

Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala



Efectos directos e indirectos del estadio larval de  
*Ischnura cf. denticollis* (Burmeister, 1839) (Odonata:  
Coenagrionidae) sobre rotíferos (Brachionidae).

T E S I S

Que para obtener el título de:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

ESTEFANI SELENE PASCUAL ROCHA

Directora de tesis:

Dra. Nandini Sarma

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 2021

“Por mi raza hablará el espíritu”



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, por su apoyo y amor. A mi mamá por confiar en mí, brindarme su ayuda y su cariño incondicional para poder culminar esta tesis con éxito. A mi papá, por su apoyo y que siempre ha creído en mis logros. Muchos de mis logros se los debo a ustedes.

A mis hermanos Josecito y Erendirita, por su amor incondicional y su complicidad; porque más que solo ser mis hermanos son mis amigos y sé que puedo contar con ustedes de cualquier forma.

Dedico de manera especial a mi hermana Eréndira pues ella fue el principal cimiento para la construcción de mi vida académica, sentó en mi la base de responsabilidad y deseo de superación, en ella tengo el espejo en el cual me quiero reflejar pues sus virtudes infinitas y su gran corazón me llenan a admirarla cada día más.

Gracias totales a ti, porque en todo momento fuiste y eres un apoyo incondicional a lo largo de la carrera, para concluir esta tesis y a lo largo de mi vida.

Mi amigo, mi cómplice, mi pareja, mi apoyo, soy muy afortunada por poder disfrutar del privilegio de compartir momentos, conocimiento y aprendizaje contigo, eres la persona que se preocupó por mí en cada momento y que siempre quiso lo mejor para mi porvenir. Te agradezco por tantas ayudas y tantos aportes en toda cuestión; eres mi inspiración y mi motivación. Te amo Christian.

Y sin dejar atrás a toda mi familia por confiar en mí, a mi abuelita, tíos y mis primos, gracias por ser parte de mi vida. A Dot, Kiki y Mei, que me acompañaron siempre en mis desvelos con sus travesuras.

A todos mis amigos que, aunque lejos, siempre me motivaron y me han acompañado en todo proceso de mi vida Gloria, Lenin, Ula, Chong y Lombardi, los quiero muchísimo y admiro por la gran persona que son, cada uno de ustedes. Soy muy afortunada por compartir su amistad.

Now, here, you see, it takes all the running  
you can do, to keep in the same place. If  
you want to get somewhere else, you must  
run at least twice as fast as that!

**Lewis Carroll, 1871**

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México por abrirme las puertas a esta oportunidad con todas las condiciones para poder llevar a cabo la licenciatura y mi proyecto de tesis.

A la Doctora Nandini Sarma mi directora de tesis, por todo su apoyo, dedicación y paciencia, porque siempre tuvo tiempo e interés en mí, para guiarme en mi proyecto de tesis, por siempre confiar en mí y brindarme palabras alentadoras. Por todas sus enseñanzas y compartir su conocimiento conmigo. Muchas gracias.

Al Dr. S.S.S. Sarma, a la Dra. María del Rosario Sánchez Rodríguez, al Dr. Cristian Alberto Espinosa Rodríguez y al Biol. Pedro González, por todo su apoyo, interés y sus valiosas aportaciones en la realización de este proyecto.

Al Doctor Alejandro Córdoba-Aguilar por la asesoría en la determinación de la especie del Odonato, utilizada en este proyecto.

A la M. en C. Ligia Rivera De la Parra, por su incondicional apoyo, motivación, consejos, conocimiento compartido y experiencias.

A mis compañeros del Laboratorio de Zoología Acuática, César Zamora, Rosa Moreno, Meetzli Valencia, Michael Figueroa, Mayra Reyes, Uriel Arreguin, Antonio Guevara, Antonio Jiménez, por siempre dedicarme su tiempo, en apoyo a dudas y revisión de mi trabajo. Al igual que a mis demás compañeros por su compañía y consejos a Denise, Paulo, Lety, Nayeli, Tony, Andrea, Brenda, Carlos, Salma, Alejandro y Evelyn.

Agradezco a CONACyT por brindarme la beca a ayudante a SNI III (20520) y UNAM-PAPIIT IG200820 por apoyo financiero.

# ÍNDICE

7	RESUMEN
9	ABSTRACT
10	INTRODUCCIÓN
18	ANTECEDENTES
26	JUSTIFICACIÓN
28	OBJETIVOS
28	Objetivo general
28	Objetivos particulares
29	MATERIALES Y MÉTODOS
31	Respuesta funcional
33	Preferencia alimentaria
34	Crecimiento poblacional
34	Tabla de vida
37	Morfometría
38	RESULTADOS
38	Respuesta funcional
40	Preferencia alimentaria
42	Crecimiento poblacional
44	Tabla de vida
46	Morfometría
50	DISCUSIÓN
50	Respuesta funcional
51	Preferencia alimentaria
52	Crecimiento poblacional
53	Tabla de vida
54	Morfometría
55	CONCLUSIONES
56	LITERATURA CITADA

## RESUMEN

Los organismos acuáticos enfrentan una amplia gama de interacciones, la depredación es una de ellas. Esta es una de las principales fuentes de mortalidad en muchos organismos acuáticos y ha sido considerada una de las principales fuerzas en el control de las densidades y la estructura de las comunidades del zooplancton. Los odonatos son depredadores voraces en todas sus etapas, y desempeñan una función importante en la configuración de la estructura de las comunidades de los sistemas acuáticos. Dentro del zooplancton, los cladóceros son frecuentemente reportados como presas comunes de odonatos, sin embargo, los insectos juveniles son pequeños para consumir las mismas presas que los adultos, como el género *Ischnura* cf. *denticollis* (Burmeister, 1839) requiere presas más pequeñas que ellos mismos, como rotíferos y protozoos. De manera natural, los rotíferos y odonatos comparten recursos y condiciones en los sistemas acuáticos, interactuando entre sí. El zooplancton muestra una amplia gama de estrategias ante sus depredadores. Estas defensas incrementan su adecuación biológica, a través de modificaciones fenotípicas, conductuales o de historia de vida, como edad, madurez y el tamaño o número de huevos.

En este trabajo se evaluó el efecto directo del estadio larval de *I. denticollis* (Odonata) mediante respuesta funcional y preferencia alimentaria y el efecto indirecto mediante crecimiento poblacional, tabla de vida y morfometría sobre rotíferos (Brachionidae). Se trabajó con un insecto acuático depredador: *I. denticollis* y cuatro especies de rotíferos como presas: *Brachionus angularis* Gosse, 1851, *Brachionus havanaensis* Rousselet, 1911, *Plationus patulus* (Müller, 1786) y *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766. Para los experimentos de respuesta funcional y preferencia alimentaria se expusieron directamente las cuatro especies de rotíferos a la náyade, mientras que, para los experimentos de crecimiento poblacional, tabla de vida y morfometría se expuso indirectamente *P. patulus* a la náyade.

Las curvas de respuesta funcional obtenidas del experimento mostraron que el depredador *I. denticollis* tiene una respuesta funcional de tipo II ante las cuatro diferentes presas. Consumió en mayoría (en abundancia y biovolumen) a *P. patulus* y *B. calyciflorus*, aunque prefirió a *P. patulus* y *B. angularis*. Los aleloquímicos de *I. denticollis* tuvieron un efecto

negativo significativo ( $p > 0.05$ ) en la tasa de crecimiento de la población de *P. patulus*, a través de una disminución en la fecundidad y supervivencia, así como un cambio en la disminución de las espinas posteriores de *P. patulus*.

## ABSTRACT

Aquatic organisms face a wide range of interactions, predation is one of them, this is one of the main sources of mortality in many aquatic organisms and has been considered one of the main forces in the control of densities and structure of the zooplankton communities. Odonates are voracious predators in all their developmental stages, and they play an important role in shaping the community structure of aquatic systems. Within zooplankton, cladocerans are frequently reported as common odonate prey. Juvenile insects, however, are too small to consume the same prey as adults; for instance juveniles of the genus *Ischnura* cf. *denticollis* require prey smaller than themselves, such as rotifers and protozoa. Rotifers and odonates naturally share resources and conditions in aquatic systems, interacting with each other. Zooplankton display a wide range of strategies against predators. These defenses increase their biological fitness, through phenotypic, behavioral or life history modifications, such as age, maturity and the size or number of eggs.

In this work, the direct effect of the larval stage of *I. denticollis* (Odonata) was evaluated through functional response and food preference and indirectly through population growth, life table and morphometry on rotifers (Brachionidae). We worked with a predatory aquatic insect: *I. denticollis* and four species of rotifers as prey: *Brachionus angularis* Gosse, 1851, *Brachionus havanaensis* Rousselet, 1911, *Platyonus patulus* (Müller, 1786) and *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766. For the functional response and food preference experiments, the four species of rotifers were directly exposed to the naiads, while, for the population growth, life table and morphometry experiments, the naiad was indirectly exposed on *P. patulus*.

The functional response curves obtained from the experiment showed that the predator *I. denticollis* it has a type II functional response to all four different prey. It consumed (mostly in individuals and in biovolume) *P. patulus* and *B. calyciflorus*, although its preferred *P. patulus* and *B. angularis*. The allelochemicals of *I. denticollis* had a significant negative effect ( $p > 0.05$ ) on the growth rate of the *P. patulus* population, through a decrease in fertility and survival, as well as a change in the decrease of the posterior spines of *P. patulus*.

# INTRODUCCIÓN

Los organismos acuáticos interactúan con el ambiente y son afectados por factores abióticos (físicos y químicos) y bióticos (depredación, competencia, etc.) (Lampert & Sommer, 2007). Dentro de los factores bióticos los organismos enfrentan una amplia gama de interacciones (Zhang *et al.*, 2017), la depredación es una de ellas, esta se define ampliamente como el consumo de organismos vivos por otros (Garvey & Whiles, 2017), que incluye carnivoría, herbivoría y parasitismo (Brönmark & Hansson, 2005); como factor de selección, es una fuerza principal que impulsa la evolución de los fenotipos de la presa y, por lo tanto, es esencial para dar forma a la estructura de los ecosistemas (Weiss *et al.*, 2012).

Los depredadores pueden controlar las poblaciones de presas e incluso hacer que ciertas especies se extingan localmente, modificando así la distribución y la diversidad de las especies en un sistema (Brönmark & Hansson, 2005). La depredación, es una de las principales fuentes de mortalidad en muchos organismos acuáticos; si las presas no adquieren defensas ante está, conducirán a una reducción en su adecuación a través de cambios en las tasas de reproducción y tasa de crecimiento, incluso hasta la mortalidad; mientras que, para un depredador, la caza exitosa representa un incremento en la adecuación, a través de una mayor tasa de reproducción y mejores posibilidades de supervivencia para su descendencia (Lampert & Sommer, 2007; Garvey & Whiles, 2017).

Para que exista una caza exitosa influye: el tipo, la disponibilidad y los mecanismos de escape de la presa, al igual que las capacidades del depredador y su nivel de saciedad (Lampert & Sommer, 2007). La depredación se conduce por cuatro fases sucesivas (Gerritsen & Strickler, 1977; Greene, 1983): (1) Encuentro con la presa; (2) Reconocer y atacar a la presa; (3) Capturar a la presa; e (4) Ingerir a la presa. En la captura, el depredador tiene dos opciones, puede esperar y emboscar a la presa a medida que pasa, o puede buscar activamente la presa (Lampert & Sommer, 2007).

Las interacciones depredador-presa, están unidas por una red de interacciones (redes alimentarias), la manera más sencilla de representar la interacción depredador-presa es de manera vertical, como una cadena alimentaria, aunque este concepto es demasiado simple para la vasta red de interacciones y mayormente para los sistemas acuáticos donde, en

comparación de los terrestres tienen tres eslabones: Las plantas son consumidas por animales herbívoros (consumidores primarios o productores secundarios), estos animales a su vez son devorados por animales carnívoros (consumidores secundarios). En los sistemas acuáticos suelen tener cuatro eslabones: El fitoplancton (productores primarios) es consumido por el zooplancton herbívoro (consumidores primarios o productores secundarios), estos a su vez son depredados por invertebrados -zooplancton carnívoro, insectos, etc.- o por algunos vertebrados -peces planctívoros, ajolotes- (consumidores secundarios) y los consumidores secundarios son consumidos por otros animales -como peces piscívoros-. Los eslabones individuales de la cadena corresponden a niveles tróficos en el transporte de energía y materia. Así a red alimentaria ha reemplazado a la cadena alimentaria (Lampert & Sommer, 2007).

En los cuerpos de agua epicontinentales conviven muchos organismos como Protozoa, Porifera, Cnidaria, Turbellaria y Nematoda, Gastrotricha, Rotifera, Molusca, Anelida, Bryozoa, Tardigrada, Arthropoda (ácaros de agua, insectos acuáticos y crustáceos) (Thorpe & Cothran, 1984).

Los insectos son abundantes dentro de estos cuerpos de agua, ya que muchos de los órdenes cuentan con especies acuáticas o semiacuáticas (Hilsenhoff, 2001; Merritt *et al.*, 2008), estas últimas se refiere a insectos que pasan sus etapas inmaduras en el agua y los adultos emergen encargándose de la dispersión y reproducción (Ramírez, 2010). Las formas inmaduras de estos insectos acuáticos se conocen como: larvas, ninfas o náyades (Dodds & Whiles, 2010).

Dentro de los insectos semiacuáticos se encuentra el orden Odonata; los odonatos presentan una metamorfosis simple, hemimetábola (con metamorfosis incompleta) que incluye tres etapas de desarrollo: huevo, larva (llamadas ninfas) y adulto (Rogers, 2016). Las ninfas o también llamadas náyades son acuáticas y difieren considerablemente en apariencia de los adultos (Triplehorn & Johnson, 2005). Las náyades de Odonata se pueden distinguir de otros insectos acuáticos por su largo y articulado labio que se ha modificado para capturar y agarrar a sus presas (Hilsenhoff, 2001; Dodds & Whiles, 2010). Estas tienen un número variable de estadios, madurando progresivamente hasta alcanzar su último estadio (Ramírez, 2010). Normalmente hay 11 o 12 estadios larvarios, pero el número puede variar entre especies o incluso dentro de una especie (Hilsenhoff, 2001). En el orden Odonata existen dos subórdenes: Zygoptera (caballitos del diablo), donde las náyades

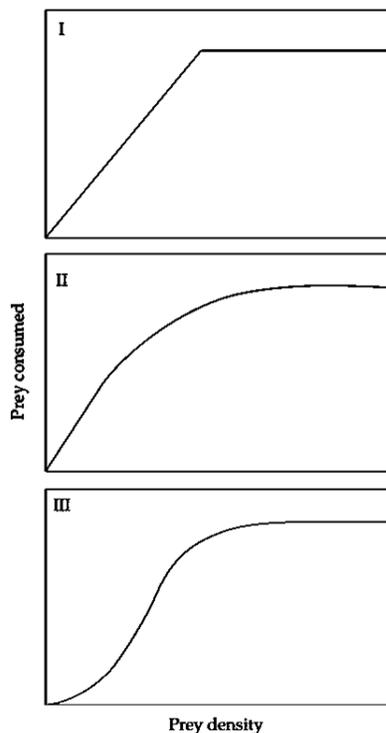
tienen un abdomen alargado y delgado, y al final de este tienen tres traqueobranquias, y Anisoptera (libélulas), las cuales se caracterizan por tener un abdomen ancho y sin branquias externas durante el estadio larval (Hilsenhoff, 2001; Ramírez, 2010).

Los odonatos son depredadores voraces en todas sus etapas, se alimentan principalmente de invertebrados acuáticos y llegan a ser caníbales, aunque en estadios tempranos pueden consumir microorganismos, como protozoos o rotíferos; por ello juegan un papel importante en la dinámica poblacional de sus presas, afectadas directa e indirectamente (Lawton, 1970; Ramírez, 2010). De forma directa, las náyades pueden consumir una fracción importante de las poblaciones de sus presas, reduciendo sus densidades (Lombardo, 1997); de forma indirecta, su presencia puede modificar la distribución espacial de las presas, limitando el uso de hábitats y la cantidad de tiempo que invierten en alimentarse (Hammond *et al.*, 2007).

Al igual que depredan, estas pueden ser depredadas por peces u otros invertebrados (Ramírez, 2010; Triplehorn & Johnson, 2005), en el caso de ser atacadas las náyades pueden moverse rápidamente, el suborden Zygoptera puede mover su abdomen y traqueobranquias de lado a lado, mientras que las náyades de Anisoptera pueden moverse rápidamente expulsando agua de una cámara rectal (Hilsenhoff, 2001; Ramírez, 2010). Su estrategia para capturar presas también es variable; algunas especies acechan activamente (Hilsenhoff, 2001), mientras que otras prefieren esperar a que las presas naden cerca para atraparlas (Ramírez, 2010), estos insectos se especializan en vivir sobre la vegetación acuática, mayormente en ambientes lénticos, siendo perchadoras. Para detectar a sus presas, se orientan visualmente (Garvey & Whiles, 2017), pero no solo es importante su agudeza visual, sino también las características de la presa, como la visibilidad, el tamaño, la coloración y los movimientos de natación (Lampert & Sommer, 2007).

El comportamiento de los organismos ante sus presas se le conoce como ecología o conducta alimentaria, esto refleja las adaptaciones evolutivas que han adquirido los individuos a lo largo de su historia evolutiva (Fuentes, 2014). Estos mecanismos que influyen en la alimentación del depredador se pueden explicar de distintas formas: una de estas formas es la respuesta numérica, la cual es la relación entre la tasa de reproducción de un depredador y la densidad de su presa. Las larvas de insectos tienen un ciclo de vida más largo (relativamente en comparación con otros organismos como los rotíferos o

cladóceros) y pasar por diferentes ambientes en cada etapa, no es factible a corto plazo en comparación con el zooplancton depredador. Otro aspecto es la respuesta funcional, esta es la relación entre la tasa de consumo de un depredador y la densidad de su presa (Begon *et al.*, 1996; Lampert & Sommer, 2007). Existen tres diferentes tipos de respuesta funcional (figura 1). La respuesta funcional tipo I: se da cuando la tasa de consumo del depredador aumenta linealmente hasta llegar a una asíntota súbitamente, esto es cuando el depredador llega a la saciedad; el tipo II: se da cuando la tasa de consumo del depredador incrementa conforme aumenta la densidad de la presa en el medio, llegando a un nivel de saciedad, mostrando una forma curva; y por último el tipo III: es en forma sigmoideal el consumo del depredador, y esto se debe, que el depredador tiene un aprendizaje previo o algunas presas se encuentran refugiadas, al encontrarlas o aprender que es una presa óptima, comienza su consumo más exponencial, llegando a una saciedad de igual manera (Begon *et al.*, 1996). Dependiendo del tipo de respuesta funcional, es el efecto que puede tener sobre las poblaciones de sus presas (Lampert & Sommer, 2007).



**Figura 1.** Tipos de respuesta funcional. Tomada de Lampert & Sommer, 2007.

También la preferencia alimentaria nos puede brindar información acerca del comportamiento del depredador, donde se refiere al consumo de presas en diferentes

proporciones a las disponibles en el hábitat que rodea a los depredadores (Juanes *et al.*, 2002), es decir, cuando un depredador se encuentra con una gran variedad de tipos de presas y elige algún tipo, mientras evita otro, se dice que hay preferencia alimentaria. Esta variable es posible medirla mediante distintos índices como alfa de Manly (Krebs, 1999). El conocimiento de la preferencia alimentaria de insectos acuáticos depredadores nos brinda información acerca de las redes tróficas y la estructura de las comunidades.

Como ya se mencionó, la depredación ejerce una presión severa sobre las presas, con diversas consecuencias en su adecuación biológica, lo que frecuentemente impulsa el desarrollo de respuestas adaptativas o estratégicas ante los depredadores. Esto se debe a que los organismos presa pueden recibir y evaluar información sobre el riesgo de depredación a través de señales químicas liberadas por depredadores o por organismos de la misma especie y cambiar su comportamiento, morfología y/o historia de vida en consecuencia, lo cual es crucial para la supervivencia del organismo individual y del organismo en aptitud de la población (Weiss *et al.*, 2012).

Estas estrategias pueden ser defensas constitutivas: las cuales están presentes en presas expuestas constantemente a la depredación (Lima & Dill, 1990) y defensas inducibles: estas son un proceso plástico y reversible frente al riesgo de depredación que son mediadas por sustancias químicas llamadas aleloquímicos (Sih *et al.*, 2000; Steiner & Auld, 2012). El evitar la depredación es considerado uno de los factores más importante para las especies planctónicas, de este modo, muchos de estos organismos han desarrollado una amplia variedad de defensas para evitar ser devorados y mantenerse en el ambiente (Pijanowska, 1990; Van Donk, 2007). Los aleloquímicos son infoquímicos que median una interacción estimuladora o inhibidora entre dos individuos de diferentes especies, que están afectando el desarrollo, la forma física, el comportamiento o la biología de la población de organismos de otras especies (Gross *et al.*, 2012). Este concepto ha sido ampliamente utilizado en comunidades de plantas terrestres, pero también en sistemas marinos y de agua dulce, ya que ciertas interacciones ecológicas entre los organismos acuáticos no pueden explicarse por mecanismos convencionales de competencia o depredación. En los ecosistemas acuáticos dominados por macrófitas, las interacciones entre las especies es común encontrar efectos alelopáticos (Espinosa-Rodríguez *et al.*, 2017).

Un infoquímico es una sustancia química que transporta información que media una interacción entre dos individuos y da como resultado una respuesta adaptativa en el

receptor. Existen diferentes tipos de infoquímicos con respuestas distintas entre el remitente y el receptor (Tabla 1).

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

Infoquímicos	Definición
<b>Infoquímicos</b>	Sustancias químicas de origen biológico involucradas en la interacción de dos individuos de la misma o diferente especie.
<b>Feromonas</b>	Infoquímicos que median interacciones entre dos individuos de la misma especie.
<b>Aleloquímicos</b>	Infoquímicos que median una interacción estimuladora o inhibidora entre dos individuos de diferentes especies.
<b>Sinomonas</b>	Aleloquímicos que provocan una respuesta fisiológica o de comportamiento favorable entre las dos especies.
<b>Kairomonas</b>	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 receptor, pero no para el emisor.
<b>Alomonas</b>	Aleloquímicos liberados por presas en defensa de sus depredadores. Es una adaptación favorable para el transmisor, pero no para el receptor.
<b>Sustancias de alerta</b>	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.

El zooplancton muestra una amplia gama de estrategias ante sus depredadores (Gilbert, 1998; Walsh *et al.*, 2006; Snell & Joaquim-Justo, 2007; Pavón-Meza *et al.*, 2008; Peña-Aguado *et al.*, 2008). Estas defensas incrementan la adecuación biológica de la presa, a través de modificaciones fenotípicas, conductuales, (Williamson, 1983; Stemberger & Gilbert, 1987; Sarma, 1993; Nandini & Sarma, 1999; Garza-Mouriño *et al.*, 2005; Castilho-Noll & Arcifa, 2007; Hulthén *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2017) o de historia de vida (Nandini *et al.*, 2014), como edad, madurez y el tamaño o número de huevos (Riessen, 1999). Para comprender las formas en las que las poblaciones de las presas responden a la depredación es importante revisar los patrones demográficos como: crecimiento poblacional e historia de vida, al igual que su morfometría.

El zooplancton es un grupo de organismos que flotan libremente en la columna de agua de lagos, ríos y océanos. La comunidad de zooplancton está constituida por rotíferos, cladóceros, copépodos, protozoos y larvas de peces (Kobayashi *et al.*, 2019).

El filo Rotifera comprende tradicionalmente tres grupos (Bdelloidea, Monogononta y Seisonacea), compuesto por 120 géneros y aproximadamente 2100 especies en el mundo, de las cuales, 1600 pertenecen a la subclase Monogononta y cerca de 500 a la subclase Bdelloidea (Wallace & Snell, 2001). Son pequeños organismos invertebrados, metazoos, no segmentados, simétricos bilateralmente, pseudocelomados, eutélicos, acuáticos y semiacuáticos, que poseen dos características distintivas. La primera, en el término apical de la parte anterior (cabeza) tienen una región ciliada llamada "corona", la cual utilizan como locomoción y filtración. En segundo lugar, una faringe muscular, el mástax, que posee un conjunto complejo de mandíbulas duras, llamadas trophi. En la parte posterior presentan un pie, con proyecciones llamadas dedos, los cuales tienen como función la adhesión temporal del rotífero al sustrato (Wallace & Snell, 2001; Sarma & Nandini, 2017; Kobayashi *et al.*, 2019).

Los rotíferos tienen un rango de medida de 100 a 1000  $\mu\text{m}$ , solo algunas especies pueden sobrepasar las 2000  $\mu\text{m}$ . Su cuerpo puede ser suave o puede tener una cobertura firme llamada lorica; algunos rotíferos están envueltos por una cubierta gelatinosa (Hyman, 1951; May, 1989; Fontaneto *et al.*, 2004; Wallace *et al.*, 2006).

Están ampliamente distribuidos (Seaman *et al.*, 1986). Las poblaciones de rotíferos consisten solamente de hembras, si las condiciones ambientales son normales, reproduciéndose por partenogénesis, por otro lado bajo ciertas condiciones las hembras producen huevos que darán origen a machos, que tiempo después fertilizarán a las hembras e inducirán la producción de huevos de resistencia; estos huevos de resistencia pueden permanecer en dormancia durante mucho tiempo y cuando las condiciones ambientales favorecen su eclosión, las hembras productos de estos huevos pueden restablecer la población (Kobayashi *et al.*, 2019). En los ambientes dulceacuícolas, estos pseudocelomados son más diversos en la zona litoral, en condiciones ácidas y oligo a mesotróficas (Segers, 2008).

El orden Odonata presenta una gran abundancia; en México se tiene un registro de 355 especies aproximadamente (González-Soriano & Novelo-Gutiérrez, 2014). Son voraces

depredadores y desempeñan una función importante en la configuración de la estructura de las comunidades de los sistemas acuáticos (Quiroz-Martínez & Rodríguez-Castro, 2007). Dentro del zooplancton, los cladóceros son frecuentemente reportados como presas comunes de odonatos (Rivera-De la Parra *et al.*, 2016b), sin embargo, los insectos de etapas juveniles son pequeños para consumir las mismas presas que los adultos, como el género *Ischnura* el cual se caracteriza por su tamaño pequeño, en los primeros estadios larvales hasta de 2 mm (Okude *et al.*, 2017), requiriendo presas más pequeñas que ellos mismos, por esto es más probable que consuman rotíferos y protozoos (50-250  $\mu\text{m}$ ) (Kormondy, 1959; Lawton, 1970).

*Ischnura* es uno de los géneros más diversos entre los Zygoptera y probablemente el más cosmopolita (Cordero-Rivera, 2015). *I. denticollis* es una especie común en cuerpos de agua lénticos, en zonas templadas con una amplia distribución en México (Córdoba-Aguilar, 1992).

De manera natural, los rotíferos y odonatos comparten recursos y condiciones en los sistemas acuáticos, interactuando entre sí, sin embargo, existe información poco detallada sobre estas interacciones (Hampton & Gilbert, 2001).

## ANTECEDENTES

Heads en 1985, estudiaron los movimientos de alimentación de las larvas de *Ischnura elegans* (depredador típico inactivo, de esperar y emboscar), en presencia y ausencia de presas, en presencia de un depredador invertebrado (*Notonecta glatica*), en presencia de una especie similar pero no depredadora (*Corixa punctata*), con burbujas de aire como alteración física del agua y dos especies de peces depredadores (*Gasterosteus aculeatus* y *Leuciscus cephalus*). Encontraron que la distancia y la frecuencia de los movimientos de la larva variaron con la densidad de presas; la frecuencia de movimientos cortos no mostró un patrón consistente de variación con la densidad de presas y la frecuencia de movimientos largos fue significativamente menor en la presencia de presas. Las larvas tendieron a moverse con más frecuencia y viajaron mayores distancias cuando la presa estaba completamente ausente. En presencia de los notonectidos, las larvas se movieron con mucha menos frecuencia (y por lo tanto viajaron menos lejos), con los corixidos *Ischnura* aumento no significativamente el movimiento. Así, las larvas de *Ischnura* pudieron detectar en la oscuridad la presencia de un depredador invertebrado, y adaptar su comportamiento en consecuencia. La alteración física del agua no tuvo ningún efecto sobre el comportamiento de las larvas en relación con los controles. Aparentemente pudieron diferenciar entre depredadores y perturbaciones físicas del agua y, más notablemente, entre especies depredadoras y no depredadoras estrechamente relacionadas.

Para 1995, Walsh evaluó la susceptibilidad de depredación específica de diferentes microhábitats de *Euchlanis dilatata*, en presencia de tres macrófitas (*Myriophyllum exalbescens*, *Elodea canadensis* y *Ceratophyllum demersum*), además, la expusieron a dos depredadores (*Enallagma carunculata* e *Hydra* sp.). Encontró que *M. exalbescens* funge como mejor medio para la supervivencia de *E. dilatata* en presencia de ambos depredadores y, por el contrario, las otras dos especies de macrófitas aumentan la susceptibilidad a la depredación del rotífero por náyades del odonato. También observó que el estadio larval de Zygoptera tiene un mejor efecto sobre la población del rotífero, que el cnidario, pero ambos reducen significativamente la supervivencia de *E. dilatata*. Por otro lado, se observó que la habilidad de la ninfa para capturar sus presas depende del

tamaño de su labio; existe una alta correlación entre el largo del cuerpo y el ancho de la cápsula de la cabeza de la ninfa; así como una correlación positiva significativa entre el ancho de la cápsula de la cabeza y el ancho del labio.

Hirvonen & Ranta (1996) trabajaron con larvas de *Aeshna juncea* (pequeñas y grandes) como depredador y *Daphnia magna* como presa (pequeñas, medianas y grandes). Examinaron la eficiencia con la que *A. juncea* se alimentaba (tasa de búsqueda, ataques, capturas y manejo) de *D. magna* de diferentes tamaños a densidades de presas bajas y altas. Mostraron que a alta densidad de presas *A. juncea* grande capturo más *D. magna* mediana y grandes que las larvas pequeñas, la relación se invirtió con la presa pequeña, y el número de ataques mostró un patrón similar. Con respecto a la búsqueda de alimento de *A. juncea* fue afectado por la densidad y su tamaño de *D. magna*. El aumento de la densidad de presas generalmente redujo el éxito del ataque y el tiempo de búsqueda. La pequeña *D. magna* fue la más atacada con éxito por la larva. Las pequeñas *A. juncea* tuvieron más éxito en atacar a las pequeñas *D. magna*, mientras que las grandes lo hicieron mejor con las presas medianas y grandes independientemente de la densidad de presas. El tiempo de manipulación no se vio afectado por el número de presa ingerida con la presa pequeña. Sin embargo, cuando *A. juncea* comía presas medianas y grandes, el tiempo de manejo aumentó con el número de presas ingeridas. La relación de tamaño entre los depredadores y sus presas tiene un papel importante en las relaciones depredador-presa. Además, el crecimiento ontogénico, que influye en la capacidad de alimentación de los depredadores y la vulnerabilidad de las presas, influye en la dinámica detallada entre ellos. Las consecuencias sobre los niveles de población dependen de la distribución del tamaño de las poblaciones de depredadores y presas.

Hampton & Gilbert, en 2001, observaron la interacción de depredación de cuatro insectos acuáticos (tres notonéctidos y un odonato) hacia tres rotíferos (*Hexarthra mira*, *Plationus patulus* y *Synchaeta pectinata*). En este estudio se encontró que todas las presas de rotíferos fueron consumidas hasta cierto punto. También observaron que no existió selectividad de tamaño para los depredadores que comieron pocos rotíferos, pero *Buenoa macrotiabilis*, comió significativamente más *S. pectinata* en un tamaño más grande (420 µm). El tamaño del depredador pareció ser menos importante que el estilo y la morfología de la presa para determinar las tasas de ingestión. *Neoplea* y las libélulas comieron más *Hexarthra* que *Plationus*, mientras que el patrón se invirtió para *Buenoa*, posiblemente

porque esta especie es capaz de manipular mejor la dura lorica de *Plationus*. Aquí los autores mencionan que estas interacciones entre rotíferos e insectos depredadores no ha recibido la atención adecuada, debido a la suposición de que los rotíferos son demasiado pequeños para los insectos.

Nandini *et al.* (2003) analizaron el comportamiento de alimentación de *Asplanchna sieboldii* en condiciones encuentro-ataque, captura-ingesta, expuesta a cinco presas de la familia Brachionidae (*B. havanaensis*, *B. rubens*, *B. calyciflorus*, *P. patulus* y *P. macracanthus*) teniendo en cuenta la respuesta numérica, la respuesta funcional y la preferencia de presas. Y encontraron que, independientemente de la presa, el número de encuentros fue mayor que el número de ataque, captura o presa ingerida; además, *P. macracanthus* fue la presa menos encontrada, atacada, capturada e ingerida. En los experimentos de respuesta funcional las presas menos consumidas fueron *P. macracanthus* y *B. havanaensis* con una y ocho presas ingeridas respectivamente, seguido de *P. patulus* con 11, *B. calyciflorus* y *B. rubens* con 17 siendo el más consumido. Con respecto a la respuesta numérica y el crecimiento poblacional del depredador, al tener un aumento en la densidad de presas resultó en una mayor abundancia de la población del depredador.

Walsh y colaboradores (2006) expusieron diferentes presas (*Sinantherina socialis*, *Epiphanes senta* y *Daphnia magna*) a depredadores invertebrados (estadios jóvenes de dos odonatos, notonéctidos e *Hydra littoralis*). Esto lo llevaron a cabo en un microcosmos y en experimentos de alimentación por parejas, encontrando que un 60 a 100% de los individuos de *S. socialis* sobrevivieron a los depredadores, mientras que las poblaciones de *E. senta* y *D. magna* se vieron reducidas significativamente (6-89% y <25%, respectivamente). Además, donde el rotífero colonial fue expuesto a ninfas de Zygoptera, después de 24 horas, redujo su población en un 37.5%; cuando se expusieron a náyades de libélula, el 50% de las colonias de *S. sociales* fueron consumidas en 12 horas. Mientras que, donde *E. senta* fue expuesto a náyades de caballito del diablo, se redujo su supervivencia un 21% a las 12 horas y las ninfas de libélula, redujeron su supervivencia un 38% en la misma duración.

Sarma & Nandini (2007) probaron la hipótesis que una presa pequeña puede coexistir con grandes depredadores. Por ello trabajaron con dos depredadores *Asplanchna brightwellii* (900  $\mu\text{m}$ ) y más grandes *A. sieboldi* (1400  $\mu\text{m}$ ) y con tres presas de rotíferos, más pequeños *Anuraeopsis fissa* (70  $\mu\text{m}$ ); más grandes *B. calyciflorus* (200  $\mu\text{m}$ ) e intermedios *P. patulus*

(120  $\mu\text{m}$ ). En diferentes experimentos: respuesta funcional, preferencia de presas, crecimiento de la población y tabla de vida demográfica. Obtuvieron que la respuesta funcional fue de tipo 2, el consumo máximo fue de 200 ind. *A. sieboldi* consumió más presas que *A. brightwellii* significativamente. En la preferencia de presa mostraron que *A. brightwellii* no tenía preferencia por *B. calyciflorus*, independientemente de su densidad; Se prefirieron *P. patulus* y *A. fissa* dependiendo de la densidad de presas. Por otro lado, *A. sieboldi*, independientemente de la densidad de presas, prefirió *B. calyciflorus* e ignoró a *A. fissa*. En el crecimiento poblacional *A. brightwellii* siempre fue numéricamente más abundante que *A. sieboldi*. En el análisis *post hoc* (prueba de Tukey) reveló que el tipo de presa tuvo un efecto significativo sobre la abundancia máxima de *A. sieboldi*, pero no de *A. brightwellii*. En la tabla de vida *A. brightwellii* alimentado con *P. patulus* o *A. fissa* vivió más tiempo que cuando fue alimentado con *B. calyciflorus*. Las curvas de fecundidad específicas por edad mostraron que *A. brightwellii* alimentado con *P. patulus* tuvo un mayor rendimiento reproductivo. *A. sieboldi* criado en *A. fissa* tuvo la menor fecundidad. Pero ambas especies consumieron menos cantidad de *A. fissa*, la presa más pequeña ofrecidas.

Sarma *et al.* (2003) cuantificaron las estrategias de historia de vida del rotífero depredador *A. girodi* en tabla de vida, usando dos rotíferos como presas (*B. calyciflorus* y *B. havanaensis*). Tanto en crecimiento poblacional y en tabla de vida. Determinaron que *A. girodi* fue el rotífero más grande. *B. calyciflorus* no tenían espinas y *B. havanaensis* tenían espinas, aunque por dos años estuvieran sin depredadores. En el crecimiento poblacional independientemente de la presa utilizada, *A. girodi* aumento con el aumento de disponibilidad de la presa. *A. girodi* aumento considerablemente alimentado con *B. calyciflorus* que con *B. havanaensis* (densidad más baja de *A. girodi*). En la tabla de vida la supervivencia de *A. girodi* con la presa *B. calyciflorus* fue mayor que con *B. havanaensis*.

Gallardo-Alanis y colaboradores (2009) evaluaron la respuesta funcional y la selectividad de presa de la larva (1 a 5 semanas de edad) de *Moenkhausia sanctaefilomenae*, usando cuatro rotíferos de presas: *Brachionus calyciflorus*, *B. havanaensis*, *Plationus patulus* y *B. rubens*. Con esto, observaron que existió un incremento en las curvas de respuesta funcional conforme incrementaban las semanas de exposición con los rotíferos. Para esto, mostraron que *B. havanaensis* fue la presa más consumida de las cuatro, alcanzando los 200 individuos, *B. calyciflorus* los 50, *P. patulus* los 80 y *B. rubens* los 50 individuos por

larva, sin embargo, en el índice de preferencia durante las cinco edades de la larva prefirió a *B. rubens* y *B. calyciflorus*. Mientras que a *P. patulus* lo prefirió las larvas de 4 y 5 semanas de edad y a *B. havanaensis* no fue preferido en ninguno de las edades, destacando que la selección activa de las larvas dependía de la morfología de la presa (es decir, presencia o ausencia de estructuras de defensa).

Sarma *et al.* (2011) usaron *P. macracanthus* (con espinas permanentes) y *B. calyciflorus* (con espinas inducibles) a través de crecimiento demográfico y vida tabla de demografía. Encontraron que el incremento de la densidad del depredador *A. brightwellii* genera un declive en la densidad de las presas *B. calyciflorus* y *P. macracanthus*; también mostraron que estadísticamente ( $p < 0.05$ , ANOVA), tanto el pico de la densidad máxima y la tasa de crecimiento poblacional fueron significativamente afectados por la densidad de depredadores. Las especies que tienen espinas naturalmente bien desarrolladas no responden en gran medida a la densidad de *Asplanchna*, independientemente del depredador, por otro lado, las especies con espinas inducible deben de mostrar una relación inversa en las variables demográficas en relación con la densidad del depredador.

Burkle y colaboradores (2012) probaron el grado en que los efectos ascendentes de la densidad floral de *Lythrum salicaria* (planta invasora) podrían desencadenar una serie de interacciones, cambiando el comportamiento de las presas y depredadores de insectos voladores terrestres y, finalmente, en cascada a través de interacciones descendentes para alterar los niveles tróficos más bajos de la comunidad acuática. Trabajaron en humedales en los cuales inocularon especies de zooplancton y plantaron *L. salicaria*. Se encontró que con altas densidades de *L. salicaria* se vieron más atraídos los insectos polinizadores y adultos depredadores de libélulas; incrementando la ovoposición de las libélulas y, con posterioridad, una alta abundancia de las náyades en la comunidad acuática, afectando así las comunidades del zooplancton (siendo estas más altas en presencia de más macrófitas). la depredación por larvas de libélula fue selectiva y alteró la estructura de las comunidades de zooplancton, generando una reducción en la abundancia de rotíferos.

Nandini *et al.* (2014) estudiaron el crecimiento poblacional de *Brachionus havanaensis* expuesto a *Mesocyclops pehpeiensis*, *Asplanchna girodi*, *Stenostomum* cf. *leucops* y *Eosphora najas*; y mostraron que en los tratamientos con los depredadores *Mesocyclops pehpeiensis* y *Asplanchna girodi* disminuyó la densidad poblacional de los rotíferos donde la abundancia mínima de individuos fue de 49 y 46 ind.mL<sup>-1</sup>

Zhang *et al.* (2015) probaron la hipótesis de que la ingestión de alimentos en las larvas depende del color de la comida y el ambiente, específicamente probaron el impacto del color de la presa, el color de la pared del tanque y el color del agua. Para esto, expusieron individuos de *B. rotundiformis* a larvas de *Epinephelus coioides*, encontraron que el teñir a los rotíferos de color verde resultó significativo, pues las larvas de los peces las prefirieron más que a los rotíferos teñidos con color rojo, azul o púrpura. Además de esto, el número de rotíferos ingeridos por las larvas de peces se vio significativamente afectado por el medio de enriquecimiento, y los peces ingirieron más rotíferos cuando los rotíferos se enriquecieron con microalgas.

Rivera-De la Parra *et al.* (2016b) trabajaron con el depredador *Rhionaeschna multicolour*, náyade de odonato de diferentes tamaños, expuesta a diferentes presas (rotíferos, cladóceros, copépodos, anfípodos, larvas de dípteros y efemeróptera) y dos diferentes medios, con y sin macrófitas (*Egeria densa*). Evaluaron la hipótesis, cuando se le ofrecen diferentes presas en un medio claro, el depredador elige las presas que son más detectables visualmente por color, tamaño o movimientos y en presencia de macrófitas, no solo reduciría la cantidad consumida sino también las preferencias de presas diferentes. Obtuvieron que el tamaño, la presencia y ausencia de macrófitas varió el consumo de presas consumidas por la náyade. Con respecto al tamaño la náyade mediana consumió más diferentes presas en ausencia de macrófitas y en presencia la pequeña consumió más; la grande tuvo un consumo similar. En biomasa hubo un mayor consumo con forme el tamaño del depredador, aunque el consumo fue significativamente menor en presencia de macrófitas. Las presas menos preferidas fueron rotíferos, *Simocephalus*, *Alona*, *Scapholeberis* y copépodos. Y las más preferidas considerablemente fueron *Ceriodaphnia*, *Daphnia* e *Ilyocryptus*.

Zhang *et al.* (2017) probaron la hipótesis de que las presas tienen diferentes respuestas a diferentes tamaños de sus depredadores, en forma experimental, de campo y un metaanálisis. Utilizaron como depredadores al Copépodo *Cyclops* sp. (3.8 mm), larva de insecto *Chaoborus flavicans* (10 mm) y peces pequeños *Paracheirodon innesi* (23 mm) y como presas a *Keratella cochlearis*. Mostraron que los depredadores de gran tamaño inducen una reducción en las espinas, después de 12 días expuesto a medio condicionado de los depredadores la longitud de la espina posterior de *K. cochlearis* se vio significativamente afectada por las kairomonas de estos depredadores. Donde *Chaoborus*

sp. redujo la longitud y el pez *P. innesi* más de un 15 % con más del 1 % de pérdida por día durante 12 días del experimento. Los rotíferos presas ajustan el tamaño de sus espinas con respecto a los depredadores. Estos pueden detectar y responder apropiadamente, en direcciones opuestas para diferentes tamaños y modos de alimentación de los depredadores, el cambio en la longitud de la espina es el tamaño del depredador.

Jinguji *et al.* (2018) evaluaron el efecto de concentraciones subletales que el insecticida, fipronil, tiene a corto plazo en su actividad depredadora: la cantidad de presas capturadas y el tiempo de captura de la presa, en dos especies de libélulas pertenecientes al género *Sympetrum* (*S. infuscatum* y *S. frequens*), en su estadio larval. Además, observaron la mortalidad después de la exposición a pulsos letales de imidacloprid, fipronil y fipronil sulfona. Para la evaluación de la actividad depredadora, expusieron larvas en estadio 2, 48 horas al insecticida en diferentes concentraciones y después las alimentaron con 10 presas (*Artemia* sp.). Mientras que, para la mortalidad, realizaron una tabla de vida del estadio dos al estadio tres y midieron la tasa de mortalidad de las larvas expuestas a los diferentes pulsos letales de imidacloprid, fipronil y fipronil sulfona. Los autores obtuvieron que las larvas de *S. infuscatum* expuestas a una concentración subletal de fipronil sulfona demostraron un comportamiento alimentario insuficiente y, en consecuencia, tuvieron una alta mortalidad hasta el estadio 3. De manera similar, se observó una reducción significativa en el rendimiento de captura de presas para *S. frequens* a concentraciones subletales de fipronil sulfona, lo que sugiere que la falta de alimentación provocó el aumento de la mortalidad hasta el estadio 3. En conclusión, los efectos subletales a corto plazo a fipronil y fipronil sulfona causan un daño significativo a la supervivencia de las larvas de libélula debido a la inhibición de la alimentación que este insecticida y sus metabolitos le ocasionan a las larvas de Anisoptera.

Ousterhout y colaboradores, en el 2018, trabajaron a nivel comunidad con un depredador superior (pez), un depredador intermedio (caballitos del diablo, *Enallagma signatum*), herbívoros (zooplancton) y productores primarios (algas), para observar cómo interacciones interespecíficas pueden generar efectos indirectos en cascada. En este trabajo expusieron, en un mesocosmos, a individuos del suborden Zygoptera a peces depredadores, así mismo añadieron zooplancton y fitoplancton, encontrando que los peces, por selectividad, prefieren a estas presas (*E. signatum*) y, debido a la selección y alto consumo por parte de los peces sobre los odonatos, se vio afectado indirectamente la

producción primaria, pues, mientras aumentaba la densidad de los peces, la supervivencia de los caballitos del diablo disminuía, favoreciendo el aumento en el zooplancton ya que no tenían un depredador activo y la presencia del fitoplancton se vio reducido.

## JUSTIFICACIÓN

Las náyades de odonato son particularmente importantes en su historia de vida porque ocupan una posición intermedia en las cadenas alimentarias pueden ser depredadas o depredar. Como depredadores son voraces y muy importantes en la estructura de las comunidades de los cuerpos de agua, así al depredar pueden controlar las poblaciones de presas e incluso hacer que ciertas especies se extingan localmente, modificando la distribución y la diversidad de las especies en un sistema.

Dentro del zooplancton, los cladóceros son frecuentemente reportados como presas comunes de odonatos, pero estos han demostrado ser selectivos por tamaño; generalmente consumiendo presas de gran tamaño hasta que las dificultades de manejo y la mayor probabilidad de que la presa se escape supera los rendimientos obtenidos al comer presas más grandes. Sin embargo, algunos géneros como *Ischnura* cf. *denticollis* tiene un tamaño inicial muy pequeño, por lo que son capaces de consumir rotíferos

Los rotíferos son un grupo de organismos comunes y con frecuencia dominantes; estos son consumidos por varios vertebrados e invertebrados, de distintos tamaños como larvas de peces, protozoos, microcrustáceos, otros rotíferos y larvas de insectos. Evitar la depredación es considerado uno de los factores más importante para las especies planctónicas, de este modo, muchos de estos organismos han desarrollado una amplia variedad de defensas para evitar ser devorados y mantenerse en el ambiente. Los rotíferos presentan estrategias para evitar o disminuir la presión que la depredación tiene sobre ellos, en presencia de un depredador voraz, generan defensas que incrementan la adecuación biológica, a través de modificaciones fenotípicas: morfológicas, conductuales, o de historia de vida, como edad, madurez y el tamaño o número de huevos. La mayoría de los estudios realizados sobre defensas inducidas en rotíferos han sido documentados con depredadores relativamente pequeños como el género *Asplanchna*. Aunque los efectos significativos de la depredación de las náyades en el zooplancton se han documentado con relativa poca frecuencia y son variables entre los estudios, se sabe que las náyades se alimentan de rotíferos en diversos grados. En México existe un amplio registro de insectos, pero poca información sobre insectos acuáticos, y la mayoría de los trabajos sobre estos son relacionados a cuestiones de biodiversidad, seguido taxonomía y muy pocos de

ecología. Por ello es importante realizar más investigaciones sobre estas interacciones ecológicas, para tener una idea más clara acerca de su efecto sobre la estructuración de las comunidades acuáticas. Enfatizando en la interacción entre los rotíferos y el depredador *I. denticollis*.

## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto directo e indirecto del estadio larval de *Ischnura* cf. *denticollis* (Odonata) sobre rotíferos (Brachionidae).

### OBJETIVOS PARTICULARES

Determinar qué tipo de respuesta funcional presenta *I. denticollis* sobre cuatro diferentes especies de rotíferos: *Brachionus havanaensis*, *B. angularis*, *Plationus patulus* y *B. calyciflorus* (Brachionidae).

Calcular el consumo en biovolumen de *I. denticollis* ante cuatro especies de rotíferos *B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*.

Establecer la preferencia alimentaria de *I. denticollis* sobre presas seleccionadas de rotíferos (*B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*).

Estimar parámetros demográficos (crecimiento poblacional y tabla de vida) de la presa *P. patulus*, en presencia del depredador *I. denticollis*.

Comparar la morfometría de *P. patulus* expuesto a los aleloquímicos de *I. denticollis*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para los diferentes experimentos se trabajó con un insecto semiacuático depredador: *Ischnura* cf. *denticollis* (Burmeister, 1839) (figura 2) una náyade del orden Odonata, suborden Zygoptera y cuatro especies de rotíferos (figura 3): *Brachionus angularis* Gosse, 1851, *Brachionus havanaensis* Rousselet, 1911, *Platonus patulus* (Müller, 1786) y *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, que fueron utilizadas como presas. Varios individuos del depredador *I. denticollis* (Odonata) fueron aislados del embalse Benito Juárez, Estado de México (México), se trasladaron al Laboratorio de Zoología Acuática de la Unidad de Morfología y Función (UMF) y se separaron individualmente en vasos de plástico para evitar el canibalismo. Se seleccionaron individuos de 4 mm de longitud los cuales fueron alimentados con *Moina macrocopa* y mantenidos en medio EPA haciendo cambios de este cada tercer día.

### Cultivo de zooplancton

Los rotíferos, se recolectaron del embalse de Xochimilco, Ciudad de México. Se aislaron y cultivaron en el Laboratorio de Zoología Acuática de la Unidad de Morfología y Función, por un tiempo mínimo de tres meses. Se aclimataron bajo condiciones estándares de laboratorio, a una temperatura de 25°C, con un pH 7.0, iluminación continua pero difusa, utilizando agua moderadamente dura, Environmental Protection Agency (EPA) como medio. El medio EPA se preparó disolviendo 96 mg de NaHCO<sub>3</sub>, 60 mg de CaSO<sub>4</sub>, 60 mg de MgSO<sub>4</sub> y 4 mg de KCl en 1 L de agua destilada (Weber, 1993). Se usó alga verde unicelular, *Chlorella vulgaris* Beijerinck, como dieta para los rotíferos.

### Cultivo de microalga

Los cultivos de *Chlorella vulgaris* se realizaron en botellas transparentes de 2 L utilizando los nutrientes definidos en el medio Bold basal (Borowitzka & Borowitzka, 1988). Se agregó 0.25 g.L<sup>-1</sup> de bicarbonato de sodio (NaHCO<sub>3</sub>) cada tercer día y se mantuvieron a una temperatura de 18 °C, aireación e iluminación constante durante una semana. Posteriormente se conservaron en refrigeración.

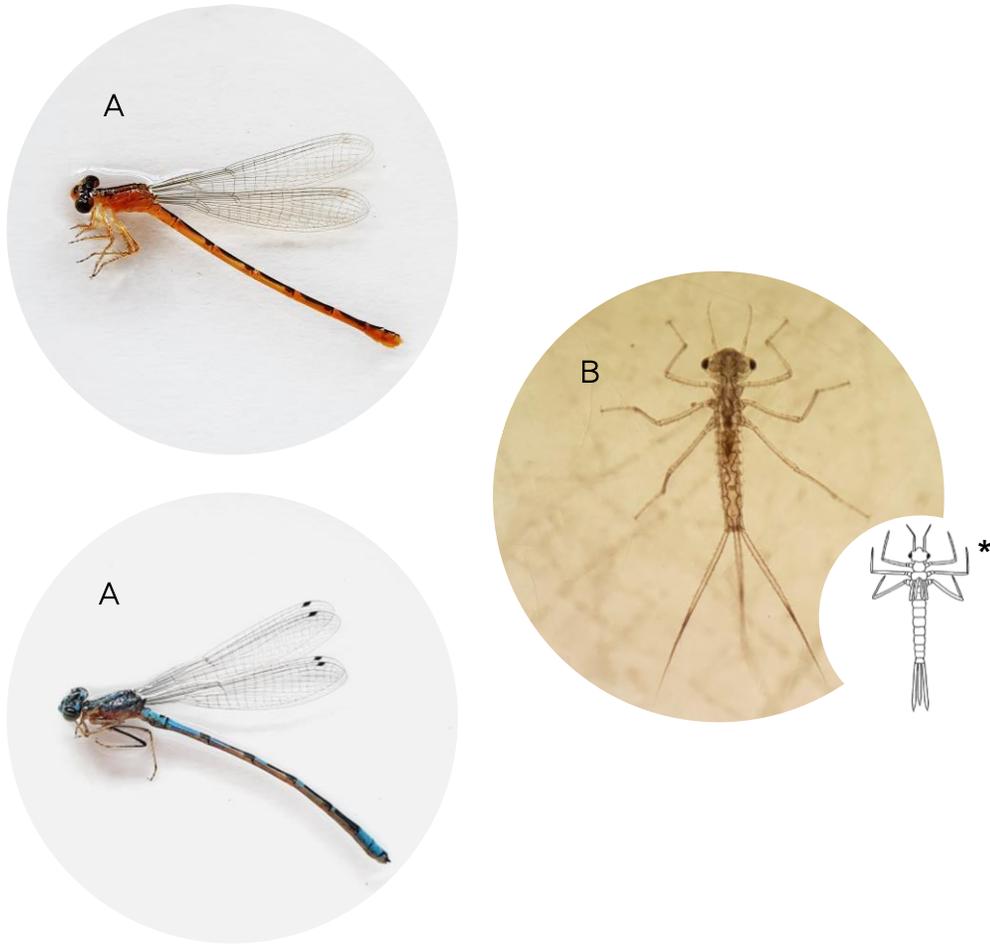
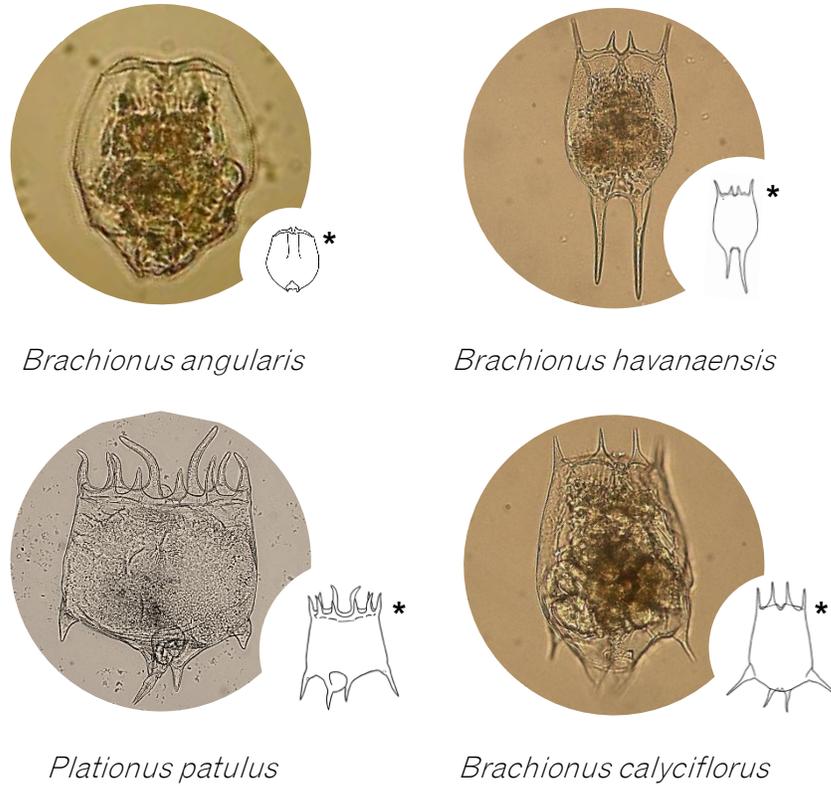


Figura 2. Depredador *Ischnura* cf. *denticollis*. A. Adulto. B. Juvenil.  
\* Tomada de Rogers, 2016.



**Figura 3.** Presas utilizadas. Rotíferos de la familia Brachionidae.  
\* Tomadas de Ahlstrom, 1940.

## RESPUESTA FUNCIONAL

Se utilizaron cuatro diferentes presas: *B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus* a diferentes densidades.

Como unidad experimental se utilizó un recipiente de plástico de 80 ml, donde se agregó 50 mL de medio EPA con una concentración de  $0.25 \times 10^6$  células.mL<sup>-1</sup> de *C. vulgaris*, a 25°C de temperatura (figura 4). Para cada tratamiento se obtuvieron diferentes densidades registradas en la tabla 2, con cuatro repeticiones cada una. Las náyades de Odonata se mantuvieron en inanición 24 horas, y se expusieron tres horas al experimento, consumiendo así las diferentes presas. Después del tiempo transcurrido se contaron los organismos que no fueron consumidos. Con los datos obtenidos se calculó la tasa de consumo con la siguiente fórmula: (Michaelis–Menten) y se derivó el consumo total de cada una de las especies por *I. denticollis* (Lampert & Sommer, 2007).

$$V_o = \frac{V_{\max} S}{K_m + S}$$

$V_o$  = máximo de forma asintótica.

$V_{\max}$  = máximo número de presas que puede llegar a consumir un depredador.

$K_m$  = número de presas necesarias para que  $V_o$  valga  $V_{\max}/2$ .

$S$  = densidad de la presa ofrecida.

Además, se obtuvo el consumo en biovolumen de cada especie de rotífero por *I. denticollis*. Para esto se fijaron 10 individuos de cada especie en formaldehído al 4%, cada uno de ellos con huevo, para asegurar que fuese un adulto. Se midió la longitud y el ancho con el programa Motic. Se obtuvo el biovolumen con la siguiente fórmula de Ruttner-Kolisko, 1977.

$$V = 0.52 \times abc$$

$$C = 0.4 a$$

$V$  = volume.

$a$  = longitud del rotífero.

$b$  = ancho del rotífero.

$c$  = profundidad del rotífero.

**Tabla 2.** Densidades de las presas en los diferentes tratamientos.

Ind.mL <sup>-1</sup> (Ind.total)	<i>Brachionus</i> <i>angularis</i>	<i>Brachionus</i> <i>havanaensis</i>	<i>Plationus</i> <i>patulus</i>	<i>Brachionus</i> <i>calyciflorus</i>
0.5 (25)	x	x	x	x
1 (50)	x	x	x	x
1.5 (75)		x		
2 (100)	x	x	x	x
3 (150)	x	x	x	x
4 (200)	x		x	x
5 (250)	x		x	x
6 (300)			x	

## PREFERENCIA ALIMENTARIA

El diseño experimental consta de un tratamiento y cuatro repeticiones.

Como unidad experimental se tuvo un recipiente de plástico de 80 mL, donde se agregó 50 mL de medio EPA con una concentración de  $0.25 \times 10^6$  células.mL<sup>-1</sup> de *C. vulgaris*, a una temperatura de 25°C (figura 4). Se agregaron 50 individuos *B. angularis*, 50 de *B. havanaensis*, 50 de *P. patulus* y 50 de *B. calyciflorus* (en total 200 individuos pertenecientes a las cuatro especies), con cuatro repeticiones, y en cada repetición se colocó una náyade de 4 mm de longitud. Las náyades de odonatos se tuvieron en inanición 24 horas, posteriormente se expusieron tres horas con las cuatro diferentes especies de rotíferos. Después del tiempo transcurrido se contaron los organismos que no fueron consumidos, por especie. Con los datos obtenidos se analizó el consumo de rotíferos, y se delimitó el de mayor preferencia por *I. denticollis* con el grado de selectividad del depredador: Alfa de Manly (Krebs, 1999).

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \left( \frac{1}{\sum (r_j/n_j)} \right)$$

$$\sum \alpha_i = 0.25$$

$\alpha_i$  = Índice de preferencia de Alfa de Manly para el tipo de presa *i*.

$r_i/n_j$  = proporción de la especie de presa *i* o *j* en la dieta.

$n_i/n_j$  = proporción de la especie presa *i* o *j* en el medio.

*i* y *j* = 1, 2, 3... *m*

*m* = número de especies de presas posibles.

Sí  $\alpha > 1/m$  entonces la especie de presa *i* es preferida en la dieta y

sí,  $\alpha < 1/m$  la especie de presa *i* es evitada en la dieta.

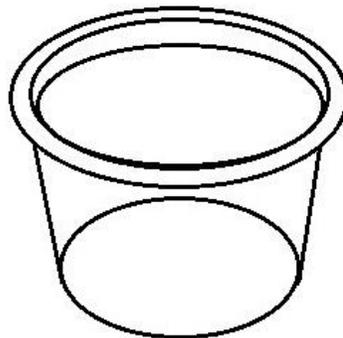


Figura 4. Representación gráfica de la unidad experimental.

## CRECIMIENTO POBLACIONAL

El diseño experimental constó de tres tratamientos y cuatro repeticiones por cada uno. Cada unidad experimental consistió en un recipiente de plástico de 80 mL, con una malla de 50 µm de apertura (figura 5), en el cual se agregó 40 mL de medio EPA a una concentración de  $0.5 \times 10^6$  células.mL<sup>-1</sup> de *C. vulgaris*, 10 individuos de *P. patulus* fuera de la malla, tratando de representar una población agregando neonatos, adultos sin huevo y con huevo, a una temperatura de 25°C. Teniendo como tratamientos *P. patulus* sin ninguna interacción -(1) Control-. *P. patulus* con aleloquímicos de *B. calyciflorus* 30 individuos dentro de la malla -(2) Aleloquímicos *Brachionus calyciflorus*- y *P. patulus* con los aleloquímicos de *I. denticollis* alimentándose de 30 individuos de *B. calyciflorus*, dentro de la malla -(3) Aleloquímicos *Ischnura* cf. *denticollis*-. Se registró el número de individuos y número de huevos diariamente de *P. patulus*. De los datos se derivó r tasa de crecimiento de *P. patulus* que se obtuvo durante la fase de crecimiento exponencial con la siguiente fórmula (Lampert & Sommer, 2007):

$$r = (\ln Pf - \ln Pi) / t$$

Pf / N= número de individuos por área de superficie o volumen/es la densidad final de *Platonus patulus*

Pi= densidad inicial

t= tiempo en días

Se obtuvo el día de densidad máxima y la densidad máxima de cada tratamiento. Se realizó una prueba ANOVA de una vía para saber si existían diferencias entre los diferentes tratamientos. Finalmente se hizo una prueba Tukey para saber cuáles eran las diferencias entre cada tratamiento. De los datos obtenidos se analizaron estadísticamente en el programa Sigma Plot V. 11.

## TABLA DE VIDA

El diseño experimental constó de tres tratamientos y cuatro repeticiones por cada tratamiento. Cada unidad experimental consistió en un recipiente de plástico de 80 mL, con una malla de 50 µm de apertura (figura 5), en el cual se agregó 40 mL de medio EPA a una concentración de  $0.5 \times 10^6$  células.mL<sup>-1</sup> de *C. vulgaris*, 10 neonatos de *Platonus patulus* de la

misma cohorte teniendo  $\pm 12$  horas de nacidos, fuera de la malla y a una temperatura de 25°C. Teniendo como tratamientos *P. patulus* sin ninguna interacción -(1) Control-. *P. patulus* con aleloquímicos de *B. calyciflorus* 30 individuos dentro de la malla -(2) Aleloquímicos *Brachionus calyciflorus*- y *P. patulus* con los aleloquímicos de *I. cf. denticollis* alimentándose de 30 individuos de *B. calyciflorus*, dentro de la malla -(3) Aleloquímicos *Ischnura cf. denticollis*-. Se registró el número de sobrevivientes y neonatos de *P. patulus* cada 12 horas. El experimento concluyó cuando el último individuo de la cohorte inicial murió. Posteriormente, de los datos obtenidos se analizaron estadísticamente en el programa Sigma Plot. V. 11., se derivaron las variables de supervivencia y fecundidad, y los parámetros demográficos con las siguientes fórmulas (Krebs, 1985):

Supervivencia

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

$N_0$ = número inicial de individuos.

Fecundidad

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

$N_0$ = número de neonatos producidos.

Promedio de vida

$$\sum_0^{\infty} l_x \infty$$

$l_x$ = proporción de organismos que sobreviven al inicio del intervalo  $x$ .

Esperanza de vida

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

$e_x$ = esperanza promedio de vida para los organismos que están vivos al comienzo del periodo de edad  $x$ .

$T_x$ = sumatoria de número de individuos vivos en promedio, durante el intervalo de edad.

$n_x$ = número de individuos al inicio del intervalo de edad  $x$ .

Tasa de reproducción bruta

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

$m_x$  = proporción de hembras nacidas en el intervalo de tiempo  $x$ .

Tasa de reproducción neta

$$R_0 = \sum_0^{\infty} l_x m_x$$

$R_0$  = índice de multiplicación por generación o promedio del número de descendientes por hembra.

Tiempo generacional

$$G = \frac{\sum_0^{\infty} l_x m_x x}{R_0}$$

$G$  = duración promedio de una generación o periodo promedio que transcurre entre el nacimiento de la hembra progenitora y la descendencia.

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional

$$r = \sum_{x=0}^{\infty} e^{-rmx} l_x m_x = 1$$

$$r_m = \frac{\log_e(R_0)}{G}$$

$r_m$  = índice de estimación aproximada de incremento poblacional para generaciones traslapadas.

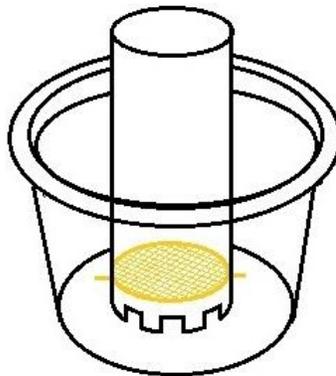


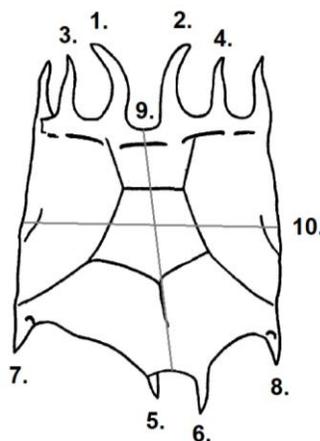
Figura 5. Representación gráfica de la unidad experimental.

## MORFOMETRÍA

Con la finalidad de determinar el efecto del depredador *I. denticollis* sobre la morfometría del rotífero *P. patulus*, fueron evaluados 120 individuos con huevo, obtenidos del experimento de crecimiento poblacional, por cada tratamiento se fijaron 20 individuos, con formaldehído al 4%, en dos determinadas fechas: cinco días después de iniciar el experimento (solo control) y el día que concluyó el experimento.

Se consideraron 10 variables a medir. *P. patulus* presenta diez espinas anteriores (seis antero-dorsales y cuatro antero-ventrales) y cuatro espinas posteriores; de las cuales se midieron por la vista dorsal las dos antero-medianas, dos antero-internas, dos postero-medianas y dos postero-laterales, además del largo y ancho del individuo (figura 6). Estas mediciones se llevaron a cabo en un microscopio óptico con un objetivo de 20x y con la ayuda del programa Motic.

Con las diez medidas diferentes, y las dos fechas, se realizó un ANOVA de una vía, con el programa estadístico Sigma Plot V. 11., para comparar si existía una diferencia entre el control de la medida inicial y los tres tratamientos de la fecha final.



**Figura 6.** Variables de *P. patulus* consideradas para el análisis morfométrico. Vista dorsal: 1. Espina antero-mediana izquierda; 2. Espina antero-mediana derecha; 3. Espina antero-interna izquierda; 4. Espina antero-interna derecha; 5. Espina postero-mediana izquierda; 6. Espina postero-mediana derecha; 7. Espina portero-lateral izquierda; 8. Espina portero-lateral derecha; 9. Largo y 10. Ancho.

# RESULTADOS

## RESPUESTA FUNCIONAL

Las curvas de respuesta funcional de *Ischnura* cf. *denticollis* en relación con las diferentes presas se representan en la figura 7. Estas muestran una respuesta de tipo II, donde el depredador incrementa su consumo conforme aumenta la densidad de los organismos progresivamente hasta llegar a un punto de saciedad. La náyade llegó a ese punto con *Brachionus angularis* en una densidad de 4 ind.mL<sup>-1</sup> de los cuales consumió 45 individuos; para *B. havanaensis* se sació con 18 individuos en una densidad de 2 ind.mL<sup>-1</sup>; con *Platonus patulus* llegó a su saciedad en una densidad de 6 ind.mL<sup>-1</sup> de los cuales consumió 95 individuos y con *B. calyciflorus* la náyade se sació al consumir 76 individuos en una densidad de 4 ind.mL<sup>-1</sup>.

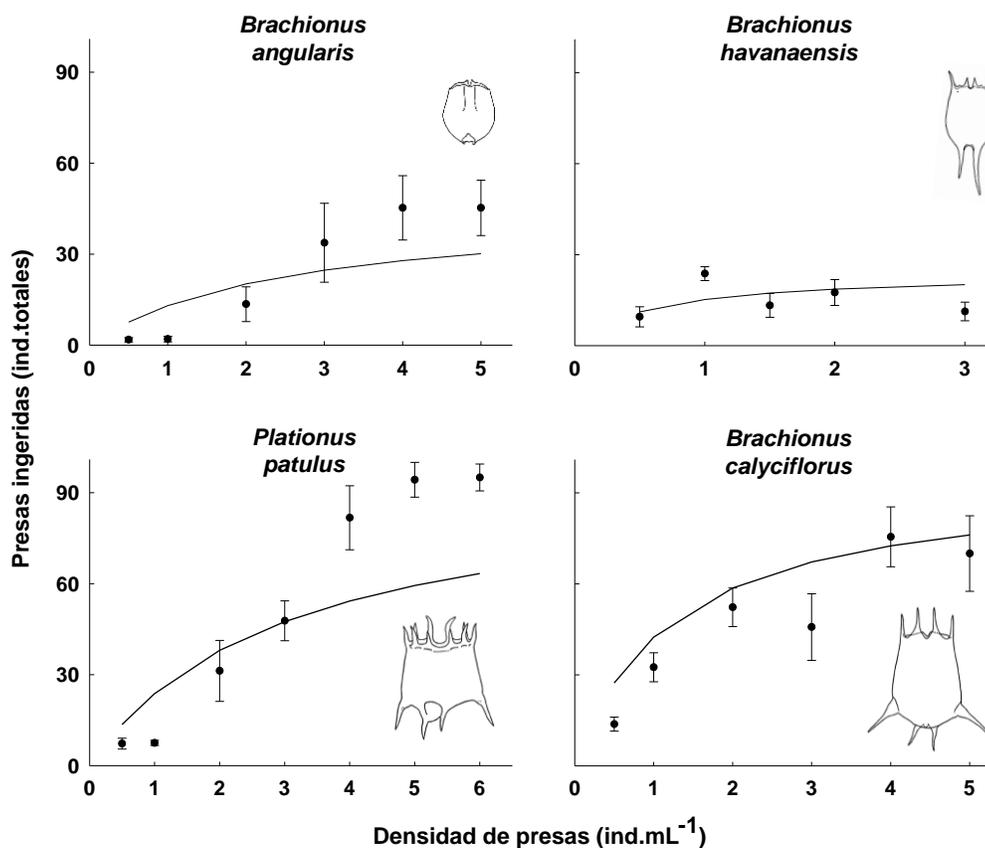


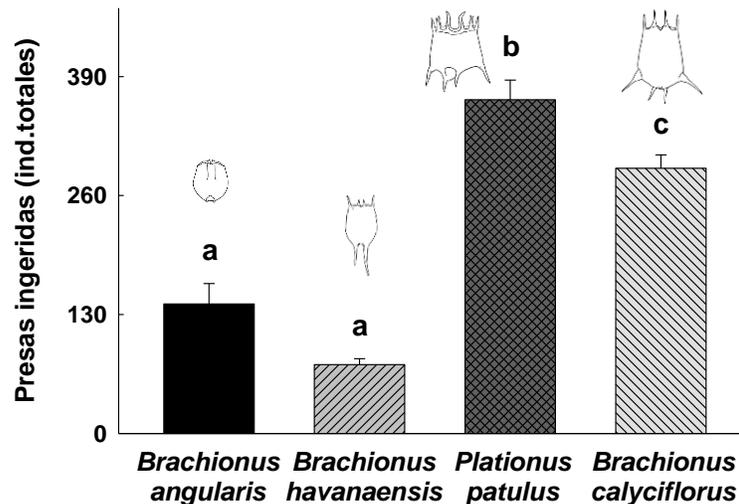
Figura 7. Curvas de respuesta funcional de *I. denticollis* a diferentes densidades de *B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar.

De las medidas tomadas a las cuatro especies de rotíferos (tabla 3), *B. calyciflorus* es el más grande en cuanto al largo, en cuanto al ancho es *P. patulus*, y tanto para el largo y el ancho *B. angularis* es el más pequeño. *P. patulus* fue el que tuvo más biovolumen seguido de *B. calyciflorus* y *B. angularis* fue el que presentó menos biovolumen.

**Tabla 3.** Largo (a), ancho (b) y profundidad (c) ( $\mu\text{m}$ ) de *B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus* y biovolumen ( $\text{mm}^3$ ) obtenido con dichas medidas. Media obtenida de 10 repeticiones  $\pm$  error estándar.

	Largo a	Ancho b	Profundidad c	Biovolumen $\text{mm}^3$
<i>Brachionus angularis</i>	78.22 $\pm$ 6.26	60.66 $\pm$ 7.46	31.29 $\pm$ 0.79	7.82e-5 $\pm$ 5.41e-6
<i>B. havanaensis</i>	91.13 $\pm$ 4.28	73.18 $\pm$ 3.81	36.45 $\pm$ 0.54	1.27e-4 $\pm$ 5.39e-6
<i>P. patulus</i>	117.75 $\pm$ 7.16	135.86 $\pm$ 6.56	47.10 $\pm$ 0.91	3.94e-4 $\pm$ 1.75e-5
<i>B. calyciflorus</i>	125.41 $\pm$ 8.13	98.33 $\pm$ 7.45	50.16 $\pm$ 1.03	3.23e-4 $\pm$ 1.55e-5

*P. patulus* fue la especie más consumida de las cuatro ofrecidas como presas a *I. denticollis* (figura 8) durante el experimento de respuesta funcional, después *B. calyciflorus* siendo significativamente diferente ( $p < 0.05$ ) en el consumo y por último *B. angularis* y *B. havanaensis* donde no hubo diferencia significativa entre estas dos especies.



**Figura 8.** Consumo total de *I. denticollis* expuesta a cuatro diferentes presas *B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*; basado en la suma de lo consumido en todas las densidades del experimento de respuesta funcional. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar. Las barras con distinta letra alfabética representan datos con diferencia significativa ( $p > 0.05$ ).

Con el biovolumen de cada rotífero (tabla 3) se calculó el consumo de *I. denticollis* en biovolumen como consumo total. Se observó que tanto en cantidad de individuos como en biovolumen la especie más consumida fue *P. patulus* (figura 8 y 9) y la menos consumida *B. havanaensis*. A pesar de que es notable que *P. patulus* fue el más consumido, al hacer la comparación en biovolumen no existió una diferencia estadísticamente significativa ( $p>0.05$ ), entre el consumo de *P. patulus* y *B. calyciflorus*.

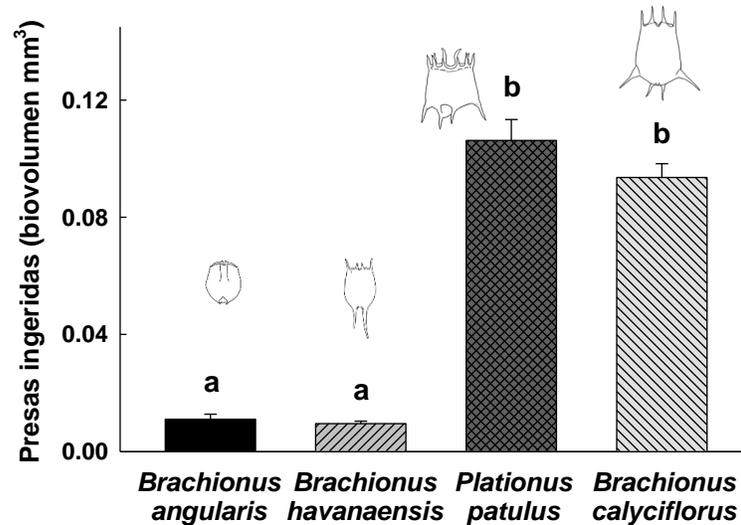


Figura 9. Consumo total de *I. denticollis* en biovolumen de cuatro diferentes presas *B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*; basado en la suma de lo consumido en todas las densidades del experimento de respuesta funcional. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar. Las barras con distinta letra alfabética representan datos con diferencia significativa ( $p>0.05$ ).

## PREFERENCIA ALIMENTARIA

Con los experimentos de preferencia alimentaria se obtuvieron dos gráficas: El consumo de *I. denticollis* sobre cuatro especies de rotíferos (figura 10), el cual *P. patulus* fue el más consumido, seguido de *B. angularis*, *B. calyciflorus* y por último *B. havanaensis*.

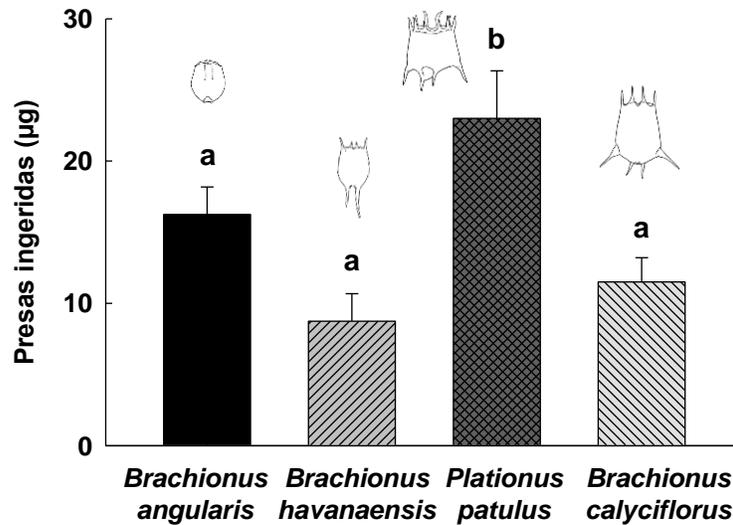


Figura 10. Consumo de biomasa de *I. denticollis* sobre cuatro especies de rotíferos, *B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*; basado en los consumos de preferencia alimentaria. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar. Las barras con distinta letra alfabética representan datos con diferencia significativa ( $p > 0.05$ ).

En la preferencia alimentaria con alfa de Manly (figura 11), *I. denticollis* mostró una preferencia hacia *P. patulus* y *B. angularis*. Mientras que las presas no preferidas fueron *B. calyciflorus* y *B. havanaensis*.

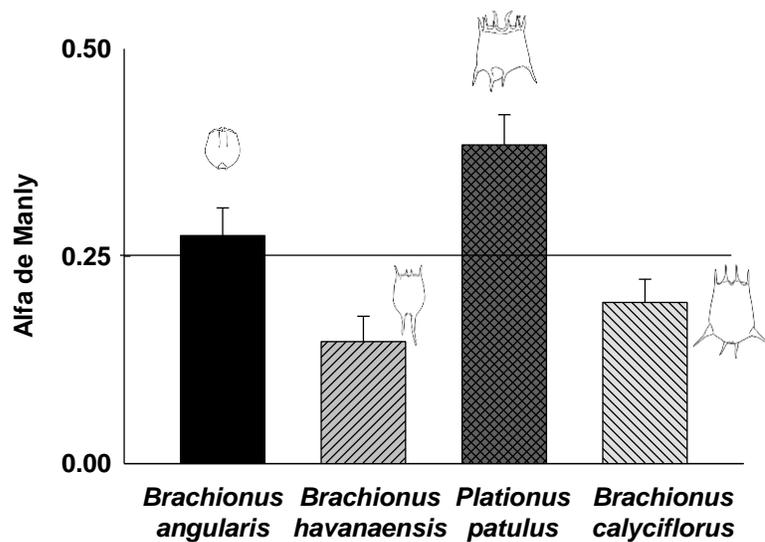


Figura 11. Preferencia alimentaria de *I. denticollis* sobre cuatro especies de rotíferos, *B. angularis*, *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*. Los valores sobre la línea indican preferencia. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar.

## CRECIMIENTO POBLACIONAL

En el crecimiento poblacional de *P. patulus* (figura 12) con el efecto de los aleloquímicos de *B. calyciflorus* y *I. denticollis* se pudo observar tanto en el control como en los dos tratamientos, que la población comenzó a crecer en el día nueve. El control alcanzó la densidad más alta en el día 23 y los dos tratamientos en el día 22. En el tratamiento expuesto con aleloquímicos de *I. denticollis* muestra la densidad más baja, con una reducción del 23% en comparación con el control; mientras que el tratamiento con aleloquímicos de *B. calyciflorus* muestra una población 8% más baja que el control.

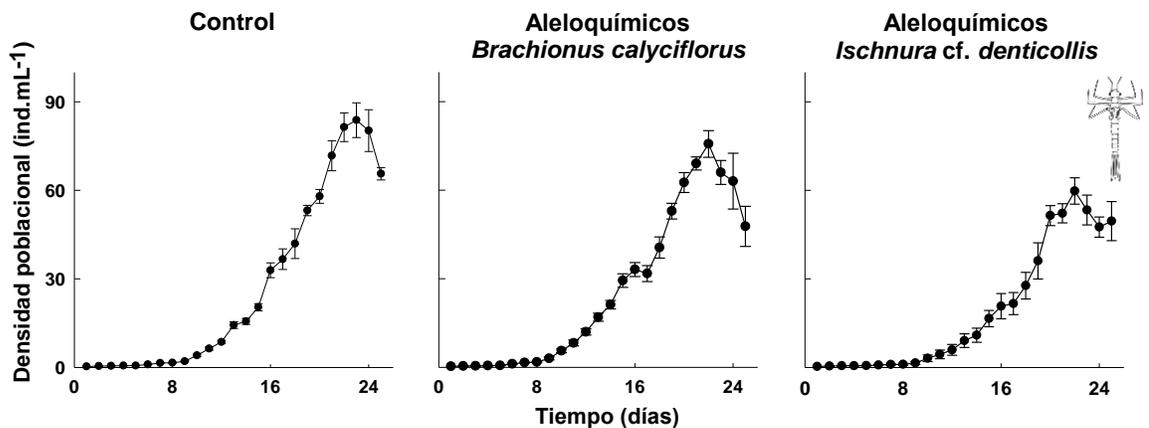


Figura 12. Crecimiento poblacional de *P. patulus* en presencia de aleloquímicos de *B. calyciflorus* y *I. denticollis*. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar.

En la tasa de crecimiento poblacional por día ( $r$ ) de *P. patulus* expuesto a aleloquímicos de *B. calyciflorus* y aleloquímicos de *I. denticollis* el control y el tratamiento de aleloquímicos de *B. calyciflorus* no fueron significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ), por el contrario, el tratamiento con aleloquímicos de *I. denticollis* fue significativamente diferente ( $p < 0.05$ ) a los otros dos tratamientos, mostrando que los aleloquímicos producidos por *I. denticollis* provocan un efecto negativo sobre *P. patulus* (figura 13).

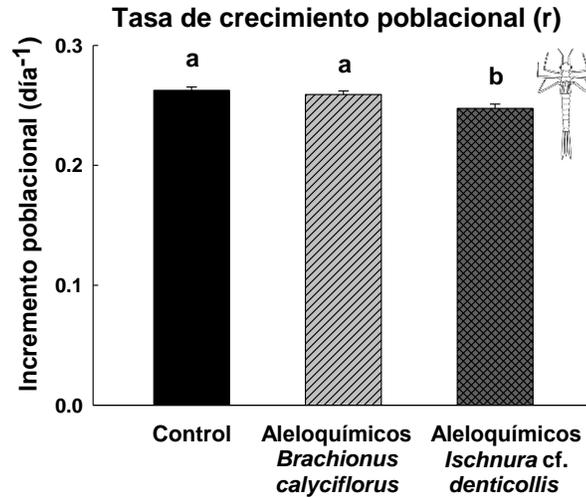


Figura 13. Tasa de crecimiento poblacional de *P. patulus* expuesto a aleloquímicos de *B. calyciflorus* y *I. denticollis* (r). Las barras con distinta letra alfabética representan datos con diferencia significativa ( $p > 0.05$ ).

Los aleloquímicos de *I. denticollis* tuvieron un efecto negativo significativo ( $p > 0.05$ ) sobre *P. patulus* en los valores de densidad máxima poblacional (figura 14). Por otro lado, los aleloquímicos de *B. calyciflorus* no tuvieron un efecto significativo ( $p > 0.05$ ) sobre *P. patulus*. Teniendo así, que el control y el tratamiento con los aleloquímicos de *I. denticollis*, fueron diferentes significativamente. La mayor densidad poblacional de *P. patulus* fue de 84 ind.mL<sup>-1</sup> el cual fue obtenido en el control, el menor fue de 60 ind.mL<sup>-1</sup> obtenido en el tratamiento con el depredador *I. denticollis* y el tratamiento con aleloquímicos de *B. calyciflorus* su densidad más alta fue de 76 ind.mL<sup>-1</sup>.

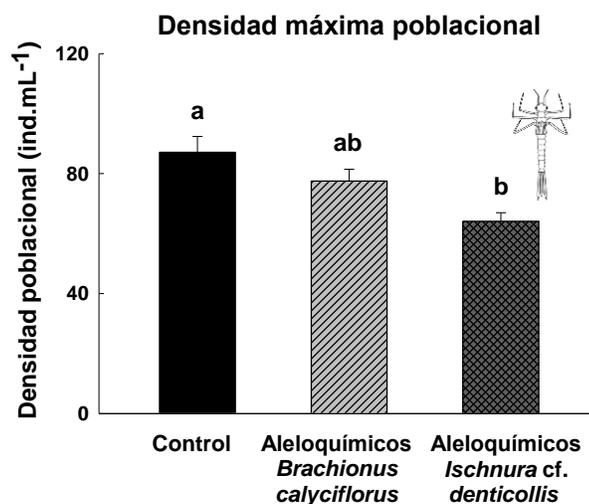


Figura 14. Densidad máxima en el día 21 del crecimiento poblacional de *P. patulus*. Las barras con distinta letra alfabética representan datos con diferencia significativa ( $p > 0.05$ ).

TABLA  
DE VIDA

En las curvas de supervivencia de *P. patulus* (figura 15) se muestra que no existe una disminución en los tres tratamientos hasta el día cinco donde la supervivencia comienza a disminuir con los aleloquímicos producidos por *I. denticollis* teniendo así la mayor mortalidad en este tratamiento, donde el último individuo de la cohorte murió el día 21, mientras que con los otros dos tratamientos comenzó a disminuir en el día seis y murieron el día 25.

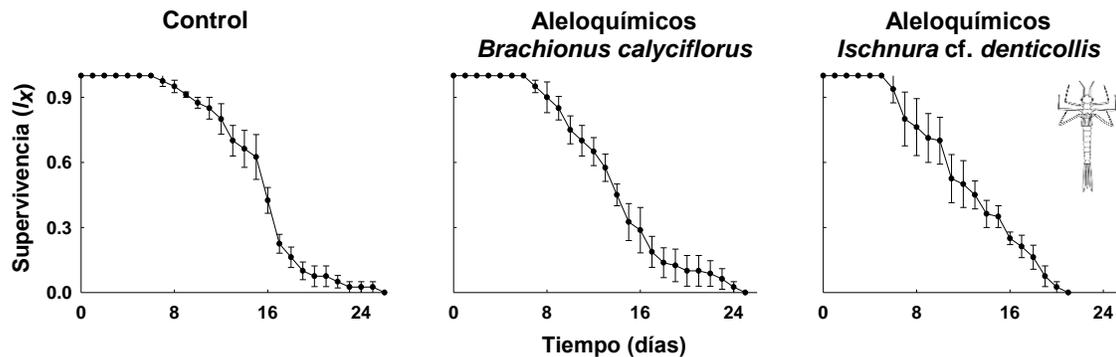


Figura 15. Curvas de sobrevivencia ( $l_x$ ) de *P. patulus* en presencia de aleloquímicos de *B. calyciflorus* y *I. denticollis*. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar.

La fecundidad de *P. patulus* (figura 16) en presencia de los aleloquímicos de *B. calyciflorus* y de la náyade *I. denticollis* tuvo un efecto muy similar, sin embargo, se puede apreciar que en el día siete existe un aumento en la fecundidad bajo el tratamiento de la náyade. En el tratamiento control se aprecia un aumento en la fecundidad en el día 18, en comparación con los otros dos tratamientos donde disminuyó.

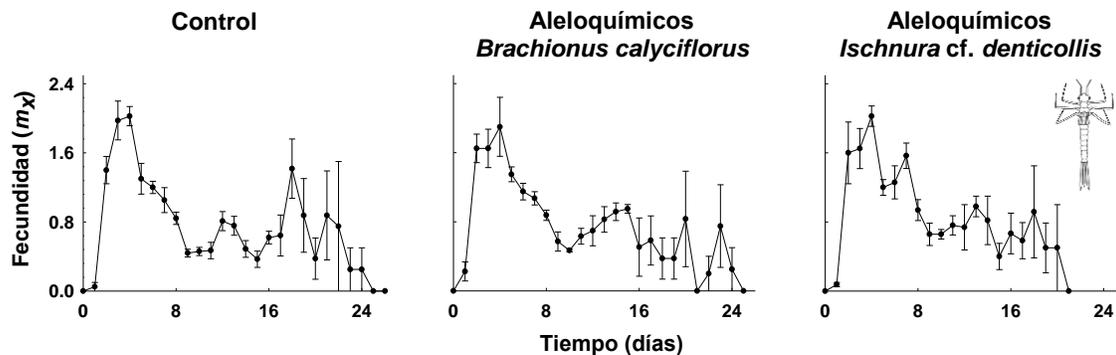


Figura 16. Curva de fecundidad ( $m_x$ ) de *P. patulus* en presencia de aleloquímicos de *B. calyciflorus* y *I. denticollis*. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar.

Las variables promedio de vida y esperanza de vida de *P. patulus*, fueron afectadas por la náyade *I. denticollis* donde se puede mostrar (figura 17) que existe una diferencia significativa ( $p > 0.05$ ) entre los tratamientos: control y el tratamiento con aleloquímicos de *I. denticollis*. Mientras que las otras variables, no tuvieron una diferencia significativa en los tres tratamientos.

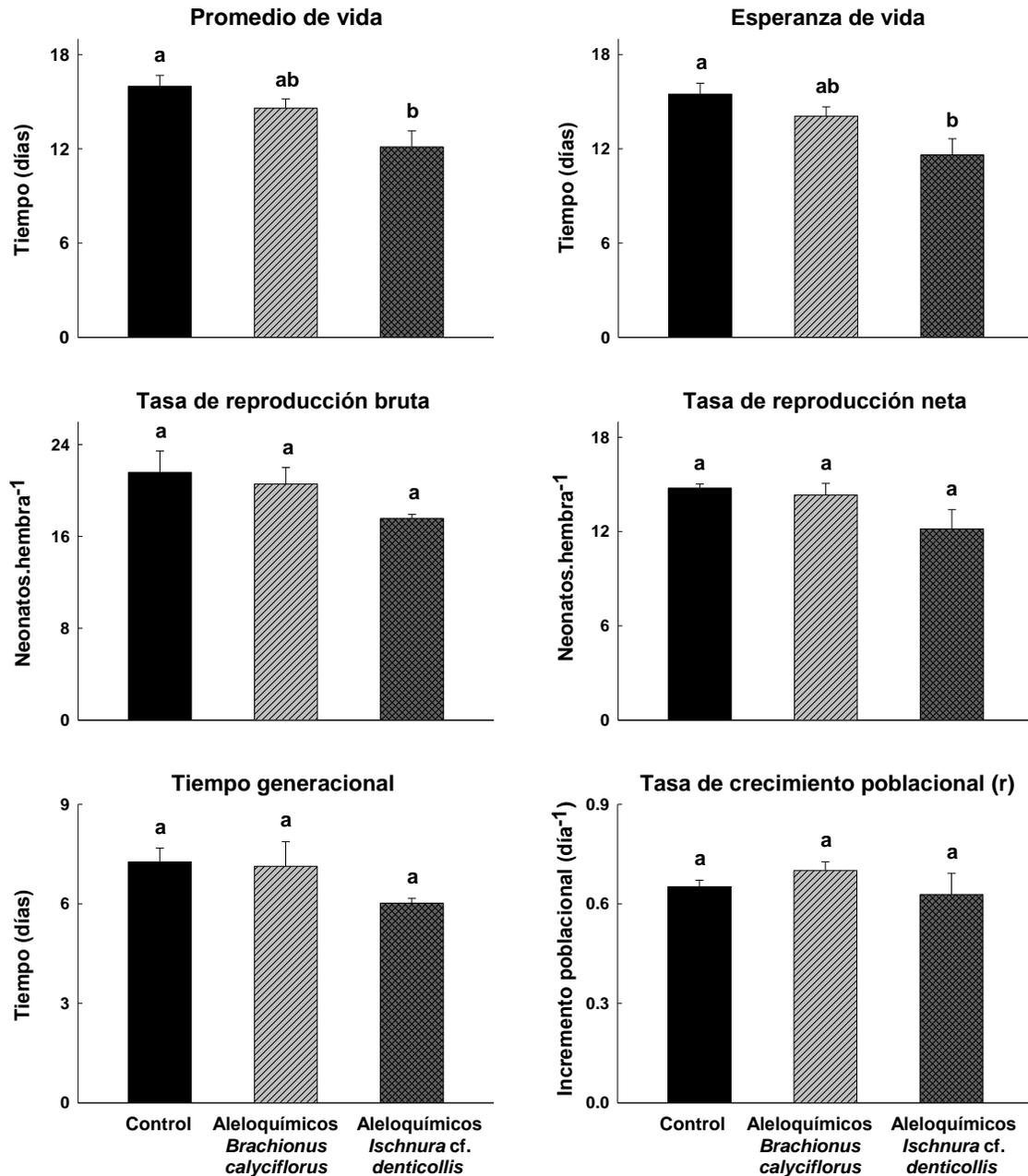


Figura 17. Parámetros demográficos de *Plationus patulus* en presencia de aleloquímicos de *B. calyciflorus* y *I. denticollis*. Media obtenida de cuatro repeticiones  $\pm$  error estándar. Las barras con distinta letra alfabética representan datos con diferencia significativa ( $p > 0.05$ ).

Las variables promedio de vida, esperanza de vida, tasa de reproducción neta, tiempo generacional y tasa de crecimiento poblacional ( $r$ ), se analizaron con ANOVA (tabla 4). Mientras que los valores de tasa de reproducción bruta no tuvieron una distribución normal, por esta razón se realizó una prueba de Kruskal-Wallis.

**Tabla 4.** Análisis de varianza unifactorial de las variables demográficas de tabla de vida de *P. patulus* en ausencia (control) y presencia de aleloquímicos de *B. calyciflorus* y aleloquímicos de *I. denticollis*. GL: Grados de libertad; SC: Suma de cuadrados; CM: Cuadrados medios, \*:  $p < 0.05$ , ns: no significativo. Se presentaron los resultados de las pruebas de distribución de F.

Especie	Parámetros		GL	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
<i>Platichthys patulus</i>	Promedio de vida	Entre grupos	2	22.996	11.498	6.094	0.036*
		Residual	6	11.320	1.887		
		Total	8	34.316			
	Esperanza de vida	Entre grupos	2	22.996	11.498	6.094	0.036*
		Residual	6	11.320	1.887		
		Total	8	34.316			
	Tasa de reproducción neta	Entre grupos	2	11.642			
		Residual	6	12.740	5.821	2.741	0.143ns
		Total	8	24.382	2.123		
	Tiempo generacional	Entre grupos	2	2.791	1.395		
		Residual	6	4.451	0.742	1.881	0.232ns
		Total	8	7.242			
	Tasa de crecimiento poblacional ( $r$ )	Entre grupos	2	0.00820	0.00410	0.796	0.494ns
		Residual	6	0.0309	0.00515		
		Total	8	0.0391			

## MORFOMETRÍA

Con las diez mediciones (cuatro espinas antero-dorsales, cuatro espinas postero-dorsales, largo y ancho) realizadas a los individuos de *P. patulus*, en el experimento de crecimiento poblacional, se observaron diferencias estadísticamente significativas para el tratamiento bajo los aleloquímicos de *B. calyciflorus* con respecto al control de la fecha inicial y final.

Los aleloquímicos de *B calyciflorus* mostraron un efecto mayor en la disminución del tamaño de las espinas, el largo y ancho de *P. patulus* en comparación del efecto del depredador *I. denticollis* (figura 18 y 19), donde en las espinas 1, 2, 3, 5 y 7 tuvieron diferencias significativas con el control inicial y en las espinas 5 y 7 entre el control de la fecha final.

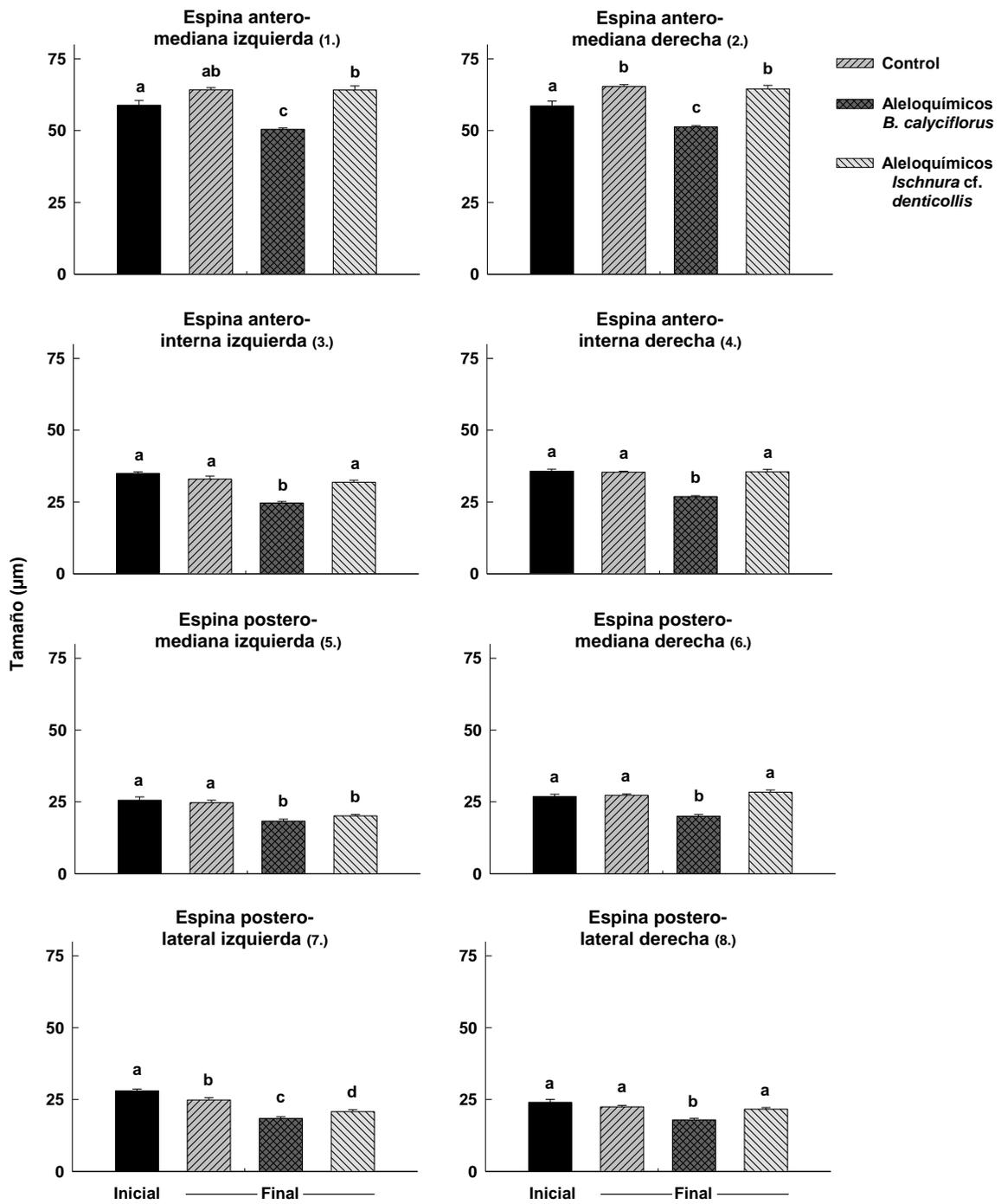


Figura 18. Morfometría de las espinas de *P. patulus* expuesto a aleloquímicos de *B. calyciflorus* y de *I. denticollis* Media obtenida de 20 repeticiones  $\pm$  error estándar. Las barras con distinta letra alfabética representan datos con diferencia significativa ( $p > 0.05$ ).

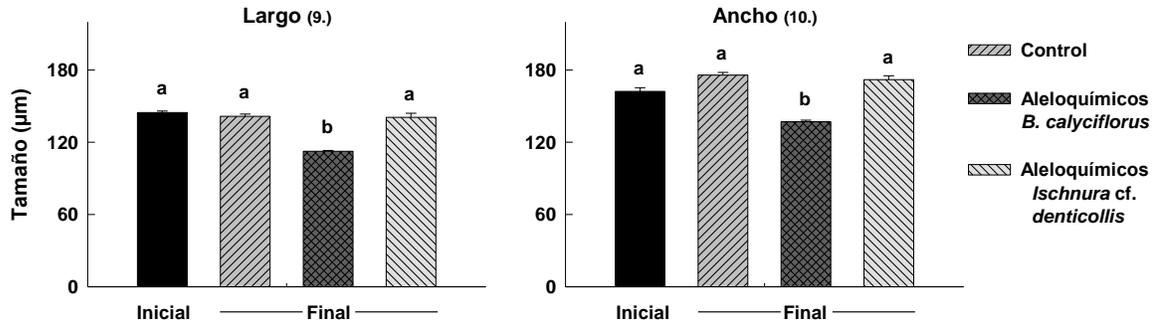


Figura 19. Morfometría del largo y ancho de *P. patulus* expuesto a aleloquímicos de *B. calyciflorus* y de *I. denticollis*. Media obtenida de 20 repeticiones  $\pm$  error estándar. Las barras con distinta letra alfabética representan datos con diferencia significativa ( $p > 0.05$ ).

# DISCUSIÓN

## RESPUESTA FUNCIONAL

Las larvas de Odonata son importantes en la estructuración de muchas comunidades acuáticas (Thorp & Cothran, 1984). A través de sus efectos como grandes depredadores polífagos, pueden influir fuertemente en la estructura y función de las comunidades acuáticas, porque tienen etapas de vida en los dos sistemas terrestres y acuáticos. Burkle *et al.* (2012) mostraron el efecto de una planta invasora (*Lythrum salicaria*) sobre la vinculación de las redes alimentarias terrestres y acuáticas, donde las altas densidades florales atrajeron altos niveles de polinizadores entre ellos odonatos adultos. Estos ovipositaron provocando un aumento de la abundancia de larvas de libélulas pequeñas en la comunidad acuática, lo cual provocó un cambio en la riqueza de especies del zooplancton, reduciendo la abundancia de rotíferos. Algunos estudios (Walsh, 1995; Walsh *et al.*, 2006; Hampton & Gilbert, 2001) muestran que las náyades se alimentan de diferentes especies de rotíferos litorales y pelágicos. También, este estudio muestra que las larvas de Odonata se alimentan de rotíferos que varían en tamaño desde 25  $\mu\text{m}$  a 2.5 mm de largo aproximadamente (Sarma & Nandini, 2017). Sin embargo, la mayoría de los estudios han probado que *Daphnia* y *Artemia* son presas de náyades (Hirvonen & Ranta, 1996; Jinguji *et al.*, 2018); Rivera-De la Parra *et al.* (2016a); Rivera-De la Parra *et al.* (2016b) mostraron que las náyades tienen preferencia por los cladóceros en comparación con los rotíferos.

El tipo de respuesta funcional es un aspecto importante, el cual puede afectar a la depredación. *Ischnura cf. denticollis* es un depredador con un hábito visual, perchador e inactivo (espera a la presa para atacarla) (Lampert & Sommer, 2007). Esto coincide con el tipo de respuesta funcional que presentó, el cual fue de tipo II (figura 7), ya que este tipo de respuesta se caracteriza por el tiempo de manipulación y este es el tiempo dedicado a encontrar (en este caso esperar), dominar, consumir y digerir las presas, y a prepararse para repetir el mismo proceso (Lampert & Sommer, 2007). Dado que el percheo conlleva tiempo de espera, este tipo de respuesta resulta en un aumento desacelerado en el consumo de las presas a medida que aumentan las presas consumidas, hasta llegar a una asíntota en la cual se expresa la máxima tasa de consumo. Este tipo de relación implica que

las presas a altas densidades poblacionales tendrán una probabilidad mayor de tener más individuos sobrevivientes que cuando están en densidades bajas, como una estrategia de sobrevivencia de las presas lo que es observado en las gráficas correspondientes a esta medida (Fernández-Arhex & Corley, 2004).

Al extrapolar el largo y el ancho de las cuatro presas ofrecidas a *I. denticollis* y obtener el biovolumen de las diferentes presas, *P. patulus* fue el de mayor biovolumen, y también el que más consumió el depredador. A pesar de que en cantidad de individuos *P. patulus* fue el más consumido, entre *B. calyciflorus* y *P. patulus* no se observaron diferencias significativas con respecto al biovolumen, aunque existió un mayor consumo de estas dos presas, se ha observado que *Asplanchna sieboldii* (Nandini *et al.*, 2003) y *Ambystoma mexicanum* (Chaparro-Herrera, 2007), tuvieron un mayor consumo estas dos presas que la náyade; en contraparte, se ha reportado que *Mesocyclops pehpeiensis*, *M. longisetus* (Valencia-Vargas, 2015) y *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Gallardo-Alanis *et al.*, 2009) consumen en menor cantidad a estas presas. Al ser un depredador inactivo, se espera una depredación más baja en comparación con depredadores activos (Gerritsen & Strickler, 1977) como peces.

Cada depredador necesita de un tiempo necesario para para localizar, cazar, manejar y devorar cada presa (Begon *et al.*, 1996), y tiempo para asimilar este alimento, y así tener un mayor o menor consumo de la presa y se ve reflejado en un efecto hacia la densidad de la presa. Algunos depredadores, particularmente larvas de *Ischnura elegans* (Zygoptera) pueden alimentarse bien en la oscuridad. También son muy sensibles y pueden distinguir entre movimientos provocados por depredadores y movimientos producidos por fuerzas físicas como el viento o corrientes (Heads, 1985).

## PREFERENCIA ALIMENTARIA

*Platonus patulus* en longitud es más pequeño que *B. calyciflorus*, y fue más consumido por la náyade de odonato, como ya se mencionó, esta se orienta visualmente para capturar a sus presas, por esta razón las características de la presa son importantes como la visibilidad, el tamaño, la coloración y los movimientos de natación (Lampert & Sommer, 2007). Los insectos acuáticos generalmente seleccionan presas de gran tamaño hasta que las dificultades de manejo y la mayor probabilidad de que la presa se escape supera los

rendimientos obtenidos al comer presas más grandes -selección dependiente del tamaño- (Peckarsky, 1984).

La lorica de *P. patulus* es más ancha que larga (Sarma & Nandini, 2017), siendo más ancho que *B. calyciflorus* (tabla 3), además tiene una pigmentación más oscura, siendo más llamativo. Estas características determinan la selectividad por este rotífero con una diferencia estadísticamente significativa comparada con las otras tres especies ofrecidas (Ahlstrom, 1940) (figura 11). También se observó que *P. patulus* tiene una forma de natación rotando, llamando más la atención de la náyade.

El depredador *I. denticollis* consumió en menor cantidad a *B. angularis* y *B. havanaensis*, aunque se ve un mayor consumo por *B. angularis*, al analizar estadísticamente no hay diferencia significativa, esto se debe a que son rotíferos bastante pequeños con aproximadamente *B. angularis* 78  $\mu\text{m}$  y *B. havanaensis* 90  $\mu\text{m}$  y la náyade de odonato al medir aproximadamente 4 mm le cuesta trabajo percibirlos con facilidad, requiriendo presas más grandes. Las espinas de *B. havanaensis* son una estrategia ante la depredación ya que se ha demostrado que *Asplanchna sieboldi* presenta un mayor encuentro-ataque, pero una menor ingesta (Nandini *et al.*, 2003).

Podemos mencionar que *I. denticollis* no tuvo un efecto negativo en la densidad de *B. havanaensis*. También se ha mostrado que tener una talla pequeña es una defensa contra la depredación, Sarma & Nandini (2007) mostraron que *Asplanchna sieboldii* prefirió a *B. calyciflorus* y *P. patulus* que tiene una talla más grande que *Anuraeopsis fissa*, evidente en el consumo de *I. denticollis* teniendo un mayor consumo hacia tallas más grandes como *B. calyciflorus* y *P. patulus*, y consumiendo en menor cantidad a *B. havanaensis* y *B. angularis* que presentan una menor talla (figura 10).

## CRECIMIENTO POBLACIONAL

*I. denticollis* generó un efecto negativo hacia *P. patulus* en el crecimiento poblacional, disminuyendo la densidad de la población (figura 12). Algunos autores encontraron que la densidad de los rotíferos disminuye en presencia de un depredador; Nandini *et al.*, (2014) estudio el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* expuesto a *Mesocyclops pehpeiensis*, *Asplanchna girodi*, *Stenostomum cf. leucops* y *Eosphora najas*; y mostró que

en los tratamientos con los depredadores *Mesocyclops pehpeiensis* y *A. girodi* disminuyó la densidad poblacional de los rotíferos donde la abundancia mínima de individuos fue de 49 y 46 ind.mL<sup>-1</sup>; así mismo, Sarma *et al.* (2011) encontraron que el incremento de la densidad del depredador *A. brightwellii* genera un declive en la densidad de las presas *B. calyciflorus* y *P. macracanthus*; también mostraron que, tanto el pico de la densidad máxima y la tasa de crecimiento poblacional fueron significativamente ( $p < 0.05$ , ANOVA) afectados por la densidad de depredadores; observando similitud en la tasa de crecimiento poblacional del día 21 (figura 13) de *P. patulus*, el tratamiento con el depredador mostró una disminución, al igual que la densidad del pico máximo (figura 14), validando que el insecto acuático depredador generó un efecto sobre la población de *P. patulus*.

#### TABLA DE VIDA

De acuerdo con los resultados del experimento de tabla de vida de *P. patulus*, se puede observar que la supervivencia (figura 15) disminuyó en presencia del depredador (aleloquímicos de *I. denticollis*) esto también se puede apreciar en la figura 17 donde la esperanza de vida y el tiempo generacional disminuyeron respectivamente en presencia de la náyade, probablemente, se debe a que en presencia de depredadores invertebrados los rotíferos aumentan la producción de huevos, donde una mayor inversión en reproducción reduce la supervivencia y es una estrategia beneficiosa para compensar la pérdida por depredación, como es el caso reportado por García *et al.* (2007) donde la supervivencia de *B. havanaensis* disminuyó en presencia de un depredador (*Acanthocyclops robustus*), mientras que la fecundidad aumentó, siendo similar a lo que se observó en este trabajo donde la fecundidad (figura 16) de *P. patulus* también aumentó en presencia de *I. denticollis*.

La depredación también puede causar efectos opuestos dependiendo de la especie de presa receptora. Por ejemplo, los peces depredadores tienden a reducir el tamaño corporal de rotíferos y en cladóceros, inducen espinas, causan migración vertical y reducen la edad en la madurez teniendo mayor producción de neonatos (Gama-Flores *et al.* 2013). Nandini *et al.* (2011) observaron que la proporción de huevos de *P. patulus* en ausencia de *Stenostomum* sp. era mayor incluso en densidades superiores a 20 ind.mL<sup>-1</sup> y en presencia no se encontraron hembras con huevos en densidades superiores a 10 ind.mL<sup>-1</sup>. También

se ha observado que hidra provocó una disminución en la tasa reproductiva y tasa de incremento poblacional de *Daphnia* (Rivera-De la Parra *et al.*, 2016a).

## MORFOMETRÍA

Muchos organismos acuáticos interactúan a través de estímulos químicos, estos los ayudan a reconocer presas, depredadores y para apareamiento específico (Brönmark & Hansson, 2012). El reconocer a depredadores les ayuda a tener estrategias para evitar la depredación (Walsh *et al.*, 2006; Snell & Joaquim-Justo, 2007; Pavón-Meza *et al.*, 2008; Peña-Aguado, *et al.*, 2008), una de estas son los cambios morfológicos (Williamson, 1983; Stemberger & Gilbert, 1987; Sarma, 1993; Nandini & Sarma, 1999; Garza-Mouriño *et al.*, 2005; Castilho-Noll & Arcifa, 2007; Hulthén *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2017).

La morfometría de *P. patulus* en presencia de aleloquímicos de *B. calyciflorus* e *I. denticollis* mostró que hubo una disminución en el tamaño de las espinas (figura 18) mayormente con los aleloquímicos de *B. calyciflorus* tanto en las espinas anteriores como posteriores y en el largo y ancho de la lorica (figura 19), pero también con *I. denticollis* en las espinas posterior-mediana y lateral izquierda (5 y 7). Esto se puede deber a que la náyade de odonato es un depredador visual (Lampert & Sommer, 2007; Peckarsky, 1984) y se ha reportado que ante peces (los cuales son depredadores visuales), las presas como rotíferos (Duncan, 1989), *Daphnia* y *Ceriodaphnia* (Vanni, 1987), disminuyen su tamaño para ser menos percibidos. También a que los rotíferos ajustan el tamaño de sus espinas con respecto al tamaño de los depredadores, estos pueden detectar y responder apropiadamente, en direcciones opuestas para diferentes tamaños y modos de alimentación de los depredadores; la espina posterior de *Keratella cochlearis* disminuyó en mayor medida entre más grande fue el depredador, *Cyclops* sp., 3.8 mm, *Chaoborus flavicans*, 10 mm y larva de pez *Paracheirodon innesi*, 23 mm (Zhang *et al.*, 2017).

Por otro lado, se ha observado que, en presencia de depredadores más pequeños y no visuales, como el caso de *Asplanchna*, los rotíferos presas aumentan el tamaño de sus espinas (Garza-Mouriño *et al.*, 2005; Serrania-Soto & Sarma, 2009; Sarma *et al.*, 2011; Gama-Flores *et al.*, 2011).

## CONCLUSIONES

El tipo de respuesta funcional que presentó *Ischnura* cf. *denticollis* sobre las presas *Brachionus havanaensis*, *B. angularis*, *Plationus patulus* y *B. calyciflorus* (Brachionidae), fue de tipo II.

El depredador *I. denticollis* consumió un mayor biovolumen de *P. patulus* seguido de *B. calyciflorus*; sin embargo, el consumo en el número de organismos de estas dos especies fue muy similar. Con respecto a *B. angularis* y *B. havanaensis* el consumo en biovolumen y en número de organismos fue significativamente más bajo que el de las otras dos especies.

*I. denticollis* tuvo una preferencia alimentaria por *P. patulus* y *B. angularis*.

Los aleloquímicos de *I. denticollis* tuvieron un efecto negativo significativo sobre, la fecundidad y supervivencia, de crecimiento de la población y abundancia máxima de *P. patulus*.

Los aleloquímicos de *B. calyciflorus* y *I. denticollis* sobre las espinas de *P. patulus* mostró una disminución en la longitud de las espinas, largo y ancho. Donde *B. calyciflorus* tuvo un efecto en todas las espinas de *P. patulus*, en el largo y ancho; mientras que el efecto de *I. denticollis* fue en las espinas postero-mediana y lateral izquierda; en la fecha inicial y final del experimento existe un efecto en la disminución de las espinas.

## LITERATURA CITADA

- Ahlstrom, E. H. (1940). A revision of the rotatorian genera *Brachionus* and *Platyias*, with descriptions of one new species and two new varieties. *Bulletin American Museum of Natural History*, 77(3): 143-203.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1996). *Ecology: Individuals, populations and communities*. Editorial Blackwell Science Ltd., Oxford. 886.
- Borowitzka, M. A. & Borowitzka, L. J. (1988). *Micro-Algal Biotechnology*, London: Cambridge University Press.
- Brönmark, C. & Hansson, L. A. (2005). *The Biology of Lakes and Ponds*. New York: Oxford University Press.
- Brönmark, C. & Hansson, L. A. (2012). Chemical ecology in aquatic systems – an introduction, in: Brönmark, C., Hansson, L. A. (Eds.), *Chemical Ecology in Aquatic Systems*, XIV–XIX Oxford University Press, New York, USA.
- Burkle, L. A., Mihaljevic, J. R. & Smith K. G. (2012). Effects of an invasive plant transcend ecosystem boundaries through a dragonfly-mediated trophic pathway. *Oecologia*, 170: 1045–1052.
- Castilho-Noll, M. S. M. & Arcifa, M. S. (2007). Mesocosm experiment on the impact of invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. *Aquatic Ecology*, 41: 587-598.
- Chaparro-Herrera, D. J. (2007). *Biología de la alimentación de Ambystoma mexicanum: implicaciones para su conservación* (tesis que para obtener el título de maestro en ciencias). Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México.
- Cordero-Rivera, A. (2015). El género *Ischnura* en España y Portugal: guía de identificación a partir de fotografías. *Boletín Rola*, 6: 37-58.
- Córdoba-Aguilar, A. (1992). Comportamiento reproductivo y policromatismo en *Ischnura denticollis* Burmeister (Zygoptera: Coenagrionidae). *Bulletin of American*, 1(3): 1061-3781.
- Dodds, W. K. & Whiles, M. R. (2010). *Freshwater ecology: concepts and environmental applications of limnology*. Second edition. American press. USA.
- Duncan, A. (1989). Food limitation and body size in the life cycles of planktonic rotifers and cladocerans. *Hydrobiología*, 186: 11-28.
- Espinosa-Rodríguez, C. A., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2017). Effect of the allelochemicals from the macrophyte *Egeria densa* on the competitive interactions of the pelagic and littoral cladocerans. *Chemistry and ecology*, 33(3): 247-256.
- Fernández-Arhex, V. & Corley, J. C. (2004). La respuesta funcional: una revisión y guía experimental. *Ecología austral*. 14: 83-93.

- Fontaneto, D., Segers, H. & Melone, G. (2004). Epizoic rotifers (Rotifera: Monogononta, Bdelloidea) from the gill chambers of *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785). *Journal of Natural History*, 38: 1225-1232.
- Fuentes, B. A. E. (2014). Ecología alimentaria larval de *Ambystoma granulorum* (Amphibia: Caudata). (Tesis que para obtener el grado de Licenciado en Biología). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gallardo-Alanis, J., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2009). Prey selectivity and functional response by larval red-eyed tetra *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Steindachner, 1907) (Characiformes: Characidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 52(5): 1209-1216.
- Gama-Flores, J. L., Huidobro-Salas, M. E., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2011). Effects of predator (*Asplanchna*) type and density on morphometric responses of *Brachionus calyciflorus* (Rotifera). *Allelopathy Journal*, 27: 289-300.
- Gama-Flores, J. L., Huidobro-Salas, M. E., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2013). Effects of allelochemicals released by vertebrates (fish, salamander and tadpole) on *Moina macrocopa* (Cladocera). *Allelopathy Journal*, 31 (2): 415-425.
- García, C. E., Chaparro-Herrera, D. J., Nandini, S. & Sarma, S.S.S. (2007). Life history strategies of *Brachionus havanaensis* subject to kairomones of vertebrate and invertebrate predators. *Chemistry and Ecology*, 23: 303-313.
- Garvey, J. E. & Whiles, M. R. (2017). Trophic Ecology. Taylor & Francis Group, New York, 394.
- Garza-Mouriño, G., Silva-Briano, M., Nandini, S., Sarma, S.S.S. & Castellanos-Páez, M. E. (2005). Morphological and morphometrical variations of selected rotifer species in response to predation: a seasonal study of selected brachionid species from Lake Xochimilco (Mexico). *Hydrobiologia*, 546: 169-179.
- Gerritsen, J. & Strickler, J. R. (1977). Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34(1): 73-82.
- Gilbert, J. J. (1998). Kairomone-induced morphological defenses in rotifers. In: *The ecology and evolution on inducible defences* (Eds., R. Tollrian and C. D. Harvell). Pp. 127-141. Princeton University Press, Princeton, USA.
- González-Soriano, E. & Novelo-Gutiérrez, R. (2014). Biodiversidad de Odonata en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 243-251.
- Greene, C. H. (1983). Selective Predation in Freshwater Zooplankton Communities. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 68(3): 297-315.
- Gross, E. M., Legrand, C., Rengefors, K. & Tillman, U. (2012). Allelochemical interactions among aquatic primary producers. En: Brönmark, C. & Hansson, L. A. (Eds.). *Chemical ecology in aquatic systems* (pp. 196-209). USA: Oxford University Press.

- Hammond, J. I., B. Luttbeg & Sih, A. (2007). Predator and prey space use: dragonflies and tadpoles in an interactive game. *Ecology*, 88: 1525-1535.
- Hampton, S. E. & Gilbert, J. J. (2001). Observations of insect predation on rotifers. *Hydrobiologia*, 447(446): 115-121.
- Heads, P. A. (1985). The effect of invertebrate and vertebrate predators on the foraging movements of *Ischnura elegans* larvae (Odonata: Zygoptera). *Freshwater Biology*, 15: 559-571.
- Hilsenhoff, W. L. (2001). Diversity and classification of insects and collembola. En: Thorp, J. P. & Covich, A. P. (Eds.). *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (pp. 661-731). USA: Academic Press.
- Hirvonen, H. & Ranta, E. (1996). Prey to predator size ratio influences foraging efficiency of larval *Aeshna juncea* dragonflies. *Oecologia*, 106:407-415.
- Hulthén, K., Chapman, B. B., Nilsson, P. A., Hollander, J. & Brönmark, C. (2014). Express yourself: bold individuals induce enhanced morphological defences. *Proceedings of the royal society series b-biological sciences*, 281: 20132703.
- Hyman, L. H. (1951). The Invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta. The pseudocoelomate Bilateria. Vol. 3. McGraw–Hill, New York.
- Jinguji, H., Ohtsu, K., Ueda T. & Goka, K. (2018). Effects of short-term, sublethal fipronil and its metabolite on dragonfly feeding activity. *PLOS ONE*, 13(7): 0200299.
- Juanes, F., Buckel, J. A. & Scharf, F. S. (2002). Feeding ecology of piscivorous fishes. En: *Handbook of Fish Biology and Fisheries*. Volumen I. Edit. Blackwell Publishing. Inglaterra. Pp. 267-283.
- Kobayashi, T., Bayly, I. A. E., Shiel, R. J. & Miskiewicz, A. G. (2019). Freshwater zooplankton: diversity and Biology. En: *Plankton – A guide to their ecology and monitoring for water quality* (pp. 157-179). Australia: CSIRO Publishing.
- Kormondy, E. J. (1959). The systematics of *Tetragoneuria*, based on ecological, life history and morphological evidence (Odonata: Corduliidae). *Miscellaneous Publications University of Michigan*. 107: 1–79.
- Krebs, C. J. (1985). *Ecology. Population Biology; Biogeography; Methodology*. Harper and Row, New York. 800 pp.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology*. Addison Welsey Educational Publisher, New York.
- Lampert, W. & Sommer, U. (2007). *Limnology. The Ecology of Lakes and Streams*, 2a ed. Oxford University Press, Oxford, 324.
- Lawton, J. H. (1970). Feeding and food energy assimilation in larvae of the damselfly *Pyrhosoma nymphula* (Sulz.) (Odonata: Zygoptera). *Journal of Animal Ecology*, 39: 669–689.
- Lima S. L. & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.

- Lombardo, P. 1997. Predation by *Enallagma* nymphs (Odonata, Zygoptera) under different conditions of spatial heterogeneity. *Hydrobiologia* 356: 1-9.
- May, L. (1989). Epizoic and parasitic rotifers. *Hydrobiologia*, 186/187: 59-67.
- Merritt, R. W., Cummins, K. W. & Berg, M. B. (2008). An introduction to the aquatic insects of North America. En: Dodds, W. K. & Whiles, M. R. (2010). *Freshwater ecology: concepts and environmental applications of limnology*. Second edition. American press. USA.
- Nandini, S. & Sarma, S.S.S. (1999). Effect of starvation time on the prey capture behavior, functional response and population growth of *Asplanchna sieboldi* (Rotifera). *Freshwater Biology*, 42: 121–130.
- Nandini, S., Pérez-Chávez, R. & Sarma, S.S.S. (2003). The effect of prey morphology on the feeding behavior and population growth of the predatory rotifer *Asplanchna sieboldi*: A case study using five species of *Brachionus* (Rotifera). *Freshwater Biology*, 48(12): 2131-2140.
- Nandini, S., Sarma, S.S.S. & Dumont, H. J. (2011). Predatory and toxic effects of the turbellarian (*Stenostomum* cf. *leucops*) on the population dynamics of *Euchlanis dilatata*, *Plationus patulus* (Rotifera) and *Moina macrocopa* (Cladocera). *Hydrobiologia*, 662: 171-177.
- Nandini, S., Zúñiga-Juárez, F. S. & 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.
- Okude, G., Futahashi, R., Tanahashi, M., & Fukatsu, T. (2017). Laboratory Rearing System for *Ischnura senegalensis* (Insecta: Odonata) Enables Detailed Description of Larval Development and Morphogenesis in Dragonfly. *Zoological Science*, 34(5), 386–397.
- Ousterhout, B. H., Graham, S. R., Hasik A. Z., Serrano, M. & Siepielski, A. M. (2018). Past selection impacts the strength of an aquatic trophic cascade. *Functional Ecology*, 32: 1554–1562.
- Pavón-Meza, E. L., Sarma, S.S.S. & 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: 95-106.
- Peckarsky, B. L. (1984). Predator-prey interactions among aquatic insects. - In: Resh, V. H. and Rosenberg, D. M. (eds), *The ecology of aquatic insects*. Praeger, New York, pp. 196-224.
- Peña-Aguado, F., Morales-Ventura, J., Nandini, S. & Sarma, S.S.S. (2008). Influence of vertebrate and invertebrate infochemicals on the Population growth and epizoic tendency of *Brachionus Rubens* (Ehrenberg) (Rotifera: Brachionidae). *Allelopathy Journal*, 22(1): 123-130.
- Pijanowska, J. (1990). Cyclomorphosis in *Daphnia*: an adaptation to avoid invertebrate predation. *Hydrobiologia*, 198: 41-50.
- Quiroz-Martínez, H. & Rodríguez-Castro, A. (2007). Aquatic insects as predators of mosquito larvae. *The American Mosquito Control Association, Inc.* 9.
- Ramírez, A. (2010). Odonata. *Revista de biología tropical*, 58(4): 97-136

- Riessen, H. P. (1999). Predator-induced life history shifts in *Daphnia*: a synthesis of studies using meta-analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 56: 2487–2494.
- Rivera-De la Parra, L., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2016a). Direct and Indirect effects of predation by *Hydra* (Cnidaria) on cladocerans (Cladocera). *Journal of Limnology*, 75(s1): 39-47.
- Rivera-De la Parra, L., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2016b). Changes in prey preferences of dragonfly naiads of *Rhionaeschna multicolor* (Hagen, 1861) (Odonata: Aeshnidae) in presence and absence of macrophytes. *Aquatic Insects* 37(3): 241-252.
- Rogers, D. C. (2016). Phylum Arthropoda. En: *Keys to Nearctic Fauna: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Volume II*. pp 291-711. San Diego, USA: Academic Press.
- Ruttner-Kolisko A. (1977). Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. *Archive of Hydrobiology*, 8: 71-76. En: McCauley, E. (1984). The Estimation of the Abundance and Biomass of Zooplankton in Samples. En: *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*, 2a ed. Londres: Blackwell Scientific Publications, pp 228-265.
- Sarma, S.S.S. (1993). Feeding responses of *Asplanchna brightwellii* (Rotifera): laboratory and field studies. *Hydrobiologia*, 255 (256): 275–282.
- Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2007). Small prey size offers immunity to predation: a case study on two species *Asplanchna* and three brachionid prey (Rotifera). *Hydrobiologia*. 593: 67–76.
- Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2017). *Rotíferos Mexicanos (Rotifera) Estado de México, Manual de Enseñanza*. Ciudad de México, México: Universidad Nacional Autónoma de México, 147.
- Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2018). Allelopathic interactions in freshwater ecosystems with special reference to zooplankton. En: Kaul, B. L., Koul P. L. & Verma, A. K. (Eds). *Advances in Fish and Wildlife Ecology and Biology* (pp. 195-221). India: Daya Publishing House.
- Sarma, S.S.S., Pavón-Meza, E. L. & Nandini, S. (2003). Comparative population growth and life table demography of the rotifer *Asplanchna girodi* at different prey (*Brachionus calyciflorus* and *Brachionus havanaensis*) (Rotifera) densities. *Hydrobiologia* 491: 309–320.
- Sarma, S.S.S., Resendiz, R. A. L. & Nandini, S. (2011). Morphometric and demographic responses of brachionid prey (*Brachionus calyciflorus* Pallas and *Plationus macracanthus* (Daday)) in the presence of different densities of the predator *Asplanchna brightwellii* (Rotifera: Asplanchnidae). *Hydrobiologia*, 662: 179–187.
- Seaman, M. T., Gophen, M., Cavari, B. Z. & Azoulay, B. (1986). *Brachionus calyciflorus* Pallas as agent for removal of *E. coli* in sewage ponds. *Hydrobiologia*, 135: 55–60.
- Segers, S. (2008). Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 49-59.
- Serrania-Soto, C & Sarma, S.S.S. (2009). Morphometric changes in *Lecane stokesii* (Pell, 1890) (Rotifera: Lecanidae) induced by allelochemicals from the predator *Asplanchnopus*

- multiceps* (Schrank, 1793). *Allelopathy Journal*, 23(2): 215-222 (International Allelopathy Foundation).
- Sih, A., Ziemba, R. & Harding, K. C. (2000). New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 3-4.
- Snell, T. W. & Joaquim-Justo, C. (2007). Workshop on rotifers in ecotoxicology. *Hydrobiologia*, 593: 227-232.
- Steiner, U. K. & Auld, J. R. (2012). Why is the jack of all trades a master of one? Studying the evolution of inducible defences in aquatic systems, in: Brönmark C., Hansson L. A. (Eds.), *Chemical Ecology in Aquatic Systems*, Oxford University Press, New York, NY, 172–183.
- Stemberger, R. S. & Gilbert, J. J. (1987). Multiple-species induction of morphological defenses in the rotifer *Keratella testudo*. *Ecology*, 68: 370–378.
- Thorp, J. H. & Cothran, M. L. (1984). Regulation of fresh- water community structure at multiple intensities of dragonfly predation. - *Ecology* 65: 1546-1555.
- Triplehorn, C. & Johnson, N. F. (2005). *Borror and DeLong's Introduction to the study of insects*. Belmont, USA: Thomson Brooks/Cole.
- Valencia-Vargas, M. A. (2015). *Demografía del copépodo nativo Mesocyclops longiseta (Copepoda cyclopoida) ante la presencia de la especie exótica invasora M. pehpeiensis en México* (Tesis que para obtener el grado de maestra en ciencias, inédita). Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Van Donk, E. (2007). Chemical information transfer in freshwater plankton. *Ecological informatics*, 2(2): 112-120.
- Vanni, M. J. (1987). Effects of food availability and fish predation on a zooplankton community. *Ecological Monographs*, 57(1): 61-88.
- Wallace, R. L. & Snell, T. W. (2001). Phylum Rotifera. En: *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (pp. 195-254). USA: Academic Press.
- Wallace, R. L., Snell, T. W., Ricci, C. & Nogrady, T. (2006). Rotifera Part 1: Biology, ecology and Systematics. En: *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. The Netherlands: Kenobi Productions Gent/Backhuys.
- Walsh, E. J. (1995). Habitat-specific predation susceptibilities of a littoral rotifer to two invertebrate predators. *Hydrobiologia*, 313/314: 2005-2011.
- Walsh, E. J., Salazar, M., Ramirez, J., Moldes, O. & Wallace, R. L. (2006). Predation by invertebrate predators on the colonial rotifer *Sinantherina socialis*. *Invertebrate Biology*, 125(4): 325-335.
- Weber, C. I. (1993). *Methods for Measuring the Acute Toxicity of Effluents and Receiving Waters to Freshwater and Marine Organisms* (4th ed.), Cincinnati, OH: United States Environmental Protection Agency.

- Weiss, L., Laforsch, C. & Tollrian, R. (2012). The taste of predation and the defences of prey. En: Brönmark, C. & Hansson, L. A. (Eds.). *Chemical ecology in aquatic systems* (pp. 111-126). USA: Oxford University Press.
- Williamson, C. E. (1983). Invertebrate predation on planktonic rotifers. *Hydrobiologia*, 104: 385–396.
- Zhang, H., Hollander, J. & Lars-Anders, H. (2017). Bi-directional plasticity: Rotifer prey adjust spine length to different predator regimes. *Scientific reports*, 10254(7): 1-7.
- Zhang, J., Guo, H., Ma, Z., Jiang, S., Wu, K., Li, Y. & Qin, J. G. (2015). Effects of prey color, wall color and water color on food ingestion of larval orange-spotted grouper *Epinephelus coioides* (Hamilton, 1822). *Aquaculture International*, 23(6): 1377–1386.