



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

**“Interacciones alelopáticas entre rotíferos y
cladóceros: estudio demográfico”**

T E S I S
Que para obtener el título de
BIÓLOGA
P R E S E N T A:

ANA NAYELI LÓPEZ ROCHA

Director de tesis:
Dr. Sri Subrahmanya Sarma Singaraju



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Edo. Méx.
Noviembre, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedicatoria

A mis padres, quién en toda mi vida me han apoyado y me han ayudado a ser lo que fui, soy y seré. A ellos les dedico esté trabajo, que representa cuatro años de estudio y dedicación superior, y otros quince años de educación básica que me permitieron llegar a este punto de mi vida.

Le agradezco tanto a mi padre, Isaac Omar López Vázquez, como a mi madre, María del Rosario Rocha Bernabé, por todo el apoyo brindado a través de toda mi vida, y no solo por al apoyo económico, sino por brindarme todo su amor y comprensión a lo largo de mi vida. Les agradezco por todos los sacrificios que han hecho por mí, por nosotros, desde el primer momento, para poder vivir de la mejor manera.

Esta es una pequeña forma de demostrar que nada ha sido en vano, sino todo lo contrario.

Gracias...

“Our society, in which reigns and eager for riches and luxury, does not understand the value of science. It does not realize that science is a most precious part of its moral patrimony. Nor does it take sufficient cognizance of the fact that science is at the base of all the progress that lightens the burden of life and lessens its suffering”

Marie Curie

Agradecimientos

Primeramente, le agradezco a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala donde me formé como bióloga, al brindarme una educación de la mejor calidad posible, con profesores, en su gran mayoría, con un verdadero interés en transmitir su conocimiento a generaciones de biólogos nuevos. Así como también le agradezco, todas las oportunidades que tuve para desarrollarme más allá de mi formación profesional a través del Departamento de Becas. Pero, sobre todo porque en esta institución encontré la línea de investigación que me gustaría seguir durante mi vida.

Le agradezco al Dr. Sarma, por aceptarme en su laboratorio aún sin realmente conocerme. El Dr. Sarma quien se ha convertido en mi padre académico, le agradezco por siempre estar dispuesto a brindarme su apoyo, a través de compartir su conocimiento y experiencias para hacer mi vida más rica y tomar decisiones más acertadas para ser capaz de convertirme en una investigadora de calidad. Le agradezco por abrirme las puertas de su casa y por siempre creer en nosotros (sus alumnos) aún más de lo que nosotros creemos en nosotros mismos.

Le agradezco a todo mi comité, a los doctores Nandini Sarma, Pedro Ramírez García, José Luis Gama Flores y Cristian Alberto Espinosa Rodríguez. Por invertir su tiempo y mucho de su conocimiento, consejos y experiencia para hacer de este trabajo lo mejor posible.

También les agradezco a todos mis compañeros del Laboratorio de Zoología, Tony, Carlos, Uriel, Toño, Mich, Toño naupli, Cristian, César, Gerardo, Brenda, Rosa, Andrea, Brenda, Chris, Selene, Evelyn, Lety, Mayra, Metzli, Paulo, y a todos los que olvide mencionar (porque hay que ser sinceros, somos muchos) por siempre hacer de la vida en el laboratorio más amena, y por siempre estar dispuestos a compartir lo que saben conmigo. Le agradezco principalmente a Tony y Carlos, porque ellos han sido quienes más me han apoyado, sobre todo en el mantenimiento de mis cultivos, sin su apoyo terminar este trabajo habrá sido más tardado y menos divertido.

También le agradezco a mis amigos de toda la carrera (o una buena parte), Pam, Marcelino, Francis, Victor. Iván (Raz), Barreto, Brenda (Mishka) y Paco, ellos, quienes siempre están dispuestos a ayudar siempre sin esperar nada a cambio, con quienes pude compartir y debatir sobre casi cualquier cosa y lo más importante con quienes siempre puedes ser tú mismo. Les agradezco, por siempre servir de apoyo en cualquier circunstancia, ya sea mientras estemos en clase, en prácticas de campo y fuera de la vida académica.

Le agradezco a PAPIIT-IN214618 y al CONACYT por la Beca de ayudante de investigador S.N.I. III o emérito (CVU: 842760), por el apoyo económico para realizar este trabajo.

Y finalmente esta tesis, es para mí, que muchas veces creí difícil el camino, para demostrarme que siempre se puede dar lo mejor de ti mismo, aun cuando dudas de ti mismo siempre va a haber muchas personas dispuestas a darte una mano.

Gracias...

“No estudio más por conocer más, sino por ignorar menos”

Sor Juan Inés de la Cruz

ÍNDICE

Resumen	2
Introducción	3
Antecedentes.....	7
Justificación	9
Objetivos.....	10
Hipótesis.....	11
Materiales y Métodos	12
Cultivo de microalga	12
Cultivo de zooplancton.....	12
Medio condicionado	12
Crecimiento poblacional.....	13
Tabla de vida demográfica.....	14
Análisis estadístico	15
Resultados.....	16
Crecimiento poblacional.....	16
<i>Daphnia pulex</i>	16
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	18
<i>Brachionus havanaensis</i>	20
<i>Platyonus patulus</i>	22
Tabla de vida demográfica.....	24
<i>Daphnia pulex</i>	24
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	29
<i>Brachionus havanaensis</i>	34
<i>Platyonus patulus</i>	39
Discusión	44
Conclusiones.....	50
Referencias	51

Resumen

Los cladóceros y rotíferos son algunos de los principales constituyentes de los sistemas acuáticos, y están sometidos a diferentes factores, bióticos o abióticos, como la interferencia química. Estas interacciones químicas entre organismos del zooplancton no han sido ampliamente estudiadas, solo se han estudiado en aspectos de reproducción sexual y algunos casos de cambios demográficos. La información existente sobre estos aspectos en algunas especies de rotíferos y cladóceros, nos dan bases para cotejar que las interacciones químicas tienen un efecto sobre la estructuración en sistemas acuáticos. Por lo que el objetivo de este estudio fue determinar si existe un efecto alelopático entre rotíferos y cladóceros mediante una respuesta demográfica, en su crecimiento poblacional y tabla de vida. Se utilizaron dos especies de rotíferos (*Brachionus havanaensis* y *Plationus patulus*) y dos especies de cladóceros (*Daphnia pulex* y *Ceriodaphnia dubia*). Se realizó el crecimiento poblacional y tabla de vida de *B. havanaensis* y *P. patulus* con el medio condicionado de *D. pulex* y *C. dubia* por separado y viceversa. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y el control, todos los experimentos fueron alimentados con *Chlorella vulgaris* a una concentración de 0.5 y 1×10^6 , para cladóceros y rotíferos respectivamente. Se encontró que los aleloquímicos de *D. pulex* y *C. dubia* tienen un efecto alelopático negativo sobre *B. havanaensis*; mientras que *B. havanaensis* tiene un efecto positivo sobre ambos. Por el contrario, *D. pulex* y *C. dubia* tienen un efecto positivo sobre *P. patulus*, y este tiene un efecto negativo sobre ellos. Con el presente trabajo se pudo observar que existe la comunicación química entre rotíferos y cladóceros, ya que hubo una inducción de cambio, positivo o negativo, en la respuesta demográfica cuando se ocupó el medio condicionado de una especie diferente cladóceros o rotíferos.

Introducción

En los sistemas acuáticos abundan diferentes factores que determinan la abundancia y distribución de los organismos. Existen factores abióticos, como la turbidez, profundidad, temperatura, oxígeno disuelto, etc.; y también factores bióticos como la concentración de alimento, competencia y depredación. Por lo que estos sistemas acuáticos están compuestos por distintas formas de vida, entre ellas bacterias, virus, protozoarios, zooplancton, fitoplancton, perifiton, vertebrados e invertebrados acuáticos (Brönmark y Hansson, 2005). Las especies de fitoplancton son los productores primarios, ellos son la base de las redes tróficas y dependen de factores abióticos y bióticos que permiten o limitan su crecimiento. El fitoplancton se puede dividir en 3 grandes grupos: las diatomeas, algas verdes y cianobacterias (Vázquez et al., 2004).

Las dinámicas de las comunidades en los sistemas están reguladas por controles “*bottom-up*” (Rosemond et al., 1993) o “*top-down*” que hace referencia al sentido de las fuerzas que regulan la abundancia de las poblaciones (Bergman y Bergstrand, 1999; Degans y De Mester, 2002) y dependen de factores como la distribución y abundancia de alguna especie o la concentración de algún factor abiótico. La estructuración de las comunidades del zooplancton en sistemas acuáticos está determinada por las interacciones que ocurren en los diferentes grupos que lo componen (Litchman et al., 2013).

Existen diferentes tipos de interacciones en las comunidades de zooplancton como la competencia por recursos, interferencia mecánica o química, depredación, parasitismo, y simbiosis entre otras (Lampert y Sommer, 2007). Y de acuerdo con el tipo de interacciones a las que estén sometidas las especies, son el tipo de características, así como respuestas ecológicas y de comportamiento que moldearán su ecología (Decaestecker et al., 2005; Hylander et al., 2012).

La comunidad zooplanctónica puede estar dominada por rotíferos y cladóceros, la relación entre estos grupos puede ser muy fuerte. En el caso de cladóceros pequeños no causa una interferencia muy fuerte, por lo que la abundancia de los rotíferos aumenta. Mientras que, en el caso de cladóceros grandes la interferencia es mayor y las poblaciones de rotíferos se ven suprimidas (Diéguez y Gilbert, 2011). La competencia

entre estos organismos generalmente resulta en la supresión de poblaciones de rotíferos debido a la presencia de cladóceros (Maclsaac y Gilbert, 1989; Diéguez y Gilbert, 2011).

Las relaciones entre estos grupos no se limitan a la competencia por recursos (competencia explotativa), sino también a la interferencia mecánica (Gilbert, 1985; Maclsaac, 1989) cladóceros y al salir resultan dañados o muertos (Maclsaac y Gilbert, 1991). Para evitar la competencia con los cladóceros, los rotíferos tienen mecanismos para evitar la competencia con los cladóceros como respuestas de escape (Gilbert y Stemberger, 1985), la adhesión al cuerpo del cladóceros, tal es el caso de *Brachionus rubens*, que es un rotífero epizoico que cuando se adhiere a los cladóceros puede disminuir su crecimiento poblacional (Iyer y Rao, 1993). También se ha encontrado que algunos rotíferos como *P. patulus* son capaces de suprimir poblaciones de cladóceros pequeños, aunque se desconoce el mecanismo por el que lo logra (Hurtado-Bocanegra et al., 2002). Por lo que, se le puede adjudicar a este fenómeno otros factores como a la interferencia química que puede existir entre estos grupos.

La densidad y abundancia de rotíferos y cladóceros, no solo está relacionada a las interacciones que tienen entre ellos, sino también debido a interacciones indirectas. Por ejemplo, la presencia de cianobacterias en el medio limita la disponibilidad de los cladóceros, ya que no pueden alimentarse de ellas debido a sus toxinas (Havens et al., 2016). Mientras que los rotíferos por su tamaño pequeño pueden evitarlas; además debido a que su requerimiento de recursos empleados para su supervivencia y reproducción es más bajo en comparación de los cladóceros su abundancia es mayor en ambientes con presencia cianobacterias, por lo que en ambientes saludables la competencia es más fuerte (Cottenie et al., 2001; Paes et al., 2016).

Otro tipo de interacción que determina la abundancia y distribución de rotíferos y cladóceros en un sistema acuático es la depredación, por ejemplo, la presencia de peces zooplanctívoros, al tener una alimentación selectiva sobre cladóceros, resulta en una disminución de la densidad poblacional de los cladóceros, esto a su vez provoca un cambio en la disponibilidad de recursos (fitoplancton), lo que resulta en un aumento de la densidad poblacional de los rotíferos (Neill, 1984; Fetahi et al., 2013). Particularmente, se ha encontrado que, la depredación está ligada a una comunicación química entre

depredador-presa (Dicke y Sabelis, 1988). Ya que algunas presas capaces de detectar infoquímicos de depredadores, tienen respuestas especie específica, dependiendo del tipo de depredador con el que se enfrenten (Laforsch y Tollrian, 2004; Garza-Mouriño et al., 2005).

La interferencia química o alelopatía, es una interacción directa, en la cual un individuo puede impactar de manera positiva o negativa mediante la liberación de sustancias, llamadas infoquímicos (Rizvi et al., 1992, Brönmark y Hansson, 2012). Estos infoquímicos son liberados al ambiente y llevan información de su emisor, como, estatus social, alimentación, etc. Además, su disponibilidad depende de diversos factores como la velocidad de corrientes, turbulencia, entre otros (Brönmark y Hansson, 2012).

Esta interferencia química suele suceder entre niveles tróficos diferentes. Por ejemplo, en la depredación existe una comunicación química entre el depredador y su presa; ya que se ha reportado que las presas cuando son expuestas a infoquímicos del depredador (kairomonas), en ausencia física del depredador, son capaces de responder de distintas maneras para intentar escapar de él, como la migración vertical u horizontal, así como cambios morfológicos o fisiológicos (Garza-Mouriño et al., 2005; Gilbert, 2018a). También se puede encontrar un efecto de consumidores primarios a productores primarios, ya que los infoquímicos de los cladóceros y rotíferos inducen la formación de colonias y de espinas en *Scenedesmus obliquus* (Yang y Li, 2007).

Debido a que en el medio las interacciones están determinadas por muchos factores, el impacto de cada uno es difícil de discriminar en campo. La comunicación química entre las especies es más difícil de demostrar directamente en campo, por lo que su análisis se realiza en el laboratorio bajo condiciones controladas. Las sustancias segregadas por los organismos y las interacciones en las que intervienen han sido nombradas en la literatura de distintas maneras; En la tabla 1 se presenta una recopilación de Sarma y Nandini (2018), donde elabora una clasificación de estas sustancias.

Tabla 1. Clasificación de infoquímicos de acuerdo con Sarma y Nandini (2018):

Infoquímicos	Definición
Infoquímico	Sustancias químicas de origen biológico involucradas en la interacción de dos individuos de la misma o diferente especie.
Feromonas	Infoquímicos que median interacciones entre dos individuos de la misma especie.
Aleloquímicos	Infoquímicos que median una interacción estimuladora o inhibitoria entre dos individuos de diferentes especies.
Sinomonas	Aleloquímicos que provocan una respuesta fisiológica o de comportamiento favorable entre las dos especies.
Kairomonas	Aleloquímicos liberados por un depredador, que cuando una presa los detecta genera una respuesta fisiológica o de comportamiento en defensa. Es una adaptación favorable para el transmisor, pero no para el emisor.
Alomonas	Aleloquímicos liberados por presas en defensa de sus depredadores. Es una adaptación favorable para el transmisor, pero no para el receptor.
Sustancias de alerta	Infoquímicos liberados por una presa que ha sido parcialmente dañada por un depredador, el cual, al ser detectada por individuos de la misma población, el receptor exhibe una respuesta fisiológica o de comportamiento.
Medio condicionado	Medio de cultivo filtrado, que contiene productos metabólicos (exudados, secreciones, productos de desecho, productos químicos, entre otros) de una especie acuática mantenida previamente en el medio durante un período de tiempo específico.

Antecedentes

A lo largo del tiempo, se han encontrado que en el plancton las interacciones alelopáticas existen, por ejemplo, el fitoplancton induce la formación de defensas en presencia de un consumidor primario (Verschoor et al., 2004; Van Donk, 2007); también la inducción de defensas en una presa ante su depredador, por ejemplo, Gilbert (2018a), menciona que *Asplanchna* es capaz de modificar la presencia y elongación y de espinas posteriores y anteriores en *Brachionus calyciflorus*, así como modificar el comportamiento de *B. rubens*, provocando que se adhieran al depredador para evitar ser comidos (Gilbert, 2018b). Además, se ha encontrado que los rotíferos son capaces de reconocer las kairomonas segregadas por distintos taxones de depredadores y responder de acuerdo con el tamaño y tipo de alimentación del depredador (Zhang et al., 2017). De igual manera los cladóceros, cuando se encuentran en presencia química de un depredador tienen distintas respuestas como son las respuestas morfológicas como elongación de espinas o del cuerpo, o cambios en su respuesta demográfica (Pavón-Meza et al., 2004; Riessen y Gilbert, 2018). También, al igual que los rotíferos también tiene respuestas distintas al tipo de depredador presente (Laforsch y Tollrian, 2004)

También se han realizado estudios sobre la comunicación química intraespecífica en rotíferos y cladóceros. En rotíferos, Stelzer y Snell (2006) encontraron que existe una Proteína Inductora de Mixis (MIP, por sus siglas en inglés *Mixis Inducing Protein*), involucrada en la reproducción sexual, esta proteína es heteroespecífica, por lo que, al menos en todo el complejo de *Brachionus plicatilis*, la señal de mixis es controlada por una sustancia igual o similar. Además, Kubanek y Snell (2008), encontraron que la reproducción sexual es densidad-dependiente y se da de manera coordinada, por lo que determinaron que esta comunicación es similar a un “quorum sensing” bacteriano.

Además, se sabe que en rotíferos la comunicación química no solo determina el tipo de reproducción, sino que también determina como se lleva a cabo. Por ejemplo, Gilbert (1963) menciona que el reconocimiento hembra-macho no se da a distancia, pero debido a quimiorreceptores que requieren un contacto directo entre ambos. Si bien el reconocimiento del macho es por contacto directo, se ha encontrado un efecto de

“klinokinesis”, que implica que el movimiento de los machos se ve alterado debido a la liberación de feromonas (infoquímicos) por las hembras (Snell y Nacionales, 1990).

En cladóceros también se ha podido observar que existe esta comunicación química intraespecífica, mediante la inoculación con una densidad alta de cladóceros para “preparar” el medio condicionado, y al ocuparlo para crecer individuos de la misma especie, se observa el cambio de reproducción (de amíctica a mítica) (Zadereev y Lopatina, 2015). Haciendo uso del medio condicionado, Helgen (1987), encontró que *Daphnia pulex* tiene una especie de mecanismo “autoalelopático”, que al encontrarse en densidades altas provoca que sus tasas de filtración bajen,

Además, del cambio de reproducción, existen otro tipo de respuestas a las interacciones químicas, como puede ser cambios en aspectos demográficos como la inhibición en el crecimiento poblacional o cambiando parámetros reproductivos (Sarma et al., 2018). Existen algunos ejemplos donde se da la supresión de *Moina macrocopa* cuando se encuentra en competencia con *Plationus patulus*, sin embargo, el mecanismo no está claramente establecido (Hurtado-Bocanegra et al., 2002). Otro ejemplo, es en la comunicación interespecífica que tienen diferentes tipos de especies de rotíferos, Sarma et al. (2018), encontraron que haciendo uso del medio condicionado de distintas especies de Brachióridos (*B. angularis*, *B. havanaensis*, *B. calyciflorus* y *P. patulus*), se producía un cambio en la dinámica poblacional. Por su parte, Guevara (2018) y Almaraz (2018) encontraron que el efecto del medio condicionado de las mismas especies también tenía un efecto alelopático interespecífico sobre sus variables de vida demográfica.

Debido a que se piensa que debe existir una interferencia química o alelopatía entre rotíferos y cladóceros, también se han realizado trabajos haciendo uso de los infoquímicos de *Daphnia* sobre *Keratella cochlearis*, y se pudo observar un efecto negativo sobre la fecundidad (Conde-Porcuna, 1998). Sin embargo, Guo et al. (2010) encontraron que *Daphnia similis*, tiene un efecto negativo en la supervivencia y positivo sobre la reproducción y el crecimiento poblacional. Sin embargo, la información que existe es poca en la interacción alelopática rotífero-cladóceros.

Justificación

La importancia de estudiar la alelopatía entre rotíferos y cladóceros, usando como modelos dos especies de rotíferos brachióneos (*Brachionus havanaensis* y *Plationus patulus*) y dos especies de cladóceros (*Daphnia pulex* y *Ceriodaphnia dubia*), radica principalmente en su alta concurrencia en cuerpos de agua dulce en México, como el lago de Zumpango, Nabor Carrillo, Presa Juárez, Presa del Llano y Cantera Oriente, donde se pueden encontrar, dependiendo de la temporada, distintas especies de estos géneros (Domínguez-Pascual, 2006; Aguilar-Acosta, 2013; Carmona-Ruiz, 2015; Santiago-Lima, 2016; Muñoz-Colmenares, 2017). También, debido a que son especies que coexisten normalmente, las interacciones alelopáticas entre estos grupos podrían existir, ya que para que una especie sea capaz de detectar y tener una respuesta ante la presencia de un estímulo se necesita que haya pasado por un proceso de adaptación que lleva tiempo (Brönmark y Hansson, 2005; Brönmark y Hansson 2012). Lo que tendría repercusiones sobre su abundancia en la naturaleza

Por ejemplo, *Daphnia* y *Ceriodaphnia* son capaces de hacer migraciones horizontales hacia la zona litoral (Castilho-Noll et al., 2010). En la zona litoral los rotíferos tienen una mayor abundancia a comparación de los cladóceros, en consecuencia, la liberación de infoquímicos por parte de los rotíferos es mayor, por lo que los cladóceros al detectar estas sustancias como una señal de estrés, provocaría una respuesta de cualquier índole, como una respuesta demográfica (Aguilar-Acosta, 2013). Este cambio de nicho ecológico se debe a que existe un cambio adverso en el ambiente, como puede ser la presencia de depredadores o incluso un cambio ambiental (Aguilar-Acosta, 2013). Sin embargo, no existen investigaciones que estén directamente relacionadas en como la alelopatía entre cladóceros y rotíferos funcionaría en el sistema, principalmente debido a la dificultad de medirlo directamente en campo.

Como ya ha sido mencionado previamente, el conocimiento sobre las interacciones alelopáticas entre organismos del zooplancton, y sobre todo entre rotíferos y cladóceros, es poco (Folt y Goldman, 1981; Snell, 1998). Tampoco existe mucha información sobre cambios demográficos debido a la alelopatía, que tendrían repercusiones en la abundancia de los organismos en la naturaleza (Guo et al., 2011). Por lo que, en este

trabajo se pretende esclarecer la existencia de la alelopatía entre cladóceros (*D. pulex* y *C. dubia*) y rotíferos (*B. havanaensis* y *P. patulus*), mediante la respuesta demográfica.

Objetivos

General

Evaluar el efecto alelopático del medio condicionado de especies de cladóceros y de rotíferos seleccionados sobre su dinámica y demografía poblacional.

Particulares

Valorar el potencial efecto de infoquímicos de:

a) Cladóceros sobre rotíferos

- Estimar el efecto alelopático del medio condicionado de *Daphnia pulex* y *Ceriodaphnia dubia* la dinámica poblacional *Brachionus havanaensis* y *Plationus patulus*.
- Cuantificar el efecto alelopático del medio condicionado de las *D. pulex* y *C. dubia* sobre las características de historia de vida de *B. havanaensis* y *P. patulus*.

b) Rotíferos sobre cladóceros

- Estimar el efecto alelopático del medio condicionado de las *B. havanaensis* y *P. patulus* sobre la tasa de crecimiento, día de abundancia máxima y abundancia máxima de *D. pulex* y *C. dubia*.
- Cuantificar el efecto alelopático del medio condicionado de *B. havanaensis* y *P. patulus* sobre las características de historia de vida de *D. pulex* y *C. dubia*.

Hipótesis

Si existe una interacción alelopática entre rotíferos y cladóceros, al usar un medio condicionado donde liberarán productos metabólicos, para crecer a otro organismo, este tendrá una repercusión sobre sus parámetros demográficos.

Materiales y Métodos

Cultivo de microalga

Se cultivó en botellas de 2L la microalga *Chlorella vulgaris* Beijerinck, 1890 utilizando medio Bold Basal (Borowitzka y Borowitzka, 1988). Se mantuvo con luz de manera continua con una intensidad de 1000 lux y aireación continua durante 7 días. Posteriormente fue cosechada y centrifugada a 3000 rpm durante 8 min, y se resuspendió con agua destilada. Para conocer la concentración de la microalga se realizó el conteo mediante la cámara de Neubauer.

Cultivo de zooplancton

Los rotíferos *Brachionus havanaensis* Rousselet, 1913 y *Plationus patulus* (Müller, 1786) fueron aislados del Lago de Xochimilco (Canal de Cuemanco), Ciudad de México. Por otra parte, el aislamiento de los cladóceros *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894 y *Daphnia pulex* Leydig, 1860, fueron aislados del lago de Zumpango y Chimaliapan, Estado de México, respectivamente.

Se realizó un cultivo monoclonar de cada especie, para lograr esto se tomó un individuo de cada especie; se cultivaron en medio EPA (agua reconstituida moderadamente dura, Weber, 1993) y como alimento se agregó *C. vulgaris* a una concentración de 0.5×10^6 cél. ml^{-1} para los cladóceros y de $1-2 \times 10^6$ cél. ml^{-1} (Montúfar-Meléndez et al., 2007; Gama-Flores et al., 2011). Se realizó el cambio de medio de cultivo una vez a la semana para cladóceros y 3 veces a la semana en el caso de rotíferos.

Medio condicionado

Para obtener el medio condicionado de los rotíferos y cladóceros, se colocaron de manera independiente cada especie en recipientes de vidrio con una capacidad de 450 ml con medio EPA a temperatura ambiente ($13^\circ \text{C} - 25^\circ \text{C}$). En el caso de los rotíferos, para realizar el “acondicionamiento” del medio, se mantuvo una densidad de 10 ind. ml^{-1} y se alimentaron con *C. vulgaris* a una densidad de 0.25×10^6 cél. ml^{-1} . En el caso del acondicionamiento de los cladóceros, se mantuvo una densidad de 1 ind. ml^{-1} para *C. dubia* y para *D. pulex* se utilizó una densidad de $0.25 \text{ ind. ml}^{-1}$. Se utilizó una concentración de 0.7×10^6 cél ml^{-1} para mantener la densidad inicial; para conocer la

cantidad de alimento para mantener la densidad inicial, se realizó una prueba con concentraciones de 0.5, 0.6, 0.7×10^6 cél. ml^{-1} . Las densidades ocupadas para el acondicionamiento del medio coinciden con las utilizadas en estudios previos en experimentos de interferencia química (Helgen, 1987; Kubanek y Snell, 2008; Zadereev y Lopatina, 2015).

Para mantener las densidades iniciales se revisaron cada 24 h mediante 2-3 alícuotas de 1 ml, para el caso de los rotíferos; en el caso de las densidades de los cladóceros se realizó el conteo total de los individuos y se agregaron o removieron individuos dependiendo del caso.

Todos los medios condicionados fueron filtrados diariamente primero con una red de 50 o 130 μm , para recuperar a los rotíferos y cladóceros respectivamente. Y después por una red de 20 μm para eliminar colonias de algas que puedan interferir en los experimentos. Después de recuperar el medio condicionado se determinó la concentración del alga restante según fuera el caso, con una cámara de Neubauer, esto para asegurar que la cantidad de alimento suministrada en los tratamientos y el control fuera la misma.

Crecimiento poblacional

Todos los experimentos se realizaron a temperatura ambiente y se alimentaron con *C. vulgaris* a una densidad de 1.0×10^6 y 0.5×10^6 cél. ml^{-1} , para rotíferos y cladóceros, respectivamente. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. El diseño experimental consta de 48 unidades experimentales (2 especies de rotíferos x 2 tratamientos x 4 réplicas + control y 2 especies de cladóceros x 2 tratamientos x 4 réplicas + control) (Figura 1).

Para iniciar el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* y *P. patulus* de manera independiente, en presencia del medio condicionado de *C. dubia* y *D. pulex*, se inició con una densidad de 1 ind. ml^{-1} en recipientes de plástico transparentes con 25 ml del medio. En cambio, para realizar el crecimiento poblacional de cada especie de cladóceros en presencia del medio condicionado de rotíferos, se inició con una densidad de 0.2 ind. ml^{-1}

1. Se agregaron 10 individuos de cada especie de manera independiente, de manera aleatoria en 50 ml del medio.

Cada 24 h se realizó el conteo total o por 3 alícuotas de 1 ml. Además, se calculó la tasa de crecimiento poblacional (r) con la siguiente fórmula:

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

Donde N_o = densidad de la población inicial, N_t = densidad de la población después de un tiempo t y t = tiempo (días) (Sibly y Hone, 2002).

Tabla de vida demográfica

Todos los experimentos se realizaron a temperatura ambiente y se alimentaron con *C. vulgaris* a una concentración de 1 y 0.5×10^6 cél. ml⁻¹, para rotíferos y cladóceros, respectivamente. El diseño experimental consta de 48 unidades experimentales (2 especies de rotíferos x 2 tratamientos x 4 réplicas + control y 2 especies de cladóceros x 2 tratamientos x 4 réplicas + control).

Para realizar la tabla de vida de los rotíferos en presencia del medio condicionado de los cladóceros, se utilizaron recipientes transparentes con 25 ml del medio con 1×10^6 cél. ml⁻¹ de alga. Se tomaron inicialmente 20 individuos neonatos de ≤ 12 h. Para lograr esto se separaron 700 rotíferos hembras con huevos 12h previas al inicio del experimento y se tomarán los neonatos para iniciar los experimentos.

Para realizar la tabla de vida de los cladóceros se separaron 500 adultos con huevos 24h antes y se tomaron los neonatos de ≤ 24 h. Se colocaron 10 individuos neonatos de ≤ 24 h en recipientes con 50 ml de medio condicionado o EPA y 0.5×10^6 cél. ml⁻¹ de alga.

Se registró el número de supervivientes y neonatos cada 12 o 24h, para rotíferos y cladóceros, respectivamente. Los experimentos se terminaron hasta que el último individuo de la cohorte inicial murió. Posteriormente, de estos datos se derivaron las variables de supervivencia y fecundidad, y demás parámetros demográficos con las siguientes fórmulas (Krebs, 1985):

Supervivencia

$$l_x = \frac{N_x}{N_0}$$

Esperanza de vida

$$ex = \frac{T_x}{l_x}$$

Tasa reproductiva bruta =

$$\sum_0^{\infty} m_x$$

Tasa reproductiva neta

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

Tiempo generacional

$$T = \frac{\sum l_x m_x x}{R_0}$$

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional

$$r = \sum_{(x=0)} e^{(-rx)} l_x m_x = 1$$

Análisis estadístico

Todo el análisis estadístico se llevó a cabo con el software SigmaPlot versión 11.00. Para los datos del crecimiento poblacional y tabla de vida se llevó a cabo un análisis de varianza (ANDEVA) unifactorial para determinar si existen diferencias significativas. Y para detectar las diferencias entre control y tratamientos, se realizó una prueba *Post hoc* "Prueba de Tukey" (Espinosa-Rodríguez et al., 2016).

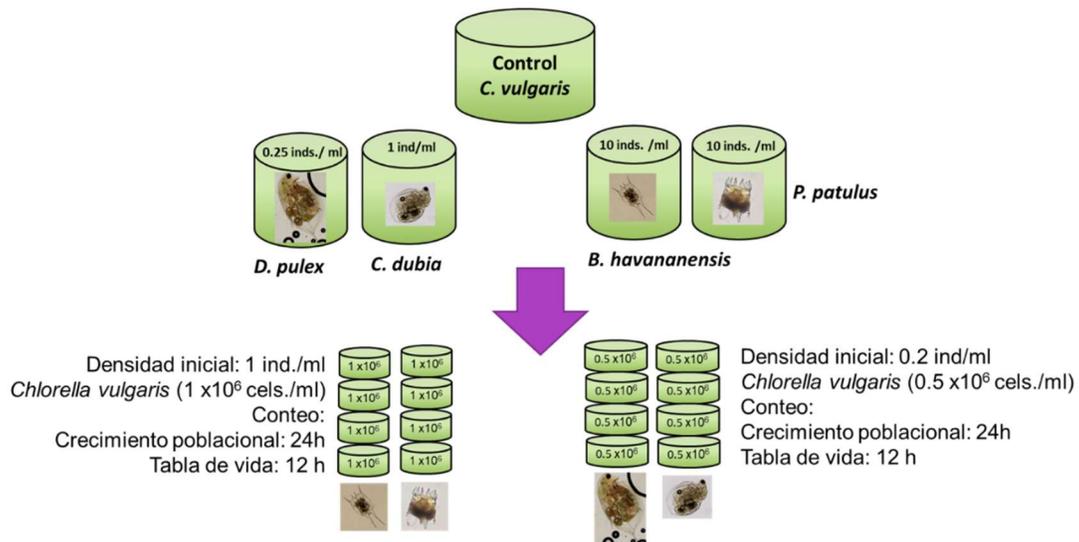


Figura 1 Diagrama de flujo sobre el diseño experimental de crecimiento poblacional y tabla de vida de dos especies de cladóceros y dos rotíferos usando el medio condicionado de dos especies de cladóceros y dos rotíferos.

Resultados

Crecimiento poblacional

Daphnia pulex

En el crecimiento poblacional de *Daphnia pulex*, se pueden observar diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) entre el control y el tratamiento. Se puede observar que con el medio condicionado (M.C.) de *Brachionus havanaensis* el efecto fue estimulador, mientras que con el de *Platónus patulus* fue inhibitorio y además el día de densidad máxima se retrasó (Figura 2; Tabla 2).

Con el M.C. de *B. havanaensis*, se alcanzó una densidad de 8.3 ± 0.41 ind. ml^{-1} , lo que representa un incremento de 162% con respecto al control. Mientras que con los infoquímicos de *P. patulus* tuvo un decremento del 68% (Figura 2). En consecuencia, el cambio de densidades entre el control y tratamiento, la tasa de crecimiento (r) también tuvo diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) (Figura 3.b; Tabla 2). Para la tasa de crecimiento, la tendencia fue la misma, los infoquímicos de *B. havanaensis*, incrementaron con respecto al control un 34%; mientras que con *P. patulus* tuvo una reducción el 52%.

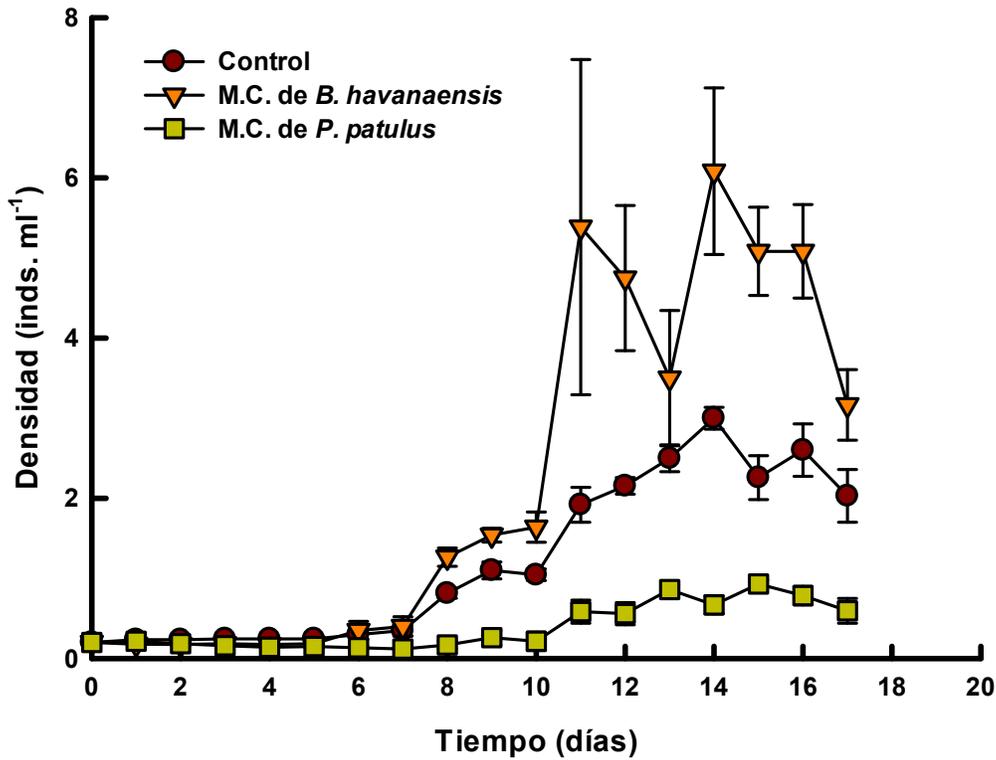


Figura 2. Curvas de crecimiento poblacional de *D. pulex* en presencia del medio condicionado de *B. havanaensis* y *P. patulus*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Los puntos representan el promedio y el error estándar.

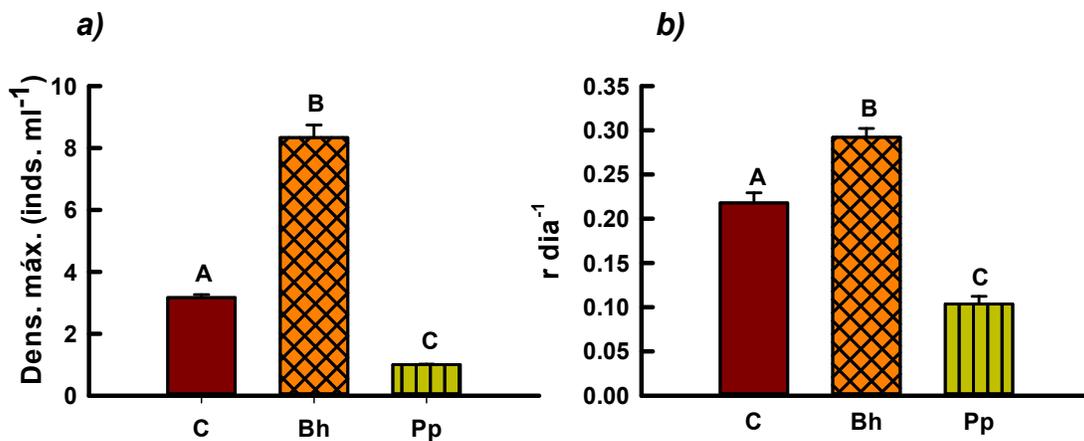


Figura 3. a) Densidad máxima y b) Tasa de crecimiento poblacional de *D. pulex* en presencia del medio condicionado de *B. havanaensis* (Bh) y *P. patulus* (Pp). Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Las barras de datos con la misma letra alfabética representan datos sin diferencias significativas ($p < 0.002$).

Tabla 2. Análisis de varianza unifactorial de la densidad máxima (δ) y tasas de crecimiento poblacional (r) sobre el crecimiento poblacional de *D. pulex* en presencia y ausencia (control) de aleloquímicos de *B. havanaensis* y *P. patulus*. GL= Grados de Libertad; SC= Suma de cuadrados; MS= media de cuadrados ($\alpha=0.05$). Se presentan los resultados de las pruebas de distribución de F.

<i>Especie</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Daphnia pulex</i>	Control vs B. h vs. P.p	2	113.6	56.8	241.5	<0.001
	Error	9	2.1	0.24		
<i>Especie</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Daphnia pulex</i>	Control vs B. h vs. P.p	2	0.072	0.036	87.3	<0.001
	Error	9	0.004	0.000		

Ceriodaphnia dubia

En el crecimiento poblacional de *C. dubia*, se puede observar un efecto estimulador y retardado en ambos tratamientos al compararlo con el control. Se encontraron diferencias altamente significativas ($p<0.001$) entre los tratamientos y el control (Figura 4; Tabla 3).

La densidad máxima alcanzada fue con el M.C. de *P. patulus*, donde se observa que existió la mayor densidad poblacional, ya que existió un incremento 115% con respecto al control, mientras que con los infoquímicos de *B. havanaensis* aumentó un 52% con respecto al control (Figura 5.a).

Por otra parte, en la tasa de crecimiento también se encontraron diferencias altamente significativas ($p<0.001$; Tabla 3). Con los aleloquímicos de *B. havanaensis* se incrementó un 30% (0.21 ± 0.01) con respecto al control, mientras que con el medio condicionado de *P. patulus* aumentó 50% (Figura 5. b).

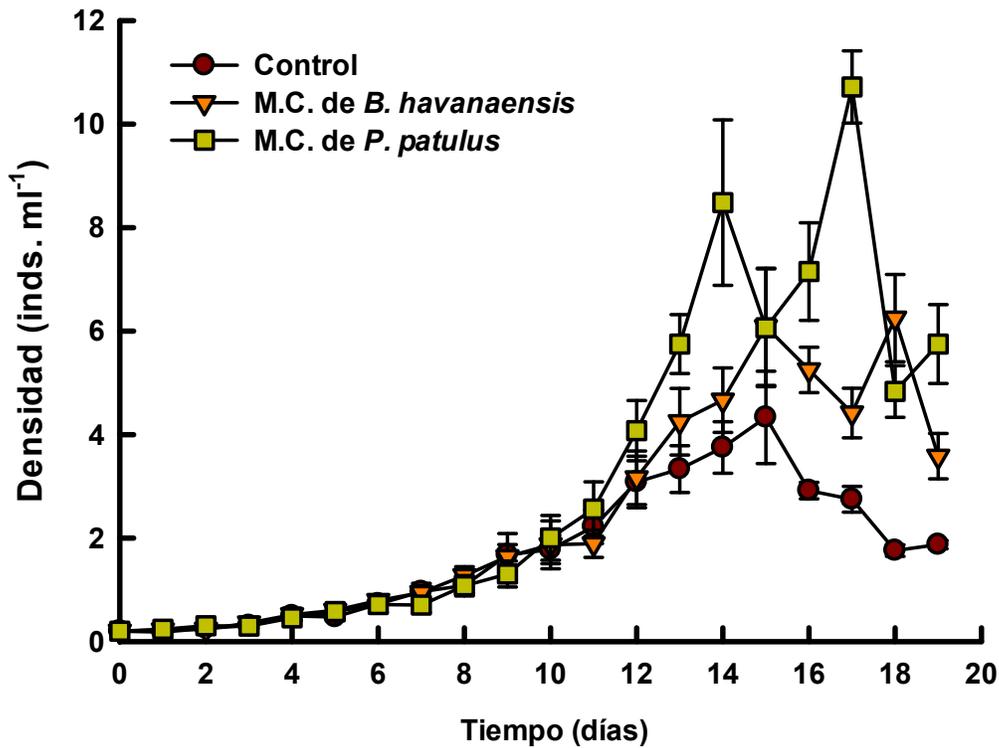


Figura 4. Curvas de crecimiento poblacional de *Ceriodaphnia dubia* en presencia del medio condicionado de *Brachionus havanaensis* y *Plationus patulus*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Los puntos representan el promedio y el error estándar.

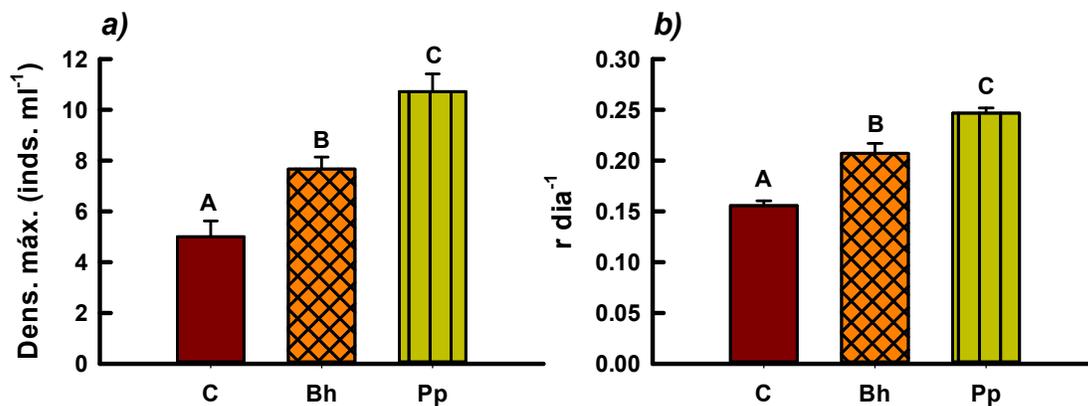


Figura 5. a) Densidad máxima y b) Tasa de crecimiento poblacional *Ceriodaphnia dubia* en presencia del medio condicionado de *B. havanaensis* y *Plationus patulus*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Las barras de datos con la misma letra alfabética representan datos sin diferencias significativas ($p > 0.05$).

Tabla 3. Análisis de varianza unifactorial de la densidad máxima (δ) y tasas de crecimiento poblacional (r) sobre el crecimiento poblacional de *C. dubia* en presencia y ausencia (control) de aleloquímicos de *B. havanaensis* y *P. patulus*. GL= Grados de Libertad; SC= Suma de cuadrados; MS= media de cuadrados ($\alpha=0.05$). Se presentan los resultados de las pruebas de distribución de F.

<i>Especie</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Densidad máxima</i>	Control vs B.h vs P.p	2	65.48	32.74	22.39	<0.001
		Error	9	13.163	1.46		
		<i>Parámetro</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
	<i>Tasa de crecimiento</i>	Control vs B.h vs P.p	2	0.017	0.008	43.52	<0.001
		Error	9	0.002	0.0002		

Brachionus havanaensis

En el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* con infoquímicos de *C. dubia* y *D. pulex*, se puede observar un efecto inhibitorio con ambos tratamientos. Se encontraron diferencias altamente significativas ($p<0.001$) (Figura 6; Tabla 4).

La densidad máxima alcanzada fue con el control. Con el M.C. de *C. dubia* hubo una reducción del 29%, mientras que con los infoquímicos de *D. pulex*, la inhibición fue 88% (Figura 7.a).

En la tasa de crecimiento de *B. havanaensis*, la tendencia fue la misma. El control representó el valor máximo, mientras que con los infoquímicos de *C. dubia* se redujo 18%; además con el M.C. de *D. pulex* se redujo un 88% (Figura 7.b)

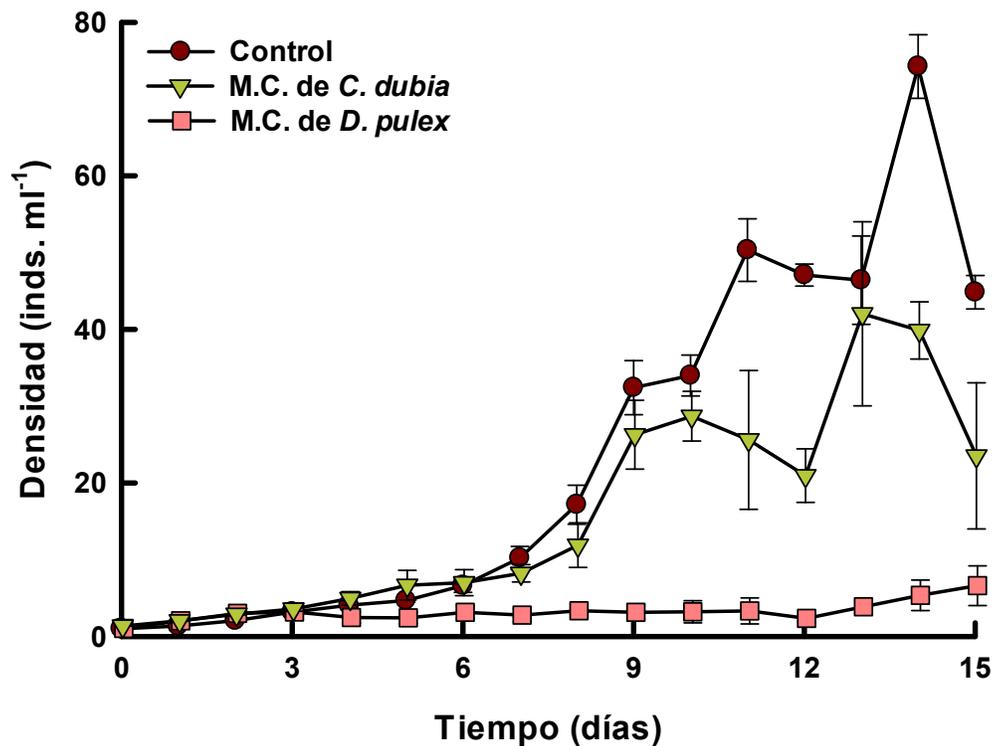


Figura 6. Crecimiento poblacional de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Los puntos representan el promedio y el error estándar.

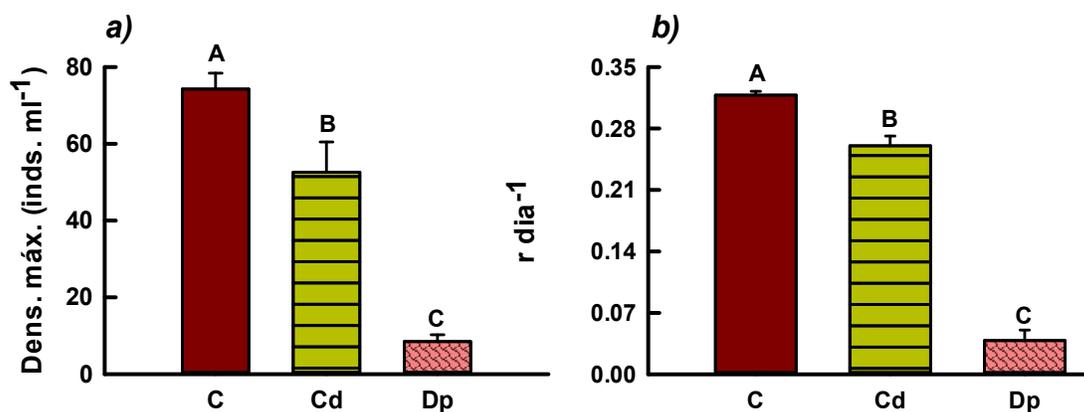


Figura 7. a) Densidad máxima y b) Tasa de crecimiento poblacional, *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Las barras de

datos con la misma letra alfabética representan datos sin diferencias significativas ($P>0.05$).

Tabla 4. Análisis de varianza unifactorial de las tasas de crecimiento poblacional (r) y densidad máxima (δ) sobre el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* en presencia y ausencia (control) de aleloquímicos de *C. dubia* y *D. pulex*. GL= Grados de Libertad; SC= Suma de cuadrados; MS= media de cuadrados ($\alpha=0.05$). Se presentan los resultados de las pruebas de distribución de F.

<i>Especie</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
	Control vs <i>C. d</i> vs <i>D. p</i>	2	8984.06	4492.03	40.75	<0.001
	Error	9	992.17	110.24		
<i>Brachionus havanaensis</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
	Control vs <i>C. d</i> vs <i>D. p</i>	8984.06	4492.03	40.75	40.75	<0.001
	Error	992.17	110.24			

Plationus patulus

El crecimiento poblacional de *P. patulus* se puede observar que tiene la misma tendencia el control y con los infoquímicos de *D. pulex*, mientras que con *C. dubia* aumenta. Se encontraron diferencias muy significativas ($p<0.01$) (Figura. 8).

La densidad alcanzada con los infoquímicos *C. dubia* aumentó 34% con respecto al control, de acuerdo con la prueba de Tukey, este efecto es significativo ($p<0.04$). Mientras que, con el M.C. de *D. pulex*, hubo una reducción del 11%, por lo que no se encontraron diferencias significativas ($p>0.6$) (Figura 9.a).

La tasa de crecimiento poblacional esta un rango de 0.31 ± 0.2 - 0.36 ± 0.2 , no existieron diferencias significativas ($p<0.091$) (Figura 9.b; Tabla 5).

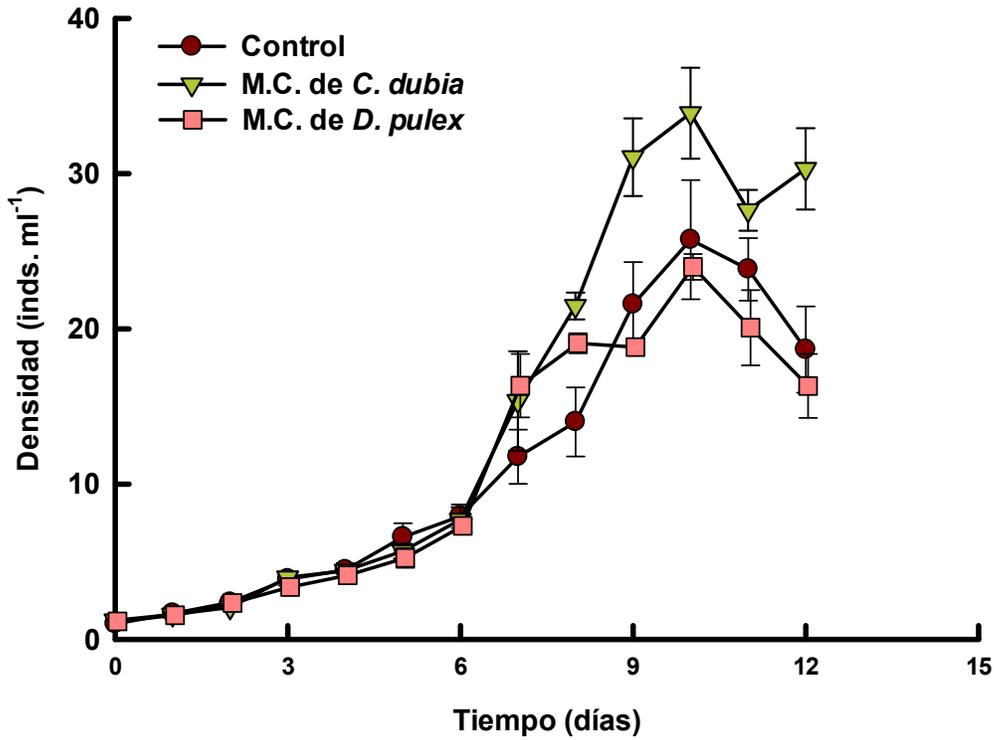


Figura 8. Crecimiento poblacional de *Plationus patulus* en presencia del medio condicionado de *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Los puntos representan el promedio y el error estándar.

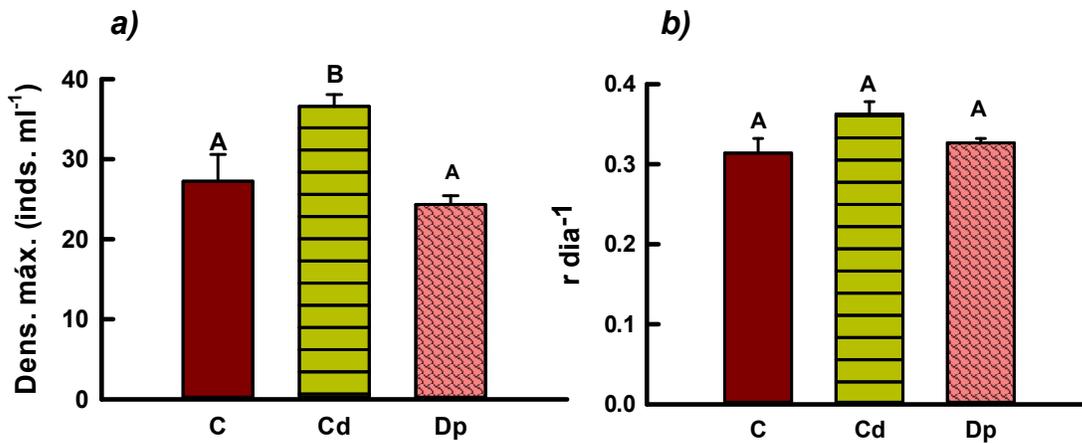


Figura 9. Tasa de crecimiento poblacional, b) Densidad máxima y máxima de *Plationus patulus* en presencia del medio condicionado de *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Las barras de datos con la misma letra alfabética representan datos sin diferencias significativas ($p > 0.05$).

Tabla 5. Análisis de varianza unifactorial de las tasas de crecimiento poblacional (*r*) sobre el crecimiento poblacional de *P. patulus* en presencia y ausencia (control) de aleloquímicos de *C. dubia* y *D. pulex*. GL= Grados de Libertad; SC= Suma de cuadrados; MS= media de cuadrados ($\alpha=0.05$). Se presentan los resultados de las pruebas de distribución de F.

<i>Especie</i>	<i>Parámetro</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Plationus patulus</i>	<i>Densidad máxima</i>	Control +					
		C. dubia +	2	327.574	163.8	8.389	0.009
		D. pulex					
		Error	9	175.722	19.53		
	<i>Tasa de crecimiento</i>	Control +					
		C. dubia +	2	0.005	0.003	3.17	0.091
		D. pulex					
	Error	9	0.007	0.001			

Tabla de vida demográfica

Daphnia pulex

Supervivencia (I_x)

Daphnia pulex en el control y con el tratamiento de *B. havanaensis*, tuvieron un comportamiento similar. La mortalidad fue constante conforme pasó el tiempo, y alrededor del día 15 se tuvo el 50% de la población (Figura 10.a).

Por otra parte, cuando *D. pulex* se encontró con el M.C. de *P. patulus* hubo una disminución en la supervivencia al día 29. En este tratamiento el 50% de la población había muerto alrededor del día 20. A partir de ese punto, la mortalidad se aceleró al compararla con el control (Figura 10.a).

Fecundidad (m_x)

La producción de neonatos de *D. pulex* en el control tuvo un comportamiento constante a lo largo del tiempo. Mientras que con el tratamiento del M.C. de *B. havanaensis* la producción de neonatos fue más alta (Figura 10.b). Mientras que con los aleloquímicos de *P. patulus*, hubo una inhibición de la reproducción, ya que solo hubo producción de neonatos desde que alcanzó la madurez sexual hasta el día 12 (Figura 10.b).

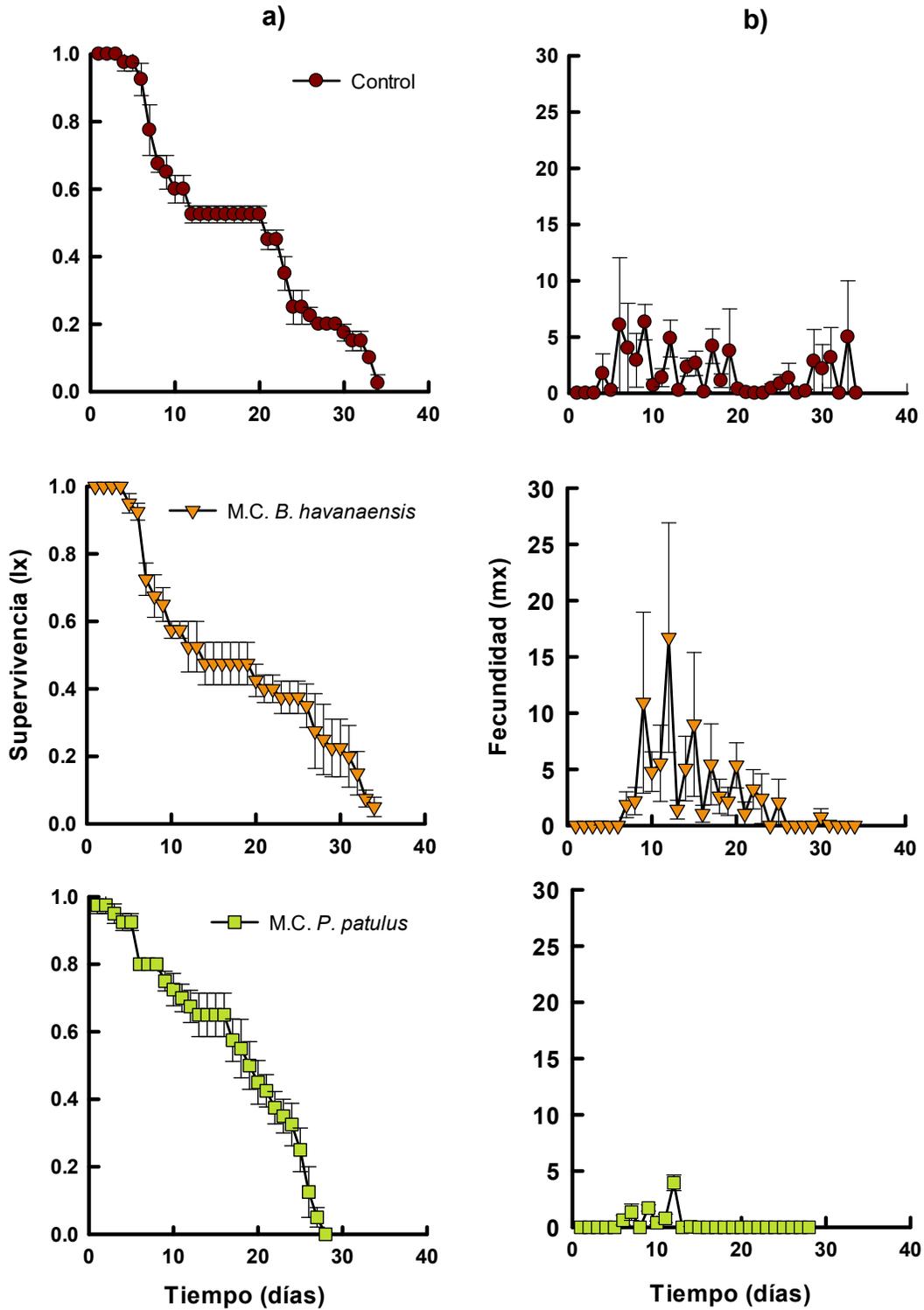


Figura 10. Curvas de a) Supervivencia (I_x) y b) Fecundidad (m_x) de *Daphnia pulex* en presencia del medio condicionado de *Brachionus havanaensis* y *Plationus patulus*.

Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Los puntos representan el promedio y el error estándar.

Variabes demográficas

Los parámetros como promedio de vida no tuvieron diferencias significativas entre sí ($p>0.566$) los valores están en un rango de 18.07 ± 0.02 - 19.17 ± 0.1 días (Figura 11. I; Tabla 6).

De la misma manera en la esperanza de vida no se encontraron diferencias significativas ($p>0.566$) está en un rango de 17.6 ± 0.2 - 18.7 ± 0.98 días (Figura 11. I; Tabla 6).

El control de la tasa de reproducción bruta de *D. pulex* 25.2 ± 4.6 , con el M.C de *B. havanaensis* se incrementó 27% y con el M.C. *P. patulus* se redujo casi 76% la producción de neonatos hembra⁻¹. De igual manera se encontraron diferencias significativas ($p<0.04$) el control y los aleloquímicos de *P. patulus* (Figura 11. IV; Tabla 6)

Por otra parte, en la tasa reproductiva neta el valor más alto fue de M.C. de *B. havanaensis* ya que se incrementó 41% con respecto al control, mientras que con el M.C. de *P. patulus* disminuyó 61% con respecto al control la producción de neonatos hembras⁻¹. De acuerdo con ANDEVA existen diferencias significativas ($p<0.01$) entre el control y el tratamiento con los aleloquímicos de *P. patulus* (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**Figura 11. V; Tabla 6).

El tiempo generacional fue similar entre el control y con el medio condicionado de *B. havanaensis* ya que el valor fue alrededor de 13 días; mientras con los aleloquímicos de *P. patulus* el tiempo generacional disminuyó el 25%. Se encontraron diferencias muy significativas ($p<0.15$) entre el control y el M.C. de *P. patulus* ($p<0.02$) (Figura 11. V; Tabla 6).

La tasa intrínseca de crecimiento de *D. pulex* tanto en el control como en el M.C. de *B. havanaensis* los valores fueron alrededor de $0.24 r \text{ día}^{-1}$; mientras que con *P. patulus* hubo una reducción 23% Por medio del ANDEVA se encontraron diferencias altamente significativas ($p<0.004$) entre el control y el M.C. de *P. patulus* (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**1. VI; Tabla 6).

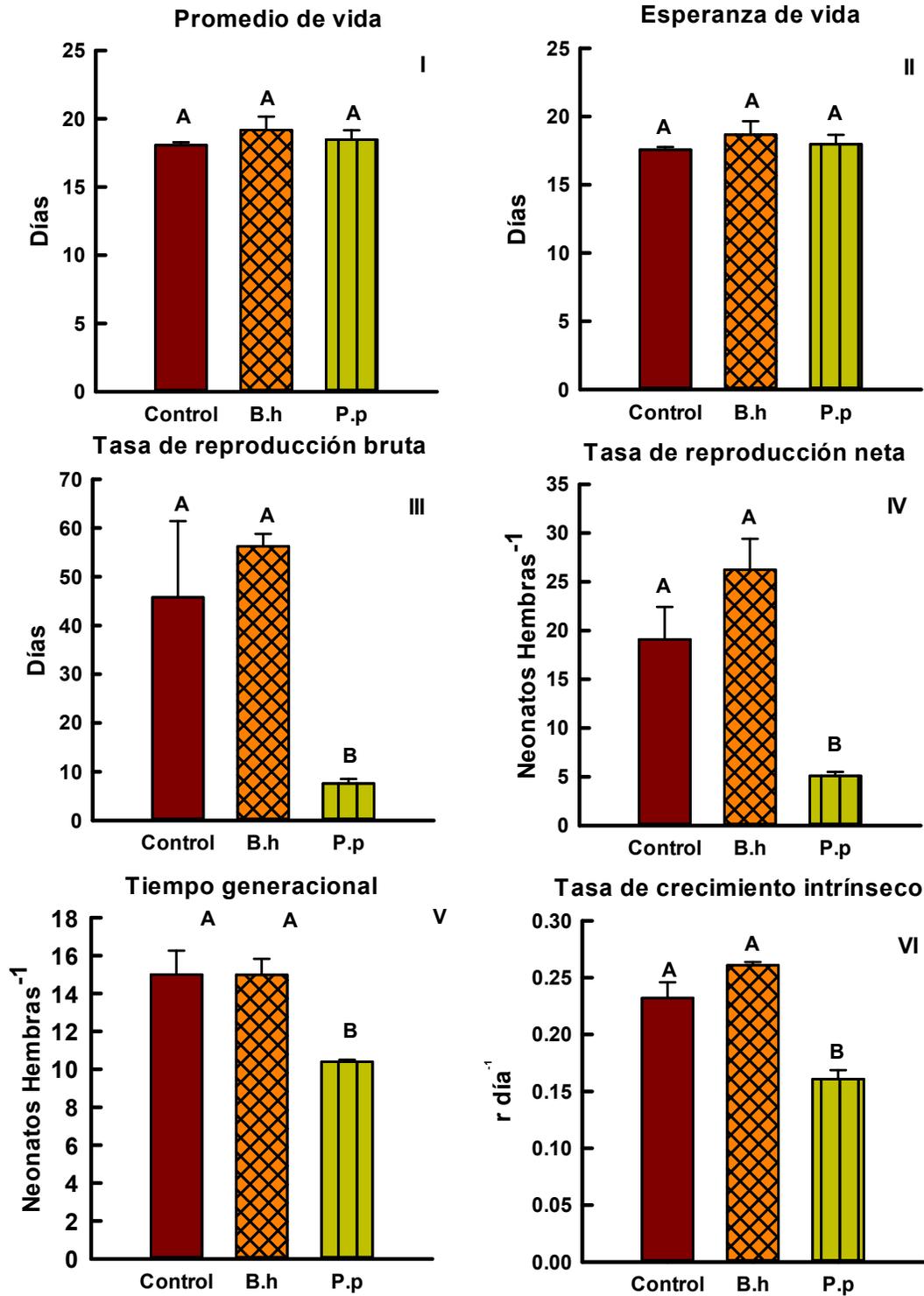


Figura 11. I) Promedio de vida, II) Esperanza de vida, III) Tiempo generacional, III) Tasa de reproducción bruta, IV) Tasa de reproducción neta, V) Tiempo generacional y VI) Tasa intrínseca de crecimiento de *Daphnia pulex* en presencia del medio

condicionado de *Brachionus havanaensis* y *Platonus patulus*. Se realizaron 3 réplicas por tratamiento y control. Las barras de datos con la misma letra alfabética representan datos sin diferencias significativas ($p>0.05$).

Tabla 6. Análisis de Varianza Unifactorial de las variables demográficas de tabla de vida de *Daphnia pulex* en presencia y ausencia (control) de aleloquímicos de *B. havanaensis* y *P. patulus*. GL= Grados de Libertad; SC= Suma de cuadrados; MS= media de cuadrados ($\alpha=0.05$). Se presentan los resultados de las pruebas de distribución de F. Tratamientos con letras distintas significan diferencias significativas ($p<0.05$).

<i>Especie</i>	<i>Parámetros</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Daphnia pulex</i>	Promedio de vida	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^A	2	1.86	0.93	0.627	0.566
		Error	6	8.9	1.5		
	Esperanza de vida	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^A	2	2	1	0.627	0.566
		Error	6	8.9	1.5		
	Tasa de reproducción bruta	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^B	2	3,932.10	1,966.10	7.8	0.02
		Error	6	1,508.90	252		
	Tasa de reproducción neta	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^B	2	693.5	346.7	16.35	0.01
		Error	6	127	21		
	Tiempo generacional	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^B	2	42.16	21.08	9.11	0.015
		Error	6	13.88	2.31		
	Tasa intrínseca de crecimiento	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^B	2	0.016	0.008	30.58	<0.001
		Error	6	0.001	0.002	0	

Ceriodaphnia dubia

Supervivencia (I_x)

Ceriodaphnia dubia en el control tuvo una supervivencia de 33 días. La mortalidad en etapas iniciales es baja y va aumentando conforme pasa el tiempo (Figura 12. a. I).

Por otra parte, la supervivencia aumenta cuando se encuentra en el M.C. de *B. havanaensis* hasta el día 39, al igual que en el control, la mortalidad es baja en etapas juveniles y va aumentando conforme pasa el tiempo, sin embargo, la etapa de senescencia se alarga 6 días antes de morir (Figura 12.a.II).

Finalmente, con el M.C. *P. patulus* la supervivencia se alarga hasta el día 39. Con este tratamiento, la mortalidad fue baja en etapas iniciales y en etapas intermedias existe un aumento en la mortalidad; mientras que en la fase final de *C. dubia* la mortalidad deja de ser tan constante (Figura 12. a. III).

Fecundidad (m_x)

En el control *C. dubia* la reproducción empieza alrededor del día 5 y va aumentando conforme pasa el tiempo, hasta el día 24 donde existe la mayor producción de neonatos hembra⁻¹ (Figura 11.b. I). Por otro lado, cuando se encuentra con el M.C. de *B. havanaensis*, la reproducción empieza en el día 5 y la reproducción alcanza hasta 15 neonatos hembra⁻¹ en el día 15. El comportamiento de la reproducción fue asimétrico, ya que en algunos días la producción era alta y al día siguiente baja (Figura 12.b II).

Finalmente, con el M.C. de *P. patulus* la reproducción se adelantó al día 3, y también la producción de neonatos fue mayor que con el control y el otro tratamiento. La reproducción fue aumentando hasta el día 26, donde la reproducción fue de 8 neonatos hembra⁻¹. A partir de ese punto la reproducción empezó a bajar conforme pasó el tiempo (Figura 12. b. III).

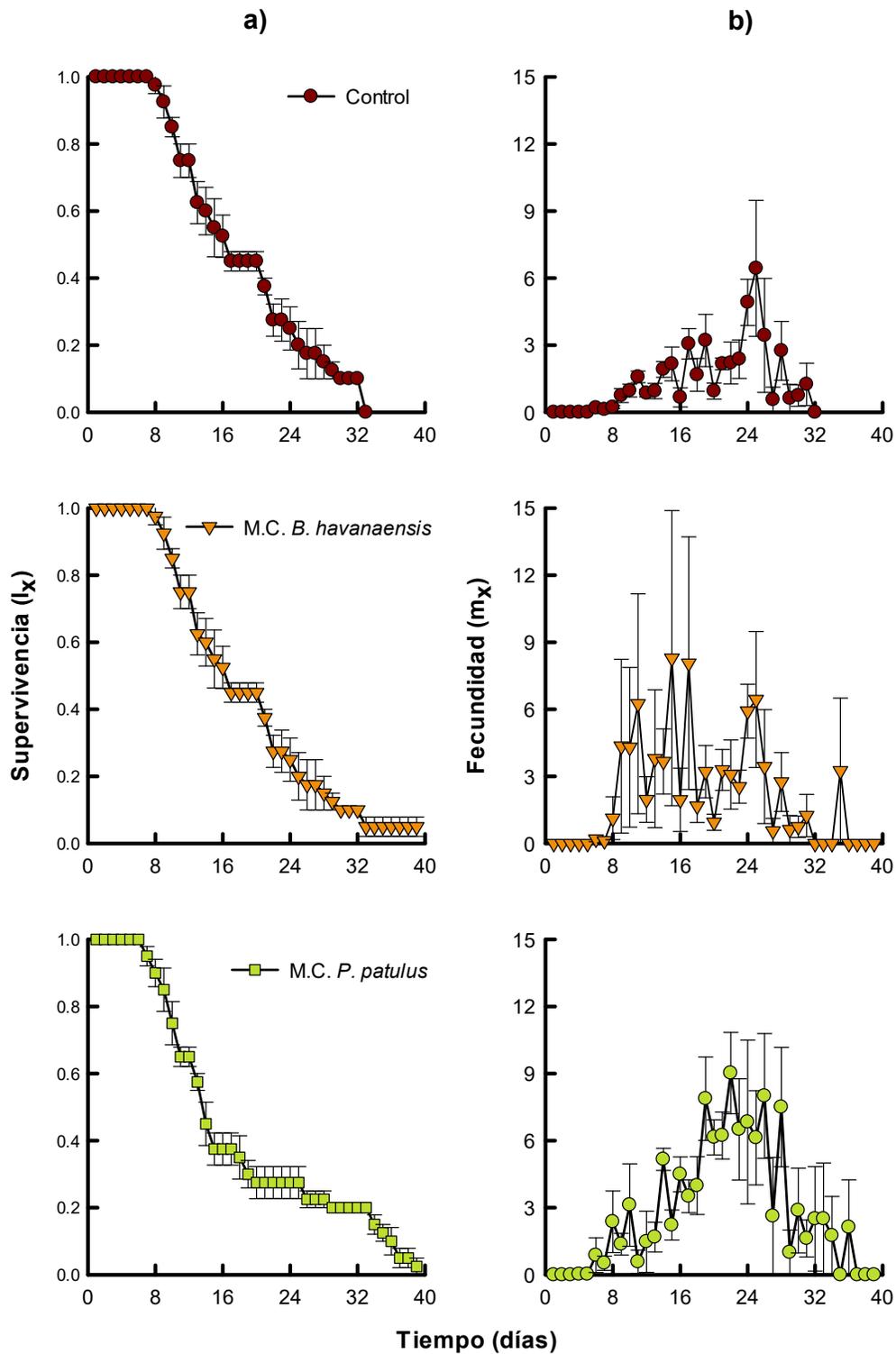


Figura 12. a) Supervivencia (I_x) b) y Fecundidad (m_x) de *Ceriodaphnia dubia* en presencia del medio condicionado de *Brachionus havanaensis* y *Plationus patulus*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Los puntos representan el promedio y el error estándar.

Variables demográficas

En el control de *C. dubia* y con el tratamiento de M.C. de *B. havanaensis*, no se encontraron diferencias significativas ($p>0.6$) en el promedio de vida, ya que el valor se encuentra alrededor del día 17. Mientras que con el M.C. de *P. patulus* se encontraron diferencias significativas ($p<0.03$), ya que el promedio de vida bajó un 18% (Figura 13. I; Tabla 7).

En el control y con el M.C. de *B. havanaensis* la esperanza de vida de *C. dubia* fue alrededor de 17 días; por lo que no se encontraron diferencias significativas ($p>0.6$) entre estos. En cambio, con el M.C. de *P. patulus* sí se encontraron diferencias significativas ($p<0.04$), ya que hubo una reducción de casi 18% (Figura 13. II).

La tasa de reproducción bruta fue estadísticamente diferente en todos los tratamientos y control ($p<0.013$). Con el M.C. de *B. havanaensis* la tasa incremento un 117% y con *P. patulus* la tasa incrementó un 89% (Figura 13. III; Tabla 7).

Por otra parte, la tasa de reproducción neta control fue de 18.1 ± 0.9 , mientras que en ambos tratamientos la tasa aumentó. Con el M.C. de *B. havanaensis* incrementó 119% con *P. patulus* subió un 39% (Figura 13. IV). Se encontraron diferencias significativas ($p<0.02$) entre el control y los aleloquímicos de *B. havanaensis* (Tabla 7).

El tiempo generacional osciló de 17-20 días en los tratamientos y el control. No se encontraron diferencias significativas en ninguno de los tratamientos ($p>0.1$) (Figura 13. V; Tabla 7).

Finalmente, la tasa intrínseca de crecimiento de *C. dubia* en el control fue de 0.158 día^{-1} , mientras que con los infoquímicos de *B. havanaensis* incrementó un 40% y con el M.C. de *P. patulus* la tasa se incrementó en un 37% a comparación del control. Se encontraron diferencias altamente significativas ($p<0.001$) entre los tratamientos y el control (Figura 13. VI; Tabla 7).

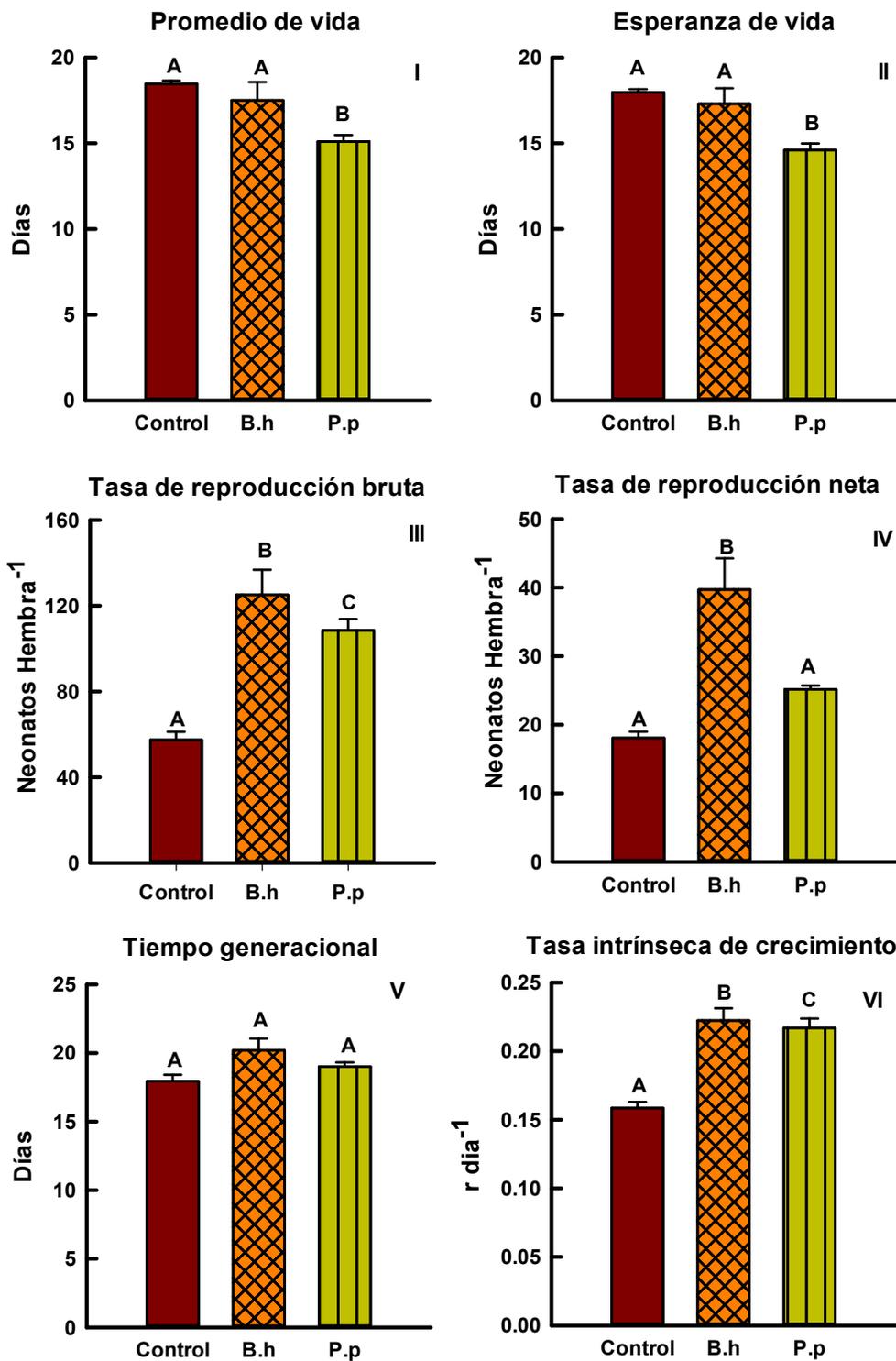


Figura 13. I) Promedio de vida, II) Esperanza de vida, III) Tiempo generacional, III) Tasa de reproducción bruta, IV) Tasa de reproducción neta, V) Tiempo generacional y VI) Tasa intrínseca de crecimiento de *Ceriodaphnia dubia* en presencia del medio condicionado de *Brachionus havanaensis* y *Platonus patulus*. Se realizaron 3

réplicas por tratamiento y control Las barras de datos con la misma letra alfabética representan datos sin diferencias significativas, mientras que la segunda letra representa diferencias significativas entre tratamientos ($p > 0.05$).

Tabla 7. Análisis de Varianza Unifactorial de las variables demográficas de tabla de vida de *Ceriodaphnia dubia* en presencia y ausencia (control) de aleloquímicos de *B. havanaensis* y *P. patulus*. GL= Grados de Libertad; SC= Suma de cuadrados; MS= media de cuadrados ($\alpha=0.05$). Se presentan los resultados de las pruebas de distribución de F. Tratamientos con letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0.05$).

<i>Especie</i>	<i>Variables</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	Promedio de vida	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^B	2	18	9	6.8	0.028
		Error	6	7.9	1.3		
	Esperanza de vida	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^B	2	19.1	9.5	9.7	0.013
		Error	6	5.9	0.99		
	Tasa de reproducción bruta	C ^A vs Bh ^B vs Pp ^C	2	7,453.50	3,726.80	20.8	0.002
		Error	6	1,072.90	178.8		
	Tasa de reproducción neta	C ^A vs Bh ^B vs Pp ^A	2	730.1	365.1	16.6	0.004
		Error	6	132.2	22		
	Tiempo generacional	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^A	2	7,453.50	3,726.80	20.8	0.002
		Error	6	1072.93	178.821		
	Tasa intrínseca de crecimiento	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^A	2	0.0075	0.004	25.5	0.001
		Error	6	0.001	0.0001		

Brachionus havanaensis

Supervivencia (I_x)

Brachionus havanaensis en el control tuvo una supervivencia de 15 días, la mortalidad en etapas tempranas fue baja y fue aumentando constantemente conforme era mayor la edad de los organismos (Figura 134.a.I) Sin embargo, cuando *B. havanaensis* se encuentra en presencia de ambos tratamientos su supervivencia se ve reducida ya que en ambos casos la supervivencia se reduce 5 días, además la mortalidad desde etapas intermedias se acelera (Figura 134. a. II, III).

Fecundidad (m_x)

En el control la fecundidad es constante, después de la maduración sexual hasta la senescencia, además la producción de neonatos por hembra es mayor a comparación de los tratamientos (Figura 134. b. I).

Por otra parte, cuando *B. havanaensis* se encuentra en presencia del M.C. de *C. dubia*, la reproducción se ve afectada, ya que se adelantó la fase de maduración sexual al día 3, y al día siguiente se alcanzó el punto máximo de producción de neonatos por hembra; a partir de ese día, la reproducción bajó de manera gradual (Figura 13.b. II).

Mientras que con *D. pulex*, la producción de neonatos por hembra fue menor que en el control y con el M.C. de *C. dubia*, ya que la producción de neonatos hembra⁻¹ máxima fue de 1.5 en el día 4, y después la producción de neonatos no fue mayor a 0.5 por hembra (Figura 134. b. III).

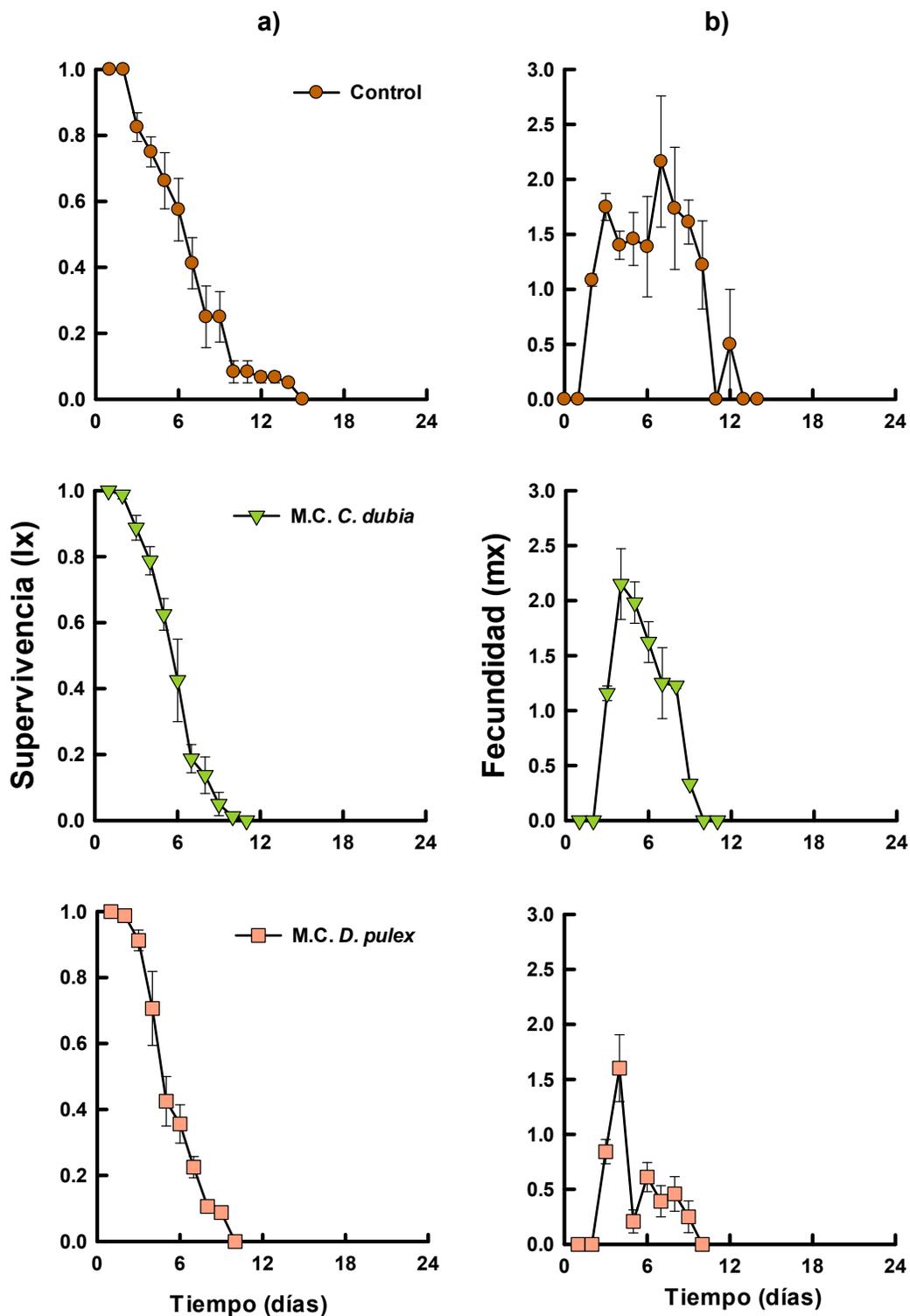


Figura 13. a) Supervivencia (Ix) b) Fecundidad (mx) de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex*. Se realizaron 4 réplicas por tratamiento y control. Los puntos representan el promedio y el error estándar.

VARIABLES DEMOGRÁFICAS

El promedio de vida de *B. havanaensis* en el control fue de 6.4 ± 0.2 días, en cambio cuando se encontró en el M.C. de *C. dubia* disminuyó un 17% y con los infoquímicos de *D. pulex* la esperanza se vio reducida 22%. Se encontró que existen diferencias altamente significativas ($p < 0.006$) entre el control y ambos tratamientos (Figura 15.I; Tabla 8).

La esperanza de vida en el control fue de 5.92 días, cuando se encontró en el M.C. de *C. dubia* la esperanza de vida se redujo 18.43%, mientras que con el M.C. de *D. pulex* el valor se redujo 30% (Figura 15. II). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.02$) entre los valores del control y los tratamientos (Tabla 8).

En la tasa bruta de reproducción, el control tuvo un valor de 12.6 ± 0.3 neonatos hembra⁻¹, mientras que en los tratamientos hubo un decremento, con el M.C. de *C. dubia* la tasa se vio reducida 30% mientras que con el M.C. de *D. pulex* la reducción fue del 61% (Figura 15. III). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.01$) entre el control y tratamientos (Tabla 8).

La tasa de reproducción neta del control tuvo un valor de 6.01 ± 0.12 neonatos hembra⁻¹, mientras que con el M.C. de *C. dubia* el valor disminuyó un 21%, y con el M.C. de *D. pulex* un 66%. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.002$) entre el control y el M.C de *D. pulex* (Figura 15. IV; Tabla 8).

En el control el tiempo generacional fue de 4.7 ± 0.3 días, en los tratamientos el tiempo generacional bajó con el M.C de *C. dubia* bajó un 21%, y con el M.C. de *D. pulex* bajó un 34%. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el control y tratamientos (Figura 15. V; Tabla 8).

En la tasa intrínseca de crecimiento los valores se encontraron en un rango de 0.17 ± 0.1 - 0.29 ± 0.1 día⁻¹ (Figura 15. VI). No existieron diferencias significativas ($p > 0.44$) entre los tratamientos (Tabla 8).

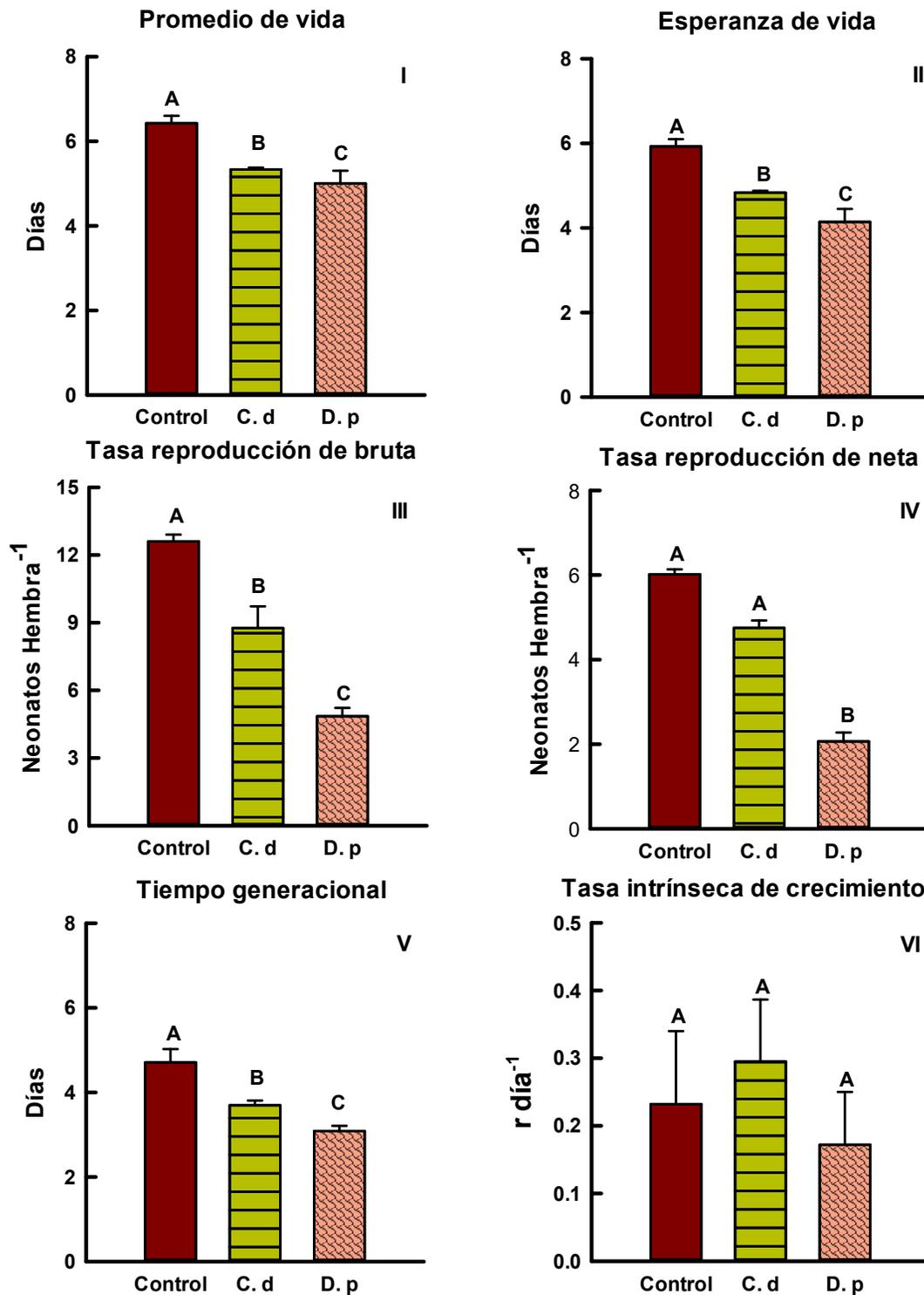


Figura 14. I) Promedio de vida, II) Esperanza de vida, III) Tiempo generacional, III) Tasa de reproducción bruta, IV) Tasa de reproducción neta, V) Tiempo generacional y VI) Tasa intrínseca de crecimiento de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio

condicionado de *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex*. Se realizaron 3 réplicas por tratamiento y control. Las barras de datos con la misma letra alfabética representan datos sin diferencias significativas ($p>0.05$).

Tabla 8. Análisis de Varianza Unifactorial de las variables demográficas de tabla de vida de *B. havanaensis* en presencia y ausencia (control) de aleloquímicos de *C. dubia* y *D. pulex*. GL= Grados de Libertad; SC= Suma de cuadrados; MS= media de cuadrados ($\alpha=0.05$). Se presentan los resultados de las pruebas de distribución de F. Tratamientos con letras distintas significan diferencias significativas ($p<0.05$).

<i>Especie</i>	<i>Variables</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Brachionus havanaensis</i>	Promedio de vida	C ^A vs Bh ^B vs Pp ^C	2	3.33	1.67	13.58	0.006
		Error	0.737	0.123			
	Esperanza de vida	C ^A vs Bh ^B vs Pp ^C	2	4.85	2.43	19.28	0.002
		Error	6	0.755	0.13		
	Tasa de reproducción bruta	C ^A vs Bh ^A vs Pp ^A	2	90.18	45.09	39.55	<0.001
		Error	6	6.84	1.14		
	Tasa de reproducción neta	C ^A vs Bh ^B vs Pp ^A	2	19.55	9.78	40.73	<0.001
		Error	6	1.44	0.24		
	Tiempo generacional	C ^A vs Bh ^B vs Pp ^A	2	4.04	2.02	15.95	0.004
		Error	6	0.76	0.13		
	Tasa intrínseca de crecimiento	C ^A vs Bh ^B vs Pp ^A	2	0.024	0.012	0.949	0.439
		Error	6	0.075	0.013		

Plationus patulus

Supervivencia (I_x)

Plationus patulus en el control y en presencia del M.C de los cladóceros tuvo la misma tendencia en su supervivencia. La mortalidad fue constante a medida que los organismos envejecían. Se alcanzó una mortalidad del 50% alrededor del día 14 en todos los tratamientos (Figura 16. a).

Fecundidad (m_x)

En el control *P. patulus* empezó a reproducirse alrededor del día 3, y fue aumentando gradualmente la producción de neonatos hasta el día 12, donde encontró su máxima producción de neonatos. La fecundidad fue constante a lo largo del tiempo y fue reduciéndose conforme envejecieron los rotíferos (Figura 156 b. I).

En el tratamiento del M.C. de *C. dubia* el comportamiento fue distinto. La maduración sexual se atrasa al día 4 y hasta el día 10, la producción de neonatos fue la más elevada. Posteriormente, baja la reproducción, aunque constante, hasta el día 18 donde se reduce a casi 0 y vuelve a reproducirse, pero en menor proporción (Figura 156 b. II).

Por otra parte, con el M.C. de *D. pulex*, la tendencia fue diferente a los dos casos anteriores. La maduración sexual también se atrasó al día 4, y tiene una fase de reproducción muy acelerada, esta etapa duró hasta el día 10. Después de esta fase, existió una disminución abrupta en la reproducción, esta se mantuvo baja. La mortalidad después de esta fase de reproducción fue disminuyendo constantemente conforme fue aumentando la edad de los individuos de la población (Figura 156 b. III).

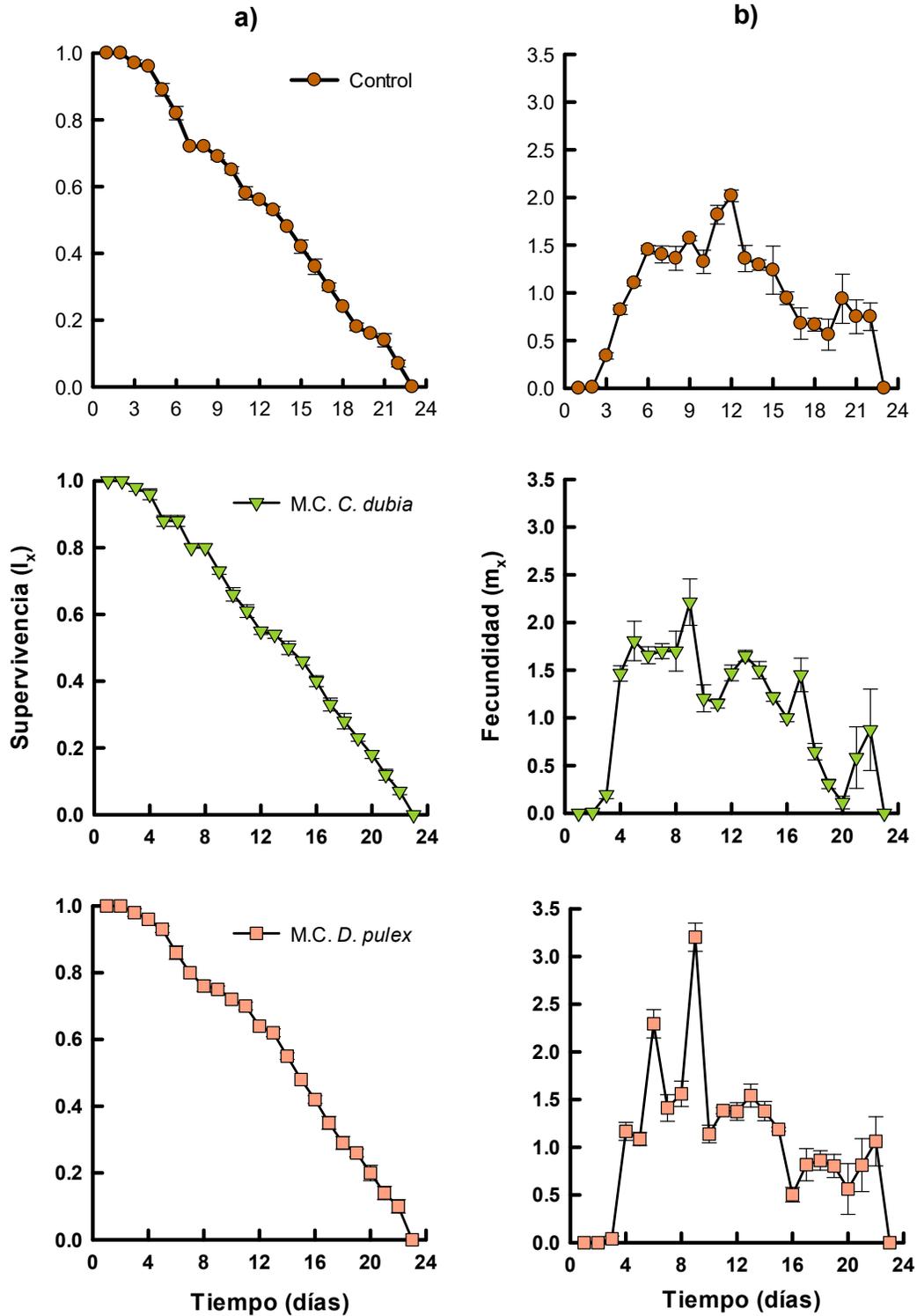


Figura 15. a) Supervivencia (l_x) b) Fecundidad (m_x) de *Plationus patulus* en presencia del medio condicionado de *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex*. Se realizaron 4

réplicas por tratamiento y control. Los puntos representan el promedio y el error estándar.

VARIABLES DEMOGRÁFICAS

El promedio de vida de *P. patulus* en el control fue de 12.5 ± 0.06 , mientras que en los tratamientos la esperanza de vida subió, con el M.C. de *C. dubia* el valor incrementó un 4%, y con *D. pulex* a 8%. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.02$) entre el control y ambos tratamientos (Figura 17. I; Tabla 9).

La esperanza de vida de *P. patulus* en el control fue de 11.9 ± 0.06 días, mientras que con el M.C. de *C. dubia* incrementó 5% y con el M.C. de *D. pulex* la esperanza fue de 8%. Se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0.002$) (Figura 17. II; Tabla 9).

El valor de la tasa de reproducción bruta se encuentra en un rango de 22.4 - 24.2 neonatos hembra⁻¹ (Figura 17. III). No se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($p > 0.37$) (Tabla 9).

El tiempo generacional en el control fue de 8.7 ± 0.1 días, con el M.C. de *C. dubia* incrementó 6% y con el M.C. de *D. pulex* disminuyó un 1% (Figura 16. V). Se encontraron diferencias altamente significativas entre el control y el tratamiento con aleloquímicos de *C. dubia* ($p < 0.004$; Tabla 9).

En la tasa intrínseca de crecimiento el control tuvo una tasa de 0.404 ± 0.005 por día, con M.C. de *C. dubia* incrementó un 16% y un 6% con el M.C. de *D. pulex* (Figura 17. IV). Se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0.004$) entre control y tratamientos (Tabla 9).

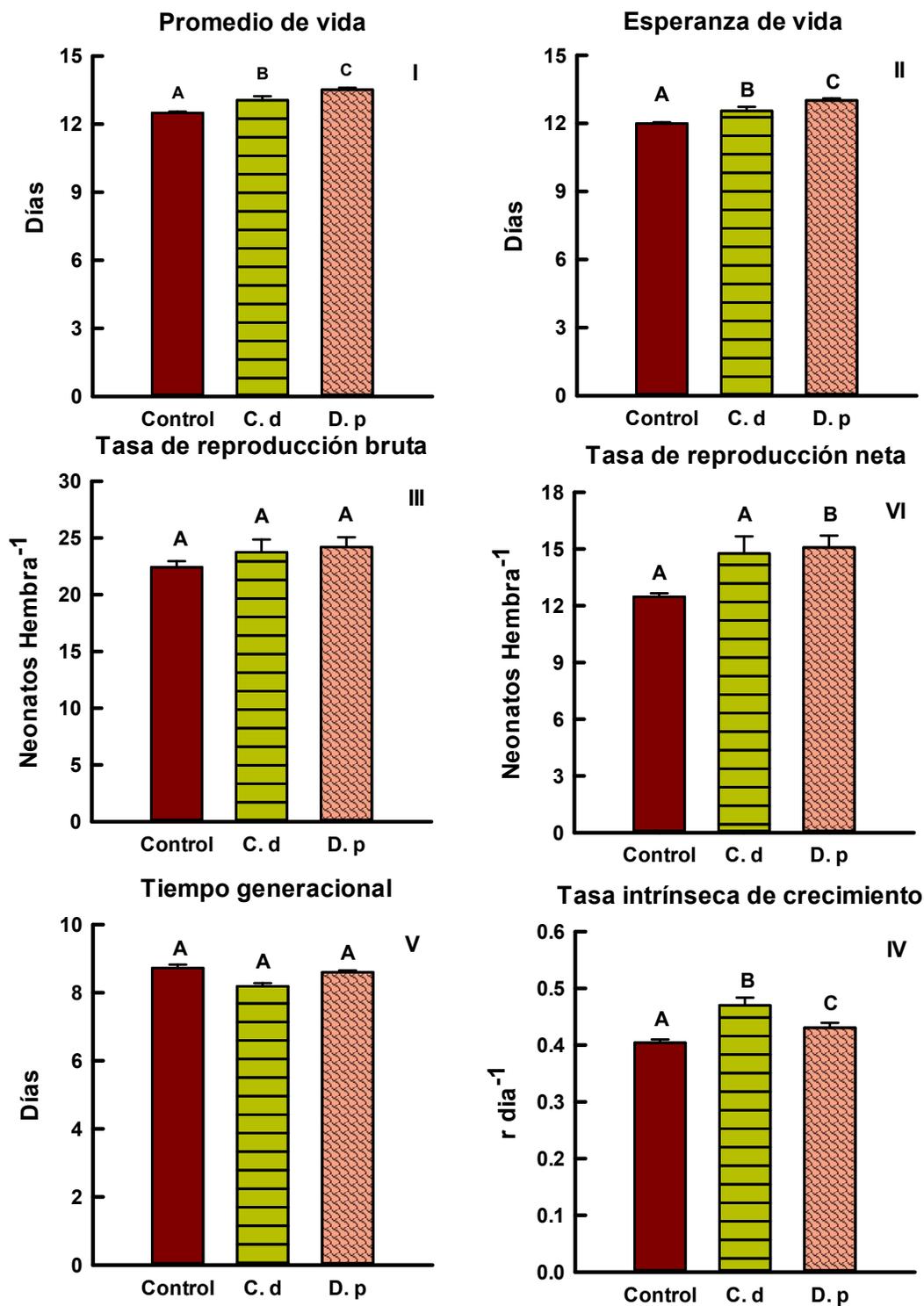


Figura 16. I) Promedio de vida, II) Esperanza de vida, III) Tiempo generacional, III) Tasa de reproducción bruta, IV) Tasa de reproducción neta, V) Tiempo generacional y VI) Tasa intrínseca de crecimiento de *Plationus patulus* en presencia del medio condicionado de *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex*. Se realizaron 4 réplicas por

tratamiento y control. Las barras de datos con la misma letra alfabética representan datos sin diferencias significativas ($p > 0.5$).

Tabla 9. Análisis de Varianza Unifactorial de las variables demográficas de tabla de vida de *P. patulus* en presencia y ausencia (control) de aleloquímicos de *C. dubia* y *D. pulex*. GL= Grados de Libertad; SC= Suma de cuadrados; MS= media de cuadrados ($\alpha=0.05$). Se presentan los resultados de las pruebas de distribución de F. Tratamientos con letras distintas significan diferencias significativas ($p < 0.05$).

<i>Especie</i>	<i>Parámetros</i>	<i>Tratamiento</i>	<i>GL</i>	<i>SC</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Plationus patulus</i>	Promedio de vida	C ^A vs Cd ^B vs Dp ^C	2	2.09	1.04	18.22	<0.001
		Error	9	0.516	0.07		
	Esperanza de vida	C ^A vs Cd ^B vs Dp ^C	2	2.08	1.04	18.22	<0.001
		Error	9	0.516	0.06		
	Tasa de reproducción bruta	C ^A vs Cd ^A vs Dp ^A	2	6.9	3.4	1.11	0.37
		Error	9	27.9	3.1		
	Tasa de reproducción neta	C ^A vs Cd ^A vs Dp ^B	2	16.21	8.11	4.9	0.037
		Error	9	14.9	1.7		
	Tiempo generacional	C ^A vs Cd ^A vs Dp ^A	2	4.04	2.02	15.95	0.004
		Error	6	0.76	0.13		
	Tasa intrínseca de crecimiento	C ^A vs Cd ^B vs D.Pa	2	0.024	0.012	0.949	0.003
		Error	6	0.075	0.013		

Discusión

Un estrés ambiental provoca cambios en los comportamientos poblacionales (dinámica y las variables demográficas de tabla de vida), aunque generalmente con mayor intensidad en los parámetros reproductivos, por esta razón estos son mejores indicadores del efecto ecológico en el ecosistema que las variables de supervivencia (Forbes y Callow, 1990; Kammenga y Laskowsky, 2000; Gama-Flores et al., 2013).

En este trabajo, los infoquímicos de *Platonus patulus* tuvieron un efecto negativo sobre *Daphnia pulex*, mientras que el medio condicionado de *P. patulus* sobre *D. pulex* no tuvo efecto sobre su dinámica poblacional. De acuerdo con Sarma et al. (2018), la respuesta de una especie al medio condicionado nos demuestra que en la naturaleza la comunicación alelopática está presente; por otro lado, incluso si no se observa una respuesta al medio condicionado, se puede decir que, aunque no existe una interferencia química, la competencia entre ambas especies podría darse por otras vías.

Laforsch y Tollrian, (2004) y Sarma et al. (2011), han encontrado que tanto especies de *Daphnia* como *P. patulus* exhiben respuesta debido a infoquímicos de otros organismos coexistentes en la naturaleza. Además, en el caso de *P. patulus*, no solo disminuyó la abundancia máxima, sino que también el tiempo en que se alcanzó (50%). Por tanto, la tasa intrínseca de crecimiento por día (r) también cambió, ya que ésta tasa es sensible a la densidad máxima que alcanza la población, así como al tiempo en que sucede, confirmando nuestros resultados con los reportados en otras investigaciones (Sibly y Hone, 2002).

Cabe destacar que el medio condicionado de *B. havanaensis* y *D. pulex* tuvieron un comportamiento distinto. Ya que *B. havanaensis* provocó una respuesta estimuladora mientras que los infoquímicos de *D. pulex* provocaron un efecto inhibitorio. Previamente, se ha documentado que *B. havanaensis* es capaz de responder y generar respuestas por medio de infoquímicos, ya sea de manera demográfica o morfológica, ante el estímulo químico de otra especie (Sarma, et al., 2011, 2018).

El impacto aleloquímico de *D. pulex* al reducir el crecimiento de *B. havanaensis*, podría indicar que en la naturaleza, no solo tendría superioridad en la competencia por recursos,

debido a la diferencia de tamaños y a la interferencia mecánica (Maclsaac y Gilbert, 1989; 1991), sino que la abundancia y distribución de *B. havanaensis* podría estar determinada por la presencia de *D. pulex*, esto sería esperable al menos en sistemas donde la depredación de cladóceros sea baja y/o en ambientes no contaminados (Cottenie et al., 2001; Fetahi et al., 2011), sin embargo, son necesarias más investigaciones para confirmar o ratificar esto.

En lo concerniente a la interacción alelopática entre *Ceriodaphnia dubia* y ambos rotíferos, el efecto fue especie específico. Por un lado, el medio condicionado de *C. dubia* sobre *B. havanaensis* fue negativo ya que redujo su crecimiento (30%). Mientras que en *P. patulus*, aumentó (30%) su abundancia y r , ya que provocó que el día de abundancia máxima se alcanzara antes. Por otra parte, el efecto del medio condicionado de ambos rotíferos fue estimuladorio, *B. havanaensis* aumentó un 50% mientras que *P. patulus*, estimuló su abundancia un 100%. En el caso de *P. patulus* se ha reportado la presencia de mucus que le permite quedarse en el mismo lugar, al mismo tiempo que se alimenta cuando se encuentra en buenas condiciones (Hampton y Gilbert, 2001). Entonces la formación de este podría deberse a que es mediado por infoquímicos que coordinan la secreción de esta sustancia, ya que se ha encontrado que los rotíferos tienen un mecanismo similar al “quorum sensing” controlado por sustancias que les permite coordinarse (Kubanek y Snell, 2008). A consecuencia de esta comunicación, *C. dubia* podría ser capaz de detectar estas sustancias, que le llevaría a responder ante el estímulo.

Para estas especies se han realizado estudios donde se someten a estrés toxicológico, debido a este la densidad máxima varía dependiendo de la especie. En este estudio el estrés al que fueron sometidas provocó una respuesta especie específica, sin embargo, de acuerdo con lo reportado en literatura la abundancia máxima se encuentra en un rango similar cuando *Daphnia* se encuentra sometida a estrés alcanzando densidades máximas de 0.4 – 10 ind. ml⁻¹; por su parte *C. dubia* alcanza 5 - 37 ind. ml⁻¹, *B. havanaensis* 40 - 200 ind. ml⁻¹, mientras que *P. patulus* alcanza densidades de a 15 - 550 ind. ml⁻¹ (Sarma y Rao, 1990; Alva-Martínez et al., 2001; Hülsmann y Voigt, 2002; Mangas-Ramírez et al., 2002; Sarma et al., 2007).

De la misma manera las tasas de crecimiento de las especies de este estudio se encuentran en un rango similar, a las previamente reportadas en literatura al ser sometidas a algún tipo de estrés, los valores reportados para *Daphnia* son 0.08 – 0.51, para *C. dubia* se ha reportado un intervalo de r de 0.04 – 0.27 día⁻¹; mientras que para *B. havanaensis* el intervalo es de 0.16 - 0.57 y para *P. patulus* es de 0.17 - 0.24 (Lürling y Van Donk, 1997; Walls et al., 1997; Nandini y Sarma, 2003; Sarma et al., 2007; Alva-Martínez et al., 2009).

En experimentos de tabla de vida demográfica el medio condicionado de *D. pulex* fue el tratamiento que tuvo más efecto, ya que logró afectar tanto las variables de supervivencia y como en las variables reproductivas de ambos rotíferos. De manera contraria, *D. pulex* fue la especie menos sensible al medio condicionado de rotíferos, ya que solo tuvo respuesta (negativa) a los infoquímicos de *P. patulus*, al reducir el valor de sus variables reproductivas. Es importante señalar que si un organismo no exhibe una respuesta a los infoquímicos denotaría la ausencia de competencia química en la naturaleza, aunque la respuesta en coexistencia podría ser distinta (Nazim y Robinson, 2017 en Sarma et al., 2018).

De manera puntual, el medio condicionado de *D. pulex* tuvo un efecto especie específico sobre la demografía de los rotíferos. Por ejemplo, en *B. havanaensis* tuvo un efecto parcialmente inhibitorio, en variables reproductivas y no reproductivas. Mientras que en *P. patulus* estimuló una respuesta positiva en ambos tipos de variables de historia de vida. Este efecto especie específico del medio condicionado de *Daphnia* concuerda con otros trabajos, ya que se puede observar que existe un efecto dependiente de la especie de *Daphnia* y de la especie de rotífero; Conde-Porcuna (1998) encontró un efecto negativo de *Daphnia longispina* sobre la historia de vida de *Keratella cochlearis*, mientras que Guo et al. (2011) encontraron un efecto estimulador de *D. similis* sobre *Brachionus calyciflorus*.

El efecto aleloquímico entre *D. pulex* y *P. patulus* fue el mismo que se observó en la dinámica poblacional. Mientras que el efecto alelopático que existe entre *D. pulex* y *B. havanaensis*, es diferente a lo observado en experimentos poblacionales, ya que este rotífero no tiene un efecto sobre la historia de vida de *D. pulex*. Aunque el cladóceros sí

ejerce el mismo efecto que en dinámica poblacional sobre *B. havanaensis*, por lo que existe la posibilidad de que en generaciones subsecuentes, estos infoquímicos puedan tener efectos adversos en sus historias de vida por efectos maternos o que sus variables demográficas solo sean afectadas cuando se encuentran los aleloquímicos del organismo, sin embargo, se deben realizar otros estudios para esclarecer cuál es el efecto (González-Pérez et al., 2018).

Se han reportado que *D. pulex* en presencia de un factor estresante en sus variables no reproductivas presenta un rango de valores de esperanza de vida de 4 - 150 días y de tiempo general es de 8 - 20 d (Ferrão-Filho et al., 2000; Nix y Jenkins, 2000; Lennon et al., 2001; Dumont y Negrea, 2002). Mientras que en sus variables reproductivas presenta tasas de reproducción neta de 3 – 41 neonatos hembra⁻¹ y tasa intrínseca de crecimiento es de 0.08—0.51 día⁻¹ (Lürling y Van Donk, 1997; Walls et al., 1997; Ferrão-Filho et al., 2000). De acuerdo con lo anterior, los valores de este estudio corresponden con los reportados previamente.

Por otra parte, *C. dubia* fue el cladóceros más sensible a los tratamientos, ya que tuvo cambios en su historia de vida debido a los aleloquímicos de ambos rotíferos. Las variables reproductivas fueron las afectadas principalmente por ambos tratamientos siendo la tasa intrínseca de crecimiento y tasa bruta de crecimiento las más afectada. Por ejemplo, *B. havanaensis*, tuvo un efecto (estimulador) solo en variables reproductivas.

Los cambios en variables reproductivas podrían tener implicaciones ecológicas sobre su abundancia en el sistema, además de estar relacionados a compromisos y restricciones sobre sus historias de vida como la reducción en la esperanza de vida que se ha encontrado en otras investigaciones (Kammenga y Laskowsky, 2000; Gama-Flores, et al., 2017). De manera particular, en este estudio se puede ver el costo-beneficio de la estimulación de la reproducción, debido a los infoquímicos de *P. patulus* ya que la esperanza de vida se ve reducida.

El cambio en la tasa de reproducción neta y tasa intrínseca de *C. dubia* debido al medio condicionado de ambos rotíferos, concuerda con valores reportados previamente cuando se encuentra sometido a algún estrés, se ha encontrado que la tasa de reproducción neta

tiene un rango de 39-46 neonatos hembra⁻¹. Mientras que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional va de 0.12-0.54 (Rose et al., 2002; Nandini y Sarma, 2002).

En algunos casos, el medio condicionado tuvo diferencias en el efecto que presentó dependiendo del tipo de experimento. Por ejemplo, el M.C. de *D. pulex* tuvo un efecto positivo en la tabla de vida demográfica, mientras que en el crecimiento poblacional no tuvo un efecto. En cambio, los infoquímicos de *D. pulex* sobre *B. havanaensis*, tuvieron un efecto negativo en ambos experimentos. Las diferencias en ambos tipos de experimentos están dadas por diferentes factores, por ejemplo, en experimentos de dinámica poblacional la cantidad de organismos aumenta conforme pasa el tiempo (Espinosa-Rodríguez et al., 2017), al aumentar la densidad poblacional, la comunicación intraespecífica tiene un papel importante, ya que regula la reproducción sexual, tanto en cladóceros como en rotíferos (Kubanek y Snell, 2008; Zadereev y Lopatina, 2015). Por lo aquí observado la comunicación química vendría de dos vías, la intraespecífica y debida al medio condicionado (interespecífica o alelopática).

Otro factor en los experimentos de crecimiento poblacional es que los neonatos nuevos no se separan de la población original, por lo que aquellos que nacen en el medio condicionado pueden crear resistencia o pueden ser más débiles, debido a un efecto materno (Tollrian, 1995; González-Pérez et al., 2018). Por el contrario, en la tabla de vida demográfica estos efectos son eliminados debido a que los neonatos son eliminados de la cohorte inicial.

Finalmente, al realizar tanto experimentos de dinámica poblacional como de historia de vida de los organismos, se puede concluir que *D. pulex* y *C. dubia* tienen un efecto positivo sobre *P. patulus*. *Plationus patulus* tiene un efecto negativo sobre los cladóceros. Mientras que ambos cladóceros producen un efecto negativo sobre *B. havanaensis*, y éste produce un efecto positivo en *D. pulex* y *C. dubia* (Figura 18).

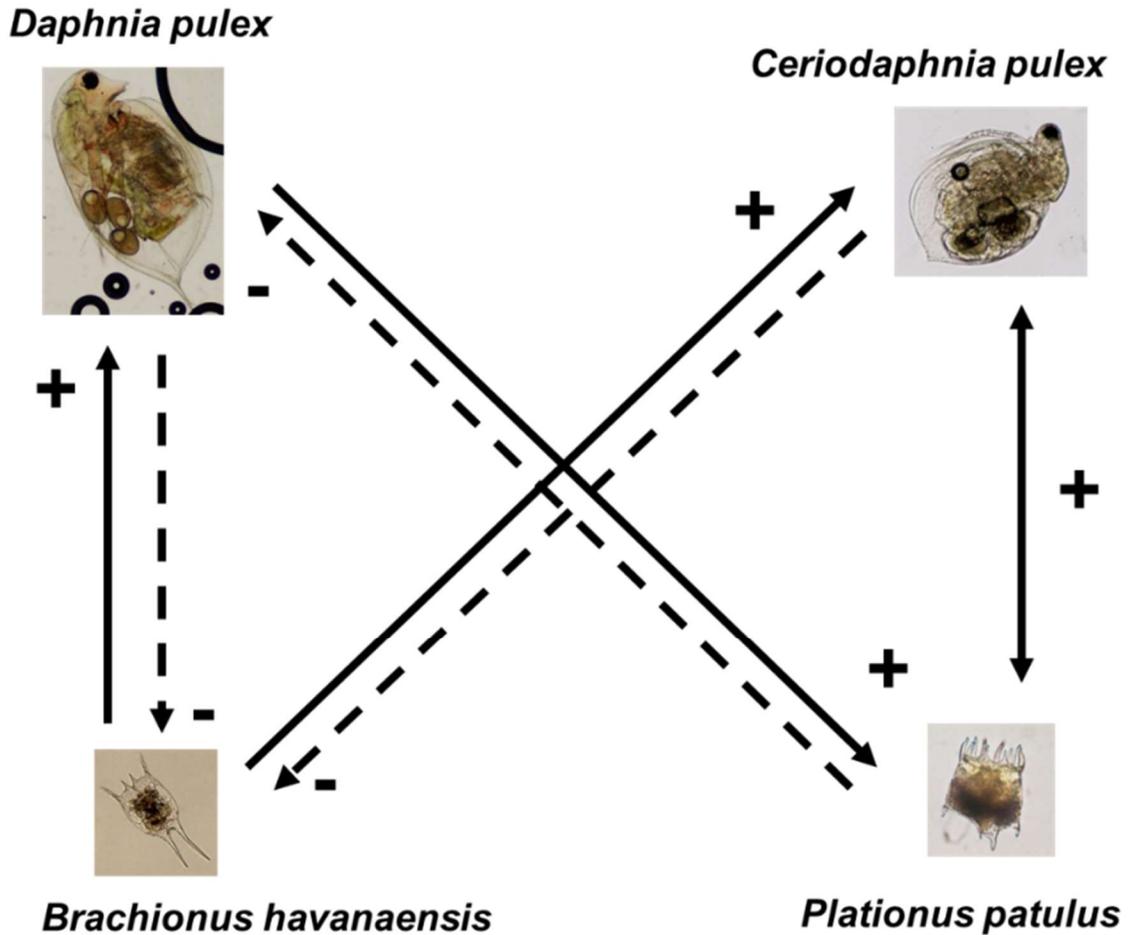


Figura 17 Diagrama de las interacciones alelopáticas entre *Daphnia pulex*, *Ceriodaphnia dubia*, *Brachionus havanaensis* y *Plationus patulus*.

En la interacción alelopática entre *D. pulex* - *B. havanaensis* y *C. dubia* - *B. havanaensis*, al ser considerados organismos planctónicos y encontrarse en altas densidades, podrían tener un contacto constante por lo que podrían ser capaces de detectar infoquímicos, lo que explicaría su capacidad de responder al estímulo químico; esta respuesta podría servir como aviso a cambios en el ambiente, como la disponibilidad de alimento, sin embargo se necesitan más estudios para corroborar esto (Wojtal et al., 2003; Nandini et al., 2005; Meerhoff et al., 2007; Brönmark y Hansson, 2012).

Conclusiones

En este estudio se encontró que existe una interacción alelopática entre rotíferos y cladóceros. Al juntar los resultados de ambos tipos de experimentos demográficos, se puede concluir que *D. pulex* y *C. dubia* tienen un efecto positivo sobre *P. patulus*. Por el contrario, *P. patulus* tiene un efecto negativo sobre los cladóceros. Mientras que ambos cladóceros producen un efecto negativo sobre *B. havanaensis*, y éste produce un efecto positivo en *D. pulex* y *C. dubia*.

En la dinámica poblacional de *B. havanaensis* con el medio condicionado de ambos cladóceros se encontró un efecto negativo (30% con *D. pulex* y 100% con *C. dubia*), mientras que en la dinámica poblacional de *P. patulus* el efecto es positivo (30%) con los infoquímicos de *C. dubia* y nulo con el medio condicionado de *D. pulex*.

El efecto en la historia de vida de *B. havanaensis*, con el medio de ambos cladóceros fue negativo tanto en variables no reproductivas como reproductivas. De manera contraria, el efecto del medio condicionado de *D. pulex* y *C. dubia* sobre *P. patulus* fue estimulador, aunque el efecto fue principalmente sobre variables no reproductivas.

En el caso de *D. pulex*, en su dinámica poblacional con el medio condicionado de *B. havanaensis* incrementó su densidad máxima (150%) y su tasa de crecimiento (30%), mientras que con *P. patulus* la respuesta fue negativa en su densidad máxima y tasa de crecimiento (50%).

En la historia de vida de *D. pulex* no hubo respuesta con los infoquímicos de *B. havanaensis*, por el contrario, con los infoquímicos de *P. patulus* se redujeron sus variables de reproducción.

Finalmente, se encontró que *C. dubia* en su crecimiento poblacional tuvo un efecto positivo (50% con *B. havanaensis* y 100% con *P. patulus*), debido al medio condicionado de ambos rotíferos. De la misma manera, los infoquímicos de *B. havanaensis* en la historia de vida de *C. dubia* causaron un aumento en las variables reproductivas, mientras que *P. patulus* tuvo un efecto negativo sobre sus variables no reproductivas, pero positivo en variables reproductivas.

Referencias

- Aguilar-Acosta, C.R. 2013. Estudio de la comunidad de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) en la zona litoral de la presa Iturbide. Estado de México. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y limnología-UNAM. 73 p.
- Almaraz, O B. 2018. Brachióridos expuestos a medios condicionados con aleloquímicos de *Brachionus angularis* y *Brachionus havanaensis*: estudios de tabla de vida y crecimiento poblacional. Tesis de licenciatura. F.E.S. Iztacala-UNAM. 52 p.
- Alva-Martínez, A.F., Sarma, S.S.S. y Nandini, S. 2001. Comparative population dynamics of three cladoceran species (Cladocera) in relation to different levels of *Chlorella vulgaris* and *Microcystis aeruginosa*. *Crustaceana* 74: 749–764.
- Alva-Martínez, A.F, Sarma S.S.S. y Nandini. S. 2004 Population growth of *Daphnia pulex* (Cladocera) on a mixed diet (*Microcystis aeruginosa* with *Chlorella* or *Scenedesmus*). *Crustaceana* 77: 973-988.
- Bergman, E. y Bergstrand, E. 1999. Lack of a top-down effect on the zooplankton community after a cyprinid reduction. Nutrient reduction and biomanipulation as tools to improve water quality. 440: 77-87.
- Borowitzka, M.A. y Borowitzka, L.J. 1988. Micro-algal biotechnology. Cambridge University Press, Oxford, UK. 477p.
- Brönmark, C., y Hansson, L. A. 2005. The biology of lakes and ponds. Oxford University Press. 2da ed. Gran Bretaña. 596 p
- Brönmark, C. y Hansson, L.A. 2012. Chemical ecology in aquatic systems-an introduction. En: Brönmark, C. y L.A. Hansson. 2012. Chemical Ecology in Aquatic Systems. Oxford. University Press. XIV-XIX.
- Carmona-Ruiz, J.A. 2015. Análisis de la diversidad y dinámica poblacional del zooplancton en el lago Nabor Carrillo, Texcoco, Estado de México. Tesis de licenciatura. F.E.S Iztacala-UNAM. 65 p.

- Castilho-Noll, M.S.M., Câmara, C. F., Chicone, M.F., y Shibata, É.H. 2010. Pelagic and littoral cladocerans (Crustacea, Anomopoda and Ctenopoda) from reservoirs of the Northwest of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 10: 21-30
- Conde-Porcuna, J.M. 1998. Chemical interference by *Daphnia* on *Keratella*: a life table experiment. *Journal of Plankton Research*. 20: 1637-1644.
- Cottenie, K., Nuytten, N., Michels, E., y De Meester, L. 2001. Zooplankton community structure and environmental conditions in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia*. 442: 339-350.
- Decaestecker, E., Declerck, E., S., De Meester, L. y Ebert, D. 2005. Ecological implications of parasites in natural *Daphnia* populations. *Oecologia*. 144: 382-390.
- Degans, H. y De Meester, L. 2002. Top-down control of natural phyto- and bacterioplankton prey communities by *Daphnia magna* and by the natural zooplankton community of the hypertrophic Lake Blankart. *Hydrobiologia*. 479: 39-49.
- Dicke, M. y Sabelis, M.W. 1988. Infochemical terminology: Based on Cost-Benefit analysis rather than the origin of the compounds? *Functional Ecology*. 2: 131-139.
- Diéguez, M.C. y Gilbert, J.J. 2011. *Daphnia*-rotifer interactions in Patagonian communities. *Hydrobiologia*. 662:189-195.
- Domínguez-Pascual, I.E. 2006. Estudio de la diversidad de zooplancton y fitoplancton de la Laguna de Zumpango (Estado de México) para su uso en la biomanipulación. Tesis de maestría. F.E.S. Iztacala-U.N.A.M. México. 69p.
- Dumont, H. y Negrea, S. 2002. Introduction to the Class Branchiopoda. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, Backhuys Publishers. The Netherlands. 397p.
- Espinosa-Rodriguez, C.A., Valencia-Del Toro, G., Sarma, S.S.S. y Nandini, S. 2016. Allelopathic activity and chemical analysis of crude extracts from the macrophyte *Egeria densa* on selected phytoplankton species. *Allelopathy Journal*. 37: 147-160.

- Espinosa-Rodríguez, C.A. Sarma, S.S.S y Nandini. S. 2017. Effect on the allelochemicals from the macrophyte *Egeria densa* on the competitive interactions of pelagic and littoral cladocerans. *Chemistry and Ecology*. 33: 247-256
- Ferrão-Filho, A.S. y Azevedo, S.M.F.O. 2003. Effects of unicellular and colonial forms of toxic *Microcystis aeruginosa* from laboratory cultures and natural populations on tropical cladocerans. *Aquatic Ecology* 37: 23–35.
- Fetahi, T., Mengistou, S. y Schagerlb, M. 2011. Zooplankton community structure and ecology of the tropical-highland Lake Hayq, Ethiopia. *Limnologica*. 41: 389-397.
- Folt, C. y Goldman, C.R., 1981. Allelopathy Between Zooplankton: A Mechanism for Interference Competition. *Science*. 213: 1133-1135.
- Forbes, V.E., Calow, P., 1999. Is the per capita rate of increase a good measure of population-level effects in ecotoxicology? *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 147: 1544–1556.
- Fradkin, S.C. 1995. Effects of interference and exploitative competition from large-bodied cladocerans on rotifer community structure. *Hydrobiologia*. 313/314: 387-393.
- Gama-Flores, J.L., Huidobro-Salas, M.E., Sarma, S.S.S. y Nandini. S. 2011. Somatic and population growth responses of *Ceriodaphnia dubia* and *Daphnia pulex* (Cladocera) to changes in food (*Chlorella vulgaris*) level and temperature. *Journal of Environmental Biology* 32: 489-495.
- Gama-Flores, J.L., Huidobro-Salas, M.E., Sarma, S.S.S. y Nandini. S. 2013. Effects of allelochemicals released by vertebrates (fish, salamander and tadpole) on *Moina macrocopa* (Cladocera). *Allelopathy Journal*. 31: 415-425.
- Garza-Mouriño, G. Silva-Briano, M., Nandini. S, Sarma, S.S.S. y Castellanos-Paez, M.E. 2005. Morphological and morphometrical variations of selected rotifer species in response to predation: a seasonal study of selected brachionid species from Lake Xochimilco (Mexico). *Hydrobiologia*. 546: 169-179.

- Gilbert, J.J. 1963. Contact chemoreception, mating behaviour, and sexual isolation in the rotifer genus *Brachionus*. *Journal of Experimental Biology*. 40: 625-641.
- Gilbert, J.J. 1985. Competition between rotifers and *Daphnia*. *Ecology*. 66: 1943-1950.
- Gilbert, J.J. y Stemberger, R.S. 1985. Control of *Keratella* populations by interference competition from *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*. 30: 180-188.
- Gilbert, J.J. 1988. Suppression of rotifer populations by *Daphnia* review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*. 33: 1286-1303.
- Gilbert, J.J. 2018a. Morphological variation and its significance in a polymorphic rotifer: environmental, endogenous, and genetic controls. *BioScience* 68: 169-181.
- Gilbert, J.J. 2018b. Attachment behavior in the rotifer *Brachionus rubens*: induction by *Asplanchna* and effect on sexual reproduction. *Hydrobiologia*. 1-12p.
- González-Pérez, B.K., Sarma, S.S.S., Castellanos-Páez, M.E. y Nandini S. 2018. Multigenerational effects of triclosan on the demography of *Plationus patulus* and *Brachionus havanaensis* (Rotifera). *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 147: 275-282.
- Guevara, F.J.A. 2017. Efecto interespecífico de los aleloquímicos de cuatro especies de Brachionidae (Rotifera: Monogononta) sobre las variables demográficas. Tesis de licenciatura. F.E.S. Iztacala-UNAM. 68p.
- Guo, R., Snell, T.W., y Yang, J. 2010. Ecological strategy of rotifer (*Brachionus calyciflorus*) exposed to predator- and competitor-conditioned media. *Hydrobiologia*, 658: 163–171.
- Hampton, S.E., y Gilbert, J.J. 2001. Observations of insect predation on rotifers. *Hydrobiologia*. 446: 115-121.
- Havens, K.E., Fulton III, R.S., Beaver, J.R., Samples, E.E., y Colee, J. 2016. Effects of climate variability on cladoceran zooplankton and cyanobacteria in a shallow

- subtropical lake. *Journal of Plankton Research*. 38: 418-430.
- Helgen, J.C. 1987. Feeding rate inhibition in crowded *Daphnia pulex*. *Hydrobiologia*. 154: 113-119.
- Hülsmann, S. y Voigt, H. 2003. Life history of *Daphnia galeata* in a hypertrophic reservoir and consequences of non-consumptive mortality for the initiation of a midsummer decline. *Freshwater Biology* 47: 2313–2324.
- Hurtado-Bocanegra, M.D., Nandini, S, y Sarma, S.S.S. 2002. Combined effects of food level and inoculation density on competition between *Brachionus patulus* (Rotifera) and the cladocerans *Ceriodaphnia dubia* and *Moina macrocopa*. *Hydrobiologia*. 468: 13–22.
- Hylander, S., Souza, M.S., Balseiro, E., Modenutti, B. y Hansson, L.A. 2012. Fish-mediated trait compensation in zooplankton. *Functional Ecology*. 26: 608-615.
- Kammenga, J. y Laskowski, R. 2000. *Demography in Ecotoxicology*. John Wiley & Sons, New York. 180 pp.
- Krebs, C.J., 1985. *Ecology. Population Biology; Biogeography; Methodology*. Harper and Row, New York. 800 pp.
- Kubanek, J. y Snell. T.W. 2008. Quorum sensing in rotifers. En.: Winnans, S.C. y Bassler, B.L. (eds). *Chemical communication in bacteria*. American Society for Microbiology. 453- 462 pp.
- Iyer, N. y Rao, R. 1993. Effect of the epizoic rotifer *Brachionus rubens* on the population growth of three cladoceran species. *Hydrobiologia*. 255/256: 325-332.
- Lampert, W. 1997. Zooplankton research: the contribution of limnology to general ecological paradigms. *Aquatic Ecology*. 31: 19-27.
- Lampert, W. y Sommer, U. 2007. *Limnoecology: the ecology of the lakes and streams*. Oxford University press.

- Laforsch C. y Tollrian, R. 2004. Inducible defenses in multipredator environments: Cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecology* 85: 2302-2311.
- Lennon, J. T., V. H. Smith y K. Williams. 2001. Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success. *Journal of Plankton Research*. 23: 425–434.
- Litchman, E., Ohman, M.D. y Kiørboe, T. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*. 35: 473-484.
- Lürling, M. y Van Donk, E. 1997. Life history consequences for *Daphnia pulex* feeding on nutrient-limited phytoplankton. *Freshwater Biology*. 38: 619–628.
- Maclsaac, H.J. y Gilbert, J.J. 1989. Competition between rotifers and cladocerans of different body sizes. *Oecologia*. 81:295-301.
- Maclsaac, H.J. y Gilbert, J.J. 1991. Discrimination between exploitative and interference competition between Cladocera and *Keratella cochlearis*. *Ecology*. 72: 924-937.
- Mangas-Ramírez, E., Sarma, S.S.S. y Nandini. S. 2002. Combined effects of algal (*Chlorella vulgaris*) density and ammonia concentration on the population dynamics of *Ceriodaphnia dubia* and *Moina macrocopa* (Cladocera). *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 51: 216–222.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., De Mello, F.T., Clemente, J.M., Jensen, E., Lauridsen, T.L., y Jeppesen, E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*. 52: 1009-1021.
- Montúfar-Meléndez, A.I., Sánchez-Ortíz, J.R., Sarma, S.S.S. y Nandini. S. 2007. Combined effects of temperature and lead concentration on the competition between the rotifers *Brachionus havanaensis* and *Brachionus rubens* (Rotifera: Brachionidae). *Journal of Environmental Science and Health Part A* 42: 393-398.

- Muñoz-Colmenares, M.E. 2017. Diversidad de zooplancton (Rotíferos, copépodos y cladóceros) durante un ciclo anual en la Presa del Llano, Villa del Carbón. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología-UNAM. México.
- Nandini. S y Sarma, S.S.S. 2002. Competition between *Moina macrocopa* and *Ceriodaphnia dubia*: a life table demography study. *International Review of Hydrobiology*. 87: 85–95.
- Nandini. S. y Sarma, S. S. S. 2003. Population growth of some genera of cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels. *Hydrobiologia* 491: 211–219.
- Nandini. S., Ramírez-García P., Sarma, S.S.S. 2005. Seasonal variations in the species diversity of planktonic rotifers in Lake Xochimilco, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology* 20: 287-294.
- Nandini. S., Zúñiga-Juárez, F.S. y Sarma, S.S.S. 2014. Direct and indirect effects of invertebrate predators on population level responses of the rotifer *Brachionus havanaensis* (Rotifera). *International Review of Hydrobiology* 99: 107-116.
- Neill, W.E. 1984. Regulation of rotifer densities by crustacean zooplankton in an oligotrophic montane lake in British Columbia. *Oecologia*. 61:175-181.
- Paes, T.A.S.V., Costa, I.A.S.D., Silva, A.P.C., y Eskinazi-Sant'Anna, E.M. 2016. Can microcystins affect zooplankton structure community in tropical eutrophic reservoirs?. *Brazilian Journal of Biology*, 76: 450-460.
- Pavón-Meza E.L., Sarma S.S.S. y Nandini S. 2008 Combined effects of temperature, food availability and predator's (*Asplanchna girodi*) allelochemicals on the demography and population growth of *Brachionus havanaensis* (Rotifera). *Allelopathy Journal* 21(1): 95-106.
- Riessen, H.P. y Gilbert, J.J. 2018. Divergent developmental patterns of induced morphological defenses in rotifers and *Daphnia*: Ecological and evolutionary context. *Limnology and Oceanography*. 00:1-17.

- Rizvi, S. J. H., Haque, H., Singh, V. K., y Rizvi, V. 1992. Allelopathy. Basic and applied aspects. Springer Netherlands. 480.
- Rose, R.M., Warne, M.St.J. y Lim, R.P. 2002. Some life history responses of the cladoceran *Ceriodaphnia* cf. *dubia* to variations in population density at two different food concentrations. *Hydrobiologia*. 481: 157-164.
- Rosemond, A.D, Mulholland, P.J. y Elwood, J.W. 1993. Top-down and Bottom-up control of stream periphyton: effects on nutrients and herbivores. *Ecology*. 74: 1264-1280.
- Santiago-Lima, A.M. 2016. Estudio comparativo del zooplancton (rotíferos y cladóceros) en los cuerpos de agua de la cantera Oriente, D.F. y su relación con el estado trófico. Tesis de licenciatura. F.E.S. Iztacala-UNAM. 60 p.
- Sarma, S.S.S. y Rao, T.R. 1990. Population dynamics of *Brachionus patulus* Muller (Rotifera) in relation to food and temperature. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences. Animal Sciences* 99: 335-343.
- Sarma, S.S.S., Nandini, S. y Gulati, R.D. 2005. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia*. 542: 315-333.
- Sarma, S.S.S., Avelino-Rivera, S., Elizalde-Hinojosa, F. y Nandini, S. 2007. Combined influence of food level and inoculation density on the competition between *Anuraeopsis fissa* and *Brachionus patulus* or *Brachionus macracanthus* (Rotifera: Brachionidae). *Russian Journal of Ecology* 38: 353-362.
- Sarma, S.S.S., Resendiz, R.A.L y Nandini, S. 2011. Morphometric and demographic responses of brachionid prey (*Brachionus calyciflorus* Pallas and *Platyonus macracanthus* (Daday) in the presence of different densities of the predator *Asplanchna brightwellii* (Rotifera: Asplanchnidae). *Hydrobiologia*. 662: 179-187.
- Sarma, S.S.S. Guevara-Franco, J.A., Almaraz-Ornelas, B. y S. Nandini. 2018. Interspecific effects of 4-species of Brachionidae (Rotifera: Monogononta) on the population growth. *Allelopathic Journal*. 45: (en prensa).

- Sarma, S.S.S. y S. Nandini. 2018. Chapter 11. Allelopathic interactions in freshwater ecosystems with special reference to zooplankton. En: Kaul, B.L., Koul P.L. y Verma A.K. (ed) *Advances in Fish and Wildlife Ecology and Biology*. 7: 195-221.
- Schwartz, S.S. y Ballinger, R.E. 1980. Variations in life history characteristics of *Daphnia pulex* fed different algal species. *Oecologia*. 44: 181-184.
- Sibly, R.M. y Hone. J. 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. *The Royal Society*. 657: 1153-1170.
- Snell, T.W. y Nacionales, M.A. 1990. Sex pheromone communication in *Brachionus plicatilis* (rotifera). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 97; 211–216.
- Snell, T.W., Rico-Martínez, R., Kelly, L.N. y Battle, T.E. 1995. Identification of a sex pheromone from a rotifer. *Marine Biology*. 123:347-353
- Snell, T.W. 1998. Chemical ecology of rotifers. *Hydrobiologia*. 387/388: 267-278.
- Snell, T.W., Kubanek, J., Carter, W., Payne, A.B. Kim, J., Hicks, M.K., Stelzer, C.P. 2006. A protein signal triggers sexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Marine Biology*.
- Snell, T.W. 2017. Analysis of proteins in conditioned medium that trigger monogonont rotifer mictic reproduction. *Hydrobiologia*. 796: 245-253.
- Stelzer, C.P. y Snell, T.W. 2006. Specificity of the crowding response in the *Brachionus plicatilis* species complex. *Limnology and Oceanography*. 51: 125–130.
- Tollrian, R. 1995. Predator-induced morphological defenses: Costs, life history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. *Ecology*. 76: 1691-1705.
- Van Donk, E. 2007. Chemical information transfer in freshwater plankton. *Ecological informatics*. 2:112-120.

- Verschoor, A.M., Vos, M., van der Stap, I., 2004. Inducible defences prevent strong population fluctuations in bi- and tritrophic food chains. *Ecology Letters*. 7; 1143–1148.
- Vázquez, G., Díaz-Pardo, E., Gutiérrez-Hernández, A., Doadrio, I., y de Sostoa, A. 2004. Los ríos y los lagos. Los Tuxtlas. Unión Europea-Inecol. México. 201-230.
- Walls, M., C. Lauren-Määttä, Ketola, M., P. Otrra-Aho, Reinikainen, M. y Repka, S., 1997. Phenotypic plasticity of *Daphnia* life history traits: the roles of predation, food level and toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology* 38: 353– 364.
- Weber, C.I. 1993. Methods for measuring the acute toxicity of effluents and receiving waters to freshwater and marine organisms. Environmental Protection Agency. Cincinnati, Ohio. 45268. EPA/600/4-90/027F.
- Willis, R.J. 2007. Chapter 1. What is allelopathy? En: *The History of the Allelopathy*. Springer. Países Bajos. 1-14.
- Wojtal, A., Frankiewicz, P., Izydorczyk, K., y Zalewski, M. 2003. Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia*, 506: 339-346.
- Yang, Z., y Li, J. J. 2007. Effects of *Daphnia*-associated infochemicals on the morphology and growth of *Scenedesmus obliquus* and *Microcystis aeruginosa*. *Journal of Freshwater Ecology*. 22: 249-253.
- Zadereev, E.S. y Lopatina, T.S. 2015. Extraction of Info Chemicals Inducing the Production of Resting Eggs in Cladocerans. *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 461: 127-130.
- Zhang, H., Hollander, J., y Hansson, L.A. 2017. Bi-directional plasticity: Rotifer prey adjust spine length to different predator regimes. *Scientific Reports*, 7: 1-7.