1966.
- Dodson, S. & Frey, D. G. (1991). Cladocera and Other Branchiopoda. In JH Thorp and Covich (Eds.), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press. San Diego. pp. 732-776.
- Dodson, S. I. & Silva-Briano, M. (1996). Crustacean zooplankton richness and associations in reservoirs and ponds of Aguascalientes State, Mexico. *Hydrobiologia* 325: 163-172.
- Dole-Olivier, M. J., Galassi, D. M. P., Marmonier, P. & Creuzé des Chatelliers, M. (2000). The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwat. Biol.* 44: 63-91.
- Downing, J. A. & Rigler, F. H. (Eds.). (1984). *A Manual on the Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. IBP Handbook 17, 2nd edn. Blackwell Scientific Publ., London.
- Dumont, H. J., Tundisi, J. G. & Roche, K. (Eds.) (1990). *Intrazooplankton Predation. Developments in Hydrobiology* 60. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: pp 250. Reprinted from *Hydrobiologia* 198.
- Dumont, H. J. (1994). On the diversity of the Cladocera in the tropics. *Hydrobiologia* 272: 27-38.
- Dumont, H. J. & Silva-Briano, M. (2000). *Karualona* n. gen. (Anomopoda: Chydoridae), with a description of two new species, and a key to all known species. *Hydrobiologia* 435: 61-82.
- Duncan, A. (1985). Body carbon in daphnids as an indicator of the food concentration available in the field. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 81-90.

- Duncan, A. (1989). Food limitation and body size in the life cycles of planktonic rotifers and cladocerans. *Hydrobiologia* 186/187: 11-28.
- Edmondson, W. T & Litt, A. H (1982) *Daphnia* in Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.* 27: 272-293.
- Elías, G. M. (1982). Contribución al conocimiento de los cladóceros del Estado de México, con algunas notas ecológicas. Tesis Lic., ENEP Iztacala, UNAM, Tlalnepanitla, México, 54 pp.
- Elías-Gutiérrez, M. (1995). Notas sobre los cladóceros de embalses a gran altitud en el estado de México, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* 40: 197-214.
- Elías-Gutiérrez, M., Ciro-Pérez, J., Gutiérrez-Aguirre, M. & Cervantes-Martínez, A. (1997). A checklist of littoral cladocerans from Mexico, with descriptions of five taxa recently recorded from the Neovolcanic Province. *Hydrobiologia* 360: 63-73.
- Elías-Gutiérrez, M., Ciro-Pérez, J., Suárez-Morales, E. & Silva-Briano, M. (1999) The freshwater cladocera (orders Ctenopoda and Anomopoda) of Mexico, with comments on selected taxa. *Crustaceana* 72: 171-186
- Enserink, L., de la Haye, M. & Maas, H. (1993). Reproductive strategy of *Daphnia magna*: Implications for chronic toxicity tests. *Aquatic Toxicology* 25: 111-124.
- Fores, E. & Comin, F. A. (1988). Action of malathion plus lindane pesticide on crustacean populations. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 15: 180-185.
- Frey, G. (1987). A new classification of the branchiopod Crustacea. *Zool. J. Linnean Soc.* 91: 357-383.
- Frey, D. G. (1995) Changing attitudes toward Chydorid Anomopods since 1769. *Hydrobiologia* 307: 43-55
- Franco, L. J. (1981). Contribución al conocimiento de la estructura y composición de las comunidades planctónicas de Valle de Bravo, Estado de México. Tesis Lic., ENEP Iztacala, UNAM, Tlalnepanitla, México.
- Fulton III, R. S. & Paerl, H. W. (1987). Effects of colonial morphology on zooplankton utilization of algal resources during blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) blooms. *Limnol. Oceanogr.* 32: 634-644
- Gause, G. J. (1934) The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Geller, W. & Müller, H. (1981) The filtration apparatus of Cladocera: filtering mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia (Berlin)* 49: 316-321
- Gilbert, J. J. (1985). Competition between rotifers and *Daphnia*. *Ecology* 66: 1943-1950
- Gilbert, J. J. (1988 a). Susceptibilities of ten rotifer species to interference from *Daphnia pulex*. *Ecology* 69: 1826-1838.
- Gilbert, J. J. (1988 b). Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1286-1303.
- Gliwicz, Z. M. (1990). Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature* 343: 638-640.
- Goulden, C. E., Henry, L. L. & Tessier, A. J. (1982). Body size, energy reserves and competitive ability in three species of Cladocera. *Ecology* 63: 1780-1789

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- González, I. A. (1988). El plancton de las aguas continentales. OEA, Washington D. C. 130 pp.
- Grover, J. P. (1997). Resource competition. Chapman & Hall, New York, pp. 375.
- Gulati, R. D. & DeMott, W. R. (1997). The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshwat. Biol.* 38: 753-768.
- Gulati, R. D., Lammens, E. H. R. R., Meijer, M. L. & Van Donk, E. (Eds.). (1990). Biomanipulation-Tool for water management *Hydrobiologia*. 200/201: 1-628.
- Hall, D. E., Threlkeld, S. T., Burns, C. W. & Crowley, P. H. (1976). The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Ann. Rev. Ecol. System.* 7: 177-208.
- Haney, J. F. (1987). Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand J. Marine Freshwater Res.* 21: 467-475.
- Hanner, R. H. (1997). Taxonomic problems with phylogenetic solutions derived from the integration of biochemical, morphological and molecular data. Ph. D. Thesis dissertation. University of Oregon, USA
- Hanazato, T. (1991). Interrelations between *Microcystis* and cladocera in the highly eutrophic Lake Kamsumigaura, Japan. *Int. Rev. ges Hydrobiol.* 76: 21-36.
- Hatakeyama, S. & Yasuno, M. (1981). Effects of cadmium on the periodicity of parturition and brood size of *Moina macrocopa*. *Environ. Pollut. (Ser. A)* 26: 111-120.
- Hebert, P. D. N. (1977a). A revision of the taxonomy of the genus *Daphnia* (Crustacea: Daphniidae) in Southeastern Australia. *Aust. J. Zool.* 25: 371-398
- Hebert, P. D. N. (1977b). Niche overlap among species in the *Daphnia carinata* complex. *J. Anim. Ecol.* 46: 399-409.
- Hrbáček, J. (1962). Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpr. České Akad. Věd, Řada Přír. Věd.* 72: 1-116.
- Hrbáček, J. (1985). The role of allochthonous organic matter in the competition of *Daphnia* in food limited zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 461-464.
- Hutchinson, E. (1961). The paradox of the plankton. *The American Naturalist*. XCV: 137-145
- Jhingran, V. G. & Pullin, R. S. V. (1978). A hatchery manual for the common Chinese and Indian major carps. Asian Development Bank and International center for living aquaculture resource management, Manila.
- Jürgens, K. (1994). Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs - A review. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 295-324
- Kak, A. & Rao, T. R. (1988). Does the evasive behavior of *Hexarthra* influence its competition with cladocerans? *Hydrobiologia* 387/388: 409-419.
- Kerfoot, W. C., DeMott, W. R. & DeAngelis, D. L. (1985). Interactions among cladocerans: food limitation and exploitative competition. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 431-451
- Kilham, S. S., Kreeger, D.A., Goulden, C. E. & Lynn, S. (1997). Effects of algal food quality on fecundity and population growth rates of *Daphnia*. *Freshwat. Biol.* 38: 639-647.

- Kirk, K. L. (1997) Life-history responses to variable environments: Starvation and reproduction in planktonic rotifers. *Ecology* 78: 434-441.
- Krebs, C. J. (1985). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* 3^a ed Harper & Row, New York, pp 800.
- Kreutzer, C. & Lampert, W. (1999). Exploitative competition in differently sized *Daphnia* species: a mechanistic explanation. *Ecology* 80: 2348-2357.
- Lampert, W. (1974). A method for determining food selection by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 19: 995-998.
- Lampert, W. (1977) Studies on carbon balance of *Daphnia pulex* as related to environmental conditions. I. Methodological problems of the use of ¹⁴C for the measurement of carbon assimilation. *Arch Hydrobiol. Suppl.* 48:287-309
- Lampert, W. (1987). Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand J. Marine Freshwater Res.* 21: 483-490
- Lampert, W., Fleckner, W., Rai, H. & Taylor, B. E. (1986). Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 31: 478-490.
- Lampert, W. & Sommer, U. (1997). *Limnoecology: The ecology of lakes and streams.* Oxford University Press, New York pp. 382.
- Leeuwangh, P. (1978) Toxicity tests with daphnids: its application in the management of water quality. *Hydrobiologia* 59: 145-148.
- Lüring, M. & Van Donk, E. (1997). Life history consequences for *Daphnia pulex* feeding on nutrient-limited phytoplankton. *Freshwat. Biol.* 38:693-709.
- Lynch, M. (1978). Complex interactions between natural co-exploiters- *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Ecology* 59: 552-564
- Margalef, R. (1983). *Limnología.* Ed. Omega, S. A. Barcelona. 1010 pp.
- Margalef, R. (1989). *Ecología.* 2^a ed Ed. Omega, S. A. Barcelona. 951 pp.
- Margaritora, F. (1983). *Cladoceri*, Ruffo S. (Ed), *Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane.* Ed. Cons. Naz. delle Ricerche, Italia. 168 pp.
- Matveev, V. (1985) Delayed density dependence and competitive ability in two cladocerans. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 453-459
- Muro, C. G. (1994). Contribución al conocimiento de la distribución y abundancia de los cladóceros en los tres lagos de Chapultepec. Tesis Lic., ENEP Iztacala, UNAM, Tlalnepantla, México. 80 pp
- Myrand, B. & De la Noue, J. (1982). Croissance individuelle et dynamique de population de *Daphnia magna* en culture dans les eaux usées traitées. *Hydrobiologia* 97: 167-177.
- Navarrete, S. N. & Sánchez, M. R. (1985) "Los cladóceros de la Presa de Guadalupe en los años 1980 y 1985" En *Memorias del VIII Congreso Nacional de Zoología*, Saltillo, Coahuila, México. 2: 539-573.
- Nandini, S. & Rao, T. R. (1998). Somatic and population growth in selected cladoceran and rotifer species offered the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* as food. *Aquatic Ecol.* 31: 283-298.
- Nandini, S., Sarma, S. S. S. & Rao, T. R. (1998). Effect of co-existence on the population growth of rotifers and cladocerans. *Russ. J. Aquatic Ecol.* 7:1-10.
- Nandini, S. (2000). Responses of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae): A demographic study. *Aquatic Ecol.* 34: 227-242

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

- Nandini, S. & Sarma, S. S. S. (2000) Life table demography of four cladoceran species in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) density. *Hydrobiologia* 435: 117-126.
- Nandini, S., Sarma, S. S. S. & Ramírez-García, P. (2000). Life table demography and population growth of *Daphnia laevis* (Cladocera, Anomopoda) under different densities of *Chlorella vulgaris* and *Microcystis aeruginosa*. *Crustaceana* 73: 1273-1286.
- Nandini, S., & Sarma, S. S. S. (2002). Competition between *Moina macrocopa* and *Ceriodaphnia dubia*: A life table demography study. *Int Rev. Hydrobiol.* 87: 85-95
- Negrea, S., Botnariuc, N & Dumont, H. J. (1999) Phylogeny, evolution and classification of the Branchiopoda (Crustacea). *Hydrobiologia* 412 191-212
- Orcutt, J. D. (1985). Food level effects on the competitive interactions of two co-occurring cladoceran zooplankton: *Diaphanosoma brachyurum* and *Daphnia ambigua*. *Arch Hydrobiol Beih. Ergebn. Limnol.* 21. 465-473.
- Pace, M. L., Porter, K. G. & Feig, Y. (1983) Species and age-specific differences in bacterial resource utilization by two co-occurring cladocerans *Ecology* 64: 1145-1156.
- Paterson, M. (1993) The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a freshwater lake *Hydrobiologia* 263 173-183.
- Pennak, R. W. (1978). *Freshwater invertebrates of the United States* 2^a Ed. Wiley. New York. pp. 803
- Pianka, E. R. (1988). *Evolutionary ecology*. Harper and Row Pub. Inc. pp. 468.
- Repka, S. (1997): Effects of food type on the life history of *Daphnia* clones from lakes differing in trophic state. I. *Daphnia galeata* feeding on *Scenedesmus* and *Oscillatoria* *Freshwat. Biol.* 37: 675-683.
- Robertson, A. L. (1990). Population dynamics of Chydoridae and Macrothricidae (Cladocera Crustacea) from River Thames, U.K. *Freshwat. Biol.* 24: 375-389.
- Roche, K. F. (1998). Growth potential of *Daphnia magna* Straus in the water of dairy waste stabilization ponds. *Wat. Res.* 32: 1325-1328.
- Romanovsky, Y. E. & Feniova, I. Y. (1985) Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. *Oikos* 44: 243-252.
- Rojas, M. L., Navarrete, N. A., Elías, G. & Contreras, G. (1999). Efecto de jugos vegetales sobre la producción de *Daphnia pulex* (Cladocera: Daphnidae) en condiciones de laboratorio. *Rev. Biol. Trop.* 47: 429-435.
- Sarma, S. S. S., Iyer, N. & Dumont, H. J. (1996) Competitive interactions between herbivorous rotifers: importance of food concentration and initial population density. *Hydrobiologia* 331: 1-7.
- Sarma, S. S. S. & Nandini S (2001) Life table demography and population growth of *Brachionus variabilis* Hempel, 1896 in relation to *Chlorella vulgaris* densities. *Hydrobiologia* 446/447. 75-83.
- Schindler, D. W. (1977) Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 95: 260-262.
- Shapiro, D. & Wright, D. I. (1984) Lake restoration by biomanipulation: Round Lake Minnesota-the first two years. *Freshwat. Biol.* 14: 371-383.
- Silva-Briano, M., Dieu, I. Q. & Dumont, H. J. (1999). Redescription of *Macrothrix laticornis* (Jurine 1820), and description of two new species of the *M. laticornis* group. *Hydrobiologia* 403: 39-61

- Smirnov, N. N. (1974). Fauna of the U.S.S.R., Crustacea Chydoridae Israel Program for Scientific Translations Jerusalem pp 644.
- Smirnov, N. N. (1992). The Macrothricidae of the World. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. SPB Academic Publishing The Netherlands pp. 143
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1981). Biometry. W. H. Freeman, San Francisco pp. 859.
- Sommer, U. (Ed.). (1989). Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities. Spinger, New York.
- Sprules, W. G. (1972). Effects of size predation and food competition on high altitude zooplankton communities. Ecology 53: 375-386.
- Suárez-Morales, E. L. & Fernández, M. A. (1986). Diversidad y abundancia del plancton en la laguna de Catemaco, Veracruz durante un ciclo anual. An. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol. Univ. Nac. Autón. México 13: 131-316
- Suárez-Morales, E., Elías-Gutiérrez, M., Ciro-Pérez, J. & Silva-Briano, M. (2000). Cladocera. In Llorente-Bousquets J. González-Soriano E. & Papavero N (Eds.). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II: 159-169.
- Tessier A. J. & Goulden, C. E. (1982) Estimating food limitation in cladoceran populations. Limnol. Oceanogr. 27: 707-717.
- Taylor, B. E. (1985) Effects of food limitation on growth and reproduction of *Daphnia*. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 21: 285-296
- Threlkeld, S. T. (1987) *Daphnia* life history strategies and resource allocations patterns. In RH Peters and R. de Bernardi (Eds) "*Daphnia*" Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 353-366.
- Tremel, B., Frey (Lybby), S. E., Yan, N. D., & Somers, K. M. (2000). Habitat specificity of littoral Chydoridae (Crustacea, Branchiopoda, Anomopoda) in Plastic Lake, Ontario, Canada. Hydrobiologia 432: 195-205.
- Van der Hoeven, N. (1989) The population dynamics of *Daphnia* at constant food supply: a review, re-evaluation and analysis of experimental series from the literature. Netherlands J. Zool. 39: 126-155.
- Vaqué, D. & Pace, M. L. (1992). Grazing on bacteria by flagellates and cladocerans in lakes of contrasting food-web structure. J. Plankton Res. 14: 307-321.
- Villarroel, M. J., Ferrando, M. D., Sancho, E. & Andreu, E. (1999) *Daphnia magna* feeding behavior after exposure to tetradifon and recovery from intoxication. Ecotoxicol. Environ. Saf. 44: 40-46.
- Warne, M. S. & Schifko, A. D. (1999). Toxicity of laundry detergent components to a freshwater cladoceran and their contribution to detergent toxicity. Ecotoxicol. Environ. Saf. 44: 196-206
- Whiteside, M. C., Williams, J. B. & White, C. P. (1978). Seasonal abundance and pattern of chydorid Cladocera in mud and vegetative habitats. Ecology 59: 1177-1188.
- Wilson, C. B. (1936). Copepods from the cenotes and caves of the Yucatan Peninsula, with notes on cladocerans. Carnegie Inst. Wash. Publ. 457: 77-88