

03058

7
24

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MEXICO**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**CAMBIOS EN LA DINÁMICA DEL SISTEMA
DULCEACUÍCOLA POR LA INTRODUCCIÓN DE CARPAS
(*Cyprinus carpio*) EN LAS POZAS DEL MUNICIPIO DE
ACAMBAY, ESTADO DE MÉXICO**

TESIS
que presenta el

BIÓLOGO LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ

Para obtener el grado de

DOCTOR EN ECOLOGÍA

CIUDAD UNIVERSITARIA, D.F.

MARZO, 1999

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

2719-7A



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Antes que a nadie quiero agradecerle a Mónica Tapia la ayuda que me brindó durante todo mi doctorado. Conocí a Mónica unos días después de haber comenzado esta travesía y durante estos seis años y medio de diferentes formas ella no ha me dejado de ayudar para que yo termine esta tesis. Definitivamente, sin Mónica no hubiera sido posible terminar este proyecto.

Muchas gracias a los investigadores que son y fueron parte de mi comité tutorial. Héctor Arita Watanabe, Miguel Martínez-Ramos, Mauricio Bellon, Mariza Masari Hirirart, Constantino Macías García, Alberto Sánchez y Hugh Drummond.

Gracias también a los sinodales que no son parte del comité y que aportaron grandes ideas con sus comentarios sobre el texto. Donald DeAngelis, Arturo Chacon Torres, Javier Alcocer Durand, Victor Jaramillo y Jorge Meave del Castillo.

Quiero agradecer en particular a Jorge Meave del Castillo y a Donald DeAngelis por su desinteresada ayuda y acertados comentarios que no sólo ayudaron al texto final de la tesis sino también fueron decisivos para la publicación de los dos artículos que tiene esta tesis.

Gracias a Hector Arita y Miguel Martínez por su apoyo académico y moral en los momentos más difíciles, y los más fáciles, de este proceso. Durante prácticamente toda la tesis su ayuda fue fundamental. Su constante apoyo fue básico para que pudiera terminar con este trabajo.

A pesar, y muy a mi pesar, de que Martin Perrow no estuvo ni en el comité tutorial o en el jurado ha sido una de las personas de las que más he aprendido en este proceso. Su ayuda, consejos y enseñanzas fueron siempre desinteresadas y han construido gran parte de mi formación. Muchas gracias a Martin.

Gracias a mi mamá y mi papa por haberme dado ese apoyo moral, y muchas veces económico, para que terminara la tesis. Ambos siempre han estado apoyando mi formación y nunca acabaré de agradecerles toda su ayuda.

Quiero agradecer a mis compañeros de generación de la carrera: Oscar Flores, Marco Alcaráz, Diego Pérez, Danyvid Olivares, Cynthia Yashine, Leon Islas, Mónica Valle y Libia Vega; mis compañeros de generación del doctorado: Eduardo Pérez, Cecilia Lartigue, Elvira Duran y Leopoldo Galicia; a mis hermanos: Jorge, Angeles y Elena puesto que han ayudado de diversas formas para que termine esta tesis, desde discusiones académicas hasta asilos en sus casas.

Esta tesis fue realizada con el apoyo de CONACyT, el Programa de Apoyo de Estudios de Posgrado de la UNAM, el Consejo Británico, Fundación UNAM, El Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza. Gran parte del equipo utilizado así como las salidas al campo fueron financiadas por el Biodiversity Support Program, en colaboración con USAID y WWF.

RESUMEN

La teoría limnética reciente se han basado en los procesos que generan las dinámicas dentro de estos sistemas incorporando variables bióticas y abióticas. Las investigaciones presentan una doble función: por un lado, generan teoría básica enfocada al funcionamiento de las comunidades, redes tróficas y ecosistemas, por otro lado, los conocimientos son aplicables para su manejo y restauración. Los pequeños embalses de bordos o pozas son particularmente poco estudiados en nuestro país pero su número en el país, cerca de 14 mil, genera la necesidad de comprender sus mecanismos para un adecuado manejo de este recurso. Sin embargo, este tipo de investigaciones se enfrentan a problemas teóricos como lo son los conceptos de redes tróficas, resolución de escala al cual se analizan los fenómenos ecológicos, problemas de extrapolación que es necesario resolver para evitar errores de concepción e interpretación.

Una de las formas más prácticas de conocer las características de estabilidad de un sistema es generando, o analizando, los efectos de una perturbación sobre éste. La introducción de una especie de cultivo generalista como lo es la carpa común (*Cyprinus carpio*) dentro de embalses someros puede delinear los patrones iniciales para comprender la dinámica de los embalses someros. Las posibles interacciones que la carpa puede tener con cada una de las variables del sistema se pueden dividir dos grandes grupos: aquellas interacciones que se encuentran dentro de la red trófica, como competencia, depredación y presa, y aquellas interacciones que las carpa tienen con variables abióticas que son recursos para otros organismos, como la turbidez y la concentración de nutrientes en el agua. Estas interacciones potenciales permiten conocer la importancia relativa al cambio con cada una de estas variables.

La presente tesis intenta conocer los efectos ocasionados por las carpas sobre los pequeños embalses someros característicos de la cuenca del Lerma, con el fin de delinear los patrones generales que se producen en su dinámica.

Un primer estudio realizado durante los meses de enero a marzo de 1995 en doce embalses en el Municipio de Acambay, Edo. de México, indicó que la carpa está correlacionada con variables dentro de los embalses como la turbidez, la cantidad de macrofitas y la abundancia de animales bentónicos. Al analizar, en un segundo estudio, la dinámica de tres embalses del mismo Municipio durante los años de 1996 a 1998, se pudo describir el comportamiento general de las variables correlacionadas con las carpas durante dos temporadas, lo que permitió asignarles su importancia relativa dentro del sistema. Un tercer estudio experimental (durante 1998) ayudó a comprender los mecanismos con los cuales la carpa aumenta la turbidez, y produce un decremento en las plantas enraizadas y la abundancia de invertebrados bentónicos.

Los resultados y la discusión de esta tesis es posible explicar un aumento de la turbidez, y una disminución de la abundancia de macrofitas y de organismos bentónicos conforme la abundancia de la carpa común dentro de embalses someros subtropicales, siendo una de las interacciones más importantes la relación entre la turbidez del agua y las macrofitas. Con base en la discusión de los resultados de los tres trabajos fue posible generar una explicación satisfactoria del funcionamiento de los embalses estudiados y los efectos que las carpas producen en éstos con ayuda de dos modelos conceptuales. También es posible afirmar que las condiciones iniciales dentro del sistema son importantes para en el momento de cuantificar los efectos de la carpa dentro del mismo. En un sistema turbio, los efectos de las carpas son nulos, mientras que en sistemas transparentes las carpas pueden modificar toda la dinámica del sistema.

ABSTRACT

Recent limnetic theories has been based on dynamic process within freshwater systems incorporating biotic and abiotic variables. Research produce a double result: firstly the produce basic theory focused to the function of communities, food web and ecosystems. Secondly the knowledge is applied to freshwater management and restoration. Small dams (or ponds) are particularly poor studied in Mexico, but their high presence (14 000) in this country produce the necessity to understand their mechanisms to have a good management of them. However, this type of research always confront theoretical problems such as food web concepts, scale resolutions, experimental extrapolations from micro-scale to all system that is important to solve to avoid any mistake of conception or result interpretation.

The analysis of a perturbation effect helps to understand stability characteristics of a freshwater system. Common carp (*Cyprinus carpio*) introduction as a culture specie is a good example as a perturbation that help to understand dynamic of a shallow dam. It is possible to divide in two groups all potential interactions with each variable of the system : those interactions that are inside of the trophic web, such as competition an predation-prey; and those carp interactions with abiotic variables of the system that are resources of other organisms, such as nutrient concentrations and turbidity in the water column. These potential interactions allow to know the relative importance to the change of each of the variables.

This thesis tries to understand common carp effects on typical small shallow dams of the Lerma Basin. The effects will help to describe general patterns that rules the dynamic of these type of system.

During January to March of 1995, a first study with twelve dams from Acambay, showed a carp correlation with water turbidity, rooted macrophytes and epibenthic abundance. A second study helped to understand the dynamic of three dams of the during 1996 to 1998. This study describes the general behavior during two seasons of the carp correlated variables from the first study. This knowledge helped to give relative importance of the variables within the system. A third study, experimental (during 1998) helped to understand the mechanisms by carp produce an increment in water turbidity and a decrease in rooted plants cover and epibenthic abundance.

Results helped to explain how common carp raises water turbidity and decrease macrophytes benthos abundance within subtropical shallow dams. Based on the discussion of the results of these three studies it was possible to create two conceptual models that explain these ponds dynamic and effects of carp on them. These two models suggest that the interaction between macrophytes and water turbidity is very important in the dynamic of shallow ponds. Finally, it is possible to suggest that initial conditions of the system is important at the moment of qualify carp effect in the system. In a turbid pond, carp effects are null, while in pristine ponds carp effect produce huge changes in the system.

INDICE

Resumen	i
Abstract	ii
Indice	1
Parte I. Introducción.	2
Presentación	3
Capítulo 1. El estudio de los sistemas dulceacuícolas someros: problemas, soluciones y perspectivas	6
Capítulo 2. Cambios dentro de los sistemas dulceacuícolas al introducir en la red trófica a un ingeniero ecosistémico: la carpa común	21
Objetivos	43
Parte II. Resultados	45
Capítulo 3. Impact of introduced carp (<i>Cyprinus carpio</i>) in subtropical shallow ponds in Central Mexico	46
Capítulo 4. Direct and indirect effects of carp (<i>Cyprinus carpio</i> L.) on macrophyte and benthic communities in experimental shallow ponds in central Mexico	59
Capítulo 5. Descripción de la dinámica anual en embalses someros con diferentes densidades de carpas del Municipio de Acambay, Edo de Mex.	75
Capítulo 6. El efecto de la carpa común (<i>Cyprinus carpio</i>) en la dinámica de sistemas limneticos someros subtropicales	100
Parte III. Conclusiones	115

PRESENTACIÓN

La teoría limnética reciente se basa en los procesos que generan las dinámicas dentro de estos sistemas, incorporando variables bióticas y abióticas. Las investigaciones en este campo presentan una doble función: por un lado, generan teoría básica enfocada al entendimiento del funcionamiento de las comunidades, las redes tróficas y los ecosistemas; por el otro lado, los conocimientos de la teoría son aplicables para su manejo y restauración. Una de las formas más prácticas de conocer las características de estabilidad de un sistema es por medio del análisis de que ocasiona una perturbación sobre éste.

Los avances teóricos más importantes se están desarrollando en sistemas templados. Los lagos europeos y norteamericanos son la base de los ejemplos en los libros que abordan este tipo de perspectiva ecológica. Sin embargo, es posible que los embalses tropicales y subtropicales característicos de nuestro país cuenten con dinámicas y procesos muy diferentes a los sistemas templados estudiados y que son completamente desconocidos.

A pesar de ser muy numerosos, más de 14 mil en el territorio nacional, los pequeños embalses de bordos o pozas son particularmente poco estudiados. En la parte central de México, donde se localiza la Cuenca Lerma-Chapala-Santiago, existe una gran cantidad de estos embalses, de los cuales se desconocen sus procesos que generan las dinámicas en sus sistemas. La importancia ecológica de estos embalses está dada por que la región cuenta con alta abundancia de peces, anfibios y crustáceos endémicos y se encuentran los lagos más importantes y estudiados del país: Chapala, Pátzcuaro, Cuitzeo, Zirahuen y Zacapu, entre otros. También la comprensión de los procesos que los regulan pueden ayudar a delinear las pautas de comportamiento en las dinámicas de los sistemas someros tropicales y subtropicales.

La perturbación ocasionada por la introducción de una especie para cultivo como es la carpa común (*Cyprinus carpio*) constituye una posible ruta comenzar a comprender los patrones generales de la dinámica de estas pozas por las siguientes razones. En primer lugar, las características de la biología de la carpa hace que esta especie interactúe con la gran mayoría de las variables físicas, químicas y biológicas; en segundo lugar, al producir muchos cambios en el sistema, el cultivo de carpas se puede volver un problema ecológico. Por lo tanto, los conocimientos que se generen a partir de estudios relacionados con este pez pueden ayudar a mejorar su manejo y explotación sin afectar al sistema que la hospeda.

Las interacciones de la carpa común con el sistema que la hospeda puede modificando las variables abióticas del sistema como cambiando la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, o la turbidez; o también pueden ser por medio de interacciones bióticas dentro del sistema modificando la abundancia poblacional de las especies que conforman las comunidades de macrofitas, bentos y peces por medio de competencia o relaciones depredación presa. Puesto que el comportamiento y la fisiología de este pez es muy plástico, en cada sistema sus interacciones con el medio pueden difereir. La presente tesis intenta conocer los efectos ocasionados por las carpas sobre los pequeños embalses someros característicos de la cuenca del Lerma, con el fin de delinear los patrones generales que se producen en su dinámica.

Este trabajo se dividió en tres partes: la primera parte es una revisión de la teoría y está dividida en dos capítulos; la segunda parte está basada en los resultados de las colectas de datos en el campo y experimentales y cuenta con cuatro capítulos el primero es un análisis preliminar, el segundo es una análisis experimental, el tercero es un análisis de la dinámica de los embalses estudiados y el último es una discusión general de los resultados que permite generar dos modelos que interpretan los efectos de la carpa en el embalse; finalmente, la última parte cuenta sólo con un capítulo que provee las conclusiones generales de la tesis. A pesar de estar relacionados entre sí, cada capítulo es independiente y cuenta con toda la información necesaria para ser comprendido de manera individual. A continuación se hace una breve descripción de estos capítulos.

Parte I

Introducción

Los dos capítulos de esta parte son revisiones bibliográficas que definen el marco teórico en el cual está suscrita la tesis. El primer capítulo aborda los problemas teóricos a los que se enfrentan las investigaciones que abordan a los procesos a macroescala, haciendo énfasis en los conceptos de redes tróficas y de resolución de escala a la cual se analizan los fenómenos ecológicos.

El Capítulo 2 es una revisión de todas las posibles interacciones que potencialmente la carpa puede tener con cada una de las variables del sistema. El capítulo divide las interacciones de la carpa en dos grandes grupos: aquellas interacciones que se encuentran dentro de la red trófica, como competencia, depredación-presa; y aquellas interacciones que las carpas tienen con variables abióticas que son recursos o condiciones para otros organismos, como la turbidez y la concentración de nutrientes en el agua.

Parte II

Resultados

En esta parte se analizan y describen los resultados obtenidos en las investigaciones de campo y experimentales realizadas durante los años de 1995 a 1998.

El Capítulo 3 es un análisis preliminar basado en datos correlativos entre la carpa y las variables limnéticas más representativas basadas en hipótesis generales dentro doce embalses en el Municipio de Acambay. Los datos obtenidos en una serie de colectas intensivas durante los meses de enero a marzo de 1995 permitieron poner a prueba cuatro hipótesis sobre el funcionamiento de este tipo de sistemas y las posibles interacciones de las carpas con algunas de las variables más relevantes como son la turbidez, la cantidad de macrofitas y la abundancia de animales bentónicos.

El Capítulo 4 está basado en una serie de experimentos realizados en las instalaciones de El Cerrillo de la Universidad Autónoma del Estado de México. El objetivo de estos experimentos fue el de encontrar las relaciones entre la carpa y la turbidez, las plantas enraizadas y la abundancia de invertebrados bentónicos. Estas variables fueron las más fuertemente correlacionadas con la presencia de carpas dentro de los otros estudios de campo.

El Capítulo 5 es un análisis de la dinámica de los embalses a lo largo de tres años que representaron dos ciclos de colecta en tres embalses del Municipio de Acambay. Este capítulo es básicamente una descripción del sistema y permite generar hipótesis en su funcionamiento y los efectos que la carpa ejerce sobre su dinámica.

A partir de las discusiones de los tres capítulos anteriores, el Capítulo 6 explica de manera integral el funcionamiento de los embalses estudiados y los efectos que las carpas producen en éstos con ayuda de dos modelos conceptuales.

Parte III

Conclusiones

Finalmente, el último capítulo da como resultado de una serie de conclusiones derivadas de los de los capítulos anteriores, dentro de las cuales se analiza el papel de la carpa dentro del de un sistema somero limnético tropical y las diferencias de estas interacciones a distintas abundancias de carpas.

CAPÍTULO 1

EL ESTUDIO DE LOS SISTEMAS DULCEACUÍCOLAS SOMEROS: PROBLEMAS, SOLUCIONES Y PERSPECTIVAS.

Luis Zambrano

Resumen

El estudio de los embalses someros que abarcan gran parte de sus variables trae consigo beneficios tanto para la ecología teórica como para la generación de técnicas de conservación y restauración. Sin embargo, la realización de este tipo de estudios implica la resolución de problemas conceptuales y filosóficos tanto en la teoría de las redes tróficas como en los conceptos de escalas y análisis de datos. Este capítulo analiza los alcances y problemas que conlleva el hacer este tipo de investigación.

Introducción

Los sistemas dulceacuícolas siempre han sido parte importante en la vida económica, social y cultural de los seres humanos. A diferencia de muchos ecosistemas terrestres en donde es posible aislar ciertas zonas de las actividades humanas, prácticamente todos los lagos y ríos del mundo están en permanente contacto con el hombre. Los lagos afrontan problemas de eutrofización artificial, invasión de especies exóticas y extinción local de especies nativas en todo el mundo (Moss, 1992). Es quizá por esta razón que en los últimos años prácticamente toda la teoría generada en ecología de agua dulce se basa en investigaciones que cuentan como objetivo primordial el producir conocimiento para el adecuado manejo de un río o lago (Carpenter et al., 1998).

Para resolver problemas concretos, tales como la conservación de especies, es necesario involucrar a todos los factores bióticos y abióticos que interactúan dentro de la dinámica de un ecosistema (Franklin, 1993). Esta forma de investigación que contempla múltiples variables en el análisis del estudio de un ecosistema limnético ha traído como consecuencia la generación de nuevas propuestas dentro de la ecología teórica (Carpenter et al., 1998). Por lo tanto, la gran ventaja de este tipo de estudios es que no sólo pueden ser aplicados para resolver problemas concretos, sino que también generan conocimientos abstractos que influyen en los conceptos básicos teóricos de la ecología. Por ejemplo, la teoría de los efectos cascada (Carpenter et al., 1985) ha sido la base para las técnicas de biomanipulación en lagos templados y piedra angular para la generación de nuevos conceptos en redes tróficas.

En particular, la introducción de especies para acuicultura es una costumbre ampliamente practicada en todo el mundo desde hace muchas décadas (Hempel, 1993). Esta actividad es potencialmente generadora de grandes problemas en los sistemas limnéticos someros (Moss, 1992),

puesto que los efectos de las especies introducidas se observan a múltiples niveles del sistema, sólo hasta que los estudios recientes comenzaron a abarcar todas sus variables ha sido posible comprender los problemas que esta práctica ha generado en las dinámicas de los lagos someros.

El estudio de lagos someros presenta ventajas técnicas con respecto a los ecosistemas terrestres o marinos, puesto que su capacidad de respuesta a un disturbio es más rápida (Moss, 1992) y sus fronteras mucho más fáciles de delimitar (Tokeshi, 1995). Posiblemente por estas razones, ha sido factible estudiarlos abarcando un gran número de las interacciones bióticas y abióticas. Sin embargo, el aumento de la complejidad por la inclusión de múltiples factores tan disímiles ha producido que muchos de los conceptos en esta área no sean claros e incluso existan controversias entre los objetivos de los estudios (Neill, 1995). El número de factores físicos, químicos y biológicos que interactúan dentro de las dinámicas limnéticas generan una variedad infinita de variables de respuesta difíciles de cuantificar por la dificultad logística y los altos costos de colecta (Carpenter et al., 1998; Goldwasser y Roughgarden, 1997).

Aun cuando fuese posible la evaluación de todas las variables de respuesta, el análisis de los fenómenos desde esta perspectiva es complicado puesto que no suelen tener un comportamiento lineal. Por ejemplo, las interacciones biológicas no sólo están basadas en relaciones directas aisladas como competencia o depredación (Cornell, 1983; Sih et al., 1985; Schmitz, 1997), sino que el conjunto de las interacciones forma redes tróficas en donde gran parte de la estructura puede estar basada en relaciones de alto orden difíciles de cuantificar (Wotton, 1994; Vanni y Layne, 1997; Schmitz, 1997). La escala de resolución a la cual se pueden estudiar los sistemas es un segundo problema que produce este campo de la ecología y que está cambiando muchos conceptos en la forma de estudiar y analizar resultados (Schindler, 1998; Carpenter et al., 1998).

Estos dos tipos de problemas implican que para comprender a todo un sistema no basta con conocer el funcionamiento de sus partes fraccionadas. Por lo tanto, los métodos científicos tradicionales de deducción tienen que modificarse hacia una visión holista (Franklin, 1993). Las siguientes líneas intentarán profundizar en los problemas comunes al momento de estudiar a todas las comunidades que interactúan a diferentes niveles tróficos en sistemas limnéticos someros. También abarcarán los problemas de escala a los que se enfrentan los estudios que pretenden comprender a todo el sistema.

Las redes tróficas

La teoría general de redes tróficas surgió a partir de la necesidad de comprender las interacciones entre más de dos especies que se encuentran en diferentes escalones de la pirámide trófica

(Goldwisher y Roughgarden, 1993). Las explicaciones de estos estudios se basan primordialmente en el funcionamiento de las relaciones depredador-presa (Vanni et al., 1997), aun cuando las interacciones entre especies abarcan también a la competencia, el comensalismo, el amensalismo y el mutualismo. El objetivo final de estos estudios es el de conocer los puntos de equilibrio que están relacionados directamente con la dinámica poblacional de sus integrantes (Schmitz, 1997). Otra meta de estos estudios consiste en analizar las propiedades de las redes tróficas para cada sistema, como son el número de especies en la red (Martinez, 1991), la conectancia (número de interacciones entre los elementos de la red), la resiliencia (Pimm, 1982) y la resistencia en las interacciones (Paine, 1980).

Los modelos que intentan comprender estos sistemas comenzaron por buscar sus puntos de equilibrio, tarea muy difícil que desató controversias desde el inicio puesto que no es fácil siquiera definir cuáles pueden ser éstos (DeAngelis y Waterhouse, 1987). La controversia inicial estuvo ocupada con la definición de la estabilidad de un sistema por el número de especies e interacciones dentro de la red (Pimm, 1982). A partir de esta controversia inicial, surgieron diferentes enfoques que abarcan también la función de la especie dentro de la misma. Un ejemplo claro es el número de omnívoros en una red trófica el cual es considerado como uno de los factores indispensables para la modificación de la estabilidad del sistema (Powers et al., 1996). Otro factor es la presencia de especies clave: un depredador puede controlar la abundancia y diversidad de sus presas, evitando que por competencia se modifique la estructura de la comunidad a favor de algún competidor exitoso (Yodzis, 1993; Powers et al., 1996). A pesar de que el número de especies en una red trófica puede ser alto, es posible que algunas de éstas tengan las mismas características, esto es, que consuman las mismas presas y que sean consumidas por los mismos depredadores o que tengan la misma función dentro del ecosistema. Por lo tanto, pueden estar incluidas en un mismo conjunto como grupos funcionales de especies (Farnsworth y Ellison, 1996) o trofoespecies (Briand y Cohen, 1984; Yodzis, 1993). Un último concepto del control descendente (top-down), que vio la luz explicando los cambios en sistemas dulceacuícolas someros a partir de la única inclusión de un depredador en la punta de la pirámide trófica: un pez piscívoro (Carpenter et al., 1985).

La importancia de estos enfoques radica en la inclusión de un concepto basado en que no sólo el número de especies es importante dentro del sistema, sino también lo es la función o posición de los organismos dentro de la red trófica. Esto es, existen especies que cuentan con un peso específico desproporcionado a su presencia, medida en abundancia numérica o peso (Powers et al., 1996; Vanni et al., 1997). Así mismo, también es posible considerar que las interacciones depredador-presa no son las únicas que pueden regular toda la dinámica del ecosistema (Tilman y Pacala, 1993). Por lo tanto, para tener una aproximación más real, es necesario incluir factores

como el control ascendente (bottom-up), las cuales se basan en cambios en la cantidad de nutrientes que producen diferencias en la comunidad de fitoplancton y que desemboca en cambios contrastantes en toda la red trófica (Reynolds, 1984). También es posible incorporar a estos procesos aquéllos que se encuentran delimitados por los estudios de comunidades, esto es, dentro del mismo nivel trófico, como la competencia y el mutualismo (Cornell y Lawton, 1992). Finalmente, las interacciones indirectas como la facilitación pueden producir o alterar la estabilidad de un sistema (Schimtz, 1997). Dentro de los efectos indirectos es posible especificar el papel de aquellas especies que modifican los factores abióticos indispensables o limitantes para otras especies y que son conocidos como “ingenieros ecosistémicos” (Jones et al., 1994). Todos estos procesos pueden ser fundamentales en los cambios de estabilidad de los ecosistemas.

La inclusión de todos estos elementos dentro de los conceptos en el estudio de las redes tróficas ocasiona problemas desde su definición, puesto que, como ya vimos, ésta involucra exclusivamente las interacciones depredador-presa. La gran mayoría de estudios en la red trófica rara vez incluyen a otros tipos de interacción bióticas o factores abióticos, salvo algunos trabajos (ver DeAngelis, 1992; Vanni y Layne 1997). Sin embargo, al introducirlas no se desvirtúa la meta original de la teoría de las redes tróficas que es la de comprender, mediante las interacciones de las especies y comunidades, a los factores que derivan en la estabilidad, resiliencia y resistencia de un sistema determinado (Paine, 1980; Pimm, 1982; Schmitz, 1997). Por lo tanto, en este texto se utiliza el término de redes tróficas en un sentido amplio abarcando todo tipo de interacciones bióticas y los efectos de factores abióticos dentro de los sistemas analizados.

Las redes tróficas dulceacuícolas

Ejemplos de cómo el estudio de las redes tróficas puede abarcar todo tipo de interacciones bióticas y abióticas son los estudios de los lagos someros. Estos sistemas pueden contar con dos puntos de estabilidad con altas resiliencias: uno turbio dominado por fitoplancton y el otro transparente dominado por macrofitas (Scheffer et al. 1993).

Los mecanismos por el cual el sistema llega a estos puntos estables se basa en las teorías de las dinámicas ascendentes y descendente. Si existen condiciones para que se presente una explosión poblacional del fitoplancton sin ningún control debido a la alta concentración de nutrientes ocasionando por dinámicas generadas a partir del control ascendente (Dillon y Rigler, 1974; Reynolds, 1984) o por la falta de depredadores generando mecanismos de dinámicas asociadas al control descendente (Carpenter et al., 1985; Kerfoot y DeAngelis, 1989; Watson et al., 1992; Vanni y Layne, 1997), la dinámica del lago se dirigirá hacia un punto estable con agua turbia y bajas poblaciones de macrofitas (Scheffer, 1998). Por el contrario, si existen grandes poblaciones de

zooplancton que sean capaces de controlar al fitoplancton o éste no puede crecer porque el sistema es oligotrófico, hay más posibilidades de que las macrofitas pueblen todo el fondo y generen un ciclo de retroalimentación positiva guiando al sistema hacia un punto estable de transparencia dominado por plantas (Crowder y Painter, 1991; Hosper y Meijer 1993).

Muchos ejemplos experimentales o de campo apoyan esta idea. (Meijer et al., 1990; Soendergaard 1990; Schriver et al., 1995; Beklouglu y Moss 1996; Jeppesen et al., 1997; Perrow et al., 1997; Scheffer, 1998). Es claro que la dinámica de los sistemas dulceacuícolas someros cuenta con interacciones depredador-presa que los regulan, pero están supeditadas por otras interacciones, como la competencia y mutualismo, por las especies clave y los ingenieros ecosistémicos, y por factores abióticos como cantidad de nutrientes o la penetración de la luz en el agua.

Diferencias entre sistemas dulceacuícolas templados y tropicales

Partiendo de que las variables abióticas son relevantes en la dinámica de los ecosistemas dulceacuícolas, sería un grave error intentar explicar a los sistemas dulceacuícolas tropicales de la misma manera en el que se explican los templados. Entre ambos tipos de sistemas existen grandes diferencias en temperatura, ciclos de nutrientes y tipo de organismos que forman la red trófica. Puesto que la mayoría de los estudios están basados en lagos templados, existe una falta de conocimiento del funcionamiento de lagos tropicales y subtropicales. Sin embargo, el análisis de las diferencias, similitudes y analogías entre ambos tipos de sistemas pueden ayudar a generar hipótesis para funcionamiento de las dinámicas de los sistemas tropicales.

Por ejemplo, en lagos templados la temperatura es la condición primordial que afecta a la dinámica del fitoplancton (Wetzel, 1983; Reynolds, 1984). En invierno la temperatura es muy baja y esto impide que la población de fitoplancton aumente, mientras que en verano las altas temperaturas generan una condición propicia para que las algas crezcan (Scheffer, 1998). Por otra parte, la capa de hielo que se forma en invierno en los lagos que se congelan evita que se produzca una resuspensión de sedimentos causada por el viento y la acción de las olas (Scheffer, 1998). Como consecuencia, la estacionalidad de un sistema somero se puede enmarcar en una época de poca productividad biótica y alta transparencia del agua (invierno) y una de alta productividad (verano). El periodo de transición entre las épocas de baja y alta productividad es crítico, puesto que dependiendo de las condiciones iniciales de los factores que desatan los mecanismos ascendente y descendente se generará inevitablemente uno de los dos puntos estables de agua turbia o transparente (Scheffer, 1998).

Al contrario de lo que sucede en sistemas templados, la temperatura en sistemas tropicales nunca disminuye lo suficiente como para evitar que la producción de fitoplancton disminuya en

alguna época del año. Además, las interacciones demersales basadas en las relaciones depredador-presa entre el zooplancton y el fitoplancton son muy poco claras en este tipo de ecosistemas; la abundancia de zooplancton es menor en estos sistemas que en los templados (Fernando, 1994), posiblemente por la alta abundancia de pequeños peces zooplanctívoros (Gliwicz, 1994).

Considerando que la cantidad de nutrientes en muchos lagos tropicales (salvo cenotes o aquellos producto de manantiales) suele ser suficientemente alta como para permitir catalogarlos como sitios eutrofizados (Wetzel, 1983), bajo las mismas reglas que regulan a los lagos templados, los lagos subtropicales siempre estarían dominados por la comunidad de fitoplancton. Consecuentemente todos los sistemas dulceacuícolas estarían en un constante punto estable de agua turbia.

Es claro que muchos sistemas someros se encuentran en un estado eutrófico de alta turbidez y baja cobertura de plantas; sin embargo, muchos otros sistemas tienen poca productividad de fitoplancton y agua transparente (Ver capítulos 2 y 3). Inclusive, basados en la estructura de la comunidad fitoplanctónica, pueden ser considerados como sistemas oligotróficos (Rosas et al., 1993). Por lo tanto, es posible que los mecanismos que generan la dinámica de los lagos tropicales y los templados sean diferentes aun cuando el resultado final puede ser similar: sistemas estables de agua turbia y agua transparente.

Por otra parte, así como existen diferencias entre lagos tropicales y templados, también hay similitudes. La baja producción de los lagos templados ocasionados por la disminución en temperatura puede ser equivalente con la época en la cual los embalses están completa o parcialmente secos (previo a la temporada de lluvias). Por lo tanto, en los lagos someros subtropicales también existe una temporada de latencia en la que de muchos organismos se enquistan, se entierran o dejan bulbos resistentes a la falta de agua. Sin embargo, las dinámicas que regulan a un embalse somero tanto en la temporada de secas como en la de lluvias, además de los periodos de transición entre estas temporadas son desconocidas.

Un modelo con múltiples variables enfrenta el problema del grado de resolución al cual cada variable está siendo involucrada. No es fácil resolverlo puesto que en muchas ocasiones las respuestas a diferentes resoluciones son contradictorias. En la siguiente parte se analiza este problema dentro del contexto de las redes tróficas dulceacuícolas.

Los problemas de escalas en estudios de redes tróficas

Los problemas de escala son inherentes a los estudios de las redes tróficas (Schneider, 1995). El análisis de un sistema a baja resolución convierte en cajas negras los mecanismos en niveles más específicos, aunque una alta resolución aumenta la variación individual y hace más difícil

generalizar lo que está pasando en el sistema. El análisis de más de dos factores dentro de un sistema trae consigo una multiplicidad de respuestas, de las cuales no todas son reflejo de una realidad puesto que no existe una escala natural de los fenómenos ecológicos (Levin, 1992). Por lo tanto, gran parte de la interpretación del patrón de comunidades y redes tróficas depende de la escala a la que está caracterizado (Farnsworth y Ellison, 1996).

En el momento de analizar todo un sistema existe el riesgo de hacer un mal diseño, lo que lleva a la pseudorreplicación de los datos (Hurlbert 1984). Para evitar estos problemas estadísticos es posible hacer múltiples experimentos sobre un microcosmos aislando a cada uno de los elementos que integran al sistema (Drake et al., 1996). Estos problemas metodológicos se intentaron resolver a mediados de la década de 1980, seccionando al ecosistema y analizando a profundidad uno de sus subgrupos, lo que dio como resultado el conocimiento profundo de un grupo taxonómico (Kerfoot y DeAngelis, 1989). Aún cuando este método permite generar las pautas generales del comportamiento de las variables dentro del sistema apegándose a la rigurosidad del método científico y los requerimientos de la estadística formal (Drake et al., 1996), no producía suficiente información para generar teoría. Es una tarea inútil aislar a cada componente, estudiarlo en pequeños experimentos e intentar extrapolar los resultados a escalas mayores puesto que es usual que el desempeño de los elementos aislados en un estudio sea diferente a su comportamiento en una escala global (Carpenter, 1996). Por lo tanto, las interpretaciones basadas en la extrapolación directa de resultados en estudios de microcosmos a todo el sistema generalmente producen conclusiones erróneas sobre lo que verdaderamente está sucediendo en todo el ecosistema (Carpenter, 1996). Como consecuencia natural, han aparecido muchas teorías que intentan explicar las redes tróficas pero que están apartadas de toda realidad (Goldwasser y Roughgarden, 1997; Carpenter et al., 1998) y muchas otras que explican propiedades que quizá ni siquiera existen en la naturaleza (Lawton y Warren, 1988).

Es quizá por lo anterior que en años recientes ha venido aumentando el interés por estudiar a todos los elementos que constituyen un sistema, con el fin de comprender las respuestas generales hacia una perturbación dada (Schmitz, 1997; Carpenter, 1988). Pero el investigar a todo un sistema no significa el analizar cada una de sus partes hasta su máxima resolución. Los modelos que explican el funcionamiento de los ecosistemas están hechos para facilitar el entendimiento, incorporando únicamente las variables esenciales a su escala de resolución particular (Levin, 1992).

El definir que es una variable esencial produce una cierta subjetividad en el estudio que no es generalmente aceptada por la ciencia tradicional. Asumir esta subjetividad no es trivial puesto que para abarcar un proceso ecológico la escala queda reservada a criterios individuales. El grado de resolución en un estudio tanto de las variables como de sus interacciones varía dependiendo de

los objetivos del proyecto, puesto que las respuesta a cada escala generan diferentes realidades (Levin, 1992; Farnsworth y Ellison, 1996). En una oración, cada sistema cuenta con múltiples explicaciones dependiendo de la escala a la que es estudiado (Fisher, 1995).

Pero este no es el único problema de escalas dentro del estudio de los ecosistemas. También lo es la necesaria reducción del número de réplicas del fenómeno estudiado, rompiendo con esquemas estadísticos tradicionales para el análisis de los datos (Schindler, 1998). Por ejemplo, cuando se estudia el efecto de la concentración de nutrientes sobre la comunidad planctónica se puede utilizar un número ilimitado de unidades experimentales que son independientes y emplear la estadística para aceptar o desechar las hipótesis preestablecidas. Pero cuando se estudian los cambios estacionales del plancton en todo el lago considerando todas las variables involucradas, el número de unidades de estudio se reduce únicamente a un lago estudiado, dificultando el análisis estadístico.

Las escalas en los sistemas dulceacuícolas someros

Los problemas de resolución de escalas en sistemas semi-cerrados como los lagos han incorporando paulatinamente a la teoría ecológica (Neill, 1995). Los fenómenos imperantes en los sistemas son diferentes en las distintas escalas. A escalas mayores, procesos tales como la tectónica de placas, los cambios climáticos, la colonización, la especiación y la extinción son los que regulan el sistema, mientras que en escalas menores las interacciones ecológicas y los efectos abióticos son los que tienen mayor importancia (Brown y Nicoletto, 1991; Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs y Schluter, 1993; Underwood y Petraitis, 1993; Holt, 1993; Blondel y Vigne, 1993; Myers, 1995).

En las escalas cartográficas los lagos siempre han sido caracterizados como sistemas opacos y homogéneos (Fisher, 1995), por lo que sería lógico pensar que los procesos que regulan a los sistemas dulceacuícolas pertenecen a escalas pequeñas como las interacciones bióticas y los cambios diarios o estacionales (Myers, 1995), lo que haría que los estudios carezcan problemas en los cambios de escala. Sin embargo, dentro de los mismos sistemas dulceacuícolas existen patrones que están siendo regulados a diferentes escalas. Por ejemplo, globalmente la variación en las macrofitas en varios lagos puede estar explicada por la colonización, la morfometría o la transparencia en el agua. En los procesos que se manifiestan dentro del lago, los factores físicos más importantes en la dinámica son la pendiente, las olas y la profundidad. En un estudio con una resolución zonal los cambios del sistema pueden estar explicados por el tipo de sedimento o las interacciones bióticas (Fisher, 1995). Incluso existen fenómenos que se expresan en la interacción entre diferentes escalas; por ejemplo los cambios de turbidez a un nivel regional pueden influir en los procesos a pequeñas escalas como el establecimiento o sobrevivencia de las macrofitas.

Los niveles de resolución de escala en sistemas dulceacuícolas se pueden esquematizar en periodos de tiempo o de espacio. En la escala más baja de resolución, tres grandes grupos interactúan en todos los sistemas dulceacuícolas (Figura 1). En un bloque se encuentran los ciclos biogeoquímicos que son básicamente las condiciones y recursos que delimitan la parte abiótica de los nichos de las especies dentro del sistema. En un segundo bloque existen las interacciones bióticas pelágicas, en donde se encuentran los productores primarios (fitoplancton) y los consumidores primarios (zooplancton) y secundarios (zooplanctívoros). Estas dos primeras cajas han sido el objeto de atención de la gran mayoría de los investigadores que generan teorías que explican la dinámica de ecosistemas dulceacuícolas. Finalmente, el tercer bloque está basado en las interacciones bióticas del bentos, en donde se encuentran variables como los productores primarios sumergidos (plantas y algas sujetas al fondo), consumidores primarios (como epibiontes y otros invertebrados) y consumidores secundarios (depredadores del bentos como las carpas). A este nivel cada bloque es una caja negra en donde se producen cambios internos que afectan su propio desempeño y sus interacciones con los otros dos bloques.

Cada uno de estos grandes grupos se divide en variables con una resolución más precisa (Figura 2) que a su vez se pueden dividir en más factores cuando se analizan en resoluciones mayores. De esta manera, un estudio de fitoplancton en la columna de agua a diferentes escalas puede ir desde el mantenimiento de los individuos dentro de la columna de agua, la distribución de los organismos, la dinámica poblacional, la composición de especies hasta ensamblajes planctónicos (Reynolds, 1995). Los objetivos del trabajo tienen que ir de acuerdo a la escala; sería imposible realizar estudios del mantenimiento individual de los organismos dentro de la columna de agua para todo un ensamblaje planctónico. Además de las diferencias en la información obtenida en cada escala, la velocidad de respuesta también varía para cada resolución (Reynolds, 1995; Fisher, 1995). Así, los cambios en las dinámicas de las comunidades de peces son seis o siete órdenes de magnitud más lentos que las dinámicas de reacción de nutrientes o las interacciones del microplancton (Kerfoot y DeAngelis, 1989).

Las fronteras entre las escalas no están definidas y puede existir una interacción entre factores a diferentes niveles de resolución (Fisher, 1995). Esto trae consigo ventajas para una mejor explicación de lo que sucede en lagos someros si se analizan acertadamente procesos particulares que actúan a diferentes escalas de resolución (Kerfoot y DeAngelis, 1989). Un ejemplo claro es la ya mencionada teoría de los efectos cascada, la cual incorpora dentro de un estudio a escalas ciclos demográficos de todo un lago con peces piscívoros junto con cambios estacionales y fluctuaciones diarias dentro de un estrato de la columna de agua con el fitoplancton (Neill, 1995).

Conclusiones y perspectivas

El conocimiento de la ecología de los sistemas tróficos en sistemas dulceacuícolas es un tema que apenas comienza a ser estudiado. Aún quedan muchos conceptos por definir comprender y analizar. Además, si la generación de teoría pretende comprender en su totalidad el funcionamiento en las redes tróficas ésta debe incluir factores que por lo general no están contemplados como interacciones mutualistas o efectos de nutrientes dentro de los sistemas. Basados únicamente en modelos de depredador-presa para explicar la dinámica en una red trófica es posible aventurar teorías generales que puedan ser aplicadas a todo tipo de sistemas puesto que esta interacción funciona de manera similar en cualquier parte del mundo. Sin embargo, el aumento de factores involucrados en el funcionamiento de un sistema, como son otro tipo de interacciones o los mismos factores abióticos, hace muy difícil el poder generar teorías que puedan explicar todo tipo de redes tróficas, puesto que el comportamiento de las variables cambia en cada ecosistema. Es quizá por esto que las teorías que buscan generalizar las relaciones de estabilidad de la red trófica con número de interacciones en ésta se estrellan con una serie de contraejemplos generados por investigaciones de campo. Para producir teoría del funcionamiento de los ecosistemas basados en las redes tróficas es necesario considerar varios factores, además de la inclusión de nuevos elementos al sistema, tales como los problemas asociados a escalas o pruebas estadísticas diferentes a las comunes para probar las hipótesis.

El análisis de fenómenos producidos por la alteración humana, como puede ser la introducción de especies exóticas para cultivo, trae consigo dos grandes beneficios: por un lado, la generación de conocimientos para la teoría que rodea todo el tema de redes tróficas; por el otro estos conocimientos pueden ayudar a resolver problemas de manejo, conservación y restauración de ecosistemas. Sin embargo, el conocimiento previo del sistema es fundamental para escoger la escala de resolución adecuada de estudio, generar hipótesis cercanas a la realidad y evitar interpretaciones pobres de los fenómenos observados.

Referencias.

- Bekloughlu, M. y B. Moss. 1996. Existence of a macrophyte-dominated clear water state over a very wide range of nutrient concentrations in a small shallow lake. *Hydrobiologia*. 337: 93-106.
- Blondel, J. y J. D. Vigne. 1993. Space, time and man as determinants of diversity of birds and mammals in the Mediterranean region. En: Ricklefs R. E y D. Schluter (eds) *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press. Chicago.
- Briand, F. y Cohen. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*. 307: 264-266.
- Brown, J. H., y P. F Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *The American Naturalist*. 138: 1478-1512.

- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell y J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions in a lake productivity. *Bioscience*. 35:634-639.
- Carpenter, S. R. (ed) 1988. Complex interactions in lake communities. Springer-Verlag. London. 283 pp..
- Carpenter, S. R. 1996. Microcosm experiment have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology*. 77: 677-680.
- Carpenter, S.R., J. J. Cole, T. E. Essington, J. R. Hodgson, J. N Houser, J. F Kitchel y M.L. Pace. 1998. Evaluating alternative explanations in ecosystem experiments. *Ecosystems*. 1:335-344.
- Cornell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*. 122:661-698.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*. 61:1-12.
- Crowder, A. y D. S. Painter. 1991. Submerged macrophytes in Lake Ontario: Current knowledge, importance, threats to stability, and needed studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 48:1539-1545.
- DeAngelis, D.L. 1992. Dynamics of nutrient cycling and food webs. Chapman and Hall, London.
- DeAngelis, D. L. y J. C. Waterhouse. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs*. 57:1-21.
- Dillon, P.J. y F.H. Rigler, 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnology and Oceanography*. 19:767-770.
- Drake, J. A., G. R. Huxley y C. L. Hewitt. 1996. Microcosms as models for generating and testing community theory. *Ecology* 77:670-677.
- Farnsworth, E. J. y A. M. Ellison. 1996. Scale-dependent spatial and temporal variability in biogeography of mangrove root epibiont communities. *Ecological Monographs*. 66:46-66.
- Fernando, C. H. 1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical fresh-waters. *Hydrobiologia*. 272: 105-123.
- Fisher, S. G. 1995. Pattern, process and scale in freshwater systems: some unifying thoughts. En: Giller P. S., A.G. Hildrew y D.G. Raffaelli (eds) *Aquatic Ecology. Scale, Pattern and Process*. Blackwell Science, Cambridge.
- Franklin, J. F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes? *Ecological Applications* 3:202-205.
- Gliwicz, Z. M., 1994. Relative significance of direct and indirect effects of predation by planktivorous fish on zooplankton. *Hydrobiologia*. 272: 201-210
- Goldwasser, L. y J. Roughgarden. 1993. Construction and analysis of a large Caribbean food web. *Ecology*. 74:1216-1233.
- Goldwasser, L. y J. Roughgarden. 1997. Sampling effects and the estimation of food-web properties. *Ecology*. 78: 41-54.
- Hempel, E., 1993. Constrains and possibilites for developing aquaculture. *Aquaculture International*. 1:2-19.
- Holt, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communiites. En: Ricklefs R. E y D. Schluter (eds) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press. Chicago.
- Hosper, H., y M. -L. Meijer. 1993. Biomanipulation, will it work for your lake? A simple test for the assessment of chances for clear water, following drastic fish-stock reduction in shallow, eutrophic lakes. *Ecological Engineering*. 2: 63-72.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*. 54: 187-211.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Sondergaard, T. L. Lauridsen, L. J. Pedersen, y L. Jensen. 1997. Top-down control in freshater lakes with special enmphasis on the role of fish, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*. 342/343: 151-164.

- Jones, C. G., Lawton J. H. y Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. 69 373-386.
- Kerfoot, W. y D. L. DeAngelis. 1989. Scale-dependent dynamics: zooplankton and the stability of freshwater food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 167-171.
- Lawton, J.H. y P.H. Warren. 1988. Static and dynamic explanation for patterns in food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 242-245.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73:1943-1967.
- Martinez, N. D. 1991. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs* 61:367-392.
- Meijer, M.-L., M. W. De Haan, A.W. Breukelaar y H. Buiteveld 1990. Is reduction of the benthivorous fish an important case of high transparency following biomanipulation in shallow lakes? *Hydrobiologia*. 200/201:303-315.
- Moss, B. 1992. *Ecology of Fresh Waters. Man and Medium*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, pp.417.
- Myers, A. A. 1995. Biogeographic patterns in shallow-water marine systems and controlling processes at different scales. En: Giller P. S., A.G. Hildrew y D.G. Raffaelli (eds) *Aquatic Ecology. Scale, Pattern and Process*. Blackwell Science, Cambridge.
- Neill, W. E. 1995. Spatial and temporal scaling and the organization of limnetic communities. En: Giller P. S., A.G. Hildrew y D.G. Raffaelli (eds) *Aquatic Ecology. Scale, Pattern and Process*. Blackwell Science, Cambridge.
- Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interactions strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*. 49: 677-685.
- Pimm, S. 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall, London.
- Perrow, M. R., M.-L. Meijer, P. Dawidowicz, y H. Coops. 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia*. 342/343: 355-365.
- Powers, M. E., D. Tilman, J. E. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, D. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco y R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*. 46: 609-620.
- Reynolds, C. S. 1984. *The Ecology of Freshwaer Phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Reynolds, C. S. 1995. The role of fluid motion in the dynamics of phytoplankton in lakes and rivers. En: Giller P. S., A.G. Hildrew y D.G. Raffaelli (eds) *Aquatic Ecology. Scale, Pattern and Process*. Blackwell Science, Cambridge.
- Ricklefs, R. E y D. Schluter 1993. Species diversity. En: Ricklefs R. E y D. Schluter (eds) *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press. Chicago. pp.1-12.
- Rosas, I. A., R. Velasco, A. Belmont, A. Baez y A. Martinez 1993. The algal community as an indicator of the trophic status of Lake Pátzcuaro, Mexico *Environmental Pollution*. 80: 255-264.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall. London
- Scheffer, M., S.H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss y E. Jeppesen. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Tends in Ecology and Evolution* 8:275-279.
- Schindler, D. W. 1998. Replication versus realism: the need for ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*. 1:323-334.
- Schmitz, O. J. 1997. Press perturbations and the predictability of ecological interactions in a food web. *Ecology*. 78: 55-69.
- Schneider, D. C. 1995. Scale-dependent patterns and sepcies interactions in marine nekton. En: Giller P. S., A.G. Hildrew y D.G. Raffaelli (eds) *Aquatic Ecology. Scale, Pattern and Process*. Blackwell Science, Cambridge.
- Schriver, P., J. Bogestrand, E. Jeppesen y M. Soendergaard. 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: Large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology*. 33: 255-270.

- Sih, A., P. Crowley, M. Mcpeck, J. Petranka y K. Strohmeier 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 16: 269-311
- Soendergaard, M., E. Jeppesen E. Mortensen, E. Dall, P. Kristensen y O. Sortkjaer. 1990. Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing. *Hydrobiologia*. 200/201. 229-240.
- Tilman, D., S. Pacala 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs R. E y D. Schluter (eds) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press. Chicago.
- Tokeshi, M. 1995. Community ecology and patchy freshwatr habitats. En : Giller P. S., A.G. Hildrew y D.G. Raffaelli (eds) *Aquatic Ecology. Scale, Pattern and Process*. Blackwell Science, Cambridge.
- Underwood, A. J. y P. S. Petraitis. 1993. Structure of intertidal assemblages in different locations: how can local processes be compared? En: Ricklefs R. E y D. Schluter (eds) *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press. Chicago.
- Vanni, M. J., C. D. Layne y S. E. Arnott. 1997. "Top-down" trophic interacciones in lakes: effects of fish on nutrient dynamics. *Ecology*. 78: 1-20.
- Vanni, M. J. y C. D. Layne 1997. Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the "top-down" effect of fish on algae in lakes. *Ecology*. 78: 21-40.
- Watson, S., E. McCauley y J. A. Dowing. 1992. Sigmoid relationship between phosphorous alga biomass and algal community structure *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Scinece*. 49: 2605-2610.
- Wetzel, R. G. 1983. *Limnology*. Saunders College Publishing. London.
- Wotton, J. T. 1994 The nature and consequence of indirect effects in ecological comunities. *Anual Review of Ecology and Systematics*. 25: 443-446.
- Yodzis, P. 1993. Environment and trophodiversity. En: Ricklefs R. E y D. Schluter (eds) *Species d Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press. Chicago.

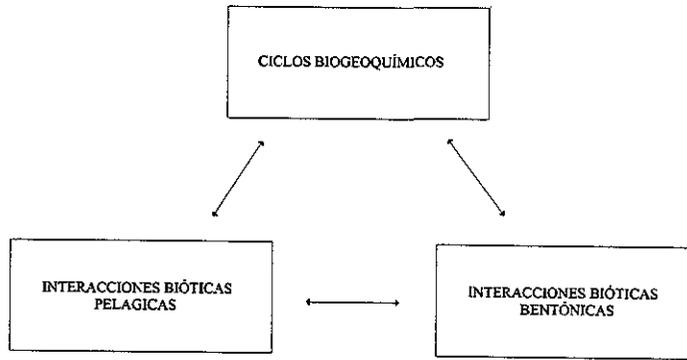


Figura 1. Grupos de variables que abarcan todas las interacciones estudiadas dentro de los sistemas dulceacuícolas.

RESOLUCIÓN BAJA	RESOLUCIÓN MEDIANA		RESOLUCIÓN ALTA	
Elementos Físico-químicos	Profundidad	Media Máxima		
	Temperatura	Estacional Relacionada a la profundidad	Cambios diurnos y nocturnos Cambios diurnos y nocturnos	
	Penetración de luz	Turbidez por fitoplancton Turbidez por sólidos suspendidos Sombra por macrofitas	Cambios diurnos en la productividad Resuspensión/sedimentación	
	pH	Estacional		
	Conductividad			
	Oxígeno y OEC	Estacional Relacionada a la profundidad	Cambios diurnos y nocturnos Cambios diurnos y nocturnos	
	Nutrientes	Fósforo	Reserva PO ₄ Fósforo soluble	Ciclo del fósforo Ornitofosfatos Fotosíntesis
	Nitrógeno	Nitrogeno total Nitrógeno orgánico NH ₄ NO ₃ NO ₂	Ciclo del nitrógeno Acumulación de materia orgánica Nitrificación Fijación de nitrógeno Oxidación	
	Silicio	Micro nutrientes Micro nutrientes		
Elementos Pelágicos	Productores primarios en el agua	Fitoplancton Algas filamentosas Microalgas flotantes	Producción de fitoplancton	Especies dominantes en la comunidad
	Zooplankton	Cladoceros Copepodos Rotíferos Otro	Cladoceros Copepodos	Diatomeas Euglenas Ciliados Ciliados
	Macrófitas	Macrófitas	Macrófitas	Macrófitas dominantes
Elementos del Bentos	Productores primarios en el fondo	Algas unicelulares Macrófitas sumergidas Macrófitas emergidas	Especies dominantes	Especies del benthopelágico
	Bentos	Algas Invertebrados Vertebrados	Especies dominantes Especies del benthopelágico	Algas Invertebrados Vertebrados

Figura 2. Niveles de resolución para cada uno de los grandes grupos que interactúan en los embalses someros. Los niveles de resolución para cada variable no implican los mismos tiempos de reacción.

CAPITULO 2

CAMBIOS DENTRO DE LOS SISTEMAS DULCEACUÍCOLAS AL INTRODUCIR EN LA RED TRÓFICA A UN INGENIERO ECOSISTÉMICO: LA CARPA COMUN (*Cyprinus carpio*)

Luis Zambrano

Resumen

La carpa común es una especie utilizada para la acuicultura que se ha introducido en ríos y lagos de todo el mundo. Este ciprínido cuenta con una dieta generalista y con una conducta y fisiología plásticas, lo que le permite adaptarse a casi cualquier condición. Sin embargo, precisamente por esta adaptabilidad, la carpa produce diversos cambios dentro de los ecosistemas por medio de dos vías: por un lado, la carpa afecta a las distintas comunidades limnéticas modificando las interacciones como la competencia, la depredación; por otro lado, la carpa cambia las condiciones y los recursos básicos de muchos organismos lo que la define como un “ingeniero ecosistémico”. Ambos tipos de efectos dependen de la abundancia con que este pez se encuentra en un lago y a las condiciones iniciales del sistema donde ésta es introducida. Por lo tanto, la carpa no siempre genera los mismos cambios. Esto ha producido una serie de polémicas en el momento de definir los efectos reales y potenciales de este bentívoro dentro de un determinado río o lago. Este capítulo es una revisión bibliográfica de los cambios ocasionados por las carpas en los ecosistemas dulceacuícolas en las que son introducidas.

Introducción

La carpa común (*Cyprinus carpio* L.) es un pez nativo de Asia, típico de sistemas acuáticos someros altamente productivos (Persson, 1991). Este organismo ha demostrado contar con estrategias para sobrevivir en una gran variedad de sistemas dulceacuícolas con condiciones contrastantes (profundidad, temperatura, precipitación, estados tróficos, diversidad de peces, entre otras). Particularmente, este pez sobrevive en sitios con condiciones adversas para la gran mayoría de organismos: sitios eutroficados, sin plantas, con agua turbia y concentraciones de O₂ tan bajas como 0.7 mg l⁻¹ (Maitland y Campbell, 1992). Su capacidad de reproducción y de rápido crecimiento en diferentes tipos de ecosistemas la coloca como uno de los organismos con mayor demanda para la acuicultura, siendo esta actividad la base para su dispersión artificial en casi todos los países de los cinco continentes. Por ejemplo, desde hace 250 años está establecida en Noruega (Kalaas y Johansen, 1995); en los últimos veinte años ha sido dispersada en varios lagos de Sudáfrica (De Moor y Burton, 1996); ha causado numerosos de problemas en Australia (Bales, 1992); está presente en todos los países de su propio continente; y en México reside desde hace un

siglo, aunque ha sido diseminada al 95% de los cuerpos de agua del país durante los últimos veinticinco años (Mujica, 1987).

La presencia de carpas en presas, lagos y ríos de todo el mundo ha generado opiniones opuestas con respecto a los efectos que provocan en los sistemas en los que son introducidas. Algunos investigadores afirman que las carpas son un agente deletéreo en el ecosistema puesto que pueden producir cambios en un sistema oligotrófico y diverso hasta convertirlo en uno eutrófico y poco diverso (Cahn, 1929; Crowder y Painter, 1991; Bales, 1992; Carvalho y Moss, 1995; Roberts et al., 1995). Otros investigadores argumentan que no generan ningún efecto negativo puesto que no producen ningún cambio en las comunidades limnéticas (Hde y Jvan, 1993; Popma et al., 1995) e incluso algunos llegan a proponerlas como organismos que ayudan a la restauración de lagos y ríos (Anderson, 1993; Sidorkewick et al., 1996). Por ejemplo, en el lago de Xochimilco hay letreros que proclaman la introducción de cinco mil organismos de carpa común como parte del programa de conservación y restauración del sitio. Las conclusiones contrastantes indican que a pesar de la cantidad de estudios realizados sobre este pez, aún existe mucha confusión en su biología y ecología, así como también en su papel, como un pez no nativo, dentro de la producción acuícola y la restauración de sistemas limnéticos.

Aun cuando este capítulo no profundiza en este tema, vale la pena mencionar que la introducción de la carpa no puede desligarse de la actividad económica que representa su cultivo (Hempel, 1993), particularmente en zonas rurales. Por lo tanto, a pesar de que las opiniones se basan en ecología limnética, muchas de éstas se encuentran fuertemente influenciadas por los beneficios económicos y/o sociales que representa su producción acuícola; sin embargo éstos fenómenos son ajenos a la dinámica de interacciones ecológicas que produce la carpa dentro de los ríos y lagos.

Independiente de la postura de cada investigador sobre la carpa y con base en los resultados de su trabajo, es posible afirmar que la fuente principal de interacción de este pez con el sistema se lleva a cabo por medio de sus hábitos alimentarios. Las relaciones de la carpa con el sistema se dividen en dos grandes grupos (Figura 1). El primero contiene las interacciones de la carpa con la red trófica y el segundo abarca los cambios que este ciprínido produce sobre elementos abióticos del sistema.

Los cambios producidos por la carpa mediante sus interacciones con la red trófica son confusos. La carpa no es un competidor de conducta agresiva (como los cíclidos), pero muchas de las poblaciones de sus competidores disminuyen una vez que ésta es introducida (Persson, 1991). A pesar de ser depredada por muchas especies, desde insectos hasta aves (Valdez González y

Montemayor-Leal, 1995), no es una presa que forme parte substancial de la dieta básica de sus depredadores. Su papel como depredador es desconocido debido a su capacidad de modificar la dieta dependiendo de la disponibilidad de recursos. Además, esta especie cuenta con una gran variedad de presas de las que se alimenta: desde algas hasta todo tipo de invertebrados pasando por el zooplancton (Bardach et al., 1972; Chapman y Fernando, 1994).

Del grupo de relaciones de la carpa fuera de las interacciones bióticas, los efectos más contundentes dentro del sistema son en el aumento de la turbidez (Bales, 1992; Roberts et al., 1995) y la concentración de nutrientes en el agua, particularmente del fósforo (Carvalho y Moss, 1995). La interacción con estos factores abióticos hacen que la carpa entre en la definición de *ingeniero ecosistémico*: “organismos que directa o indirectamente controlan la disponibilidad de recursos de otros organismos, cambiando los estados físicos de materiales bióticos o abióticos” (Jones et al., 1994). La carpa cambia recursos vitales en el agua para los productores primarios: los nutrientes y la luz.

Un último factor a analizar es que los cambios producidos por las carpas en ambos grupos no se pueden deslindar de una serie de dinámicas intrínsecas del mismo sistema acuático (Schindler, 1998). La capacidad de respuesta de los embalses receptores varía, y ésta depende de las diferentes condiciones iniciales e interacciones que ocurren en cada ecosistema dulceacuícola. Las características propias de la red trófica, como estabilidad, sensibilidad y resiliencia determinan en gran medida los cambios que se producirán al introducirse las carpas. Es decir, las carpas no provocan los mismos efectos en todos los lagos. La variación de estas características intrínsecas en los embalses puede generar cambios divergentes incluso en sistemas similares y cercanos. Por ejemplo, experimentos con encierros introduciendo ciprínidos en lagos vecinos tuvieron respuestas contrastantes: mientras que en un lago no cambió la dinámica, en otro aumentó la turbidez y la composición de toda la comunidad planctónica (Carpenter et al., 1987).

Este capítulo es una revisión bibliográfica basada en las interacciones de la carpa común (*Cyprinus carpio*) con las variables más importantes de un ecosistema dulceacuícola somero. En primer lugar se describen los hábitos alimentarios de las carpas como fuentes de variación sobre el sistema. Posteriormente se revisan los efectos de las carpas en diferentes niveles de las redes tróficas. Una tercera parte explica los cambios de las carpas como ingeniero ecosistémico.

Los Hábitos Alimentarios de la Carpa Común

Todos los cambios provocados por las carpas en diversos niveles de la comunidad limnética y como ingeniero ecosistémico son ocasionados por medio de estos hábitos. Por ello es fundamental hacer una revisión detallada del tipo de alimentación y los mecanismos de forrajeo que este pez utiliza.

La carpa común es omnívora, cambia su dieta en diferentes etapas de su vida y dependiendo de la cantidad de recursos que tiene disponibles. En estados larvales y juveniles, la carpa se alimenta primordialmente de zooplancton de tamaño pequeño como protozoos y rotíferos. En estados larvales mayores, la carpa se alimenta de zooplancton más grande como cladóceros, copépodos y larvas de insectos (Maitland y Campbell, 1992; Opuszynski y Shireman, 1993). En los estados juveniles, las carpas siguen siendo depredadores de larvas de vida libre; he incluso pueden comer hasta acociles de estadios primarios (observación personal).

Al crecer, la carpa se torna un organismo bentívoro. Al buscar comida, este pez draga el fondo con la boca, detecta y selecciona a su presa individualmente con las agallas mediante tamaño o por sabor (Sibbing, 1991) y la ingiere succionándola (Lammens, 1991), expulsando el sedimento por los opérculos. El fondo de un embalse con altas densidades de un bentívoro como la carpa común se encuentra lleno de pequeños cráteres distribuidos en toda el área (Scheffer, 1998). Sin embargo, es difícil saber si las carpas cuentan con algún tipo de patrón conductual para alimentarse. Aún se desconoce si estos peces se agregan para comer, si escogen previamente la zona que van a dragar, si el forrajeo es aleatorio, o si la región del lago donde se alimentan se encuentra asociada con algún factor como puede ser la concentración de alimento.

Es claro que en esta etapa la carpa ejerce un efecto directo como depredador sobre la comunidad bentónica. En análisis de contenido estomacal, las proporciones de las presas en las carpas varían de sistema a sistema. En sus estómagos se pueden encontrar desde semillas (Crivelli, 1981), varios tipos nemátodos y de larvas de insectos, principalmente quironómidos (Riera et al., 1991), huevos de pez (Miller y Beckman, 1996), almejas. Incluso, estos peces pueden practicar el canibalismo si la densidad es suficientemente alta. Las carpas también comen plantas en la ausencia de otros recursos (Crowder y Painter, 1991). Esta habilidad para obtener el máximo del recurso o cambiar cuando es escaso a otro menos accesible para sus competidores, le da la posibilidad de colonizar y establecerse en una amplia gama de sistemas con diferentes tipos de recursos alimentarios.

Interacciones en las Cadenas Tróficas

La carpa interactúa en todos los niveles de las redes tróficas (Figura 2). A pesar de que algunas de las interacciones de las carpas con elementos de la red trófica son absorbidas por la resiliencia del sistema, muchos de sus efectos son notables. Cada una de las interacciones presenta características particulares en las cuales la carpa genera cambios en los números poblacionales de los organismos con los que se relaciona. Las siguientes secciones analizan con detalle estas interacciones y sus consecuencias.

La carpa como presa

La carpa es presa de una gran variedad de depredadores, primordialmente en los estados de alevín y juvenil. Los alevines de las carpas (que miden entre 7 y 19 mm de longitud total) pueden ser consumidos por insectos acuáticos de las familias Libellulidae, Coenagrionidae y Notonectidae (Valdéz-González y Monetemayor Leal, 1995; Subasinghe, 1992) y por decápodos como los acociles. En estados juveniles, la carpa es presa de vertebrados como culebras acuáticas, anfibios carnívoros como sapos, ranas y ajolotes (observación personal), peces piscívoros (Raaf, 1990; Maitland y Campbell, 1992) como la perca *Perca flavilatus* (El Gammal, 1992) y aves acuáticas como patos, gallaretas y garzas. Sin embargo, en estado adulto la cantidad de depredadores disminuye, siendo el pez lucio (*Esox lucius*) el único depredador reportado.

El efecto de la depredación sobre el número poblacional de carpas puede ser muy grande, sobre todo en los primeros estados de vida. Con el fin de mantener una producción sostenida en su cultivo, los acuacultores recomiendan añadir el doble de organismos en estado de alevín que el número normal que se introduce en estado juvenil. En el primer estado, los insectos pueden causar un gran decremento poblacional; en particular, los hemípteros producen una reducción notable en el reclutamiento de juveniles (Subasinghe, 1992). Posteriormente, la depredación disminuye en estado juvenil, y entonces las tasas de mortalidad de las carpas depende de la competencia intraespecífica en sistemas donde son muy abundantes (Ver Capítulo 3).

A pesar de ser presa potencial de una gran variedad de depredadores, como recurso *C. carpio* parece no ser muy importante dentro de la cadena trófica donde es introducida. En acuacultura, es común que las carpas se introduzcan en estado juvenil precisamente para evitar su alta depredación. De esto se infiere que la carpa no es un recurso para sus depredadores en sistemas, como los templados, donde su reproducción es escasa. Sin embargo, puede ser presa para insectos en sistemas tropicales, donde la temperatura del agua está por arriba de los 18°C (Maitland y Campbell, 1992), condición esencial para que la carpa se pueda reproducir.

Es posible que las carpas, como presas, no estén generando un cambio en las comunidades de insectos depredadores, pues, al ser una especie de cultivo que antes no existía, se convierte en un recurso adicional para sus depredadores que son generalistas y que cuentan con otros recursos alimentarios. Por lo tanto, estos depredadores pueden sobrevivir y su población se puede mantener si los alevines de carpa desaparecen. No existen estudios energéticos del recurso adicional que produce a sus depredadores una población de carpa introducida.

La carpa como competidor

Cuando se introduce la carpa a un sistema, la reducción en biomasa de las especies nativas es normalmente atribuida a un efecto de competencia. Aunque el ciprínido compite con otros organismos por comida y sitios de reproducción (Bales, 1992), su estrategia no es la de ser un competidor agresivo por recursos, sino que consiste en resistir a condiciones que son adversas para otras especies. La carpa no sólo resiste malas condiciones ambientales, sino que su efectividad como depredador aumenta en condiciones altas de turbidez, contrario a lo que sucede con sus competidores (Persson, 1991).

La capacidad de modificar fisiológicamente tanto su crecimiento individual como su reproducción ante cualquier condición del sistema le produce ventajas competitivas sobre los organismos nativos. La tasa de crecimiento individual de la carpa varía con la disponibilidad de alimento (Lam y Shephard, 1988). Cuando la comida no es suficiente, este pez es capaz de liberar una hormona que suprime el crecimiento (Mann, 1991). La carpa también presenta plasticidad en su reproducción; en condiciones donde la posibilidad de supervivencia de sus crías mengua (bajas temperaturas, baja cantidad de alimento), las carpas no se reproducen, esperando hasta que las condiciones mejoren (Maitland y Campbell, 1992). Ambas estrategias evitan que tenga un requerimiento excesivo de energía en condiciones poco favorables.

Por lo tanto, su alta resistencia le ayuda a mantener una población constante mientras el resto de las especies con las cuales compite por recursos, que no cuentan con esta plasticidad, disminuyen en número poblacional (Grossman y De Sostoa, 1994). Este fenómeno es de particular importancia al considerar que las carpas pueden generar cambios dentro del sistema que le generan una superioridad en la competencia por recursos (este punto será retomado más adelante).

La carpa como depredador del bentos

Los efectos de las carpas sobre la comunidad bentónica son evidentes. *C. carpio* reduce la biomasa total de bentos (Tatrai et al., 1994) disminuyendo la población de tubificidos (Riera et al., 1991;

capítulo 4) o de quironómidos hasta en un 80% (Zur, 1979). También se han encontrado cambios en la diversidad, la composición y la distribución del bentos (Wilcox y Hornbach, 1991). Sin embargo, los efectos de la carpa sobre estas poblaciones pueden ser poco claros en organismos que cuentan con tasas de reproducción mayores a la presión de depredación que ejerce el ciprínido. La gran mayoría de las tasas de recuperación de los organismos bentónicos dependen de factores como la cantidad de macrofitas en el sistema (véase más adelante). Por lo tanto los efectos de las carpas sobre la comunidad bentónica no sólo dependen de su capacidad de depredación sino también de la cantidad de macrofitas en el sitio.

La acción depredadora de las carpas no sólo afecta a la abundancia y diversidad de bentos, sino que también influyen sobre su distribución espacial. La distribución de los organismos bentónicos es agregada con preferencia hacia el mejor sustrato (Flecker 1984; 1992). Los bentívoros pueden generar diferentes patrones en las concentraciones de organismos por unidad de área, haciendo la distribución del bentos en un lago más homogénea o más agregada. Sin embargo, estas hipótesis aún no han sido estudiadas. La distribución del bentos puede estar influenciada por otros factores además de la depredación. Es necesario realizar mayores análisis para descifrar si este ciprínido está afectando el sitio donde se ubican los organismos bentónicos.

Los cambios en la abundancia de macrofitas por la depredación de semillas no han sido estudiados. Es posible que la carpa no genere cambios negativos en la abundancia de macrofitas mediante la depredación de semillas. Incluso, en bajas densidades, la carpa puede funcionar como agente dispersor de semillas que sobreviven la digestión del depredador (Winfield y Townsend, 1991).

La carpa produciendo efectos indirectos

Los cambios en la red trófica de la carpa no sólo se reducen al producto de un efecto directo ya que, los efectos indirectos son posibles y comunes dentro de la dinámica de los sistemas limnéticos. Los efectos indirectos producidos por las carpas están basados en la reducción de las poblaciones de zooplancton causada por la depredación de este pez en estados juveniles (Figura 2).

La cadena alimentaria fitoplancton - zooplancton - pez zooplanctívoro es parte de un sistema trófico denominado "efectos cascada". Las altas densidades de un pez zooplanctívoro pueden crear una presión de depredación particularmente alta sobre la comunidad de cladóceros, disminuyendo así su abundancia en la columna de agua (Perrow et al., 1994; Sondergaard et al., 1990; van Dornk et al. 1990; Meijer et al., 1990; McQueen et al., 1990). Esto ocasiona que la presión que a su vez el zooplancton ejerce sobre el fitoplancton (Carpenter et al., 1987) disminuya,

evitando así que se produzca el control descendente o “top-down” (ver capítulo 1). En una oración, los efectos negativos causados por depredación sobre la comunidad de zooplancton generan efectos positivos sobre la comunidad de fitoplancton.

Los efectos indirectos producidos por la carpa zooplanctívora han sido evidentes en el aumento en la abundancia de la comunidad zooplanctónica una vez que la biomasa de la carpa disminuye por biomanipulación (Meijer et al., 1990). Sin embargo, las carpas no siempre causan una disminución en la comunidad zooplanctónica (Cline et al., 1994); cuando la densidad un depredador baja, normalmente éste no afecta a la población de zooplancton (Irvine et al., 1990), posiblemente porque la presión de depredación es menor a la capacidad de reproducción de la presa. En zonas templadas, donde es difícil que este ciprínido se reproduzca por las bajas temperaturas, el número de carpas en estado juvenil puede llegar a ser despreciable y por lo tanto incapaz de romper el control descendente zooplancton-fitoplancton. En estos sistemas, los efectos sólo se generarían en el momento al que la carpa sea introducida en estado juvenil; sin embargo, éstos serían temporales hasta que la carpa, al crecer, cambie de dieta.

Por otro lado, en zonas tropicales y subtropicales las carpas sí pueden reproducirse, con lo que constantemente existen ciprínidos con la capacidad de mantener baja la producción de zooplancton. Sin embargo, la cadena alimentaria fitoplancton - zooplancton - pez zooplanctívoro no es tan clara (Haberyan et al., 1995). En las zonas tropicales, tanto la densidad como el tamaño individual de las comunidades de cladóceros, copépodos y rotíferos, que conforma la base de la comunidad del zooplancton, son considerablemente más bajas que en zonas templadas (Crisman y Beaver, 1990). Por lo tanto, los efectos indirectos de la carpa sobre el fitoplancton no siempre son operantes.

Consecuencias en el sistema por los cambios producidos por la depredación

La importancia de los efectos directos e indirectos en el sistema ocasionados por la actividad depredadora de la carpa varía dependiendo de la función que ejercen las variables afectadas. La disminución en el zooplancton debida a la depredación de la carpa puede originar un cambio radical en el control descendente del zooplancton-fitoplancton, lo que produce un aumento de la turbidez en el agua, desencadenando con ello modificaciones en la dinámica de todo un embalse (ver Capítulo 1). En cambio, la disminución de organismos bentónicos origina tan sólo una baja en el recurso alimenticio para depredadores secundarios, lo cual no siempre provoca mayores consecuencias en el sistema. En estos términos, el peso específico de la carpa sobre todo el sistema como depredador del zooplancton es mayor que como depredador del bentos, aun cuando las

evidencias de sus efectos sobre la comunidad bentónica sean más fuertes que aquellas que ejemplifican sus efectos sobre la comunidad zooplanctónica.

Ingeniero Ecosistémico

De acuerdo con la definición de Jones et al. (1994), la carpa es un ingeniero ecosistémico, debido a que modifica las variables abióticas que son un recurso o una condición para algunos de los componentes del sistema. Las carpas aumentan tanto la turbidez como las concentraciones de nitrógeno y fósforo en el agua, nutrientes básicos para las algas (Figura 3). Los efectos de estos cambios repercuten en las diferentes comunidades de productores primarios. Una de las consecuencias en las variaciones de la columna de agua es la reducción de las macrofitas sumergidas, lo cual produce un cambio drástico en la heterogeneidad espacial del sistema y una disminución en la abundancia del bentos que vive asociada a éstas (ver Capítulo 1). En resumen, los efectos de las carpas sobre las variables abióticas pueden repercutir en el funcionamiento de todo el sistema, pudiendo éstos ser más drásticos que los efectos producidos por las interacciones con los diferentes elementos de la red trófica.

Para poder comprender qué pasa con cada uno de los factores involucrados arriba mencionados, los siguientes párrafos analizan los efectos potenciales que la carpa produce como ingeniero ecosistémico.

Cambios producidos en las variables abióticas

a) Turbidez en el agua

La carpa genera un aumento de la turbidez en el agua (Cahn, 1929; Crowder y Painter, 1991; Sidorkewicz et al., 1996; Bales, 1992; Gehrke y Harris, 1994; Roberts et al., 1995) por sus hábitos alimentarios. Al buscar comida, dragando el fondo, este ciprinido produce una nube de sólidos suspendidos cerca del sitio de forrajeo (Tatrai et al., 1994). Aun cuando estos sólidos se precipitan de nuevo al fondo, su consistencia se vuelve más suave y por lo tanto se puede provocar fácilmente una nueva resuspensión de sedimentos por cualquier perturbación, ya sea por el efecto de las olas, o por corrientes horizontales y verticales del agua (Scheffer, 1998). Esto produce que la columna de agua sea más susceptible a enturbiarse por un aumento en la concentración de sólidos suspendidos. La evidencia de que las carpas aumentan la turbidez en el agua ha sido reportada en países tropicales y templados de todo el mundo; desde estudios de campo en Australia (Bales, 1992) hasta estudios experimentales en Irlanda (Roberts et al., 1995) y en México (Capítulo 4).

b) Nutrientes

La biomasa de ciprínidos está directamente relacionada con la productividad primaria de un lago (Persson, 1991). Por ello, la producción de las carpas aumenta cuando son añadidos al sistema fertilizantes químicos o biológicos como frutas o excremento de gallinas (Popma et al., 1995).

Además de las entradas externas de nutrientes producto del cultivo de carpas, éstas a su vez promueven un aumento de las concentraciones de fósforo y nitrógeno en la columna de agua (Carvalho y Moss, 1995). Los mismos hábitos alimentarios que producen un aumento en la turbidez pueden también provocar una movilización de los nutrientes atrapados en el fondo de la columna de agua. Pero este aumento puede también llevarse a cabo por modificaciones a los balances de sus ciclos químicos. Por ejemplo, en la estructura vertical del fondo es común la existencia de una capa de unos 5 mm de grosor que se encuentra cerca de la frontera con el agua, la cual mantiene un balance entre una concentración mayor de fósforo en el sedimento y una menor en la columna de agua (Wetzel, 1983). El dragado de las carpas al alimentarse puede destruir esta capa y generar un cambio en el gradiente de fósforo entre el agua y el sedimento. De esta manera, los ciprínidos pueden aumentar hasta en un 30% la cantidad de fósforo en la columna de agua (Winfield y Townsend, 1991). Otra forma en que la carpa aumenta nutrientes en el agua es por medio de la excreción (Cline et al., 1994). En casos específicos, los ciprínidos pueden contribuir por esta vía con una quinta parte del amonio total disuelto (Tatrai y Verasitovánovics, 1986).

Contrarias a los efectos sobre la turbidez, las interacciones con los nutrientes son menos evidentes. A pesar de que se ha responsabilizado a las carpas de ser la segunda causa más importante de eutroficación en ríos y lagos ingleses (Carvalho y Moss, 1995), no siempre se ha encontrado que éstas tengan una implicación directa en el incremento de fósforo y nitrógeno en el agua en estudios experimentales (Dillon y Rigler, 1974; Roberts et al., 1995) ni de campo (Cline et al., 1994; véase Capítulo 3). Es posible que en bajas densidades de carpas, el sistema absorba los cambios que generan una eutroficación del lago (Brumley, 1991). La concentración de nutrientes en un sistema depende de las influencias externas (como el tipo de sedimentos que entran al embalse, lixiviación, fertilizantes entre otros) y del equilibrio del agua con el fondo. La resiliencia del sistema en este punto de equilibrio puede ser lo suficientemente grande para absorber algunos de los cambios producidos por el aumento de fósforo y nitrógeno en el agua (Scheffer et al., 1993). Por otro lado, si el sistema está eutroficado, las previas concentraciones de nutrientes pueden opacar el aumento potencial de su concentración por la introducción de carpas (Véase Capítulo 3), lo que haría que este efecto quede enmascarado por las condiciones iniciales del sistema.

A pesar de que los cambios en las concentraciones de nutrientes no sean tan claros, este efecto puede generar modificaciones a mediano y largo plazo. Es posible que en estudios a corto plazo, los sistemas tengan la capacidad de absorber estos cambios generados hacia la eutroficación producida por las carpas. Pero a largo plazo, el sistema puede verse saturado, modificándose los ciclos en todos sus niveles. Además, aun cuando los cambios directos producidos por el aumento en los nutrientes no son muy claros, este tipo de efectos pueden producir una disminución en la estabilidad del sistema (Scheffer et al., 1993).

Efectos por los cambios en las variables abióticas sobre los organismos de la red trófica

Los cambios en las variables abióticas ocasionados por las carpas repercuten de manera diferente en toda la red trófica. Para cada uno de los elementos de la red, estos efectos producen una disminución o un aumento en su capacidad para obtener recursos. Los organismos más afectados son los productores primarios puesto que los cambios generados se enfocan sobre la concentración de nutrientes y la penetración de luz en el agua, dos recursos básicos tanto para las algas como para las macrofitas.

a) Efectos sobre las plantas y algas flotadoras

Los cambios abióticos producidos por las carpas son mayoritariamente benéficos para los productores primarios que se encuentran flotando en la columna de agua. La turbidez no afecta directamente al fitoplancton ni a las plantas libreflotadoras (como el lirio acuático) puesto que estos organismos están cerca de la superficie y reciben suficiente luz para realizar la fotosíntesis independientemente de que el agua se encuentre turbia o transparente. Sin embargo, el hecho de que aumente la turbidez tiene un efecto indirecto positivo sobre estos organismos puesto que la falta de penetración de luz afecta negativamente a las plantas que compiten con el fitoplancton.

El aumento de nutrientes en la columna de agua también tiene efectos positivos en la comunidad fitoplanctónica, puesto que la abundancia de algas flotadoras está relacionada con la concentración de nutrientes en el agua (Reynolds, 1984; Watson et al., 1992). Por lo tanto, la proliferación de algas es una consecuencia natural una vez que las carpas aumentan las concentraciones de fósforo y nitrógeno, eutroficando al sistema (Gehrke y Harris, 1994). De esta manera, las carpas producen efectos positivos en las algas por dos vías: disminuyendo las poblaciones de la comunidad zooplanctónica, que son los principales depredadores del fitoplancton, y aumentando la concentración de nutrientes en la columna de agua.

Las plantas flotadoras son otro grupo de productores primarios que se favorecen con el aumento de nutrientes ya que, al igual que el fitoplancton, los absorben directamente del agua.

b) Efectos sobre las plantas y algas sumergidas

Como es de esperarse, los cambios que benefician a las plantas y algas flotadoras perjudican a sus competidores directos: las plantas enraizadas y algas bentónicas. Al disminuir la cantidad de luz que llega hasta el fondo, la capacidad fotosintética de las plantas enraizadas, especialmente de las sumergidas, se reduce hasta producir su muerte, sobreviviendo únicamente en zonas menos profundas (Moss, 1991). El aumento de la turbidez causa un cambio en la composición de la comunidad de plantas. Algunas de las especies de macrofitas son más vulnerables a la disminución de la penetración de luz como el caso de *Potamogeton pectinatus* (Sidorkewicz et al., 1996; Hootsmans et al 1996). Pero otras como *Elodea canadensis* pueden sobrevivir en aguas más turbias (Crowder y Painter, 1991). De esta manera, los cambios descritos no sólo benefician a los competidores de las plantas enraizadas como el fitoplancton sino que, también el aumento en la turbidez causa un cambio en el balance competitivo entre las mismas plantas enraizadas, beneficiando en la competencia a aquellas más resistentes a la falta de luz, las cuales por lo general son las denominadas malezas.

Como consecuencia general, el aumento de la turbidez en la columna de agua produce, por un lado, cambios en la composición de la comunidad de macrofitas enraizadas y, por otro lado, reduce el espacio donde las plantas se pueden establecer haciendo que queden restringidas a zonas más someras donde la luz llega hasta el fondo (Crowder y Painter, 1991) y disminuyendo su abundancia y diversidad (Figura 4).

c) Efectos sobre los animales

Las consecuencias directas para las poblaciones de animales por el cambio de turbidez en un sistema se basan únicamente en la disminución de la efectividad de los depredadores para alimentarse de sus presas cuando el agua es turbia, particularmente con los zooplanctívoros y los bentívoros (Persson, 1991). Esta condición le confiere a las carpas ventajas sobre sus competidores por recursos alimentarios. La disminución de la efectividad por parte de los competidores por un recurso puede generar una reducción en sus poblaciones cuando la turbidez en el agua aumenta.

No sólo las macrofitas y las algas sufren de los cambios ocasionados por la introducción de carpas sobre las variables abióticas; también existen consecuencias para las comunidades de animales demersales y bentónicas mismas que a continuación se analizan.

La carpa como un ingeniero ecosistémico diferente

El efecto general producido por los ingenieros ecosistémicos en los sitios donde habitan consiste en, a largo plazo, provocar un aumento en la abundancia de organismos y de diversidad local (Jones et al., 1997). Esto se explica porque un ingeniero ecosistémico aumenta la complejidad espacial de un sitio. Por ejemplo, al hacer represas los castores aumentan el área de colonización de aguas someras, donde puede existir una mayor abundancia y diversidad de organismos; en hábitats terrestres, los típicos ingenieros ecosistémicos son los árboles que producen más espacio al introducir la tercera dimensión para las comunidades vegetales y animales. De esta manera se generan condiciones para la existencia de epibiontes que van desde las bromelias hasta los monos aulladores.

Contrario a lo que causan la gran mayoría de los ingenieros ecosistémicos, las carpas reducen la diversidad a corto, mediano y largo plazo en los sitios donde son introducidas. La diferencia reside en que gran parte del efecto de las carpas como ingeniero ecosistémico produce una disminución en la heterogeneidad espacial del sistema, puesto que promueven la reducción de la comunidad de plantas acuáticas sumergidas generando consecuencias en la comunidad animal dulceacuícola. Las macrofitas enraizadas son el equivalente acuático de los árboles como ingenieros ecosistémicos mencionados por Jones et al. (1997) en hábitats terrestres, puesto que éstas proporcionan el recurso espacial para organismos de todos los niveles de la red trófica. Las plantas enraizadas son un recurso espacial de suma importancia para el mantenimiento de la abundancia y diversidad del zooplancton (Irvine et al., 1989; Schriver et al., 1995), del bentos (Wilcox y Hornbach, 1991), de los invertebrados epibiontes (Anderson, 1993; Roberts et al., 1995), de peces y de aves acuáticas (Crowder y Painter, 1991). Este recurso espacial puede ser de mayor importancia para la dinámica poblacional de presas de invertebrados ante la presión que ejercen sus depredadores (Wilcox y Hornbach, 1991).

Las macrofitas enraizadas no sólo se consideran como ingenieros ecosistémicos por el hecho de generar recursos espaciales dentro del sistema. Estas plantas tienen la función inversa de las carpas sobre los elementos abióticos. Por un lado, generan una barrera entre el fondo y el agua, evitando que la resuspensión de sedimentos sea mayor que su depositación (Scheffer, 1998). Esto, a su vez produce mejores condiciones de luz para una mayor colonización de plantas sumergidas. De esta manera, se forma un ciclo de retroalimentación positiva (Figura 4). Por otro lado, las plantas funcionan como sumideros de nutrientes (Crowder y Painter, 1991). Por lo tanto su reducción

produce un aumento en la concentración de nutrientes en la columna de agua, que es un recurso fundamental para las algas y plantas flotadoras.

Estos efectos podrían ser más notorios bajo la hipótesis de la estabilidad de dos puntos (Scheffer et al., 1993). La estabilidad del sistema se basa en variables como concentración de nutrientes, turbidez en el agua y comunidad de macrofitas. La carpa común es como un detonador o “switch” que provoca cambios de un sistema estable prístino a otro estable turbio (Hosper, 1994). Sin embargo, la intensidad del efecto de la carpa tiene que estar asociado con la condición inicial del sistema. En un sistema turbio y sin plantas, los efectos de las carpas son casi nulos, mientras que en un sistema transparente con plantas sumergidas los efectos se amplifican.

No todo tiene que ser negativo

Los estudios ecológicos en las comunidades están siempre enfocados hacia los efectos negativos que existen entre las especies; el hecho de que la gran mayoría de las teorías se orientan en estudios de competencia y depredación para delimitar los conceptos de comunidad y redes tróficas respectivamente es un ejemplo del gran valor que tienen los efectos negativos en la teoría ecológica. Un problema en estas teorías es que para comprender muchos de los fenómenos que suceden en una comunidad es necesario estudiar los efectos positivos entre organismos (Bertness y Callaway, 1994). Es posible que algunos de los atributos de la carpa como ingeniero ecosistémico bien utilizados puedan ser benéficos y utilizables para la restauración de un sistema. En bajas densidades la carpa puede ayudar a la dispersión y germinación de semillas de las plantas enraizadas (M. R. Perrow, comunicación personal). Asimismo, los efectos negativos sobre las plantas pueden ser utilizados en sitios donde el sistema está tapizado de malezas u organismos bentónicos nocivos (Anderson, 1993; Sidorkewicj et al., 1996).

Por otro lado, la carpa puede controlar por depredación o competencia a organismos que causan efectos similares o peores que la misma carpa en la comunidad. Existen ejemplos de lagos en donde la eliminación de bentívoros por biomanipulación dio buenos resultados a corto plazo: la transparencia aumentó y disminuyó la eutroficación causada por la población no controlada de fitoplancton; sin embargo, a largo plazo la eutroficación aumentó de nuevo por el incremento no controlado de un camarón zooplánctivo y filtrador, el cual estaba originalmente suprimido por competencia por los peces bentívoros antes de la biomanipulación (Meijer et al., 1994).

De la evaluación consciente de los posibles efectos (positivos y negativos) que generan las carpas en los diferentes sistemas donde es introducida se pueden generar nuevas teorías de la dinámica en los ecosistemas limnéticos someros. Además, las teorías pueden ser aplicables a planes

de manejo de estos sistemas con el fin de mejorar su aprovechamiento sin destruir la riqueza biológica de cada sitio.

Conclusiones

Los resultados tan dispares en las diferentes investigaciones de los efectos que genera la carpa en el ecosistema se deben a la amplia gama de interacciones de la carpa con el sistema donde es introducida.

Desde el punto de vista de la biología de la carpa, su alta capacidad para sobrevivir en prácticamente cualquier sistema dulceacuícola y sus hábitos alimentarios son las características más relevantes a considerar para comprender sus efectos potenciales sobre los ríos y lagos. En cuanto a sus interacciones con la red trófica, la carpa puede generar los cambios más importantes en el sistema como competidor y como depredador. Los ejemplos más claros de los efectos ocasionados por competencia con la carpa son la disminución de la abundancia de organismos pelágicos y demersales. El efecto más importante de la carpa como depredador es el de un potencial generador de los efectos cascada en el sistema.

Tanto la turbidez como los nutrientes en la columna de agua son afectados por las carpas por medio de varios mecanismos. Por ejemplo, las carpas aumentan el grado de eutroficación del lago directamente de dos maneras: movilizándolo los nutrientes del fondo hacia la columna de agua y por excreción. Pero también influyen en la concentración de nutrientes de manera indirecta, al provocar una disminución de la abundancia de las plantas que son los resumideros naturales de nutrientes en la columna de agua. Estos cambios de las variables que la carpa provoca por diferentes vías producen también ciclos de retroalimentación positiva. De esta manera, un aumento en la turbidez del agua genera una disminución de la cobertura de macrofitas, destruyendo la barrera natural entre el fondo y la columna de agua y promoviendo una resuspensión de sólidos que a su vez aumenta la turbidez del agua.

Si fuera necesario producir una regla general para todo tipo de ecosistemas que indique cuál de los mecanismos puede afectar el funcionamiento de toda la dinámica, una afirmación viable sería que sus interacciones con la red trófica no son tan importantes como aquellos provocados sobre las variables abióticas como ingeniero ecosistémico. Sin embargo, en casos particulares las interacciones del ciprínido dentro de la red trófica no dejan de ser importantes sobre todo a nivel poblaciones produciendo cambios en todo el ecosistema.

Los efectos de la carpa sobre el ecosistema, analizados desde cambios en la red trófica hasta su papel como ingenieros ecosistémicos, varían dependiendo de las condiciones iniciales del río o del lago. Los efectos de las carpas se amplifican en un sistema hospedero oligotrófico y prístino. Por el contrario, en un sistema eutrófico y turbio, los cambios generados por este ciprínido repercuten poco en el sistema.

Referencias

- Anderson, R. O., 1993. Effects of organic and chemical fertilizers and biological control of problem organisms on production of fingerling striped bass, *Morone saxatilis*. *J. Appl. Aquacult.* 2:119-149
- Bales, M., 1992. Carp and river environment deterioration --villain or innocent by-stander? *Newsl. Aust. Soc. Fish Biol.* 22: 26-27.
- Bardach, J.E., J. H. Ryther, y W. McLarney, 1972. *Aquaculture. The Farming and Husbandry of Freshwaer and Marine Organisms.* Wiley-Interscience. London.
- Bertness, M. D. y R. Callaway, 1994. Positive interaction in communities. *TREE.* 9:191-193.
- Brumley, A. E., 1991. Cyprinids of Australasia. In: Winfield I. J. y J. S. Nelson (eds) *Cyprinid fishes. Systematics, Biology and Exploitation.* Chapman and Hall. London.
- Cahn, A. R., 1929. The effect of carp on a small lake, the carp as a dominant. *Ecology.* 10:271-274.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, J. R. Hodgson, P. A. Cochran, J. J. Elser, M. M. Elser, D. M. Lodge, D. Kretchmer, X. He y C.N. von Ende, 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology.* 68:1863-1876.
- Carvalho, L. y Moss, B., 1995. The current status of a sample of english eites of epecial scientific interest subject to eutrophication. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 5:191-204.
- Chapman, G. y C. H. Fernando, 1994. The diet and related aspect of feeding of Nile Tilapia (*Oreochromis nilotius* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rise field in Northeast Thailand. *Aquaculture.* 123: 281-307.
- Cline, J. M., T. L. East y S. T. Threlkeld. 1994. Fish interactions with the sediment-water interface. *Hydrobiologia.* 275/276:301-312.
- Crivelli, A. J. 1981. The biology of the common carp, *Cyprinus carpio* L. in the Camargue, southern France. *J. Fish. Biol.* 18(3):271-290.
- Crisman, T. L. y R. Beaver, 1990. Applicability of planktonic biomanipulation for managing eutrophication in the subtropics. *Hydrobiologia.* 200/201:177-185.
- Crowder, A. y D. S. Painter, 1991. Submerged macrophytes in Lake Ontario: Current knowledge, importance, threats to stability, and needed studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(8):1539-1545.
- De Moor, I. J. y M. N. Brutton, 1996. Alien and translocated aquatic animals in southern Africa (excluding Zimbabwe and Mozambique) - Revised checklist and analysis of distribution on a catchment basis. *Ann. Cape Prov. Mus. Nat. Hist.* 19:305-344
- Dillon, P.J. y F.H. Rigler, 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnology and Oceanography.* 19:767-770.
- Flecker, A. S. 1984. The effects of predation and detritus on the structure of a stream insect community; a field test. *Oecologia.* 64:300-305.
- Flecker, A. S. 1992. Fish tróphic guilds and the structure of a tropical stream. Weak direct vs. strong indirect effects. *Ecology.* 73:927-940.

- Gammal, El, A. A., 1992. Predation by Nile perch *Lates niloticus* (L.) on *Oreochromis niloticus* (L.), *Cyprinus carpio* (L.), *Mugil* sp. and its role in controlling tilapia recruitment in Egypt. *J.Fish Biol.* 40: 351-358.
- Gehrke, P. C. y J. H. Harris, 1994. The role of fish in cyanobacterial blooms in Australia. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 45:905-915.
- Grossman, G. D. y De Sostoa, 1994. A Microhabitat use by fish in the lower Río Matarrana, Spain, 1984-1987. *Ecol. Freshwat. Fish*, 3:123-136
- Haberyan, K A., G. V. Umana, C. Collado y S. P. Horn, 1995. Observations on the plankton of some Costa Rican lakes. *Hydrobiologia.* 312(2):75-85.
- Hempel, E. 1993. Constraints and possibilities for developing aquaculture. *Aquaculture International* 1:2-19.
- Hde, H. I. y Z, J. C. Jvan, 1993. Assessment of impact of the introduction of exotic fish species in north-east Thailand. *Aquacult. Fish. Manage.* 24:279-289.
- Hootsmans, M. J., A. D. Drovandi, N. Soto Pérez y F. Weigman. 1996. Photosynthetic plasticity in *Potamogeton pectinatus* L. from Argentina: strategies to survive adverse light conditions. *Hydrobiologia.* 340:1-5.
- Hosper, H. 1994. An ecosystem-based approach for the restoration of shallow lakes in the Nehterland. *Lake Reserovir Management.* 9: 82
- Irvine, K., B. Moss y H. Balls, 1989. The loss of submerged plants with eutrophication II. Relationship between fish and zooplankton in a set of experimental ponds, and conclusions. *Freshwater Biology.* 22:89-107.
- Irvine, K., B. Moss, y J. Stanfield. 1990. The potential of artificial refugia for maintaining a community of large-bodied Cladocera against field predation in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia.* 200/201:379-389.
- Kalaas, S. y R. Johansen, 1995. The common carp (*Cyprinus carpio*) in Norway. *Fauna Norv. Ser A.* 16:19-28
- Jones, C. G., Lawton J. H. y Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos.* 69 373-386.
- Jones, C. G., Lawton J.H., y Shachak M., 1997. Positive and negative effects of organism as physical ecosystem engineers. *Ecology.* 78: 1946-1957.
- Lam, S. W. y K. L. Shephard. 1988. Some effects of natural food levels and high-protein supplement on the growth of carp. *Aquaculture.* 72: 131-138.
- Lammens, E., 1991. Feeding and behaviour. En: Winfield I.J. and J.S.Nelson (eds) *Cyprinid fishes. Systematics, Biology and Exploitation.* Chapman and Hall. London.
- Mann, K. H., 1991. Growth and production. En: Winfield I.J. and J.S.Nelson (eds) *Cyprinid fishes. Systematics, biology and exploitation.* Chapman and Hall. London.
- Maitland, P. S y R. N. Campbell, 1992. *Freshwater Fishes.* Harper Collins Publishers. London.
- McQueen, D. J., M. R. S Johanes, N. R. Lafontaine, A. S. Young, E. Longbotham y D. R. S. Lean, 1990. Effects of planktivore abundance on chlorophyll-a and Secci depth. *Hydrobiologia.* 200/201:337-341.
- Meijer M.-L., M. W. De Haan, A.W. Breukelaar y H. Buiteveld, 1990. Is reduction of the benthivorous fish an impoartant case of high transparency following biomanipulation in shallow lakes? *Hydrobiologia.* 200/201:303-315.
- Meijer M.-L., H. H. van Nes, E. H. R. R. Lammens, R. D. Gulati, M. P. Grimm, J. Back, P. Hollebeek, E. M. Blaauw y A.W. Breukelaar, 1994. The consequences of a drastic fish stock reduction in the large and shallow Lake Wolderwijd. the Netherlands. Can we understand what happened? *Hydrobiologia.* 275/276:31-42.
- Miller, A. I. y Beckman, L.G., 1996. First record of predation on white surgeon eggs by sympatric fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 125:338-340.

- Moss, B. 1991. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia* 200-201:367-377.
- Mujica, C. E. 1987. Los cuerpos de agua continentales adecuados por el cultivo de carpa. *Rev. Mex. Acua.* 9:7-10.
- Opuszynski, K. K. y J. V. Shireman, 1993. Strategies and tactics for larval culture of commercially important carp. *J. App. Aqua.* 2: 189-219.
- Perrow, M. R., B. Moss y J. Stansfield. 1994. Trophic interaction in a shallow lake following a reduction in nutrient loading: a long-term study. *Hydrobiologia.* 275-276: 43-52.
- Persson, L. 1991. Interspecific Interactions. In: Winfield I.J. y J.S.Nelson (eds) *Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation.* Chapman and Hall. London.
- Popma, T. J., R. P. Phelps, S. Castillo, L. U. Hatch y T. R. Hanson, 1995. Family-scale fish farming in Guatemala, Part 1: Outreach strategies and production practices. *J. Aquacult. Trop.* 10: 43-56.
- Raat, A. J. P., 1990. Production, consumption and prey availability of northern pike (*Esox lucius*), pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) and European catfish (*Silurus glanis*): a bioenergetics approach. *Hydrobiologia* 200/201:497-509.
- Reynolds C. S., 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton.* Cambridge University Press. Cambridge.
- Riera, P., J. Juget y F. Martinet, 1991. Predator-prey interactions: Effects of carp predation on tubificid dynamics and carp production in experimental fishpond. *Hydrobiologia.* 226(3):129-136.
- Roberts, J., A. Chick, L. Oswald y P. Thompson, 1995. Effect of carp, *Cyprinus carpio* L., an exotic benthivorous fish, on aquatic plants and water quality in experimental ponds. *Mar. Freshwat. Res.* 46(8):1171-1180.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes.* Chapman and Hall. London
- Scheffer, M., S.H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss y E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *TREE* 8:275-279.
- Schindler D. W., 1998. Replication versus realism: the need for ecosystem-scales experiments. *Ecosystems.* 1:323-334
- Schriver P., J. Bogestrand, E. Jeppesen y M. Sondergaard. 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: Large-scale enclosure experiments in shallow eutrophic lake. *Freshwat. Biol.* 33: 255-270.
- Sibbing, F. A. 1991. Food capture and oral processing. En: Winfield I.J. y J. S. Nelson (eds) *Cyprinid Fishes. Systematics, Biology and Exploitation.* Chapman and Hall. London.
- Sidorkewicz, N.S., A. C. Lopez-Cazorla y O. A. Fernandez, 1996. The interaction between *Cyprinus carpio* L. and *Potamogeton pectinatus* L. under aquarium conditions *Hydrobiologia.* 340: 271-275.
- Sondergaard, M., E. Jeppesen, E. Mortensen, E. Dall, P Kirsensen y O. Sortjaer. 1990. Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing. *Hydrobiologia* 200/201:229-240.
- Subasinghe, R. P. 1992. Hatchery diseases of freshwater fish in Sri Lanka. *Disease in Asian Aquaculture.* Fish health section, Asian fisheries Society, Manila (Philippines).
- Tatrai I., y Veraistvánovics. 1986. The role of fish in the regulation of nutrient cycling in Lake Balaton, Hungary. *Freshwat. Biol.* 16:417-424.
- Tatrai, I., E. H. Lammens, A. W. Breukelaar, y J. G. P. Klein Breteler, 1994. The impact of mature cyprinid fish on the composition and biomass of benthic macroinvertebrates. *Arch. Hydrobiol.* 13: 309-320

- Valdéz González, A. y J. Montemayor Leal, 1995 Predation potential of some aquatic insects (Pantala, Coenagrion, Tropisternus, Notonecta and Sigara) on common carp fry. *J. Appl. Aquac.* 25:77-82.
- Van Dornk, E., M. P. Grimm, R. D. Gulati y J. P. G. Klien, 1990. Whole -lake food-web manipulation as a mean to study community interaction in a small ecosystem. *Hydrobiologia.* 200/201:279-285.
- Watson, S., E. McCauley y J. A. Dowing, 1992. Sigmoid relationship between phosphorous alga biomass and algal community structure. *Can. J Fish Aq. Sci.* 49: 2605-2610.
- Wetzel, R. G. 1983. *Limnology.* Saunders College Publishing. London.
- Wilcox, T.P., y D. J. Hornbach, 1991. Macro-benthic community response to carp (*Cyprinus carpio* L.) foraging. *J. Freshwat. Ecol.* 6:171-183.
- Winfield I. J. y C.R. Townsend. 1991. The role of cyprinids in ecosystems. En: Winfield I.J. and J.S.Nelson (eds) *Cyprinid Fishes. Systematics, Biology and Exploitation.* Chapman and Hall. London.
- Zur, O. 1979. The appearance of chironomid larvae in ponds containing common carp (*Cyprinus carpio*). *Bamidgeh,* 31:105-113.

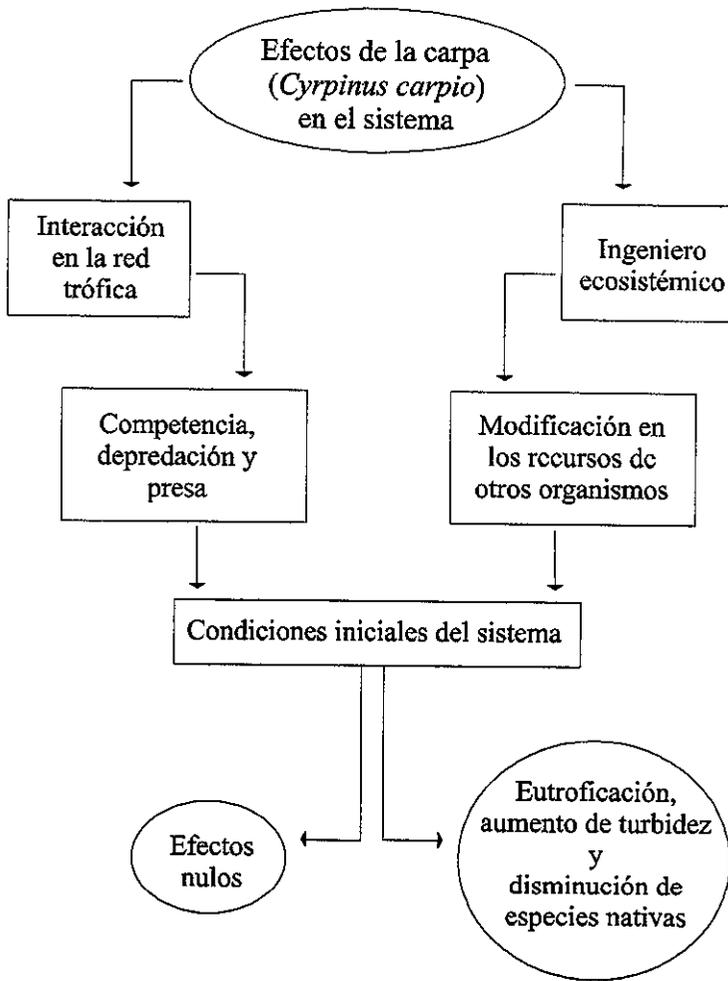


Figura 1. Tipos de efectos potenciales que la carpa genera dentro de sistemas limnéticos cuando es introducida. Por un lado los efectos de la carpa se traducen en cambios en la red trófica del sistema. Por el otro lado, la carpa puede modificar los recursos y condiciones de los organismos. Sin embargo, estos cambios pueden ser o no detectables dependiendo de las condiciones iniciales del sistema.

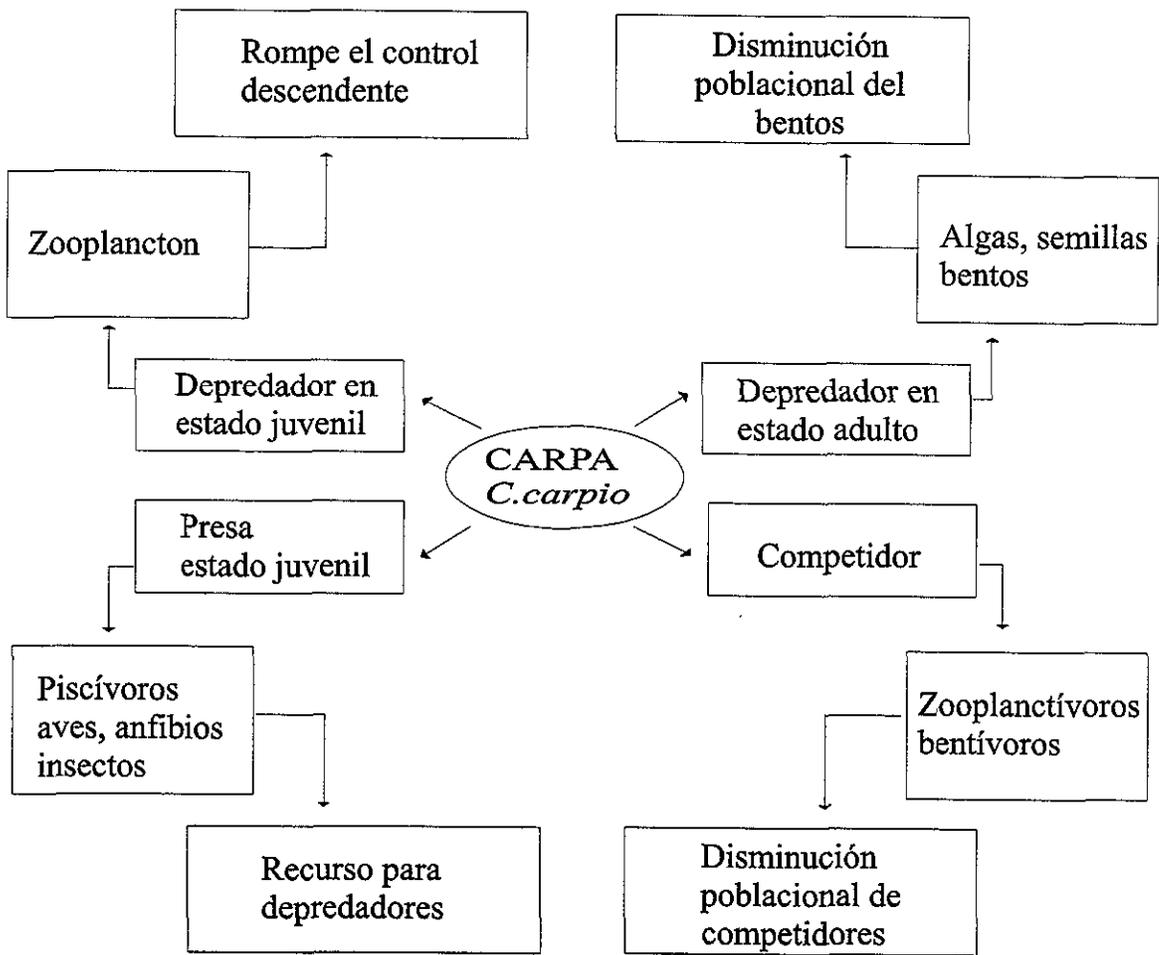


Figura 2. Interacciones de la carpa con la red trófica dulceacuícola. La carpa como depredador en estado juvenil puede afectar el control descendente del sistema al romper el eslabón de la cadena trófica en el zooplancton. Como depredador adulto afecta a la abundancia de organismos bentónicos. Puede ser un recurso adicional para los depredadores en estado juvenil. Finalmente, puede provocar una disminución en la abundancia poblacional de sus competidores.

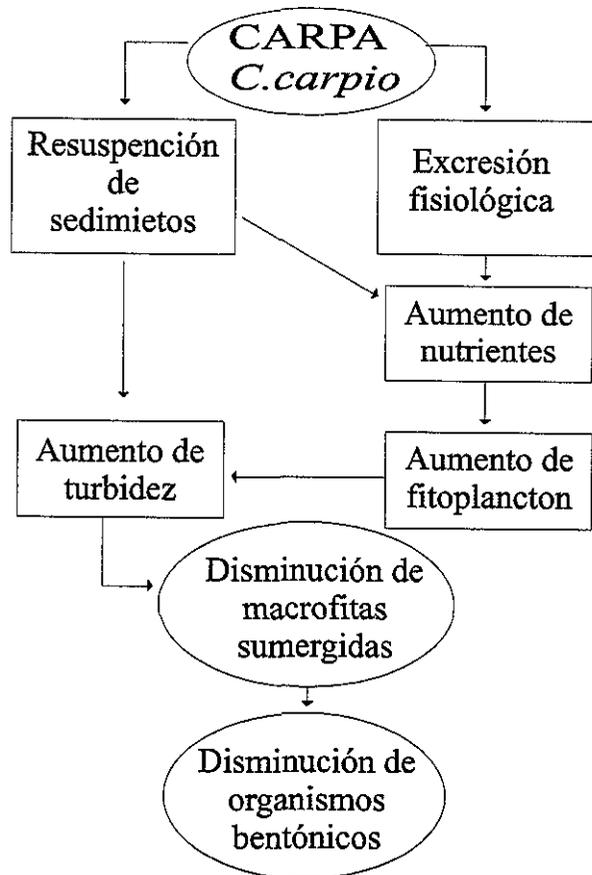


Figura 3 Interacciones de la carpa como ingeniero ecosistémico. Los efectos de la carpa a este nivel se pueden dividir claramente en dos: por un lado los cambio por el aumento de nutrientes en la columna de agua y por otro lado el aumento de turbidez en el sistema. Esto repercute indirectamente en la abundancia de las plantas y de los organismos bentónicos.

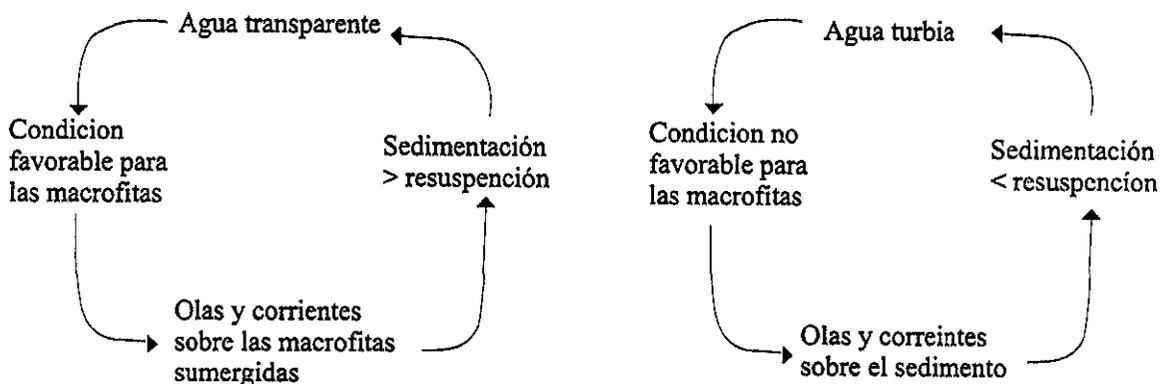


Figura 4. Ciclos teóricos de retroalimentación positiva y negativa dentro de un embalse somero, en donde factores como la turbidez y la abundancia de macrofitas son relevantes.

OBJETIVOS

El objetivo general del estudio es el generar información preliminar que ayude a comprender cuales son los efectos de la carpa común (*Cyprinus carpio*) sobre los sistemas subtropicales a donde es introducida. Existen una gran cantidad de embalses de bordos someros, o pozas, en la cuenca Lerma-Chapala, que pueden ser útiles para la realización de este objetivo. El gobierno ha generado una política de producción de carpas de consumo local para mejorar la nutrición de las comunidades que los rodean. Esta campaña de veinte años de producción de carpas ha generado una gran diversidad de bordos con respecto a la abundancia de carpas: desde los embalses que nunca han contado con su presencia, hasta aquellos que cuentan con altas densidades del pez de cultivo. En particular, este trabajo se basó en la colecta de datos de los embalses de bordos del Municipio de Acambay, que cuenta con embalses representativos de la cuenca.

Los efectos potenciales de la carpa común (*C. carpio*), dentro de los sistemas dulceacuícolas someros subtropicales pueden ser muy variados y producir cambios a diferentes escalas a diferentes grupos de los embalses someros subtropicales. Por lo tanto, el primer objetivo particular de este trabajo es el de identificar cuáles son las variables de estas pozas que pueden estar relacionadas con la presencia de carpas. El capítulo 3 aborda este objetivo basándose en un estudio de correlaciones con doce embalses de bordos estudiados en el Municipio de Acambay.

Sin embargo, el reconocer a las variables que se encuentran correlacionadas con las diferentes abundancias de carpas no implica que exista algún tipo de efecto o interacción por parte de las carpas hacia éstas. Por lo tanto es necesario comprender cuales son los mecanismos de interacción de la carpa con los elementos correlacionados del capítulo anterior. El capítulo 4 intenta resolver algunas de estas hipótesis buscando los mecanismos con los cuales las carpas interactúan con tres variables del sistema: la turbidez del agua, la comunidad de macrofitas y la comunidad bentónica.

También es necesario reconocer como funciona la dinámica de las variables que interactúan dentro de los embalses a lo largo del año. A partir de este análisis descriptivo sería posible comprender cuales son los efectos de las carpas en las pozas basados en sus interacciones con las variables del sistema. El capítulo 4 intenta describir la dinámica de tres embalses del

Municipio de Acambay durante dos años. En uno de estos embalses se cuenta con altas densidades de carpas con el fin de observar las diferencias en las dinámicas de estos embalses con la presencia y ausencia de las carpas.

Finalmente, con base en la discusión general de los tres capítulos de resultados es posible generar dos modelos que pueden explicar las interacciones de las carpas con las variables del sistema, y sus efectos sobre la dinámica de un embalse somero subtropical.

CAPITULO 3.

IMPACT OF INTRODUCED CARP (*Cyprinus carpio*) IN SUBTROPICAL SHALLOW PONDS IN CENTRAL MEXICO

Luis Zambrano, Martin R. Perrow, Constantino Macías García, Victor Aguirre Hidalgo

Abstract

In Mexico, as in many other subtropical and tropical countries, there has been a recent trend towards stocking non-native carp (*Cyprinus carpio*) in lakes and ponds as a source of food in rural areas. However, the results of a study in a series of small (1- 8 ha), shallow (< 2 m), semi-natural ponds in Acambay, a high altitude valley in the basin of the Lerma River in the volcanic belt in central west Mexico, illustrate that the stocking of carp over a threshold value may have a detrimental ecological impact at several trophic levels. Ponds with carp tended to be turbid with high levels of suspended solids, and with few rooted macrophytes and epibenthic invertebrates. In contrast, ponds without carp had clear water and abundant rooted macrophytes and associated invertebrates, particularly gastropod molluscs. The direct uprooting of macrophytes by benthic foraging carp appeared to be the most important mechanism in switching the ponds from a clear macrophyte-dominated to a turbid state. The subtropical study ponds thus appear to confirm the alternative stable-state hypothesis developed in temperate lakes, although the importance of benthic rather than pelagic interactions was emphasised. The implications of stocking carp for native fauna of high intrinsic conservation value and as a food supply for local people are outlined.

Introduction

It is now widely accepted that shallow lakes may exist in either of two alternative stable states, one dominated by phytoplankton and the other by submerged macrophytes, within a range of nutrient concentrations (Irvine et al. 1989, Scheffer et al. 1993). Either state is buffered by a variety of mechanisms, even in the face of an increase or decline in available nutrients (Moss et al. 1996). Theoretical models and practical experience of such dynamics are, however, largely restricted to temperate zones. Subtropical and tropical lakes, in contrast, are relatively poorly understood. With higher light availability and temperature, biological production is intuitively higher in tropical lakes, provided that nutrients are not limiting. Consequently, minimum phytoplankton biomass tends to be higher for a given nutrient status in tropical systems (Lewis 1990), although composition or seasonal dynamics do not appear to differ in any fundamental way (Kalff & Watson 1986, Matveev et al. 1992). With a protracted growing season, submerged macrophytes may also be expected to achieve higher biomass than in temperate systems, which, through a variety of mechanisms, may help to buffer any impact of an increase in nutrient loading (see Stansfield et al. 1997). A high primary productivity of phytoplankton may not be manifested as high density of individuals, or even biomass, of grazing zooplankton (Fernando 1994) in

tropical lakes, because of predation by characteristically abundant, productive and efficient fish stocks (Gliwicz 1994).

In temperate shallow lakes, the abundance and biomass of fish may be instrumental in the ultimate dominance of phytoplankton or submerged macrophytes, through two major pathways, either acting individually or in combination. Firstly, there may be top-down control of zooplankton with potential subsequent impact upon phytoplankton and, therefore, water clarity (the trophic cascade-Carpenter et al. 1987). Secondly, there may be a variety of direct and indirect mechanisms as a result of benthic foraging. These include the re-suspension of suspended solids (Szumiec 1989, Breukelaar et al. 1994), promotion of nutrient release (Tatrai & Istvanovics 1986, Tatrai et al. 1990, Cline et al. 1994) and uprooting of macrophytes (Ten Winkel & Meulemans 1984). The presence or absence of submerged macrophytes is a major determinant of fish community structure, especially the ratio of piscivores to zooplanktivores/benthivores (Bronmark & Weisner 1992). The impact of foraging fish in tropical waters, without a cold season, is predicted to be more intense than in temperate lakes, although little quantitative information is as yet available.

The introduction of fish, particularly members of the Cyprinidae, Cichlidae and Clupeidae, as a source of protein for human consumption, into tropical and subtropical lacustrine systems is continuing apace (Fernando 1991). Stocking of carp (*Cyprinus carpio*) is prevalent in Mexican rural zones, partly as a result of its high capacity to survive and grow in poor quality waters (Maitland & Campbell 1992). It has long been known that carp may have a dramatic impact on lake ecology (Cahn 1929). Introductions of carp and related species such as goldfish (*Carassius auratus*) may have severe negative impacts on native fauna and flora through changes in water quality and disturbance or depletion of shared resources in both temperate (Richardson et al. 1995) and subtropical systems (Brumley 1991). The current paper reports on the first attempt to assess the trophic impacts of stocking of carp in Mexico. The basic approach was to determine the general pattern of relationships between biological, chemical and physical parameters and carp biomass in a series of ponds in a valley of the Lerma river. The results of the study are discussed in the light of the alternative stable state hypothesis and its application to subtropical rather than temperate shallow lakes.

Study site

Data were collected from small (0.8-8 ha.), shallow (mean $\pm 1SE = 0.84 \pm 0.21$ m) ponds in Acambay in the Alto Lerma zone on the Mexican volcanic belt (altitude 2550 m) in central Mexico (19°57'N, 99°51'W). The region is delimited in the north by the Acambay-Tixmadeje fault system and in the south by the Venta de Bravo fault system. Acambay is in a valley into the Lerma River basin, identified as

being of conservation value because of its high density of endemic species. Some of these, including axolotl (*Ambystoma mexicanum*), crayfish (*Cambarellus montezumae*) and long-finned amarillo (*Girardinichthys multiradiatus*) (Espinoza et al. 1993), the latter a small live-bearing fish of the family Goodeidae, are present in the ponds. Some ponds are natural but most are artificial, created partly to provide irrigation for the surrounding agricultural land and the crops (mainly maize and wheat) it supports. Ponds are dependent on precipitation (903.8 mm per annum; García 1988) in the wet season beginning in June. The ponds tend to fill in July/August, coinciding with the heaviest rains. The annual average annual temperature is 14.2°C (maximum 16.8°C, minimum 10.6°C; García 1988). During sampling season water temperatures ranged from 8°C at 6.00 in the morning in the coldest day to 24°C at 13.00 in the afternoon in the hottest day.

In some ponds juvenile carp are stocked at 3-5 cm in length, often in densities $>2 \text{ m}^{-2}$ (above the governmental recommended stocking level of $0.5\text{-}2 \text{ m}^{-2}$), according to availability from the centres of production and left to grow for one or two years (preferably to a minimum of 20 cm) before being harvested, traditionally around Easter. This coincides with the peak of the dry season, when the ponds partially or even totally dry-out. The fish crop is insufficient to be of commercial interest. Relatively wealthy farmers may allow their workers to harvest the carp for their own consumption which they catch when the water level reduces to 20-30 cm, with a simple mesh bag or by hand. Subsistence farmers harvest the fish for their own purposes, although a number of fish are lost to poachers, who may use rifles to shoot carp where the water is clear. Although aquatic native fauna, including amphibians, fish and especially crayfish, is consumed to a greater or lesser extent by local people, carp is generally welcomed as an additional source of protein.

Methods

A variety of physical, chemical and biological variables across all trophic levels were quantified from the twelve study ponds at the onset of the dry season. Nine ponds were sampled from January to March 1995, and three in February 1996. Eight ponds were known to be stocked with carp, whereas four were thought to be carp-free. Unfortunately, some of the ponds dried out before data on all variables could be collected. Physical variables included pond morphometry (area in ha and mean depth in m), Secchi depth, and temperature. Water quality parameters were measured from a pooled sample (of three subsamples) of 1 litre of water collected around noon in each pond, according to the standard methods described by APHA (1985). These included total organic nitrogen (TON) and ammonia NH_3 by the Kjeldahl technique; nitrate (NO_3) by the Brusin Sulphate technique (see DGN 1986), and total phosphorus (TP) and

orthophosphate (PO_4) by the Stannous chloride method. The concentration (mg l^{-1}) of total suspended solids was obtained by the gravimetric method after ignition at 105°C .

Chlorophyll *a* concentration was used as an index of phytoplankton biomass and consequently primary productivity. This was determined using the fluorometric method (Lorenzen, 1966) from 50-500 ml of filtered water from a pooled sample of three subsamples taken at 10 cm under the water surface. As an index of macrophyte abundance, cover of rooted (submerged and emergent) and floating macrophytes was estimated within a 40 cm diameter circular frame (Necchi et al. 1995) at 5 sample points along each of twelve 10 m transects (60 samples per pond in total). Sampling thus encompassed the zone close to the littoral margin where the majority of any macrophytes occurred. As ponds were generally square, three transects were taken at equal distances along each side, originating from, and perpendicular to, the littoral margin.

Five samples of the entire water column (from 0.5 m to 1.9 m depth and 2-6 litres volume) were taken with a PVC tube (2 m length, 7 cm diameter) for zooplankton. The resulting pooled sample was filtered through a $200\ \mu$ mesh plankton net and stored in alcohol. In the laboratory the sample was made up to 200 ml. Five 5 ml subsamples were taken and the number of cladocerans and copepods in each determined.

The abundance (org. m^{-3}) of epibenthic invertebrates and small native fishes was estimated using a small beam net (Renfro 1962) along three transects of 12 m in length in each pond. The abundance (org. m^{-3}) of benthic organisms was estimated from a 5 litre pooled sample of mud taken by means of an Ekman grab in a variety of locations. Organisms were separated from the mud in the field by 3 sieves (4 mm, 2 mm and 0.4 mm mesh size) and identified and counted in the laboratory. An overall estimate of abundance of the various groups was provided by combining the estimates obtained by each sampling method.

Two multi-mesh gill-nets of 20 m in length, split into four panels of 5 m each with 1.27 cm, 5.71 cm, 7.62 cm and 8.9 cm (0.5-3.5 inches) mesh, respectively, were used to sample carp from 7-40 cm, covering the entire size range expected in the ponds. The first net was set at 90° to, and from, whereas the second was set in a transverse manner to the first in the middle of the pond. Nets were set in the hours of daylight during between 6-10 hours. The difference in the length of time the nets were set was found to be of little consequence as subsequent analysis of catch over the time period showed the bulk of captures occurred within 4 hours of the net being set. Data were expressed as catch per unit effort (CPUE) ha^{-1} by abundance and biomass.

Kendall coefficient of concordance (W; Siegel & Castellan 1988) was used to test the degree of association of variables within each of three groups, indicative of the likely trophic pathways of the impact of carp. The first group comprised the variables predicted to respond to an increase in nutrients

(Carvalho & Moss 1995). The second group consisted of those variables illustrative of potential top-down control of zooplankton by young carp (Carpenter et al. 1987). The third group was composed of those variables potentially affected by the benthic foraging action of carp. To indicate potential cause and effect, Spearman rank correlation coefficient (r_s) was used to describe the relationships between variables obtained from significant Kendall concordance coefficients (W). The nature of any significant relationships was then further qualified by determining the best-fit curve for the data (SIGMASTAT, 1993).

Results

Nutrient concentrations were typically high, with mean TP of $232 \mu\text{g l}^{-1}$ and mean TON of 1.7 mg l^{-1} (Table 1). All ponds were therefore classed as hypereutrophic (Wetzel 1983). However, a high nutrient concentration was not necessarily expressed as a high biomass of algae. Chlorophyll *a* concentrations ranged from 0.31 to $170 \mu\text{g l}^{-1}$ (Table 1) and appeared not to be related to the concentration of nutrients (Table 2).

Total macrophyte cover ranged from 4% to 98% divided between rooted (4-54%) and floating macrophytes (0-54%; Table 1). The abundance of rooted macrophytes was significantly positively related to Secchi depth (which ranged from 5-127 cm; Tables 1 & 2) and accordingly to the concentration of suspended solids (Table 2). Suspended, mostly organic, solids were of sufficient concentration (to 188 mg l^{-1}) to bestow a brown coloration in some ponds. The concentration of suspended solids was significantly related to the abundance of rooted macrophytes (Tables 1 & 2).

Populations of benthic and epibenthic organisms were variable but often relatively high (Table 1), with the invertebrate orders Malacostraca (the native crayfish *C. montezumae*), Insecta, Gastropoda, Lamellibranchia Ostracoda and Turbellaria represented. Insecta was present in all ponds for which data were available, Gastropoda in 64% and Malacostraca in 40%, while the rest of the orders appeared only in one pond.

The combined density of cladoceran and copepod zooplankton was low ($5-23 \text{ individuals l}^{-1}$). The potentially zooplanktivorous native *G. multiradiatus* occurred in all ponds and reached a high density $> 4 \text{ m}^{-3}$ (Table 1). The native amphibian *A. mexicanum* was only present in one pond and is thus unlikely to have had a general functional role in the structure of the trophic web.

Carp had been introduced into eight of the twelve ponds, although density varied from 0 to 4.8 CPUE and biomass ranged from 0 to 3623 g CPUE (Table 1). Because the seasonal nature of the ponds, carp were generally young and therefore relatively small (i.e. in pond 6 mean ($\pm 1\text{SE}$) length = $13.3 \pm 1.09 \text{ cm}$, mean ($\pm 1\text{SE}$) weight = $145 \pm 46.2 \text{ g}$). However, in pond 9, carp were much larger (mean ($\pm 1\text{SE}$))

length = 44.0 ± 5.26 cm, mean (± 1 SE) weight = 2150 ± 362 g) suggesting this pond had retained water for at least two seasons and probably as a consequence had not been harvested. Carp biomass was related to the benthic group of variables in the concordance analysis (Table 2), with significant negative correlations between carp and Secchi depth, rooted macrophytes and epibenthic organisms (Table 3). These relationships were non-linear (Figure 1).

Discussion

The partial or even total drying out of some ponds may have led to fundamental differences in the structure of the food web, confounding the interpretation of the impact of carp on the ponds. Ponds retaining water may have been expected to have more stable communities of macrophytes and epibenthic invertebrates and native fish than those subject to water loss. However, observations suggest that the speed at which macrophytes and benthos can colonise any pond was less than two months from the onset of the wet season. This suggests adaptations on the part of many of the plants and animals. For example, several of the macrophyte species may have resistant bulbs and seeds. Contrary to other studies on temporary ponds (e.g. Bazzanti et al., 1996), the potential dominance of less mobile, slow to colonise, groups, such as gastropods, in the ponds also suggests some resistance to drying-out.

The live-bearing strategy of the fish *G. multiradiatus* may be a specific adaptation to exploit temporary waterbodies as they become available. This fish is not thought to be tolerant of drying out, and its ubiquitous presence in the pond system indicates that the pond system is readily connected by the temporary streams that begin to flow at the onset of the wet season. It is therefore suggested that the resistance of several important components of the community to drying coupled with the speed of colonisation of others, exacerbated by the connection to temporary streams suggests that the temporary status of some ponds should not be the dominant factor in determining pond community structure.

The ready division of the ponds into those that were clear with a high coverage of rooted macrophytes and those that were turbid with a low coverage of rooted macrophytes within a narrow range of nutrient loading, conforms to the alternative stable state hypothesis proposed for temperate shallow lakes (Irvine et al. 1989, Scheffer et al. 1993). The negative exponential relationships between carp and macrophytes and Secchi depth is also supportive of the view that fish may not only have a critical role in determining the alternative states in subtropical as well as temperate lakes (Bronmark & Weisner 1992, Jeppesen et al. 1997), but that a threshold value (around a carp CPUE of 1) operates, after which any buffering mechanism is over-run and the water body rapidly switches between states (see Scheffer et al. 1993). Although further experimental work is required there are also indications of the nature of the fish-induced mechanisms responsible.

The lack of any relationship between carp and nutrients and chlorophyll *a* suggests that carp did not contribute to the overall nutrient values of the ponds, and thus to algal production, either through physiological processes or release through sediments (Breukelaar et al. 1994, Tatrai & Istvanovics 1986, Cline et al. 1994). The hypertrophic nature of the ponds is somewhat unexpected given their altitude and seasonal nature. However, Acambay valley is in a tectonic depression and the base volcanic rock is some 200 m below the surface and overlain with soil deposits potentially from the bed of an ancient lake (Ramirez-Herrera et al. 1994). Consequently, the area is favoured for agriculture. Evidence that the general source of nutrients was from run-off from the surrounding crops is provided by the high ammonia: nitrate ratio ($> 10:1$) indicating input of fertilisers (Wetzel 1983). The high proportion (mean $89.0 \pm 18.7\%$) of inorganic solids also suggests allochthonous input of chemicals (Table 1). We therefore suggest that the ponds would naturally be of significantly lower nutrient status and therefore most likely to be dominated by macrophytes rather than phytoplankton (Scheffer et al. 1993).

Although nutrients appeared abundant in the water, the ponds seem to have a relatively low primary productivity of algae (mean \pm SE = $24.03 \pm 20.94 \mu\text{g l}^{-1}$). This pattern may be linked to complex water chemical interactions at this level, such as changes in the limited availability of nutrient in a form for algal uptake. For example, the ratio of $\text{PO}_4:\text{TP}$ varied from pond to pond (mean \pm SE = 4.06 ± 1.04 , min. 1.07, max. 9.55) suggesting differences in the P cycle. However, currently it is unknown whether concentration of nutrients on this type of systems should be considered only as an upper limit for chlorophyll *a* productivity instead of a defined curve-fit between nutrients and algae densities (Scheffer 1998). Additionally, it is not clear whether this is an effect of an enhanced rate of cycling in the higher temperatures of the subtropics and whether carp do have some role in nutrient cycling.

The generally low biomass of algae in the ponds is intuitively likely to limit the size and structure of the zooplankton populations. The lack of a significant concordance correlation between *G. multiradiatus*, carp, zooplankton and chlorophyll *a* (Table 2), suggests that pelagic interactions were unimportant in these systems. This is further supported by the presence of only a few zooplankton in the diet of a small number carp ($n=100$) taken for analysis. There has been some suggestion that zooplankton populations are generally of insufficient size or lack suitable structure (i.e. lacking large grazing Cladocerans-although this is debated, Dumont 1994) in subtropical and tropical systems to be of importance in promoting clear water through algal control (Crisman & Beaver 1990), in contrast with the typical pattern in many temperate shallow lakes (Perrow et al. 1997).

Concordance analysis and subsequent correlations with suspended solids, Secchi depth and rooted macrophytes, suggests that the benthic foraging of carp (digging pits to 10 cm in depth - Ivlev 1961), exploiting what may be an abundant benthic resource is responsible for the observed patterns. This is supported by limited dietary samples, which mainly consisted of mud, epibenthic algae and benthic

fauna. Values of Secchi depth around 20-30 cm appeared to be the critical threshold value for the production of a high coverage of rooted macrophytes in the ponds. This in turn appeared to be dependent on the concentration of suspended solids. The latter are less strongly related to carp than to rooted macrophytes. The strong negative relationship between carp and rooted macrophytes may thus be more indicative of direct disturbance (Ten Winkel & Meulemans 1984, Kolasa & Weber 1995) than an indirect effect through shading (see Meijer et al. 1990, Breukelaar et al. 1994). Once the macrophytes are lost, the potential for sedimentation of solids may be dramatically reduced (James & Barko 1990).

The abundance of epibenthic invertebrates also declined rapidly for values of CPUE ha⁻¹ of carp > 1 (Figure 1), corresponding with the value at which macrophytes declined, suggesting an indirect rather than direct impact upon invertebrates (Tatrai et al. 1994). Moreover, as there was no relationship between carp and benthic organisms, which normally constitute the bulk of the diet (Lammens & Hoogenboezem 1991), a strong direct predation effect seemed unlikely. The proportion of gastropods in the community, the group intuitively linked to the abundance of macrophytes, also declined rapidly with macrophytes, from 60% (± SE 5.4) in ponds with CPUE ha⁻¹ of carp > 1 to 2.1% (± SE 0.4) in ponds with CPUE ha⁻¹ of carp > 1.

This preliminary correlational study results suggest that the introduction of a non-native benthivorous fish, carp, to the study ponds, has provoked a detrimental ecological impact, as predicted by other studies in both temperate and subtropical systems (e.g. Cahn 1929, Szumiec 1989, Brumley 1991, Breukelaar et al. 1994, Richardson et al. 1995). The effect appeared stronger than either nutrient enrichment from the surrounding arable land or partial drying-out for some ponds. On one hand, the loss of rooted macrophytes, possibly directly through uprooting during benthic foraging is intuitively likely to lead to a decline in biological diversity (Crowder & Painter 1991) in the ponds of this area of high intrinsic conservation, particularly for endemic fish, amphibians and reptiles. On the other, the lack of a detectable impact upon the native fish (*G. multiradiatus*) suggests otherwise; apparently, this native fish is not affected by changes in the bottom-benthos-macrophyte interactions. Moreover, as *G. multiradiatus* are also exploited as food by local people, at face value, the introduction of carp represents a net gain in the available food resource. However, the impact upon other exploitable natural food resources, such as the native crayfish (*C. montezumae*), and other endemic species of freshwater fish from nearby zones, is also unknown. As such species are consumed by the poorest people of the zone, there may also be sociological implications.

The relative costs and benefits of the introductions of carp clearly depend on a more thorough analysis of the impact upon native species, exploitable natural food resources and social consequences, than was possible in the current study.

In this paper we provided a baseline of the potential for trophic interactions within the ponds and some insight into the similarities and differences between subtropical and temperate shallow lakes. For example, benthic interactions may be dominant in subtropical and tropical systems. Further, more detailed, experimental work is required to unravel the interactions within the ponds and ultimately to determine whether the introduction of carp can be undertaken in a less detrimental and more sustainable manner, both in ecological and socio-economic terms.

Acknowledgements

We thank Donald DeAngelis, Hector Arita and Miguel Martinez-Ramos for their comments on the manuscript. This work was supported by grants from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), the British Council and Fundación UNAM.

References

- APHA, (American Publish Health Association), 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. 16th Ed. Amer. Pub. Health. Assoc. Washington. D. C.
- Bazzanti, M., S. Baldoni, M. Seminara, 1996. Invertebrate macrofauna of a temporary pond in central Italy -composition, community parameters and temporal succession. Arch. Hydrobiol. 137: 77--94.
- Breukelaar, A., E. Lammens, J. G. P. Klein Breteler & I. Tatrai., 1994. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll *a*. Freshwat. Biol. 32: 112--121.
- Bronmark, C. & S. E. B. Weisner, 1992. Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. Hydrobiologia. 243/244: 293--301.
- Brumley, A. R., 1991. Cyprinids of Australasia. In: Winfield I. J. & J. S. Nelson (eds.) Cyprinid Fishes- Systematics, biology and exploitation. Fish & fisheries series 3. Chapman & Hall, Ltd., London.
- Cahn, A. R., 1929. The effect of carp on a small lake: the carp as dominant. Ecology 10: 37--374.
- Carvalho, L. & B. Moss, 1995. The current status of a sample of English Sites of Special Scientific Interest subject to eutrophication. Aquat. Conserv. Mar. Freshwat. Ecosyst., 5: 191--204.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, J. F. Hodgson, P. A. Cocharn, J. J. Elser, M. M. Elser, D. M. Lodge, D. Kretchmer, X. He & C. N. Von Ende, 1987. Regulation of lake primary productivity food web structure. Ecology. 68: 1863--1876.
- Cline, J. M., T. L. East, S. T. Threlkeld, 1994. Fish interactions with the sediment- water interface. Hydrobiologia. 275/276: 301--3012.
- Crisman, T. L. & R. J. Beaver, 1990. Applicability of planktonic biomanipulation for managing eutrophication in the subtropics. Hydrobiologia. 200/201: 177--183.

- Crowder, A. & D. S. Painter, 1991. Submerged macrophytes in Lake Ontario: Current knowledge importance, threats to stability, and needed studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 1539--1545.
- DGN, 1986. Método Sulfato Brusina para determinar Nitratos. NMX-AA-79-1986. Dirección General de Normas. Secretaría de Comercio y Fomento Industrial. México.
- Dumont, H. J., 1994. On the diversity of the Cladocera in the tropics. *Hydrobiologia*. 272: 27--38.
- Espinoza, P. H., D. Gaspar & M. P. Fuentes, 1993. Listados faunísticos de México III. los peces dulceacuícolas mexicanos. Instituto de Biología, UNAM. México. D.F.
- Fernando, C. H., 1991. Impacts of fish introductions in tropical Asia and America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 24--32.
- Fernando, C. H., 1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical fresh-waters. *Hydrobiologia*. 272: 105--123.
- García, E., 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Offset-Larios México. D.F.
- Gliwicz, Z. M., 1994. Relative significance of direct and indirect effects of predation by planktivorous fish on zooplankton. *Hydrobiologia*. 272: 201--210.
- James, W. F. & J. W. Barko, 1990. Macrophyte influences on the zonation of sediment accretion and composition in a north-temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.* 2: 129--142.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L. J. Pedersen, & L. Jensen, 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of fish, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*. 342/343: 151--164.
- Irvine, K., B. Moss & H. Balls, 1989. The loss of submerged plants with eutrophication II. Relationships between fish and zooplankton in a set of experimental ponds, and conclusions. *Freshwater Biology* 22: 89--107.
- Ivlev, V. S., 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes.* (Transl. by D. Scott), Yale University Press. New Haven
- Kalff, J. & S. Watson, 1986. Phytoplankton and its dynamics in two tropical lakes: a tropical and temperate zone comparison. *Hydrobiologia*. 138: 161--176.
- Kolasa, J. & L. Weber, 1995. Relationship between the spatial scale and biotic variability in a wetland ecotone. *Hydrobiologia*. 303: 61--67.
- Lammens, E. H. R. R. & W. Hoogenboezem, 1991. Diets and feeding behaviour. In: I. J. Winfield & J. S. Nelson (eds.), *Cyprinid Fishes-Systematics, biology and exploitation.* Fish & Fisheries Series 3, Chapman & Hall., London.
- Lewis, W. M. Jr., 1990. Comparisons of phytoplankton biomass in temperate and tropical lakes. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1838--1845.
- Lorenzen, C. J., 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentrations. *Deep-Sea Research*. 13: 223--227.
- Matveev, V., C. C. Martinez, S. M. Frutos, & Y. Zalocar De Domitrovic, 1992. Population control in planktonic crustaceans of a subtropical lake during seasonal succession. *Arch. Hydrobiol.* 124: 1--18.
- Maitland, P. S. & R. N. Campbell, 1992. *Freshwater Fishes.* Harper Collins Publishers, London.
- Meijer, M.-L., M. W. De Hann, A. W. Breukelaar, & H. Buitveld, 1990. Is reduction of the benthivorous fish an important case of high transparency following biomanipulation in shallow lakes? *Hydrobiologia*. 200/201: 303--315.
- Moss, B., J. Stansfield, K. Irvine, M. R. Perrow, & G. L. Phillips, 1996. Progressive restoration of a shallow lake: a 12-year experiment in isolation, sediment removal and biomanipulation. *J. Applied. Ecology*. 33: 71--86.
- Necchi, O. Jr., L. H. Z. Branco, & C. C. Z. Branco, 1995. Comparison of three techniques for estimating periphyton abundance in bedrock streams. *Arch. Hydrobiol.* 134: 393--402.
- Perrow, M. R., M.-L. Meijer, P. Dawidowicz, & H. Coops, 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state

- of the art. *Hydrobiologia*. 342/343: 355--365.
- Ramirez-Herrera, M. T., M. A. Summerfield, & M. A. Ortiz-Pérez M. A., 1994. Tectonic geomorphology of the Acambay graben, Mexican Volcanic Belt. *Z. Geomorph. N. F.* 38: 151--168.
- Renfro, W., 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. In: Galveston Biological Lab. June 30. U. S. Fish and Wild. Serv. Circ. 161: 86--87.
- Richardson, M. J., F. G. Whoriskey, L. H. Roy, 1995. Turbidity generation and biological impacts of an exotic fish *Carassius auratus*, introduced into shallow seasonally anoxic ponds. *J. Fish Biol.* 47: 576--585.
- Scheffer, M., 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman & Hall. London.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M. -L. Meijer, B. Moss, & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *TREE*. 8: 275--279.
- Siegel, S. & J. N. Castellan Jr., 1988. *Nonparametric Statistic for Behavioral Sciences*. McGraww-Hill International Editions 399pp.
- SIGMASTAT, 1993. Jandel Scientific Corporation V.1 USA.
- Stansfield, J. H., M. R. Perrow, L. D. Tench, A. J. D. Jowitt, & A. A. L. Taylor, 1997. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia*. 342/343: 229 -- 240.
- Szumiec, M. A., 1989. The role of carp, temperature and morphometry in solar radiation transmission in ponds. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 33: 571--577.
- Tatrai, I. & V. Istvanovics, 1986. The role of fish in the regulation of nutrient cycling in Lake Balaton, Hungary. *Freshwat. Biol.* 16:417--424.
- Tatrai, I., G. Toth, J. E. Ponyi, J. Zlinszky, & V. Istvanovics, 1990. Bottom-up effects of bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton. *Hydrobiologia*. 200/201: 167--175.
- Tatrai, I., E. H. R. R. Lammens, A. W. Breukelaar, & J. G. P. Klein Breteler, 1994. The impact of mature cyprinid fish on the composition and biomass of benthic macroinvertebrates. *Arch. Hydrobiol.* 131:309--320.
- Ten Winkel, T. E. H. & J. T. Meulemans, 1984. Effects of fish upon submerged vegetation *Hydrobiol. Bull.* 18: 157--158.
- Wetzel, R. G., 1983. *Limnology*. Saunders College Publishing, USA.

Table 1. Parameters of physical, chemical and biological variables in the 12 study ponds sampled.

Tot. = total, In. = Inorganic, Org. = Organic, Phyto. = Phytoplankton, C.a = Chlorophyll *a*, Cla. = Cladocera, Cop. = Copepoda, F.F. = Free floating macrophytes, Rtd. = Rooted macrophytes, Epi. = Epibenthic, Ben. = Benthic, Gm = *G. multiradiatus*, Cc = *C. carpio*, n.d. = no data

Pond number	Physical and Chemical data											Biological data											
	Size	SD	Phosphorous		Nitrogen				Suspended Solids			Phyto	Zooplankton			Macrophytes			Invertebrates		Vertebrates		
without carp	(ha)	(m)	PO ₄	Tot.	NO ₃	NH ₃	Org.	Tot.	In.	Org.	Tot.	C.a	Cla.	Cop.	Tot.	F.F.	Rtd.	Tot.	Epi.	Ben.	Gm	C(n)	C(g)
			(mg l ⁻¹)	(n l ⁻¹)	(n l ⁻¹)	(n l ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(n m ⁻³)	(n m ⁻³)	(n m ⁻³)	(CPUE ha ⁻¹)	(CPUE ha ⁻¹)									
1	4.96	0.90	n.d.	1.0	9.1	10.6	19.6	n.d.	n.d.	n.d.	62	7000	0.2	0.0	0								
2	8.02	0.53	0.06	0.06	0.00	0.05	0.97	1.02	3.0	0.0	3.0	1.8	5.7	17.5	23.2	54	38	93	n.d.	1800	n.d.	0.0	0
3	0.85	n.d.	0.03	0.13	0.03	0.05	2.64	2.72	23.0	7.0	30.0	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	0.0	0
4	2.50	1.27	0.01	0.21	0.07	0.08	0.28	0.43	n.d.	n.d.	11.4	0.3	11.1	9.6	20.7	16	54	85	20	2740	0.5	0.0	0
Mean	4.08	0.90	0.03	0.13	0.03	0.06	1.30	1.39	13.0	3.5	14.8	1.0	8.6	12.6	21.2	35	46	89	41	3847	0.4	0.0	0
se	2.70	0.30	0.02	0.06	0.03	0.01	0.99	0.97	10.0	3.5	11.3	0.6	2.2	3.5	1.5	19	8	4	21	2263	0.1	0.0	0
with carp	(ha)	(m)	PO ₄	Tot.	NO ₃	NH ₃	Org.	Tot.	In.	Org.	Tot.	C.a	Cla.	Cop.	Tot.	F.F.	Rtd.	Tot.	Epi.	Ben.	Gm	C(n)	C(g)
			(mg l ⁻¹)	(n l ⁻¹)	(n l ⁻¹)	(n l ⁻¹)	(%)	(%)	(%)	(n m ⁻³)	(n m ⁻³)	(n m ⁻³)	(CPUE ha ⁻¹)	(CPUE ha ⁻¹)									
5	1.56	0.73	0.04	0.30	0.00	0.05	1.19	1.24	3.0	0.0	3.0	10.1	15.3	3.8	19.1	50	48	98	111	7600	0.1	0.2	21
6	2.59	0.29	0.20	0.28	0.02	1.08	2.02	3.12	52.0	12.0	64.0	170.4	2.8	3.4	6.2	0	30	30	9	0	4.4	1.0	86
7	0.81	0.05	0.18	0.23	0.00	0.94	3.76	4.71	168.0	20.0	188.0	0.7	7.9	7.9	15.7	5	6	11	3	1000	0.1	1.0	22
8	1.10	0.14	0.22	0.21	0.04	0.33	0.25	0.62	n.d.	n.d.	24.9	2.8	5.8	4.1	9.8	18	18	36	9	1268	2.5	1.3	n.d.
9	1.19	0.31	0.08	0.48	0.00	0.27	4.03	4.30	50.0	14.0	64.0	0.5	2.3	9.1	11.4	11	14	25	30	8600	3.5	1.7	3623
10	1.20	0.42	0.01	0.22	0.03	0.11	0.51	0.65	n.d.	n.d.	15.1	1.9	2.9	2.7	5.6	5	27	32	18	2200	3.0	1.8	n.d.
11	1.53	0.24	0.03	0.17	0.04	0.17	0.80	1.00	28.0	8.0	36.0	3.6	4.7	11.7	16.4	0	12	12	0	3200	3.1	2.5	532
12	1.41	0.22	0.02	0.21	0.00	0.67	2.29	2.96	58.0	10.0	68.0	4.2	9.3	9.5	18.8	0	4	4	2	400	1.0	4.8	694
Mean	1.42	0.30	0.10	0.26	0.02	0.45	1.85	2.32	59.8	10.7	57.9	24.3	6.38	6.51	12.9	11	20	31	23	3034	2.2	1.8	830
se	0.50	0.19	0.08	0.09	0.02	0.37	1.35	1.55	51.8	6.1	54.2	55.3	4.1	3.2	5.1	16	14	27	35	3081	1.5	1.3	1276
Tot. Mean	2.46	0.48	0.07	0.21	0.02	0.30	1.62	1.93	40.8	7.8	41.0	15.3	6.8	8.1	14.6	18	25	43	27	3224	1.6	1.0	415
se	0.54	0.10	0.02	0.03	0.01	0.10	0.35	0.40	15.5	2.0	13.8	12.9	1.1	1.2	1.9	6	5	11	9	777	0.5	0.4	299

Table 2. Kendall concordance analysis for variables grouped on different type of effects due to carp. 1. enhancing nutrients, 2. decreasing zooplankton abundance and 3. disturbing the bottom

1. Nutrients effects	2. Top-down effects	3. Benthivorous effects
Total suspended solids	Secchi depth	Rooted macrophytes
NO ₃	Chlorophyll <i>a</i>	Epifauna
NH ₃	Cladocera	Infauna
Total N	Copepoda	<i>G. multiradiatus</i>
Total P	<i>G. multiradiatus</i>	CPUE (<i>C. carpio</i>)
PO ₄	CPUE (<i>C. carpio</i>)	Total suspended solids
Chlorophyll <i>a</i>		Secchi depth
Free floaters macrophytes		
CPUE (<i>C. carpio</i>)		
n = 10	n = 10	n = 10
W = 0.12	W = 0.13	W = 0.51
Xi = 9.8	Xi = 10.6	Xi = 32
p = n.s.	p = n.s.	p < 0.001

Table 3. Relationships between selected variables gotten some variables of third and fourth group of Table 1 Spearman rank correlations (r_s) and probabilities are shown.

	Factors	n	r_s	p
Carp number	Secchi depth	11	-0.67	0.02
	Suspended solids	11	0.53	n.s
	Rooted macrophytes	10	-0.79	0.004
	Epibenthic organisms	10	-0.66	0.03
	Benthic organisms	10	-0.22	ns
	<i>G. multiradiatus</i>	10	0.51	ns
Rooted macrophytes	Secchi depth	10	0.85	0.001
	Suspended solids	10	-0.84	0.001
	Epibenthic organisms	9	0.72	0.03
	Benthic organisms	10	-0.24	ns

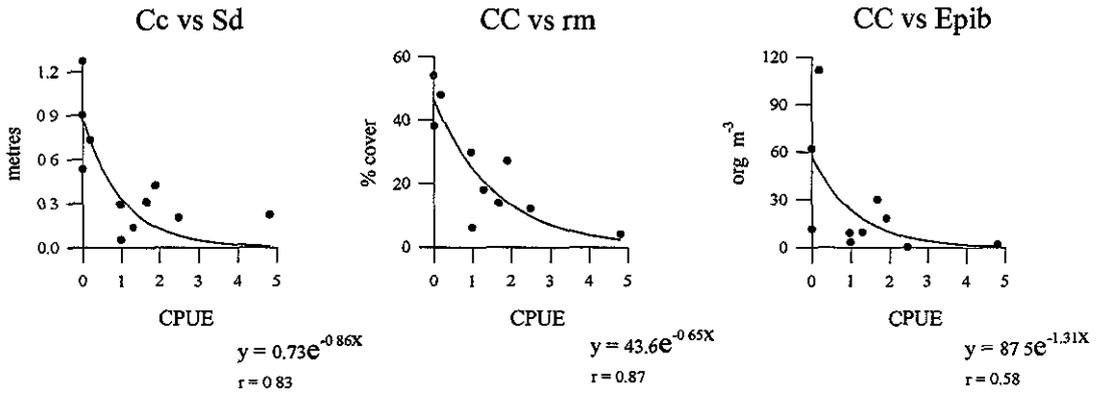


Figure 1. Curve fit relations from carp non parametric significant relations (See Table 1).
 CPUE = Capture per unit of effort, Cc = Cyprinus carpio, Sd = Secchi depth, rm = root macrophytes, and
 Epib = epibenthic fauna.

CAPITULO 4

DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF CARP (*Cyprinus carpio* L.) ON MACROPHYTE AND BENTHIC COMMUNITIES IN EXPERIMENTAL SHALLOW PONDS IN CENTRAL MEXICO.

Luis Zambrano y Demián Hinojosa

Abstract

An experiment was conducted for eleven months in five controlled small ponds (≈ 0.05 ha) to determine the effects of common carp on water turbidity and macrophyte and benthic communities in subtropical shallow systems. We looked for a relationship between turbidity on the water column and carp density. By using exclosures in ponds, we also tried to determine carp direct effects (by predation disturbance) and indirect effects (by increasing turbidity, and decreasing refuge sites) on rooted macrophyte and benthic communities. Results showed that at densities equal or higher than 0.8 ind. m^{-2} carp suffers from intraspecific competition. At the same densities carp produces an increment of water turbidity, but the relation is non-linear, suggesting a switch effect, from a clear-water-system to a turbid-water-system. We also found that a direct effect of carp on macrophytes depends on the susceptibility of each species. Carp affects benthic abundance directly by predation, but its indirect effects on it remain unknown.

Introduction

Effects of benthivorous fish, such as common carp (*Cyprinus carpio* L.) on temperate shallow lakes are related to a disruption of the bottom caused by its feeding habits (Tatrai et al., 1994). These fish feed by sucking the sediment with the mouth, selecting food by filtering it with the gills and rejecting the rest to the water column (Lammens, 1991). This feeding mechanism produces changes in macrophyte and benthic communities. Benthivorous fish have direct effects over populations of particular species of rooted macrophytes by predated on their tissues and roots (Ten Winkel & Meulemans, 1984). Also by predation, these fish have a direct effect on reducing the abundance and diversity of benthic community (Zur, 1979; Riera et al., 1991; Tatrai et al., 1994).

Indirect effects caused by carp on macrophytes are related to changes in the turbidity of the water column. The constant removal of sediments while looking for food results in a relocation of solids and nutrients, particularly phosphorous, from the bottom to the water column (Meijer, et al., 1990; Cline, et al., 1994; Tatrai, et al., 1996; Shormann & Cotner, 1997). The final result is a decrease in water transparency by ways of an increment of concentration of suspended solids throughout the water column and a swelling of algae population through a "bottom-up" effects (Tatrai et al., 1990; Breukelaar et al.,

1994; Carvalho & Moss, 1995; Roberts et al., 1995; Jayaweera & Asaeda, 1996). An increment of turbidity produces a decrease in coverage of plants in a lake (Lauridsen et al., 1994; Spence, 1982; Crowder & Painter, 1991), that creates a positive loop feedback in water turbidity. The lack of a submerged plants-barrier between bottom lake and water column introduces the possibility of a sediment re-suspension by wind-induced wave action (Hosper, 1994). Also, macrophytes serve as refuge for zooplankton against predation (Jeppesen et al., 1997; Stansfield et al., 1997). In the absence of these plants, zooplankton abundance decreases (Schriver et al., 1995) breaking the possibility of a “top-down” control. Therefore, high abundance of benthivorous fish in temperate shallow lakes results in a loose macrophyte stabiliser of a clear-water state (Hosper & Meijer, 1993) and produces a high stable turbid-water state in the system (Hosper, 1994).

Because the spatial heterogeneity assembled by plants provides habitats for these organisms (Gilinsky, 1984; Hildrew & Giller, 1995; Van Donk, et al., 1990; Tatrai et al., 1996), a benthic community is affected indirectly by benthivorous presence through macrophyte cover depletion in the lake (Crowder and Painter, 1991).

Consequently, rooted macrophytes and benthos may be directly affected by the introduction of carp via direct predation and indirectly by an increase on turbidity of the water in the former case and a decrease on macrophytes coverage in the latter. However, not all carp densities may produce an effect on the system. In lower densities carp may not produce changes as big as those produced by higher densities of this cyprinid.

Most of the theory of benthivorous effects is restricted to temperate zones, leaving changes on the dynamic of tropical and subtropical systems due to this type of fish poorly understood. In a preliminary study of carp effects on subtropical systems of Central Mexico we found a relation between *C. carpio* abundance and water turbidity, suspended solids, macrophytes and epibenthic abundance (Zambrano et al., in press). However, factors such as nutrient release or algal bloom did not seem to behave as in temperate zones. The lack of results on these last parameters suggests possible differences in mechanisms of carp effects between temperate and subtropical systems.

Stocking of benthivorous common carp (*C. carpio*) is prevalent in subtropical ponds of rural zones from the Mexican Volcanic Belt, partly as a result of its high capacity to survive and grow in poor quality waters (Maitland & Campbell 1992). The risk of carp introduction that affects these subtropical systems, identified as being of conservation value because of their high density of endemic species, moved us to understand what interactions were prevalent between this introduced species and its host system. The aim of this study was to determine the effect of different densities of carp on water turbidity

in experimental ponds in Central Mexico, and to understand both direct and indirect mechanisms by which this cyprinid affects benthic and macrophyte communities.

Methods

The experiment started on March of 1997 on El Cerrillo station (19°20'W and 99°40'N, altitude 2600 m, mean annual temperature 13 °C and mean annual precipitation 768.5mm). Five experimental ponds (area 500 m²) were filled with well water up to a 1 m depth. Refilling the ponds every two months prevented a decrease in water level due to evaporation. In four ponds, juvenile carp (mean total length, $T_L = 5.3$ cm) were introduced at densities of A = 0.3, B = 0.5, C = 1.7 and D = 3.8 ind. m⁻²; whereas none was introduced in a fifth pond (E). Densities used at ponds B and D are the standard populations densities usually recommended by local fisheries authorities for carp aquaculture. Accidentally, in the fourth week of the experiment, some carp from pond D invaded control pond E. From that moment this last pond was used also to evaluate changes in the system with carp introduction. Final densities and fish total length were measured on each pond after 11 months, on February of 1998. Analysis of gut contents was undertaken on 100 carp randomly selected at different sizes from all ponds. For each pond at least 15 carp gut contents were analysed.

As an estimation of water turbidity, Secchi depth measurements were taken daily over a 35 week period. After this period, turbidity did not change on the ponds. Also, in the last day of the experiment a pooled sample (of two subsamples taken randomly) of 1 litre of water was collected to obtain concentration (mg l⁻¹) of total suspended solids.

Before the experiment started, twenty eight round exclosures with 1.5 m of diameter were built with 1 mm nylon mesh based on metal polls on three ponds: ten exclosures, were in the pond with the highest carp density (pond D), ten in the pond with the middle carp density (pond B) and eight in the pond that was carp-free at the beginning (pond E). To avoid exclosure effects, such as changes in light penetration, wave action, stabilising sediments and presence of substrate for invertebrates, half of them (five on each pond) were not completely closed; the middle lower part of the mesh was cut-off in order for carp to swim freely inside. In July, three pots were placed on each exclosure with four previously weighed and measured species of rooted plants: the first pot contained *Elatine americana* and *Eleocharis palustris*; the second pot contained *Sagittaria mexicana*, and the third pot contained *Elodea canadensis*. Plant length (cm) was measured monthly, and at the end of the experiment, in January, all of them were measured and weighted.

In order to analyse benthos abundance, 43 samples of 1litre of mud were collected on January of 1998 with an Eckman grab. Mud samples were collected from the inside of each exclosure and from five

random points outside of the exclosures from each one of ponds B, D and E. Organisms were separated from the mud in the field by 3 sieves (4 mm, 2 mm and 0.4 mm mesh size) and identified and counted in the laboratory.

Carp survival rate at different densities was obtained from the proportion between the initial and final numbers of individuals on each pond. Because some fish passed from pond D to E, remaining individuals and total area were added from both ponds to get the surviving rate. A linear regression was used to test changes in the carp length after eleven months at different pond densities. Also, from carp final total length A coefficient of dispersion (CD) was obtained for each pond in order to consider the variance of carp growth at different densities. Carp biomass was calculated from the size of each carp by using the following relationship, estimated from a previous study in the zone: $\ln(\text{gr.}) = -3.54 + [2.94 \ln(\text{cm})]$.

A cumulative macrophyte biomass index was obtained from the ratio between the final and the initial macrophyte weight. A similar ratio was used to obtain a macrophyte height index for *E. canadensis*. For the rest of the plants November height data were used as final height because plant mortality increased in December in all pots. For the three species, the November data had the highest difference in height for all plants from the initial size. To assess statistical differences in cumulative macrophyte biomass index and in macrophyte height index for each plant, nested ANOVAs were used to prove effects on ponds and exclosures (nested in ponds) on variables using data from complete exclosures (C) and incomplete exclosures (I). Data were transformed with log function in the models to get a normal error. ANOVAs were run using the statistical GLIM 3.77 package.

In a similar way, to assess differences in benthic abundance a nested ANOVA was used to prove effects on ponds and exclosures (again, nested in ponds) on variables using data from complete exclosures (C), incomplete exclosures (I) and from the five random outside points (O). Poisson error and log-link were used for variables. To avoid over-dispersion problems, scaled analysis was carried as indicated in Crawley (1993). The model was run using the same package as the one used for estimating differences in macrophyte growth index.

Results

Carp densities changed at the end of the experiment with respect to their initial densities.

Carp survival rate in ponds were A = 0.83, B = 0.8, C = 0.47, and D + E = 0.55. Final densities were A = 0.25, B = 0.4, C = 0.8. D = 1.1 and E = 1.0 ind. m⁻². There is a significant inverse correlation between the final mean T_L of the fish and pond density (Figure 1a). Carp abundance affected its growth rate; thus, at

low densities, the fish size is nearly one third longer than at densities around 1 ind. m⁻². Also, carp class size structure seemed to depend on individual density. At densities near to or lower than 0.4 ind. m⁻² carp the class size structure had a smaller variance and a normal distribution, but the coefficient of dispersion increased and the distribution of class sizes are skewed to the right at higher densities (Figure 1c). In consequence total carp biomass did not increase in a linear relation with its abundance, there is a decrement of the total carp yield rate at higher densities (Figure 1b).

Composition of carp diet did not vary from other studies (Chapman & Fernando, 1994). Detritus appeared in 60 % of the gut contents, algae in 41 %, seeds and tissue plants in 31 % for each one, and animal remains such as chironomids and oligochaeta in 23 % of the cases.

In ponds with the lowest carp densities (A and B) turbidity did not increase enough to avoid the Secchi disc to be seen in the pond bottom, but it did so with higher carp abundance (C and D), with effects apparent as early as six weeks after the beginning of the experiment (Figure 2). Pond E remained clear until carp invaded it, and then it took only about two weeks for water to become turbid. Turbidity did not increase proportionally to carp abundance, at any density; once the water column started to be turbid, Secchi depth arrived to a rank between 50 and 60 cm (Figure 2). Suspended solids concentration varied on each pond, being higher in carp with densities equal and higher to 0.8 ind. m⁻²: A = 8, B = 3, C = 447, D = 398 and E = 991 mg l⁻¹.

None of the four experimental plant species on pots had height ratio differences between complete and incomplete exclosures (Table 1). *S. mexicana* had a higher height trend in complete exclosures while *E. palustris* had the opposite (Figure 3). In the cumulative biomass index *S. mexicana* had significantly more biomass in complete exclosures than in incomplete exclosures (Table 2; Figure 4). On the contrary, the weight of *E. canadensis* was significantly smaller in complete exclosures than in incomplete ones (Table 2; Figure 4). The other two macrophyte species did not have any difference between exclosures on both biomass and height rates (Figures 3 and 4). None of the tests showed a pond effect on the data (Tables 1 and 2).

Abundance of benthic organisms was significantly different depending on the treatment that was followed (Table 3). Ponds D and E had greater abundance of these in complete exclosures than in incomplete exclosures and outside samples, while pond B did not have any significant difference between treatments (Figure 5). There was no pond effect on the benthic abundance (Table 3).

Discussion

Carp density affects its own population. Thus, at the end of the experiment densities from all ponds were always smaller than the number of individuals introduced at the beginning. These changes could be due,

at least in part, to the activity of poachers; however, the proportion of mortality increases with carp pond density suggesting that this species suffers from intraspecific competition when resources become scarce (Begon et al., 1996). The similar reduction of carp size in denser ponds supports this idea because its individual growth rate decreases at low food availability (Lam & Shephard, 1988). The relationship between total carp biomass on each pond and its density is similar with crop studies that suggest that no matter how many individuals there are in a system, the final yield cannot pass from a maximum limited by resources (Kays & Harper, 1974); although most of this theory has been created for plants, results suggest that it is also possible to apply the law of constant final yield (Kira et al. 1953 in Begon et al., 1996) in the case of carp populations. The law proposes that, at high densities, there is a constant relationship between individual numbers per area and the total sum of their weight because there is a limitation in nutrient resources that avoids a higher biomass accumulation per individual by intraspecific competition.

The limiting food resource for the common carp is the benthic community. Enclosure results suggest that the abundance of the latter is reduced by carp predation. Thus, if density is high, carp may deplete their resources faster than they become replenished. With a depletion of benthic abundance the foraging activity should increase, and consequently, also the amount of suspended solids in water, a factor that is clearly related to water turbidity (Scheffer, 1998). The fact that an increment of suspended solids and turbidity was produced at the same fish density at which a carp overpopulation reaction because of food limitations appears to support this explanation.

At the beginning of the experiment, it was expected that water turbidity would increase proportionally to carp density throughout the entire density range as it happened in other studies (Breukelaar et al., 1994). However, Secchi disc values indicating a turbid or a pristine condition were virtually constant for all ponds throughout the experiment, as the periods of change in turbidity were very short. This phenomenon suggests the existence of a switching mechanism in the system between two stable points: clear and turbid (Scheffer et al., 1993). The time elapsed before the switch effect occurs seems to be the variable that changes with the density of carp; the lowest cyprinid density that produced an increment in turbidity in the water column (Pond C) delayed about 10 weeks with respect to the onset of the change at the pond with the highest density (D). Although this study did not provide a definite answer to the question as to why there is a switch mechanism, one possibility is that carp-dredging activity by pumping sediments to the surface is not the unique force. Benthic foraging also rather disturbs the process of sediment consolidation (Delgado et al., 1991) creating a softer sediment which is easier to raise through the water column by wave and current actions (Scheffer, 1998). This double effect may be the cause of switch from pristine to turbid water points, particularly in windy zones such as is the case of the one studied.

Carp direct effects seem to be differential on macrophytes species. *E. americana* and *Eleocharis palustris* did not suffer by carp presence. Only *S. mexicana* is directly affected by common carp presence, possibly by predation because this plant has soft tissues and roots. On the contrary *E. canadensis* is more resistant and accumulated more biomass inside of incomplete exclosures, suggesting an exclosure effect on this plant.

Despite the consistent results of the effect of higher carp densities on turbidity, which should produce a negative indirect effect on the plant community, the null pond effect (two turbids and one pristine) on plant growth suggests that changes in light penetration did not affect, as we expected, the macrophyte performance. Turbidity may not be a killing factor for macrophytes when ponds are shallow enough to allow light to penetrate close to the bottom as in the case of the experimental ponds used here. Macrophytes can survive in shallower zones in turbid lakes (Crowder & Painter, 1991), and some of them could suffer from an elongation phenomenon resulting from the lack of light (Taiz & Zeiger, 1991). However, it is necessary to perform more studies to get a conclusive result from this trend.

Although benthic intraspecific competition is not frequent in patchy aquatic habitats (Tokeshi, 1995), direct predation of carp on benthic community may alter the competitive relationships between them (Abrams, 1983; Diehl, 1995), particularly in ponds without high macrophyte coverage. The presence of plants increases the resilience of the benthic community to disturbances (Hildrew & Giller, 1995) and decreases the efficiency of predation pressure (Dahl & Greenberg, 1998). This may produce a benthic community aggregation (Flecker & Allan, 1984) in safer spatial heterogeneous areas such as exclosures were. This hypothesis could explain the highest benthic abundance inside of exclosures in densest carp ponds.

The results of this study show that at high densities common carp suffers from intraspecific competition increasing its mortality rate and reducing its individual growth rate. At the same high densities, effects of carp on turbidity in the water (by increasing the concentration of suspended solids) become apparent. Both changes suggest a link between the water transparency depletion and carp intraspecific competition through the increment of carp foraging intensity (pumping more sediment from the bottom) at low resources abundance. Once carp creates an effect on the system, a switch mechanism seems to appear instead of a proportional interaction between carp density and water turbidity. Direct effects of carp on macrophyte communities appear to depend on the susceptibility of the species. Despite of the change due to carp on water turbidity, the indirect effects that carp produces on this macrophyte community through this way is not known. Carp affects benthic abundance directly. Indirect effects of carp on benthic communities remain unknown.

Acknowledgements

This study was supported by the Biodiversity Support Program, the World Wildlife Fund, The Nature Conservancy, and the World Resources Institute with funds of U.S.A.I.D. Experimental ponds were provided by Facultad de Ciencias Agrícolas in the Universidad Autónoma del Estado de México. Thanks to Monica Tapia, Marco Alcaraz, Hector Arita, Jorge Meave, Miguel Martinez, and Martin Perrow, for their comments to this manuscript.

References

- Abrams, P. A., 1983. Arguments in favour of higher order interactions. *Am. Nat.* 121: 887-891.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend, 1996. *Ecology, individuals, populations, and communities*. Third edition, Blackwell, Science. L. T. D. London. 1068 pp.
- Breukelaar, A., E. Lammens, J. G. P. Klein Breteler & I. Tatrai, 1994. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll *a*. *Freshwat. Biol.* 32: 112-121.
- Carvalho, L. & B. Moss, 1995. The current status of a sample of English sites of special scientific interest subject to eutrophication. *Aquat. Conserv. Mar. & Freshwat. Ecosyst.* 5: 191-204.
- Chapman, G. & C. H. Fernando, 1994. The diet and related aspect of feeding of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rise field in Northeast Thailand. *Aquaculture.* 123: 281-307.
- Cline, J. M., T. L. East & S. T. Threlkeld, 1994. Fish interactions with the sediment-water interface. *Hydrobiologia.* 275/276: 301-311.
- Crawley, M. J., 1993. *GLIM for ecologist*. Blackwell Scientific Publications. London.
- Crowder, A. & D. S. Painter, 1991. Submerged macrophytes in Lake Ontario: Current knowledge, importance, threats to stability, and needed studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1539-1545.
- Dahl, J. & L. A. Greenberg, 1998. Effects of fish predation and habitat type on stream benthic communities. *Hydrobiologia.* 361: 67-76.
- Delgado, M., V. N. De Jonge & H. Peletier, 1991. Experiments on resuspension of natural microphytobenthos populations. *Mar. Biol.* 108: 321-328.
- Diehl, S., 1995. Direct and indirect effects of omnivory in a littoral lake community. *Ecology.* 76: 1727-1740.
- Flecker, A. S. & J. D. Allan, 1984. The importance of predation, substrate and spatial refugia in determining lotic insects distributions. *Oecologia.* 64:306-311.
- Gilinsky, E., 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology.* 65: 455-468.
- GLIM, 3.77, 1986. The Royal Statistical Society.
- Hildrew, A. G. & P. S. Giller, 1995. Patchiness, species interactions and disturbance in the stream benthos. In: Giller, P. S., A.G. Hildrew & D.G. Raffaelli. (eds). *Aquatic Ecology Scales, Pattern and Process*. Blackwell Science. Cambridge. pp. 21-62
- Hosper, H., 1994. An ecosystem-based approach for the restoration of shallow lakes in the Netherlands. *Lake Reserv. Manage.* 9: 82.
- Hosper, H. & M. -L. Meijer, 1993. Biomanipulation, will it work for your lake? A simple test for the assessment of chances for clear water, following drastic fish-stock reduction in shallow, eutrophic lakes. *Ecological Engineering.* 2: 63-72.
- Jayaweera, M. & T. Asaeda, 1996. Modeling of biomanipulation in shallow, eutrophic lakes: An application to Lake Bleiswijkse Zoo, the Netherlands. *Ecological Modelling.* 85: 113-127.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Sondergaard, T. Lauridsen, L. J. Pedersen & L. Jensen, 1997. Top-down control in freshwater lakes: The role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia.* 342/343: 151-164.

- Kays, S. & J. L. Harper, 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.* 62: 97-105.
- Kira, T., H. Ogawa, K. Shinozaki, 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-density-yield inter-relationships in regularly dispersed populations. *Journal of the Polytechnic Institute, OSAKA City University*, 4: 1-16.
- Lam, S. W. & K. L. Shephard, 1988. Some effects of natural food levels and high-protein supplement on the growth of carp. *Aquaculture*. 72: 131-138.
- Lammens, E. H. R. R., 1991. Diets and feeding behaviour. In: Winfield I. J. & J. S. Nelson (eds.) *Cyprinid fishes: systematics, biology and exploitation*. Chapman and Hall, London, pp. 353-376.
- Lauridsen, T. L., E. Jeppesen & M. Soendergaard, 1994. Colonisation and succession of submerged macrophytes in shallow Lake Vaeng during the first five years following fish manipulation. *Hydrobiologia*. 275/276: 233-242.
- Maitland, P. S. & R. N. Campbell, 1992. *Freshwater fishes*. Harper Collins Publishers, London.
- Meijer, M. -L., M. W. De Haan, A. W. Breukelaar, H. Buiteveld, 1990. Is reduction of the benthivorous fish an important case of high transparency following biomanipulation in shallow lakes? *Hydrobiologia*. 200/201: 303-315.
- Riera, P., J. Juget & F. Martinet, 1991. Predator-prey interactions: Effects of carp predation on tubificid dynamics and carp production in experimental fishpond. *Hydrobiologia*. 226: 129-136.
- Roberts, J., A. Chick, L. Oswald & P. Thompson, 1995. Effect of carp, *Cyprinus carpio* L., an exotic benthivorous fish, on aquatic plants and water quality in experimental ponds. *Mar & Freshwat. Res.* 46: 1171-1180.
- Scheffer, M., 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman and Hall. London 357pp.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *TREE* 8: 275-279.
- Shorman, D. E. & J. B. Cotner, 1997. The effects of benthivorous smallmouth buffalo (*Ictiobus bubalus*) on water quality and nutrient cycling in a shallow floodplain lake. *Lake and Reservoir Management*. 13: 270-278.
- Schriver, P., J. Bogestrand, E. Jeppesen & M. Sondergaard, 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in shallow eutrophic lake. *Freshwat. Biol.* 33: 255-270.
- Spence, D. H. N., 1982. The zonation of plant in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.* 12: 37-124.
- Stansfield, J. H., M. R. Perrow, L. D. Tench, A. J. D. Jowit & A. A. L Taylor, 1997. Submerged macrophytes as refuges of grazing Cladocera against fish predation: Observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia*. 342/343: 229-240.
- Taiz, L. & E. Zeiger, 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Pub. Co. Inc. Reswood City. 565pp.
- Tatrai, I., G. Toth, J. E. Pnyi, J. Zlinskzy & V. Istvanovics, 1990. Bottom-up effects of bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton. *Hydrobiologia*. 200/201: 167-175.
- Tatrai, I., E. H. Lammens, A. W. Breukelaar & J. G. P. Klein Breteler, 1994. The impact of mature cyprinid fish on the composition and biomass of benthic macroinvertebrates. *Arch. Hydrobiol.* 131: 309-320.
- Tatrai, I., J. Olah, V. Jozsa, B. J. Kawiecka, K. Matyas, G. Paulovits, F. Pekar & P. Szabo, 1996. Regulation of plankton and benthic communities and water quality by cyprinid fish. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*. 2: 169-174.
- Ten Winkel, T. E. H. & J. T. Meulemans, 1984. Effects of fish upon submerged vegetation. *Hydrobiol Bull.* 18: 157-158.
- Tokeshi, M., 1995. Community ecology and patchy freshwater habitats. In: Giller, P. S., A.G. Hildrew & D.G. Raffaelli. (eds). *Aquatic Ecology Scales, Pattern and Process*. Blackwell Science. Cambridge. pp. 63-92

- Van Donk, E., M. P. Grimm, R. D. Gulati & J. P. G. Klein Breteler, 1990. Whole-lake food-web manipulation as a means of to study community interactions in a small ecosystem. *Hydrobiologia*. 200/201: 275-289.
- Zambrano, L., M. Perrow, C. Macías García & V. Aguirre-Hidalgo. Impact of introduced carp (*Cyprinus carpio*) in subtropical shallow ponds of Central Mexico. *Journal of Aquatic Ecosystem and Recovery*. In press.
- Zur, O., 1979. The appearance of chironomid larvae in ponds containing common carp (*Cyprinus carpio*) *Bamidgeh*. 31: 105-113.

Table 1. Nested ANOVAs for macrophytes height index: based on final and initial height ratio (see text). C = complete exclosures and I = incomplete exclosures

<i>Sagittaria mexicana</i>						<i>Elodea canadensis</i>					
Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p	Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p
Ponds	0.16	2	0.080	2.2	ns	Ponds	0.55	2	0.275	3.8	ns
C-I within pond	0.11	3	0.036	0.9	ns	C-I within pond	0.22	3	0.073	1.1	ns
Residual	0.93	24	0.039			Residual	1.60	24	0.067		
Total	1.20	29				Total	1.83	29			

<i>Elatine americana</i>						<i>Eleocharis palustris</i>					
Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p	Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p
Ponds	0.25	2	0.123	4.1	ns	Ponds	0.07	2	0.037	0.9	ns
C-I within pond	0.09	3	0.030	1.3	ns	C-I within pond	0.12	3	0.041	2.1	ns
Residual	0.54	24	0.023			Residual	0.47	24	0.020		
Total	0.88	29				Total	0.67	29			

Table 2 Nested ANOVAs for macrophytes based on cumulative biomass index (see text).
C = complete exclosures and I = incomplete exclosures

<i>Sagittaria mexicana</i>						<i>Elodea canadensis</i>					
Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p	Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p
Ponds	0.08	2	0.041	0.8	ns	Ponds	1.46	2	0.732	5	ns
C-I within pond	0.16	3	0.054	5.8	<0.05	C-I within pond	0.44	3	0.148	4.8	<0.05
Residual	0.22	24	0.009			Residual	0.73	24	0.031		
Total	0.47	29				Total	2.64	29			

<i>Elatine americana</i>						<i>Eleocharis palustris</i>					
Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p	Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p
Ponds	0.21	2	0.106	0.9	ns	Ponds	0.87	2	0.433	8.5	ns
C-I within pond	0.34	3	0.114	1.2	ns	C-I within pond	0.15	3	0.051	0.4	ns
Residual	2.30	24	0.096			Residual	3.00	24	0.125		
Total	2.85	29				Total	4.01	29			

Table 3. Nested ANOVA for benthic abundance
C = completes and I = Incomplete exclosures

Factor	s.s.	d.f.	MS	F	p
Ponds	10.90	2	5.450	1.2	ns
C-I within pond	26.77	6	4.462	4.7	<0.01
Residual	34.46	36	0.957		
Total	72.14	44			

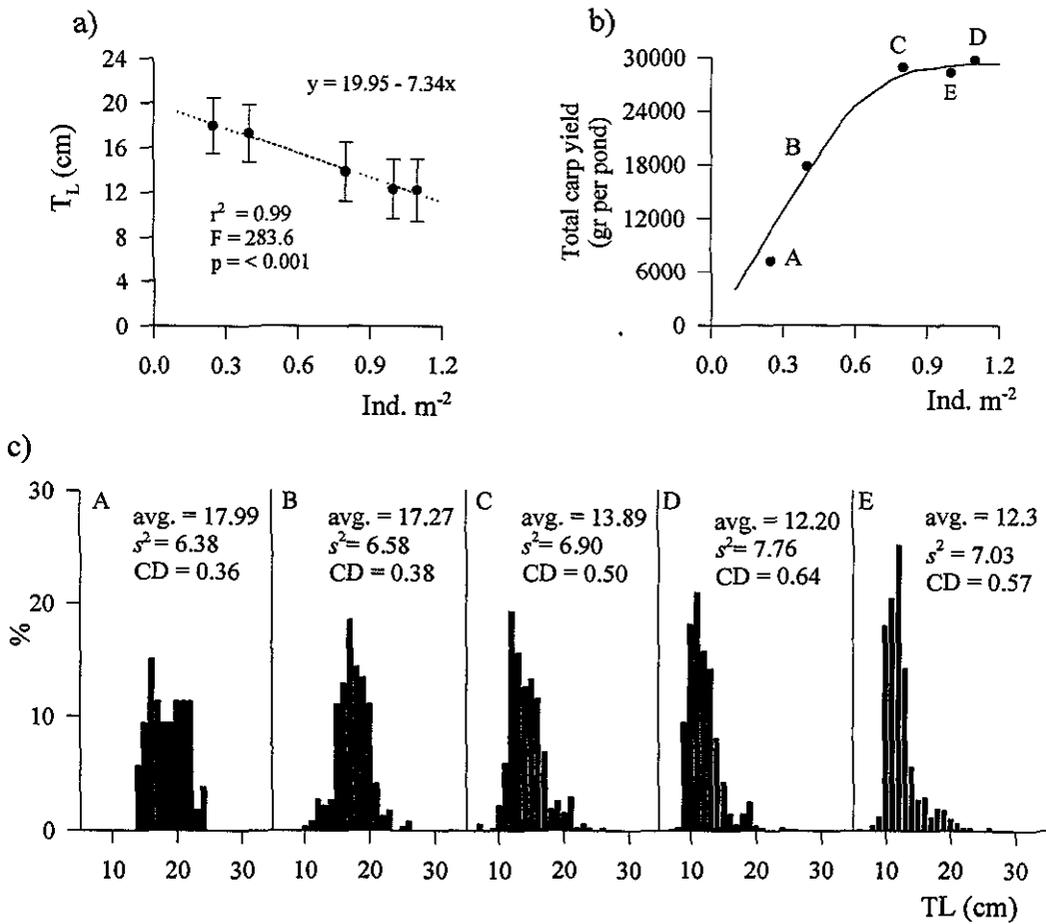


Figure 1. Final carp size and weight in experimental ponds. a) Relation between carp density and mean final total length. b) Total yield carp in each pond, the line represents an hypothetical relationship between carp total yield and its final density. c) Proportion of different carp class size, note changes in the bars distribution are skewed to the right in ponds with higher carp densities. Capital letters represents each studied pond.

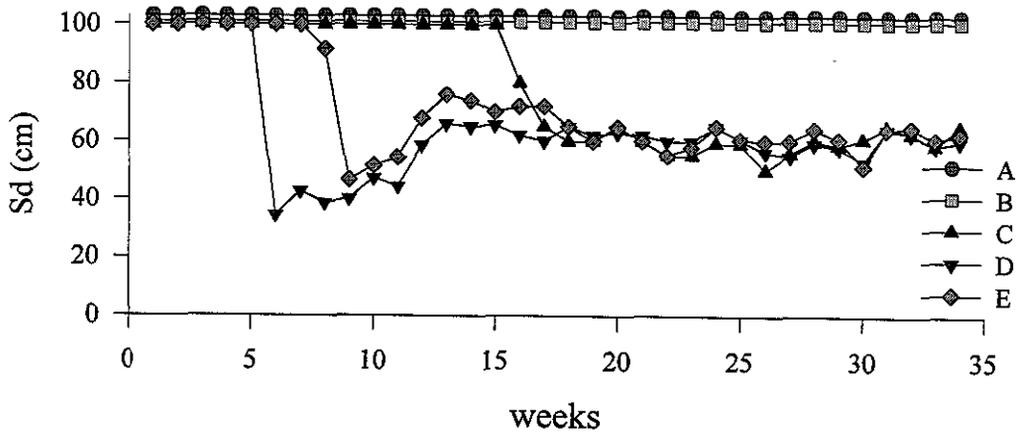


Figure 2. Temporal variation of water turbidity in five experimental ponds. Sd = Secchi depth. Capital letters represents each studied pond.

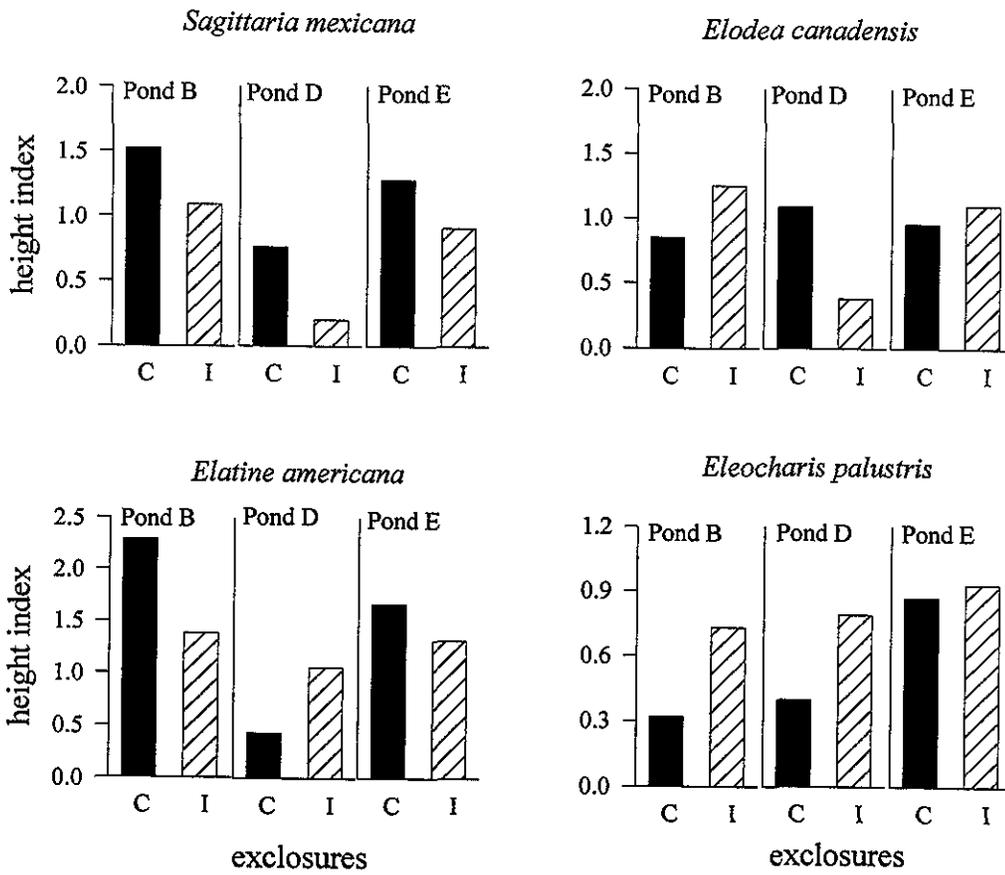


Figure 3. Differences macrophytes height ratio calculated from final and initial height (see text) in experimental ponds and treatments. C = complete exclosures (black column) and I = incomplete exclosure(dashed column).

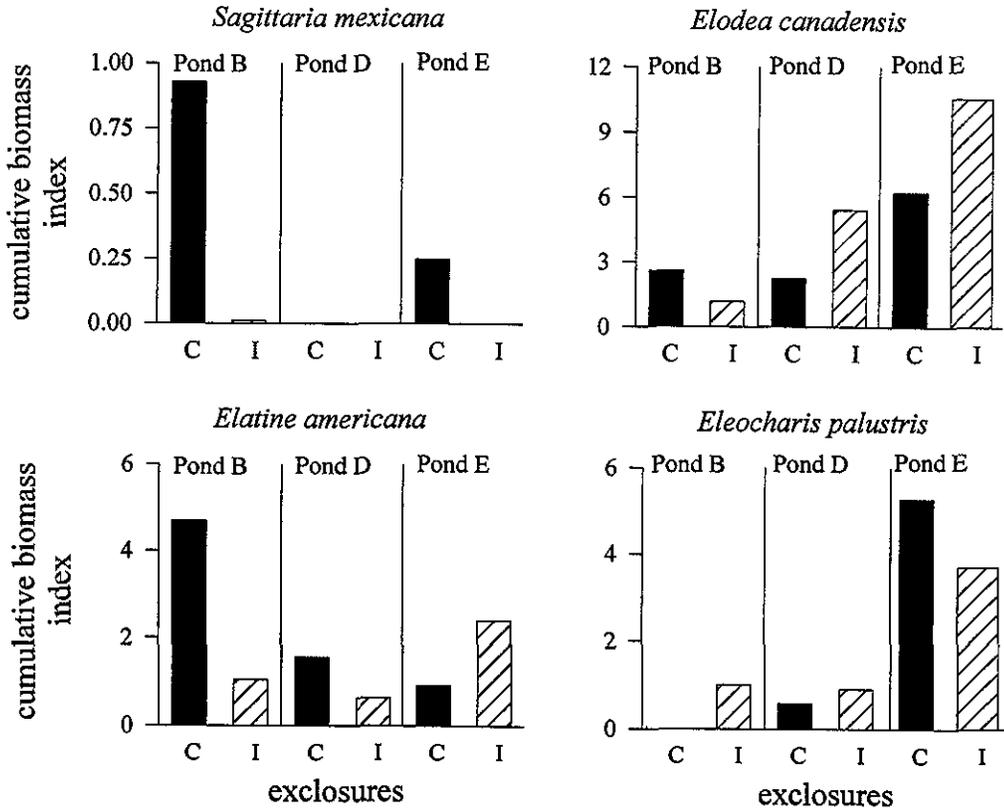


Figure 4. Differences in macrophyte cumulative ratio calculated from final and initial height (see text) in experimental ponds and treatments. C = complete exclosures (black column) and I = incomplete exclosure (dashed column).

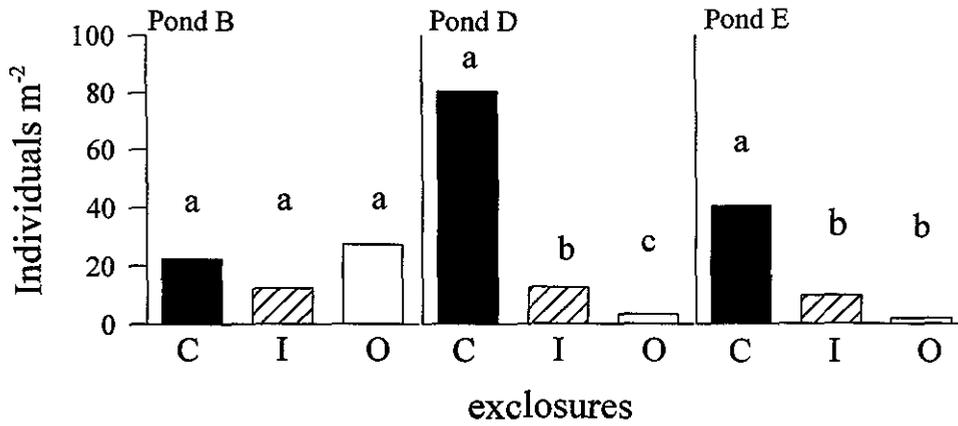


Figure 5. Abundance of benthic organisms in experimental ponds and treatments. Different letters (a, b and c) represents significant differences between each exclosure, while same letters represent none differences between them. C = complete exclosure (black column), I = incomplete exclosure (dashed column) and O = outside of exclosure (white column).

CAPITULO 5

DESCRIPCIÓN DE LA DINÁMICA ESTACIONAL EN EMBALSES SOMEROS CON DIFERENTES DENSIDADES DE CARPAS

Luis Zambrano

Resumen

Las interacciones entre las variables que intervienen en la dinámica estacional de un sistema son factores de vital importancia para comprender los cambios que puede producir una perturbación, como la introducción de un pez, dentro de ésta. En este trabajo se evaluaron mensualmente variables físicas, químicas y biológicas de tres embalses con diferentes densidades de carpas durante dos periodos anuales de lluvias. Variables tales como concentración de nutrientes (fósforo y nitrógeno), densidad de fitoplancton y zooplancton no presentaron diferencias significativas entre las pozas o tendencias detectables hacia el una aumento o disminución progresivos conforme pasa el tiempo. Por otra parte, sí existieron diferencias significativas entre pozas en variables como la cobertura de macrofitas, la abundancia de organismos bentónicos y la concentración de sólidos totales, pero no mostraron una tendencia significativa hacia el aumento o la disminución en la dinámica de las variables. Finalmente, variables como la turbidez del agua y la profundidad presentaron una dinámica descendente significativa durante el ciclo de colecta. Los resultados permitieron generar discutir sobre los efectos que ocasionan las condiciones iniciales de la turbidez en el agua, influyen en el comportamiento posterior de todo el sistema. Otras variables que tienen relevancia en esta dinámica son la cobertura de plantas enraizadas y la profundidad de las pozas.

Introducción

Las variables limnéticas de los embalses estacionales subtropicales están altamente influenciadas por su dinámica intrínseca (Neill, 1995). Los efectos de una perturbación en el sistema, como es la introducción de una especie exótica, están supeditados a los cambios que las variables sufren por causa de su dinámica. Por lo que es necesario comprender el funcionamiento de la dinámica de las diferentes variables dentro del sistema para discernir los cambios en el comportamiento de las variables asociados a la perturbación y aquellos asociados al ciclo estacional de la variable. Por ejemplo, en un estudio preliminar (Capítulo 3) los resultados de tipo correlativo sugieren que la carpa aumenta la turbidez del cuerpo de agua por medio resuspensión de sólidos del fondo, y que afecta directa o indirectamente a las comunidades de macrofitas y del bentos; sin embargo, estas correlaciones pueden estar sujetas no sólo al efecto del pez sino también a las interacciones propias del sistema y su relación con la estacionalidad. Por lo tanto, conocer la dinámica de los embalses en la época de mayor actividad biótica (es decir, cuando están llenos) permite fortalecer o modificar las conclusiones que se desprenden del trabajo preliminar.

Las interacciones de los factores que regulan las dinámicas dentro de los embalses someros (como la colonización por hidrofítas, los cambios en la densidad de la comunidad planctónica, los efectos de los depredadores, la concentración de nutrientes, entre otros) están íntimamente relacionados con los cambios estacionales de los ciclos anuales, particularmente con los de luz y temperatura.

La dinámica de los lagos someros templados cuenta con una temporada fría de otoño e invierno, en donde el agua es transparente por falta de productividad primaria; al incrementarse la temperatura, en primavera, las poblaciones de fitoplancton aumentan (Reynolds, 1984) enturbiando el agua. Las altas densidades de zooplancton que depredan al fitoplancton promueven la transparencia del agua (Perrow et al., 1997). Lo anterior permite el establecimiento de macrofitas en el fondo (Crowder y Painter, 1991) las cuales, a su vez, proporcionan un refugio contra la depredación tanto del zooplancton como de organismos bentónicos (Irvine, 1989; Schriver et al., 1995). Aún sin ser depredadas, las poblaciones de zooplancton disminuyen drásticamente en los siguientes meses posiblemente por la falta de recursos. El agua puede seguir transparente en verano si la densidad de zooplancton se recupera en las siguientes semanas (Jeppesen et al., 1990). Sin embargo, con la presencia de un organismo zooplanctívoro, el zooplancton no puede controlar al fitoplancton dejando el agua turbia y evitando la colonización de las macrofitas (Moss et al., 1996; Perrow et al., 1997). Este patrón es la base del control en la abundancia del fitoplancton por medio de los mecanismos ascendentes (bottom-up) o descendentes (top-down) (Scheffer et al., 1994; Capítulo 1)

En sistemas tropicales y subtropicales, los cambios de los factores que generan las dinámicas mencionadas, como son las diferencias de luz y temperatura, son mucho menos drásticos a lo largo del año. Por el contrario, los cambios en la abundancia de precipitación pluvial generando temporadas de secas y de lluvias parecen afectar en mayor medida las dinámicas de este tipo de sistemas. Esto permite suponer que los patrones de control sugeridos para los lagos templados no necesariamente se aplican a los lagos tropicales y subtropicales. El volumen de agua de muchos sistemas dulceacuícolas del Altiplano Mexicano varía entre estas temporadas. A partir de los meses de Julio y Agosto las pozas por lo general se encuentran completamente llenas alimentadas por la escorrentía generada por las fuertes lluvias. Después de la temporada de lluvias y conforme va pasando el tiempo, el agua se va evaporando haciendo a las pozas menos profundas. Algunas de las pozas son vaciadas por completo de manera artificial para obtener agua para la siembra de maíz, por lo que a partir de abril o mayo se encuentran completamente secas. Las pozas que no son vaciadas

artificialmente, pueden mantener agua durante todo el año. Sin embargo, el agua se sigue evaporando en estos embalses por lo que la profundidad de las pozas en los meses previos a la temporada de lluvias es significativamente más baja a la que existe en la época de lluvias. Por lo tanto, las dinámicas en estos embalses están divididas en dos grandes épocas: la temporada de baja productividad biótica en secas, y la temporada de constante actividad biótica en lluvias.

Debido a que no hay una escala natural para estudiar los fenómenos ecológicos (Levin, 1992), la periodicidad en las observaciones en el estudio de las dinámicas cobra relevancia, puesto que la interpretación de los fenómenos puede variar dependiendo de la escala a la cual el sistema es estudiado (Farnsworth y Ellison, 1996; Capítulo 1). Por ejemplo, la dinámica de interacciones en la comunidad fitoplanctónica se estudia en períodos de tiempo en minutos u horas (Reynolds, 1995); los cambios en el número poblacional del zooplancton en días o semanas y los cambios en la estructura de la comunidad de peces en meses o años (Neill, 1995).

El objetivo de este capítulo fue analizar la dinámica general de pequeños embalses someros subtropicales del Alto Lerma durante el ciclo en que se encuentran llenos, en pozas con carpas y sin carpas. La periodicidad en la colecta de datos (una vez al mes) respondió a la necesidad de conocer los cambios en el tiempo a gran escala de las variables como la turbidez y la abundancia de macrofitas y de organismos bentónicos que estuvieron correlacionadas con las carpas en el estudio preliminar (capítulo 3). La dinámica de estas variables, así como de los cambios en biomasa de las carpas, corresponden a cambios detectables en escalas que están por encima de días y cercana a los meses (Neill, 1995). El análisis está enfocado básicamente en una descripción de la dinámica del sistema. En este estudio, los resultados no permitieron generar conclusiones sobre la modificación potencial de las carpas sobre la dinámica del sistema a partir de hipótesis nulas por la falta de réplicas. Sin embargo, la carencia de réplicas estuvo compensada con la información que se obtuvo de los datos a la luz de un análisis en escala de ecosistemas (Schindler, 1998; Carpenter et al., 1998). Del conocimiento del sistema a partir del análisis de su dinámica fue posible discutir los efectos que producen las carpas en los embalses someros no sólo con base en un análisis de correlación sino a la luz de un análisis de procesos.

Sitio de estudio

El Valle de los Espejos en el municipio de Acambay, Estado de México, se encuentra en la zona del Alto Lerma, a una altitud de 2250 msnm, la temperatura promedio en la región es de 14°C (García, 1988). Los embalses en esta zona son temporales. Las pozas se llenan de agua durante los meses de la época lluvias (entre finales de julio y principios de agosto) por medio de riachuelos formados con la escorrentía provenientes de los cerros que rodean al valle. Todos los embalses cuentan con agua hasta el mes de marzo del siguiente año. Dependiendo de las necesidades por agua del dueño del embalse, causadas por las condiciones ambientales durante el año, la mayoría de los embalses se vacían por completo puesto que el agua es utilizada para los sembradíos. Por otra parte, el agua de algunos embalses no es utilizada por lo que éstos quedan parcialmente llenos durante la época de secas.

Método

Se colectaron muestras en tres embalses que colindan entre sí, se llenaron al mismo tiempo y con la misma corriente de agua. El tamaño de estas pozas está entre 1 y 2 hectáreas; el primero (poza A) = 1.2 ha, el segundo (poza B) = 1.0 ha y el tercero (poza C) = 1.9 ha. Los tres embalses estuvieron llenos durante el primer periodo de colecta. Las pozas A y B fueron vaciadas por la gente durante los meses de marzo a mayo de 1997 mientras que la poza C se mantuvo con agua durante la época de secas.

La colecta de los datos fue mensual desde octubre de 1996 hasta marzo de 1998, salvo en el período en que las pozas estuvieron total o parcialmente secas (abril a agosto de 1997). Con el fin de analizar a las variables en la época de secas, en este periodo se colectó una vez en el mes de mayo en las tres pozas puesto que a pesar de haber sido vaciadas las pozas A y B todavía contaban con un poco de agua. Sin embargo, la época de lluvias de 1997 no fue abundante (observación personal), por lo que durante el segundo periodo las pozas B y C no llegaron al total de su capacidad, mientras que la poza A estuvo totalmente vacía, haciendo imposible la colecta de datos para esta poza entre los meses de octubre 1997 y marzo de 1998.

Se realizó una colecta inicial para conocer la abundancia inicial de carpas. Se utilizaron dos redes agalleras de múltiples mallas colocadas perpendicularmente (ver capítulo 3) obteniendo la densidad por hectárea en captura por unidad de esfuerzo (CPUE ha⁻¹) en cada embalse. A partir de las abundancias preliminares se escogió a la poza A para realizar su seguimiento en el tiempo con carpas, puesto que contaba con una abundancia inicial superior a 1.0 CPUE, que es la densidad a la cual se comenzaron a encontrar efectos de las carpas sobre el sistema en el estudio preliminar

(Capítulo 3). Para alcanzar una abundancia de carpas > 1.0 CPUE, en esta poza se introdujeron 5 000 carpas en noviembre de 1996. La poza B fue seleccionada para realizar el seguimiento de un sistema turbio sin carpas. Inicialmente este embalse contaba con una abundancia de carpas $= 0.5$ CPUE, pero ésta fue abatida en los primeros tres meses hasta valores menores a 0.2 CPUE mediante pesca con las redes agalleras. Todas las carpas colectadas durante estos meses fueron transferidas a la poza A. La poza C fue incluida en el estudio a partir de enero de 1997; en este último embalse la abundancia de carpas fue $= 0$ CPUE, lo que implica que la abundancia de carpas en este embalse puede (o fue) ser despreciable.

Se evaluaron variables físicas como la morfometría del embalse (área y profundidad), temperatura y turbidez del agua con disco de Secchi. Con este último parámetro se obtuvo un valor de extinción de luz (η) con la ecuación de Poole y Atkins (1929):

$$\eta \text{ m}^{-1} = 1.7/Z_{sd} \quad 1$$

donde Z_{sd} es el valor obtenido a partir del disco de Secchi. También se utilizó la ecuación:

$$I_z = I_0 e^{-\eta z}$$

obtenida de Wetzel (1984) donde I_z es la intensidad de luz en el fondo, I_0 es la intensidad de luz que llega a la superficie, para evaluar la proporción de luz que llega hasta el fondo partiendo de que la intensidad de luz inicial era del 100 %, puesto que I_0 era desconocida.

Para la determinación de variables de compuestos químicos, abundancia de organismos planctónicos e infauna bentónica se determinaron cinco estaciones permanentes de colecta equidistantes. En éstas, la concentración de oxígeno disuelto y el pH se obtuvieron *in situ*. Basados en las técnicas descritas en APHA (1985), se colectó un litro de agua a partir de una muestra compuesta obtenida de cinco submuestras de cada estación de colecta. Se midieron las concentraciones de nitrógeno total (NT) y las de amonio (NH_3) por medio de la técnica Kjeldahl, nitratos por medio de la técnica de sulfato de brusina (DGN, 1986), y las de fósforo total (PT) y ortofosfatos (PO_3) con el método de cloruro estano. Las concentraciones total de sólidos suspendidos fueron obtenidas por método gravimétrico. Las concentraciones de nutrientes y de sólidos suspendidos sólo se midieron el primer año, mientras que el resto de las variables se colectaron durante los dos periodos de colecta.

La estimación de la abundancia del fitoplancton se estimó por medio de la determinación concentración de clorofila *a* con la técnica fluorométrica (Lorenzen, 1966) analizando 200 ml de

agua filtrada de cinco submuestras de cada estación de muestreo tomadas a 10 cm de la superficie del agua. La densidad de macrofitas se determinó midiendo la cobertura de las plantas dentro del embalse en 12 transectos de 12 m de largo en los cuales se tomaban mediciones con círculos de 40 cm de diámetro (Necchi et al., 1995).

Para obtener la densidad de zooplancton, se colectó en cada estación una muestra de la columna total de agua con un tubo de PVC (2 m de largo, 7 cm de diámetro). El agua se pasó a través de una red de plancton de 200 μ y los organismos se preservaron en alcohol. En el laboratorio se cuantificaron con un microscopio estereoscópico el número de cladoceros y copépodos

Para cuantificar la infauna bentónica, en cada estación se colectaron dos litros de sedimento con una draga Ekman de 400cm². La abundancia de organismos epibénticos (ind. m⁻²) se obtuvo por medio de tres arrastres de 12 m de largo con una red de cono (Renfro, 1962) realizado perpendicularmente a la orilla. Los organismos bentónicos se separaron mediante tres tamices (4 mm, 2 mm y 0.4 mm de tamaño de luz), se preservaron en alcohol y se determinaron bajo microscopio en el laboratorio.

Para probar diferencias entre los embalses estudiados se realizaron análisis de medidas repetidas. En estos análisis no se incluyeron las variables de temperatura, pH y O₂. Para el análisis de tendencias de las variables se realizó la prueba no paramétrica Mann-Kendall; en este caso no se incluyeron los datos de nutrientes para la poza C del primer año puesto que, al ser únicamente tres meses, el número de réplicas fue menor al requerido por la prueba (Gilbert, 1987).

Resultados

El promedio de la profundidad a lo largo de los meses fue cercano a 1.0 m, salvo en la poza C en el segundo periodo que fue mucho menor (Tabla 1). La mayor profundidad de las tres pozas se encontró al inicio de la época de lluvias (promedio \pm ds = 1.49 m \pm 0.23), cuando los embalses se llenaron. La profundidad fue disminuyendo significativamente en todas las pozas conforme transcurrió el tiempo, hasta marzo que fue el último mes en el que permanecieron llenas antes de vaciarse casi por completo (Figura 1, Tabla 2). No hubo diferencias significativas en la profundidad entre pozas (Figura 2, Tabla 3) La pérdida de agua por evaporación a lo largo de los meses en que estuvieron llenas fue en promedio de 47.6%.

A diferencia de la profundidad, donde la tendencia fue monotónicamente decreciente para todas las pozas por la evaporación, la turbidez presentó diferentes tendencias en la dinámica de

cada uno de los embalses estudiados (Figura 1; Tabla 2). Los valores de la poza A (en la cual se introdujeron las carpas) cambiaron a lo largo de los meses; en un inicio el agua se tornó más transparente, pero a partir del segundo mes (después de la introducción), el agua fue más turbia (Figura 1). Las pruebas de tendencias en los valores de la profundidad del disco de Secchi únicamente fueron significativas para la poza C (Tabla 2). Las pozas presentaron diferencias significativas en los valores del disco de Secchi (Figura 2, Tabla 3). Mientras en la poza B el disco de Secchi en promedio estuvo por debajo de los 0.2 m, en la poza A llegó estuvo creca de los 0.5 m, y en la C siempre llegó al fondo teniendo como promedio los 0.8 m. En cuanto a la proporción de intensidad de luz que llega al fondo, existe una tendencia significativa decreciente en las poza A (Figura 1; Tabla 2) y la proporción de luz que llegó al fondo de la poza C fue significativamente mayor que en las pozas A y B (Figura 2, Tabla 3).

Los cambios en la temperatura del agua durante el día fueron muy pronunciados. La temperatura varió hasta 8°C a lo largo de las 24 horas (12°C en la madrugada y 20°C a media tarde). En cuanto al promedio de temperatura mensual, las temperaturas máximas se registraron durante el mes de octubre, mientras que las mínimas se encontraron en febrero (Figura 3). El valor promedio de la temperatura superficial osciló entre los 16 y 18°C y la de fondo entre 13 y 14°C (Tabla 1). Las diferencias entre la superficie y el fondo fueron de entre 2 y 4°C.

Las diferencias en la concentración de oxígeno disuelto entre las pozas fueron mayores a la de temperatura. Sin embargo, las tendencias de las tres pozas fueron similares entre sí (Figura 3), lo que sugiere que este valor está sujeto a ciclos anuales. Para la poza B los valores promedio del oxígeno superficial fluctúan de entre los 4.3 y los 6 mg l⁻¹ en la superficie (Tabla 1) y en el fondo de 1 y 5 mg l⁻¹ para la poza B mientras que las concentraciones de oxígeno disuelto no variaron entre superficie y fondo para la poza C (Figura 3). La tendencia de la concentración de oxígeno fue hacia la disminución durante los primeros tres meses y posteriormente se recupera durante los últimos meses (Figura 3).

El potencial de hidrógeno indicó que el agua es levemente básica, con valores cercanos a 8.0 (Tabla 1) pero con valores similares entre pozas. Sin embargo, existe una tendencia hacia el aumento del pH en la poza B mientras que en la poza C hacia una disminución aun cuando no son significativas (Figura 3). Es extraño un cambio dispar entre las pozas en el último mes, mientras en la poza B el pH disminuyó a 7.5, en la poza C se elevó hasta a valores > 9 (Figura 3).

Las concentraciones medias de los nutrientes están resumidas en la Tabla 1. Los valores son suficientemente altos como para poder clasificar a las pozas como eutróficas e hipereutróficas (Wetzel, 1983). Los valores tanto del nitrógeno como del fósforo no fueron muy diferentes de los

encontrados en el estudio anterior, en el que se evaluó esta característica en el mes de marzo (Capítulo 2). El análisis de tendencias sólo fue significativo para los valores de nitrógeno total y sólidos suspendidos para la poza B (Figura 4, Tabla 4). No hubo diferencias en las concentraciones promedio de nutrientes entre las pozas (Figura 5; Tabla 5). Las únicas diferencias significativas encontradas entre las variables químicas fueron los valores de los sólidos suspendidos (Tabla 5), los cuales tuvieron su mayor concentración en la poza B (Figura 5).

En cuanto a las concentraciones de clorofila a en el agua, a pesar de que en el segundo año de colecta se percibe una tendencia general hacia el aumento en las concentraciones de clorofila a de las algas a lo largo de los meses (Figura 6), las pruebas de tendencias estas concentraciones fueron significativas (Tabla 6). Hay que hacer mención de que las tres pozas en los dos años presentaron picos de producción en el mes de noviembre (Figura 6). Tampoco se encontraron diferencias significativas en estos valores entre las pozas (Figura 7, Tabla 7).

La abundancia de zooplancton llegó a niveles cercanos a los 15 individuos l^{-1} (Tabla 1). No existieron tendencias significativas en su abundancia a lo largo de los meses, a pesar de que se observa una tendencia hacia la baja (Figura 6, Tabla 6). Aunque en la poza B la cantidad de zooplancton fue menor que en las otras dos pozas (Figura 7), no existieron diferencias significativas en la abundancia de estos organismos entre las pozas (Tabla 7). Al clasificar a la comunidad del zooplancton no se encontraron diferencias en la abundancia de cladóceros entre pozas (Figura 7 y Tabla 7).

En el análisis de tendencias no se detectaron disminuciones o aumentos significativos en la cobertura total de macrofitas de las pozas (Tabla 8). Sin embargo, es importante mencionar que la cobertura de macrofitas enraizadas en la poza C tuvo un pico ancho a la mitad de la colecta en ambos años (Figura 8). La cobertura total de macrofitas difirió significativamente entre las tres pozas (Tabla 9). La abundancia promedio de macrofitas en la poza C, la menos turbia, fue mucho mayor que en las pozas A y B (Figura 9). Al dividir la cobertura de macrofitas en enraizadas y flotadoras se observa que la mayor diferencia se debe a la cobertura de macrofitas enraizadas (Tabla 9; Figura 9).

La densidad promedio de organismos bentónicos estuvo por encima de los 101 individuos por m^{-2} , llegando en unos casos a estar por arriba de los 30 individuos por m^{-2} (Tabla 1). El número de organismos de epifauna mostró una tendencia a incrementarse de manera significativa en la poza A (Figura 10, Tabla 10). La abundancia de la epifauna en la poza C también tuvo una tendencia ascendente, aún cuando no es significativa, puesto que en octubre de 1997 los valores fueron muy altos. La densidad de infauna no tuvo ningún tipo de tendencia (Tabla 10). Las

diferencias en la abundancia de epifauna entre las pozas fue significativa (Tabla 11), siendo más alta en la poza C (Figura 11). Hubo diferencias marginalmente significativas en la abundancia de la infauna bentónica (Tabla 11).

Los peces amarillos (*Girardinichthys multiradiatus*) se encontraron en todas las pozas en abundancias similares desde la quinta semana a partir de cuando se llenaron las pozas, lo que implica una rápida colonización y reproducción por parte de estos peces dentro de ellas. La única diferencia marcada en los vertebrados entre las pozas fue la presencia de ajolotes (*Ambystoma sp.*) en la poza C, en donde fueron colectados cuatro ejemplares diferentes mientras que en las otras dos no se encontró ninguno.

Discusión

El tiempo transcurrido entre las colectas fue mayor a la velocidad de cambio de algunas variables, esto dificulta la comprensión de las causas de la dinámica y sus efectos sobre las demás variables. Por ejemplo, es clara la tendencia de la temperatura del agua a la disminución en los meses más fríos, lo que implicaría cambios en la dinámica de variables limnéticas en estos meses (enero y febrero) con respecto a los calientes (octubre y noviembre); sin embargo, las fluctuaciones de temperatura durante un mismo día pueden tener mayores efectos dentro de la dinámica de los embalses. Los valores del diferencial vertical de temperatura son semejantes a los que ocurren en el Lago de Pátzcuaro, el cual tiene una profundidad mayor (Chacón, 1984). Las diferencias diarias de temperatura en estos sistemas generan cambios en la densidad del agua de entre 1000 kg m^{-3} en la madrugada y 998 kg m^{-3} al medio día (Wetzel, 1983) los cuales propician a una circulación vertical del agua (Reynolds, 1984), sobretodo considerando la poca profundidad de estos sistemas. Por otra parte, estos cambios de temperatura en tan corto tiempo deben de producir efectos drásticos sobre la fisiología y el comportamiento de los organismos, a diferencia del proceso de aclimatación con el que disponen cuando los cambios en la temperatura son graduales (Begon et al., 1996) como puede ser la disminución de temperatura mensual durante los meses de octubre a febrero.

La gran mayoría de las interacciones pelágicas como el ciclo de los nutrientes en el agua y la dinámica de las comunidades planctónicas, poseen tasas de recambio más rápidas que la periodicidad de colecta. De esta manera, las tendencias encontradas a lo largo de los meses en estas variables no explican lo que puede estar sucediendo para los procesos internos. Las altas concentraciones de amonio para sitios naturales refuerzan la idea discutida en el Capítulo 3 de que existe presencia de fertilizantes; sin embargo, los resultados no son claros puesto que el cociente

NH_4/NO_3 no está cercano al 10:1 el valor que implicaría la influencia de fertilizantes en compuestos amoniacales (Wetzel, 1983). La única tendencia encontrada dentro de los nutrientes fue un aumento en la concentración de nitrógeno en la poza B periodo de estudio. Es posible este aumento se deba a la reincorporación constante de sólidos suspendidos desde el fondo a lo largo de los meses, ocasionada por el efecto de olas y de corrientes (Scheffer, 1998), la cual produce una acumulación de materia orgánica en el agua y la hace rica en nutrientes (Kristensen et al., 1992). Es importante hacer notar que las tendencias en las concentraciones de nitratos aumentan durante los primeros meses (octubre, noviembre y diciembre), ya que es durante los mismos meses cuando el que el oxígeno disuelto alcanza concentraciones $> 3 \text{ mg l}^{-1}$. Esto sugiere una oxidación del nitrógeno que genera mayores concentraciones de nitratos al principio del ciclo de llenado de las pozas. El aumento de amonio en los últimos meses puede ser consecuencia entonces de la falta de oxigenación del nitrógeno.

A pesar de que la abundancia de cladóceros en el zooplancton fue mayor en la poza C (la más transparente) y siendo éste el tipo de zooplancton más importante para el control del fitoplancton (Mills et al., 1987; Dumont, 1994), la densidad de zooplancton sigue siendo muy baja como para poder ejercer un control efectivo de la comunidad de fitoplancton (Crisman & Beaver, 1990), esto hace que los efectos “descendentes” sean muy poco probables. La abundancia de zooplancton puede estar suprimida por la toxicidad debida a las altas concentraciones de amonio o por la presión de depredación generada por un pez zooplanctívoro (Gliwicz 1994) como lo es el caso de *G. multiradiatus*. Es probable que los picos de productividad de fitoplancton en los meses de noviembre sean un reflejo de un florecimiento de las algas facilitado por los nutrientes sólo dos meses después de que se llenó la poza. Posteriormente, esta comunidad fitoplanctónica puede estar controlada por otras variables completamente desconocidas en donde pueden intervenir factores como interacciones con la temperatura, corrientes de agua, efectos de los nutrientes o la competencia con las macrofitas. Sin embargo, estas especulaciones necesitan de un estudio más específico, puesto que el comportamiento de estas dinámicas también pueden ser más rápidos que la periodicidad de la colecta de datos.

A partir de los datos obtenidos es posible distinguir dos grandes fuentes de variación a lo largo del tiempo. En primer lugar, las variaciones dependientes de los ciclos anuales que están asociados al comportamiento cíclico del clima. Dentro de éstos se encuentra el llenado y vaciado parcial o total de los embalses asociados a las lluvias, y a las necesidades de los campesinos así como la temperatura del ambiente (frío en febrero y cálido en octubre) y la tasa de evaporación por radiación y su consecuencia en los cambios de profundidad de las pozas. En segundo lugar, las

interacciones dentro del sistema que se generan a partir de que el embalse se llena de agua, por ejemplo, las condiciones necesarias para que exista una colonización de las especies al inicio de la temporada de lluvias y sus interacciones dentro de la red trófica. En este segundo grupo se encuentran algunos de los cambios producidos por la carpa dentro de la dinámica del sistema.

Las variables que presentan cambios a lo largo de los meses (profundidad, concentración de sólidos suspendidos, turbidez o abundancia del bentos) sugieren que la dinámica de los embalses a esta escala está regulada de la siguiente manera. Los embalses se llenaron entre julio y agosto hasta una profundidad > 1.5 m con agua altamente oxigenada debido a la velocidad de la corriente. La profundidad inicial de los embalses hizo que la turbidez con la que el agua llega al sistema tuviera implicaciones importantes en los siguientes meses. El agua entra a la poza B muy turbia y acarreando sedimentos puesto que la velocidad de la corriente en la entrada es alta. En cambio, en la poza A, el agua entra clara puesto que cuenta con un proceso de decantación mediante una trampa de sedimentos natural. El proceso de entrada del agua en la poza C es a través de un filtro natural (un humedal) en el cual la velocidad del río disminuye y los sólidos se quedan atrapados en las plantas riparias, por lo que el agua que llega a este embalse es completamente transparente.

Como resultado, la turbidez inicial puede generar dos tipos de ciclos de retroalimentación positiva (Capítulo 2). Cuando el agua llega transparente, la posibilidad de que las plantas enraizadas colonicen el embalse es más alta (Scheffer et al., 1994). Las plantas generan una barrera entre el sedimento y la columna de agua, funcionando como diques que evitan la resuspensión de sedimentos por factores mecánicos como corrientes horizontales o verticales, olas o viento (Dieter, 1990). En consecuencia, la turbidez del agua decrece con el tiempo, puesto que únicamente se produce la depositación de los sedimentos suspendidos que arribaron con la corriente (Scheffer, 1998). Este puede ser el caso de la poza C, donde la transparencia del agua permitió que las macrofitas sumergidas colonizaran toda la poza, evitando así un cambio de turbidez. El hecho de que exista una tendencia significativa en la disminución de los valores del disco Secchi en esta poza, únicamente refleja la reducción en la altura de la columna de agua producida por la evaporación, puesto que la proporción de la intensidad de luz siempre fue la mas alta.

El caso contrario pudo haber ocurrido en la poza B, donde el agua fue lo suficientemente turbia como para evitar que las plantas sumergidas colonizaran las partes profundas del fondo del embalse (Canfield et al., 1985), con lo cual el sedimento quedaría a merced de cualquier tipo de resuspensión (Kristensen et al., 1992). La tasa de sedimentación hacia el fondo podría ser inferior a la tasa de resuspensión por lo que aumentó la concentración de sólidos suspendidos en el agua manteniéndola turbia (Scheffer, 1998). Es posible también que el grado de suavidad del fondo,

causado por la cantidad de sedimentos acarreados, pudieran impedir una colonización de plantas (Schutten et al., 1999).

Ninguna de estas posibles dinámicas en la turbidez y macrofitas en las pozas no se ajustan a lo que sucedió en la poza A. El agua que entró a esta poza no fue tan clara como la que entró en la C, pero tampoco tan turbia como la que llenó la B. La poza A tuvo una drástica disminución en la turbidez hacia el segundo mes de colecta (noviembre). Los factores que pudieron haber intervenido en la diferencia en la dinámica inicial de las pozas A y B son la cantidad de sólidos suspendidos que tenía el agua con la que A fue llenada, así como el factor histórico en la colonización de macrofitas (ver más adelante).

Gracias a los cambios iniciales en la turbidez de la poza A es posible que comenzara un ciclo de retroalimentación positiva en donde la disminución de la turbidez haya provocado una colonización masiva de plantas enraizadas (ver Capítulo 2). Sin embargo, al pasar los primeros meses hubo un cambio radical en la disminución en la turbidez, y ésta comenzó a aumentar. El cambio en este proceso pudo haber sido causado por la introducción de carpas en la poza, que se apoya en los siguientes argumentos: la coincidencia en el cambio de tendencias de la turbidez del agua y la introducción de las 5000 carpas en la poza A; el hecho de que no hubiera cambio de estas tendencias de turbidez en la otra poza transparente que no tuvo carpas durante dos años (poza C); las relaciones no-lineares de las carpas con la turbidez (Capítulo 3); y los cambios en la turbidez ocasionados por las carpas en pozas experimentales (Capítulo 4).

El aumento gradual de la turbidez en los meses posteriores a noviembre en la poza A evitó el establecimiento de macrofitas enraizadas en el fondo, al igual que la poza B. Aun cuando las diferencias de penetración del disco de Secchi entre las pozas A y B harían suponer que había mejores condiciones de luz para una colonización de plantas en la primera, la proporción de luz que llegó al fondo fue similar en ambas pozas. Por lo tanto, bajo las mismas condiciones de penetración de luz, la probabilidad de las plantas en ambos sistemas para sobrevivir fue la misma. El aumento en la turbidez de las pozas A y B se compensó con la disminución en su profundidad por la evaporación. Esto produjo que la proporción de luz que llega al fondo haya aumentado en el último mes.

Un poco antes de que las pozas se vaciaran, el aumento de la penetración de luz en la columna de agua pudo haber promovido una mayor área de colonización de plantas dentro del embalse (Crowder y Painter, 1991). A pesar de que las plantas morirían pronto, puesto que el embalse termina por secarse, esta colonización tardía puede generar las bases (en forma de bulbos o semillas resistentes a la sequía) para una rápida colonización de la poza cuando se vuelve a llenar.

Esto significaría que existe una influencia histórica en la dinámica del embalse que podría determinar al menos, en parte, las diferencias iniciales en la dinámica de turbidez entre las pozas A y B. De ser cierto, esto implicaría que existe una resiliencia dentro de la dinámica de las pozas lo suficientemente fuerte como para influir sobre los cambios en el tiempo de los subsecuentes periodos de alta productividad biótica.

La comunidad de hidrófitas no mostró grandes cambios o tendencias en el tiempo. Una vez que están establecidas en el sistema es muy difícil que desaparezcan (Schutten et al., 1998) y por otra parte, si no se establecieron desde un inicio, sus probabilidades de colonizar son bajas ya que no existen las condiciones (como la turbidez o suavidad del fondo) para que se establezcan.

Por lo tanto, es posible que el efecto indirecto de las carpas sobre las plantas en sistemas tan someros y con una alta tasa de evaporación sea crítico en el momento de su colonización a finales de agosto. Para que la carpa ejerza este tipo de efectos sobre las plantas después de que éstas han colonizado el embalse, tiene que ser introducida en densidades tan grandes que produzcan un aumento de turbidez que compense a la tasa de evaporación del sistema. Este efecto indirecto se combinaría con el efecto directo que producen las carpas al comer tejido de plantas en altas densidades (Chapman y Fernando, 1994).

A lo largo del tiempo, la comunidad de bentónica tampoco tuvo variaciones significativas; sin embargo, la diferencia de abundancias entre pozas coincide con las diferencias con la cobertura de macrofitas enraizadas. Ello refuerza la idea de la existencia de una relación muy estrecha entre organismos macrobentónicos y macrofitas enraizadas (Crowder y Painter, 1991; Capítulo 2), en particular de los acociles *Cambarellus montezumae* (Hinojosa, en preparación) y ajolotes *Ambystoma* sp.

Conclusiones

Los resultados en la dinámica de los tres embalses durante los dos años a una escala temporal mensual sugieren que las variables que generan cambios dentro del sistema son la penetración de luz, la concentración de sólidos suspendidos y la abundancia de macrofitas, en particular las enraizadas. Las dinámicas internas dentro de las pozas para estas variables son alteradas por la introducción de las carpas en grandes densidades. Esto lo sugieren las diferencias de tendencias de turbidez que presentó la poza A antes y después de la introducción de la carpa. Los resultados de este trabajo apoyan a las conclusiones obtenidas en el trabajo preliminar (Capítulo 2) los cuales están basados en las correlaciones entre variables como la turbidez y la abundancia de macrofitas y de organismos bentónicos. El efecto de las carpas en un sistema completamente turbio y sin plantas

sumergidas puede ser despreciable, pero en un sistema transparente la introducción de carpas puede generar grandes cambios.

Es necesario considerar otras variables dentro del sistema que están provocando que la magnitud de los efectos ocasionados por la carpa no sean siempre directamente proporcionales a su abundancia. Por ejemplo, la historia de la poza antes de llenarse es un factor que puede maximizar o minimizar los efectos de la misma densidad de carpas. La cantidad de descendientes (en semillas, o en bulbos) que dejan las plantas el año anterior de la poza es un factor fundamental en la dinámica inicial del embalse dentro del sistema.

Referencias

- APHA, (American Publish Health Association). 1985. Standards methods for the examination of water and wastewater. 16th Ed. Amer. Pub. Health. Assoc. Washington D. C.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996. Ecology, Individuals, Populations, and Communities. 3rd ed., Blackwell Science. L. T. D. London. 1068 pp.
- Canfield, D. E. J., K. A. Langeland, S. B. Linda y W. T. Haller. 1985. Relations between water transparency and maximun depth of macrophyte colonisation in lakes. *Journal of Aquatic Plant Management*. 23: 25-28
- Carpenter, S.R., J. J. Cole, T. E. Essington, J. R. Hodgson, J. N Houser, J. F Kitchel y M. L. Pace, 1998. Evaluating alternative explanation in Ecosystem Experiments. *Ecosystems*. 1:335-344.
- Chacón, A., 1984. Ecosistema lacustre En: Toledo V., P. Alvarez-Icaza y P. Avila (eds). Plan Pátzcuaro 2000. Fundación Friedrich Ebet Stiftung en México. México D.F. 319 pp.
- Chapman, G. y C. H. Fernando. 1994. The diet and related aspect of feeding of Nile Tilapia (*Oreochromis nilotius* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rise field in Northeast Thailand. *Aquaculture*. 123: 281-307.
- Crisman, T. L. y R. Beaver, 1990. Applicability of planktonic biomanipulation for managing eutrophication in the subtropics. *Hydrobiologia* 200/201:177-185.
- Crowder, A. y D. S. Painter, 1991. Submerged macrophytes in Lake Ontario: Current knowledge, importance, threats to stability, and needed studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 1539-1545.
- DGN, 1986. Método Sulfato de Brusina para determinar Nitratos, NMX- AA- 79- 1986. Dirección General de Normas Secretaria de Comercio y Fomento Industrial. México.
- Dieter, C. D. 1990. The importance of emergent vegetation in reducing -sediment resuspension in wetlands. *Journal of Freshwater Ecology*. 5: 467-474.
- Dumont, H. H., 1994. On the diversity of the Cladoceran in the tropics. *Hydrobiologia*. 272: 27-38
- Farnsworth E. J. y A. M. Ellison. 1996. Scale-dependent spatial and temporal variability in biogeography of mangrove root epibiont communities. *Ecological Monographs*. 66:46-66.
- García, E., 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Offset Larios México. D.F.
- Gilbert, R. O., 1987. Statistical methdos for enviromental polution monitoring. Van Nostrand Reinhold Nueva York.
- Gliwicz, Z. M., 1994. Relative significance of direct and indirect effects of predation by planktivorous fish on zooplankton. *Hydrobiologia*. 272: 201-210.
- Hinojosa, D. Relaciones ecológicas entre la carpa (*Cyprinus carpio*) y el acocil (*Cambarellus montezumae*) en pozas someras del alto Lerma. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. En preparación.

- Irvine, K., B. Moss y H. Balls. 1989. The loss of submerged plants with eutrophication II. Relationship between fish and zooplankton in a set of experimental ponds, and conclusions. *Freshwater Biology*, 22:89-107.
- Jeppesen, E., M. Soendergaard, O. Sortkjaer, E. Mortesen y P. Kristensen. 1990. Interactions between phytoplankton, zooplankton and fish in a shallow, hypereutrophic lake: a study of phytoplankton collapses in Lake Soebygaard, Denmark. *Hydrobiologia*. 191: 149-164.
- Kristensen, P., M. Soendergaard y E. Jeppesen. 1992. Resuspension in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*. 228: 101-109.
- Levin, S. A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73:1943-1967.
- Lorenzen, C. J., 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentrations. *Deep-Sea Research*. 13: 223-227.
- Necchi, Jr., H. Z. Branco, y C. C. Z. Branco, 1995. Comparison of three techniques for estimating periphyton abundance in bedrock streams. *Archiv für Hydrobiologie*. 134: 393-402.
- Neill, W.E., 1995. Spatial and temporal scaling and the organisation of limnetic communities. En: Hildrew and Raffaelli (eds), *Aquatic Ecology*. Blackwell Science 189-232p
- Mills, E., J. L. Forney., & K. J. Wagner, 1985. Fish predation and its cascading effects on the Oneida Lake food chain. En: Kerfoot C. y A. Sih (eds) *Predation. Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England. London. 118-132pp.
- Moss, B., J. Stansfield, K. Irvine, M. Perrow y G. Phillips, 1996. Progressive restoration of shallow lake: a 12-year experiment in isolation, sediment removal and biomanipulation. *Journal of Applied Ecology*. 33: 71-86
- Perrow, M. R., M.-L. Meijer, P. Dawidowicz y H. Coops. 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia*. 342/343: 355-365.
- Poole, H. H. y W. R. G. Atkins. 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 16 :297-324.
- Renfro, W., 1962. Small beam net for sampling postlarval shrimp. In: Galveston Biological Lab. June 30. U. S. Fish & Wild. Serv. Circ. 161: 86-87.
- Reynolds, C. S., 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Reynolds, C. S., 1995. The role of fluid motion in the dynamics of phytoplankton in lakes and rivers. En: Hildrew H. y G. Raffaelli, *Aquatic Ecology*. Blackwell Science 141-188p.
- Scheffer, M., 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman and Hall. Londres
- Scheffer, M., M. Van den Berg, A. W., Brwukelaar, C. Breukers, H. Coops, R. W. Doef y M. -L. Meijer. 1994. Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes. *Aquatic Botany*, 49, 193-196.
- Schindler, D. W., 1998. Replication versus realism: the need for ecosystem-scales experiments. *Ecosystems*. 1: 323-334
- Schriver P., J. Bogestrand, E. Jeppesen y M. Sondergaard. 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: Large-scale enclosure experiments in shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology*. 33: 255-270.
- Schutten, J., A. J. Davy, F. K. Madgwick, H. Coops, W. Admiraal, E. H. Lammens y G. L. Phillips, 1998. Soft sediment prevent aquatic macrophyte re-establishment after biomanipulation Shallow Lakes 98 Conference Berlin.
- Wetzel, R. G., 1983. *Limnology*. Saunders College Publishing. London.

Tabla 1. Valores promedio de todos los meses para cada variable colectada

Variable	1996-1997			1997-1998	
	Poza A	Poza B	Poza C	Poza B	Poza C
Profundidad (m)	1.35 (0.42)	0.93 (0.38)	1.25 (0.41)	0.82 (0.29)	0.56 (0.21)
Secchi (m)	0.59 (0.27)	0.17 (0.068)	1.24 (0.41)	0.18 (0.045)	0.53 (0.22)
Prop Iz.	0.02 (0.29)	0.01 (0.01)	0.18 (0.03)	0.01 (0.21)	0.16 (0.02)
Temp sup (C)	17.9 (1.34)	18.2 (1.12)	16.6 (2)	15.73 (2.7)	16.01 (3.6)
Oxígeno dis (mg l ⁻¹)	5.42 (2.5)	6.01 (1.6)	7.05 (0.9)	4.38 (1.8)	5.3 (1.8)
pH	7.7 (0.76)	7.7 (0.4)	8.2 (0.22)	8.07 (0.36)	8.5 (0.46)
PO ₄ mg l ⁻¹)	0.06 (0.09)	0.04 (0.04)	0.01 (0.005)		
PT (mg l ⁻¹)	0.32 (0.25)	0.22 (0.037)	0.21 (0.01)		
NH ₃ (mg l ⁻¹)	0.17 (0.24)	0.48 (0.53)	0.19 (0.28)		
NO ₃ (mg l ⁻¹)	0.12 (0.04)	0.13 (0.05)	0.13 (0.02)		
NT (mg l ⁻¹)	0.72 (0.12)	0.65 (0.14)	0.55 (0.14)		
ST (mg l ⁻¹)	159 (30)	311 (84)	126 (3)		
Clorofila a (mg l ⁻¹)	2.07 (1.8)	4.17 (5.2)	0.26 (0.14)	2.98 (2.7)	2.53 (1.6)
Zooplankton (org l ⁻¹)	12.3 (10.5)	3.22 (2.2)	14.7 (6.88)	4.17 (2.62)	4.34 (1.3)
Mc total (%)	33.9 (4.9)	32.6 (7.99)	85.7 (8.56)	40.9 (10.59)	76.7 (19.64)
Mc enraizadas (%)	23.7 (6.7)	17.4 (8.23)	54.9 (8.66)	15.0 (3.32)	54.8 (16.32)
Mc l.f. (%)	11.2 (11.35)	15.2 (2.75)	12.3 (6.59)	25.9 (8.76)	21.8 (8.25)
Epifauna (org m ⁻²)	14.089 (4.8)	11.489 (3.5)	22 (8.8)	13.556 (8.1)	27.2 (8.6)
Infaua (org m ⁻²)	9.02 (6.5)	4.5 (2.6)	12.4 (7.1)	17.5 (5.2)	7.2 (1.9)

Los valores entre paréntesis = error estandar, Temp sup = temperatura superficial, PT = fósforo total
 NT = nitrógeno total, ST = Total de sólidos, Mc = macrofitas y l.f. = libreflotadoras

Tabla 2. Valores de la prueba no paramétrica Mann Kendall para variables físicas

Poza	Profundidad			Secchi			Proporción de Iz		
	N	s	P	N	s	P	N	s	P
A96	7	-19	<0.005	7	-11	ns	7	-15	<0.001
B96	7	-21	<0.005	7	-11	ns	7	-5	ns
C96	4	-6	<0.04	4	-6	<0.04	4	3	ns
B97	6	-15	<0.005	6	3	ns	6	-3	ns
C97	6	-15	<0.005	6	-11	<0.005	6	-5	ns

Tabla 3. Valores de las ANDEVAs de medidas repetidas para las variables físicas

Factor	Profundidad					Secchi					Intensidad de luz				
	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p
meses	12	3.02	0.25			12	0.85	0.07			12	0.005	4E-04		
mes/poza	2	0.25	0.12	1.57	ns	2	2.08	1.04	14.6	<0.01	2	0.147	7E-02	249	<0.01
error	15	1.18	0.08			15	1.07	0.07			15	0.004	3E-04		
total	29	5.42	0.19			29	3.83	0.13			29	0.171	6E-03		

Tabla 4. Valores para la prueba no paramétrica Mann Kendall de variables químicas durante los dos periodos de colecta

Poza	PO ₄			PT			NH ₄		
	N	s	P	N	s	P	N	s	P
A96	6	-3	ns	6	-7	ns	5	6	ns
B96	6	-7	ns	6	-7	ns	5	4	ns

Poza	NO ₃			NT			ST		
	N	s	p	N	s	p	N	s	p
A96	6	-1	ns	6	5	ns	6	5	ns
B96	6	-3	ns	6	12	<0.05	6	12	<0.05

PT = fósforo total, NT = Nitrógeno total y ST = Sódios totales

Tabla 5. Valores de las ANDEVAs de medidas repetidas para concentraciones de nutrientes

Factor	PO ₄					PT					NH ₄				
	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p
meses	5	0.05	0.009			5	0.21	0.04			5	1.35	0.27		
mes/poza	2	0.00	0.001	0.32	ns	2	0.03	0.02	0.7	ns	2	0.32	0.16	2.55	ns
error	7	0.02	0.002			7	0.17	0.02			7	0.43	0.06		
total	14	0.07	0.005			14	0.42	0.03			14	2.05	0.15		

Factor	NO ₃					NT					ST				
	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p
meses	5	0.022	0.004			5	0.14	0.03			7	95605	13658		
mes/poza	2	0.000	0.000	0.39	ns	2	0.09	0.04	2.7	ns	2	96786	48393	17.7	<0.01
error	7	0.002	0.000			7	0.11	0.02			7	19166	2738		
total	14	0.024	0.002			14	0.32	0.02			16	2E+05	11044		

PT = fósforo total, NT = Nitrógeno total y ST = Total de Sólidos

Tabla 6. Valores para la prueba no paramétrica Mann Kendall de variables planctónicas durante los dos periodos de colecta

	Clorofila <i>a</i>			Zooplankton			Cladóceros		
	N	s	P	N	s	P	N	s	P
A96	6	1	ns	6	1	ns	6	1	ns
B96	6	-3	ns	6	3	ns	6	3	ns
C96	3	-1	ns	3	-4	ns	3	-4	ns
B97	6	7	ns	5	1	ns	5	1	ns
C97	6	7	ns	5	-5	ns	5	-5	ns

Tabla 7. Valores de las ANDEVAS de medidas repetidas para variables planctónicas

Factor	Clorofila a					Zooplankton					Cladóceros				
	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p
meses	11	166	15			12	627	52			12	321	27		
mes/poza	2	15	7	1.02	ns	2	262	131	2.89	ns	2	99	50	3.15	ns
error	13	94	7			15	681	45			15	236	16		
total	26	279	11			29	1671	58			29	717	25		

Tabla 8. Valores para la prueba no paramétrica Mann Kendall para cobertura de macrofitas durante los dos periodos de colecta

Poza	Tot. Mac.			Mac. flotadoras			Mac. enraizadas		
	N	s	P	N	s	P	N	s	P
A96	7	1	ns	7	1	ns	7	3	ns
B96	7	-9	ns	7	-5	ns	7	3	ns
C96	4	3	ns	4	-2	ns	4	-3	ns
B97	5	-6	ns	5	-5	ns	5	-3	ns
C97	5	0	ns	5	-1	ns	5	-6	ns

Mac= macrofitas

Tabla 9. Valores de las ANDEVAS de medidas repetidas para la cobertura de macrofitas

Factor	Mac. Total					Mac. libreflotadoras					Mac. enraizadas				
	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p
meses	11	1409	128			11	1404	128			11	1258	114		
mes/poza	2	10450	5225	30.8	<0.01	2	116	58	0.83	ns	2	7696	3848	43.3	<0.01
error	14	2375	170			14	985	70			14	1243	89		
total	27	16394	607			27	2715	101			27	10548	391		

Mac = macrofitas

Tabla 10. Valores para la prueba no paramétrica Mann Kendall para abundancia del bentos durante los dos periodos de colecta

	Epifauna			Infauna		
	N	s	P	N	s	P
A96	6	9	ns	7	-1	ns
B96	6	-3	ns	7	1	ns
C96	3	1	ns	4	-4	ns
B97	6	-1	ns	5	4	ns
C97	6	5	ns	5	-1	ns

Tabla 11. Valores de las ANDEVAs de medidas repetidas para la abundancia del bentos

Factor	Epifauna					Infauna				
	gl	sc	cm	F	p	gl	sc	cm	F	p
meses	11	687	63			11	404	37		
mes/poza	2	700	350	7.13	<0.01	2	151	76	4.29	0.04
error	13	638	49			14	246	18		
total	26	2265	87			27	826	31		

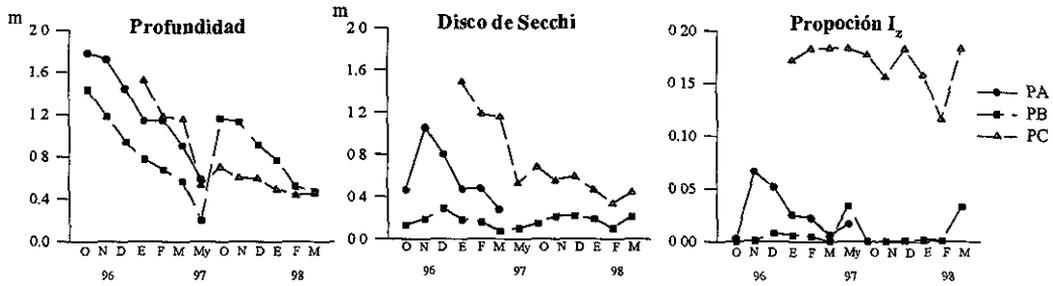


Figura 1. Valores de profundidad, disco de Secchi y proporción de intensidad de luz en el fondo (I_z) de las pozas estudiadas durante los dos años de colecta. PA= poza A, PB = poza B y PC = poza C. Nótese que los meses de abril, junio, julio y agosto no están en la figura.

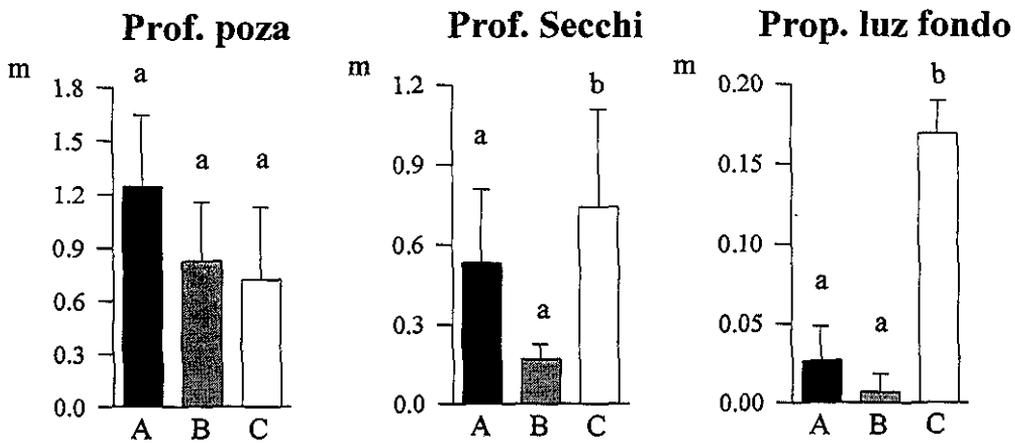


Figura 2. Diferencias entre pozas en variables físicas. La columna negra representa a la poza A, la gris a la poza B y la blanca a la poza C. Diferentes letra encima de las columnas representan diferencias significativas entre las pozas para la prueba de medidas repetidas. Se muestran las barras del error estándar.

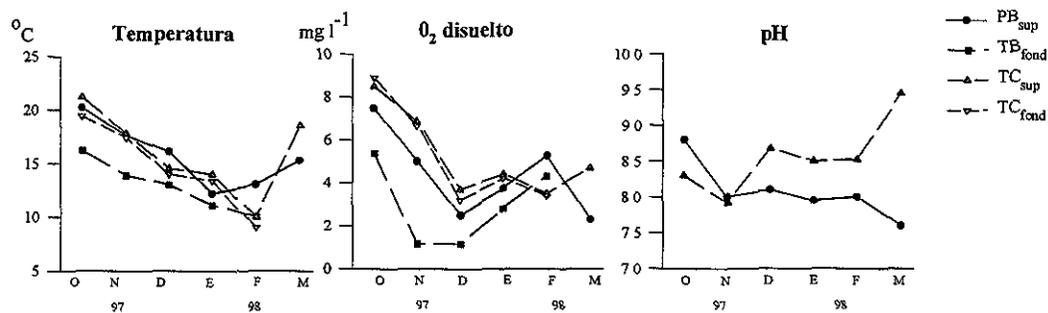


Figura 3. Cambios en los valores de temperatura (°C), O₂ (mg l⁻¹) y pH, de las pozas estudiadas en los meses de 1997-1998. El subíndice sup. = superficial y fond. = fondo. PA= poza A, PB = poza B y PC = poza C.

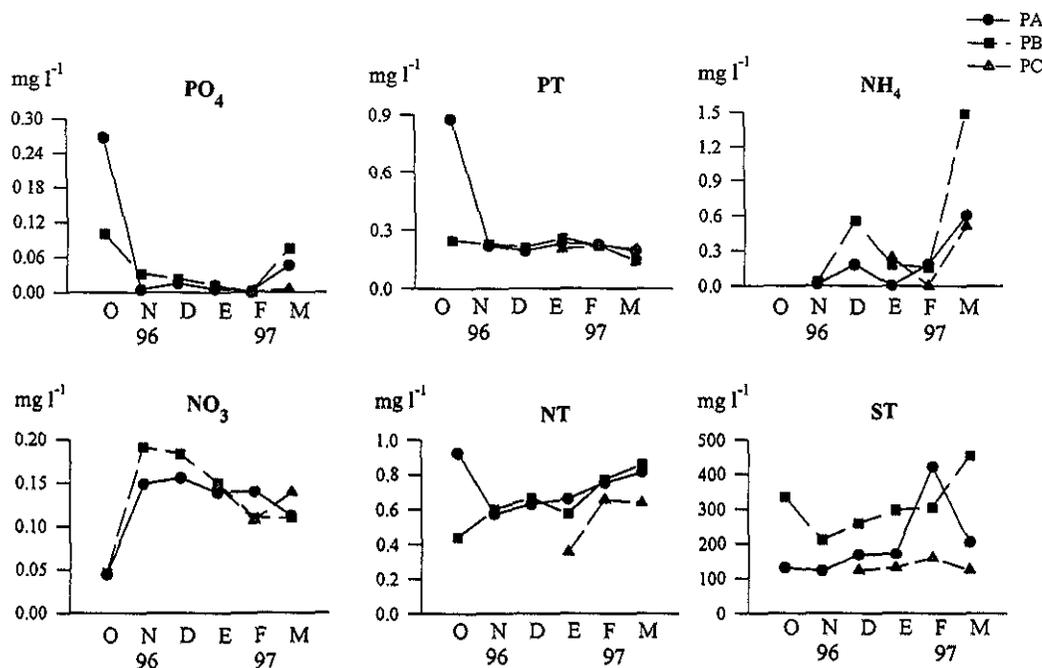


Figura 4. Concentraciones de nutrientes en las tres pozas a lo largo del primer periodo de colecta. PA= poza A, PB = poza B y PC = poza C.

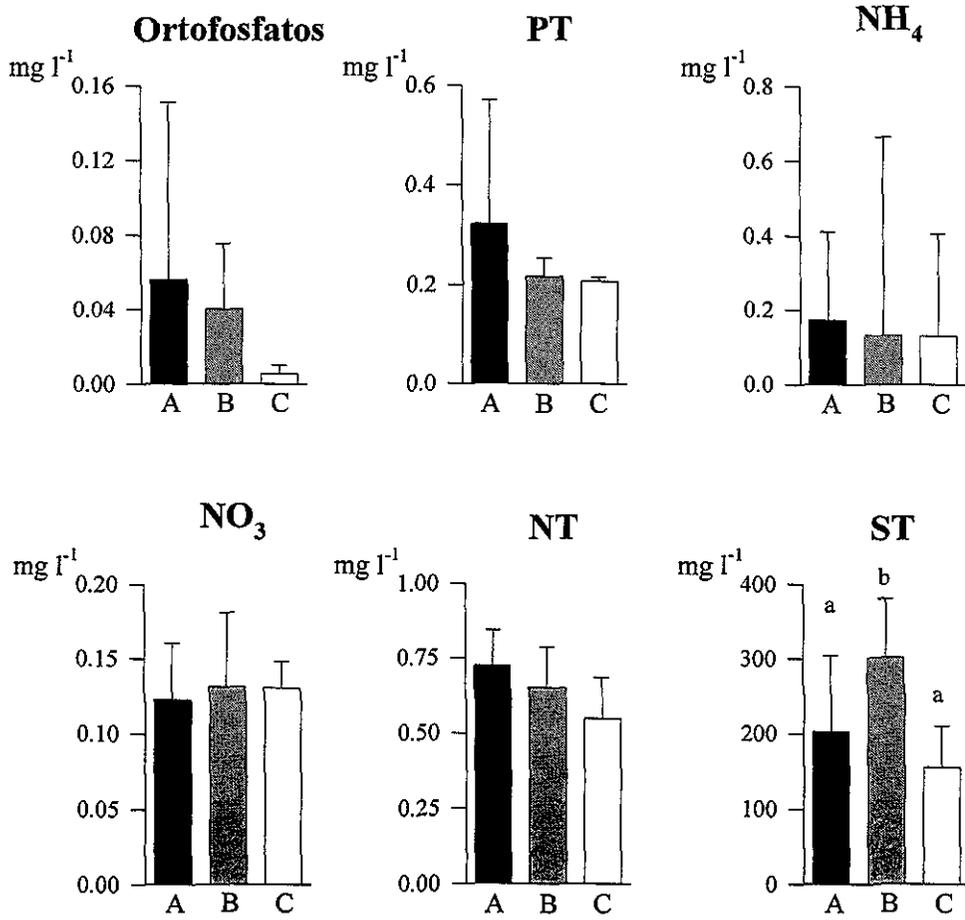


Figura 5. Diferencias entre pozas para las variables químicas. La columna negra representa a la poza A, la gris a la poza B y la blanca a la poza C. Diferentes letra encima de las columnas representan diferencias significativas entre las pozas de acuerdo a la prueba de medidas repetidas. Se muestran las barras del error estandar.

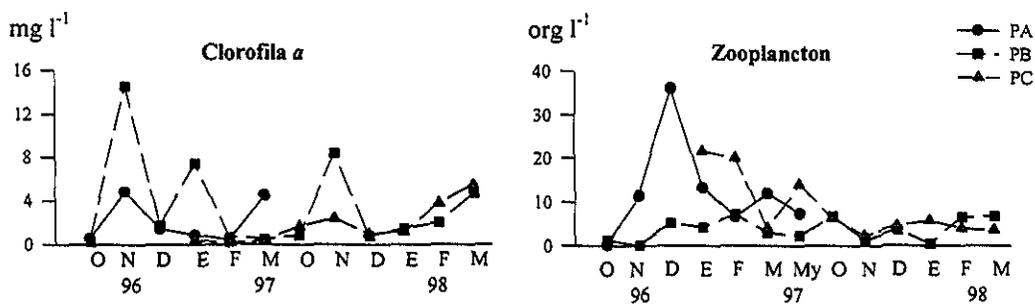


Figura 6. Cambios en las concentraciones de clorofila *a* y abundancia de zooplankton durante los dos ciclos de colecta. PA= poza A, PB = poza B y PC = poza C.

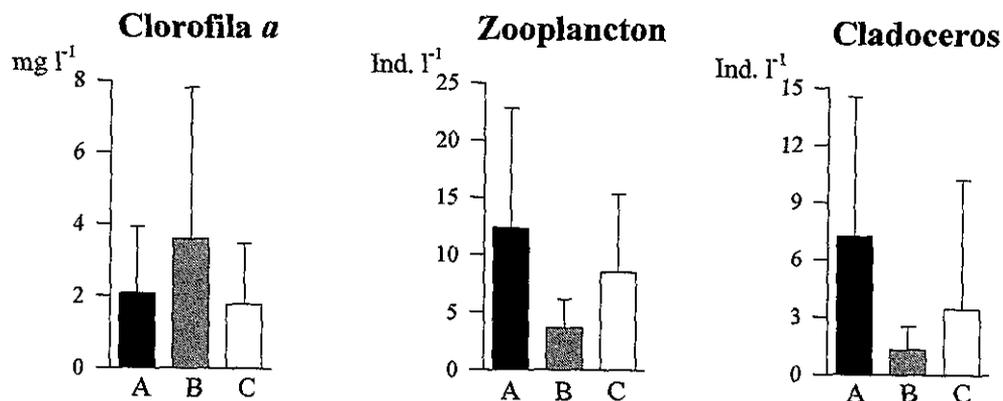


Figura 7. Diferencias entre pozas en valores del plancton. La columna negra representa a la poza A, la gris a la poza B y la blanca a la poza C. Se muestran las barras del error estandar.

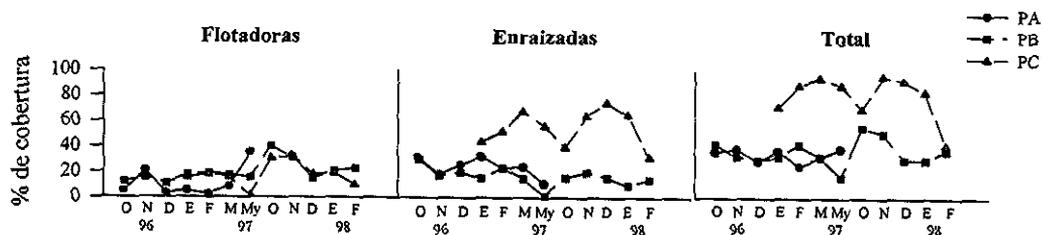


Figura 8. Porcentaje de cobertura de macrofitas en las tres pozas durante los dos ciclos de colecta. PA= poza A, PB = poza B y PC = poza C.

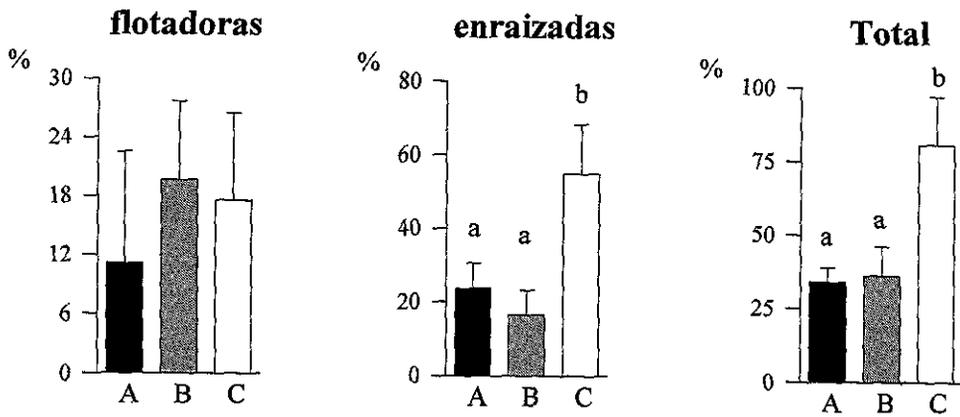


Figura 9. Diferencias entre pozas de cobertura de macrofitas. La columna negra representa a la poza A, la gris a la poza B y la blanca a la poza C. Diferentes letra encima de las columnas representan diferencias significativas entre las pozas para la prueba de medidas repetidas. Se muestran las barras del error estandar.

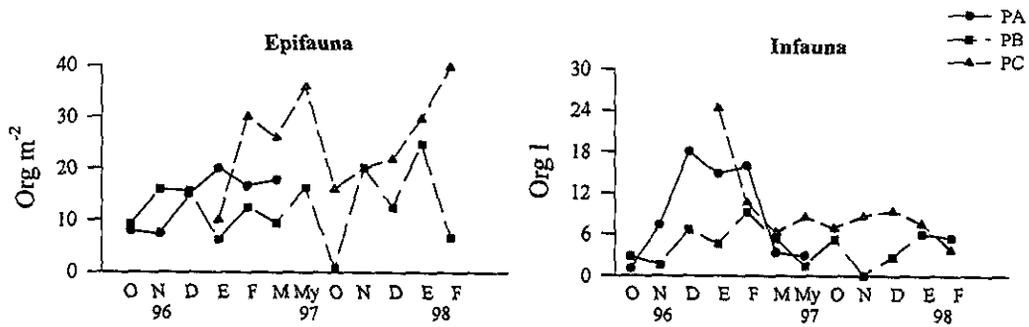


Figura 10. Valores de abundancia del bentos en las tres pozas durante los dos ciclos de colecta. PA= poza A, PB = poza B y PC = poza C.

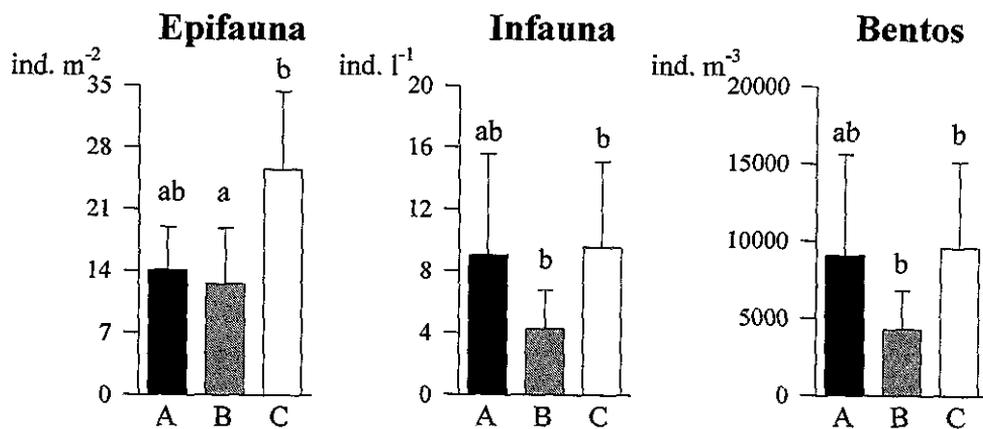


Figura 11. Diferencias entre pozas de abundancia del bentos. La columna negra representa a la poza A, la gris a la poza B y la blanca a la poza C. Diferentes letras encima de las columnas representan diferencias significativas entre las pozas de acuerdo a la prueba de medidas repetidas. Se muestran las barras del error estandar.

CAPÍTULO 6

LAS INTERACCIONES DE LA CARPA COMÚN (*Cyprinus carpio*) EN LOS SISTEMAS LIMNETICOS SOMEROS SUBTROPICALES DESCRITAS POR UN MODELO CUALITATIVO Y OTRO CUANTITATIVO

Luis Zambrano

Resumen

Los efectos de las carpas sobre tres variables de un sistema dulceacuícola somero a turbidez, la cobertura de macrofitas y la abundancia de bentos pueden ser descritos con dos modelos: uno cualitativo y otro cuantitativo. Las respuestas que se generan con ambos modelos indican que las interacciones entre las variables tienen un comportamiento dinámico con respecto a las condiciones iniciales del sistema y las abundancia de las carpas. Los resultados de los modelos sugieren alternativas de manejo para los embalses someros y el cultivo de carpas.

Introducción

La teoría de la dinámica de las redes tróficas limnéticas en sistemas someros se ha visto muy fortalecida en los últimos años (Carpenter et al., 1998). Sin embargo, ésta se ha desarrollado primordialmente para sistemas templados, por lo que su comprensión en embalses someros tropicales y subtropicales es insuficiente (Capítulo 1). En México, casi todos los lagos y presas están considerados como tropicales o subtropicales. En particular, la cuenca del río Lerma cuenta con una gran cantidad de pequeños embalses someros, la gran mayoría hechos por el hombre, que albergan a muchas especies nativas y que cuentan con dinámicas tróficas desconocidas. A pesar de estar en latitudes cercanas al trópico de cancer, estos sistemas dulceacuícolas se encuentran a alturas mayores a los 2 000 msnm (Capítulo 3), por lo que en invierno la temperatura puede bajar a valores cercanos a los 0°C durante la madrugada, aunque generalmente aumenta por arriba de los 15°C grados durante el día (Capítulo 5).

Aún cuando las condiciones ambientales en diferentes latitudes cambian de manera considerable, una variable que indudablemente afecta a todo tipo de sistemas de agua dulce es la turbidez del agua. La penetración de luz juega un papel fundamental en la dinámica de los embalses someros (Lauridsen et al., 1994), no solo como variable de respuesta que refleja lo que está sucediendo en la dinámica del embalse (Capítulo 2, 3 y 4), sino también como factor que genera múltiples cambios en el resto de las variables del sistema (Mazumder y Havens, 1998; Capítulo 1 y Capítulo 2). El resultado final de las dinámicas de los sistemas someros genera dos puntos estables posibles: un sistema con agua turbia y otro con agua transparente (Scheffer, et al., 1993; Capítulos

2, 3 y 4). Es notable que tanto los lagos templados como los subtropicales lleguen a los mismos puntos de estabilidad mediante diferentes dinámicas. Sin embargo, es necesario delinear los primeros trazos que expliquen cómo las dinámicas de los lagos someros dulceacuícolas subtropicales pueden producir diferentes puntos de equilibrio.

Un factor de cambio en la dinámica de la transparencia de los lagos es la carpa común (*Cyprinus carpio*). Los efectos de las carpas sobre la turbidez en los ecosistemas dulceacuícolas son evidentes en todo el mundo (Capítulo 2). La carpa tiene interacción potencial con prácticamente todos los elementos de un ecosistema léntico somero (Capítulo 2). El efecto de las carpas puede ser más amplio y sus mecanismos muy variados; sin embargo, en los embalses someros estudiados en la cuenca del Lerma la abundancia de carpas está correlacionada únicamente con la turbidez, la cobertura de macrofitas, la abundancia de bentos y la concentración de sólidos suspendidos (Capítulo 3). Estas correlaciones dieron una idea preliminar de cuales variables son afectadas por las carpas y cuales no las son. Es claro que las carpas pueden aumentar la concentración de nutrientes (Carlvaho y Moss, 1995); pero estos sistemas, aún sin la presencia del ciprínido, están considerados como hipereutroficados (Wetzel, 1984) por la influencia de los cultivos que los rodean (Capítulos 3 y 4). Por lo tanto, es posible que el aporte de nutrientes que realiza la carpa sobre el sistema comparado con el ya existente sea despreciable. Por otro lado, el aumento en la turbidez ocasionado por la carpa común se produce básicamente por una reincorporación de los sólidos del fondo hacia la columna de agua (Capítulo 3 y 5), más que por un crecimiento descontrolado de las poblaciones de fitoplancton generado por un control del tipo ascendente o "bottom-up" (Reynolds, 1984).

El aumento en la turbidez por los sólidos suspendidos produce que la cobertura comunidad de macrofitas sumergidas disminuya, puesto que la capacidad de colonización de las macrofitas depende de la cantidad de luz que llegue hasta el fondo (Canfield et al., 1985; Lauridsen et al., 1992). De esta manera, la barrera que estas plantas producen entre el fondo y la columna de agua desaparece (Kristensen, et al., 1992; Scheffer, 1998), dejando que el sedimento pueda ser fácilmente resuspendido por la acción de corrientes, olas o peces, aumentando con esto la turbidez (Capítulo 5). Por el contrario, un sistema prístino genera las condiciones ideales para una colonización de macrofitas sumergidas en todo el fondo del embalse (Lauridsen, et al., 1994). Este proceso tiene como única limitante de crecimiento la competencia por espacio y por luz, y genera una barrera entre el sedimento y la columna de agua. De esta forma se crean dos ciclos de retroalimentación entre la turbidez del agua y la comunidad de macrofitas sumergidas (Capítulos 2 y 5).

Las macrofitas generan efectos benéficos sobre el zooplancton, el bentos y las carpas al darles refugio, sitios de reproducción y alimentación (Schriver et al., 1995; Crowder y Painter, 1991). Por lo tanto, la dinámica poblacional de las especies que forman las comunidades animales depende en gran medida de la cobertura de la comunidad de macrofitas enraizadas que existen en el sistema.

De esta manera, los efectos de la carpa sobre estas comunidades pueden ser de tipo directo e indirecto (Capítulo 5). Este ciprínido ejerce una presión de depredación directa sobre algunas poblaciones de las comunidades bentónica y de macrofitas (Capítulo 3, 4 y 5; Lammens y Hoogenboezem 1991). Al aumentar la turbidez del agua, la carpa puede generar un efecto indirecto negativo sobre la abundancia y la diversidad de las comunidades de macrofitas enraizadas, que a su vez produce una disminución en las comunidades bentónicas (Capítulo 3, 4 y 5).

No todas las densidades de carpas producen cambios drásticos en la dinámica de los embalses someros subtropicales. Con densidades menores a 0.4 m^{-2} (Capítulo 5) ó 1 en CPUE (Capítulo 3 y 4) el efecto de las carpas no se ve reflejado en un cambio en el sistema. Pero a partir de estas densidades los efectos producidos por las carpas generan cambios en las dinámicas de todo el sistema (Capítulos 3, 4 y 5). También a densidades altas se genera un efecto negativo sobre las mismas carpas (densodependencia) reflejado en un aumento en la mortalidad de los organismos y una disminución en la producción total de carpas por sistema. Esto sugiere que la producción de carpas pueden incluirse dentro de la ley de máximo rendimiento sostenible (Capítulo 4). Por otra parte, la carpa no causa efectos en todos los sistemas. La dinámica de los sistemas que son turbios y sin plantas no se modifica con la introducción de este pez.

En resumen, en embalses someros subtropicales que cuentan con altas concentraciones de nutrientes, baja abundancia de zooplancton y una producción oscilante de fitoplancton, el aumento en la turbidez del agua por la incorporación de sólidos suspendidos es el único factor que produce cambios en la dinámica de todo el sistema. Estos cambios desembocan en alteraciones en las comunidades de productores primarios y consumidores primarios y secundarios (Capítulo 4). Todas estas variables son afectadas por la presencia de la carpa común (Capítulo 3, 4 y 5). De esta manera, aun cuando la carpa puede interactuar con todas las variables, sus efectos sobre todo el sistema se pueden reducir a su interacción con tres elementos: la turbidez, la cobertura de macrofitas y la abundancia del bentos (Figura 1).

A partir de este modelo conceptual es posible generar dos tipos de modelos que exploren el funcionamiento de la dinámica de sistemas basados en la introducción de carpas. Un primer modelo cualitativo arroja información sobre la importancia relativa de las interacciones de las variables. El

segundo modelo, el cuantitativo, nos da información del tipo de respuesta de las tres variables a diferentes densidades de carpas.

Modelo cualitativo

Una primera aproximación para comprender cómo funciona la dinámica de un sistema complejo en donde intervienen muchas variables, es mediante los Análisis de Retroalimentación o “Loop Analysis” (Puccia y Levins, 1985). Esta herramienta arroja información cualitativa que indica cuales son las interacciones entre las variables que generan o perturban la estabilidad de los sistemas.

Las rutas (loops) que se producen entre las variables del modelo representan sus interacciones identificadas por una flecha que une a las variables (Figura 1). Los símbolos positivos o negativos indican si el efecto de la interacción es benéfico o perjudicial para la variable. Por ejemplo, el efecto de densodependencia de una población estaría representada por una ruta [-PP] (P es la variable que identifica a una población). Una ruta de una interacción depredación-presa se representa como [-PD DP] (donde P es variable que identifica a las presas y D a los depredadores) en donde el efecto del depredador hacia la presa está representada con un efecto negativo, mientras que el efecto de la presa hacia el depredador es positiva. Las rutas tienen diferentes longitudes dependiendo del número de variables que están involucradas. Puesto que este modelo sólo cuenta con cuatro variables, el tamaño máximo de ruta es cuatro. Las rutas del sistema propuesto en la Figura 1. son:

Rutas de una variable	$(-\beta_{CC})$	densodependencia de la carpa
	$(-\beta_{MM})$	densodependencia de las macrofitas
Rutas de dos variables	$(\beta_{TM} \beta_{MT})$	interacción macrofitas con turbidez
	$(-\beta_{CM} \beta_{MC})$	interacción macrofitas con carpas
	$(-\beta_{BC} \beta_{CB})$	depredación de carpas sobre el bentos
Rutas de tres variables	$(-\beta_{MT} \beta_{CM} \beta_{TC})$	interacción carpas macrofitas y turbidez
	$(-\beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{MC})$	interacción carpas macrofitas y bentos
Rutas de cuatro variables	$(-\beta_{MT} \beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{TC})$	interacción de las cuatro variables

β = señala la interacción entre dos variables, M = macrofitas, C = carpas, T = turbidez, B = bentos. En este caso, el símbolo negativo es el resultado de la multiplicación de todos las rutas que están en cada nivel y se ponen al principio.

Las rutas disyuntas (F_k) se definen como todas aquéllas que tienen la longitud k , además de aquellas en las que suman el número de variables k pero que no se comparten ninguna. Las rutas disyuntas se obtienen de la ecuación:

$$F_k = \sum_{m=1}^k (-1)^{m+1} L(m, k) \quad 1$$

donde $L(m, k)$ es la notación que implica m rutas disyuntas con k elementos (Puccia y Levins, 1985). En este caso las rutas disyuntas son las siguientes:

$$F_1 \text{ (rutas disyuntas de nivel uno)} = (-\beta_{CC}) + (-\beta_{MM})$$

$$F_2 \text{ (rutas disyuntas de nivel dos)} = (\beta_{TM} \beta_{MT}) + (-\beta_{MC} \beta_{CM}) + (-\beta_{BC} \beta_{CB}) - (\beta_{MM} \beta_{CC})$$

$$F_3 \text{ (rutas disyuntas de nivel tres)} = (-\beta_{CM} \beta_{TC} \beta_{MT}) + (-\beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{MC}) + (\beta_{CC})(\beta_{MT} \beta_{TM}) - (\beta_{MM})(\beta_{CB} \beta_{BC})$$

$$F_4 \text{ (rutas disyuntas de nivel cuatro)} = (-\beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{TC} \beta_{MT}) - (\beta_{BC} \beta_{CB})(\beta_{TM} \beta_{MT})$$

Con base en estas rutas disyuntas es posible buscar cuales de las interacciones entre estas variables son las que al cobrar más fuerza relativa con respecto a las otras variables, generan puntos de estabilidad o inestabilidad en el sistema. Dentro de este tipo de modelos, el primer criterio de estabilidad indica que las retroalimentaciones de todos los niveles tienen que ser menores a cero. Esta condición produce mucha información para el sistema propuesto en la Figura 1, y es posible cuando:

$$F_1 = (-\beta_{MM}) \text{ y } (-\beta_{CC})$$

$$F_2 = |(\beta_{BC} \beta_{CB}) + (\beta_{MC} \beta_{CM}) + (\beta_{MM})(\beta_{CC})| > |(\beta_{TM} \beta_{MT})|$$

$$F_3 = |(-\beta_{MT} \beta_{CM} \beta_{TC}) + (\beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{MC}) + (\beta_{MM})(-\beta_{BC} \beta_{CB})| > |(\beta_{CC})(\beta_{TM} \beta_{MT})|$$

$$F_4 = |(-\beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{TC} \beta_{MT})| > |(\beta_{BC} \beta_{CB})(\beta_{TM} \beta_{MT})|$$

El segundo criterio de estabilidad indica que las rutas pequeñas (F_1 y F_2) deben de contar con un valor relativo mayor que las rutas más grandes (F_3 y F_4). Esto se cumple cuando :

$$F_1 \times F_2 + F_3 + F_4 > 0$$

2

para el caso del modelo:

$$(\beta_{MM} \beta_{MC} \beta_{CM}) + (\beta_{MM}^2 \beta_{CC}) + (\beta_{CC} \beta_{MC} \beta_{CM}) + (\beta_{CC} \beta_{BC} \beta_{CB}) + (\beta_{MM} \beta_{CC}^2) > \\ (\beta_{CM} \beta_{TC} \beta_{MT}) + (\beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{MC}) + (\beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{TC} \beta_{MT})$$

Como se puede ver entonces, las rutas de retroalimentación más largas (aquellas que cuentan con interacciones de tres y cuatro variables) deben tener una importancia relativa menor que las rutas más cortas (aquellas que son conformadas por la suma de uno o dos elementos).

Estas condiciones necesarias para la estabilidad arrojan información sobre el peso relativo con el que cuentan las interacciones de las diferentes rutas. Las variables en F_1 indican que un sistema estable debe contar con efectos de densodependencia en las variables de macrofitas y carpas. Las variables en F_2 indican que las interacciones entre las macrofitas y la turbidez debe de ser menor a la suma de los efectos de densodependencia más el efecto de las carpas como depredador sobre las macrofitas y el bentos. Las variables de F_3 indican que para que el sistema sea estable el efecto de densidad de las carpas y la interacción de las macrofitas con la turbidez debe de ser menor a los efectos de las carpas mediante su interacción con todos los elementos del sistema. En F_4 las interacciones entre bentos con carpas y macrofitas con turbidez deben ser menores a la ruta que involucra en conjunto a las cuatro variables.

En resumen, las relaciones de las macrofitas con la turbidez producen cambios en la estabilidad si son más fuertes que la suma de todas las interacciones juntas. Incluso, con base en la segunda condición, las rutas turbidez - macrofitas y bentos - carpas deben ser aún más débiles que la ruta general de cuatro variables de todo el sistema. Por lo tanto, un aumento en la importancia relativa de estas rutas produce inestabilidad en todo el modelo.

La importancia relativa de estas interacciones están supeditadas a la base del modelo que considera que tanto las macrofitas como las carpas cuentan con un efecto de densodependencia. En términos ecológicos esto implicaría que a un embalse dominado por macrofitas se le introduzcae una abundancia suficiente de carpas como para que el pez sufra de densodependencia.

Al modificar un poco el modelo conceptual, eliminando el factor de densodependencia de las carpas (esto es, que a un sistema dominado por macrofitas se le introduzcan pocas carpas) tenemos para la primera condición:

$$F_1 = |(\beta_{MM})| > |(\beta_{CC})|$$

$$F_2 = |(\beta_{TM} \beta_{MT}) + (\beta_{MM} \beta_{CC})| < |(\beta_{MC} \beta_{CM}) + (\beta_{CB} \beta_{BC})|$$

$F_3 =$ todos son negativos

$$F_4 = |(\beta_{BM} \beta_{TC})| > |(\beta_{BC} \beta_{TM})|$$

En este caso, las interacciones que son relevantes para modificar la estabilidad del sistema otra vez están basadas en las rutas de turbidez y macrofitas. La modificación con respecto al caso anterior esta en que otra ruta que puede modificar al sistema es el efecto positivo de las carpas sobre sí mismas (si las carpas aumentan en biomasa por poza). Es importante hacer notar que en ambos modelos las interacciones que pueden modificar al sistema son el peso relativo que tienen las interacciones de las macrofitas con la turbidez, implicando con esto que el embalse está dominado por macrofitas.

Al modificar el modelo por segunda vez con el fin de analizar cuáles son las interacciones que cuentan con un mayor peso específico en un sistema que no esté dominado por macrofitas, esto es, que no sufran de densodependencia, se obtiene:

$$F_1 = |(\beta_{MM})| < |(\beta_{CC})|$$

$$F_2 = |(\beta_{TM} \beta_{MT}) + (\beta_{MM} \beta_{CC})| < |(\beta_{MC} \beta_{CM}) + (\beta_{CB} \beta_{BC})|$$

$$F_3 = |(\beta_{CM} \beta_{TC} \beta_{MT}) + (\beta_{BM} \beta_{CB} \beta_{MC})| < |(\beta_{CC} \beta_{MT} \beta_{TM}) + (\beta_{CB} \beta_{BC})|$$

$$F_4 = |(\beta_{BM} \beta_{TC})| > |(\beta_{BC} \beta_{TM})|$$

En este caso, las rutas que al aumentar su valor relativo cambian la estabilidad del sistema son aquellas que reflejan las relaciones depredación - presa entre la carpa con las macrofitas y el bentos.

El análisis de este tipo de modelos implica que la importancia de las interacciones entre las diferentes variables es dinámica, siendo diferentes los factores que regulan al sistema dependiendo de las condiciones del mismo. Por lo tanto, es posible considerar que al momento en que las macrofitas dominan al sistema (cuando sufren de densodependencia), las rutas que pueden modificar su estabilidad se encuentran en las interacciones de éstas con la turbidez. Por otra parte, cuando el sistema no está dominado por macrofitas las interacciones que al cobrar mayor peso relativo modifican el estado estable del sistema son las relaciones de depredación-presa entre las carpas con las macrofitas y con el bentos.

El modelo cualitativo permite tener una aproximación de lo que está sucediendo en el sistema cuando son modificadas sus condiciones; sin embargo, no permite conocer el comportamiento de estas variables en el tiempo. Por lo tanto, es necesario un modelo basado en ecuaciones cuantitativas que permita predecir los efectos de las carpas sobre las otras tres variables de respuesta con las que cuenta este sistema a lo largo del tiempo.

Modelo cuantitativo

Con base en Figura 1 es posible generar un sistema de ecuaciones que expliquen las interacciones entre los factores involucrados. Este sistema considera a la abundancia de carpas como una constante, y genera cuatro variables de respuesta: abundancia de macrofitas, abundancia de bentos, turbidez y número de ataques de las carpas al fondo. A continuación se explican cada una de éstas.

La relación de depredación-presa entre el bentos y las carpas puede esquematizarse con el modelo de depredación Lotka-Volterra utilizado generalmente dentro de las teorías de redes tróficas. El cambio del número de organismos bentónicos con respecto al tiempo depende de su tasa de crecimiento, menos el número de organismos bentónicos que son consumidos por las carpas.

$$\frac{dB}{dt} = rB\left(1 - \frac{B}{K_B}\right) - (\alpha BC) \quad 3$$

donde B es el número de individuos del bentos, t es tiempo, r es la tasa de crecimiento, K_B es la capacidad de carga del bentos, α es la eficiencia de depredación de las carpas (o cuántos organismos bentónicos son necesarios para alimentar a una carpa) y C es el número de carpas.

Puesto que las plantas son la base para el mantenimiento y reproducción de la comunidad bentónica (ver Capítulos 2, 3 y 4), la capacidad de carga del bentos (K_B) depende del número de macrofitas que existen en el ambiente. Esta interacción implicaría que a mayor cobertura de macrofitas la capacidad de carga de los organismos bentónicos aumenta.

$$K_B = M. \quad 4$$

donde M es la cobertura o densidad de macrofitas sumergidas. De esta manera, las plantas enraizadas están jugando un papel determinante en el recurso alimentario de las carpas, el bentos.

El crecimiento de la cobertura de las macrofitas enraizadas puede explicarse con base en el modelo modificado del crecimiento logístico de Lotka-Volterra para una población. La cobertura de las macrofitas dependería de su tasa de crecimiento menos los efectos negativos que pueden causar la turbidez y la depredación de capas, y tiene como límite su capacidad de carga.

$$\frac{dM}{dt} = (rM - T - C)\left(1 - \frac{M}{K_M}\right) \quad 5$$

donde T es turbidez y K_M es la capacidad de carga de las macrofitas que sólo estaría limitada por el espacio de colonización. El máximo de esta limitante sería cuando el 100% del fondo está cubierto por macrofitas enraizadas.

La turbidez del agua tiene dos acotaciones dentro del sistema. Por un lado existe un límite inicial, cercano a cero, que es cuando el agua está completamente transparente y por lo tanto hay suficiente luz en el fondo del embalse para la fotosíntesis, y sus valores no pueden ser negativos. Por otro lado, tiene un límite máximo al cual el agua no puede estar más turbia, o sobrepasa un límite sobre el cual las diferencias en turbidez no provocan cambios en la posibilidad de que las plantas del fondo realicen la fotosíntesis. Esta segunda acotación es causada porque la capacidad del agua de mantener sólidos tiene un límite, por lo que aun cuando se incorporen más sólidos al agua, un número proporcional se depositará en el fondo.

Como se ha visto a lo largo de todo el trabajo, las carpas provocan un aumento de turbidez dentro del sistema al resuspender el fondo cuando se están alimentando. La cantidad de sólidos removidos por las carpas dependerá del número de dragados o ataques que hacen al fondo en busca del bentos que se encuentra en el sitio. Considerando al comportamiento de la turbidez como un crecimiento logístico en función del número de ataques (dragados) de la carpa al fondo, con límites inferiores y superiores, entonces

$$T = T_{max} - T_{ini} e^{-D} \quad 6$$

donde T_{max} es la turbidez máxima a la cuál puede llegar el sistema. T_{ini} es la turbidez inicial a la cual el sistema se encuentra (que para este modelo será cero) y D es el número de dragados que realiza la carpa en el fondo del lago.

Es claro que si existen muchas carpas van a existir muchos dragados dentro del sistema. También los habrá si existe poca abundancia de bentos, puesto que la eficiencia de depredación es

baja y por lo tanto es necesario realizar más ataques al fondo para mantener constante α , es decir, el número de presas necesarias para sobrevivir (ecuación 3). De esta manera, el número de dragados depende del número de carpas y del número de organismos bentónicos en el sistema. Entonces,

$$D = \frac{C}{B} \quad 7$$

Con base en este sistema de cinco ecuaciones (de la 3 a la 7) es posible analizar lo que sucede en el tiempo en un sistema limnético en el cual los cuatro factores están interactuando, con las cuatro variables de respuesta a diferentes densidades de carpas (Figura 2). Dentro de este sistema de ecuaciones, tanto la turbidez como la abundancia de macrofitas producen dos posibles respuestas con diferentes densidades de carpas con un periodo inicial de breve inestabilidad. Por otro lado, la dinámica en la abundancia de organismos bentónicos se comporta con una serie de ciclos que en promedio también pueden estar siendo definidos como en dos grandes regiones de abundancia, una con altas densidades de organismos bentónicos y otra con bajas. Finalmente, el comportamiento de la dinámica en el número de dragados de las carpas con el tiempo es muy variable y no presenta un patrón continuo para cada densidad de carpas. Sin embargo, el número de ataques de carpas siempre se mantiene en niveles cercanos a 1 cuando están en bajas densidades, mientras que en altas densidades puede subir hasta 90.

También es posible conocer el comportamiento de estas variables a diferentes densidades de carpas, al iterar el modelo en 100 unidades de tiempo y obtener un promedio de la variable de respuesta para cada abundancia de carpas (Figura 3). Las densidades de carpas bajas provocan bajos valores promedio de turbidez; por el contrario, los valores de cobertura de macrofitas y de organismos bentónicos son altos, cercanos a su capacidad de carga a estas mismas densidades. Esto es, cuando hay bajas o nulas densidades de carpas el agua es transparente y el sistema está dominado por macrofitas, facilitando el crecimiento de los organismos bentónicos. Por otro lado, las altas densidades en abundancias de carpas hacen que los valores promedio de las variables de respuesta sean completamente inversos; la turbidez se encuentra cercana al metro y las abundancias de macrofitas y de escaso bentos están cercanas al cero. Por lo tanto, un sistema con altas densidades de carpas cuenta con pocas macrofitas y bentos además de ser turbio.

Es interesante observar los errores estándar de los promedios en todas las variables que van disminuyendo conforme la densidad de carpas aumenta, excepto en el número de ataques por carpa.

Esto sugiere que las variables de respuesta están regulando al sistema en bajas densidades de carpas, mientras que con altas densidades de carpas, cuando los errores estándar son menores el sistema es regulado por el ciprínido.

Al observar los comportamientos de las variables con respecto a las densidades es posible detectar un umbral de respuesta; su comportamiento es del tipo interruptor en la cual existe un cambio abrupto en un intervalo de densidades de carpas relativamente corto (Figura 3), lo que sugiere que existen dos puntos estables dentro del sistema (Scheffer et al., 1993).

Mención aparte merece el comportamiento del número de dragados en el sistema con respecto a la densidad de carpas. Contrario al supuesto que sería una relación lineal o exponencial entre la densidad de carpas y el número de dragados, y a pesar de que sí existe una tendencia hacia más dragados con mayor densidades, es difícil hacer una interpretación adecuada de este comportamiento.

Al comparar los resultados de los modelos con los resultados obtenidos en el campo (Capítulos 3, 4 y 5) es posible encontrar una gran similitud en algunos casos, por ejemplo, el comportamiento de la turbidez en el tiempo (Capítulo 5), o del bentos (Capítulo 4), mientras que sus valores promedio con respecto a la abundancia de carpas también se asemejan a los encontrados en el campo (Capítulos 3 y 4). Por lo tanto, parece ser que este modelo describe satisfactoriamente el sistema estudiado.

Implicaciones de los modelos para el manejo

Tanto el modelo cualitativo como el cuantitativo arrojan información valiosa al momento de querer manejar este tipo de recursos limnéticos someros. Por un lado, cuando se cuenta con embalses que están dominados por macrofitas, sus relaciones con la turbidez son de gran importancia para evitar que el sistema deje ser estable. El cambio en la turbidez puede ser ocasionado por las rutas de depredación al bentos cuando las carpas son muy abundantes (cuando tienen densodependencia). Sin embargo, cuando la cobertura de macrofitas es poca, este tipo de interacciones es poco importante. Los cambios en la estabilidad del sistema ocasionados por las diferentes densidades de carpas parecen ser drásticos y no graduales. Por lo tanto, un sistema puede mantenerse poco alterado con una densidad determinada de carpas; sin embargo, un pequeño incremento en la densidad puede repercutir en todas las variables e incluso en la producción por unidad de carpas.

Basado en los modelos, es recomendable tener un número de carpas inferior a aquél que pueda generarles densodependencia puesto que, por un lado, se obtienen mejores rendimientos

productivos y por el otro, la estabilidad del sistema no se perturba. Para que lo anterior sea posible es necesario que el sistema esté dominado por macrofitas enraizadas, de lo contrario no existirá ningún efecto de las carpas sobre éste, pero su rendimiento productivo sería menor.

Referencias.

- Canfield, D. E. J., K. A. Langeland, S. B. Linda y W. T. Haller. 1985. Relations between water transparency and maximum depth of macrophyte colonisation in lakes. *Journal of Aquatic Plant Management*. 23: 25-28
- Carvalho, L. y Moss, B., 1995. The current status of a sample of English sites of special scientific interest subject to eutrophication. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 5:191-204
- Carpenter, S.R., J. J. Cole, T. E. Essington, J. R. Hodgson, J. N Houser, J. F Kitchel y M.L. Pace, 1998. Evaluating alternative explanation in ecosystem experiments. *Ecosystems*. 1:335-344.
- Crowder, A. y D. S. Painter, 1991. Submerged macrophytes in Lake Ontario: Current knowledge, importance, threats to stability, and needed studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(8):1539-1545.
- Kristensen, P., M. Soendergaard y E. Jeppesen. 1992. Resuspension in a shallow eutriophic lake. *Hydrobiologia*. 228: 101-109.
- Lammens, E. H. R. R. y W. Hoogenboezem. 1991. Diets and feeding behaviour. En: I. J. Winfield y J. S. Nelson (eds.), *Cyprinid Fishes-Systematics, Biology and Exploitation*. Fish & fisheries series 3, Chapman & Hall, Ltd. Londres.
- Lauridsen, T. L., Jeppesen, E., Soendergaard M., 1994. Colonization and succession of submerged macrophytes in shallow Lake Vaeng during the first five years following fish manipulation. *Hydrobiologia*. 275/276: 233-242.
- Mazumder, A., Havens, K. E., 1998. Nutrient-chlorophyll-Secchi relationships under contrasting grazer communities of temperate versus subtropical lakes. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 55: 1652-1662.
- Puccia C. J. y R. Levins 1985. *Qualitative modeling of complex systems*. Harvard University Press. Cambridge, 259 pp.
- Reynolds C. S., 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman and Hall. London
- Scheffer, M., S.H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *TREE* 8:275-279.
- Schrifer, P., J. Bogestrand, E. Jeppesen y M. Soendergaard. 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: Large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwat. Biol.* 33: 255-270.
- Wetzel, R. G. 1983. *Limnology*. Saunders College Publishing. Londres.

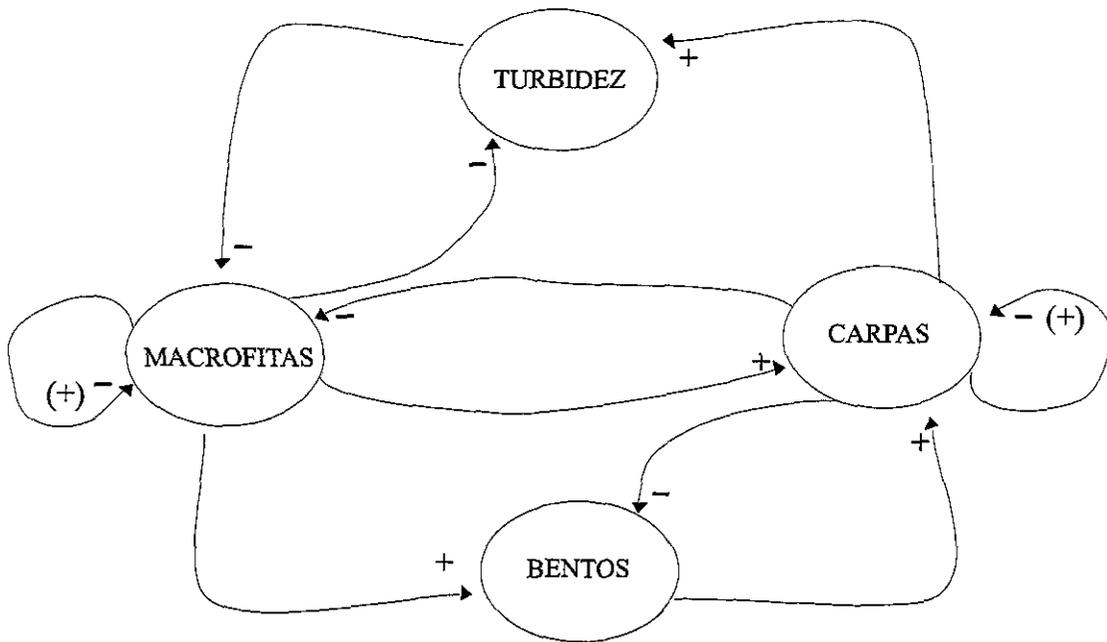


Figura 1. Interacciones entre la carpa y los factores limnéticos de un sistema somero tropical. El símbolo + significa interacciones benéficas, el símbolo - interacciones perjudiciales. Los símbolos entre paréntesis en las variables de macrofitas y carpas representan las modificaciones de los modelos cualitativos (ver texto). La turbidez y las macrofitas cuentan con un efecto negativo mutuo. Las macrofitas compiten entre ellas por espacio y por luz, sólo cuando han colonizado todo el sistema y benefician al bentos y a las carpas al darles alimento y refugio. El bentos beneficia a las carpas al ser alimento de ellas. Finalmente, las carpas producen un aumento en la turbidez del agua.

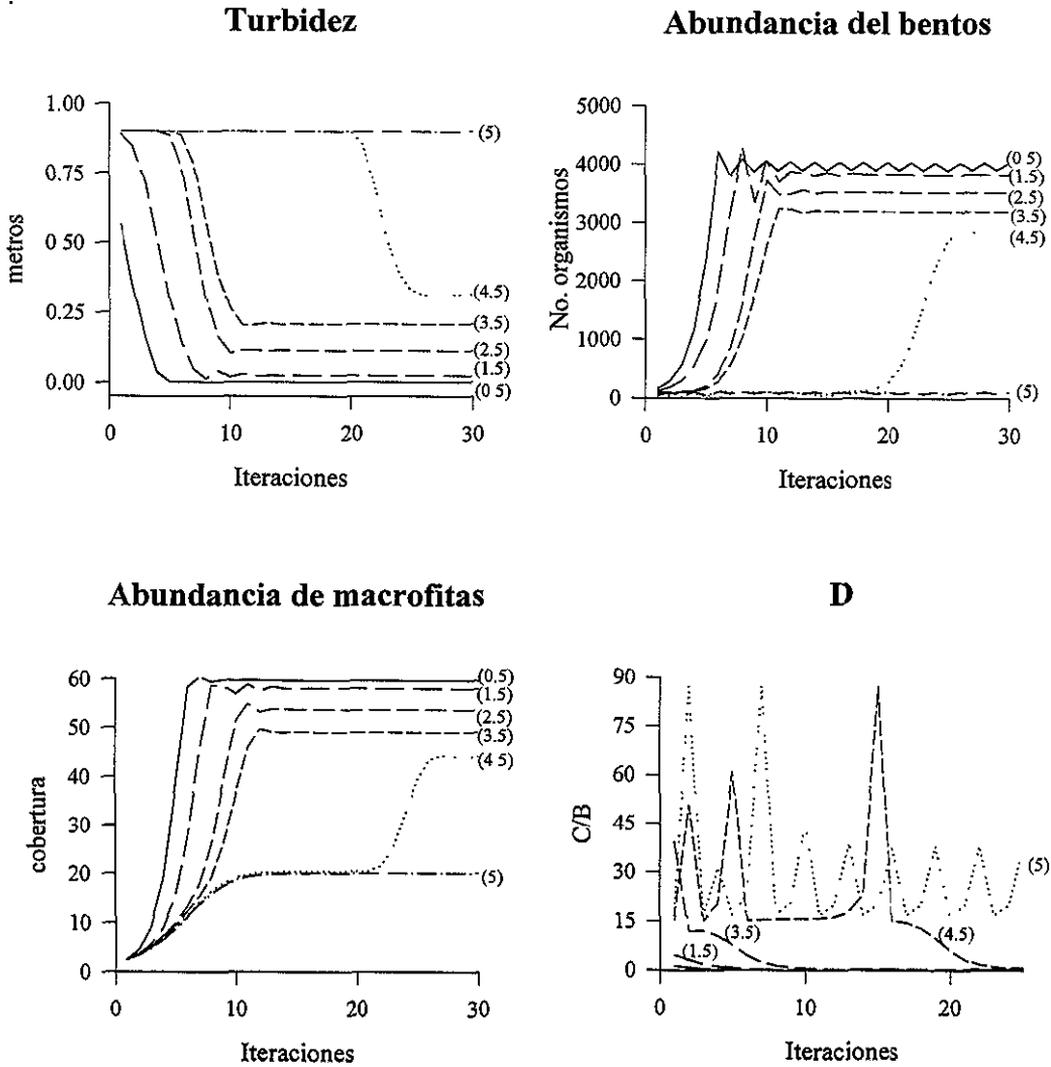


Figura 2. Cambios en las variables de respuesta del modelo cuantitativo en 30 iteraciones a diferentes densidades de carpas. Los números entre paréntesis indican las líneas que representan las variables a diferentes densidades de carpas, donde (0.5) es la menor y (5) es la mayor.

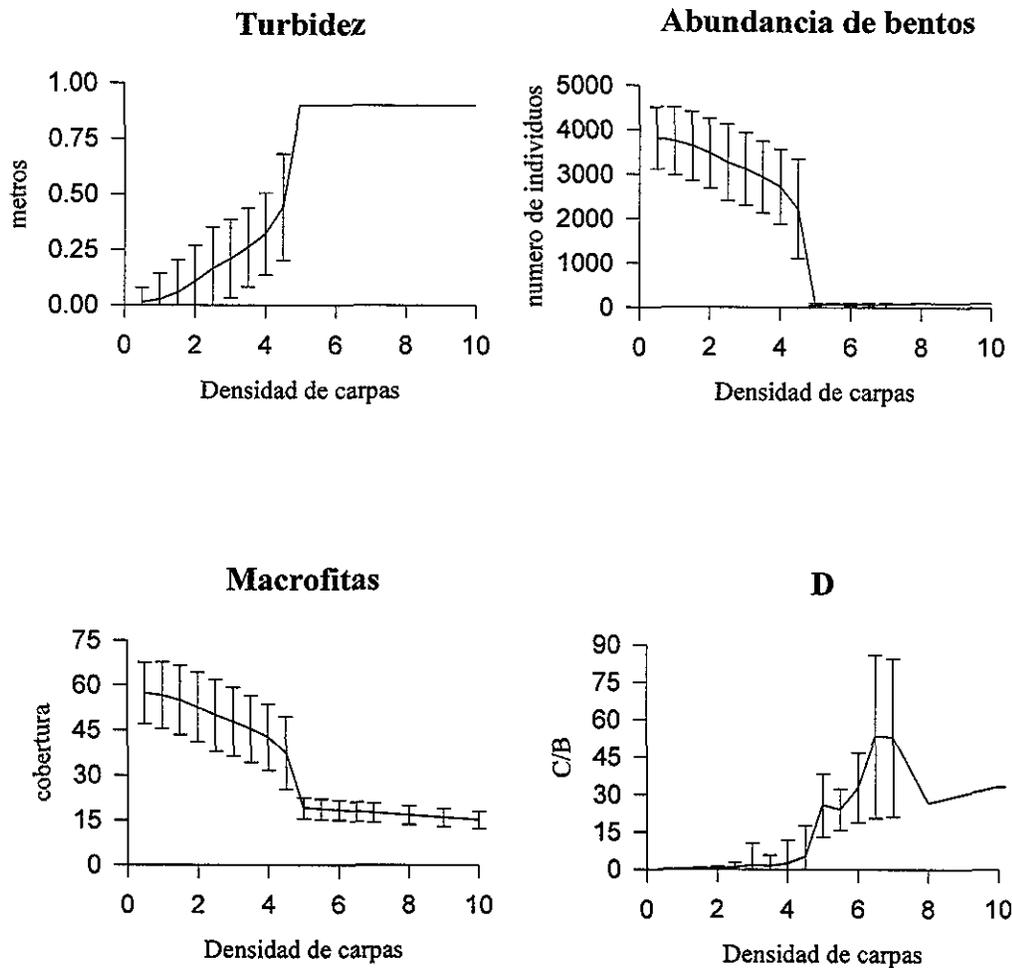


Figura 3. Promedio de 100 iteraciones de las variables de respuesta del modelo cuantitativo con respecto a diferentes densidades de las carpas. Las barras identifican los errores estandar

CONCLUSIONES

A lo largo de toda la tesis ha prevalecido la idea de que a pesar de que los sistemas subtropicales y templados cuentan con mecanismos diferentes que regulan sus dinámicas, el resultado final es el mismo en el cual se que generan dos puntos estables. Los resultados de las colectas de los datos de campo, los experimentos y los modelos matemáticos parecen confirmar esta idea. En una escala global de estudio sobre este tipo de embalses someros es posible sugerir que en los ecosistemas templados las dinámicas demersales que producen los mecanismos de control ascendentes y descendientes permiten explicar gran parte de toda la dinámica del sistema. Por otra parte, en los embalses subtropicales someros las interacciones en el fondo del embalse donde intervienen factores como la turbidez por sólidos suspendidos y la abundancia de macrofitas enraizadas, son los que parecen estar regulando sus dinámicas. En ambos tipos de sistemas, la carpa común (*Cyprinus carpio*) juega un papel determinante de la dinámica, puesto que es un detonador que cambia un sistema estable transparente y dominado por macrofitas a uno turbio.

Los cambios ocasionados por las carpas en los sistemas subtropicales están directamente relacionados con tres elementos básicos: la turbidez del agua, la abundancia de macrofitas y la de organismos bentónicos. De la interacción de estas tres variables con la carpa común se generan las dinámicas que culminarán con cualquiera de los dos puntos estables mencionados. Sin embargo, la sola presencia del ciprínido no es suficiente para generar cambios dentro de un embalse, ya que existe un umbral de densidad mínima de carpas en la cual se observa los cambios dentro del sistema. Puesto que estos efectos dependen de las interacciones con el resto de los organismos, este umbral de abundancia de carpas varía dependiendo de las condiciones en las que se encuentren los otros factores. Es posible que este umbral esté determinado por la capacidad de carga de la carpa que se refleja en una mayor tasa de mortalidad y una menor producción de biomasa por individuo.

Los resultados del trabajo también indican que para comprender la dinámica de sistemas cerrados como son los embalses de agua dulce es necesario considerar a todos los elementos e interacciones que se presentan dentro del sistema. El considerar únicamente a las relaciones depredación-presa y a las variables bióticas para entender lo que sucede dentro de un embalse somero provoca una interpretación del sistema alejada de la realidad.

Aún falta mucho por comprender de las dinámicas tróficas en los embalses someros subtropicales. Existen factores de la estabilidad, resistencia y resiliencia que son completamente desconocidos. Qué sucede si algún factor pierde importancia, o si la estabilidad de los sistemas varía a nivel temporal, son preguntas que aún no se pueden resolver. También es necesario comprender el peso específico de las especies clave, las corrientes producidas por los cambios tan drásticos de temperatura, las interacciones específicas en las diferentes comunidades de plancton, hidrófitas, bentos y epibiontes, es decir, en general las interacciones demersales (por ejemplo, el papel que están jugando depredadores terciarios y secundarios como los charales, los ajolotes y las culebras, o la velocidad de cambio de los ciclos bioquímicos), entre otros fenómenos. Todos estos factores intervienen de manera explícita dentro del sistema por lo que nuevos proyectos deben de apuntar hacia estas perspectivas.

Una especie generalista, como es el caso de la carpa común, tanto en sus hábitos alimentarios como en las condiciones con las que puede sobrevivir, tiene dos caras de una moneda. Por un lado, desde una perspectiva ecológica, la carpa puede convertirse en una plaga prácticamente imposible de erradicar que afecta a prácticamente todos los habitantes del sistema donde es introducida. Por otro lado, desde una perspectiva productiva, la carpa es un organismo ideal de cultivo para prácticamente cualquier sitio por su bajo costo de inversión para su desarrollo. Esto convierte a la carpa en un organismo muy interesante para ser estudiado, ya que puede responder a varias interrogantes de la teoría ecológica básica en sistemas dulceacuícolas y a la vez se pueden generar propuestas productivas y de manejo.

Por otra parte, el hecho de que la carpa sea una especie de cultivo expande el fenómeno a un ámbito social. No es posible hacer un manejo de este recurso sin considerar las repercusiones que implican el aumentarlo o disminuirlo. Puesto que el efecto de las carpas sobre estos sistemas somero subtropicales es notorio y puede repercutir en una disminución en su diversidad, es recomendable reducir las tendencias de introducción de esta especie en los pocos ecosistemas que quedan libres de este pez. También es recomendable hacer prácticas de reducción de su abundancia en sistemas particularmente ricos en especies nativas y endémicas. Pero también es necesario comprender los requerimientos de la población humana. Por lo tanto, estudios como el de la presente tesis

pueden ayudar a comprender y diseñar estrategias con las cuales, en los sitios donde se desea la producción de carpas o no es posible erradicarlas, se manejen densidades del pez y se promuevan las condiciones que eviten generar efectos negativos sobre el embalse, optimizando la productividad de este recurso.