



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

## **POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**ECOLOGÍA**

**Efecto alelopático diferenciado de hembras y machos copéodos sobre la  
demografía de rotíferos brachióidos**

## **TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**Ana Nayeli López Rocha**

**Tutor principal de  
tesis**

**Sri Singaraju Subrahmanya Sarma**

**Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM**

**Comité tutor:**

**José Luis Gómez Márquez**

**Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM**

**Comité tutor:**

**Pedro Ramírez García**

**Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM**

**LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, AGOSTO, 2021**



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.

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
OFICIO CPCB/665/2021**

**ASUNTO: Oficio de Jurado**

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**P r e s e n t e**

Me permito informar a usted que en la reunión virtual del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de mayo de 2021 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la estudiante **LÓPEZ ROCHA ANA NAYELI** con número de cuenta **312038045** con la tesis titulada **“EFECTO ALELOPÁTICO DIFERENCIADO DE HEMBRAS Y MACHOS COPÉPODOS SOBRE LA DEMOGRAFÍA DE ROTÍFEROS BRACHIÓNIDOS”**, realizada bajo la dirección del **DR. SARMA SINGARAJU SRI SUBRAHMANYA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA  
Vocal: DR. MARCELO SILVA BRIANO  
Vocal: DRA. PATRICIA BONILLA LEMUS  
Vocal: DR. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA  
Secretario: DR. PEDRO RAMÍREZ GARCÍA

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 30 de julio de 2021

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## Agradecimientos institucionales

---

Primeramente, al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por permitirme realizar mis estudios de maestría

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por otorgarme la Beca Nacional (CV. 842760) para poder llevar a cabo mis estudios de maestría en el Posgrado en Ciencias Biológicas y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-IG200820) por otorgar los medios económicos para la realización del proyecto de investigación aquí presente

A mi Tutor Principal, el Dr. SSS Sarma, a quién agradezco por siempre brindarme apoyo a través de su conocimiento y experiencia para poder llevar a cabo este proyecto, aun con todos los inconvenientes y limitación que ha ocasionado esta pandemia pero que nunca impidió estar atento al avance del proyecto.

Al Dr. José Luis Gómez a quién agradezco su disposición de compartir sus conocimientos y experiencia proporcionándome comentarios y propuestas con el fin de enriquecer este proyecto.

Al Dr. Pedro Ramírez a quien agradezco su amabilidad y sus comentarios para lograr hacer un mejor proyecto.

## Agradecimientos a título personal

---

A la Dra. Nandini, quien siempre piensa en sus hijos académicos y siempre se preocupa por nosotros sin importar la distancia.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Zoología Acuática, que a pesar de que llevamos tanto tiempo sin vernos en cada reunión virtual siempre hacen todo más ameno. Sin embargo, me gustaría agradecer especialmente a tres personas quienes han sido mi más grande apoyo para lograr este proyecto: Meetzli, a quien siempre recurrí en crisis sobre mis copépodos y quien nos ha mantenido en orden en este caos llamado “pandemia”. Y finalmente, mis amigos, Carlos y Tony, nuevamente, quienes siempre han sido un soporte, no solo para mantener vivos los cultivos sino quienes aún a distancia hacen este caos más divertido.

Al Dr. Marcelo Silva Briano y a la Dr. Martha Gutiérrez Aguirre quienes me ayudaron (vía correo) en la identificación de mis copépodos.

Finalmente, a Georgina Morán García por su amabilidad y paciencia desde el primer día para ayudarme en todo el proceso administrativo.

# Dedicatoria

---

A mis padres, que son lo más importante en mi vida, siempre me han apoyado toda mi vida y que sin ellos nada de esto sería posible.

*“Podemos entrever por qué tiene que ser severísima la competencia entre formas afines que ocupan exactamente el mismo lugar en la economía de la naturaleza; pero probablemente en ningún caso podríamos decir con precisión por qué una especie ha vencido a otra en la gran batalla de la vida”.*

*Charles Darwin*

# ÍNDICE

---

Resumen .....	1
Abstract .....	2
Introducción .....	3
Objetivos.....	8
Objetivo general .....	8
Objetivos particulares .....	8
Hipótesis.....	9
Materiales y métodos.....	10
Cultivo de la microalga .....	10
Aislamiento e identificación de especies de zooplancton del Lago de Xochimilco, CDMX.....	10
Cultivo de las especies del zooplancton .....	10
Etapa experimental.....	10
Medio Condicionado.....	10
Experimentos de tabla de vida dinámica .....	11
Análisis estadístico .....	12
Resultados.....	14
Discusión .....	23
Conclusiones .....	28
Referencias bibliográficas .....	29

## Resumen

---

En estudios de interacciones alelopáticas los miembros del género *Brachionus* han sido utilizados frecuentemente, ya que en presencia de algunos infoquímicos han reportado modificaciones en su historia de vida. En sistemas acuáticos, los rotíferos son uno de los principales componentes de la comunidad zooplanctónica junto con los copépodos y cladóceros. Los copépodos y rotíferos interactúan frecuentemente, por una parte, los copépodos calanoides y nauplios de los cyclopoides compiten por recursos con ellos, mientras que, los cyclopoides depredan algunas especies de rotíferos. Además, el sexo determina el comportamiento, siendo las hembras quienes tienen tasas de filtración mayores. Las interacciones de los copépodos también dependen de la detección química para regular algunos de los aspectos de su ciclo de vida como la alimentación y reproducción, por lo que es posible que las especies con las que coexisten con los copépodos sean afectadas, aunque no tengan una interacción directa. Debido a que, la comunicación alelopática entre rotíferos y copépodos ha sido poco estudiada más allá de la depredación que ocurre, el objetivo de este estudio es evaluar si existe un efecto alelopático entre copépodos hembras y machos de un copépodo cyclopoide (*Mesocyclops longisetus*) y un calanoide (*Arctodiaptomus dorsalis*) sobre la historia de vida de *Brachionus havanaensis*. Para evaluar esto, obtuvimos el medio condicionado (MC) de hembras y machos de *A. dorsalis* y *M. longisetus* en 24 h antes de los experimentos a una densidad  $0.02 \text{ ind ml}^{-1}$ . Posteriormente, se utilizó el MC para realizar una tabla de vida donde se siguió una cohorte de *B. havanaensis* hasta que murió el último. De manera general, se encontró que solo los MC de *A. dorsalis* y el MC de machos de *M. longisetus* tuvieron un efecto significativo. Los aleloquímicos de *A. dorsalis* causaron una disminución  $\sim 15\%$  en las variables de supervivencia, mientras que las variables de reproducción, como la tasa de reproducción bruta (GRR) disminuyó  $\sim 22\%$ , tasa de reproducción neta ( $R_0$ ) y el tiempo generacional ( $t$ ) que decreció  $\sim 10\%$ , además no se encontró un efecto significativo entre hembras y machos. Por su parte, el MC de machos de *M. longisetus* solo causó una disminución de  $\sim 17\%$  en las variables de supervivencia. Finalmente, se concluyó que existe un efecto alelopático debido al MC de



*A. dorsalis* de hembras y machos el cual tiene un efecto negativo sobre la historia de vida de *B. havanaensis*, mientras que solo el MC de machos de *M. longisetus* tuvo un efecto alelopático causando una respuesta negativa en la supervivencia.

## Abstract

---

Members of rotifers of the genus *Brachionus* have been used in allelopathic studies since the presence of infochemicals can modify their life histories. In aquatic ecosystems, rotifers are one of the main components of the zooplankton community along with copepods and cladocerans. Copepods and rotifers interact in nature. Calanoid copepods and cyclopoid nauplii compete for algal food with rotifers, while adult cyclopoids prey on rotifers. Additionally, in copepods sex determines behavior, females exhibit higher filtration rates than males. Rotifers interacting with copepods also rely on chemical detection to regulate their life cycle such as feeding and reproduction. Therefore, it is possible that rotifer species that coexist with copepods are affected through chemically mediated signals even if they do not have a direct physical contact. Since allelopathic interactions between rotifers and copepods has been little studied beyond predation that occurs, the aim of this study was to evaluate whether there is any allelopathic effect of the conditioned medium (CM) from female and male copepods of cyclopoida (*Mesocyclops longisetus*) and calanoids (*Arctodiaptomus dorsalis*) on the life history of *Brachionus havanaensis*. To test this, we separately obtained the conditioned medium from females and males of *A. dorsalis* and *M. longisetus* at a density of 0.02 ind ml<sup>-1</sup> in 24 h before the experiments. Subsequently, the CM was used to conduct life table demography tests involving cohorts of *B. havanaensis*. It was found that allelochemicals of *A. dorsalis* caused a ~15% decrease in survival variables, while reproduction variables, such as gross reproduction rate (GRR) decreased by ~22%, net reproduction rate (R<sub>0</sub>) and generation time (T) decreased to ~10%. In addition, no significant effect was found between CM obtained from females and males. However, the MC of *M. longisetus* males caused a ~17% decrease in survival variables. Finally, it was concluded that there is an allelopathic effect due to the CM of *A. dorsalis*; CM from females and males had negative effects on the life history of *B. havanaensis*. For *M. longisetus*, only CM from males had an allelopathic effect, causing a negative response in survival of rotifers.

## Introducción

---

La presencia y ausencia de las especies de zooplancton puede estar determinada por factores abióticos y bióticos; desde el punto de vista de los factores bióticos, en la literatura se considera que la depredación y la competencia por recursos son las principales fuerzas capaces de estructurar sistemas (Turner y Mittelbach 1990; Le Bourlot *et al.*, 2014). De manera general, en los lagos epicontinentales podemos encontrar especies de zooplancton como los rotíferos, cladóceros y copépodos, estos tres grupos principalmente se encuentran en constante interacción ya que comparten recursos (Pennak 1957; Sarma *et al.*, 2011; Gómez-Márquez *et al.*, 2013).

Las interacciones entre los tres grupos determinan la presencia de las especies en el sistema, por ejemplo, en lagos en los que *Daphnia* tienden a tener abundancias altas los rotíferos disminuyen su densidad; entre los mecanismos descritos para que ocurra este cambio de abundancias, se encuentra la competencia por recursos y la interferencia mecánica (Conde-Porcuna *et al.*, 1998). Por una parte, los cladóceros son organismos herbívoros al igual que los rotíferos por lo que la competencia por recursos es fuerte y es común que especies de cladóceros puedan controlar las poblaciones de rotíferos (Gilbert 1988; McIsaac y Gilbert 1989). A su vez, las abundancias de los cladóceros se pueden ver afectadas por la presencia de peces zooplanctívoros, que debido a que se alimentan de cladóceros a lo largo de su ciclo de vida tienden a limitar sus densidades provocando que la abundancia de los rotíferos aumente (Jeppesen *et al.*, 1997). En cambio, el grupo copépoda a pesar de ser un grupo con tamaños grandes pueden escapar de la depredación de los peces debido a que su velocidad de nado es alta y que realizan “saltos” que les permiten escapar (Buskey *et al.*, 2003; Pasternak *et al.*, 2006). Por lo que el efecto de depredación de los peces sobre ellos no es tan alto, y en cambio los copépodos ejercen una fuerza de competencia fuerte sobre los rotíferos y cladóceros.

Las especies del grupo Copépoda en sistemas acuáticos epicontinentales pertenecen a tres ordenes principalmente, Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida, cada grupo presenta diferentes tipos de alimentación lo que permite que coexistan en el mismo lugar (Reid y Williamson 2010). Los calanoides generalmente son organismos herbívoros,

mientras que los cyclopoides son los depredadores principales ya que consumen otros organismos como rotíferos, cladóceros y protozoos, finalmente los harpacticoides que al ser bentónicos pueden consumir detritus, bacterias y algas (Lee *et al.*, 1985; Kleppel 1993, Reid y Williamson 2010).

A pesar de que cada grupo tiene grandes diferencias, su ciclo de vida es similar ya que son organismos dioicos obligados que tienen tres estadios (nauplios, copepoditos y etapas adultas) que pueden durar y subdividirse dependiendo de la especie (Peterson 2001; Tordesillas *et al.*, 2016). Otro aspecto en la reproducción es la formación de espermatóforos que son necesarios en la reproducción, en el caso de especies de cyclopoides puede tener descendencia continua después de un único evento reproductivo, mientras que en el caso de los calanoides necesitan distintos encuentros sexuales para generar descendencia (Kiørboe 2006).

La reproducción de los copépodos es interesante ya que son organismos dioicos obligados, a diferencia de los rotíferos y cladóceros, por lo que en el sistema siempre existen hembras y machos; este aspecto es importante mencionarlo ya que tienen comportamientos distintos tanto en aspectos demográficos, como alimenticios y reproductivos (Kleppel 1993). De acuerdo con estudios de campo, se ha encontrado que las densidades de hembras y machos en el sistema son distintas, siendo generalmente las hembras las que se encuentran en mayor abundancia, con una relación 3:1, aunque en calanoides también se ha reportado una relación 1:1 (Gusmao y McKinnon 2009). Esta diferencia en la proporción de hembras y machos en el sistema se vuelve relevante ya que se ha reportado que hembras y machos tienen diferentes preferencias alimenticias, y debido a que son más voraces tienen además tasas de ingesta mayores también y son más longevas (Moison *et al.*, 2013).

Lo anterior es relevante, ya que las interacciones con otras especies de rotíferos o cladóceros cambian dependiendo en qué etapa de su ciclo de vida se encuentren, siendo la etapa adulta la que abarca mayor parte de su ciclo de vida, y es donde ocurre la mayor parte de las diferencias entre los grupos, además, el sexo determina su comportamiento (Fryer 1957; Kleppel 1993; Diéguez y Gilbert 2011). El grupo Copépoda ha sido de gran interés, particularmente el orden Cyclopoida que ha sido ampliamente estudiado en

cuanto a su comportamiento y alimentación (Suárez-Morales 2015; Cruz-Escalante *et al.*, 2015). En particular, se sabe que los copépodos cyclopoides se alimentan principalmente de rotíferos *brachionidos* y algunas especies de cladóceros (Valencia-Vargas 2015). Los rotíferos brachionidos son el segundo grupo más abundante en ambientes planctónicos son presas de los copépodos cyclopoides y sufren de la competencia por recursos por parte de organismo herbívoros. Y a pesar de que los rotíferos lecánidos son más abundantes en el sistema, no se ha reportado una interacción intensa con los cladóceros o copépodos (Yúfera 2001; Lapesa *et al.*, 2002, Jiménez-Contreras *et al.*, 2007).

Los copépodos son organismos que dependen de información visual y no visual, aunque al no ser capaces de formar imágenes son dependiente de la información no visual como el “olfato”, esta información está dada por sustancias químicas liberadas al medio llamadas **infoquímicos**. Estas sustancias sirven como feromonas que facilitan el encuentro sexual entre individuos (Heuschelle y Selander 2014; Selander *et al.*, 2016); sin embargo, se ha encontrado que las sustancias no son mono funcionales, sino que esas mismas sustancias en otras especies, al detectarlas pueden regular interacciones interespecíficas (Grebner *et al.*, 2019); por ejemplo, *Phaeocystis globosa* en presencia de *Acartia tonsa* tiende a disminuir la formación de células a comparación del control o en la presencia de *Euplotes*, lo que nos indica que especies de fitoplancton pueden tener respuestas distintas dependiendo de la especie presente (Long *et al.*, 2007).

Además, se ha reportado que esta comunicación química es bilateral, es decir, no solo los copépodos provocan respuestas en otras especies, sino que ellos también pueden responder a estos infoquímicos, por ejemplo, copépodos calanoides se ha reportado que son sensibles a sustancias como el Sulfuro de dimetilo (DMS) una sustancia liberada por el fitoplancton que estimulan la tasa de ingestión (Steinke *et al.*, 2006; Procter *et al.*, 2019). No solo estimulan sus tasas de ingestión, sino que gracias a estas sustancias los copépodos son capaces de discriminar cuando las algas son tóxicas aun cuando son de morfología similar a las no tóxicas (Heuschelle y Selander 2014).

Esta comunicación química es llamada **interferencia química o alelopatía**, esta se encuentra presente a lo largo de la cadena trófica, y está definida como la interacción de dos especies por medio de la liberación de infoquímicos que generan una respuesta en

el otro (Dicke y Sabelis 1988; Sarma y Nandini 2018). La alelopatía se encuentra muy presente en la depredación, ya que las presas al detectar el infoquímico (*kairomonas*) del depredador (puede ser desde invertebrados a vertebrados) generan repuestas para escapar o evitar la depredación, así como generar señales de alerta en la población cuando son dañadas (Laforsch y Tollrian 2004).

No obstante, la depredación no es la única interacción ligada a la alelopatía en la competencia por recursos, es decir, entre organismos que consumen los mismos recursos, como rotíferos y cladóceros, también se ha encontrado que pueden modificar su demografía en presencia de infoquímicos (Gama-Flores *et al.*, 2019; Sarma *et al.*, 2020). Además, se ha encontrado que tanto cladóceros como rotíferos, cuando se encuentran en abundancias altas empieza la producción de estas sustancias y sirve como indicador para el inicio de la reproducción sexual, que a diferencia de los copépodos no es obligatoria (Zadereev y Lopatina 2015; Snell, 2017; Sarma *et al.*, 2018).

Existen diferentes maneras de estudiar el efecto alelopático en especies de zooplancton, como separación por barreras físicas, que consiste en una membrana que divide a los organismos, pero dejan que los infoquímicos circulen en el medio; también puede ser por extractos u exudados, principalmente usados en plantas acuáticas para obtener los metabolitos secundarios que liberan (Mulderij *et al.*, 2007; Nandini *et al.*, 2014). Otro método es concentrar las sustancias a través de métodos como la extracción en fase sólida y el medio condicionado en el cual se deja que los organismos liberen infoquímicos por un tiempo conocido, el cuál posteriormente se ocupa para hacer crecer al otro organismo (Pohnert 2012; Selander *et al.*, 2016; Sarma y Nandini 2018).

Existen distintas respuestas que un organismo puede exhibir ante un efecto alelopático, como pueden ser modificaciones morfológicas, migraciones o cambios demográficos (Lass y Spaak 2003; Guo *et al.*, 2011). La respuesta demográfica medida en el laboratorio nos permite observar con facilidad los efectos que tendría la alelopatía sobre los organismos en el sistema, por ejemplo, las respuestas demográficas que pueden cambiar la abundancia de una especie, lo que conllevaría un cambio en las interacciones con otros organismos (Kammenga y Laskowski 2000). Estos cambios demográficos que se observan en su historia de vida se evalúan en dos rubros: supervivencia y

reproducción, que están asociadas al presupuesto energético del individuo (Pianka 2011). Por ejemplo, se ha encontrado que los rotíferos de la familia Brachionidae suelen ser más susceptibles a interacciones alelopáticas, principalmente los rotíferos del género *Brachionus* o *Keratella*, ya que en estudios de laboratorio y campo se ha encontrado que *Asplanchna* libera infoquímicos al sistema donde las especies de brachionidos las detectan, provocando la elongación de sus espinas y modificando su abundancia en el sistema (Garza-Mouriño *et al.*, 2005, Gilbert 2013; Sarma *et al.*, 2018).

También se ha reportado el efecto alelopático sobre rotíferos que tienen algunas especies de copépodos cyclopoides, por ejemplo, en aspectos demográficos se ha encontrado que *Mesocyclops pehpeiensis*, tiene un incremento en las variables reproductivas del rotífero *Brachionus havanaensis*, pero no en supervivencia, por lo que los experimentos de tabla de vida nos permiten observar los cambios que sufre una cohorte a lo largo de su vida y nos da información para inferir su comportamiento en el sistema (Nandini *et al.*, 2014). También se ha reportado que algunas especies como *Keratella* presentan cambios morfológicos, elongación de espinas, en presencia de especies de copépodos (Riessen y Gilbert 2019).

Las interacciones alelopáticas entre copépodos y rotíferos han sido estudiadas desde un punto de vista de depredador-presa, poniendo principal interés sobre las hembras y dejando de lado a los machos. Del mismo modo, esta interacción química entre herbívoros no ha sido ampliamente estudiada, por lo que se le ha dado un enfoque particular a estos competidores en lo que se refiere a la competencia por recursos. En este estudio se pensó en explorar dos panoramas, por un lado, el papel que puede estar teniendo la interacción depredador-presa o entre herbívoros, entre copépodos y rotíferos, así como determinar si existe un efecto diferenciado debido al sexo de los copépodos en la historia de vida de los rotíferos.

## Objetivos

---

### *Objetivo general*

Evaluar las respuestas de supervivencia y demográficas de un rotífero brachiónimo expuesto al medio condicionado de los machos y hembras de copépodos cyclopoides y calanoides.

### *Objetivos particulares*

- ✓ Analizar el efecto ocasionado por el medio condicionado de copépodos hembras y machos de calanoides (*Arctodiaptomus dorsalis*) y copépodos cyclopoides (*Mesocyclops longisetus*) sobre la supervivencia de *Brachionus havanaensis*.
- ✓ Analizar el efecto ocasionado por el medio condicionado de copépodos hembras y machos de calanoides (*Arctodiaptomus dorsalis*) y copépodos cyclopoides (*Mesocyclops longisetus*) sobre la fecundidad de *Brachionus havanaensis*.

## Hipótesis

---

Si los copépodos cyclopoides y calanoides comparten el mismo espacio e interactúan con los rotíferos, entonces podría existir un efecto alelopático, en el cual los copépodos cyclopoides tendrían un mayor efecto debido a la presión de depredación que ejercen.

Además, si el sexo del copépodo influye en el comportamiento y afecta sus interacciones, siendo las hembras quienes tienen mayores tasas de ingesta, entonces el efecto alelopático que pueda ocurrir podría ser mayor en comparación al efecto provocado por los machos.



## Materiales y métodos

---

### *Cultivo de la microalga*

Las especies de zooplancton se alimentaron con *Chlorella vulgaris*, la cual fue previamente cultivada en Medio Basal Bold durante 7 días a 15°C con luz y aireación constante (Borowitzka y Borowitzka, 1988). Posteriormente, se cosechó y centrifugó a 3000 rpm x 5 min. Finalmente, *C. vulgaris* fue resuspendida en agua destilada y refrigerada a 4°C hasta su uso.

### *Aislamiento e identificación de especies de zooplancton del Lago de Xochimilco, CDMX.*

Se tomó una muestra del Lago Xochimilco y se aislaron tres especies de zooplancton: un rotífero brachionido (*Brachionus havanaensis* Rousselet, 1911) y dos especies de copépodos: un cyclopoide depredador (*Mesocyclops longisetus* Thiébaud, 1912) y un calanoide herbívoro (*Arctodiaptomus dorsalis* Marsh, 1907). Las especies fueron identificadas con las guías de identificación de Koste (1978), Suárez-Morales y Gutiérrez-Aguirre (2005) y Elías-Gutiérrez *et al.* (2008).

### *Cultivo de las especies del zooplancton*

Todos los cultivos se mantuvieron en el laboratorio a una temperatura ambiente (20 – 25°C) en medio moderadamente duro (Medio EPA) (Weber, 1993). Todas las especies fueron alimentadas con *C. vulgaris*, solo en el caso del depredador se le suministró una dieta mixta de zooplancton (*B. havanaensis*, *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, *Plationus patulus* Müller, 1786 y *Moina macrocopa* Straus, 1820). Cada tres días se realizó el cambio de medio EPA en el caso de los rotíferos y una vez a la semana en el de los copépodos.

### *Etapas experimentales*

#### *Medio Condicionado*

Previo a realizar los experimentos se prepararon medios condicionados con las dos especies de copépodos y separando hembras y machos, a una densidad de 0.02 ind. ml<sup>-1</sup> que coincide con las densidades naturales reportadas, así como la concentración

mínima reportada que tiene un efecto alelopático (Nandini *et al.*, 2016; Long *et al.*, 2007). En total se tuvieron cuatro tratamientos:

*M. longisetus* hembras (H)

*A. dorsalis* hembras (H)

*M. longisetus* machos (M)

*A. dorsalis* machos (M)

Para preparar el medio condicionado, se inocularon 2 individuos por cada 100 ml de medio EPA con  $0.1 \times 10^6$  céls.  $\text{ml}^{-1}$  de *Chlorella*, y se deja reposar por 24h a  $20^\circ\text{C}$  para que los organismos liberen los infoquímicos. Posteriormente, los individuos son separados con una red de  $400 \mu\text{m}$  y puestos en medio fresco para repetir el proceso. El medio obtenido es filtrado con una membrana de  $0.45 \mu\text{m}$  para eliminar restos orgánicos, como algas restantes y también para eliminar bacterias (Loose *et al.*, 1993).

#### *Experimentos de tabla de vida dinámica*

Se realizó una tabla de vida demográfica de *B. havanaensis* en la cual se tuvieron cuatro tratamientos y un control, con tres replicas cada uno. Cada unidad experimental consistió en 20 neonatos (<12h) en 20 ml de medio EPA o el medio condicionado, con  $1 \times 10^6$  céls.  $\text{ml}^{-1}$  de *C. vulgaris* y se mantuvieron a una temperatura constante de  $20^\circ\text{C}$ .

Se siguió la cohorte inicial de los rotíferos hasta que murió el último organismo, los conteos se realizaron cada 12h y se llevó un registro de los sobrevivientes y el número de descendencia (número de neonatos) los cuales fueron retirados.

Finalmente, con los datos recabados se calcularon las variables de supervivencia y reproducción de acuerdo con las fórmulas de Krebs (1985):

$$\text{Supervivencia } (l_x) = \frac{N_x}{N_0}$$

$$\text{Esperanza de vida } (e_x) = \frac{T_x}{l_x}$$

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

$$\text{Tasa neta de reproducción } (R_0) = \sum l_x m_x$$

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

$$\text{Tasa intrínseca de crecimiento } (R) = \sum_{(x=0)} e^{(-rx)} l_x m_x = 1$$

Para describir el comportamiento del decaimiento provocado por el medio condicionado de los copéodos en la supervivencia de *B. havanaensis*, se calculó la tasa instantánea de mortalidad de acuerdo con la fórmula de Rabinovich (1984):

$$\text{Tasa instantánea de mortalidad } (m) = -\ln(1 - M_c)$$

$$\text{Tasa cruda de mortalidad } (M_c) = \frac{N_0 - N_t}{N_t}$$

#### *Análisis estadístico*

El análisis estadístico se realizó a través del programa estadístico SigmaPlot 11.0.

Para comparar la supervivencia de *B. havanaensis* en presencia de los distintos medios condicionados (MC) se analizó el comportamiento de las curvas de supervivencia por medio de dos modelos estadísticos, el primero es un análisis de la tasa intrínseca de mortalidad de una población que nos ayuda a describir el comportamiento de las curvas, la parte de la curva que fue analizada es a partir de que empiezan a morir los organismos, a la que se le realizó una regresión exponencial para encontrar cual es la ecuación que mejor se ajusta a los datos de supervivencia de *B. havanaensis* y permite describir su comportamiento (Rabinovich, 1984).

$$y = ae^{bx} \rightarrow Nt = N_0 \cdot e^{-mt}$$

Donde:

$y/N_t$ : Supervivencia de organismos en un tiempo  $t+n$

$a/N_0$ : Supervivencia de organismos en un tiempo  $t$

$b/-m$ : tasa intrínseca de mortalidad

$x/t$  = tiempo (días)

Mientras que, el segundo se trata de un análisis de supervivencia (Prueba *Log Rank*) que nos permite comparar estadísticamente el comportamiento de las curvas a lo largo

del tiempo, además se realizó una prueba *post hoc* de comparación múltiple por el método *Holm-Sidak* para aislar los grupos diferentes.

A los datos de las variables de tabla de vida se les realizaron dos pruebas: Prueba de igual de varianzas (Prueba de Levene) y una Prueba de normalidad (Prueba Shapiro-Wilk) para evaluar que cumplieron con los criterios de normalidad y homocedasticidad para realizar el Análisis de Varianza (ANDEVA) de una vía. Los datos de promedio de vida, esperanza de vida, tasa de reproducción bruta y neta y tiempo generacional cumplieron con los supuestos de homocedasticidad y normalidad para realizar las pruebas de ANDEVA de una vía. En el caso de la tasa intrínseca de crecimiento, no son homocedásticos por lo que se realizó una prueba no paramétrica (*Kruskal-Wallis*) para analizar las posibles diferencias entre los tratamientos. Finalmente, en el caso de encontrar diferencias significativas entre los tratamientos se realizó una prueba *post hoc de comparaciones múltiples* Prueba de *Tukey*, para aislar cuales son los tratamientos donde hay diferencias significativas.

Finalmente se realizó una regresión lineal para analizar las relaciones entre el tiempo generacional y el promedio de vida y la relación entre la tasa de reproducción neta y el promedio de vida.

## Resultados

Las curvas de supervivencia ( $I_x$ ) de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado (MC) de ambos copépodos (*Mesocyclops longisetus* y *Arctodiaptomus dorsalis*) hembras y machos mostraron un efecto negativo al compararse con el control (Figura 1). En las curvas de  $I_x$ , se puede observar que los rotíferos mueren alrededor del día 13, adicionalmente podemos observar que las curvas de los tratamientos disminuyen rápidamente ya que se alcanzó el 50% de la supervivencia alrededor del día 7, mientras que en el caso del control se alcanza en el día 8.

Al realizar una regresión exponencial, el comportamiento de las curvas de supervivencia del control se puede describir de la siguiente forma:  $N_t = 0.021 e^{-(0.306)(t)}$ , con un coeficiente de determinación ( $R^2$ ): 0.779, la tasa instantánea de mortalidad ( $m$ ) indica que la población disminuye 0.306 ind. día<sup>-1</sup> (Tabla 1). Además, se realizó una proyección de los datos para observar si se ajusta a los datos obtenidos usando la ecuación como se puede observar en la línea roja de la Figura 1.a. En las curvas de supervivencia de *B. havanaensis* en presencia de los medios condicionados de *M. longisetus* y *A. dorsalis*; las hembras y machos de *M. longisetus* produce un incremento de la mortalidad del 3% y 8% respectivamente; mientras que los infoquímicos de hembras y machos de *A. dorsalis* producen un incremento de 5% y 3%. De igual forma, se probó la ecuación para observar el ajuste a los datos, que están representadas con las líneas de color en la Figura 1.b y c y se puede observar que sigue un comportamiento similar al de los datos experimentales.

Tabla 1 Tabla de ecuaciones del modelo de la tasa intrínseca de mortalidad de *B. havanaensis* en presencia del MC de *M. longisetus* y *A. dorsalis*

Tratamiento	Ecuación	R <sup>2</sup>
Control	$N_t = 0.021 e^{-(0.306)(t)}$	0.779
<b>MC <i>Mesocyclops longisetus</i></b>		
Hembras	$N_t = 0.02 e^{-(0.316)(t)}$	0.736
Machos	$N_t = 0.018 e^{-(0.332)(t)}$	0.715
<b>MC <i>Arctodiaptomus dorsalis</i></b>		
Hembras	$N_t = 0.019 e^{-(0.321)(t)}$	0.781
Machos	$N_t = 0.02 e^{-(0.316)(t)}$	0.736

Adicionalmente al modelo anterior, se realizó un análisis de supervivencia (Log Rank) para comparar el comportamiento de las curvas de supervivencia de *B. havanaensis* en presencia del medio condicionado de hembras y machos de ambas especies de copépodos al compararse con el control en el cual se encontraron diferencias significativas entre el control y los tratamientos ( $P < 0.001$ , Tabla 2); sin embargo, no se encontró un efecto significativo diferenciado entre el medio condicionado de ambas especies copépodos ( $P > 0.1$ ).

Tabla 2 . Tabla de valores del estadístico de la Prueba Log Rank.

Estadístico	Grados de libertad	Valor de P
25.047	4	<0.001

Por otra parte, en las curvas de fecundidad de edad específica ( $m_x$ ) se puede observar que tanto en el control como en los tratamientos la producción máxima de neonatos se observó alrededor de día 4, tanto el control como los MC de *M. longisetus*, la producción máxima de neonatos hembra<sup>-1</sup> fue aproximadamente 3 descendientes hembra<sup>-1</sup>. En el caso de los dos medios condicionados de *A. dorsalis* se puede observar una ligera disminución de la producción a ~2.5 neonatos hembra<sup>-1</sup>. A partir del día de producción máxima en el control y el MC de hembras de *M. longisetus*, se puede ver que disminuye lentamente a lo largo del tiempo conforme los organismos van envejeciendo, que a diferencia del MC de los machos de *M. longisetus* justo antes de morir hubo incremento de la producción de neonatos. En el caso de ambos MC de *A. dorsalis* la producción va disminuyendo con el tiempo; no obstante, el comportamiento no fue claro ya que hubo días donde la producción de neonatos fue alta (Figura 2).

Finalmente, en las curvas de esperanza de vida ( $E_x$ ) se puede observar que en todos los tratamientos hubo una disminución con respecto al control (Figura 3). Por ejemplo, *M. longisetus* tuvo una disminución constante a lo largo del tiempo, mientras que *A. dorsalis* presenta un periodo donde se mantiene constante entre los días 6-10, siendo las hembras las que tienen este efecto más prolongado.

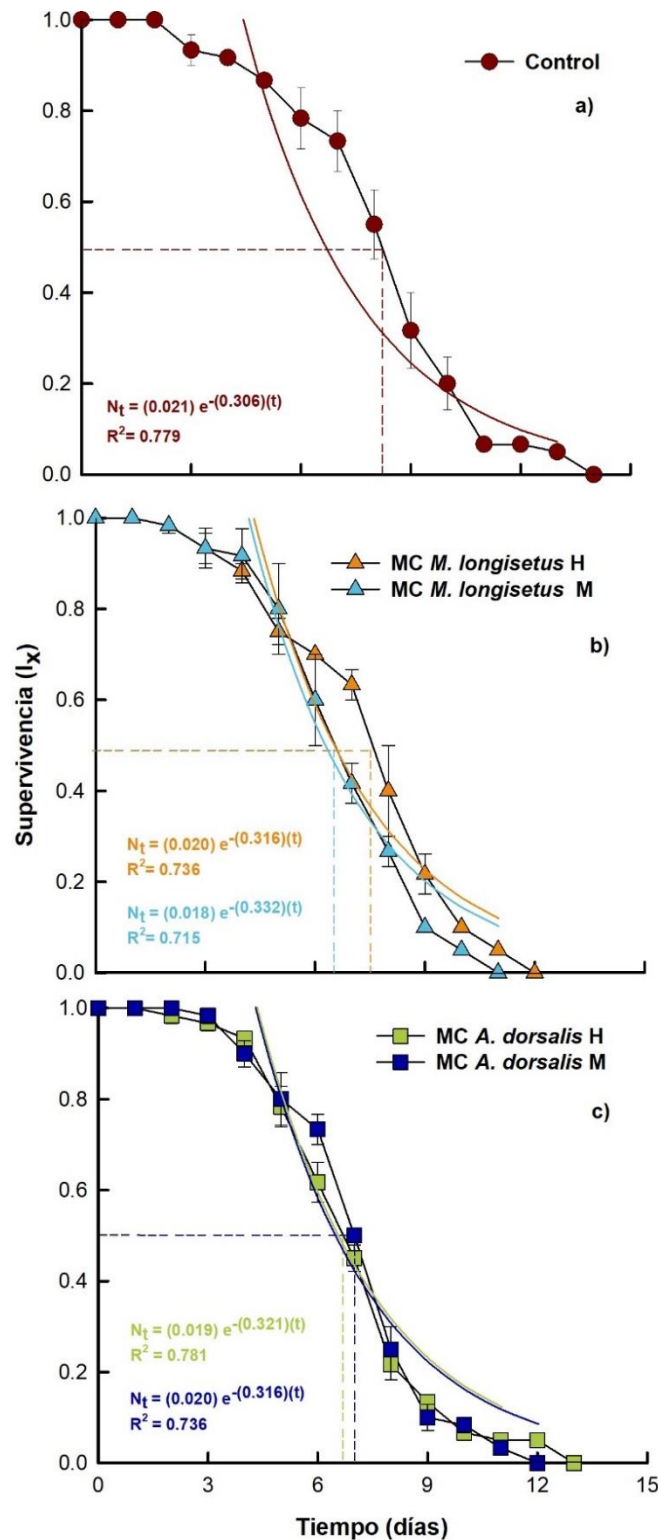


Figura 1 Curvas de supervivencia ( $I_x$ ) de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de hembras (H) y machos (M) de *Mesocyclops longisetus* y *Arctodiaptomus dorsalis*. Los símbolos representan el promedio de los datos y su error estándar, la línea

punteada representa el 50% de la población y la línea sólida es la proyección de los datos usando la ecuación de la regresión exponencial.

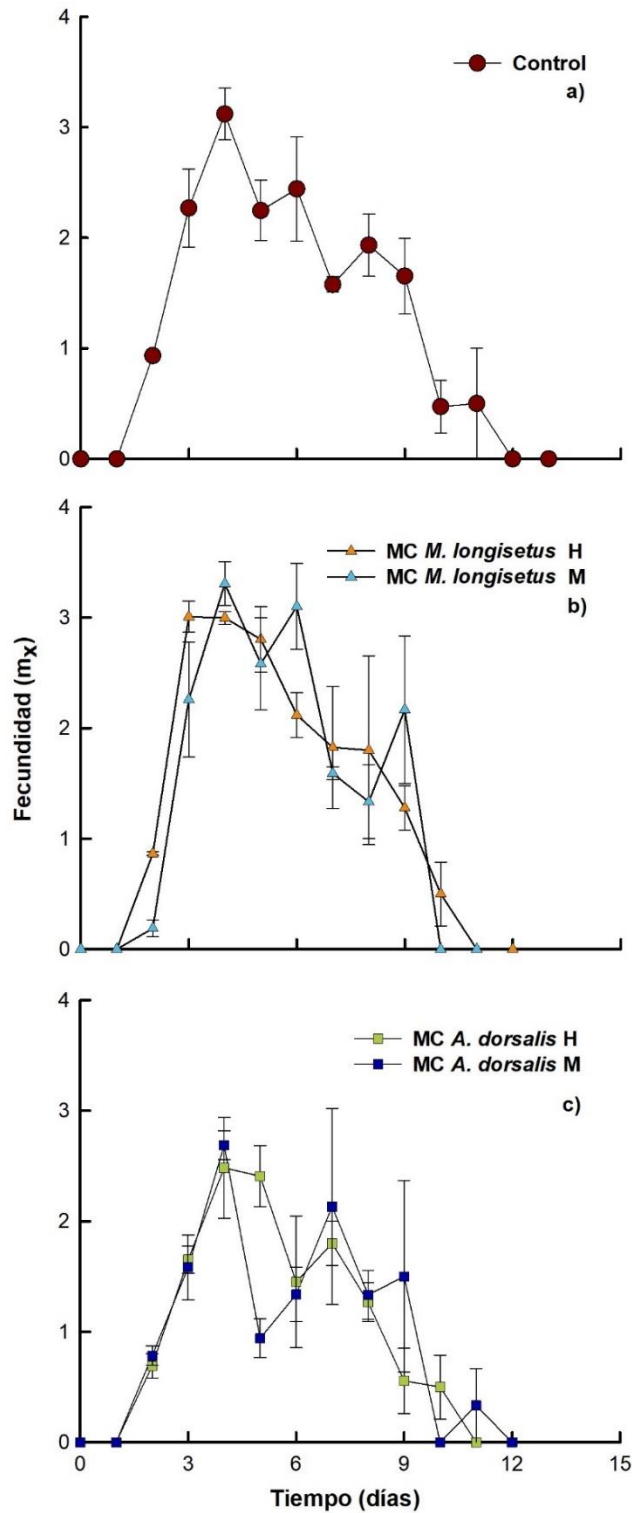


Figura 2. Curvas de fecundidad ( $m_x$ ) de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de hembras (H) y machos (M) de *Mesocyclops longisetus* y *Arctodiaptomus dorsalis*



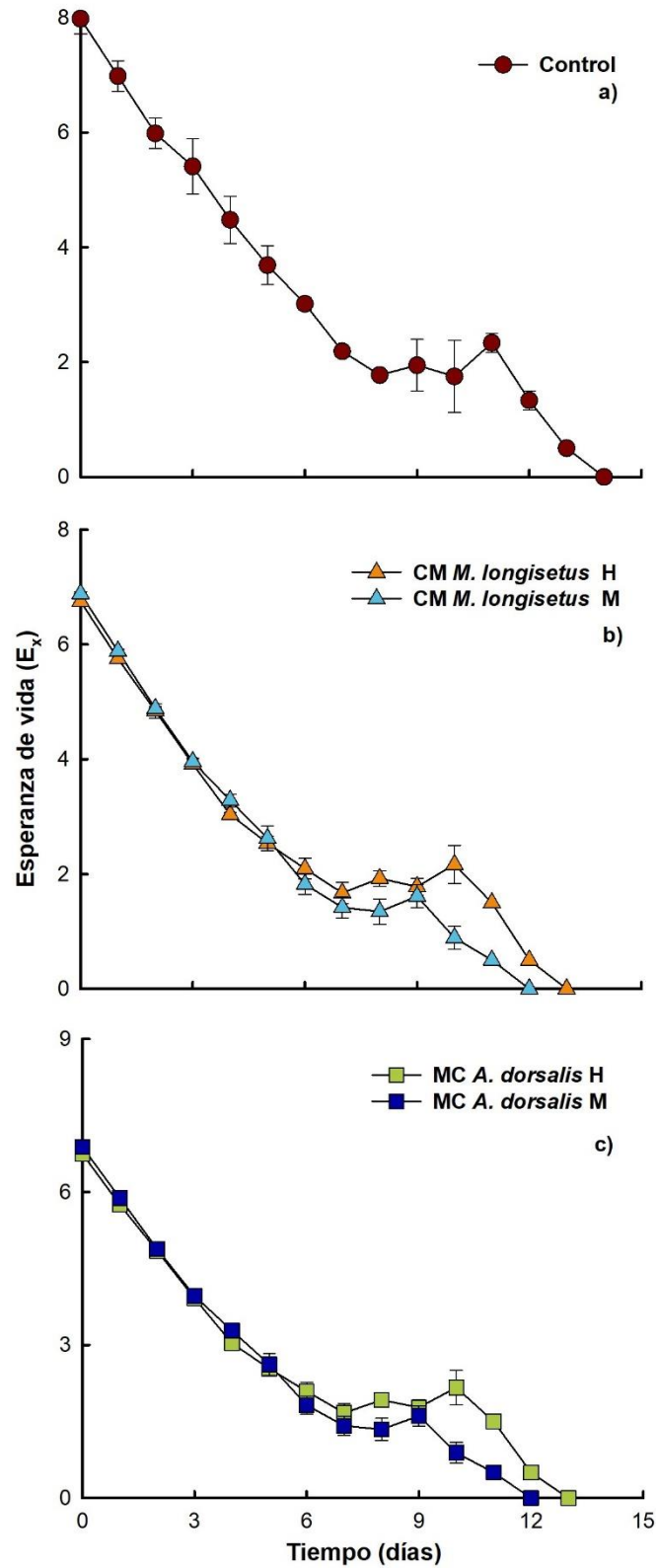


Figura 3 Curvas de esperanza de vida ( $E_x$ ) de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de hembras (H) y machos (M) de *Mesocyclops longisetus* y *Arctodiaptomus dorsalis*.

De acuerdo con la prueba de *Shapiro-Wilks*, los datos de variables de tabla de vida (Promedio de vida ( $0.5 l_x$ ), Esperanza de vida ( $E_0$ ), tasa de reproducción bruta y neta ( $TBR$  y  $R_0$ ), tiempo generacional ( $T$ ) y tasa intrínseca de crecimiento ( $R$ )) tienen una distribución normal ( $p \geq 0.131$ ). Por su parte, con la prueba de varianzas iguales (para homocedasticidad) se registró que todas las variables excepción de la tasa intrínseca de crecimiento ( $r$ ), cumplen con las características de homocedasticidad para realizar la prueba de ANDEVA ( $p > 0.1$ ), la  $r$  es la única que no pasa la Prueba de Varianzas iguales ( $p < 0.05$ ), con base en esto se realizaron las pruebas de Kruskal-Wallis pertinentes.

Los datos de las variables de tabla de vida de *B. havanaensis* en presencia del medio condicionado de hembras y machos de *M. longisetus* y *A. dorsalis* se muestran en la Tabla 1 y figura 4. El medio condicionado (MC) de los machos de *M. longisetus*, y hembras de *Arctodiaptomus dorsalis* provocaron una reducción significativa ( $p < 0.05$ ) ~17%, mientras que en el MC de las hembras de *A. dorsalis* causaron una disminución ~14% en el promedio de vida y esperanza de vida (Figura 4. a y b; Tabla 3).

En la  $TRB$  ambos medios condicionados de *A. dorsalis* tuvieron un efecto negativo significativo ya que hubo una reducción ~20% aunque no hubo un efecto diferenciado si los infoquímicos provenían de las hembras o machos ( $p > 0.05$ ). En el caso de ambos MC *M. longisetus*, no se registró un efecto significativo ( $p > 0.05$ ), aunque si se observaron diferencias entre ambos tratamientos (Figura 4.c, Tabla 3). En la  $R_0$ , se mostró de igual manera, que solo los MC de *A. dorsalis* tuvieron un efecto negativo significativo ( $p < 0.05$ ), ya que provocaron una reducción ~35%, tampoco hubo diferencias entre el efecto provocado por hembras y machos (Figura 4.d; Tabla 3).

Por otra parte, en el tiempo generacional de *B. havanaensis* se tuvo un efecto significativo, ya que el  $T$  se vio reducido en un ~10% por ambos MC de *A. dorsalis* ( $p < 0.05$ ). Mientras que los infoquímicos de *M. longisetus*, no tuvieron un efecto significativo ( $p > 0.05$ ).

En el caso de la  $r$ , se observó que existen diferencias significativas entre las tasas ( $p < 0.5$ ) (Figura 4.e y f; Tabla 1). De manera general, se puede observar que los infoquímicos de *A. dorsalis* provocan una reducción ~15%, mientras que los machos de *M. longisetus*

provocan un cambio -10%. Sin embargo, de acuerdo con la prueba de comparaciones múltiples no hay diferencias entre los tratamientos ( $p>0.05$ ).

Otra característica de las historias de vida que se puede analizar es la relación entre el  $0.5 I_x$  y  $T$  en la que la correlación de estas variables es de 0.66 ( $p=0.006$ ). El tiempo generacional de *B. havanaensis* en el control fue de  $1.73\pm 0.07$ , mientras que en el caso de hembras y machos de *M. longisetus*, la relación es de  $1.61\pm 0.06$  y  $1.57\pm 0.06$ , y finalmente *B. havanaensis* en presencia de los MC de *A. dorsalis* hembras y machos fue de  $1.57\pm 0.01$  y  $1.66\pm 0.01$  (Figura 5). Finalmente, la segunda relación que se puede analizar es la relación entre el  $0.5 I_x$  y la  $R_0$  en la que el coeficiente de relación es de 0.67 ( $p<0.001$ ; Figura 6).

**Tabla 3. Variables de vida de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de hembras y machos de *Mesocyclops longisetus* y *Arctodiaptomus dorsalis***

Tratamientos	Variables de tabla de vida					
	$0.5 I_x$	$E_x$	$TBR$	$R_0$	$T$	$r$
Control	$8.48\pm 0.27^a$	$7.98\pm 0.27^a$	$16.16\pm 0.24^a$	$12.55\pm 0.27^a$	$5.01\pm 0.09^a$	$0.6182\pm 0.01^*$
<b>MC <i>Mesocyclops longisetus</i></b>						
Hembra	$7.65\pm 0.13^{ab}$	$7.15\pm 0.13^{ab}$	$17.74\pm 0.43^{ad}$	$11.9\pm 0.40^{ac}$	$4.65\pm 0.08^{ab}$	$0.636\pm 0.001^*$
Machos	$7.07\pm 0.33^b$	$6.57\pm 0.33^b$	$14.68\pm 0.18^{ac}$	$10.28\pm 0.15^{ad}$	$4.73\pm 0.07^{ab}$	$0.552\pm 0.01^*$
<b>MC <i>Arctodiaptomus dorsalis</i></b>						
Hembra	$7.16\pm 0.08^b$	$6.66\pm 0.08^b$	$12.59\pm 1.01^{bc}$	$8.07\pm 0.78^{bd}$	$4.47\pm 0.04^b$	$0.5342\pm 0.03^*$
Machos	$7.38\pm 0.03^b$	$6.88\pm 0.03^b$	$12.55\pm 0.79^{bc}$	$7.95\pm 0.47^{bd}$	$4.57\pm 0.14^b$	$0.5297\pm 0.01^*$

Notas: Letras distintas indican diferencias significativas ( $p<0.05$ ), mientras letras iguales indican que no hay diferencias significativas ( $p>0.05$ ). (\*) indica diferencias significativas con la prueba Kruskal Wallis.

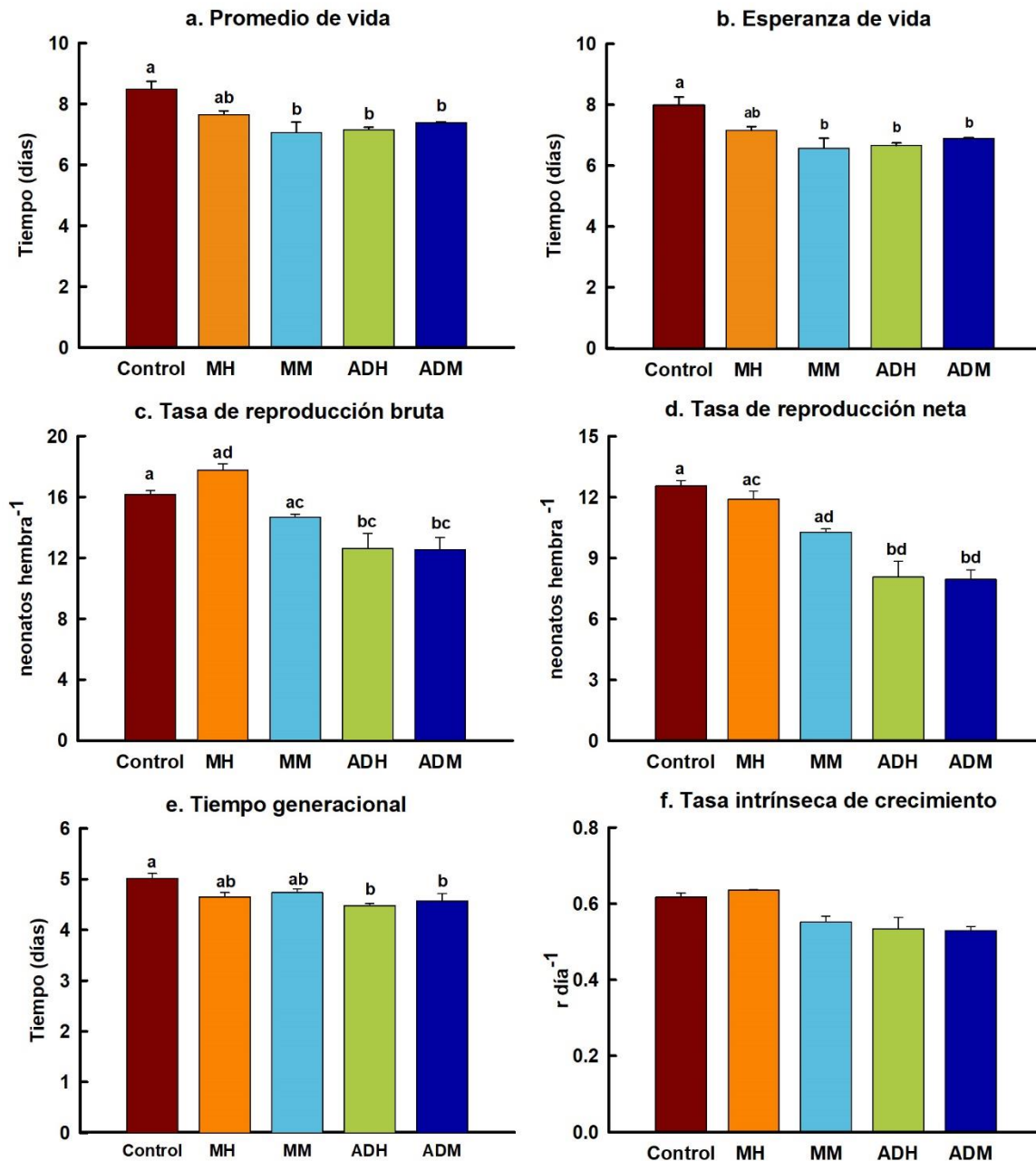


Figura 4. Variables de tabla de vida de *Brachionus havanaensis* en presencia del MC de *M. longisetus* de hembras (MH), machos (MM) y *A. dorsalis* hembras (ADH) y machos (ADM): a. Promedio de vida, b. Esperanza de vida, c. Tasa de reproducción bruta, d. Tasa de reproducción neta, e. Tiempo generacional y f. Tasa intrínseca de crecimiento. Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ), mientras letras iguales indican que no hay diferencias significativas ( $p > 0.05$ ).

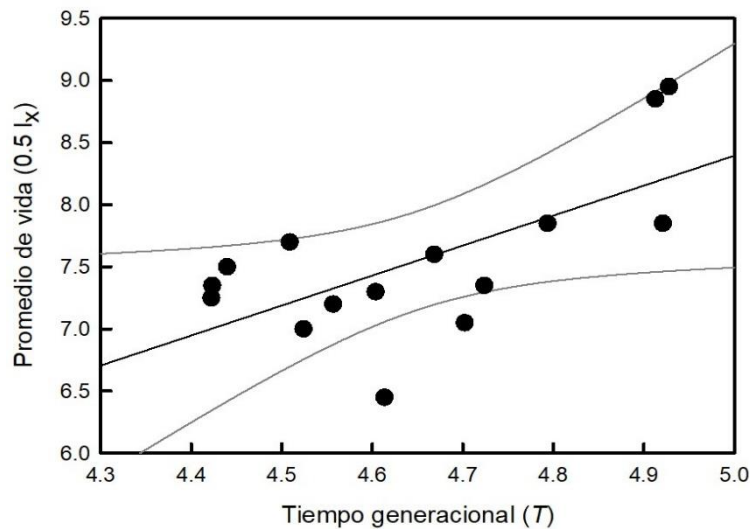


Figura 5 Relación entre el tiempo generacional y el promedio de vida de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de *Mesocyclops longisetus* (H y M) y *Arctodiaptomus dorsalis* (H y M). Líneas grises representan los intervalos de confianza ( $T = 3.296 + (0.179 * 0.5 I_x)$   $R=0.658$ ;  $p<0.001$ ).

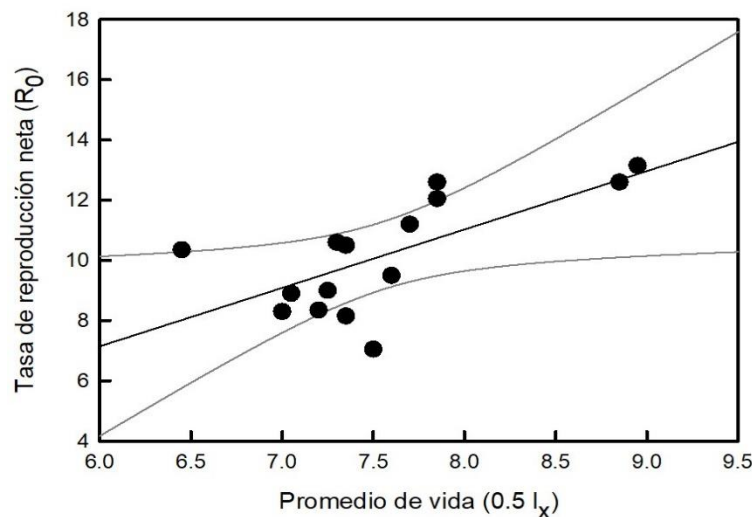


Figura 6 Relación entre el promedio de vida y la tasa de reproducción neta ( $R_0$ ) de *Brachionus havanaensis* en presencia del medio condicionado de *Mesocyclops longisetus* (H y M) y *Arctodiaptomus dorsalis* (H y M). Líneas grises representan los intervalos de confianza ( $0.5 I_x = 5.181 + (0.233 * R_0)$   $R= 0.673$ ;  $p<0.001$ ).

## Discusión

Miembros del género *Brachionus* han sido utilizados como modelos para estudiar los efectos de contaminantes sobre organismos acuáticos, al estudiar sus efectos sobre rotíferos podemos observar que la población disminuye drásticamente sus características de historia de vida, por ejemplo, *Brachionus havanaensis* en presencia de triclosán todas sus variables de supervivencia y reproducción fueron notablemente afectadas (González-Pérez *et al.*, 2018). Sin embargo, en estudios sobre interacciones alelopáticas los cambios no son tan drásticos, por ejemplo, Guo *et al.*, (2010) encontró que *B. calyciflorus* en presencia de *Daphnia* y *Asplanchna* presentan un compromiso y restricciones entre supervivencia y fecundidad, en el que dependiendo del medio condicionado (MC) se favorece a uno, aun así, el cambio provocado no es tan drástico como en el caso del triclosán. En este trabajo, de manera general, se puede observar que el efecto causado por los infoquímicos no es muy fuerte, en el caso de ambos MC de *Arctodiaptomus dorsalis* tienen un efecto negativo tanto en las variables de supervivencia, promedio ( $0.5 I_x$ ) y esperanza de vida ( $E_x$ ), como en las variables de reproducción, tasas de reproducción neta y bruta ( $R_0$  y  $TBR$ ) y tiempo generacional ( $T$ ); mientras que solo el MC de machos de *M. longisetus* tuvo efecto sobre la supervivencia (Figura 5).

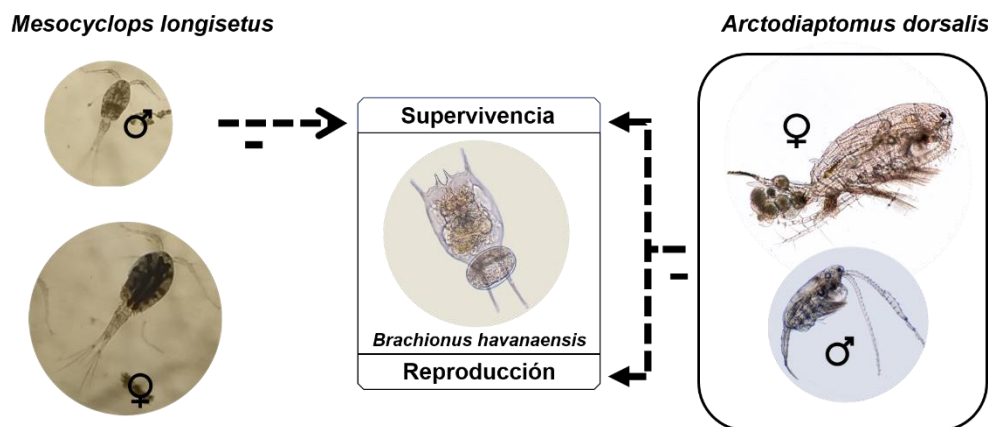


Figura 7 Diagrama del efecto alelopático ocasionado por el MC de *Mesocyclops longisetus* y *Arctodiaptomus dorsalis* sobre *Brachionus havanaensis*. Las flechas punteadas representan una interacción negativa

El hecho de que no se detectara un efecto diferenciado entre machos y hembras podría atribuírsele a la densidad de copépodos utilizada para preparar los medios condicionados,  $0.02 \text{ ind ml}^{-1}$  que coincide con la concentración mínima experimental funcional reportada por Long *et al.* (2007) para probar un efecto alelopático de un copépodo calanoide y que también corresponde a las densidades mínimas reportadas en Xochimilco para copépodos cyclopoides y calanoides, por lo que el efecto encontrado en este estudio podría tener una influencia en poblaciones naturales de *B. havanaensis* (Nandini *et al.*, 2016). Además, una concentración tan baja para preparar el medio condicionado podría ser la causa de que no se registrara un efecto diferenciado entre hembras y machos, ya que, al menos en *Temora longicornis* (calanoide marino), se ha reportado que las hembras producen 9 compuestos distintos a los machos (Selander *et al.*, 2016); por lo que cabe la posibilidad de que al aumentar la densidad de los copépodos en el medio condicionado se pueda apreciar esa diferencia, debido a que en estudios con *Asplanchna* se ha observado que incrementando la densidad de este depredador aumenta el efecto sobre rotíferos como *B. calyciflorus* (Pan *et al.*, 2018).

En las curvas de supervivencia de *B. havanaensis* a través de la prueba de *Log Rank* se encontró que todos los MC tienen un efecto negativo significativo comparado con el control, aunque no hay diferencias entre ellos. De igual manera, en el análisis de las tasas de mortalidad, podemos observar que las tasas instantáneas de mortalidad ( $m$ ) incrementaron entre 3 y 8%, por lo que se puede decir que el efecto de los infoquímicos es muy similar entre ellos, lo que podría explicar que a pesar de que existe un cambio con respecto al control, no hay diferencias entre los tratamientos. Por otra parte, en las curvas de fecundidad los cambios observables se dan con ambos MC de *A. dorsalis*, ya que la producción máxima se ve disminuida ~17%, mientras que en el caso de *M. longisetus* las gráficas parecen llevar el mismo comportamiento que el control, esto lo podemos confirmar si observamos los valores de TBR, que corresponde a la suma total de descendientes de la cohorte, ya que el MC de *A. dorsalis* provocó una disminución aproximada del 20% (Pianka 2011).

Otro indicador de que el MC de *A. dorsalis* afecta negativamente la reproducción se registra en el cambio de la  $R_0$ , ya que en el control tenemos que cada hembra en la

población es reemplazada por 12 neonatos, mientras que *Mesocyclops* no tiene un cambio significativo, en cambio los aleloquímicos de *A. dorsalis* (hembras y machos) provocaron que en la demografía de *B. havanaensis* cada hembra fuera reemplazada por 8 y 9 neonatos respectivamente que representa una disminución ~30 y 35%. Esto es importante mencionarlo ya que  $R_0$  también es llamada tasa de reemplazo de la población en la que podría verse asociada a un compromiso con la supervivencia del organismo como puede observarse en el trabajo de Sun *et al.* (2017) en el que *B. plicatilis* al cambiar su alimento su  $R_0$  disminuye casi un ~50% pero su supervivencia aumenta un ~25% (Pianka 2011). Sin embargo, en este trabajo no es observable este compromiso, por lo que podría estarse dando en su morfología como la elongación de espinas posteriores o cambios en tamaño del cuerpo, disminuye o aumenta la velocidad de nado y tasas de filtración que son características que pueden modificarse ante el estrés (Pianka 2011; Yin *et al.*, 2019; Diel *et al.*, 2020)

El hecho de que *Mesocyclops* no tuviera un efecto aparente sobre las curvas de fecundidad ( $m_x$ ), y si sobre las curvas de supervivencia ( $l_x$ ) nos ayuda a entender por qué solo se encontraron diferencias significativas en el promedio y esperanza de vida con los aleloquímicos de machos de *Mesocyclops* y no en la reproducción. En principio, el efecto de los machos no es comparable con otros estudios de alelopatía ya que no se han tomado en cuenta solo se ha estudiado el efecto de las hembras sobre otros organismos, aun así el efecto encontrado en este estudio es distinto a lo que reportó Nandini *et al.*, (2014), quienes encontraron que los infoquímicos de hembras de *Mesocyclops pehpeiensis* tienen un efecto positivo sobre variables reproductivas como la TBR,  $R_0$  y la  $r$  de *B. havanaensis*, por lo que es posible que los aleloquímicos que libera son distintos a *M. longisetus*. Además, estas diferencias pueden estar dadas debido a su comportamiento alimenticio, ya que se ha reportado que las hembras de *M. pehpeiensis* consumen más *B. havanaensis* que *M. longisetus*, mientras que los machos tienen un comportamiento contrario (Valencia-Vargas 2015). Se puede suponer que al estar ejerciendo una presión de depredación constante por parte de los machos de *M. longisetus*, *B. havanaensis* es capaz de reconocer estas sustancias y responder al estímulo.



Además, se ha reportado que en ocasiones los efectos de las interacciones alelopáticas pueden verse reflejadas en generaciones siguientes, y no solo a través de modificaciones en su demografía, también pueden presentar cambios morfológicos (Pan *et al.*, 2017); ya que cualquier respuesta, como lo puede ser un compromiso de supervivencia vs reproducción o el cambio en la asignación del presupuesto energético del organismo tiene algún costo, el cual puede verse rápidamente reflejado en el cambio en la velocidad de nado o cambio en las tasas de ingestión (Yin *et al.*, 2019; Diel *et al.*, 2020).

En el caso del MC de los calanoides el efecto encontrado es negativo sobre todas las variables de supervivencia y reproducción; sin embargo, no se pudieron aislar los tratamientos distintos en  $r$ , esto podría deberse a que el número de réplicas es pequeño (3). En otros estudios como el de Gama-Flores *et al.*, (2019) reportó que el medio condicionado de *Daphnia pulex* y *Moina macrocopa* tuvieron un efecto negativo sobre *B. havananensis*, ya que la  $TBR$  disminuyó 30 y 70%,  $R_0$  60 y 35% y  $r$  40 y 16%; por su parte, Sarma *et al.*, (2020

) reportaron que *Platyonus patulus* tiene un efecto general sobre la supervivencia y reproducción de *D. pulex*, entre los parámetros con mayor porcentaje de cambio fueron la tasa de reproducción neta y bruta con una disminución del 75 y 85% y su  $r$  disminuyó en un 20%. Cambios tanto en la supervivencia y reproducción pueden afectar directamente la eficacia biológica de los organismos y, por tanto, si el organismo se encuentra en un estrés muy grande este puede verse reflejado en la tasa intrínseca de crecimiento, la cuál ha sido descrita como un indicador importante de estrés (King 1982; Kammenga y Laskowski 2000).

Si se observan los datos de  $r$ , se puede ver que los MC de *A. dorsalis* provocaron cambios en las tasas, sin embargo, debido al número de réplicas (3) es posible que no sea posible ver las diferencias, por lo que si se aumenta el número de réplicas es probable que se puedan observar. Este cambio en  $r$  nos podría estar indicando que *B. havanaensis* está sometido a un estrés en presencia de *A. dorsalis*, ya que al estar compitiendo por los mismos recursos podría llegar a disminuir demasiado su población y eliminarlos del sistema o disminuyen sus densidades para evitar la competencia y poder mantenerse en el sistema, por ejemplo, en Xochimilco se observó que en meses

con densidades altas de calanoides, *B. havanaensis* disminuye su población por lo que el efecto alelopático podría estar involucrado (Nandini *et al.*, 2016).

Snell y King (1977) mencionan que cuando las variaciones en los parámetros de vida son bajos, es conveniente analizar las relaciones que existen entre las variables ya que ellas afectan la eficacia biológica. Por ejemplo, King (1982) menciona que el promedio de vida y el tiempo generacional ( $T$ ) de los organismos están relacionados, ya que el promedio de vida corresponde a 2 veces el valor de  $T$  ( $2T$ ), este valor nos indica que los organismos se encuentran en buenas condiciones. En este estudio se menciona que existe una correlación entre ambas variables; sin embargo, el valor reportado en el control es menor pero cercano a 2 ( $1.7 \pm 0.07$ ), el coeficiente de correlación entre ambas variables es de 43% diferente de 0 ( $p=0.007$ ), si observamos los valores de los tratamientos de los copépodos podemos observar que la relación entre  $0.5 I_x$  y  $T$  disminuye lo que indica que los MC someten a los rotíferos a estrés.

En el caso de la relación de entre el  $0.5 I_x$  y  $R_0$  es una regresión lineal positiva con un coeficiente de relación de 45% diferente de 0 ( $p=0.006$ ), esta relación es distinta a la reportada por King (1982) quien no observó una correlación entre estas variables, mientras que Snell y King (1977) describen esta misma relación en la que mencionan que las hembras pueden pasar por dos escenarios, uno donde la reproducción máxima se da en un corto periodo y luego pasan a una condición post reproductiva; mientras que en el en el segundo escenario se tienen periodos con reproducción baja en largos periodos. El primer escenario es observable en el comportamiento de las curvas de  $m_x$  del control y los tratamientos ya que se puede apreciar una reproducción máxima en los primeros días y la reproducción va disminuyendo en los días posteriores. Este comportamiento en *B. havanaensis* se ha reportado en la presencia alelopática de cladóceros (*D. pulex* y *C. dubia*) donde se puede ver el mismo comportamiento, pero ya que la producción de descendientes total se ve reducida drásticamente los cambios en la reproducción se pueden observar en las  $TBR$  y  $R_0$ , sin embargo, solo los cambios más grandes se pueden ver reflejados en la  $r$  (Gama-Flores *et al.*, 2020).

Finalmente, lo encontrado en este estudio es diferente a lo planteado en las hipótesis formuladas, ya que el MC con mayor efecto fue causado por *A. dorsalis* lo que nos podría

indicar que las interacciones alelopáticas no necesariamente tienen el mismo impacto que la interacción física que está sucediendo entre las especies.

## Conclusiones

---

En el presente estudio se observó que existe un efecto alelopático debido al medio condicionado (MC) de hembras y machos de *Arctodiaptomus dorsalis* y con el MC de machos de *Mesocyclops longisetus* que modifica negativamente la supervivencia y reproducción de la historia de vida de *Brachionus havanaensis*.

El medio condicionado de *M. longisetus* de machos tuvo un efecto negativo en el 100% de las variables de supervivencia, pero no hubo un efecto sobre la reproducción. Mientras que el MC *A. dorsalis* de hembras y machos tuvieron el mismo efecto negativo sobre *B. havanaensis*, ya que se afectaron el 100% de las variables de supervivencia y en la reproducción se afectaron 75% de las variables.

## Referencias bibliográficas

---

- Borowitzka MA, Borowitzka LJ (1988) Micro-algal biotechnology Cambridge University Press, London
- Buskey EJ, Hartline DK (2003) High-Speed Video Analysis of the Escape Responses of the Copepod *Acartia tonsa* to Shadows. Biol. Bull. 204:28–37. <https://doi:10.2307/1543493>
- Cruz-Escalante LE, Nandini S, Sarma SSS (2015). Respuesta funcional y preferencia alimentaria del copépodo *Microcyclops rubellus* bajo diferentes tipos y densidades de presas. In: Alcocer J, Merino-Ibarra M, Escobar-Briones E (eds) Tendencias de investigación en Limnología tropical: Perspectivas universitarias en Latinoamérica. UNAM, México. Pp307-313.
- Conde-Porcuna JM (1988) Chemical interference by *Daphnia* on *Keratella*: a life table experiment. J Plankton Res 20:1637–1644. <https://doi.org/10.1093/plankt/20.8.1637>
- Dicke M, Sabelis MW (1988) Terminology of chemicals involved in interactions between individual organisms: should it be based on cost-benefit analysis rather than on origin OF compounds? Funct Ecol 2:131-1390. <https://doi.org/10.2307/2389687>
- Diéguez MC, Gilbert JJ (2011) *Daphnia*–rotifer interactions in Patagonian communities. Hydrobiologia 662:189-195. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0495-1>
- Diel P, Kiene M, Martin-Creuzburg D, Laforsch C (2020) Knowing the Enemy: Inducible Defences in Freshwater Zooplankton. Diversity 12:147. <https://doi.org/10.3390/d12040147>
- Elías-Gutiérrez M, Suárez-Morales E, Gutiérrez-Aguirre MA, Silva-Briano M, Granados-Ramírez JG, Garfias-Espejo T. (2008) CLADOCERA Y COPEPODA DE LAS AGUAS CONTINENTALES DE MÉXICO. Guía ilustrada Universidad Nacional Autónoma de México, México. 321p
- Fryer, G. (1957). The feeding mechanism of some freshwater cyclopoid copepods. Proc Zool Soc Lond 129:1-25.
- Gama-Flores JL, Sarma SSS, López Rocha AN, Nandini S (2019) Effects of cladoceran-conditioned medium on the demography of brachionid rotifers (Rotifera: Brachionidae). Hydrobiologia 844:21–30. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3853-z>

- Garza-Mouriño G, Silva-Briano M, Nandini S, Sarma SSS, Castellanos-Páez ME (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. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4114-5>
- Gilbert JJ (1988) Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnol Oceanogr.* 33:1286-1303. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.6.1286>
- Gilbert JJ (2013) The cost of predator-induced morphological defense in rotifers: experimental studies and synthesis. *J. Plankton Res.* 35(3): 461-472. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt017>
- Gómez-Márquez JL, Peña-Mendoza B, Guzmán-Santiago JL, Gallardo-Pineda V (2013) Composición, abundancia del zooplancton y calidad de agua en un microreservorio en el estado de Morelos. *Hidrobiologica* 23:227-240.
- González-Pérez BK, Sarma SSS, Castellanos-Páez ME, Nandini S (2018) Multigenerational effects of triclosan on the demography of *Plationus patulus* and *Brachionus havanaensis* (ROTIFERA). *Ecotox Environ Safe* 147:275–282. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.08.049>
- Grebner W, Berglund EC, Berggren F, Eklund J, Harðadóttir S, Andersson MX, Selander E (2019) Induction of defensive traits in marine plankton—new copepodamide structures. *Limnol Oceanogr* 64:820-831. <https://doi.org/10.1002/lno.11077>
- Guo R, Snell TW, Yang J (2011) Ecological strategy of rotifer (*Brachionus calyciflorus*) exposed to predator- and competitor-conditioned media. *Hydrobiologia* 658:163–171. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0459-5>
- Gusmao LF, McKinnon AD (2009) Sex ratios, intersexuality and sex change in copepods. *J Plankton Res* 31:1101–1117. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp059>
- Heuschelle J, Selander E (2014) The chemical ecology of copepods. *J Plankton Res* 36:895-913. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu025>
- Jeppesen E, Lauridsen T, Mitchell SF Burns CW (1997). Do planktivorous fish structure the zooplankton communities in New Zealand lakes? *New Zeal J Mar Fresh* 31:163-173. <https://doi.org/10.1080/00288330.1997.9516755>

- Jiménez-Contreras J (2007) Diversidad y densidad de rotíferos Monogonontos en algunos canales del Lago de Xochimilco. Tesis de licenciatura. FES Iztacala, UNAM. 66 p.
- Kammenga J, Laskowski R (2000) Demography in Ecotoxicology. John Wiley & Sons. New York. 180 p.
- King CE (1982) The evolution of lifespan. In Dingle, H. & Hegmann, J.P. (eds). Evolution and genetics of life histories. Springer Verlag, New York: 121-128. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-25812-5\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-662-25812-5_8)
- Kjørboe T (2006) Sex, sex-ratios, and the dynamics of pelagic copepod populations. Oecologia. 148:40-50. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0346-3>
- Kleppel G S (1993) On the diets of calanoid copepods. Mar Ecol Prog Ser 99:183-183.
- Koste, W. 1978. Rotatoria. Die Radertiere Mittel-europas, 2da ed. Gebruder Borntraeger, Berlin
- Krebs CJ (1985) Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. 3<sup>rd</sup> ed. Harper & Row, New York.
- Laforsch C, Tollrian R (2004) Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. Ecology 85: 2302-2311.
- Lapesa S, Snell TW, Fields DM, Serra M (2002) Predatory interactions between a cyclopoid copepod and three sibling rotifer species. Freshw. Biol. 47(9): 1685-1695. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00926.x>
- Lass S, Spaak P (2003) Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. Hydrobiologia 491: 221-239. <https://doi.org/10.1023/A:1024487804497>
- Le Boulrot V, Tully T, Claessen D (2014) Interference versus exploitative competition in the regulation of size-structured populations. Amer. Naturalist, 184(5), 609-623. <https://doi.org/10.1086/678083>
- Lee WY, Zhang XK, Van Baalen C, Arnold CR (1985) Feeding and reproductive performance of the harpacticoid *Tisbe carolinensis* (Copepoda, Crustacea) in four algal cultures. Mar Ecol Prog Ser 24:273-279.
- Loose CJ, von Elert E, Dawidowicz P (1993) Chemically induced diel vertical migration in *Daphnia*: a new bioassay for kairomones exuded by fish. Arch. Hydrobiol 126:329–337. <https://doi.org/10.1007/BF02029942>

- Long JD, Smalley GW, Barsby T, Anderson JT, Hay ME (2007) Chemical cues induce consumer-specific defenses in a bloom-forming marine phytoplankton. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104(25): 10512-10517. <https://doi.org/10.1073/pnas.0611600104>
- Maclsaac HJ, Gilbert JJ (1989) Competition between rotifers and cladocerans of different body sizes. *Oecologia* 81:295-301. <https://doi.org/10.1007/BF00377074>
- Maier G (1989) The effect of temperature on the development times of eggs, naupliar and copepodite stages of five species of cyclopoid copepods. *Hydrobiologia* 184:79–88. <https://doi.org/10.1007/BF00014304>
- Moison M, Schmitt FG, Souissi S (2013) Differences in feeding activity between females and males of *Temora longicornis*. *Ecol Res* 28:459-467. <https://doi.org/10.1007/s11284-013-1034-0>
- Mulderij G, Mau B, van Donk E, Gross EM (2007) Allelopathic activity of *Stratiotes aloides* on phytoplankton—towards identification of allelopathic substances. *Dev Hydrob* 584:89–100 [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6399-2\\_9](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6399-2_9)
- Nandini S, Zúñiga-Juárez FS, Sarma SSS (2014) Direct and indirect effects of invertebrate predators on population level responses of the rotifer *Brachionus havanaensis* (Rotifera). *Int Rev Hydrobiol.* 99: 107-116. <https://doi.org/10.1002/iroh.201301709>
- Nandini S, Ramírez-García P, Sarma SSS (2016) Water quality indicators in Lake Xohimilco, Mexico: zooplankton and *Vibrio cholerae*. *J. Limnol* 75:91-100. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2015.1213>
- Pan L, Xi YL, Gu J, Jiang S, Zhu H, Zhang BX (2017) Interactive effects of algal level and predator density (*Asplanchna sieboldi*) on the life-history strategy and morphology of *Brachionus calyciflorus*. *J Exp Zool Part A* 327: 523-531. <https://doi.org/10.1002/jez.2139>
- Pan L, Xi YL, Gu J, Jiang S, Zhu H, Zhang BX (2018) *Asplanchna*-kairomone induces life history shifts in *Brachionus angularis* (Rotifera). *Ann Limnol-Int J Lim*, 54, 13. <https://doi.org/10.1051/limn/2018005>
- Pasternak AF, Mikheev VN, Wanzenböck J (2006) How plankton copepods avoid fish predation: From individual responses to variations of the life cycle. *J. Ichthyol.* 46:S220–S226. <https://doi.org/10.1134/S0032945206110129>

- Peterson WT (2001) Patterns in stage duration and development among marine and freshwater calanoid and cyclopoid copepods: a review of rules, physiological constraints, and evolutionary significance. *Hydrobiologia* 453:91–105. <https://doi.org/10.1023/A:1013111832700>
- Pennak RW (1957) Species Composition of Limnetic Zooplankton Communities 1. *Limnol. Oceanogr.* 2:222-232. <https://doi.org/10.1002/lno.1957.2.3.0222>
- Pianka ER (2011) *Evolutionary Ecology*. Harper and Row, New York.
- Procter J, Hopkins FE, Fileman ES Lindeque PK (2019). Smells good enough to eat: Dimethyl Sulfide (DMS) enhances copepod ingestion of microplastics. *Mar Pollut Bull* 138: 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.11.014>
- Pohnert G (2012) How to explore the sometimes unusual chemistry of aquatic defence chemicals. In: Brönmark C, Hansson LA (eds). *Chemical Ecology in Aquatic Systems* Oxford University Press. New York
- Rabinovich, JE (1984) 5. Mortalidad y tasas de vida. En: *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. Editorial Continental. México. 105-135p.
- Reid JW, Williamson CE (2010). Chapter 21 – Copepoda. In: Thorp JH, Covich AP (eds.). *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (3<sup>o</sup> ed) Academic Press. 829-8990 pp.
- Riessen HP, Gilbert JJ (2019) Divergent developmental patterns of induced morphological defenses in rotifers and *Daphnia*: Ecological and evolutionary context. *Limnol Oceanogr* 64:541-557. <https://doi.org/10.1002/lno.11058>
- Sarma SSS, Osnaya-Espinosa LR, Aguilar-Acosta CR, Nandini S (2011) Seasonal variations in zooplankton abundances in the Iturbide reservoir (Isidro Fabela, State of Mexico, Mexico). *J Environ Biol* 32:473-480.
- Sarma SSS, Nandini S (2018). Allelopathic interactions in freshwater ecosystems with special reference to zooplankton. In: Kaul BL ( ) *Advances in Fish and Wildlife Ecology and Biology* Vol. 7. Astral International Pvt. Ltd., New Delhi.
- Sarma SSS, Guevara-Franco JA, Almaráz-Ornelas B, Nandini S (2018) Interspecific effects of 4-species of Brachionidae (Rotifera: Monogononta) on the population growth. *Allelopathy J* 45: 277-290p. <https://doi.org/10.26651/allelo.j./2018-45-2-1193>



- Sarma SSS, López Rocha AN, Nandini S (2020). Changes in life histories of cladocerans (Cladocera) from the rotifer-mediated allelochemicals. *Chem Ecol* 36(7): 637-650. <https://doi.org/10.1080/02757540.2020.1767082>
- Selander E, Heuschele J, Nylund GM, Pohnert G, Pavia H, Bjærke O, Pender-Healy LA, Tiselius P, Kiørboe T (2016) Solid phase extraction and metabolic profiling of exudates from living copepods. *PeerJ*. <https://doi.org/10.7717/peerj.1529>
- Snell TW, King CE (1977) Lifespan and fecundity patterns in rotifers: the cost of reproduction. *Evolution*, 31:882-890. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb01082.x>
- Snell TW (2017) Analysis of proteins in conditioned medium that trigger monogonont rotifer mictic reproduction. *Hydrobiologia* 796(1): 245-253. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2936-y>
- Steinke M, Stefels J, Stamhuis E (2006) Dimethyl sulfide triggers search behavior in copepods. *Limnol Oceanogr* 51:1925-1930.
- Suárez-Morales E (2015) Class Maxillopoda. In: Thorp JH, Rogers DC (eds.). *Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. 4th ed. Academic Press. 709-755 pp.
- Suárez-Morales E, Gutiérrez-Aguirre MA (2005) Morfología y taxonomía de los Mesocyclops (Crustacea: Copepoda: Cyclopoida) de México. CICQRO, Mexico
- Sun Y, Hou X, Xue X, Zhang L, Zhu X, Huang Y, Chen Y, Yang Z (2017) Trade-off between reproduction and lifespan of the rotifer *Brachionus plicatilis* under different food conditions. *Sci Rep-Uk* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15863-y>
- Tordesillas DT, Abaya NKP, Dayo MAS, Márquez LEB, Papa RDS, Ban S (2016) Effect of temperature on life history traits of the invasive calanoid copepod *Arctodiaptomus dorsalis* (Marsh, 1907) from Lake Taal, Philippines. *Plankton & Benthos Research*. 11:105-111. <https://doi.org/10.3800/pbr.11.105>
- Turner AM, Mittelbach GG (1990) Predator avoidance and community structure: interactions among piscivores, planktivores, and plankton. *Ecology* 71: 2241-2254. <https://doi.org/10.2307/1938636>
- Valencia-Vargas MA (2015) Demografía del copépodo nativo *Mesocyclops longisetus* (Copepoda: Cyclopoida) ante la presencia de la especie exótica invasora *M. pehpeiensis* en México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 84 P.
- Valencia-Vargas MA, Nandini S, Sarma SSS (2020) Demographic characteristics of two freshwater cyclopoid copepods in Mexico, fed a plankton diet: the native

- Mesocyclops longisetus* Thiébaud and the invasive *Mesocyclops pehpeinsis* Hu, Inland Waters, <https://doi.org/10.1080/20442041.2019.1700748>
- Weber CI (1993) Methods for measuring the acute toxicity of effluents and receiving waters to freshwater and marine organisms. 4th ed. United States Environmental Protection Agency. EPA/600/4-90/027F, Cincinnati.
- Williamson CE, Reid WJ (2001) Copepoda. En: Thorp, J.H. y Govic, A.P. 2001. Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. 2da edición. Academic Press. 915-954 pp.
- Yin X, Wang J, Yin H, Ruan Y (2019). Does inducible defense mitigate physiological stress responses of prey to predation risk? *Hydrobiologia* 843: 173-181. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04046-7>
- Yúfera M (2001) Studies on *Brachionus* (Rotifera): an example of interaction between fundamental and applied research. *Hydrobiologia* 446:383–392. <https://doi.org/10.1023/A:1017583729646>
- Zadereev ES, Lopatina TS (2015) Extraction of info chemicals inducing the production of resting eggs in cladocerans. *Dokl Biochem Biophys* 461: 127-130. <https://doi.org/10.1134/S160767291502019>