



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ECOLOGÍA

INTERACCIÓN LIRIO ACUÁTICO-PLANCTON: EFECTOS DIRECTOS EN EL ZOOPLANCTON

DEL LAGO XOCHIMILCO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

AIDEÉ MONTIEL MARTÍNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE CIROS PÉREZ
FES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. NANDINI SARMA
FES IZTACALA, UNAM

DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, JUNIO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ECOLOGÍA

INTERACCIÓN LIRIO ACUÁTICO-PLANCTON: EFECTOS DIRECTOS EN EL ZOOPLANCTON

DEL LAGO XOCHIMILCO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

AIDEÉ MONTIEL MARTÍNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE CIROS PÉREZ
FES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. NANDINI SARMA
FES IZTACALA, UNAM
DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, 2019

OFICIO CPCB/322/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. IVONNE RAMÍREZ WENCE
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informarle a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 17 de septiembre de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **MONTIEL MARTÍNEZ AIDEE**, con número de cuenta **504005277**, con la tesis titulada **"Interacción lirio acuático-plancton: efectos directos en el zooplancton del lago Xochimilco"**, realizada bajo la dirección del **DR. JORGE CIROS PÉREZ**:

Presidente: DRA. GABRIELA VÁZQUEZ HURTADO
Vocal: DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ MÁRQUEZ
Secretario: DRA. NANDINI SARMA
Suplente: DR. ALOFONSO LUGO VÁZQUEZ
Suplente: DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 11 de marzo de 2019.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos Institucionales

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México** por permitirme formar parte de una de las mejores universidades del mundo, aprender de investigadores excelentes y desarrollarme en un ambiente que me estimuló a querer ser una mejor profesionista y una digna egresada.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** porque mi sueño de ser una investigadora hubiera sido imposible de alcanzar sin la beca otorgada para realizar mis estudios de posgrado (CVU/Becario 49453/49453). Agradezco también al **Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología** pues el apoyo otorgado me permitió realizar una estancia a partir de la cual se culminó el Capítulo 3 de la presente tesis. A los proyectos **CONACYT CB-255788 y PAPIIT IN222619 (DGAPA-UNAM)** que permitieron parte de mi trabajo en el laboratorio del Proyecto de Limnología Tropical en la UIICSE, FES- Iztacala.

Al **Dr. Jorge Ciros Pérez**. Jorge, gracias por permitirme hacer mis propias preguntas y por dejar que yo tomara la iniciativa para encontrar las respuestas. Gracias por la paciencia y por la confianza, porque me has pasado la estafeta en diferentes proyectos donde creíste en mí, donde tu comentario fue: “Aideé puede hacerlo” y así he tenido varias de las experiencias profesionales más enriquecedoras de mi vida. Admiro tu capacidad de formularme preguntas y tu amor por la Biología.

Al **Dr. Luis Zambrano** por creer en el Proyecto, por su apoyo y su retroalimentación. Porque admiro mucho su congruencia entre su forma de vivir y sus temas de investigación, por ser uno de mis ejemplos de que las preguntas y respuestas generadas pueden impactar más allá del laboratorio y las publicaciones.

A la **Dra. Nandini** por siempre motivarme a seguir. Por ayudarme a creer que se puede ser una investigadora productiva y una mamá amorosa. Por sus conversaciones que siempre tocaron mi corazón y sus aportaciones siempre oportunas.

Agradecimientos a título personal

Al **Dr. Alfonso Lugo Vázquez**, gracias por su calidez y disposición absoluta, por su apoyo y las enriquecedoras discusiones sobretodo con respecto a los análisis multivariados. Sin usted, literalmente, no hubiera podido mandar a imprimir la tesis.

A la **Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia**, gracias por tu retroalimentación, por la revisión tan rápida y detallada, por las conversaciones y tu apoyo en todos los sentidos, por ser una de las mujeres que me inspira, porque espero poder contar historias ecológicas y escribir algún día como tú.

A la **Dra. Gabriela Vázquez Hurtado**, gracias por hacerme sentir en casa en mi visita al INECOL, por recibirme tan rápido y darme una clase particular tan bonita sobre ACC, espero algún día poder tener la fortuna de tomar el curso completo.

Al **Dr. Ernesto Mangas Ramírez**, por su amistad y apoyo para la realización del último experimento de la tesis, por hacerme sentir siempre bienvenida y parte de su laboratorio. Gracias por ser uno de mis más grandes maestros, no sólo en la Biología sino de vida, por sus consejos, usted es una de mis inspiraciones como docente.

A todos los miembros del PILT, en especial al **Dr. Alcocer** por la oportunidad para participar en el Posgrado, a la **Maestra Laura** por sus consejos y tiempo, al **Dr. Mirek** por su amabilidad, disposición y crítica constructiva, al **Dr. Luis** por su apoyo incondicional y contestar las llamadas en cualquier instante y a la **Dra. Rosario** porque también es otra de mis inspiraciones como docente, aunque me pone la vara muy alta y como mamá, más alta aún, gracias por todos los consejos y la motivación que siempre me ha dado. A todos mis compañeros y amigos en el laboratorio, algunos ya doctores, otros maestros, otros biólogos, todos excelentes: **Leo, Ale, Eli, Tomás, Pavel, Benja, Arturo**. En especial quiero agradecer a **Amyntia**, por tu confianza, por tu alegría, por tu forma tan rápida de aprender, por ser tan transparente, tan tú. A **Miry**, por las peleas, por las alegrías, por las lágrimas,

por las cervezas, por el cine, por enseñarme tanto de mí. A **Omar**, por el campo, por el trabajo, por los programas, por los juguetes, por estar ahí siempre que te necesité y ahorrarme miles de idas a México. A **Cristian**, por las muestras de zooplancton, los artículos, el CANOCO, el ACC, porque eres una persona llena de luz, igual que Ligia y su bebé. A **Nohemi**, por ser mi cómplice, mi colega, por enfrentar retos conmigo de todo tipo, por toooooodas las lágrimas y risas, por tus consejos, por tus silencios, porque no importa lo que pase, siempre serás mi hermana.

Dedicatorias

Soñé muchas veces con este momento, estar escribiendo la dedicatoria de mi última tesis y hoy heme aquí. Quiero empezar agradeciendo a la Vida y a esa fuerza, energía y amor que siempre he sentido adentro y afuera, para mí son Dios y la Virgen, en mi muy propio estilo de sentirlos y de creerlos pero siempre presentes en mi vida.

También quiero agradecer a todas las personas que hicieron posible que terminara este proyecto, cuyo amor incondicional y apoyo inconmensurable me impulsaron a seguir cuando sentí que ya no podía: mis padres. **Juan Manuel Montiel López** gracias por enseñarme a amar mi profesión, a ser agradecida, a ser responsable, a ser práctica, gracias porque si bien a mis casi 39 años me siento cobijada por tu respaldo, ese mismo respaldo me ha hecho ser capaz de labrar mi propio camino enfrentando mis miedos y retos. **María Guadalupe Laura Martínez Garcilazo**, gracias por enseñarme a ser una mujer fuerte, independiente, valiente, entregada, porque mis hermanas y yo siempre hemos sido tu más grande amor, gracias por mostrarme que una mujer no es más ni menos que un hombre, que es un ser humano totalmente capaz de alcanzar todo lo que se proponga siempre y cuando trabaje para conseguirlo. Gracias por el amor que me das y que siento en cada mirada y acción tuya. Gracias por tanto, los amo.

A mis hermanas **Edith y Miriam**, porque agradezco nuestras diferencias y coincidencias. Admiro lo valientes que han sido para cambiar el rumbo de sus vidas cuando así lo han creído necesario, haciendo frente y saliendo victoriosas. Gracias por entender mis ausencias y por saber que, con una sola llamada, haré lo que esté en mis manos para que sean felices, las amo.

A mi abuelita **Concepción Garcilazo Medina**, por siempre tener palabras de cariño y preocupación, por darme a mi mamá y por querer tanto a Nicolás. A mi tía **Susana Martínez Garcilazo** por todo tu apoyo, porque has estado ahí en mis momentos más difíciles, porque siento tu cariño hacia mí y mi hijo y eso nunca podré terminar de agradecértelo. Admiro tu

independencia, tu fortaleza y tu entrega. A mi tía **María de la Paz Martínez Garcilazo** gracias por tu apoyo y tus palabras siempre llenas de amor, admiro tu inteligencia, tu amor por la vida y tu forma de vivirla. Las amo.

Quiero agradecer también a **Doña Silvia**, quién cuida a quién más amo en el mundo por lo que sin su ayuda hubiera sido extremadamente difícil trabajar tantas tardes, estoy eternamente agradecida. A mis amigos de vida, que han estado conmigo, creciendo, riendo y llorando. Los he visto crecer en todos los sentidos y me enorgullece muchísimo ser su amiga. **Eric, Hugo, Manuel, Quique, Gerar, Abraham, Aideé, Vale, Aretha, Feli, Eri, Yanet y Lucero.**

Finalmente, quiero agradecer a quiénes son mi principal motor, quiénes me hacen desear ser y trabajar para ser la mejor versión de mí. **Pablo Sánchez Sánchez**, te amo. Desde que nuestra relación empezó, sólo me has inspirado a construir, desde unas invitaciones, pasando por nuestra cocina hasta nuestra familia. Eres el mejor padre que conozco, eres mi mejor amigo y el amor de mi vida. Gracias por estar ahí siendo parte de mis momentos más felices y sosteniéndome en los más duros, gracias por tu dedicación a nuestra familia, por hacernos tu prioridad, por ser el mejor compañero de equipo que puedo tener. Sin ti, esta tesis no existiría. **Nicolás Sánchez Montiel**, hijo mío, lo que escriba de ti se quedará corto, el amor que te tengo es lo más grande que he sentido jamás. Cada día a tu lado es una aventura, el verte crecer y aprender es lo más bonito que he experimentado y toda esta felicidad que vivo a tu lado, me da mucha fuerza, me da mucho impulso y me hace ser mejor persona. Gracias por existir y elegirme como tu mamá. Te amo y siempre lo haré.

Índice

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	5
<i>Xochimilco</i>	6
<i>La introducción de especies en Xochimilco.</i>	7
<i>El lirio acuático como maleza</i>	9
<i>Interacciones entre el lirio y las comunidades biológicas</i>	11
<i>Xochimilco como modelo de estudio</i>	14
CAPÍTULO 2. EL PAPEL DEL LIRIO ACUÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DEL ZOOPLANCTON DEL LAGO XOCHIMILCO	20
Introducción	21
<i>Distribución horizontal del zooplancton y su relación con las macrófitas</i>	21
<i>El papel del lirio en la distribución del zooplancton</i>	23
Materiales y métodos	24
<i>Área de estudio</i>	24
<i>Abundancia y distribución del zooplancton y su relación con el lirio acuático</i>	25
Resultados	27
<i>Parámetros fisicoquímicos</i>	27
<i>Composición de la comunidad zooplanctónica de los canales muestreados</i>	33
<i>Dinámica espacio-temporal de los principales grupos de zooplancton epicontinental</i>	38
<i>Factores que influyen en la distribución horizontal del zooplancton</i>	40
Discusión	45
<i>Parámetros fisicoquímicos</i>	45
<i>Composición de la comunidad zooplanctónica</i>	46
<i>Distribución horizontal del zooplancton y su relación con el lirio acuático</i>	48
Referencias	51
CAPÍTULO 3. EL LIRIO ACUÁTICO COMO HÁBITAT Y REFUGIO PARA EL ZOOPLANCTON LITORAL	55
<i>Littoral zooplankton-water hyacinth interactions: habitat or refuge?</i>	
Introduction	56
Materials and Methods	58

Organisms and cultures conditions	58
Experimental design	59
Observation and data collection	60
Results	60
Water hyacinth- <i>C. brevilabris</i> interaction	60
Water hyacinth- <i>S. vetulus</i> interaction	61
Discussion	61
Water hyacinth-littoral zooplankton interaction	62
Water hyacinth-littoral zooplankton-fish interactions	63
References	65

CAPÍTULO 4. EL EFECTO DE LA PRESENCIA FÍSICA Y QUÍMICA DEL LIRIO ACUÁTICO SOBRE LA EFICIENCIA BIOLÓGICA DE DOS CLADÓCEROS DE HÁBITOS CONTRASTANTES

Introducción	68
Material y métodos	71
<i>Establecimiento y mantenimiento de cultivos</i>	71
<i>Cultivo de microalgas</i>	71
<i>Cultivo de cladóceros</i>	71
<i>Aclimatación de lirio acuático</i>	72
<i>Diseño experimental</i>	72
<i>Efecto de la presencia química de E. crassipes</i>	72
<i>Efecto de la arquitectura de las raíces de E. crassipes</i>	73
Resultados	77
<i>Efecto de la presencia química de E. crassipes</i>	77
<i>Efecto de la arquitectura de las raíces de E. crassipes</i>	78
Discusión	84
Referencias	93
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	97
Discusión general	98
Conclusiones generales	102
Referencias	103

Lista de Figuras y Cuadros

Figuras

- Fig. 1.1.** Localización de Xochimilco en la Ciudad de México (Google Earth, 2016). Coordenadas geográficas extremas 19° 15' 11" y 19° 19' 15" latitud norte y 99° 00' 58" y 99°07' 08" longitud Oeste (INEGI, 2010). 7
- Fig. 1.2.** Modelo de las interacciones entre el lirio acuático *E. crassipes*, con algunos de los componentes de las comunidades biológicas de los sistemas acuáticos continentales. Los colores de las flechas indican interacciones distintas. *Flechas sólidas*: efecto positivo/nulo; *flechas de guiones*: efecto negativo/reducción; *flechas de guiones y puntos*: el efecto está relacionado con algunos organismos específicos involucrados/no se ha definido el efecto claramente. 15
- Fig. 2.1.** Mapa del lago Xochimilco, se muestran los canales amplios, así como de manera aproximada el lugar donde se establecieron las estaciones de muestreo. Círculos verdes: estaciones con lirio; círculos blancos, estaciones sin lirio. Nótese que, debido al pequeño tamaño, los canales de menos de 3 metros de ancho (estrechos) no se esquematizan en la figura. 24
- Fig. 2.2.** Variación temporal (promedio \pm error estándar) de: **A)** temperatura y **B)** oxígeno disuelto de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011 30
- Fig. 2.3.** Variación temporal (promedio \pm error estándar) de: **A)** conductividad y **B)** pH de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. 31
- Fig. 2.4.** Variación temporal de la clorofila *a* (promedio \pm error estándar) de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. 32
- Fig. 2.5.** Composición porcentual de los principales taxa del zooplancton epicontinental para canales representativos de Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. 36
- Fig.2.6.** Densidades promedio \pm error estándar de los principales taxa de zooplancton en los diferentes canales muestreados en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. Obsérvese la interrupción del eje y. 38

Fig. 2.7. Variación temporal de biomasa (promedio \pm error estándar) de: **A)** rotíferos y **B)** cladóceros de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. Color verde: sitios con lirio, blanco: sitios sin lirio; línea continua: canales amplios, línea punteada: canales estrechos. Obsérvese la interrupción del eje y. 42

Fig.2.8. Variación temporal de biomasa (promedio \pm error estándar) de: **A)** ciclopoideos y **B)** calanoides de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. Color verde: sitios con lirio, blanco: sitios sin lirio; línea continua: canales amplios, línea punteada: canales estrechos. Obsérvese la interrupción del eje y. 43

Fig. 2.9. Resultados del análisis de correspondencia canónica de **A)** los sitios y **B)** grupos de taxones de zooplancton seleccionados encontrados en los canales principales de Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. Los vectores muestran a los parámetros físicoquímicos (oxígeno, pH, conductividad, temperatura y clorofila *a*) que se sitúan según su relación con los dos ejes principales. Los símbolos indican en **A):** A, Apatlaco; B: Bordo y C: Cuemanco; letras minúsculas para canales estrechos y mayúsculas para canales amplios; sl: sin lirio y cl: con lirio; la última letra indica el mes, O: octubre, D: diciembre, F: febrero, A: abril, J: junio y AG. agosto. Los símbolos indican en **B):** diferentes taxa, la lista completa de los organismos del zooplancton se encuentran en el Cuadro 3. Eigenvalores eje 1: 0.05 y eje 2: 0.03 con un porcentaje de varianza acumulada de 18.5%. 44

Fig. 3.1. Treatments (T1–T6) performed during the experiments. The gray half indicates where kairomones were added. *i* indicates the position of the cladocerans at the beginning of the experiment. 59

Fig. 3.2 Relative abundance (%; mean \pm SE) of a *C. brevilabris* and b *S. vetulus* in the open water habitat during the experimental period. In the absence (T1–T3) or in the presence (T4–T6) of fish kairomones, with the possibility for cladocerans to choose a habitat with macrophytes (T2, T3, T5, and T6) or without macrophytes (T1 and T4). Treatments T3 and T6 had a different initial position (*i*) of cladocerans (see description in the text). Treatments without macrophytes (T1 and T4) showed organisms remained in their initial position. 60

Fig. 3.3 Final distribution (%; mean \pm SE) of a *C. brevilabris* and b *S. vetulus* (mean \pm 1 SE) in the open water habitat during the last 60 min of observations for the six experimental treatments. Treatments without macrophytes (T1 and T4) showed cladocerans remained in their initial position. The stronger the preference for water hyacinth by organisms, the closer to 0% their abundance

in the open water (see details in the text). Different letters on the bars indicate significant differences among treatments at the 95% level (Tukey's HSD posthoc tests). 61

Fig 4.1. Estructura radicular del lirio acuático en plantas jóvenes de lirio acuático en Xochimilco. 70

Fig 4.2 A. Raíces naturales (izquierda) y artificiales (derecha) utilizadas en los experimentos para elucidar el efecto de la estructura sobre dos especies de cladóceros litorales de Xochimilco; **B.** Raíces artificiales (izquierda) y naturales (derecha) dentro de los matraces. 75

Fig. 4.3. Crecimiento poblacional de **A.** *C. brevilabris* y **B.** *S. vetulus* expuestos a diferentes cantidades de exudado de lirio acuático. Se muestra la densidad promedio \pm error estándar. Obsérvese las diferentes escalas. 80

Fig. 4.4. Capacidad de carga (K; ind. ml⁻¹) de **A.** *C. brevilabris* y **B.** *S. vetulus* expuestos a diferentes cantidades de exudado de lirio acuático. Se muestra el promedio \pm error estándar. Letras diferentes indican tratamientos significativamente diferentes (post- hoc Prueba de Tukey HSD, $P < 0.05$). 81

Fig. 4.5. Crecimiento poblacional de **A.** *Chydorus brevilabris* y **B.** *Simocephalus vetulus* expuestos a ausencia, presencia de plantas artificiales y presencia de plantas naturales de lirio acuático. Se muestra la densidad promedio \pm error estándar. Obsérvese las diferentes escalas. 82

Fig. 4.6. Capacidad de carga (K) de **A.** *Chydorus brevilabris* y **B.** *Simocephalus vetulus* expuestos a ausencia, presencia de plantas artificiales y presencia de plantas naturales de lirio acuático. Se muestra el promedio \pm error estándar. Letras diferentes indican la existencia de diferencias significativas (post- hoc Prueba de Tukey HSD, $P < 0.05$). 83

Cuadros

Cuadro 1. Promedio \pm error estándar de los parámetros medidos en las estaciones de muestreo y resultados de las ANOVA de dos vías para los parámetros ambientales (en todos los casos los test no fueron significativos, i.e., NS, $P > 0.05$). 32

Cuadro 2. Promedio (\pm error estándar) de las biomásas ($\mu\text{g L}^{-1}$) obtenidas para los principales grupos de zooplancton epicontinental en las estaciones de muestreo y resultados de las ANOVA de dos vías con el tamaño de canal y la presencia/ausencia del lirio como factores (NS= $P > 0.05$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$). 34

Cuadro 3. Listado de especies de zooplancton presentes en los canales El Bordo, Cuemanco y Apatlaco en Xochimilco durante octubre 2010 – agosto 2011. Se muestran los grupos que se formaron (resaltados con negritas) para realizar el análisis de correspondencias canónicas.

RESUMEN

El lirio acuático (*Eichhornia crassipes*) es una de las malezas acuáticas más problemáticas del mundo. Sus características morfológicas y fisiológicas, aunadas a altas concentraciones de nutrientes registradas en muchos de los cuerpos de agua tropicales, hacen al lirio acuático la macrófita dominante en varios de ellos. Cuerpos de agua mexicanos importantes por su papel ecológico e histórico como el lago de Xochimilco, han sido escenarios de la invasión del lirio con diversas consecuencias sociales, económicas y ecológicas. Dado el valor intrínseco de Xochimilco para nuestro país, se han establecido programas para mejorar su calidad ambiental. Dentro de los programas que se mantienen continuamente, está la remoción manual del lirio acuático. El programa no contempla que el lirio acuático es la macrófita flotante dominante y en muchos canales, la única planta flotante que se encuentra en el sistema. De esta manera, el papel del lirio podría ser fundamental para la dinámica y estructuración de las comunidades acuáticas y sin embargo, los estudios sobre interacciones entre los diferentes componentes bióticos con la planta son escasos. El zooplancton tiene un papel importante en la dinámica y estructura de los sistemas acuáticos dada su posición en las redes tróficas. Estos organismos usan a las macrófitas como hábitat y/o refugio por lo que las plantas son importantes para su supervivencia. Así, el objetivo principal de esta tesis fue dilucidar el papel del lirio en la estructura de la comunidad zooplanctónica del lago Xochimilco. Para ello se desarrollaron tres objetivos particulares: 1) se analizó la abundancia y distribución del zooplancton en relación con la presencia del lirio acuático y el tamaño de los canales. Los resultados mostraron que la distribución de los rotíferos y copépodos calanoides no está determinada por la presencia o ausencia del lirio ni por el tamaño de los canales. Por otro lado, la distribución de cladóceros y copépodos ciclopoideos tampoco está relacionada con el tamaño del canal, pero sí con la presencia del lirio acuático. Dada esta asociación, 2) se dilucidó si el lirio acuático era usado como hábitat o refugio por dos especies de cladóceros litorales representativas de Xochimilco y de hábitos contrastantes, un colector, *Chydorus brevilabris* y un filtrador, *Simocephalus vetulus*. Los resultados mostraron que *C. brevilabris* usa a la planta como hábitat, mientras que para *S. vetulus*, la planta es usada como refugio ante la depredación por peces. Dichos

resultados que muestran la interacción lirio acuático-cladóceros litorales, sumado a las bajas densidades encontradas bajo la planta, se consideraron para, 3) evaluar el efecto de la arquitectura, el exudado y la presencia directa de *E. crassipes* sobre las eficiencias biológicas y parámetros de las historias de vida de las especies de cladóceros litorales seleccionadas. Los resultados mostraron que tanto el efecto de la presencia química de la planta como la planta *per se*, tienen un impacto positivo en el crecimiento poblacional de ambas especies. Estos resultados sugieren que algunos organismos del zooplancton, importantes para la estructura y dinámica de las redes tróficas de Xochimilco, se ven beneficiados con la presencia del lirio acuático. De esta manera, la distribución de dos de los principales grupos de zooplancton epicontinental está asociada al lirio acuático y la planta tiene un efecto positivo en la eficiencia biológica de las especies de zooplancton evaluadas. Así, se puede concluir a partir de los resultados obtenidos en esta tesis que el lirio acuático tiene un papel fundamental en la estructuración de las comunidades del zooplancton en el Lago Xochimilco. Por lo tanto, es importante sugerir que el programa de control del lirio debería considerar que, al ser la planta dominante en el sistema, está siendo usada como hábitat y refugio de diversos organismos clave en las redes tróficas, y deben tomarse acciones alternativas como p. ej., manejar la eliminación del lirio acompañado de la reintroducción de macrófitas nativas (p. ej., *Nymphaea mexicana*). Estudios que evalúen el impacto de la introducción, reemplazo y extracción de especies son necesarios antes de llevar a cabo este tipo de programas de manejo.

ABSTRACT

Water hyacinth (*E. crassipes*) is one of the most problematic weeds in the world. It is the dominant macrophyte in many eutrophic systems due to its morphological and physiological traits. In Mexico, many historically and ecologically important water bodies have been infested, including shallow Lake Xochimilco. In Xochimilco, water hyacinth infestation has caused significant socio-economic and ecological consequences. In order to improve the environmental quality of the system, many management programs have been established. Amongst other programs, physical removal of water hyacinth has been continuously implemented. However, water hyacinth removal program does not consider that the invasive *E. crassipes* is the dominant free-floating macrophyte in most canals of the system and, at times, it is the only free-floating macrophyte present. Consequently, water hyacinth could have an important role in structure and dynamics of aquatic communities. In spite of that, water hyacinth interactions within aquatic food webs have scarcely been studied. Zooplankton occupy a central position in pelagic food webs, influencing the structure and dynamics of aquatic communities. Zooplankton could use macrophytes as a habitat and/or as a refuge against fishes. Accordingly, plants could be important for zooplankton survival. The aim of the present study was to elucidate the role of water hyacinth in the zooplankton community structure of the Lake Xochimilco. The specific objectives of this study were threefold: 1) to analyze the distribution and abundance of zooplankton in relation with water hyacinth presence and size of the canals in Xochimilco. Our results showed that the distribution of rotifers and calanoid copepods was not related to the canal size, presence or absence of water hyacinth. On the other hand, the distribution of cladocerans and cyclopoid copepods was not related to the canal size either. However, they were significantly associated with the presence of water hyacinth, so we decided 2) to elucidate whether the water hyacinth is used as a habitat or as a refuge from fish by two littoral representative cladocerans from Xochimilco with contrasting ecological niches, *Chydorus brevilabris* (phytophilous scraper) and *Simocephalus vetulus* (filter-feeder). We found that *E. crassipes* is used as a habitat by *C. brevilabris* and as a refuge by *S. vetulus* from fish predation. Our results showed the existence of littoral cladocerans – water

hyacinth interactions and low densities of microcrustaceans under the plant, so we determined 3) to evaluate the effect of physical structure, chemical cues (exudates) and the simultaneous effect of both (natural plants) on the biological fitness of two littoral common cladocerans from Xochimilco. We found that the plant chemicals and the plant affect positively the population growth of both species. Our results suggest that some zooplanktonic organisms, which are important in the structure and trophic dynamics of Xochimilco, are benefited by the water hyacinth presence. The distribution of two main groups of zooplankton (cladocerans and cyclopoid copepods) were associated with the presence of water hyacinth. Additionally, the plant had a positive effect on the biological fitness of the assessed zooplankton species. Thus, it can be concluded from the results obtained in this thesis that the water hyacinth has a fundamental role in the structuring of the zooplankton communities in Lake Xochimilco. In this manner, it is important that the water hyacinth control program considers the use of the plant as habitat and refuge for key species for aquatic food webs. We suggest that the water hyacinth should not only be removed but replaced (e.g. reintroduction of native macrophytes). Before management programs are implemented, studies that evaluate the impact of the introduction, replacement and removal of species are mandatory.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Introducción general

Xochimilco

El Lago Xochimilco es uno de los cuerpos de agua remanentes del complejo lacustre de la cuenca de México. Es un sistema acuático dulceacuícola y somero ($Z_{\max} < 2$ m) que se localiza en la parte centro-sur de la Ciudad de México a 2220 ms.n.m. Xochimilco está formado por aproximadamente 207 km de canales de distintos tamaños, los canales estrechos (1-3 m de ancho), llamados localmente *apantles*, referidos en esta tesis como “estrechos” que comúnmente se unen a un canal más ancho (>5 m), llamado *acalote*, referidos en este documento como “anchos” (Fig. 1.1). Estos canales se encuentran comunicados entre sí y conectan con pequeños lagos y humedales temporales (Nandini *et al.*, 2005; Quiroz-Flores *et al.*, 2008; Zambrano *et al.*, 2010).

Es un sistema de importancia histórica y ecológica para nuestro país. Forma parte de la Lista de Patrimonio de la Humanidad de la UNESCO desde 1987 y de la Convención Internacional de Humedales (RAMSAR) desde 2004 (Zambrano *et al.*, 2009). Sin embargo, a pesar de su importancia, Xochimilco enfrenta diversos problemas de origen social, económico y ecológico.

Dentro de los problemas de índole ecológica, se encuentra el dramático deterioro que ha sufrido este sistema acuático por la calidad del agua que lo alimenta. Anteriormente, el abastecimiento de estos canales se llevaba a cabo mediante agua de lluvia y por canales de agua subterránea provenientes de manantiales y el río Amecameca. Sin embargo, la extracción excesiva del agua subterránea ha eliminado estas fuentes de suministros y, desde 1953, el abastecimiento de los canales de Xochimilco se lleva a cabo con agua residual tratada de manera ineficiente que proviene de plantas de tratamiento (Cerro de la Estrella y San Luis Tlaxialtemalco) y de diferentes usuarios (domésticos, agrícolas y de pequeñas empresas) (Breña-Puñol *et al.* 2005; Alva-Martínez *et al.*, 2005b). Dichos aportes son la

principal causa de contaminación orgánica e inorgánica que enfrenta el sistema (Alva-Martínez et al., 2005a).

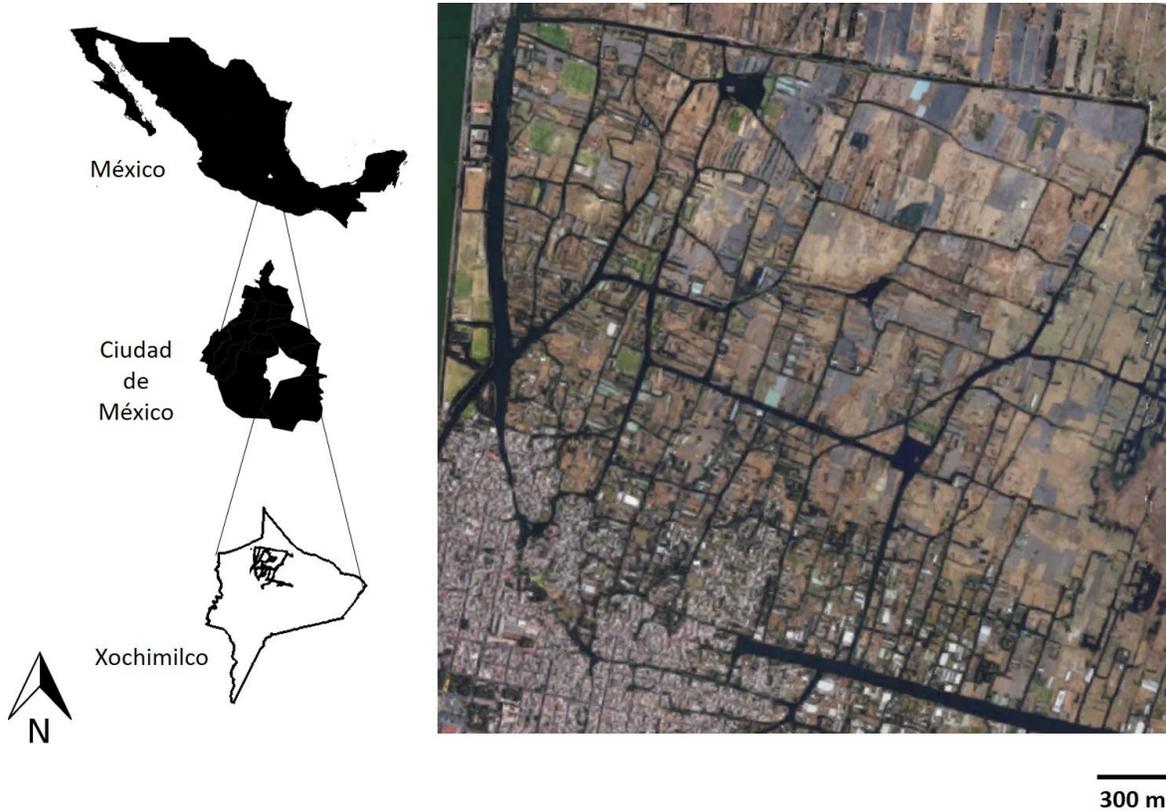


Fig. 1.1. Localización de Xochimilco en la Ciudad de México (Google Earth, 2016). Coordenadas geográficas extremas 19° 15' 11" y 19° 19' 15" latitud norte y 99° 00' 58" y 99°07' 08" longitud Oeste (INEGI, 2010). Elaboración propia.

La introducción de especies en Xochimilco

Aunada a la deficiente calidad del agua que abastece a Xochimilco, se presenta un problema ecológico más grave que la contaminación: las especies introducidas (Simberloff, 2000). La introducción de especies intencional está íntimamente ligada con intentar satisfacer necesidades sociales y económicas (Lowe *et al.*, 2000). Sin embargo, los costos acarreados por la introducción intencional o bien accidental, generalmente rebasa los supuestos beneficios proyectados.

Xochimilco ha sido víctima de numerosas introducciones de organismos, desde aquellas que son producto del abandono de mascotas, hasta aquellas financiadas por el Gobierno de la República. Para Xochimilco, éstas últimas han sido las más perjudiciales.

Dentro de las especies introducidas con apoyo gubernamental que más han impactado en la diversidad biológica de Xochimilco, se encuentran la carpa (*Cyprinus carpio*), la tilapia (*Oreochromis niloticus*) y el lirio acuático (*Eichhornia crassipes*). La carpa y la tilapia fueron introducidas a Xochimilco como parte del Programa Gubernamental denominado Sistema Alimentario Mexicano (SAM) como alternativa a la crisis agrícola de mediados de la década de 1960s. Así, en esta década se introdujo la carpa y en los 1980s, la tilapia. Sin embargo, hay registros de que las primeras introducciones de carpa datan de 1872 (Von Bertrab, 2013; Zambrano y Macías-García, 2000). Debido a su alta tasa de crecimiento poblacional y a la falta de pesquerías establecidas, en menos de 30 años estos peces llegaron a representar el 98% de la biomasa de los vertebrados acuáticos del sistema (Zambrano y Macías-García, 2000; Valiente, 2006; Zambrano *et al.*, 2014). La introducción de estos organismos ha resultado en la pérdida de área de las chinampas (debido a la erosión causada por la tilapia) y en el decremento en la transparencia del agua. Además, como consecuencia de la competencia o la depredación, las poblaciones de especies nativas, y en algunos casos, endémicas se han reducido drásticamente. Tal es la situación del axolote (*Ambystoma mexicanum*), el cual se encuentra al borde de la extinción (Zambrano *et al.*, 2010; Zambrano *et al.* 2013; Zambrano *et al.*, 2014).

Con respecto al lirio acuático, en los sitios fuera de su área natural de distribución, es considerado maleza (Miranda y Lot, 1999) y Xochimilco no es la excepción. Esta planta originaria de la cuenca del Amazonas en Brasil, fue introducida en Xochimilco como abono verde para el mejoramiento agrícola, al parecer, por orden del Secretario de Fomento durante el gobierno de Porfirio Díaz (la primera noticia al respecto data de 1911) (Cervantes-Sánchez y Rojas-Rabiela, 2000), aunque desde 1906, ya se reporta como plaga en varios cuerpos de agua de nuestro país. Novelo (2005) menciona que la invasión masiva

por lirio acuático en Xochimilco se alcanzó en 1990. Actualmente, existen programas de limpieza de los canales cuya finalidad es retirar de forma mecánica al lirio para controlar la propagación (Torrano, 2016). Sin embargo, la alta concentración de nutrientes, aunado a su alta tasa de crecimiento, favorece su establecimiento (Nandini *et al.*, 2005; Novelo, 2005). De esta manera, pese al esfuerzo para controlar la propagación del lirio, en muchos canales llega a ser la macrófita dominante o la única presente.

El lirio acuático como maleza

El lirio es la maleza acuática más problemática del mundo (Henry-Silva *et al.*, 2008) a pesar de las diferentes medidas que se han ideado para su control (Heard y Winterton, 2000). Esto se debe, entre otras razones, a que el lirio acuático es la macrófita con la tasa de crecimiento más alta registrada (Toft *et al.*, 2003). Comúnmente forma manchones densos que se encuentran conectados entre sí, además, cuenta con la capacidad de enraizarse, característica que también le permite fijarse en el lodo, por lo que puede invadir los cuerpos de agua por medio de las plantas flotantes y también las orillas (Adams *et al.*, 2002).

Además de las características biológicas intrínsecas de *E. crassipes* existen factores abióticos que permiten que se convierta en un invasor perfecto. Las concentraciones de nutrientes y la temperatura son los factores más importantes que determinan el crecimiento y la reproducción del lirio (Wilson *et al.*, 2005; Henry-Silva *et al.*, 2008). Es por ello que los países tropicales enfrentan los más grandes problemas en cuanto a su control, pues, la mayor productividad de esta macrófita se alcanza en temperaturas alrededor de 28°C (Adams *et al.*, 2002). Además, es generalmente en estas regiones donde los cuerpos de agua tienen una alta concentración de nutrientes debido a la agricultura, la deforestación y a que el tratamiento de aguas negras es ineficiente, tal y como ocurre en Xochimilco (SEMARNAT, 2016).

Los principales problemas que origina el lirio acuático, y que se encuentran presentes en los canales de Xochimilco invadidos por la planta son:

- La interferencia con el flujo de agua, esto genera otros inconvenientes como problemas de irrigación y drenaje, lo cual puede causar daños por inundaciones y derrames (Rodríguez, 1990).
- Obstrucción de la navegación (Gopal, 1987). Algunos canales llegan a estar tan obstruidos que es imposible para los dueños de las chinampas llegar o salir de sus tierras de cultivo (Torrano, 2016), generándoles pérdidas económicas.
- Interferencia con el uso recreativo y degradación estética del cuerpo de agua. Este problema no es para nada despreciable, si se considera que el turismo es la principal actividad generadora de empleos en Xochimilco. Los canales son visitados por un millón doscientas mil personas al año. Además, debido a sus características naturales, histórico-monumentales y culturales, cumple los requisitos para ser declarado “Zona de Desarrollo Turístico Prioritario” (Caraballo, 2006).

Además de los anteriores inconvenientes, existen otros efectos del lirio acuático que están más relacionados con los cambios en la estructura y dinámica de las comunidades biológicas:

- Promueve cambios fisicoquímicos importantes en los sistemas acuáticos. La disminución del pH (dependiendo del potencial amortiguador del sistema), las altas concentraciones de amonio y la anoxia son comunes cuando su cobertura es densa y la biomasa alta (Ultsch, 1973). Estas condiciones afectan negativamente a varios compartimentos de las comunidades biológicas (Frodge *et al.*, 1990).
- Disminuye la producción piscícola. Puede inducir cambios en la composición de la comunidad (Villamagna y Murphy, 2010), o bien, puede dificultar la pesca al obstruir la navegación.
- Promueve la aparición de organismos no deseados. Tal es el caso de las ratas (Gopal, 1987), y de otros organismos vectores de enfermedades humanas que viven asociados a las plantas. Por ejemplo, los gasterópodos *Bulinus* y *Biomphalaria*. (Masifwa *et al.*, 2001) que son los huéspedes intermediarios de *Schistosoma*

mansoni, causante de la esquistosomiasis o bilharziosis. O bien, mosquitos como *Aedes* (Ofulla *et al.*, 2010), *Anopheles* (Minakawa *et al.* 2012) y *Mansonia* (Cuda y Hornby, 1995) vectores del dengue, la malaria y la elefantiasis, respectivamente.

A todos los problemas antes mencionados y a los diferentes métodos para la eliminación y control del lirio se les ha dado gran importancia, seguramente debido a que afectan directamente a las poblaciones humanas. La mayoría de los estudios relacionados con *E. crassipes* analizan su papel en la remoción de nutrientes y contaminantes (p. ej., Bich *et al.*, 1999; Jayaweera y Kasturiarachchi, 2004; Ochekwu y Madagwa, 2013), o muestran los efectos negativos de la planta sobre las variables fisicoquímicas del agua (p. ej., Ultsch, 1973; Quiroz-Flores *et al.*, 2008), o bien, tratan sobre métodos para eliminarlo, controlarlo y aprovecharlo (véase, Gopal, 1987; Gutiérrez *et al.*, 1994; Yan *et al.*, 2016).

A pesar de que se sabe que la presencia del lirio puede alterar las redes tróficas (Balirwa, 1995), afectar la diversidad biológica (Masifwa *et al.*, 2001; Toft *et al.*, 2003) y por lo tanto, alterar la dinámica de los sistemas acuáticos, las investigaciones sobre el efecto de *E. crassipes* sobre los organismos y sus diferentes interacciones ecológicas aún son muy escasos (Masifwa *et al.*, 2001; Adams *et al.*, 2002; Meerhoff *et al.*, 2003). A esto debemos sumarle que las interacciones macrófitas-peces-zooplancton parecen ser más complejas en sistemas tropicales y subtropicales (Meerhoff *et al.*, 2006), sobre los cuales hay aún menos información.

Interacciones entre el lirio y las comunidades biológicas

El lirio acuático influye directa o indirectamente sobre factores físicos, químicos y biológicos que afectan a los organismos acuáticos (Fig. 1.2) y, por consecuencia, sus interacciones. De esta manera, la presencia del lirio reduce las concentraciones de metales y contaminantes orgánicos (Rezania *et al.*, 2015) lo que puede impactar positivamente a la comunidad biológica acuática. Sin embargo, esa capacidad de remoción, al suceder en los nutrientes, puede afectar negativamente a los productores primarios. Los productores primarios

también pueden verse afectados al competir por luz, pues el lirio impide su paso (Adams *et al.*, 2002). Además, el lirio incrementa la sedimentación del fitoplancton pues interfiere en la mezcla de la columna de agua (Meerhoff *et al.*, 2002).

El lirio, al ser una planta con alta tasa de crecimiento, en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes, invade rápidamente los cuerpos de agua. De esta manera, el espacio en general se ve reducido. La reducción de espacio afectaría, principalmente, a las macrófitas (Adams *et al.*, 2002), sin embargo, también afecta, p. ej., el desplazamiento de los animales (Manatunge *et al.*, 2000; Cerbin *et al.*, 2007). Si bien es cierto que la planta produce oxígeno, también lo consume. Además, en altas densidades, su muerte y consecuente descomposición produce una disminución en las concentraciones de oxígeno disuelto en el agua. Además, la planta interfiere en la libre transferencia del oxígeno entre el aire y el agua. Por tales motivos, las condiciones de anoxia o bajas concentraciones de oxígeno disuelto pueden presentarse en zonas con altas densidades de lirio acuático, o bien, a pocos metros de la interfase manchón del lirio acuático/zona pelágica (Yongo *et al.*, 2017). Estas condiciones de anoxia o bajas concentraciones de oxígeno afectarían negativamente a los organismos aerobios.

Por otro lado, el lirio desempeña el papel de hábitat/refugio, el cual, beneficia a algunos de los organismos de las comunidades acuáticas. El lirio ofrece sustrato sobre el cual pueden establecerse bacterias, protozoos e incluso otras plantas acuáticas, además de ser usado como hábitat/refugio por diversos animales (p. ej., rotíferos, crustáceos, insectos, anélidos, moluscos, peces, etc.) (Gopal, 1987; Adams *et al.*, 2002; Toft *et al.*, 2003; Montiel-Martínez *et al.*, 2015). La importancia que tiene el lirio como hábitat y refugio ha sido escasamente estudiada. Esclarecer el papel del lirio como hábitat y refugio es necesario para proponer proyectos más adecuados de manejo y control de la planta.

Asimismo, los efectos alelopáticos del lirio sobre organismos acuáticos (con excepción de los productores primarios) han sido poco estudiados. Los metabolitos secundarios

generalmente son asociados con efectos negativos (Lauridsen y Lodge, 1996; Sharma *et al.*, 1996; Jing *et al.*, 2003; Meerhoff *et al.*, 2006). Sin embargo, se han mostrado efectos positivos de exudados de otras macrófitas, como *Egeria densa*, sobre algunos organismos acuáticos (p.ej., *Daphnia mendotae*, *Simocephalus mixtus*, *Diaphanosoma birgei* y *Macrothrix triserialis*; Espinosa-Rodríguez *et al.*, 2016). Por lo que es necesario elucidar el efecto de los metabolitos secundarios de una de las principales plantas acuáticas invasoras del mundo.

Debido a la fuerte interdependencia entre los componentes de las comunidades acuáticas, delimitar el impacto del lirio acuático no es fácil. Es por ello que es necesario entender las características del sistema y a cada uno de sus componentes, primero por separado, para después intentar interpretar lo que sucede en conjunto (Villamagna y Murphy, 2010). La influencia del lirio acuático sobre los factores físicos y químicos del sistema en el que habitan y viceversa es el tema más estudiado. Más del 60% de los trabajos publicados en revistas arbitradas e indexadas, que pueden obtenerse en buscadores como Springerlink y Google Academic (búsqueda realizada en agosto 2017), tratan temas como la influencia de los factores físicos y químicos sobre el lirio y viceversa, biorremediación, distribución, control (químico, mecánico y biológico) y usos alternativos (p. ej., biocombustibles, abono, material para artesanías). Así, los trabajos que analizan la influencia del lirio sobre otros organismos de los sistemas que habitan, son menos del 40%. De éstos, la mayoría se enfocan en asociaciones de otros organismos con la planta, siendo realmente pocos los que intentan dilucidar el papel del lirio en las diferentes interacciones y su efecto en la estructuración, dinámica y función de las comunidades acuáticas. Los estudios sobre interacciones lirio acuático-zooplancton no son la excepción.

El zooplancton juega un papel muy importante en las redes tróficas acuáticas debido a la posición central que ocupa. Dada esta posición, es fácilmente afectado por cambios en su recurso (efecto ascendente, i.e., el denominado efecto *bottom-up*), o bien, en sus depredadores (efecto descendente, i.e., efecto *top-down*). Las características biológicas del

zooplancton tales como su pequeño tamaño y ciclos de vida rápidos permiten que la colecta, traslado, mantenimiento y experimentación sean relativamente sencillos (Lampert, 1997). Los cambios tanto individuales como poblacionales en el zooplancton son fácilmente medibles ya sea en el campo o bajo condiciones experimentales. Así, la interacción entre el lirio acuático y el zooplancton puede ser evaluada permitiendo conocer su papel en la estructuración de la comunidad zooplanctónica e inferir posibles efectos como resultado de dicha interacción en el resto de los organismos acuáticos.

Xochimilco como modelo de estudio

Dadas las características físicas, químicas y biológicas de Xochimilco se plantearon las siguientes preguntas: ¿tiene el lirio un papel importante en determinar la composición, abundancia y distribución horizontal del zooplancton en el Lago Xochimilco? ¿El tamaño de los canales influye en la asociación lirio acuático-zooplancton? Debido a las altas densidades de peces que propician una alta presión de depredación, hipotetizamos que la composición, abundancia y distribución del zooplancton está asociada a la presencia del lirio acuático. Además, ya que el efecto de las macrófitas flotantes depende de la cantidad de superficie acuática cubierta por las plantas (Fontanarrosa *et al.*, 2010), consideramos que habrá un efecto mayor en los canales de menor tamaño.

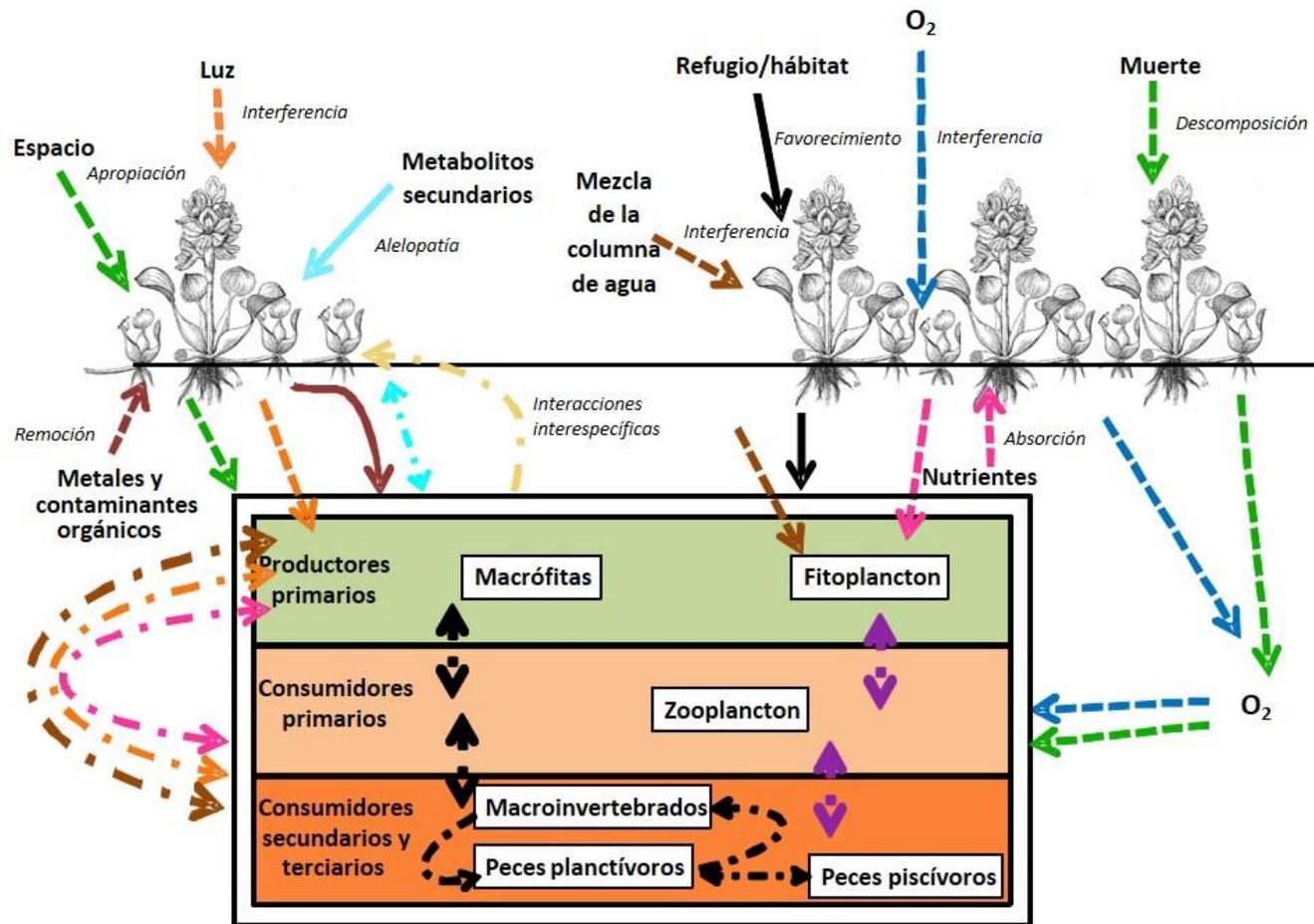


Fig. 1.2. Modelo de las interacciones entre el lirio acuático *E. crassipes*, con algunos de los componentes de las comunidades biológicas de los sistemas acuáticos continentales. Los colores de las flechas indican interacciones distintas. *Flechas sólidas*: efecto positivo/nulo; *flechas de guiones*: efecto negativo/reducción; *flechas de guiones y puntos*: el efecto está relacionado con algunos organismos específicos involucrados/no se ha definido el efecto claramente. Elaboración propia.

Partiendo de la premisa anterior, suponiendo esta distribución diferencial, surgen las siguientes preguntas: ¿Utiliza el zooplancton al lirio como hábitat o como refugio? ¿las especies con hábitos tróficos disímiles utilizan a la planta de manera diferente? Nosotros hipotetizamos que, dados los efectos negativos reportados sobre los organismos acuáticos (principalmente fitoplancton y zooplancton pelágico), *E. crassipes* sería utilizado como hábitat y como refugio, aunque en principio no provea las condiciones más apropiadas. Además, consideramos que, en ausencia de depredadores, la planta sería evitada.

De esta manera, si el zooplancton usara al lirio acuático ya sea como hábitat o como refugio porque no hubiera otra planta, ¿tendría un efecto negativo sobre los cladóceros litorales vivir asociado al lirio acuático? Y de manera particular, ¿tendría efecto sobre la eficiencia biológica de los cladóceros de hábitos tróficos contrastantes la estructura física *per se* y/o la presencia química del lirio (exudado)? Los pocos trabajos realizados hasta ahora se han hecho con cladóceros pelágicos y otras macrófitas y, en la mayoría de los casos, se observan efectos negativos ya sea de la estructura o del exudado de la planta, por lo que hipotetizamos que *S. vetulus* que es filtrador se verá afectado por la estructura, mientras que *C. brevilabris*, al ser colector y estar en mayor contacto con la planta, será afectado por el exudado.

Las preguntas previamente planteadas definieron el objetivo general y los objetivos particulares. De esta manera, el **objetivo general** del presente trabajo fue:

Analizar el efecto de *E. crassipes* sobre la distribución y abundancia del zooplancton, así como en la eficiencia biológica de dos especies representativas de cladóceros con hábitos tróficos contrastantes para dilucidar su influencia en la estructuración de la comunidad zooplanctónica en zonas representativas del lago Xochimilco, México.

Para alcanzar dicho objetivo, se plantearon tres objetivos particulares:

1. Analizar los patrones de distribución de las especies de microcrustáceos zooplanctónicos (cladóceros y copépodos) y rotíferos, a lo largo de un ciclo anual,

en relación a la presencia o ausencia de *E. crassipes* en canales representativos de Xochimilco: tres canales principales de mayor tamaño (>5m de ancho; i. e., El Bordo, Cuemanco y Apatlaco) y tres canales estrechos (1-3 m de ancho), adyacentes a los tres canales principales.

2. Analizar el papel del lirio como refugio ante la depredación potencial (kairomonas) por parte de los peces en dos especies representativas de cladóceros de Xochimilco con hábitos tróficos diferentes, una filtradora (*S. vetulus*) y otra colectora (*C. brevilabris*).
3. Examinar el efecto de la arquitectura, exudado y la presencia directa de *E. crassipes* sobre la eficiencia biológica (i.e., parámetros poblacionales) de las especies seleccionadas.

Así, los tres objetivos particulares son tratados en los 3 capítulos siguientes de esta tesis. El Capítulo 2 presenta los resultados del primer objetivo particular que respondió a las siguientes preguntas: ¿es el lirio importante en la composición, abundancia y distribución horizontal del zooplancton en el Lago Xochimilco? e ¿influye el tamaño de los canales en la asociación lirio acuático-zooplancton? Para responder dichas preguntas se realizó un muestreo bimensual durante un ciclo anual (octubre 2010-agosto 2011) en canales representativos de Xochimilco anchos y estrechos, en sitios con presencia y ausencia de lirio acuático. Los resultados muestran que la distribución de los rotíferos y copépodos calanoides no está determinada por la presencia o ausencia del lirio ni por el tamaño (ancho) de los canales. Por otro lado, la distribución de cladóceros y copépodos ciclopoideos tampoco está relacionada con el tamaño del canal, pero la presencia del lirio acuático sí es un factor importante. De esta manera, a pesar de encontrarse, de manera general, bajas densidades de ambos grupos de zooplancton, las densidades significativamente más altas se encuentran en sitios con presencia de la planta.

Asimismo, al haber encontrado una distribución horizontal caracterizada por mayores densidades de cladóceros y ciclopoideos debajo del lirio era importante dilucidar la interacción entre el zooplancton y la planta. De esta manera, las preguntas abordadas en el

Capítulo 3, fueron las siguientes: ¿es utilizado el lirio acuático como hábitat o refugio contra la depredación por peces? y ¿utilizan a la planta de manera diferente las especies con hábitos tróficos disímiles? Mediante experimentos de selección de hábitat con dos especies de cladóceros litorales de hábitos diferentes se dio respuesta a dichas preguntas. Los resultados muestran que *C. brevilabris*, un organismo colector, usa la planta como hábitat, mientras que para *S. vetulus*, una especie filtradora, la planta es usada como refugio ante la depredación por peces.

Dichos resultados que muestran la interacción lirio acuático-cladóceros litorales, sumado a las bajas densidades encontradas bajo la planta, nos llevaron a plantear las siguientes preguntas abordadas en el Capítulo 4: ¿tiene un efecto negativo sobre los cladóceros litorales vivir asociado al lirio acuático? y, de manera particular, ¿la estructura del lirio acuático *per se* y/o la presencia química del lirio (exudado) tiene efecto sobre la eficiencia biológica de cladóceros de hábitos tróficos contrastantes? Mediante experimentos de crecimiento poblacional de *C. brevilabris* y *S. vetulus* se puso a prueba el efecto de la estructura *per se* y del exudado del lirio acuático. Los resultados exponen que tanto el efecto de la estructura como de la presencia química de la planta, tienen un impacto positivo en parámetros asociados al crecimiento poblacional de ambas especies.

Finalmente, en el Capítulo 5, se analizan en conjunto los resultados obtenidos en los capítulos previos y se describen las conclusiones generales alcanzadas. Así, se argumenta que Xochimilco es un sistema cuyas características biológicas en el momento del estudio, tales como la alta depredación por peces y la dominancia del lirio acuático como macrófita naturalizada desde hace varias décadas, han propiciado que *E. crassipes* tenga un papel importante en la estructuración de las comunidades zooplanctónicas del cuerpo de agua. Es así como los grupos de zooplancton más vulnerables (por su tamaño y baja movilidad) a la depredación, se encuentran en mayores cantidades o exclusivamente debajo del lirio acuático. Dando como resultado una distribución horizontal, abundancia y composición de las comunidades zooplanctónicas dependientes de la presencia del lirio acuático. Asimismo, pese a ser considerada una maleza, el lirio acuático no afecta negativamente al zooplancton

del Lago Xochimilco. Al contrario, es usado como hábitat, refugio e incluso, tiene un efecto positivo (tanto el exudado como la planta *per se*) en el crecimiento poblacional de algunos microcrustáceos.

CAPÍTULO 2
EL PAPEL DEL LIRIO ACUÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN
HORIZONTAL DEL ZOOPLANCTON DEL LAGO XOCHIMILCO

El papel del lirio acuático en la distribución horizontal del zooplancton del lago Xochimilco

Introducción

Distribución horizontal del zooplancton y su relación con las macrófitas

A pesar de que la derivación etimológica del término “plancton” (griego πλαγκτός –planktós–: errante) y que los primeros usos de esta palabra implican que estos organismos se encontraban distribuidos al azar y eran movidos de manera involuntaria, ahora se sabe que las distribuciones espaciales del zooplancton son fuertemente heterogéneas y no azarosas (Pinel-Alloul *et al.*, 1988).

La heterogeneidad espacial en el zooplancton epicontinental puede estar influenciada por factores abióticos, tales como la turbulencia, el oleaje, la temperatura, la intensidad de la luz, la profundidad y la cantidad de oxígeno disuelto (Huntley, 1986; Pinel-Alloul *et al.*, 1988; Downing, 1991). Sin embargo, también existen factores bióticos que pueden mediar la heterogeneidad de la distribución espacial del zooplancton como son las características intrínsecas de los organismos (p.ej., tamaño del cuerpo, edad, etc.), así como la densidad de sus poblaciones, disponibilidad de alimento, características reproductivas, competencia, depredación, etc. (Pinel-Alloul *et al.*, 1988).

En el caso de la distribución horizontal, la biomasa y/o densidad de los peces (sobre todo de peces pequeños en lugares tropicales), el tamaño y perímetro de los manchones de las macrófitas son especialmente importantes (Meerhoff *et al.*, 2003). Esto debido a que, la complejidad estructural del hábitat litoral afecta de manera clara la distribución de los organismos y sus interacciones (Wiens, 2000). Esa complejidad estructural está dada principalmente porque en la zona litoral existe la interacción entre el hábitat bentónico y el pelágico, pero, además, por la presencia de plantas acuáticas (Thorp y Covich, 2009).

Si bien es cierto que la sola presencia de las plantas acuáticas altera la configuración espacial del hábitat, su importancia va más allá, pues modifica activamente la estructura física, química y biológica del ambiente (Wiens, 2000).

Las macrófitas influyen en los factores fisicoquímicos de la zona litoral. A través de la fotosíntesis, respiración, morfotipo y densidad, crean una variedad de microgradientes ambientales en el dióxido de carbono, amonio, nutrientes, pH, luz, velocidad de la corriente, tasa de colmatación, entre otros (Sculthorpe, 1985; Lot y Novelo, 2004; Declerck et al., 2011). El incremento o decremento de estos factores está fuertemente relacionado con la densidad de las plantas, p. ej., es probable que la entrada de oxígeno se incremente gracias al follaje de las macrófitas. Sin embargo, en densidades muy altas, el suplemento de oxígeno se reduce drásticamente, debido a la respiración y la acumulación de materia orgánica estimulada por las mismas macrófitas (Sculthorpe, 1985; Gopal, 1987).

Existe zooplancton que vive asociado a las macrófitas en la zona litoral de los cuerpos de agua, ya sea porque son especies forrajeras y se alimentan del epifiton encontrado en las plantas (p.ej., los cladóceros *Lathonura rectirostris*, *Peracantha truncata*, *Chydorus sphaericus*), porque son filtradoras pero están adaptadas para adherirse a ellas (p.ej., *Pseudomoina lemnae*), o bien, porque pueden alimentarse de ambas maneras (p.ej., *Sida crystallina*) (Monakor, 2003; Ali et al., 2007). También existen organismos depredadores que tienen alta afinidad por la superficie de las plantas, pues ahí pueden encontrar a sus presas (p.ej., los copépodos *Microcyclops*, *Eucyclops*, *Macrocylops albidus*) (Fairchild, 1981).

Sin embargo, la presencia de especies pelágicas en la zona litoral abunda en la literatura (p.ej., los cladóceros *Ceriodaphnia dubia*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia hyalina*, *D. longispina*, *D. galeata*, *D. retrocurva*, *D. catwba*, *Scapholeberis mucronata*). En los cuerpos de agua someros donde la migración vertical probablemente ofrece menos ventajas como refugio contra la depredación por peces, el zooplancton pelágico puede migrar hacia las

zonas litorales con vegetación durante el día para evadir a los depredadores visuales. Esta migración puede ser desde unos pocos centímetros (en laboratorio, Lauridsen y Lodge, 1996), hasta al menos 30 metros en estudios de campo. Este comportamiento es denominado migración horizontal diurna (MHD) (Burks *et al.*, 2002).

El papel del lirio en la distribución del zooplancton

Aunque podría pensarse que el lirio puede presentar un nuevo hábitat que colonizar, o bien, ofrecer refugio contra la depredación por peces, existen estudios que muestran que rotíferos y microcrustáceos son menos abundantes en lugares con presencia de lirio (Brendock *et al.*, 2003; Meerhoff *et al.*, 2003; Meerhoff *et al.*, 2007). Toft *et al.* (2003) al comparar el ensamblado de invertebrados y las redes tróficas (peces-invertebrados) asociados al lirio y a *Hydrocotyle umbellata* (una macrófita flotante nativa) en el Delta del Sacramento-San Joaquín, California, concluyen que el lirio acuático pese a estar presente y ser también una planta libreflotadora, no es funcionalmente equivalente a *H. umbellata*.

Aunque hasta la fecha la mayoría de los estudios sugieren que el zooplancton evade al lirio acuático, evidencia experimental muestra que el lirio es usado como hábitat y como refugio por cladóceros litorales de Xochimilco (Montiel-Martínez *et al.*, 2015; véase Capítulo 3 de esta Tesis). En Xochimilco se unen dos condiciones: el lirio acuático es la macrófita libre flotadora dominante del sistema y las densidades de peces en el sistema son altas (i.e., 0.031 y 0.11 ind. m⁻² de carpa y tilapia, respectivamente; Valiente, 2006). De esta manera, la hipótesis que se plantea es que la composición, abundancia y distribución del zooplancton está asociada a la presencia de lirio acuático. Así, mayores densidades de zooplancton de mayor tamaño podrían ser encontradas debajo del lirio, en la orilla del manchón de plantas (interfase zona con vegetación-zona pelágica).

Es por ello que uno de los objetivos de este trabajo es elucidar si el lirio tiene un papel importante en la distribución horizontal del zooplancton en canales representativos de Xochimilco. Además, al ser Xochimilco un sistema dulceacuícola somero compuesto por canales de distintos tamaños (p.ej., estrechos (<3 m) y amplios (>5 m) y dado que el efecto

de las macrófitas flotantes depende de la proporción de superficie cubierta por las plantas (Fontanarrosa *et al.*, 2010), un objetivo adicional es aclarar si el tamaño de los canales es importante en el efecto del lirio sobre la distribución del zooplancton.

Materiales y métodos

Área de estudio

Xochimilco es uno de los últimos cuerpos de agua naturales del México antiguo. De esta manera, su importancia es ecológica e histórica. Se encuentra ubicado en el sureste de la Ciudad de México, a 2220 m.s.n.m. y está formado por una red de canales (aproximadamente 207 km) que conectan ocho pequeños lagos y dos humedales temporales. Es un sistema somero ($Z_{max} < 2$ m) que se abastece principalmente de agua tratada y sin tratar. La alta concentración de nutrientes ha favorecido el crecimiento de fitoplancton y la invasión del sistema por el lirio acuático (Nandini *et al.*, 2005; Zambrano *et al.*, 2010).

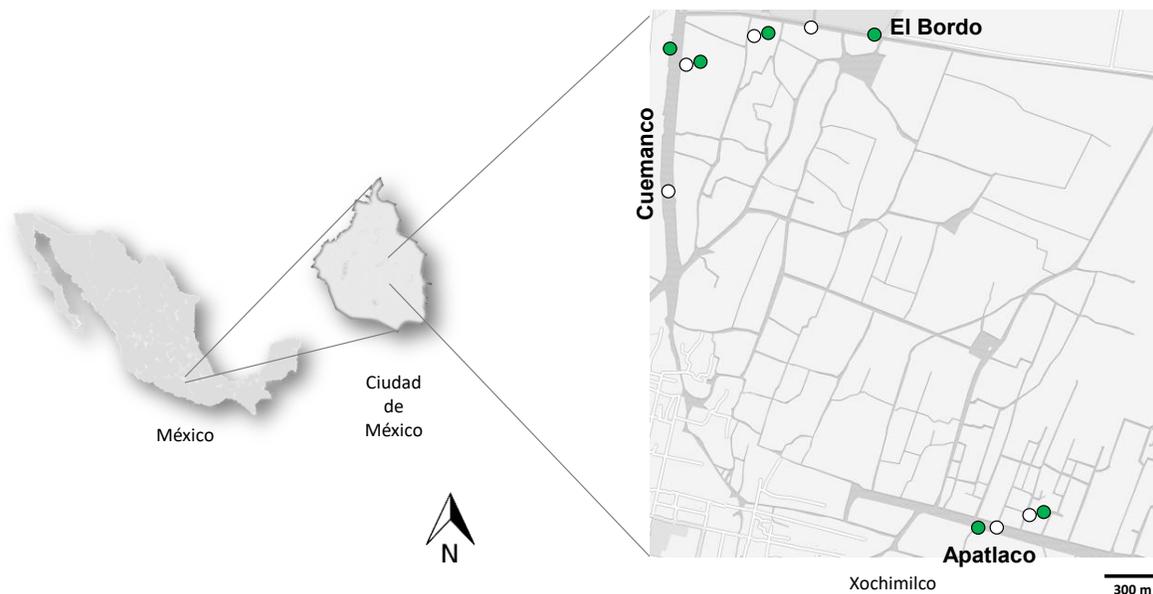


Fig. 2.1. Mapa del lago Xochimilco, se muestran los canales amplios, así como de manera aproximada el lugar donde se establecieron las estaciones de muestreo. Círculos verdes: estaciones con lirio; círculos blancos, estaciones sin lirio. Nótese que, debido al pequeño tamaño, los canales de menos de 3 metros de ancho (estrechos) no se esquematizan en la figura. Modificado de Zambrano *et al.*, 2009.

Abundancia y distribución del zooplancton y su relación con el lirio acuático

Para determinar la abundancia y distribución de los rotíferos y microcrustáceos (cladóceros y copépodos) en canales representativos de Xochimilco, se establecieron estaciones de colecta en 12 sitios. En tres canales principales (amplios): El Bordo, Cuemanco y Apatlaco (Fig. 2.1) y tres canales estrechos, uno adyacente a cada uno. Además, en cada uno de los canales se seleccionaron áreas con presencia y ausencia de lirio acuático (3 canales principales amplios + 3 canales estrechos) x 2 condiciones de vegetación). Los muestreos fueron realizados de forma bimestral durante un año (de octubre de 2010 a agosto de 2011) (Hu *et al.*, 2014).

En cada sitio de muestreo se midieron la temperatura, oxígeno disuelto, conductividad y pH con una sonda multiparamétrica Hydrolab DS5. En todos los sitios la sonda se introdujo a 30 cm de la superficie, cuidando que en las estaciones con lirio fuera debajo de las plantas. Además, se tomaron muestras para determinar la concentración de clorofila *a* en laboratorio mediante fluorescencia utilizando métodos estandarizados (EPA, 1997). Es importante señalar que en los sitios con plantas, las mediciones se realizaron en la orilla del manchón (interfase zona con vegetación-zona pelágica) debido a no poder acceder a zonas donde la vegetación era más densa.

Para las muestras de zooplancton se filtraron de 60 a 100 L de agua a través de una malla de 40 μm de apertura de poro. Se eligió este volumen debido a las bajas densidades de microcrustáceos observadas en los muestreos preliminares. Posteriormente, los organismos fueron fijados con formaldehído al 4% para ser después analizados en el laboratorio. La colecta fue realizada en los primeros 30 cm de profundidad de la columna de agua con una cubeta de 10 L. En los sitios con presencia de lirio, las muestras se colectaron por debajo de las macrófitas en uno de los bordes exteriores de los manchones dada su accesibilidad con la lancha. Se obtuvieron en total 72 muestras de zooplancton.

Posteriormente, en el laboratorio se realizó la determinación taxonómica de los organismos siguiendo claves y artículos científicos especializados (p. ej. Koste, 1978; Smirnov, 1996, Kovorochinsky y Smirnov, 1998; Elías-Gutiérrez *et al.*, 2001; Elías-Gutiérrez *et al.*, 2008). Para realizar la cuantificación, se utilizó un microscopio invertido y una cámara de sedimentación. Los organismos del zooplancton se contaron a partir de un volumen conocido de la muestra siguiendo técnicas estándar (McCauley, 1984). Los organismos mínimos contados fueron 300 (el doble de lo sugerido para tener un coeficiente de variación menor al 30%; Chimney y Bowers, 2006) y, posteriormente, se revisaron submuestras de volumen conocido en el microscopio estereoscópico para contar sólo a los microcrustáceos (debido a sus bajas densidades). Las estimaciones de la densidad de los organismos se estandarizaron a número de individuos por litro. Posteriormente, se estimó la biomasa de los microcrustáceos usando las ecuaciones de regresión longitud-peso seco y para los rotíferos mediante fórmulas de biovolumen. A partir del biovolumen se calculó el peso húmedo asumiendo una densidad celular de 1 y posteriormente, se convirtió a peso seco multiplicando por 0.1 al asumir que el 90% del peso de los rotíferos es agua (McCauley, 1984).

Para determinar si la presencia o ausencia de lirio, así como el tamaño del canal influyeron en los parámetros fisicoquímicos y en la distribución de las biomásas de los diferentes grupos del zooplancton, se realizaron ANOVAs de dos vías para cada mes de muestreo utilizando el software SigmaPlot 11.0. Los dos factores principales fueron: a) lirio (presencia, ausencia) y b) tamaño del canal (amplio, estrecho), que al combinarse formaron cuatro tipos de ambientes distintos: canales amplios sin lirio, amplios con lirio, canales estrechos sin lirio y estrechos con lirio. Cada tipo de ambiente distinto fue representado en El Bordo, Apatlaco y Cuemanco, de esta manera, se consideraron como tres réplicas para cada combinación de factores.

Para definir la relación entre la biomasa de los diferentes grupos de zooplancton con los parámetros físicos y químicos medidos se realizó un análisis de correspondencia canónica con el programa CANOCO Ver. 4.5. Para realizarlo, los taxones fueron agrupados. En el caso de los rotíferos, 37 especies se agruparon en 9 géneros, las 10 especies menos frecuentes

se agruparon en la categoría Otros y los bdelloides se consideraron en la Clase Bdelloidea. Los copépodos fueron agrupados en el orden Calanoida (1 especie) y Cyclopoida (3 especies) y, finalmente, 9 especies de cladóceros agrupadas en 9 géneros.

Resultados

No se encontraron diferencias significativas entre los cuatro tipos de ambiente muestreados en cuanto a los parámetros fisicoquímicos medidos (ANOVA de dos vías, todas $P > 0.05$; Cuadro 1). A pesar de ello, no todos los grupos de zooplancton se distribuyeron homogéneamente en los diferentes canales (ANOVA de dos vías; Cuadro 2). La abundancia (o biomasa) de los cladóceros y los copépodos ciclopoideos estuvo asociada a la presencia del lirio acuático (ANOVA de dos vías, $P < 0.05$).

Parámetros fisicoquímicos

El promedio de la temperatura a lo largo del ciclo anual en todos los sitios fue de 20.2 ± 0.3 °C. Los valores promedio de temperatura más bajos fueron medidos en el mes de diciembre, en un intervalo de 14.4 a 15.3°C. El menor valor promedio se registró en los canales estrechos con lirio con una temperatura de 13.7 °C en el mes de diciembre. Con respecto a los valores promedio altos de temperatura, éstos fueron registrados en el mes de agosto en un intervalo de 22.8 a 23.3 °C. El valor más alto se presentó en los canales estrechos con lirio (Fig. 2.2A). El tamaño del canal y la presencia de la planta no propiciaron diferencias significativas en la temperatura de los sitios de muestreo a lo largo del ciclo anual (ANOVA de dos vías, todas $P > 0.05$).

Con respecto al oxígeno disuelto (OD), el promedio a lo largo del ciclo anual en todos los sitios fue 7.5 ± 0.4 mg L⁻¹. El límite mínimo de OD establecido por la EPA para protección a la vida acuática es de 3 mg L⁻¹ (EPA, 1986). Nueve estaciones registraron niveles por debajo de 3 mg L⁻¹ (0.07 – 2.95 mg L⁻¹) a lo largo del estudio, de esas nueve estaciones, cinco mediciones pertenecen a El Bordo amplio con lirio, tres a El Bordo estrecho con lirio y una a Apatlaco estrecho sin lirio. El menor promedio se registró en los canales estrechos con

lirio en el mes de octubre ($3.4 \pm 1.6 \text{ mg L}^{-1}$). Las más altas concentraciones promedio de OD se encontraron en los canales amplios sin lirio con 12.7 ± 1.7 en el mes de diciembre. En los canales estrechos sin lirio la más alta concentración promedio de OD fue $10.8 \pm 1.5 \text{ mg L}^{-1}$, medida en el mes de febrero (Fig. 2.2B). Sin embargo, las diferencias de OD encontradas en sitios con y sin lirio, en canales estrechos y amplios, no fueron significativas (ANOVA de dos vías, todas $P > 0.05$).

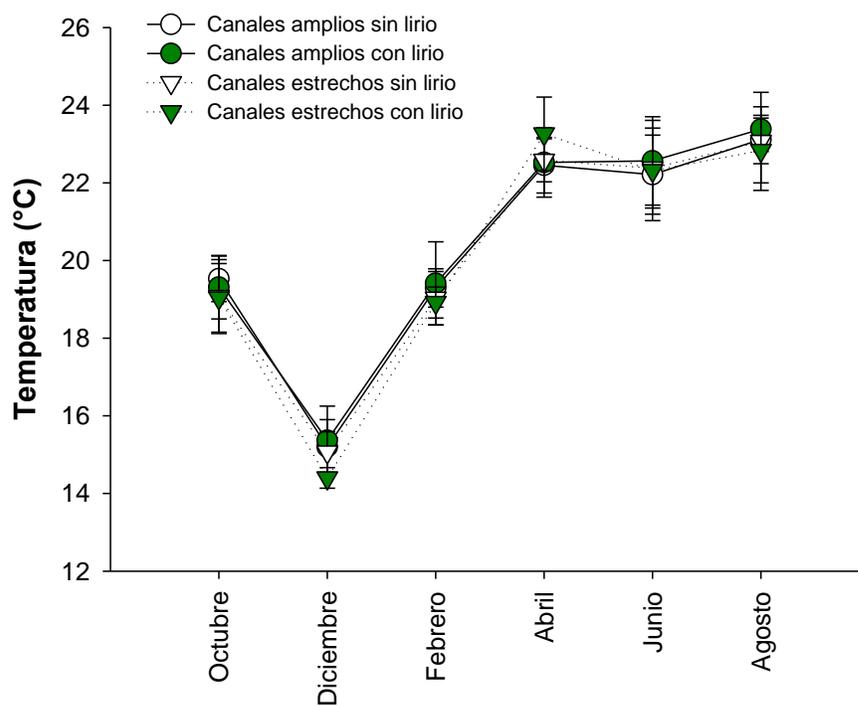
Los valores de conductividad registrados a lo largo del tiempo en las distintas estaciones fueron valores comúnmente encontrados en cuerpos de agua dulce. El promedio de todas las estaciones durante el periodo muestreado fue de $883.4 \pm 21.8 \mu\text{S cm}^{-1}$. Considerando la conductividad promedio de todos los sitios, los valores más bajos se midieron en febrero (770.7 a $793.5 \mu\text{S cm}^{-1}$) y los más altos en el mes de junio (1003.6 a $1190.4 \mu\text{S cm}^{-1}$). La conductividad diferente entre los canales principales se ve reflejada en la variabilidad alta de mediciones registradas (véanse las barras de error estándar en la Fig. 2.3A). El canal con menos variación temporal y entre estaciones fue Cuemanco, el cual presentó de forma general, la conductividad más baja, con un intervalo de 515.3 a $697.9 \mu\text{S cm}^{-1}$. Por el lado contrario, el canal que presentó mayor variación entre estaciones a lo largo del tiempo y que registró la conductividad más alta fue Apatlaco con valores de 758.8 a $1440 \mu\text{S cm}^{-1}$. Los valores de conductividad no estuvieron relacionados con el tamaño del canal ni con la presencia del lirio (ANOVA de dos vías, todas $P > 0.05$).

El pH promedio a lo largo del ciclo anual de todas las estaciones muestreadas fue 6.4 ± 0.1 . Valores por debajo de 6.5 (límite mínimo inferior que pone en riesgo la vida acuática según la EPA) fueron medidos en 33 ocasiones a lo largo del periodo de muestreo. De esos 33 registros, 17 pertenecen a El Bordo (amplios y estrechos, con y sin lirio). De los 15 valores más altos medidos de pH (7.0- 8.1), diez se midieron en Cuemanco. De esta manera, en el pH también se registró variación entre los diferentes canales principales. Así, el canal de El Bordo fue el que generalmente presentó los menores valores de pH, además de presentar la mayor variación entre meses y estaciones en un rango de 2.8 a 7.5. Valores de pH

ligeramente ácidos fueron registrados durante todo el ciclo anual en el canal Apatlaco, con valores de 5.6 a 7.2. Finalmente, el canal que presentó el pH más alto fue Cuemanco con valores de 6.1 a 8.1. De la misma manera que con la conductividad, la variación en el pH está relacionada con la zona en la que se ubica el canal (Bordo, Cuemanco y Apatlaco) y no con el tamaño y la presencia del lirio (ANOVA de dos vías, todas $P > 0.05$), tal como se observa en la Fig. 2.3B (véanse las barras de error estándar).

Con respecto a la concentración de clorofila a , ésta presentó valores elevados, el promedio del ciclo anual de todas las estaciones muestreadas fue de $150.8 \pm 16.2 \mu\text{g L}^{-1}$, concentración que se encuentra en sistemas hipereutróficos (OCDE, 1982). Sólo en una ocasión, se encontró un valor por debajo de $25 \mu\text{g L}^{-1}$ en el canal Apatlaco estrecho sin lirio. Las mayores concentraciones promedio de clorofila a se obtuvieron en abril, con un intervalo de 238.8 a $407.8 \mu\text{g L}^{-1}$, valores encontrados en los canales amplios sin lirio y los estrechos con lirio, respectivamente. Por otro lado, los valores promedio menores de clorofila a fueron registrados en octubre, $59.7 \pm 18.9 \mu\text{g L}^{-1}$ en los canales estrechos sin lirio y $78.2 \pm 13.3 \mu\text{g L}^{-1}$ en los canales amplios con lirio (Fig. 2.4). La concentración del pigmento varió entre canales, el canal que obtuvo la mayor concentración promedio de clorofila a fue Cuemanco, seguido por Apatlaco y El Bordo con 122 ± 20.8 , 134.4 ± 15.2 y $196.2 \pm 40.3 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente. Por otro lado, el tamaño, así como la ausencia o presencia del lirio acuático no afectaron la diferencia en las concentraciones del pigmento (ANOVA de dos vías, todas $P > 0.05$).

A



B

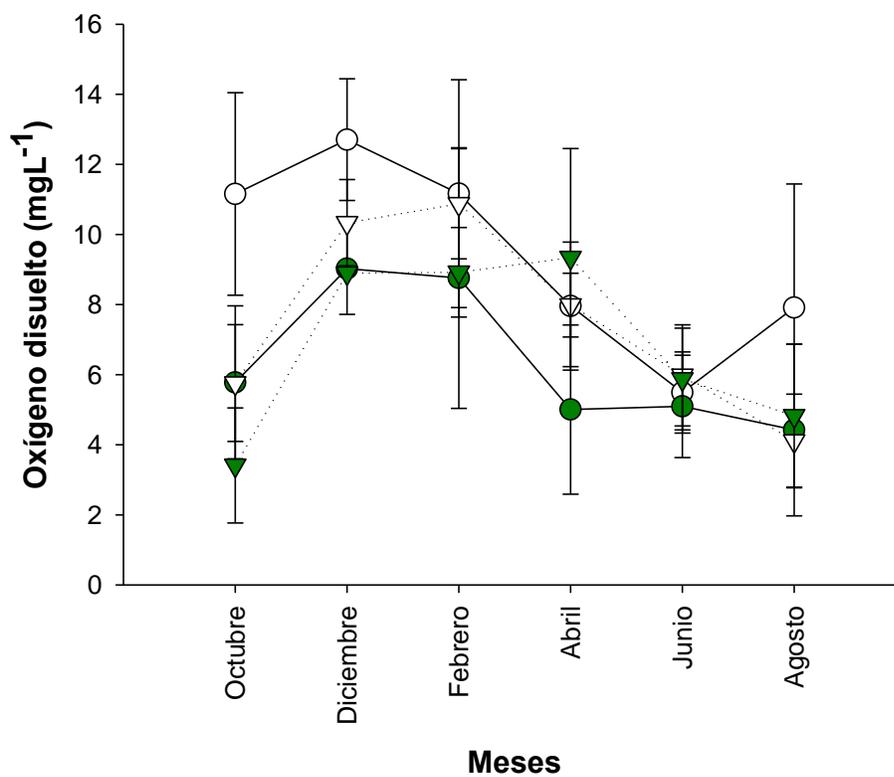
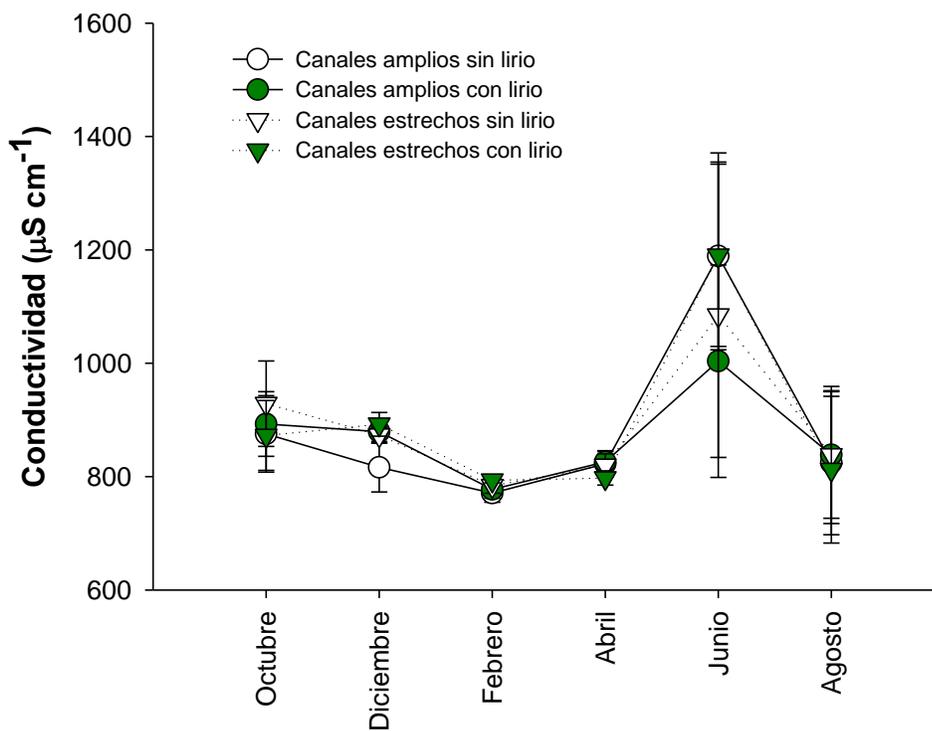


Fig. 2.2. Variación temporal (promedio \pm error estándar) de: **A)** temperatura y **B)** oxígeno disuelto de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011.

A



B

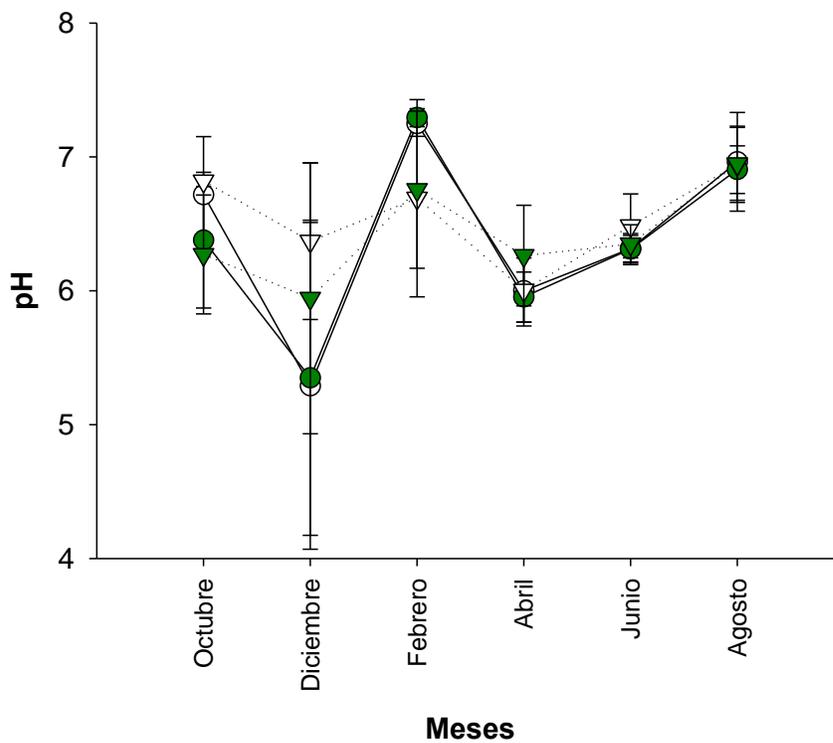


Fig. 2.3. Variación temporal (promedio \pm error estándar) de: A) conductividad y B) pH de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011.

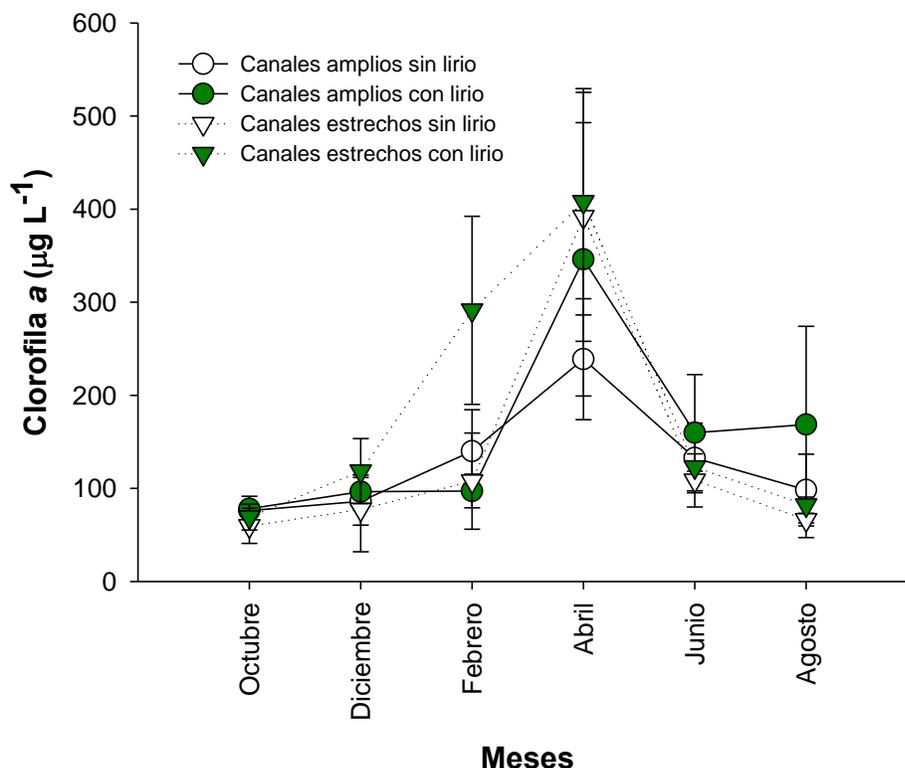


Fig. 2.4. Variación temporal de la clorofila *a* (promedio \pm error estándar) de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011.

Cuadro 1. Promedio \pm error estándar de los parámetros medidos en las estaciones de muestreo y resultados de las ANOVA de dos vías para los parámetros ambientales (en todos los casos los test no fueron significativos, i.e., NS, $P > 0.05$).

	Mes	Amplio con lirio	Amplio sin lirio	Estrecho con lirio	Estrecho sin lirio	Lirio	Tamaño canal	Lirio x Tamaño
Temperatura (°C)	Oct	19.3 \pm 0.8	19.5 \pm 0.6	19.0 \pm 0.9	19.1 \pm 1.0	NS	NS	NS
	Dic	15.4 \pm 0.9	15.2 \pm 0.7	14.4 \pm 0.3	15.1 \pm 0.5	NS	NS	NS
	Feb	19.4 \pm 1.1	19.3 \pm 0.5	18.9 \pm 0.4	19.0 \pm 0.7	NS	NS	NS
	Abr	22.5 \pm 0.9	22.5 \pm 0.7	23.3 \pm 0.9	22.6 \pm 0.6	NS	NS	NS
	Jun	22.6 \pm 1.1	22.2 \pm 1.0	22.3 \pm 1.3	22.4 \pm 1.0	NS	NS	NS
	Ago	23.4 \pm 0.6	23.1 \pm 0.6	22.8 \pm 0.8	23.1 \pm 1.3	NS	NS	NS
Oxígeno disuelto (mg L⁻¹)	Oct	5.8 \pm 2.2	11.2 \pm 2.9	3.4 \pm 1.6	5.8 \pm 1.7	NS	NS	NS
	Dic	9.0 \pm 1.3	12.7 \pm 1.7	8.9 \pm 0.0	10.3 \pm 1.2	NS	NS	NS
	Feb	8.8 \pm 3.7	11.2 \pm 3.3	8.9 \pm 1.3	10.9 \pm 1.6	NS	NS	NS
	Abr	5.0 \pm 2.4	8.0 \pm 1.8	9.3 \pm 3.1	8.0 \pm 0.9	NS	NS	NS
	Jun	5.1 \pm 1.5	5.5 \pm 1.2	5.9 \pm 1.5	6.0 \pm 1.4	NS	NS	NS
	Ago	4.4 \pm 2.5	7.9 \pm 3.5	4.8 \pm 2.0	4.1 \pm 1.3	NS	NS	NS
Conductividad µS/cm	Oct	892.8 \pm 56.9	875.4 \pm 67.5	872.6 \pm 61.6	928.6 \pm 75.3	NS	NS	NS
	Dic	879.3 \pm 17.2	816.3 \pm 43.3	892.3 \pm 20.8	873.0 \pm 14.0	NS	NS	NS
	Feb	777.4 \pm 15.4	770.8 \pm 16	793.5 \pm 4.5	783.8 \pm 13.2	NS	NS	NS
	Abr	826.0 \pm 18.3	822.4 \pm 23.2	797.6 \pm 12.7	819.8 \pm 20.2	NS	NS	NS

	Jun	1003.7 ± 169.7	1189.3 ± 165.5	1190.5 ± 160.8	1084.8 ± 286.3	NS	NS	NS
	Ago	838.3 ± 121.0	824.5 ± 127.1	812.3 ± 129.4	838.2 ± 111.7	NS	NS	NS
pH	Oct	6.4 ± 0.5	6.7 ± 0.4	6.3 ± 0.4	6.8 ± 0.0	NS	NS	NS
	Dic	5.4 ± 1.2	5.3 ± 1.2	5.9 ± 1.0	6.4 ± 0.6	NS	NS	NS
	Feb	7.3 ± 0.1	7.2 ± 0.1	6.8 ± 0.6	6.7 ± 0.7	NS	NS	NS
	Abr	6.0 ± 0.2	6.0 ± 0.3	6.3 ± 0.4	6.0 ± 0.2	NS	NS	NS
	Jun	6.3 ± 0.1	6.3 ± 0.1	6.4 ± 0.1	6.5 ± 0.2	NS	NS	NS
	Ago	6.9 ± 0.2	7.0 ± 0.4	6.9 ± 0.3	6.9 ± 0.3	NS	NS	NS
Clorofila <i>a</i> µg/l	Oct	78.2 ± 13.3	76.2 ± 3.9	69.2 ± 13.9	59.8 ± 18.9	NS	NS	NS
	Dic	96.4 ± 17.8	86.1 ± 25.6	118.5 ± 35.0	77.5 ± 45.6	NS	NS	NS
	Feb	97.2 ± 18.1	140.0 ± 44.6	291.4 ± 101.0	107.8 ± 51.7	NS	NS	NS
	Abr	346.0 ± 146.8	238.8 ± 64.9	407.9 ± 121.6	391.7 ± 133.7	NS	NS	NS
	Jun	159.7 ± 62.5	132.8 ± 37.4	122.9 ± 4.5	108.6 ± 28.5	NS	NS	NS
	Ago	168.5 ± 105.6	98.2 ± 38.6	82.0 ± 8.8	66.2 ± 19.1	NS	NS	NS

Composición de la comunidad zooplanctónica de los canales muestreados

En el presente estudio se determinaron 60 taxa de zooplancton (Cuadro 3). Más del 70% de los representantes de la comunidad zooplanctónica son rotíferos con 47 especies distribuidas en 13 familias y 17 géneros. Con respecto a los microcrustáceos, los cladóceros registraron un mayor número de especies con 9, pertenecientes a 6 familias y 9 géneros. Finalmente, con menos del 7% de la diversidad registrada están los copépodos con 4 especies distribuidas en dos familias y 4 géneros (Fig. 2.5)

Cuadro 2. Promedio (\pm error estándar) de las biomásas ($\mu\text{g L}^{-1}$) obtenidas para los principales grupos de zooplancton epicontinental en las estaciones de muestreo y resultados de las ANOVA de dos vías con el tamaño de canal y la presencia/ausencia del lirio como factores (NS= $P > 0.05$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.001$).**

Grupo de zooplancton	Mes	Amplio con lirio	Amplio sin lirio	Estrecho con lirio	Estrecho sin lirio	Lirio	Tamaño canal	Lirio x Tamaño
Rotíferos	Oct	27.1 \pm 8.7	32.1 \pm 12.2	36.3 \pm 7.5	55.4 \pm 23.5	NS	NS	NS
	Dic	163.0 \pm 33.6	83.7 \pm 4.1	74.0 \pm 25.1	145.4 \pm 77.6	NS	NS	NS
	Feb	181.5 \pm 105.5	316.3 \pm 217.0	925.7 \pm 854.6	240.4 \pm 177.2	NS	NS	NS
	Abr	295.2 \pm 170.1	85.8 \pm 47.6	146.2 \pm 65.7	183.4 \pm 101.0	NS	NS	NS
	Jun	91.0 \pm 6.1	88.7 \pm 56.4	115.9 \pm 67.4	86.9 \pm 50.2	NS	NS	NS
	Ago	150.2 \pm 97.2	136.4 \pm 56.2	113.2 \pm 70.3	91.1 \pm 51.3	NS	NS	NS
Cladóceros	Oct	9.3 \pm 3.8	0.3 \pm 0.1	16.6 \pm 11.9	0.4 \pm 0.2	*	NS	NS
	Dic	109.8 \pm 44.3	12.1 \pm 7.9	297.8 \pm 187.9	27.8 \pm 13.8	*	NS	NS
	Feb	650.5 \pm 506.6	76.6 \pm 75.1	1598.6 \pm 1280.8	17.3 \pm 3.6	**	NS	NS
	Abr	247.6 \pm 192.2	5.5 \pm 1.5	87.5 \pm 27.3	45.0 \pm 16.7	*	NS	NS
	Jun	16.3 \pm 10.6	0.7 \pm 0.7	36.5 \pm 32.4	2.1 \pm 1.3	*	NS	NS
	Ago	8.8 \pm 7.8	3.2 \pm 1.7	17.3 \pm 11.8	1.0 \pm 0.2	NS	NS	NS
Copépodos ciclopoideos	Oct	29.2 \pm 8.3	1.8 \pm 0.7	85.7 \pm 37.5	1.6 \pm 0.4	***	NS	NS
	Dic	198.8 \pm 13.3	7.8 \pm 2.3	243.9 \pm 113.6	26.0 \pm 17.9	***	NS	NS
	Feb	246.4 \pm 119.1	29.8 \pm 28.2	381.2 \pm 175.8	7.1 \pm 2.9	**	NS	NS
	Abr	215.8 \pm 152.5	14.8 \pm 9.4	76.4 \pm 23.1	20.4 \pm 6.2	**	NS	NS
	Jun	70.6 \pm 35.6	4.7 \pm 2.6	33.7 \pm 14.1	26.1 \pm 24.3	*	NS	NS
	Ago	67.3 \pm 60.8	4.4 \pm 2.6	75.1 \pm 24.1	5.9 \pm 4.7	*	NS	NS
Copépodos calanoides	Oct	35.4 \pm 35.1	5.0 \pm 3.0	1.1 \pm 1.1	1.8 \pm 1.3	NS	NS	NS
	Dic	34.2 \pm 31.1	11.2 \pm 6.4	15.9 \pm 7.7	33.5 \pm 16.5	NS	NS	NS
	Feb	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.2	1.6 \pm 1.6	4.1 \pm 2.4	NS	*	NS
	Abr	847.7 \pm 170.0	78.6 \pm 32.9	233.9 \pm 157.2	256.9 \pm 161.4	NS	NS	NS
	Jun	14.1 \pm 8.7	4.3 \pm 3.7	0.5 \pm 0.3	7.2 \pm 5.2	NS	NS	NS
	Ago	230.3 \pm 211.0	37.6 \pm 26.0	17.8 \pm 17.8	15.0 \pm 8.8	NS	NS	NS

Cuadro 3. Listado de especies de zooplancton presentes en los canales El Bordo, Cuemanco y Apatlaco en Xochimilco durante octubre 2010 – agosto 2011. Se muestran los grupos que se formaron (resaltados con negritas) para realizar el análisis de correspondencias canónicas.

	Grupo formado para análisis	Especies que lo conforman
Rotífera		
	Clase Bdelloidea	
Familia Asplanchnidae	Género <i>Asplanchna</i>	<i>Asplanchna brightwelli</i> (Gosse, 1850) <i>A. girodi</i> (De Guerne, 1888) <i>A. sieboldi</i> (Leydig, 1854)
Familia Brachionidae	Género <i>Brachionus</i>	<i>Brachionus angularis</i> (Gosse, 1851) <i>B. budapestinensis</i> Daday, 1885

		<i>B. calyciflorus</i> Pallas, 1766
		<i>B. caudatus</i> Barrois & Daday, 1894
		<i>B. havanaensis</i> Rousselet, 1911
		<i>B. bidentatus</i> Anderson, 1889
		<i>B. durgae</i> Dhanapathi, 1978
		<i>B. urceolaris</i> (O. F. Müller, 1773)
		<i>B. quadridentatus</i> (Hermann, 1783)
	Género <i>Keratella</i>	<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)
		<i>K. cochlearis</i> (Gosse, 1851)
	Género <i>Plationus</i>	<i>Plationus patulus</i> (O. F. Müller, 1786)
Familia Conochilidae	Género <i>Conochilus</i>	<i>Conochilus unicornis</i> (Rousselet, 1892)
Familia Filiniidae	Género <i>Filinia</i>	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)
		<i>F. terminalis</i> (Plate, 1886)
Familia Lecanidae	Género <i>Lecane</i>	<i>Lecane curvicornis</i> (Murray, 1913)
		<i>L. luna</i> (O. F. Müller, 1776)
		<i>L. closterocerca</i> (Schmarda, 1859)
		<i>L. cornuta</i> (O. F. Müller, 1786)
		<i>L. decipiens</i> (Murray, 1913)
		<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)
Familia Lepallidae	Género <i>Lepadella</i>	<i>Lepadella ovalis</i> (O. F. Müller, 1786)
		<i>L. patella</i> (O. F. Müller, 1786)
		<i>L. rhomboides</i> (Gosse, 1886)
Familia Synchronidae	Género <i>Polyarthra</i>	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925
		<i>P. euryptera</i> Wierzejski, 1893
		<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943
Familia Trichocercidae	Género <i>Trichocerca</i>	<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse, 1887)
		<i>T. cylindrica</i> (Imhof, 1891)
		<i>T. pusilla</i> (Lauterborn, 1898)
		<i>T. rattus</i> (O. F. Müller, 1776)
		<i>T. dixonnuttalli</i> (Jennings, 1894)
		<i>T. similis</i> (Wierzejski, 1893)
		<i>T. vernalis</i> Hauer, 1936
	Otros	
	Familia Brachionidae	<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse, 1851)
		<i>Platyas quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)
	Familia Dicranophoridae	<i>Dicranophorus forcipatus</i> (O.F. Müller, 1786)
		<i>D. grandis</i> (Ehrenberg, 1832)
	Familia Notommatidae	<i>Cephalodella catellina</i> (O. F. Müller, 1786)
		<i>C. gibba</i> (Ehrenberg, 1838)
		<i>Notommata glyphura</i> Wulfert, 1935
	Familia Proalidae	<i>Proales fallaciosa</i> Wulfert, 1937
	Familia Synchronidae	<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832
	Familia Testudinellidae	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)
Copepoda	Nauplios	

Orden Calanoida		
Familia Diaptomidae	<i>Arctodiaptomus dorsalis</i> (Marsh, 1907)	
Orden Cyclopoida		
Familia Cyclopidae	<i>Ectocyclops rubescens</i> Brady, 1904	
	<i>Eucyclops elegans</i> (Herrick, 1884)	
	<i>Thermocyclops inversus</i> (Kiefer, 1936)	
Cladocera		
Familia Chydoridae	<i>Alona setulosa</i> Megard, 1967	
	<i>Chydorus brevilabris</i> Frey, 1980	
Familia Sididae	<i>Diaphanosoma birgei</i> Korinek, 1981	
Familia Ilyocryptidae	<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz 1878	
Familia Macrothricidae	<i>Macrothrix</i> sp.	
Familia Moinidae	<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	
Familia Daphnidae	<i>Ceriodaphnia dubia</i> (Richard, 1894)	
	<i>Scapholeberis armata</i> Herrick, 1882	
	<i>Simocephalus vetulus</i> (Müller, 1776)	

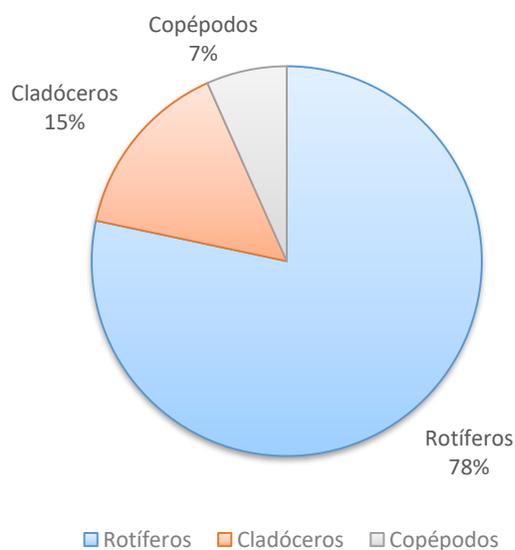


Fig. 2.5. Composición porcentual de los principales taxa del zooplancton epicontinental para canales representativos de Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011.

No sólo en riqueza de especies los rotíferos presentan el mayor número, también las densidades más altas se encontraron en este grupo. Con respecto a la biomasa, en más del 60% de las estaciones muestreadas, la mayor biomasa pertenece a los rotíferos. Las densidades promedio van desde 998.9 ± 196.4 ind. L^{-1} en los canales amplios con lirio hasta 1842.4 ± 530.3 ind. L^{-1} en los canales estrechos sin lirio (Fig. 2.6). La especie dominante en

los canales muestreados fue *Brachionus angularis* con densidades promedio de 321.8 ± 151.5 ind L^{-1} en los canales estrechos con lirio y hasta 498.8 ± 168.1 ind L^{-1} en los canales estrechos sin lirio. El siguiente grupo con mayor densidad de organismos registrada fueron los cladóceros con un promedio de 9 ± 2.4 ind L^{-1} en los canales estrechos sin lirio hasta 383.8 ± 306.8 ind L^{-1} obtenida en los canales estrechos con lirio (Fig. 2.6). La especie dominante en tres de los cuatro grupos de canales fue *Alona setulosa* con densidades promedio de 6.1 ± 4.8 ind L^{-1} en canales amplios sin lirio hasta 186 ± 164.5 ind L^{-1} en canales estrechos con lirio. Con respecto a los copépodos, los ciclopoides alcanzaron hasta 122.2 ± 33.6 ind L^{-1} promedio en los canales estrechos con lirio y los calanoides, un promedio de hasta 23.8 ± 9.7 ind L^{-1} en los canales amplios con lirio (Fig. 2.6). Por otro lado, hubo canales donde los copépodos calanoides y los cladóceros no estuvieron presentes. En el caso de los calanoides estuvieron completamente ausentes en 17 ocasiones, mientras que los cladóceros estuvieron ausentes en cuatro muestras. Las densidades son muy variables entre los diferentes canales muestreados y a lo largo del tiempo, como se muestra en la Fig. 2.6 (véanse las barras de error estándar).

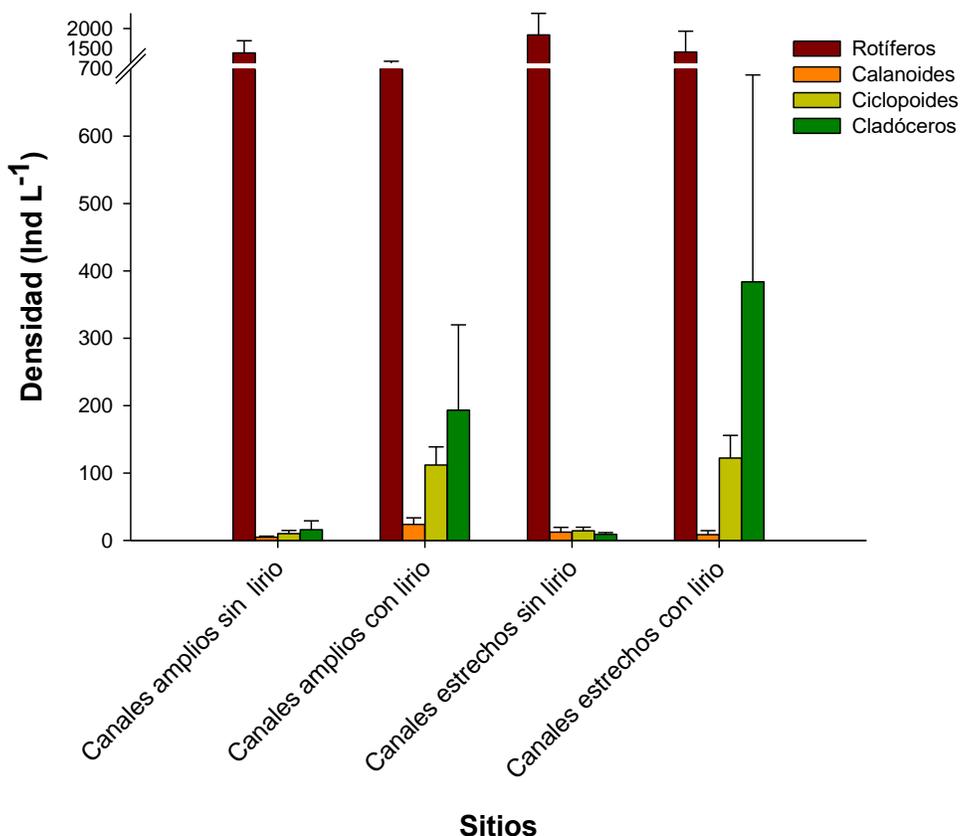


Fig.2.6. Densidades promedio \pm error estándar de los principales taxa de zooplancton en los diferentes canales muestreados en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. Obsérvese la interrupción del eje y.

Dinámica espacio-temporal de los principales grupos de zooplancton epicontinental

Los rotíferos, cladóceros y copépodos ciclopoides registraron los menores valores de biomasa promedio en octubre y los mayores valores de biomasa promedio en el mes de febrero. En el caso de los rotíferos, todos los taxones registrados, estuvieron presentes al menos una vez en cada uno de los cuatro tipos de ambientes distintos (canales amplios con y sin lirio y canales estrechos con y sin lirio). Los valores más bajos de biomasa promedio de rotíferos fueron $27.1 \pm 7.1 \mu\text{g L}^{-1}$ en los canales amplios con lirio y $32.1 \pm 12.2 \mu\text{g L}^{-1}$ en los canales amplios sin lirio, mientras que, las biomásas promedio más altas fueron $181.5 \pm 4.5 \mu\text{g L}^{-1}$ en los canales amplios sin lirio y $925.7 \pm 12.8 \mu\text{g L}^{-1}$ en los canales estrechos con lirio. El mes con la menor biomasa promedio fue octubre y los meses donde se registraron las mayores biomásas promedio fueron febrero y abril (Fig. 2.7A).

Con respecto a los cladóceros, éstos se encontraron en los cuatro tipos de ambientes distintos, sin embargo, no todas las especies fueron registradas en todas las estaciones de muestreo. *S. armata* estuvo presente en el 12.5% de las muestras, esta especie no se encontró en los canales estrechos sin lirio. *I. agilis* sólo se observó en el 9.7% de las muestras a lo largo del ciclo anual, no se registró en canales amplios sin lirio. Por último, el taxón que estuvo presente en el menor número de sitios muestreados fue *C. dubia* con el 5.5%, la cual no se registró en los canales amplios sin lirio. Los valores más bajos de biomasa promedio para los cladóceros fueron $0.3 \pm 0.1 \mu\text{g L}^{-1}$ en los canales amplios sin lirio y 0.4 ± 0.2 en los canales estrechos con lirio. Asimismo, los valores de biomasa promedio más altos fueron $650.5 \pm 506.6 \mu\text{g L}^{-1}$ registrados en canales amplios con lirio y $1598.6 \pm 1280.8 \mu\text{g L}^{-1}$ en canales estrechos con lirio. Los meses con la mayor biomasa promedio registrada fueron febrero y abril, mientras que en agosto y octubre se encontraron las menores biomásas promedio (Fig. 2.7B).

Los copépodos ciclopoideos estuvieron presentes en los cuatro tipos de ambientes durante todo el muestreo, aunque en diferentes densidades. Las menores biomásas promedio fueron registradas en los canales estrechos sin lirio y amplios sin lirio (1.6 ± 0.4 y $1.8 \pm 0.7 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente). Por otro lado, los valores más altos de biomasa promedio se presentaron en los canales amplios con lirio ($246.4 \pm 119.1 \mu\text{g L}^{-1}$) y en los canales estrechos con lirio con $381.2 \pm 175.8 \mu\text{g L}^{-1}$. La biomasa promedio más alta se registró en febrero, mientras que la más baja se presentó en octubre (Fig. 2.8A).

Contrario a lo observado para los rotíferos, cladóceros y copépodos ciclopoideos, donde en el mes de febrero se registraron los valores de biomasa promedio más altos, en este mes se registraron los menores valores de biomasa promedio para los calanoides. Aunque los copépodos calanoides estuvieron presentes en los cuatro tipos de ambientes, fueron el grupo de zooplancton con la menor cantidad de biomasa. Incluso, en el mes de febrero, hubo estaciones donde los copépodos calanoides no fueron registrados (canales amplios con lirio) y otros donde la biomasa promedio fue tan baja como $0.2 \pm 0.2 \mu\text{g L}^{-1}$ (canales amplios sin lirio). Por otro lado, los mayores valores de biomasa promedio se presentaron

en el mes de abril siendo de $256.9 \pm 161.4 \mu\text{g L}^{-1}$ para los canales chicos sin lirio y de $847.7 \pm 170.0 \mu\text{g L}^{-1}$ para los canales amplios con lirio (Fig. 2.8B).

Factores que influyen en la distribución horizontal del zooplancton

Los resultados del análisis de correspondencia canónica (ACC) muestran que los dos primeros ejes agrupan un 18.5% de la variación total”.

En el gráfico de ordenamiento de los sitios con relación a los dos primeros ejes puede observarse que el vector de la temperatura tiene relación con la estacionalidad anual, pues la mayoría de los sitios muestreados en junio y agosto se relacionaron con valores más elevados de temperatura, mientras que los sitios muestreados en febrero y diciembre se asociaron con temperaturas menores. Los sitios de los meses más cálidos también mostraron relación positiva con los valores de conductividad. Los sitios en donde el lirio estuvo presente se asociaron con valores más bajos de conductividad.

Con respecto a la relación que existe entre la concentración de biomasa de los rotíferos y los parámetros ambientales medidos, el ACC nos permitió observar que el género *Keratella* está relacionado con niveles medios de clorofila *a* y bajos valores de pH. El género *Conochilus*, por el contrario, se asocia a valores medios de pH y bajas concentraciones de clorofila *a*. El género *Filinia* muestra una asociación con valores medios de temperatura y bajos valores de pH. Asimismo, se observó una relación entre el género *Filinia* y los sitios donde el lirio fue escaso (Fig. 2.9). Ni la clorofila *a* ni la temperatura ni el pH, estuvieron influidos por el tamaño del canal ni por la presencia o ausencia del lirio acuático (ANOVA de dos vías, todas $P > 0.05$). Asimismo, la cantidad de biomasa de los rotíferos tampoco es significativamente diferente entre canales estrechos y amplios, ni en sitios con y sin lirio (ANOVA de dos vías, todas $P > 0.05$; Cuadro 2).

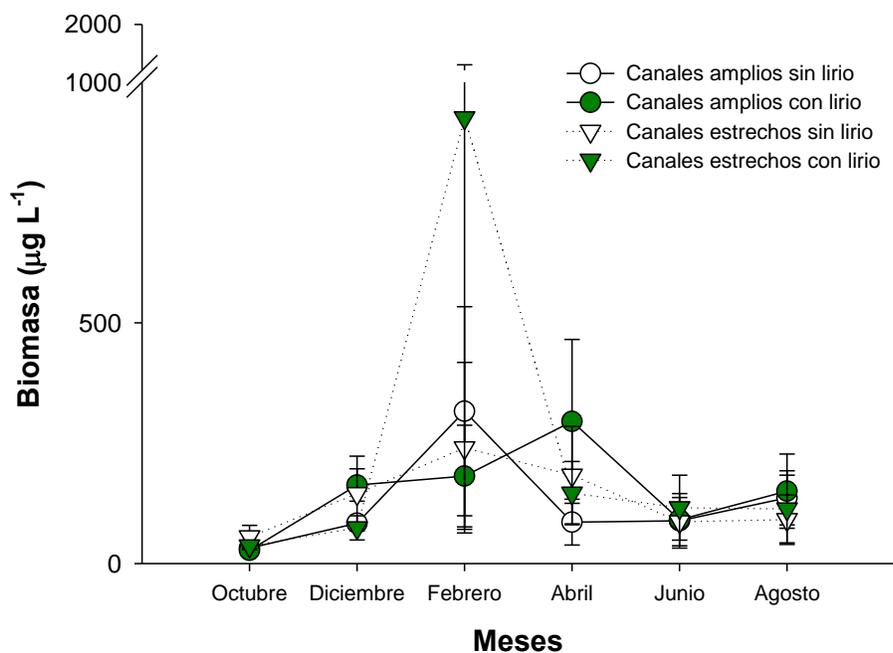
Con respecto a los cladóceros, de acuerdo a los resultados del ACC, *Ceriodaphnia* está relacionada con altas concentraciones de clorofila *a* y bajos valores de pH. *Scapholeberis* está asociada a baja temperatura y baja conductividad. *Ilyocryptus* también está asociada con

baja temperatura y baja conductividad. Asimismo, la distribución de los cladóceros no está relacionada con el tamaño del canal. Sin embargo, la presencia del lirio acuático si está asociado a la mayoría de las especies de cladóceros (Fig. 2.9) mostrando influencia sobre la distribución horizontal de los cladóceros (ANOVA de dos vías, todas $P < 0.05$; Cuadro 2). El único mes en que no se presentó la influencia del lirio acuático en la distribución de los cladóceros fue el mes de agosto, esto es debido a la amplia variación entre las densidades que se presentaron en los canales que funcionaron como réplicas. Sin embargo, la tendencia es la misma: altas densidades en sitios con lirio, bajas densidades en sitios sin lirio.

El ACC muestra que los calanoides estuvieron relacionados con concentraciones medias de clorofila a , valores de temperatura de medios a bajos y valores de pH bajos (Fig. 2.9). Sin embargo, su distribución no está asociada ni al tamaño de los canales ni a la presencia o ausencia del lirio acuático, con excepción de febrero donde la biomasa está relacionada con el tamaño del canal, registrando mayores biomásas en canales estrechos (ANOVA de dos vías, todas $P < 0.05$; Cuadro 2).

Con respecto a los ciclopoideos, su cercanía al origen (0,0) del biplot del ACC muestra que no presentan una correlación con ningún parámetro ambiental considerado para el análisis (Fig. 2.9). Mientras que los parámetros ambientales no explican mayormente la distribución de la biomasa, la distribución de los ciclopoideos en los distintos tipos de canales estuvo asociada a la presencia del lirio acuático en todos los meses muestreados (ANOVA de dos vías, todas, $P > 0.05$; Cuadro 2).

A



B

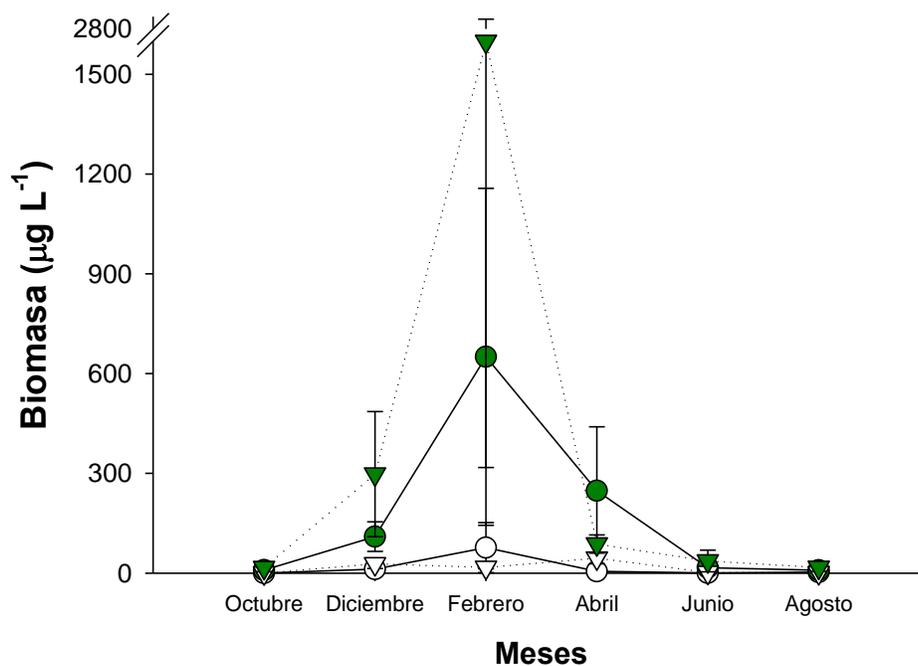
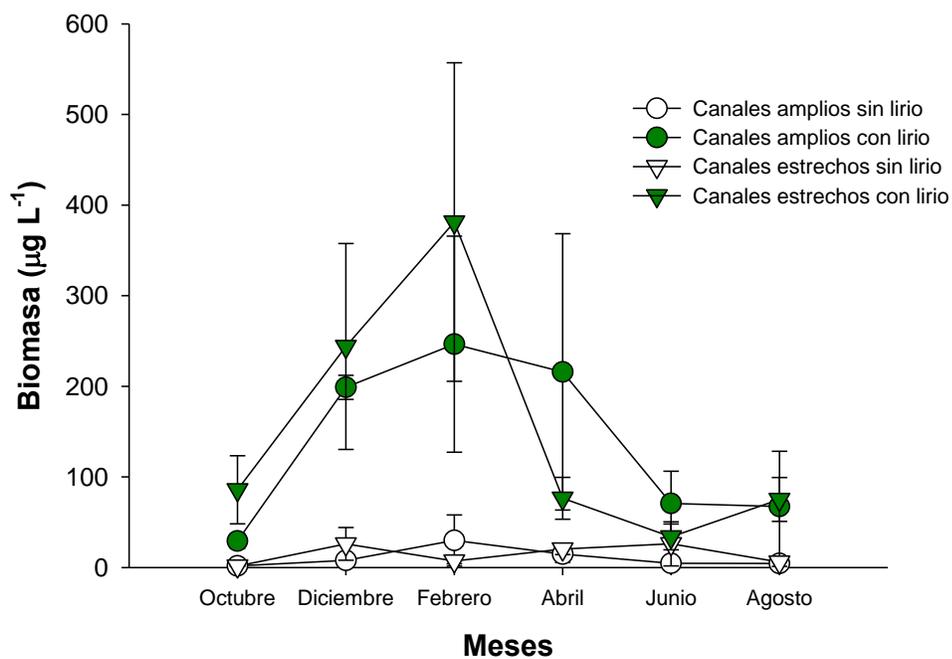


Fig. 2.7. Variación temporal de biomasa (promedio \pm error estándar) de: **A)** rotíferos y **B)** cladóceros de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. Color verde: sitios con lirio, blanco: sitios sin lirio; línea continua: canales amplios, línea punteada: canales estrechos. Obsérvese la interrupción del eje y.

A



B

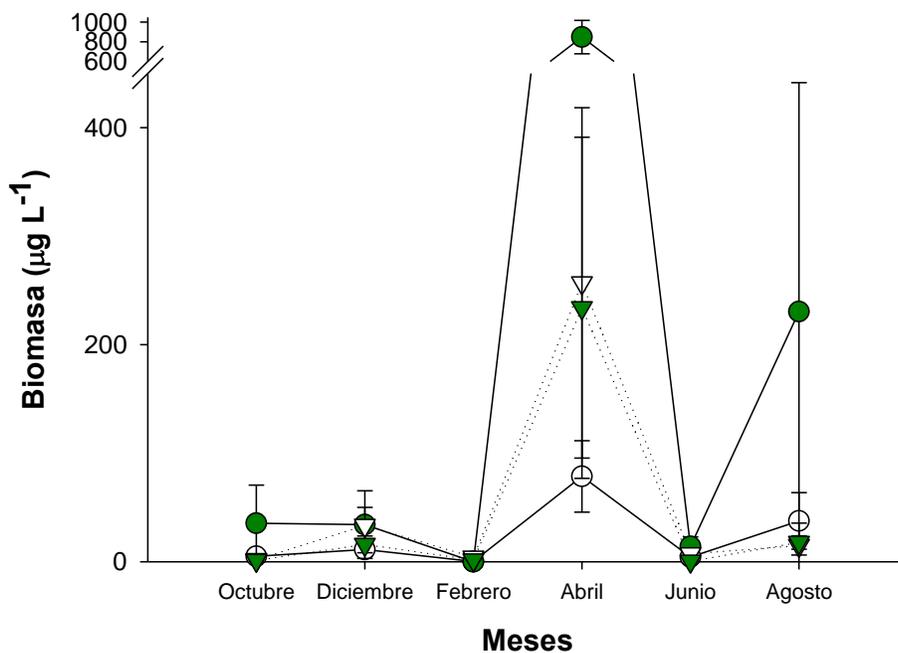


Fig.2.8. Variación temporal de biomasa (promedio \pm error estándar) de: **A)** ciclopoideas y **B)** calanoides de los canales amplios y estrechos con ausencia y presencia de lirio acuático en Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. Color verde: sitios con lirio, blanco: sitios sin lirio; línea continua: canales amplios, línea punteada: canales estrechos. Obsérvese la interrupción del eje y.

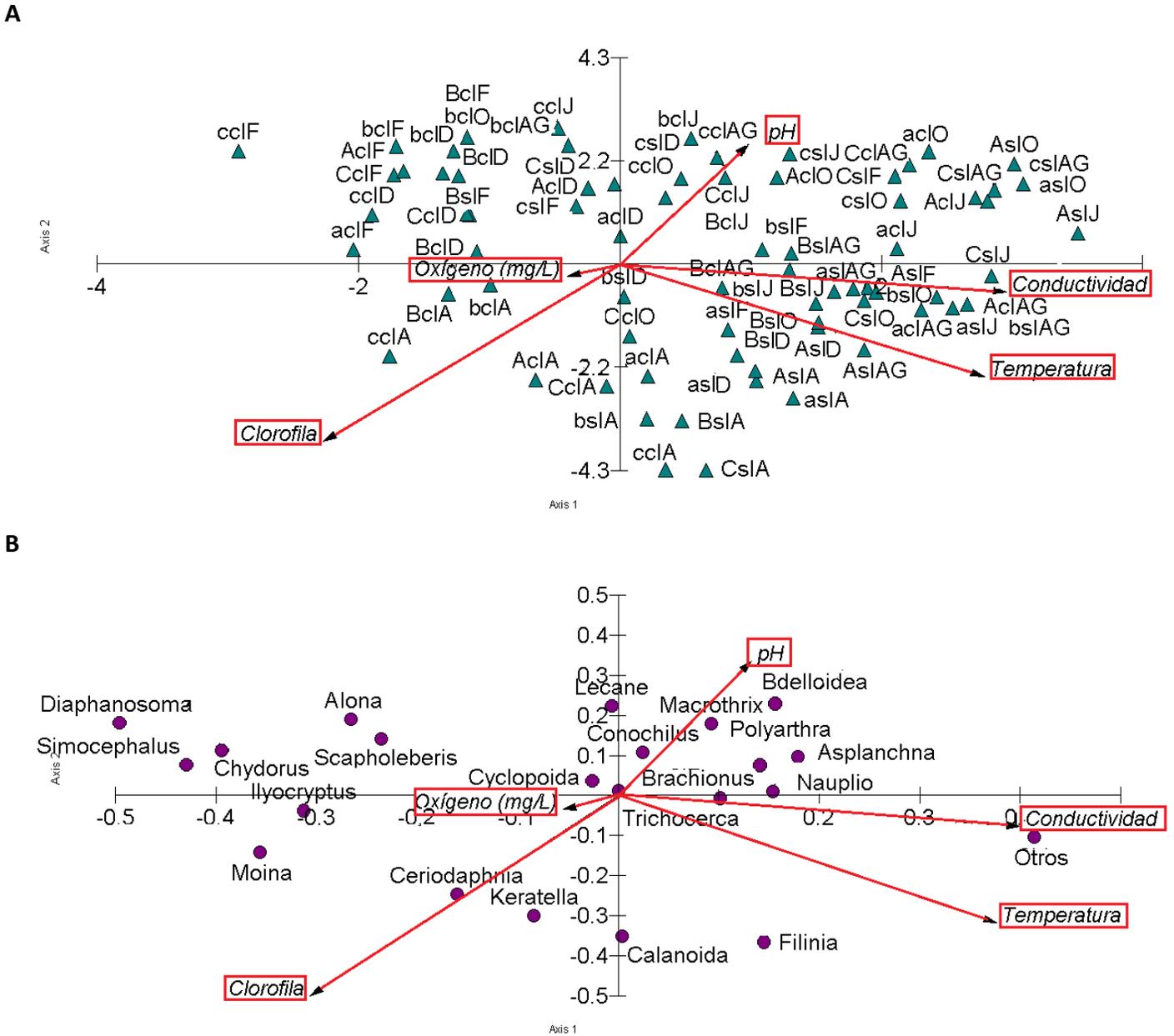


Fig. 2.9. Resultados del análisis de correspondencia canónica de **A)** los sitios y **B)** grupos de taxones de zooplancton seleccionados encontrados en los canales principales de Xochimilco durante el periodo octubre 2010 y agosto 2011. Los vectores muestran a los parámetros físicoquímicos (oxígeno, pH, conductividad, temperatura y clorofila *a*) que se sitúan según su relación con los dos ejes principales. Los símbolos indican en **A)** A: Apatlaco; B: Bordo y C: Cuernavaca; letras minúsculas para canales estrechos y mayúsculas para canales amplios; sl: sin lirio y cl: con lirio; la última letra indica el mes, O: octubre, D: diciembre, F: febrero, A: abril, J: junio y AG: agosto. Los símbolos indican en **B)** diferentes taxa, la lista completa de los organismos del zooplancton se encuentran en el Cuadro 3. Eigenvalores eje 1: 0.05 y eje 2: 0.03 con un porcentaje de varianza acumulada de 18.5%.

Discusión

Parámetros fisicoquímicos

Las variables fisicoquímicas medidas en Xochimilco se encontraron dentro del intervalo que permite la supervivencia y reproducción de los organismos (con excepción del mes de diciembre donde se registraron valores de pH ligeramente ácidos) (EPA, 1986). En el caso de la temperatura y la conductividad, la estacionalidad es notoria (Fig. 2.9), siendo los meses de junio y agosto cuando se presentan los valores de temperatura y conductividad más altos, mientras que en diciembre y febrero se registraron los valores de temperatura más bajos. Las conductividades más bajas están relacionadas con los sitios con presencia del lirio acuático, esto pudiera deberse a que la supervivencia y crecimiento de la planta se ven afectados conforme incrementa la conductividad (Gopal, 1987). A pesar de que hubo una amplia variación espacial y temporal, las variables ambientales no tuvieron un efecto importante para explicar la distribución horizontal de los principales grupos del zooplancton, tal y como ha sido observado para otros sistemas acuáticos someros (José de Paggi *et al.*, 2012).

El oxígeno es un factor importante que influye en la estructura de la comunidad zooplanctónica (Fontanarrosa *et al.*, 2010). Algunos estudios han reportado niveles bajos de oxígeno debajo del lirio comparado con la zona pelágica (Rommens *et al.*, 2003). En el caso de Xochimilco, Quiroz-Flores *et al.* (2008) sí registraron diferencias en la concentración de oxígeno disuelto en canales estrechos con y sin lirio, siendo menor en los canales con *E. crassipes*. En el presente estudio, al igual que en otros sistemas que presentan lirio acuático (José de Paggi *et al.*, 2012) no existieron diferencias significativas entre la cantidad de oxígeno disuelto en los sitios con y sin la planta. La diferencia encontrada en los resultados de los estudios mencionados puede deberse al lugar donde se realizaron las mediciones. En el caso del presente estudio, las muestras fueron tomadas en la interfase manchón del lirio-

zona pelágica y no en el centro del manchón, donde las concentraciones de oxígeno disuelto seguramente serían menores, pudiendo incluso llegar a la anoxia.

Existen otros parámetros fisicoquímicos que, en otros casos, han registrado valores diferentes fuera de y bajo el lirio. Con valores menores debajo de los manchones de lirio están el pH, la temperatura superficial (Quiroz-Flores *et al.*, 2008), el amonio y los nitratos (Rommens *et al.*, 2003), mientras que con valores mayores en los sitios con lirio se han encontrado la conductividad y la demanda química de oxígeno (Rommens *et al.*, 2003). En el presente estudio, no hubo diferencias estadísticas significativas en los parámetros fisicoquímicos medidos en los cuatro distintos tipos de ambientes (canales amplios sin lirio, canales amplios con lirio, canales estrechos sin lirio y canales estrechos con lirio). Cabe recordar que decidimos usar a los canales Apatlaco, El Bordo y Cuemanco como réplicas. Sin embargo, las mediciones realizadas mostraron que existen parámetros ambientales con diferencias importantes entre estos canales (p. ej., el pH y la conductividad). Esta variabilidad en los datos dió como resultado que los cuatro tipos de canales seleccionados en este trabajo, no tuvieran diferencias significativas en los parámetros físico químicos medidos. La heterogeneidad de Xochimilco ha sido reportada anteriormente por Zambrano *et al.* (2009) dividiendo el sistema de canales en diferentes regiones dadas las características ambientales. Asociando su división con los canales muestreados en nuestro estudio, El Bordo y Cuemanco pertenecerían a la zona Chinampera, la cual obtuvo los mayores valores de calidad de agua. Mientras que Apatlaco pertenecería a la zona Urbana con los valores más bajos de calidad de agua. Al igual que en el trabajo de Zambrano *et al.* (2009), los valores de temperatura y conductividad más altos fueron registrados en época de lluvias. Asimismo, el oxígeno disuelto mostró poca estacionalidad, sin embargo, los valores más bajos también fueron medidos en época de lluvias.

Composición de la comunidad zooplanctónica

La comunidad zooplanctónica estuvo dominada por rotíferos, con copépodos ciclopoideos más abundantes que calanoides y, los cladóceros encontrados en mayor abundancia fueron

especies de tamaño pequeño. Este tipo de composición ha sido observada en otros cuerpos de agua tropicales (Meerhoff *et al.*, 2007; José de Paggi *et al.*, 2012).

Las especies de rotíferos que registraron densidades más altas fueron especies de hábitos típicamente pelágicos como *B. angularis*, *B. calyciflorus*, *B. havanaensis*, *K. tropica*, *L. cochlearis*. Mientras que las especies con densidades menores presentan, principalmente, hábitos litorales como *L. curvicornis*, *L. luna*, *L. closterocerca*, *L. cornuta*, *T. bicristata*, *T. cylíndrica*, *T. pusilla*, *T. rattus*, *T. dixonnuttalli*, *L. ovalis*, *L. patella*, *L. rhomboides* (Kuczyńska-Kippen, 2007). Estos resultados difieren a lo encontrado por Kuczyńska-Kippen (2007) en el sentido de que, Xochimilco, al ser un sistema somero se esperaría que las especies de rotíferos que dominaran fueran litorales. Por otro lado, nuestros resultados coinciden en mostrar que en ausencia de cladóceros de tamaño grande, los rotíferos suelen dominar numéricamente (Nandini *et al.*, 2005).

Con respecto a los copépodos, los ciclopoideos presentaron densidades cinco veces más altas que los calanoides. Los calanoides son, generalmente, de hábitos pelágicos y los ciclopoideos, de hábitos litorales (Reid y Williamson, 2010). Las bajas densidades de calanoides registradas pueden deberse a que la poca profundidad y el estado trófico del sistema no les favorece (Castilho-Noll *et al.*, 2012). Por otro lado, comúnmente la comunidad de copépodos está dominada por una o dos especies de calanoides o ciclopoideos (Reid y Williamson, 2010), tal como ocurre en Xochimilco.

Con respecto a los cladóceros, las especies numéricamente dominantes son *A. setulosa* y *C. brevilabris*, las cuales son especies de tamaño pequeño y hábitos litorales. Una comunidad dominada por especies de pequeño tamaño sugiere alta presión de depredadores visuales (Fontanarrosa *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2011). Por otro lado, la especie de cladóceros raramente encontrada fue *I. agilis*. *Ilyocryptus* es un género con especies de hábitos bentónicos, algunas veces, los organismos llegan a encontrarse tan profundo como 15 cm dentro del sedimento (Kotov, 2006). Debido a nuestro objetivo, elegimos un método de

muestreo que seguramente está subestimando a los componentes del zooplancton con hábitos bentónicos como en el caso de *Ilyocryptus*.

Distribución horizontal del zooplancton y su relación con el lirio acuático

La distribución horizontal de los rotíferos y de los copépodos calanoides no estuvo afectada por el tamaño del canal ni por la presencia del lirio acuático. Por otro lado, la distribución de los cladóceros y los copépodos ciclopoides fue heterogénea y asociada a la presencia del lirio acuático. El tamaño del canal no jugó un papel importante pero la presencia del lirio, sí. Es así que, en canales sin lirio, no se registraron estos dos grupos de microcrustáceos o sus densidades fueron muy cercanas a 0 ind L⁻¹.

Si bien es cierto que las especies de cladóceros registradas y los ciclopoides, se encuentran comúnmente asociadas a la vegetación, los microcrustáceos litorales también pueden encontrarse en la zona pelágica, fuera de las plantas. Los desplazamientos dentro-fuera, abajo-arriba de las plantas parecen ser utilizadas por el zooplancton litoral como estrategias para evitar la depredación por parte de los peces (Campbell *et al.*, 1982; Nurminen *et al.*, 2007).

Dado que las variables ambientales no presentaron diferencias significativas entre sitios con y sin lirio, la distribución de los cladóceros y copépodos ciclopoides puede estar relacionada con factores biológicos como la depredación (José de Paggi *et al.*, 2012). Esta hipótesis se hace más probable debido a que en Xochimilco se presentó la dominancia de organismos de tamaño pequeño, bajo número de géneros y bajas densidades de organismos, todo lo anterior sugiere fuerte presión de depredadores visuales (Meerhoff *et al.*, 2003; Meerhoff *et al.*, 2007; Fontanarrosa *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2011). Asimismo, en cuerpos de agua someros, las interacciones bióticas, tales como la depredación tienen un mayor impacto en la estructura de la comunidad y presentan una trama más compleja (Burks *et al.*, 2002).

Debe considerarse que la importancia de las macrófitas como refugio depende de factores como son la latitud, el estado trófico del cuerpo de agua y el grado de impacto de la depredación por invertebrados. En primer lugar, en los sistemas someros tropicales y subtropicales se ha sugerido que el efecto de refugio es menos frecuente. Esto debido a que en estos sistemas existen peces presentes todo el año, algunos de los cuales también buscan refugio debajo de las macrófitas para protegerse de otros depredadores, incrementando así la presión de depredación para el zooplancton en la zona litoral (Burks *et al.*, 2002; Meerhoff *et al.*, 2007; Arcifa *et al.*, 2013). Con respecto al estado trófico, los cuerpos de agua con baja transparencia también brindan protección a los cladóceros contra la depredación por peces, disminuyendo así la importancia como refugio de las macrófitas (Estlander *et al.*, 2009). En el caso de Xochimilco, en los sitios muestreados la transparencia de disco de Secchi es < 50 cm. Sin embargo, la preferencia por los sitios con lirio acuático puede tener un compromiso, exponiendo al zooplancton a la depredación por los macroinvertebrados litorales. Aunque este impacto de los macroinvertebrados depredadores suele ser mayor en los cuerpos de agua donde las densidades de peces son bajas (Iglesias *et al.*, 2007), caso contrario a lo que ocurre en Xochimilco. Es así como el efecto de todos estos factores está estrechamente relacionado con la estructura, abundancia y tipo de alimentación de la comunidad de peces. Es decir, si las densidades de peces son muy altas (2 peces m⁻²; Schriver *et al.*, 1995), como en el caso de Xochimilco, habrá una fuerte presión de depredación en la zona pelágica y litoral, aunque el zooplancton será más difícilmente comido en la zona con vegetación (Nurminen *et al.*, 2007), ya que, aunque exista poca transparencia, ésta no proporciona un refugio suficiente, por lo que la presión por los depredadores visuales superará aquella de los macroinvertebrados.

La eficiencia del refugio también está relacionada con factores que involucran directamente a la planta como son la especie a la que pertenece (y sus características físicas y químicas intrínsecas) y su densidad, pues ésta se incrementa conforme aumenta la densidad de las macrófitas (Burks *et al.*, 2002). Además de que, si los manchones de plantas son muy

grandes, las concentraciones de oxígeno disminuirán, excluyendo a los peces de estas zonas (Moss, 1990).

Las altas densidades de peces reportadas anteriormente (Zambrano *et al.*, 2010; Zambrano *et al.*, 2013) y la distribución horizontal observada en el presente estudio sugieren que la presión de la depredación es tan fuerte que tiene un efecto sobre la estructuración y distribución de la comunidad zooplanctónica de Xochimilco. Asimismo, otros trabajos han brindado evidencia del efecto de los peces sobre las densidades de los microcrustáceos en Xochimilco. Tovar-Garza (2014) evaluó la estructura trófica de refugios experimentales en los canales del sistema. En dichos refugios, se extrajeron y se impidió el paso de los peces. Los resultados mostraron que mientras fuera de los refugios las densidades promedio de cladóceros fueron de menos de 100 ind L⁻¹, dentro de los mismos, alcanzaron aproximadamente hasta 1000 ind L⁻¹. Incluso, los refugios presentaron un incremento en la transparencia del agua, atribuido en parte, por el aumento en la densidad del zooplancton y su efecto sobre el fitoplancton.

Si bien es cierto que en este estudio se sugiere que el lirio acuático tuvo un papel importante en la distribución de los cladóceros y ciclopoideos, debemos recordar que, esta planta es una macrófita introducida que ha desplazado a las plantas nativas, siendo ahora la especie dominante en los canales de Xochimilco. Por un lado, la realización de estudios que evalúen los costos de habitar/refugiarse bajo *E. crassipes*, son necesarios. Para algunas especies de cladóceros, parece ser que los beneficios de ocultarse bajo el lirio acuático para escapar de un depredador no superan los costos (Meerhoff *et al.*, 2006).

Por otro lado, también son necesarios estudios que evalúen el papel de otras plantas acuáticas para dilucidar si también son importantes en la distribución horizontal del zooplancton. Pues al parecer, muchos invertebrados litorales muestran preferencia por plantas acuáticas con estructuras más complejas como la observada en las macrófitas sumergidas (Meerhoff *et al.*, 2007). Esto debido a que el área de la superficie de la

macrófita, la cual depende de su morfología y densidad (biomasa por unidad de superficie), determina la cantidad de espacio disponible para estos organismos. De esta manera, plantas que llegaron a ser abundantes en Xochimilco tales como *Nymphaea mexicana* y *N. odorata* (Rzedowski y Rzedowski, 2005) y que ahora se encuentran amenazadas (NOM-059-SEMARNAT-2010) podrían ser usadas como objeto de estudio.

Mientras tanto, el reemplazo de las macrófitas nativas, pudo haber causado una reorganización de las interacciones bióticas. Así, dadas las altas densidades y presencia dominante de esta especie de planta, aunada a la fuerte presión de depredación por parte de los peces, consideramos que el lirio acuático se ha vuelto un organismo clave en la dinámica y estructura comunitaria en este sistema.

Referencias

- Ali, M.M., Mageed, A.A. & Heikal, M. (2007). Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. *Limnologia*, 37, 155–169.
- Arcifa, M. S., Bunioto, T. C., Peticarrari, A. & Minto, W. J. (2013). Diel horizontal distribution of microcrustacean and predators throughout a year in a shallow neotropical lake. *Brazilian Journal of Biology*, 73, 103-114.
- Brendonck, L., Maes, J., Rommens, W., Dekeza, N., Nhwatiwa, T., Barson, M., Callebaut, V., Phiri, C., Moreau, K., Gratwicke, B., Stevens, M., Alyn, N., Holsters, E., Ollevier, F. & Marshall, B. (2003). The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic subtropical impoundment (Lake Chivero, Zimbabwe). II. Species diversity. *Archiv Für Hydrobiologie*, 158, 389-405.
- Burks, R.L., Lodge, D.M., Jeppesen, E. & Lauridsen, T.L. (2002). Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*, 47, 343-365.
- Campbell, J. M., Clark, W.J. & Kosinskiz, R. (1982). A technique for examining microspatial distribution of Cladocera associated with shallow water macrophytes. *Hydrobiologia*, 97, 225–232.
- Castilho-Noll, M.S.M., Câmara, C.F., Chicone, M.F., Shibata, E.H. & Stephan, L.R. (2012). Copepods (Crustacea, Maxillopoda) from shallow reservoirs. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24, 149-159.
- Chimney, M.J. & Bowers, J.A. (2006). The influence of subsample size in a study of freshwater zooplankton. *Journal of Freshwater Ecology*, 21, 349-351.
- Declerck, S.A.J., Bakker, E.S., Lith, B.V., Kersbergen, A. & Donk, E.V. (2011). Effects of nutrient additions and macrophyte composition on invertebrate community assembly and diversity in experimental ponds. *Basic and Applied Ecology*, 12, 466-475.

- Downing, J.A. (1991). Biological Heterogeneity in Aquatic Ecosystems. In: J. Kolasa and S.T.A. Pickett (Eds.). *Ecological Heterogeneity* (pp 160-180). USA: Springer-Verlag.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E. & Sarma, S.S.S. (2001). Diversity of freshwater zooplankton in the neotropics; the case of Mexico. *Verhandlungen der internationale vereinigung limnologie*, 27, 1-5.
- EPA (Environmental Protection Agency). (1986). Quality criteria for water. USA.
- EPA (Environmental Protection Agency). (1997). Method 445: in vitro determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and freshwater algae by fluorescence. USA.
- Estlander, S., Nurminen, L., Olin, M., Vinni, M. & Horppila, J. (2009). Seasonal fluctuations in macrophyte cover and water transparency of four brown-water lakes: implications for crustacean zooplankton in littoral and pelagic habitats. *Hydrobiologia*, 620, 109–120.
- Fairchild, G.W. (1981). Movement and microdistribution of *Sida crystallina* and other littoral microcrustacea. *Ecology*, 62, 1341-1352.
- Fontanarrosa, M.S., Chaparro, G., de Tezanos Pinto, P., Rodriguez, P. & O'Farrell, I. (2010). Zooplankton response to shading effects of free-floating plants in shallow warm temperate lakes: a field mesocosm experiment. *Hydrobiologia*, 646, 231–242.
- Gopal, B. (1987). *Aquatic Plant Studies 1. Water hyacinth*. New York: Elsevier Publishing.
- Hu, C., Wang, S., Guo, L & Xie, P. (2014). Effects of the proximal factors on the diel vertical migration of zooplankton in a plateau meso-eutrophic Lake Erhai, China. *Journal of Limnology*, 73: 375-386.
- Huntley, M. (1986). Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. *Contributions in Marine Science, Supplement*, 27, 2107–2114.
- Iglesias, C., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Lacerot, G., Clemente, J.M., Scasso, F., Kruk, C., Goynola, G., García-Alonso, J., Amsinck, S.L., Paggi, J.C., de Paggi, J. & Jeppesen, E. (2011). High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*, 667, 133-147.
- José de Paggi, S., Muñoz, S., Frau, D., Paggi, J.C., Scarabotti, P., Devercelli, M. & Meerhoff, M. (2012). Horizontal distribution and diel migrations of rotifers in a subtropical shallow lake without piscivorous fishes (Paraná floodplain, Argentina). *Fundamental and Applied Limnology*, 180, 321 – 333.
- Koste, W. (1978). *Rotatoria*. Berlín: Gebrüder Borntraeger. Berlín.
- Kotov, A.A. (2006). Adaptations of anomopoda crustaceans (Cladocera) to the benthic mode of life. *Entomological Reviews*, 86, S210 – S225.
- Kovorochinsky, N. & Smirnov, N. (1998). *Introduction to the "Cladocera" (Ctenopoda, Anomopoda, Onychopoda y Haplopoda)*. Supplemented for America. México: ECOSUR, ENEPI, UNAM.
- Kuczyńska-Kippen, N. (2007). Habitat choice in rotifera communities of three shallow lakes: impact of macrophyte substratum and season. *Hydrobiologia*, 593, 27–37.
- Lauridsen T.L. & Lodge, D.M. (1996). Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnology and Oceanography*, 41, 794–798.

- Lot, A & Novelo, A. (2004). *Iconografía y estudio de plantas acuáticas de la ciudad de México y sus alrededores*. México: UNAM.
- McCaughey, E. (1984). The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. In A.J. Downing & H.F. Rigler (Eds.), *Manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters* (pp 228-265). Oxford, London: Blackwell scientific publications.
- Meerhoff, M., Mazzeo, N., Moss, B. & Rodríguez-Gallego, L. (2003). The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, 37, 377-391.
- Meerhoff, M. (2006): The structuring role of macrophytes on trophic dynamics in shallow lakes under a climate warming scenario (PhD thesis). Dept. of Biological Sciences, University of Aarhus and Dept. of Freshwater Ecology, NERI. National Environmental Research Institute, Denmark.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., de Mello, F.T., Clemente, J.M., Jensen, E., Lauridsen, T.L. & Jeppesen, E. (2007). Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus tropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52, 1009-1021.
- Monakov, A.B. (2003). *Feeding of freshwater invertebrates*. Bélgica: Kenobi Productions.
- Montiel-Martínez, A., Ciro-Pérez, J. & Corkidi, G. (2015). Littoral zooplankton-water hyacinth interactions: hábitat or refuge?. *Hydrobiologia*, 755, 173-182.
- Moss, B. (1990) Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant-communities are important components. *Hydrobiologia*, 200, 367–377.
- Nandini, S., Ramírez-García, P & Sarma, S.S.S. (2005). Seasonal variations in the species diversity of planktonic rotifers in Lake Xochimilco, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, 20, 287-294.
- Nurminen, L., Horppila, J. & Pekcan-Hekim, Z. (2007). Effect of light and predator abundance on the habitat choice of plant- attached zooplankton. *Freshwater Biology*, 52, 539–548.
- Pinel-Alloul, B., Downing, J.A., Pérusse, M. & Codin-Blumer, G. (1988). Spatial heterogeneity in freshwater zooplankton: variation with body size, depth, and scale. *Ecology*, 69, 1393-1400.
- Quiroz-Flores, A., Miranda-Arce, M.G. & Lot-Helgueras, A. (2008). Estudio comparativo de algunas variables fisicoquímicas del agua en canales secundarios de Xochimilco con y sin *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms-Laubach. *Polibotánica*, 25, 127-133.
- Reid, J.W. and C.E. Williamson. (2010). *Copepoda*. In Thorp, J.H. y Covich, A.P (Eds.), *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates* (pp. 829-899). 3rd ed. California, USA: Academic Press.
- Rommens, R., Maes, J., Dekeza, N., Inghelbrecht, P., Nihwatiwa, T., Holsters, E., Ollevier, F., Marshall, B. & Brendonck, L. (2003) The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic subtropical impoundment (Lake Chivero, Zimbabwe). I. Water Quality. *Archiv für Hydrobiologie*, 158, 373-388.
- Rzedowski, G.C.. & Rzedowski, J. (2005). *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2^{da}. ed. Michoacán, México: Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Schriver, P., Bøgestrand, J., Jeppesen, E. & Søndergaard, M. (1995). Impact of submerged macrophytes on fish–zooplankton–phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow trophic lake. *Freshwater Biology*, 33, 255–270.

- Sculthorpe, C.D. (1985). *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Germany: Koeltz Scientific Books.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental -Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. México: Diario Oficial de la Federación, Segunda Sección. 30 de diciembre de 2010.
- Smirnov, N.N. (1996). Cladocera: The Chydorinae and Syciinae (Chydoridae) of the world. In: Dumont, H.J.F. (Ed.), *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the World*. Amsterdam:SPB Academic Publishers.
- Thorp, J.H. and A.P. Covich. 2009. An overview of freshwater habitats. In Thorp, J.H. y Covich, A.P (Eds.), *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates* (pp. 25-47). 3rd ed. California, USA: Academic Press.
- Toft, J.D., C.A. Simenstad, J.R. Cordell & Grimaldo, L.F. (2003). The effects of introduced water hyacinth on habitat structure, invertebrate assemblages, and fish diets. *Estuaries*, 26, 746-758.
- Tovar-Garza, A. (2014). *Determinación de la estructura trófica de refugios experimentales en Xochimilco, México* (Tesis de Maestría en limnología). Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Valiente E. (2006). *Efecto de las especies introducidas en Xochimilco para la rehabilitación del hábitat del ajolote (Ambystoma mexicanum)* (Tesis de maestría en Restauración). Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Wiens, J.A. (2000). Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. In M.J. Hutchin, E.A. John & A.J.A. Stewart (Eds.), *The Ecological Consequences of Heterogeneity* (pp. 9-31). UK: Blackwell Science.
- Zambrano, L., Contreras, V., Mazari-Hiriart, E.M & Zarco-Arista, A.E. (2009). Spatial heterogeneity of water quality in a highly degraded tropical freshwater ecosystem. *Environmental Management*, 43,249–263.
- Zambrano, L., Valiente, E. & Vander Zanden, M.J. (2010). Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions*, 12, 3061-3069.
- Zambrano, L; Valiente, E; Sastré, L; Tovar, A; Sumano, C; Levy, K; Gímenez, Joaquín, Almazán, M & López, P. (2013). *Informe final: Programa de Análisis y Restauración del sistema lacustre de Xochimilco y de Ajolote, Segunda Etapa*. México: Laboratorio de Restauración Ecológica, Instituto de Biología, UNAM

CAPÍTULO 3
EL LIRIO ACUÁTICO COMO HÁBITAT Y REFUGIO PARA EL
ZOOPLANCTON LITORAL



Littoral zooplankton–water hyacinth interactions: habitat or refuge?

Aideé Montiel-Martínez • Jorge Ciros-Pérez • Gabriel Corkidi

Received: 2 September 2014/Revised: 23 January 2015/Accepted: 17 February 2015/Published online: 25 February 2015

Springer International Publishing Switzerland 2015

Abstract Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) is one of the most problematic invasive macrophyte in the world. Although it has become a key element of the systems where it was introduced several decades ago, there is insufficient information to determine its role on biological interactions. To elucidate water hyacinth–littoral zooplankton–planktivorous fish interactions, we conducted habitat choice experiments in the absence and presence of fish chemical cues (kairomones) for two tropical littoral cladocerans, *Chydorus brevilabris* and *Simocephalus vetulus*. We classified habitat selection as a habitat (preference for the plant without predation risk) and/or as a refuge (preference for the plant with predation risk). Our results showed

that *E. crassipes* is used as a habitat by *C. brevilabris* and as a refuge by *S. vetulus* against fish predation. Although *C. brevilabris* did not use the water hyacinth as a refuge in the presence of kairomones, the results suggested that both *C. brevilabris* and *S. vetulus* exhibited behavioral responses that further reduced their predation risk. To our knowledge, this study is the first experimental evidence for littoral cladocerans using free-floating macrophytes as a refuge against fish predation in tropical systems. Our results support the assertion that habitat association is not necessarily an evidence of habitat preference.

Keywords *Eichhornia crassipes* • Fish kairomones • Habitat choice • Inducible behavior • Predator–prey interactions

Handling editor: Mariana Meerhoff

A. Montiel-Martínez
Posgrado en Ciencias Biológicas, FES Iztacala,
Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Edo. de México, México

A. Montiel-Martínez (&) J. Ciros-Pérez
Proyecto de Investigación en Limnología Tropical, UIICSE, FES Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 314, 54090 Tlalnepantla, Edo. de México, Mexico e-mail: montielmartineza@gmail.com

G. Corkidi
Laboratorio de Análisis de Imágenes y Visión por Computadora, Instituto de Biotecnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cuernavaca, Morelos, Mexico

Introduction

Macrophytes provide a habitat and/or a refuge to zooplankton against predators. In fact, the presence and high abundance of littoral zooplankton is usually associated with vegetation (Fryer, 1968; Fairchild, 1981). Phytophilous scraper cladocerans, such as *Alona*, *Chydorus*, and *Pleuroxus*, use roots, stems, and leaves as substrates (Fryer, 1968; Monakor, 2003). Other cladocerans are adapted to attach themselves to

vegetation and use the vegetation as a support while filter-feeding from a fixed position (e.g., *Sida*, *Simocephalus*) (Fryer, 1991; Dodson et al., 2010).

Although littoral cladocerans are usually associated with macrophytes, there are aquatic plants, such as the water hyacinth *Eichhornia crassipes*, that are known for affecting the biodiversity and food web structure of aquatic systems (Toft et al., 2003).

E. crassipes has well-developed adventitious roots, lateral roots, and epidermal hairs. Additionally, its stems, leaves, and stolons build a complex structure, which offers suitable habitats or shelter for numerous organisms (Ohtaka et al., 2011). However, water hyacinth inhibits the algal growth of several species (see review by Hu & Hong, 2008), which may indirectly affect the fitness of phytoplankton grazers, along with possible direct effects (e.g., decreasing life expectancy) (Gutierrez & Paggi, 2014). Hence, the role of *E. crassipes* as a habitat for animals, but particularly for littoral herbivorous zooplankton, remains unclear (Meerhoff et al., 2006, 2007).

E. crassipes is native to South America, but it has invaded waterbodies across the five continents. In some tropical and subtropical systems where nutrient concentrations are high, water hyacinth could replace indigenous flora becoming the dominant free-floating macrophyte. Besides, in places where this invasive species was introduced several decades ago, it has become a key species for aquatic communities (see review by Villamagna & Murphy, 2010). Accordingly, there is a need for studies in both temperate and tropical systems that elucidate the role of water hyacinth interactions within aquatic food webs.

Predation is a factor involved in habitat selection (Krausman, 1999). Thus, macrophytes could be used not only as a place to grow (habitat per se) but also as a refuge, by reducing mortality risk to zooplankton that are able to detect chemical cues (kairomones) from potential predators. After organisms perceive these chemical compounds, responses such as diel horizontal migration (DHM) can be induced (Lass &

Spaak, 2003). DHM is a behavioral response in which pelagic zooplankton migrate to vegetated zones during the daytime to decrease fish predation risk. Paradoxically, when zooplankton escape from fish by hiding under macrophytes, they confront littoral predators such as *Hydra*, aquatic insect larvae, and other invertebrates (Burks et al., 2002; Walsh et al. 2006). However, these predatory invertebrates are themselves subject to fish predation (Wicklum, 1999). Consequently, in the systems where fish predation risk is high, the effect of invertebrate predators likely has a minor impact on zooplankton assemblages (Nurminen et al., 2007). In addition, indirect and complex interactions induced by allelochemicals released by plants under biotic stress, such as herbivory, should not be disregarded, and deserve further research (see Reigosa et al., 1999).

Despite the important role of littoral zooplankton as phytoplankton grazers (Vanderstukken et al., 2010), their predator-avoidance strategies against fish within macrophytes have scarcely been studied (Beklioglu & Jeppesen, 1999; Nurminen et al., 2010). Some littoral zooplankton apparently also exhibit diel migration (Fairchild, 1981; Campbell et al., 1982). In these instances, higher densities of plant-attached zooplankton are found in the upper portion of stems and in open water at night. It has been suggested that this behavior is a predator-avoidance strategy (Campbell et al., 1982; Nurminen et al., 2007).

Although there is evidence to support the occurrence of DHM for both pelagic and littoral cladocerans (e.g., under field conditions: Campbell et al., 1982; Nurminen et al., 2007; or in laboratory experiments: Lauridsen & Lodge, 1996; Burks et al., 2001), its occurrence in tropical and subtropical systems is not widely accepted (Meerhoff et al., 2006, 2007). For example, Burks et al. (2002) suggested that a seasonal increase in small fishes, which also use macrophytes as a refuge, could nullify any refuge effect in temperate lakes. A similar situation could be argued against DHM in tropical systems because there are higher

densities of small fishes in plant beds throughout the year (see review by Fernando, 1994).

In light of our lack of knowledge concerning water hyacinth–littoral zooplankton–planktivorous fish interactions, the aim of the present study was to elucidate whether the free-floating weed *E. crassipes* is used as a habitat or as a refuge against fish by two tropical littoral cladocerans with contrasting ecological niches, *Chydorus brevilabris* (phytophilous scraper) and *Simocephalus vetulus* (filter-feeder). We hypothesized that *C. brevilabris* and *S. vetulus* use *E. crassipes* as a habitat, but in two alternative scenarios depending on the predation risk: (1) cladocerans would use water hyacinth only as a refuge in the presence of fish kairomones because the plant did not intrinsically provide appropriate conditions as a habitat or (2) cladocerans would completely avoid water hyacinth in the absence of predator. We performed habitat choice experiments (Underwood et al., 2004) in the absence and presence of fish kairomones to analyze the interspecific interactions among water hyacinth, littoral zooplankton, and fish.

Materials and methods

Organisms and culture conditions

We collected the microcrustaceans, *S. vetulus* (O. F. Mueller 1776) and *C. brevilabris* (Frey 1980), the green swordtail fish *Xiphophorus helleri* (Heckel 1848) and the water hyacinth *E. crassipes* (Mart.) Solms from Lake Xochimilco, Mexico. Xochimilco is a shallow, hypereutrophic tropical water body characterized by a system of canals connecting small lakes and a wetland (Zambrano et al., 2009). This system has high densities of introduced fishes (e.g., the ornamental species *Heterandria bimaculata*, *X. variatus*, *X. helleri*, and the aquaculture fish species *Cyprinus carpio*, *Micropterus salmoides*, and *Oreochromis niloticus*; Huidobro unpublished results; Zambrano et al., 2010). For example, *O. niloticus* density of 0.11 org. m⁻² has been reported; therefore, a high predation risk for zooplankton is expected

(Valiente-Riveros, unpublished data; Zambrano et al., 2010). Moreover, the invasive *E. crassipes* is the dominant free-floating macrophyte in most canals of the system and, at times, it is the only free-floating macrophyte present (personal observation).

We established pre-experimental cultures and conducted experiments under laboratory room conditions (temperature: 22–25°C) with a 12:12 h light: dark regime of diffused fluorescent illumination. We used moderately hard synthetic freshwater EPA medium (Weber, 1993; pH 7.5; TDS = 0.1 g l⁻¹; K₂₅ = 440 μS cm⁻¹) to maintain all cultures. Clonal populations of each cladoceran species were established and fed every other day with a mixture of the microalgae *Scenedesmus* sp. and *Pseudokirchneriella subcapitata* (1:1 ratio; ≈20 mg C l⁻¹). Microalgae were cultured in f/2 medium (Andersen, 2005) and maintained with continuous fluorescent illumination. We completely renewed the culture media for all organisms once per week. Cladocerans were maintained under these conditions for at least 4 weeks before the experiments were performed.

We collected young, small (2–3 leaves, with a rosette diameter of approximately 8 cm), vigorous plants (undamaged leaves and turgid petioles) of *E. crassipes*. In the laboratory, plants were thoroughly and gently rinsed several times to remove any attached organisms before establishing the culture. The plants were fertilized with f/2 enriched medium (Andersen, 2005) and maintained under general culture conditions at least 3 days before being used in the experiments.

Juvenile *X. helleri* (standard length: 1.7–3.4 cm) were captured and fed under laboratory conditions with Wardley® flakes (Wardley Products, USA), to obtain fish kairomones. Fish were fed with zooplankton from our cultures at least 1 week before starting the experiments. At 24 h before conducting the experiments, eight fish were placed in 2 l of EPA medium and fed 320 and 160 individuals of *C. brevilabris* and *S. vetulus*, respectively. After this period, we filtered the water from these cultures through a 0.7 μm glass microfiber filter (Whatman 1825-047) to eliminate residual food and remnants of fish feces. This

procedure was performed daily, and the obtained water was used as kairomones in the experiments.

Experimental design

We performed six treatments (Fig. 1), each consisting of an aquarium with two nominal zones of equal surface area (50%) without any physical separation. Each half represented a type of habitat: the *E. crassipes* habitat or the open water habitat. We evaluated whether habitat choice was influenced by two factors: (1) kairomones, with two levels (a) absent (Treatments 1–3; T1–T3) and (b) present (T4–T6); and (2) type of habitat, with three levels (a) without *E. crassipes* habitat (T1 and T4); (b) with *E. crassipes* habitat, where cladocerans were located in the openwater at the beginning of the experiment (initial position) (T2 and T5); and (c) with *E. crassipes* habitat, cladocerans located initially under the water hyacinth (T3 and T6) (see Fig. 1). We initially placed four ovigerous females in one of the two available habitats in each replicate (n = 10). Ovigerous females were used to homogenize the minimum prey size and because they are large and more easily detected by fish, thus having a higher predation risk (Vijverberg & Richter, 1982). Densities were chosen because of their similarity to those found in the field (Montiel-Martínez, unpublished results). Animals were only used once during the study.

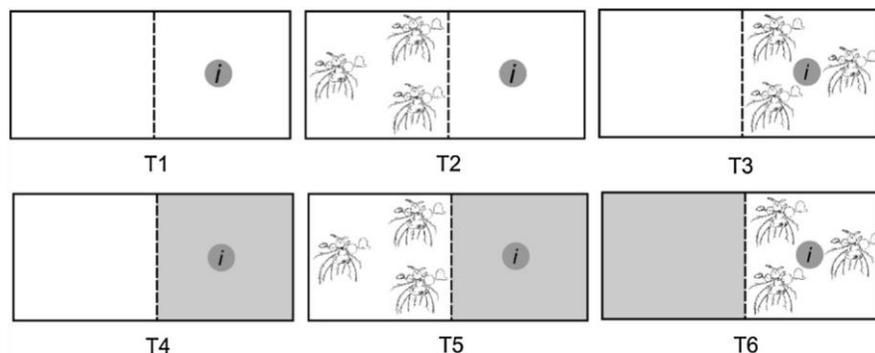
We separately examined habitat choice of *C. brevilabris* and *S. vetulus* using digital video recording due to their small size. We used inverted, truncated, pyramid glass aquaria with rectangular bases and a COHU 4912-5000 high performance CCD camera (infrared filter removed) adapted with a Schneider-Kreuznach Cinegon high-resolution optics c-mount lens (mod. 1.4/8-0902, Jos. Schneider Optische Werke GmbH, Bad

Kreuznach, Germany) located below the lower base. The particular geometry of the aquaria permitted TV camera to capture the total experimental volume. We used two aquaria sizes due to the difference in size between cladocerans. For experiments with *C. brevilabris* the dimensions were: 17 x 10 cm, upper base; 11 x 6.5 cm, lower base; 12 cm height; and an experimental volume of 0.6 l.

For experiments with *S. vetulus*, the dimensions were: 28.5 x 12.5 cm, upper base; 20.5 x 9 cm, lower base; 18 cm, height; and an experimental volume of 1.5 l. Experimental units were centered under two fluorescent ceiling lamps in a windowless room. Additionally, aquariums were illuminated with an infrared 10 x 10 array of IR333C LEDs.

To prepare the experimental medium, half of the total volume, which consisted of EPA medium, was added at the beginning of the experiments. In the treatments with *E. crassipes*, we placed the aquatic plants 15 min prior to introductions of cladocerans. Simultaneously, 1/8 of the total volume of the kairomones medium (75 ml for *C. brevilabris* and 187.5 ml for *S. vetulus*) was carefully added to build a horizontal gradient of the chemical cues which was maintained for at least 55 min (confirmed by a dyestudy following the same experimental protocol). Medium was added to the open water habitat. In treatments without the water hyacinth habitat option (T1 and T4), we added the medium to the initial position habitat (see Fig. 1). Thereafter, we followed the same procedure at 15, 60, and 90 min of the experiment to complete the total experimental volume in order to keep the horizontal gradient of the kairomones. We performed the same procedure in treatments without kairomones (T1–T3) by adding EPA medium. We recorded the

Fig. 3.1 Treatments (T1–T6) performed during the experiments. The gray half indicates where kairomones were added. *i* indicates the position of the cladocerans at the beginning of the experiment



position of cladocerans during 2 h after allowing 15 min of acclimation.

Observations and data collection

Digital image acquisition was performed using a Flashbus MV Pro frame-grabber (at a rate of 1 fps) attached to the previously described CCD TV camera. We used the Image-Pro Plus software version 5.1.2.59 under Windows XP to control the acquisition process. We analyzed video-recordings using the public domain US NIH Image program, Image J version 1.46P (<http://rsb.info.nih.gov/nih-image/>), and we recorded the proportion of cladocerans in each type of habitat every 15, 30, 60, 90, and 120 min. Thus, we obtained five observations for each replicate during a 2 h-period. Because the distribution of the organisms was relatively homogeneous in the last hour of the experiment (Fig. 2), we used the last three data obtained in the second hour to calculate the average location of cladocerans, which is hereinafter considered the final distribution attained. We calculated this distribution using the percentage of animals in the open water habitat. In treatments without the water hyacinth habitat option (T1 and T4), we used the percentage of cladocerans in the initial position habitat (Fig. 2).

We tested the effect of the main factors (type of habitat and kairomones) on the final distribution of cladocerans using a two-way ANOVA. Data were checked for normality of data and homogeneity of variances. Accordingly, they were arc-sin transformed before conducting the statistical analyzes. When significant differences were found, a post-hoc Tukey's HSD was performed. All statistical analyzes were performed using the Sigma Plot version 12.2 software (Systat Software, San Jose, CA, USA).

Results

Water hyacinth–*C. brevilabris* interaction

C. brevilabris showed little movement in the

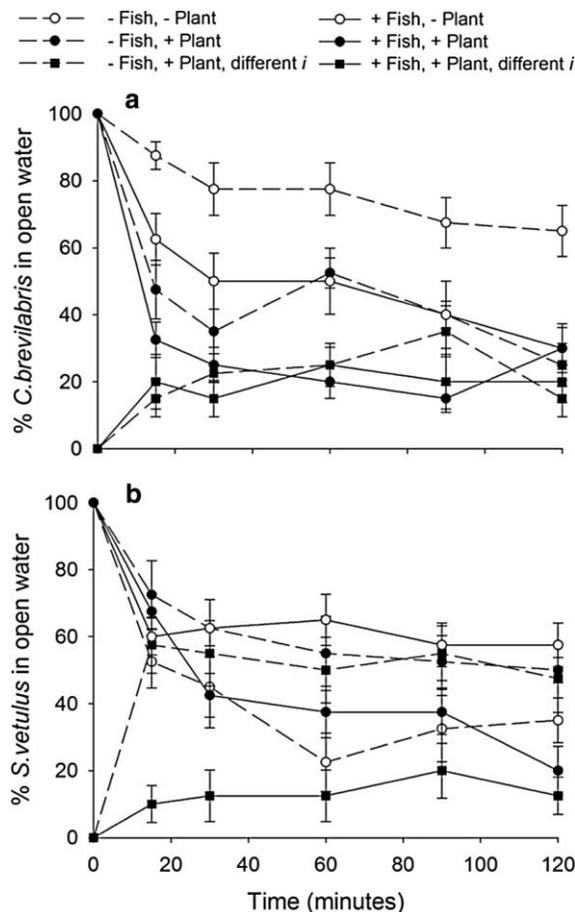


Fig.3.2 Relative abundance (%; mean \pm SE) of **a** *C. brevilabris* and **b** *S. vetulus* in the open water habitat during the experimental period. In the absence (T1–T3) or in the presence (T4–T6) of fish kairomones, with the possibility for cladocerans to choose a habitat with macrophytes (T2, T3, T5, and T6) or without macrophytes (T1 and T4). Treatments T3 and T6 had a different initial position (*i*) of cladocerans (see description in the text). Treatments without macrophytes (T1 and T4) showed organisms remained in their initial position

aquaria; thus, their final distribution was practically defined after 30 min (Fig. 2a). Both kairomones and the type of habitat had significant effects on the distribution of *Chydorus* (two-way ANOVA, $P < 0.001$). However, our results did not show a significant interaction between habitat and kairomones; thus, *C. brevilabris* did not use *E. crassipes* as a refuge.

Under control conditions (T1), we found that a high percentage of *C. brevilabris* (mean \pm SE = $70 \pm 7.1\%$) remained in the position where they were originally placed. In contrast, *C. brevilabris* moved away from their initial position in response to the

presence of fish kairomones. In aquaria without the option of an *E. crassipes* habitat (T4), the percentage of organisms that stayed in the initial habitat was significantly lower ($40 \pm 7.7\%$) when compared with the control (Fig. 3a; Tukey's HSD, $P < 0.05$). Thus, these organisms moved away from the area where fish cues were added.

In treatments that had a water hyacinth habitat, in the absence (T2–T3) or in the presence of fish cues (T5–T6), the distribution of *C. brevilabris* was nearly stable after only 15 min, and indicated a clear preference of *E. crassipes* by these chydorids. In the absence of fish cues (T2–T3), 60–80% of cladocerans significantly preferred to be under the water hyacinth (Tukey's HSD, $P < 0.05$). The same observation was true when kairomones were added (T5–T6), with approximately 80% of chydorids located in the water hyacinth quadrant (Fig. 3a).

Water hyacinth–*S. vetulus* interaction

The distribution of *S. vetulus* in aquaria changed slowly over time after the first 15 min of observation. However, cladocerans showed a relatively homogeneous distribution after the first hour (Fig. 2b).

Under control conditions (T1), $30 \pm 7.3\%$ of *S. vetulus* remained in the quadrant where they were placed at the beginning of the experiment. When *S. vetulus* had the choice of water hyacinth habitat, animals showed little avoidance of the plant in the absence of fish chemical cues; $52.5 \pm 5.7\%$ of the organisms stayed in the open water quadrant (T2). However, for cladocerans initially placed under the water hyacinth (T3), $65.8 \pm 11.1\%$ of animals moved away from the plant (Fig. 3b; Tukey's HSD, $P < 0.05$).

Overall, the addition of fish kairomones changed the behavior of cladocerans. In the treatment without water hyacinth (T4), organisms remained ($60 \pm 6.3\%$) in the quadrant of their initial position (Tukey's HSD, $P < 0.05$), although the fish cue was added in that area of the aquarium.

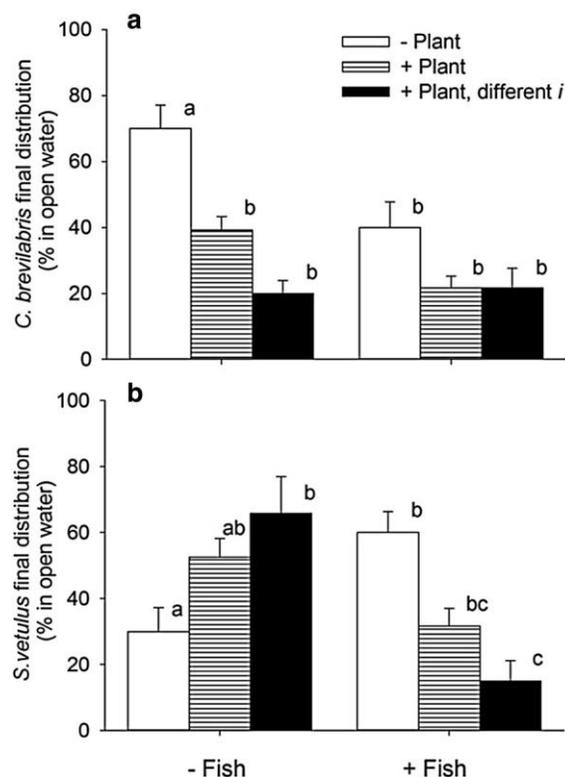


Fig. 3 Final distribution (%; mean \pm SE) of **a** *C. brevilabris* and **b** *S. vetulus* (mean \pm 1 SE) in the open water habitat during the last 60 min of observations for the six experimental treatments. Treatments without macrophytes (T1 and T4) showed cladocerans remained in their initial position. The stronger the preference for water hyacinth by organisms, the closer to 0% their abundance in the open water (see details in the text). Different letters on the bars indicate significant differences among treatments at the 95% level (Tukey's HSD posthoc tests)

The plant was used as a refuge (two-way ANOVA, $P < 0.001$) in treatments with both kairomones and the water hyacinth. *S. vetulus* was found under the macrophyte. In total, only $31.6 \pm 5.3\%$ of individuals remained in the open water (T5), whereas they exhibited practically no response to move away from the plant when their initial position was under *E. crassipes* (T6), with only $15 \pm 6.1\%$ relocating to the open water (Fig. 3b; Tukey's HSD, $P < 0.05$).

Discussion

Our results showed that the invasive aquatic plant *E. crassipes* is used as a habitat for *C. brevilabris* and as a refuge for *S. vetulus* in presence of fish

kairomones (proxy of predation risk). Although both cladoceran species are plant associated (Fairchild, 1981), their feeding habits are different; one is a scraper and the other is a filter-feeder (Monakor, 2003). This difference may be related to the differences in behavior and habitat selection observed in response to the water hyacinth presence and to the predation risk.

Water hyacinth–littoral zooplankton interaction

The chydorid *C. brevilabris* exhibited little movement in the absence of kairomones and without the choice of an *E. crassipes* habitat (control conditions; T1). These organisms preferred to remain in their initial position. Limited movement has been previously described in other chydorids (e.g., *C. sphaericus*); when kept in a vessel with even sparse detritus on the bottom, chydorids generally remained attached to objects (Fryer, 1968). This behavior could be considered normal because these animals are specialized for crawling more than for swimming. In contrast, *S. vetulus* often rests on leaves of macrophytes or on sediment on the bottom of ponds (Arditi et al., 1991), i.e., indolent. In spite of this typical behavior, under control conditions (without kairomones and water hyacinth), most of the cladocerans did not stay in their initial position; these organisms moved to the other half of the aquarium. Some cladocerans (e.g., *Daphnia*) change their swimming behavior (somersaults) when disturbed by either light or mechanical stimuli (Pijanowska & Kowalczewski, 1997). Because undisturbed *Simocephalus* individuals swim little (Fryer, 1991) when there is no other stimuli, this behavior could be due to the mechanical perturbations caused by the addition of EPA medium during the experimental procedure.

Our results showed that the water hyacinth habitat was preferred over the open water when *C. brevilabris* had the choice of an *E. crassipes* habitat (T2 and T3) in the absence of chemical cues from fish. The preference for *E. crassipes* occurred quickly in our experiment (after 15 min), suggesting that cladocerans are able to detect the

plant “visually” and/or, more likely, chemically (Fairchild, 1981; Lauridsen & Lodge, 1996; Meerhoff et al., 2006). However, the preference for the water hyacinth habitat was not absolute. Some species of chydorids have shown marked habitat specificity, increasing their relative abundance in sites dominated by particular aquatic plants (e.g., *C. brevilabris* in sites with *Pallavicinia lyellii* in Jake Lake, Canada; Paterson, 1993). Differential preference for a particular type of macrophyte could be associated with spatial differences in food quality as well as availability of epiphyton. Since epiphyton is an assemblage of organisms, each having their own requirements, its abundance and distribution are associated with the quality and anatomical complexity of the plant that functions as a habitat (e.g., light, texture, structural complexity; Laugaste & Reunanen, 2005). Accordingly, allelopathic effects of water hyacinth on epiphyton (Hu & Hong, 2008) should not be disregarded because these effects may be one of the reasons that not all of the experimental individuals chose the plant habitat.

Simocephalus vetulus is a species that also lives in close association with vegetated areas (De Bie et al., 2008). Additionally, Dodson et al. (2005) noted that the distribution of *S. vetulus* depends on the presence of aquatic plants because they use them for support while filter-feeding. Although the submerged structures of water hyacinth could offer the support that *S. vetulus* requires, in our study, cladocerans did not prefer water hyacinth to open waters in the absence of kairomones (T2 and T3). Aversion to macrophytes has been reported in several experimental studies focused on pelagic cladocerans (e.g., *Daphnia rosea* to *Elodea*, *Nitella*, and *Myriophyllum*; Penak, 1973; *D. magna* to *Myriophyllum exalbescens*; Lauridsen & Lodge, 1996; *D. obtusa* to *Ceratophyllum demersum*, *Pistia stratiotes*, *Salvinia auriculata*, and *E. crassipes*; Meerhoff et al., 2006); however, to our knowledge, there is no report documenting that littoral zooplankton also avoid macrophytes. Regarding water hyacinth, results obtained from field observations (Paporello de Amsler, 1983) and from in situ experiments have shown low densities of cladocerans under water hyacinth mats

(artificial plants, Meerhoff et al., 2007; live plants, Meerhoff et al., 2003). Additionally in an experimental study, Meerhoff et al. (2006) found that *D. obtusa* is strongly repelled by *E. crassipes*. These authors suggested that the avoidance of water hyacinth by *D. obtusa* was both chemically and visually induced. Pelagic zooplankton could be affected by the physical structure of macrophytes because of potential interference with filtration and locomotion (Lauridsen & Lodge, 1996; Cerbin et al., 2007).

The ability of *S. vetulus* to attach to plants may be an energy-saving behavior (Fairchild, 1981); however, this strategy was not observed in most *Simocephalus* during our experiments. Meerhoff et al. (2007) suggested that plant architecture has an important role to be selected by animals and noted that *Simocephalus* preferred submerged to free-floating macrophytes. Accordingly, water hyacinth structure may not be the most suitable habitat for *Simocephalus*.

Furthermore, littoral zooplankton, such as *S. vetulus*, are also probably affected by allelochemicals, either directly (e.g., affecting life-history traits) or indirectly (e.g., inhibiting phytoplankton growth). It is known that water hyacinth extracts obtained from whole plants or from specific structures can inhibit phytoplankton growth (e.g., *Chlorella* sp., *Scenedesmus obliquus*; Jin et al., 2003; *Prorocentrum donghaiense*, *Chlorella vulgaris*, *Dictyochloropsis splendida*, *Spirulina platensis*, *Nostoc piscinale*; Shanab et al., 2010). However, there is little information concerning the effects of these chemical compounds from *E. crassipes* or for most macrophytes on zooplankton. In some cases, aquatic plant exudates did not have any significant effect on pelagic zooplankton (Cerbin et al., 2007), whereas in other cases, the negative effect on zooplankton life history traits was mediated through effects on phytoplankton (Burks et al., 2000). Further studies are required to elucidate whether chemical cues and/or the physical structure of macrophytes can also negatively affect pelagic and littoral zooplankton.

Water hyacinth–littoral zooplankton–fish interactions

Predation risk seems to be the ultimate factor that regulates the attachment behavior of littoral zooplankton, whereas light intensity acts as the proximate regulatory factor (Campbell et al., 1982; Nurminen et al., 2007). To avoid or diminish risk, zooplankton present diverse strategies, such as changes in their morphology, life-history traits, and behavior (Lass & Spaak, 2003). While changes in morphology and in life-history traits are manifested at least one generation post-exposure, behavioral responses are performed within minutes or hours (Lauridsen & Lodge, 1996). Accordingly, our results showed that fish chemical cues were immediately detected (after 15 min) and had an impact on the behavior of *C. brevilabris*. In conditions where there was not a refuge (T4), chydorids significantly moved away from the place where they were at the beginning of the experiment (where fish cues were added). This response is highly contrasting when compared with the almost motionless behavior recorded under control conditions. This activity increase in the presence of kairomones has been documented in other chydorids (Beklioglu & Jeppesen, 1999). In contrast, *S. vetulus* remained where they were originally located when exposed to the chemical presence of fish in the absence of *E. crassipes*. Despite possible perturbations caused by kairomones addition in that half of the aquarium, these cladocerans showed significantly less movement compared with the control (T1). This behavior suggests a specific response to avoid visual predators. In addition to their size, pigmentation, escape ability, encounter rate, and abundance, the individual swimming behavior of zooplankton can also play an important role in prey selection by fish. For example, slow swimming or passive sinking can reduce the risk of location by visual predators (Pijanowska & Kowalczewski, 1997). Although *Daphnia* and *Simocephalus* have different habitus, Hanazato et al. (2001) found that these organisms had similar life-history responses to fish kairomones. These authors suggested that *Simocephalus* may detect kairomones and use this detection to initiate

strategies to avoid predation by fish, as *Daphnia* does. Thus, different behaviors shown by *C. brevilabris* and *S. vetulus* under our experimental conditions could be related to differences in their body sizes and to the absence of a refuge. *C. brevilabris* is a small organism (0.32–0.42 mm), which may reduce its risk of easy detection by visual predators (Moss, 1998). In contrast, the large size (1.2–1.7 mm) of *S. vetulus* may result in its detection by fish at greater distances; thus, if this species actively swims in the absence of refuge, it may be easily located by fish.

In this manner, it is clear that not only pelagic but also littoral cladocerans are vulnerable to fish predation (Padial et al., 2009) and that predation pressure influences several aspects of prey decision-making (e.g., habitat selection) (Lima & Steury, 2005). Thus, diel movements, both top-bottom along stems and offunder the plants, of phytophilous cladocerans are most likely predator-avoidance strategies (Campbell et al., 1982; Nurminen et al., 2007). Our experimental results suggests that *E. crassipes* is used more as a habitat than as a refuge for *C. brevilabris*. These organisms preferred the water hyacinth habitat even when kairomones were absent. This behavior is similar to that reported in other chydorids, such as *Eurycercus lamellatus*, although these animals could also migrate to sediment in the presence of kairomones (Beklioglu & Jeppesen, 1999). Further studies analyzing the migration of *C. brevilabris* along the plant are required to elucidate whether this behavioral response to avoid visual predators occurs.

In contrast, we found that *S. vetulus* used *E. crassipes* as a refuge against fish predation (T5 and T6). Although these cladocerans showed some avoidance of water hyacinth, when these cladocerans were placed in the presence of kairomones, most moved under *E. crassipes*. This observation is in agreement with previous studies where pelagic animals choose to associate with macrophytes to avoid predators (e.g., *Daphnia magna* used *Myriophyllum exalbescens*; Lauridsen & Lodge, 1996; *Daphnia pulex* used *Elodea canadensis*; Burks et al., 2001). In spite of the fact that macrophytes are also occupied as a refuge for

small fishes all through the year in tropical and subtropical systems (Fernando, 1994; Teixeira-de Mello et al., 2009), swimming underneath the plants seems to be less risky than staying in open waters because the light penetration is lower (Nurminen et al. 2007). Moreover, structural heterogeneity provided by the aquatic plants can significantly affect fish predation by protecting those organisms associated with the macrophytes (Padial et al., 2009). To our knowledge, this study is the first to provide evidence of the use of freefloating macrophytes as a refuge by littoral cladocerans from a tropical system.

Our findings show that littoral cladocerans use *E. crassipes* as a habitat and as a refuge. However, neither the scraper nor the filter-feeder cladocerans tested showed complete preference for the habitat with water hyacinth. This study supports the statement that habitat selection is not a synonym of non-random associations of species. Organisms may be found in specific areas that are not selected by preference but because these areas are the “least worst” choices or even the only ones available. Thus, when predation risk is high, the use of suboptimal habitats by prey may result, which could imply trade-offs in its life-history traits. This is an area that deserves further research. Our results are also relevant because *E. crassipes* is one of the most important aquatic weeds in the world, and information concerning their interactions with other organisms may be useful for better control and management of the environments where *E. crassipes* is prevalent. For example, in Xochimilco, that is a system in which exotic species notably dominate the community structure, the removal programs of water hyacinth, carp, and tilapia, although helpful, are insufficient (see, Zambrano et al., 2010). It is also necessary to understand that water hyacinth is the only available refuge for phytoplankton grazers; therefore, this plant indirectly contributes to increasing water clarity and better functioning of the ecosystem by avoiding a high trophic cascade impact (Figueredo & Gianì, 2005). Therefore, effective control programs may require not only weed elimination but also the substitution of water hyacinth by other free-floating native

plants. Accordingly, our results suggest that in the implementation of any management strategies that involve keystone species, as water hyacinth, it is necessary to carefully analyze direct and indirect interactions to avoid making inadequate decisions.

Acknowledgments We are grateful to Roberto Altamirano and Raquel González for their assistance during the fieldwork. AMM is a fellow of the Doctoral Program in Biological Sciences, UNAM and thanks Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for a doctoral scholarship, Grant 49453. This work was founded by grants UNAM-PAPIIT IN217513 and CONACYT 224893. We thank Mariana Meerhoff, Elizabeth Walsh and two anonymous referees for very useful comments on an earlier version of the manuscript. We are deeply grateful to Prof. Elizabeth Walsh for her generous help correcting the English.

References

- Andersen, R. A., 2005. *Algal Culturing Techniques*. Elsevier/Academic Press, Amsterdam.
- Arditi, R., N. Perrin & H. Sai'ah, 1991. Functional responses and heterogeneities: an experimental test with cladocerans. *Oikos* 60: 69–75.
- Beklioglu, M. & E. Jeppesen, 1999. Behavioural response of plant-associated *Eurycerus lamellatus* (O.F. Müller) to different food sources and fish cues. *Aquatic Ecology* 33: 167–173.
- Burks, R. L., E. Jeppesen & D. M. Lodge, 2000. Macrophyte and fish chemicals suppress *Daphnia* growth and alter lifehistory traits. *Oikos* 88: 139–148.
- Burks, R. L., E. Jeppesen & D. M. Lodge, 2001. Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnology and Oceanography* 46: 230–237.
- Burks, R. L., D. M. Lodge, E. Jeppesen & T. L. Lauridsen, 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology* 47: 343–365.
- Campbell, J. M., W. J. Clark & R. Kosinskiz, 1982. A technique for examining microspatial distribution of Cladocera associated with shallow water macrophytes. *Hydrobiologia* 97: 225–232.
- Cerbin, S., E. van Donk & R. D. Gulati, 2007. The influence of *Myriophyllum verticillatum* and artificial plants on some life history parameters of *Daphnia magna*. *Aquatic Ecology* 41: 263–271.
- De Bie, T., S. Declerck, K. Martens, L. De Meester & L. Brendonck, 2008. A comparative analysis of cladoceran communities from different water body types: patterns in community composition and diversity. *Hydrobiologia* 597: 19–27.
- Dodson, S. I., R. A. Lillie & S. Will-Wolf, 2005. Land use, water chemistry, aquatic vegetation, and zooplankton community structure of shallow lakes. *Ecological Applications* 15: 1191–1198.
- Dodson, S. L., C. E. Ca'ceres & D. C. Rogers, 2010. Cladocera and other Branchiopoda. In Thorp, J. H. & A. P. Covich (eds), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press, San Diego: 773–827.
- Fairchild, G. W., 1981. Movement and microdistribution of *Sida crystallina* and other littoral microcrustacea. *Ecology* 62: 1341–1352.
- Fernando, C. H., 1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters. *Hydrobiologia* 272: 105–123.
- Figueredo, C. C. & A. Giani, 2005. Ecological interactions between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*, L.) and the phytoplanktonic community of the Furnas Reservoir (Brazil). *Freshwater Biology* 50: 1391–1403.
- Fryer, G., 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 254: 221–385.
- Fryer, G., 1991. Functional morphology and the adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 331: 1–99.
- Gutierrez, M. F. & J. C. Paggi, 2014. Chemical repellency and adverse effects of free-floating macrophytes on the cladoceran *Ceriodaphnia dubia* under two temperature levels. *Limnology* 15: 37–45.
- Hanazato, T., K. Fueki & M. Yoshimoto, 2001. Fish-induced life-history shifts in the cladocerans *Daphnia* and *Simocephalus*: are they positive or negative responses? *Journal of Plankton Research* 23: 945–951.
- Hu, H. & Y. Hong, 2008. Algal-bloom control by allelopathy of aquatic macrophytes: a review. *Frontiers of Environmental Science & Engineering in China* 2: 421–438.
- Jin, Z. H., Y. Y. Zhuang, S. G. Dai & T. L. Li, 2003. Isolation and identification of extracts of *Eichhornia crassipes* and their allelopathic effects on algae. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 71: 1048–1052.
- Krausman, P. R., 1999. Some basic principles of habitat use. In Launchbaugh, K. L., K. D. Saunders & J. C. Mosley (eds), *Grazing Behaviour of Livestock and Wildlife*. Idaho Forest, Wildlife, and Range Experiment Station Bulletin No. 70. University of Idaho, Moscow: 85–90.
- Lass, S. & P. Spaak, 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia* 491: 221–239.
- Laugaste, R. & M. Reunanen, 2005. The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi. *Hydrobiologia* 547: 137–150.
- Lauridsen, T. L. & D. M. Lodge, 1996. Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnology and Oceanography* 41: 794–798.
- Lima, S. L. & T. D. Steury, 2005. Perception of predation risk: the foundation of non-lethal predator-prey interactions. In Barbosa, P. & I. Castellanos (eds), *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press, Oxford: 166–188.
- Meerhoff, M., N. Mazzeo, B. Moss & L. Rodríguez-Gallego, 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology* 37: 377–391.
- Meerhoff, M., C. Fosalba, C. Bruzzone, N. Mazzeo, W. Noordoven & E. Jeppesen, 2006. An experimental study of habitat choice by

- Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51: 1320–1330.
- Meerhoff, M., C. Iglesias, F. T. de Mello, J. M. Clemente, E. Jensen, T. L. Lauridsen & E. Jeppesen, 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52: 1009–1021.
- Monakor, A. B., 2003. Feeding of Freshwater Invertebrates. Kenobi Productions, Belgium.
- Moss, B., 1998. Ecology of Freshwaters: Man and Medium, Past to Future, 3rd ed. Blackwell Science, UK.
- Nurminen, L., J. Horppila & Z. Pekcan-Hekim, 2007. Effect of light and predator abundance on the habitat choice of plantattached zooplankton. *Freshwater Biology* 52: 539–548.
- Nurminen, L., Z. Pekcan-Hekim, S. Repka & J. Horppila, 2010. Effect of prey type and inorganic turbidity on littoral predator–prey interactions in a shallow lake: an experimental approach. *Hydrobiologia* 646: 209–214.
- Ohtaka, A., T. Narita, T. Kamiya, H. Katakura, Y. Araki, S. Im, R. Chhay & S. Tsukawaki, 2011. Composition of aquatic invertebrates associated with macrophytes in Lake Tonle Sap, Cambodia. *Limnology* 12: 137–144.
- Padial, A. A., S. M. Thomaz & A. A. Agostinho, 2009. Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624: 161–170.
- Paporello de Amsler, G., 1983. Fauna asociada a las raíces de *Eichhornia crassipes* en el Río Correntoso (Prov. de Santa Fe): estudio preliminar. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 14: 133–147.
- Paterson, M., 1993. The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a freshwater lake. *Hydrobiologia* 263: 173–183.
- Penak, R. W., 1973. Some evidence for aquatic macrophytes as repellents for a limnetic species of *Daphnia*. *International Review of Hydrobiology* 58: 569–576.
- Pijanowska, J. & A. Kowalczewski, 1997. Predators can induce swarming behavior and locomotory responses in *Daphnia*. *Freshwater Biology* 37: 649–656.
- Reigosa, M. J., A. Sa´nchez-Moreiras & L. Gonza´lez, 1999. Ecophysiological approach in allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18: 577–608.
- Shanab, S. M. M., E. A. Shalaby, D. A. Lightfoot & H. A. ElShemy, 2010. Allelopathic effects of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *PLoS One* 5: e13200.
- Teixeira-de Mello, F., M. Meerhoff, Z. Pekcan-Hekim & E. Jeppesen, 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54: 1202–1215.
- Toft, J. D., C. A. Simenstad, J. R. Cordell & L. F. Grimaldo, 2003. The effects of introduced water hyacinth on habitat structure, invertebrate assemblages, and fish diets. *Estuaries* 26: 746–758.
- Underwood, A. J., M. G. Chapman & T. P. Crowe, 2004. Identifying and understanding ecological preferences for habitat or prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300: 161–187.
- Vanderstukken, M., S. A. J. Declerck, A. Pals, L. De Meester & K. Muylaert, 2010. The influence of plant-associated filter feeders on phytoplankton biomass: a mesocosm study. *Hydrobiologia* 646: 199–208.
- Vijverberg, J. & A. F. Richter, 1982. Population dynamics and production of *Daphnia hyaline* Leydig and *Daphnia cucullata* Sars in Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 95: 235–259.
- Villamagna, A. M. & B. R. Murphy, 2010. Ecological and socioeconomic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. *Freshwater Biology* 55: 282–298.
- Walsh, E. J., M. Salazar, J. Remirez, O. Moldes & R. L. Wallace, 2006. Predation by invertebrate predators on the colonial rotifer *Sintherina socialis*. *Invertebrate Biology* 125: 325–335.
- Weber, C. I., 1993. Methods for Measuring the Acute Toxicity of Effluents and Receiving Waters to Freshwater and Marine Organisms. United States Environmental Protection Agency, Cincinnati. EPA/600/4-90/027F.
- Wicklum, D., 1999. Variation in horizontal zooplankton abundance in mountain lakes: shore avoidance or fish predation? *Journal of Plankton Research* 21: 1957–1975.
- Zambrano, L., V. Contreras, M. Mazari-Hiriart & A. E. ZarcoArista, 2009. Spatial heterogeneity of water quality in a highly degraded tropical freshwater ecosystem. *Environmental Management* 4: 249–263.
- Zambrano, L., E. Valiente & M. J. Vander Zanden, 2010. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions* 12: 3061–3069.

CAPÍTULO 4
EL EFECTO DE LA PRESENCIA QUÍMICA Y FÍSICA DEL LIRIO
ACUÁTICO SOBRE LA EFICIENCIA BIOLÓGICA DE DOS
CLADÓCEROS DE HÁBITOS CONTRASTANTES

El efecto de la presencia física y química del lirio acuático sobre la eficiencia biológica de dos cladóceros de hábitos contrastantes

Introducción

Eichhornia crassipes en Xochimilco es usada como hábitat y como refugio por algunos cladóceros (Montiel-Martínez *et al.*, 2015; véase Capítulo 3). Además, en los canales de este sistema, las densidades de cladóceros más altas fueron encontradas bajo dicha macrófita libre flotadora (véase, Capítulo 2). Es importante enfatizar que, si bien estas densidades son las más altas del sistema, se trata de densidades bajas de microcrustáceos (Sarma y Nandini, 2005).

Algunos autores han sugerido que las bajas densidades de microcrustáceos observadas debajo del lirio acuático en otros cuerpos de agua son debidas a los efectos negativos que puede ejercer la planta sobre el zooplancton (Meerhoff *et al.* 2007; Gutierrez y Paggi, 2014). De esta manera, usar al lirio acuático como refugio y/o hábitat en Xochimilco, podría tener un costo asociado. Este costo puede estar relacionado con las condiciones abióticas no óptimas que se dan debajo de las macrófitas, donde pueden encontrarse, por ejemplo, bajas concentraciones de oxígeno debido principalmente a la alta cantidad de materia orgánica y la poca movilidad de la columna de agua (Meerhoff *et al.*, 2003).

Otra consecuencia de vivir bajo las plantas es que el zooplancton se enfrenta a una zona llena de depredadores invertebrados. Esta zona está habitada frecuentemente por larvas de odonatos, notonéctidos, coríxidos, gusanos planos, entre otros. Así, el beneficio de escapar de depredadores pelágicos debe estar balanceado con los costos de enfrentar a los depredadores que habitan la vegetación (Burks *et al.*, 2002).

Además, las consecuencias negativas están relacionadas no sólo con hacer frente a otro tipo de depredadores sino a encontrarse en condiciones donde el alimento pudiera no ser de la mejor calidad (Meerhoff *et al.*, 2003). *E. crassipes* puede afectar al fitoplancton por diferentes razones. Puede afectar el crecimiento de las algas al competir por nutrientes, retenerlo de manera mecánica (sobre todo en sus raíces; Meerhoff *et al.*, 2003) e interferir el paso de la luz (Meerhoff *et al.*, 2006). Por otro lado, los lixiviados del lirio acuático también pueden inhibir el crecimiento del fitoplancton (Sharma *et al.*, 1996). Por ejemplo, en condiciones experimentales, Jin *et al.* (2003) encontraron que los extractos de *E. crassipes* tienen efectos alelopáticos sobre *Chlorella* sp. y *Scenedesmus obliquus* y de cinco sustancias aisladas diferentes, todas inhibieron el crecimiento de las algas.

Además del efecto negativo causado de manera indirecta sobre el zooplancton a través del fitoplancton, las plantas acuáticas pueden afectar directamente al zooplancton. Existen estudios que muestran que los exudados de las plantas acuáticas tienen efectos negativos sobre distintas características de la historia de vida del zooplancton. Así, *Elodea canadensis* tiene un efecto negativo sobre *Daphnia magna* (Burks *et al.*, 2000), mientras que *Eichhornia crassipes* y *Salvinia biloba* afectan la eficiencia biológica de *Ceriodaphnia dubia* (Gutierrez y Paggi, 2014). Por otro lado, el exudado de otras macrófitas ha mostrado efectos positivos sobre diferentes parámetros de la historia de vida de algunas especies de cladóceros (*Myriophyllum verticillatum* sobre *D. magna*; Cerbin *et al.*, 2007; *Egeria densa* sobre *S. exspinosus*, *S. serrulatus* y *S. mixtus*; Espinosa-Rodríguez, 2016).

De esta manera, si bien las características químicas de la planta pueden establecer condiciones desfavorables, la estructuración espacial también puede tener efectos negativos (en especial para organismos pelágicos; Meerhoff *et al.*, 2006; Cerbin *et al.*, 2007). En el caso del lirio acuático, las raíces son adventicias y fibrosas, con apariencia plumosa debido a los numerosos pelos radicales (Gopal, 1987; véase Fig. 4.1). La longitud de las raíces puede variar de acuerdo a la estación y a las condiciones del hábitat pudiendo medir hasta 300 cm (Sculthorpe, 1985; Gopal, 1987). Este tipo de arquitectura de las raíces puede

afectar la eficiencia biológica del zooplancton pues incrementa el gasto de energía que se necesita invertir para nadar y alimentarse (Cerbin *et al.*, 2007). Además, retiene al fitoplancton y puede dejarlo poco disponible para el zooplancton (Gutierrez y Paggi, 2014). Por otro lado, las plantas pueden servir de estructuras que les permitan a los cladóceros posarse y filtrar su alimento, o bien, raspar la superficie de ellas para alimentarse (Dodson *et al.*, 2010).



Fig 4.1. Estructura radicular del lirio acuático en plantas jóvenes de lirio acuático en Xochimilco. Elaboración propia.

De esta manera, tanto el exudado como la estructura de las raíces, pueden tener efectos negativos sobre diferentes parámetros de la historia de vida que se verán reflejados a nivel poblacional (Sarma, 1996). Una de las ventajas de evaluar experimentalmente los efectos de los diferentes factores físicos, químicos o biológicos sobre el nivel poblacional es que el resultado contempla interacciones encontradas en los sistemas naturales (p. ej, efectos densodependientes, efectos en la estructura de edades de la población, etc.) (Ebert, 2005).

De acuerdo con lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de la presencia química (exudado) y de la estructura física del lirio acuático sobre el crecimiento

poblacional de dos de las especies dominantes de cladóceros en los canales principales de Xochimilco: uno de hábito filtrador, *Simocephalus vetulus*, y el otro colector, *Chydorus brevilabris*. Ambos organismos son litorales pero de hábitos tróficos distintos, por lo que hipotetizamos que *S. vetulus* que es filtrador se verá mayormente afectado por la estructura al interferir en su nado, mientras que *C. brevilabris*, al ser colector/raspador y estar en contacto directo con la planta, será mayormente afectado por el exudado.

Material y métodos

Establecimiento y mantenimiento de cultivos

Cultivo de microalgas

Para contar con alimento adecuado, suficiente y de calidad constante, se mantuvieron cultivos semicontinuos (Boraas, 1980) de microalgas *Scenedesmus* sp., una cepa de microalga dulceacuícola proveniente de la Universidad de Texas y *Pseudokirchneriella subcapitata* donada por el Laboratorio de Hidrobiología Experimental de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Estas microalgas se eligieron debido a que se encuentran en el intervalo de tamaños de las cuales se alimentan organismos del zooplancton en condiciones naturales (Santer, 1996).

Ambas fueron cultivadas en medio EPA (Weber, 1993), utilizando agua desionizada estéril y se fertilizaron con medio f/2 modificado (Andersen, 2005). Las condiciones generales del cultivo fueron fotoperiodo 12 horas luz: 12 horas oscuridad, $18 \pm 1^\circ\text{C}$ de temperatura y aireación constantes.

Cultivo de cladóceros

Se realizó la colecta de zooplancton vivo con una red de arrastre con 63 μm de luz de malla. Se identificaron y aislaron 5 hembras del cladóceros filtrador *S. vetulus* y 5 del colector, *C. brevilabris*. Los organismos se cultivaron en medio EPA, alimentados con una mezcla de *Scenedesmus* sp. y *P. subcapitata*. Las microalgas fueron centrifugadas durante 4

min a 1600 rpm para después ser resuspendidas en medio EPA antes de ser empleadas como alimento para los cladóceros. Los organismos fueron alimentados cada tercer día y el recambio del medio fue semanal. Las condiciones generales del cultivo fueron el fotoperiodo y temperatura utilizado para el fitoplancton.

Aclimatación de lirio acuático

Se colectaron en Xochimilco plantas jóvenes de lirio (3-4 hojas), las cuales fueron enjuagadas vigorosamente con agua corriente. Una vez que las raíces se observaron limpias de macroinvertebrados, se colocaron en recipientes de plástico con un volumen de 0.75 l¹ de medio EPA por planta. Se adicionó ¼ de medio f/2 por litro de medio EPA, como fuente de nutrientes. Las macrófitas se mantuvieron en las mismas condiciones de fotoperiodo y temperatura que el resto de los cultivos. Las plantas fueron mantenidas en laboratorio por al menos 3 días antes de la realización de los experimentos.

Diseño experimental

Se realizaron dos experimentos que permitieron evaluar el efecto de 1) la presencia química (exudado) y la 2) arquitectura del lirio acuático sobre el crecimiento poblacional de dos especies: a) *S. vetulus* (cladóceros filtrador) y b) *C. brevilabris* (cladóceros colector).

Efecto de la presencia química de E. crassipes

El diseño experimental constó de tres niveles del factor exudado (i.e., tratamientos): a) control, para el cual se utilizó medio EPA (0 % exudado); b) 25 % de exudado y c) 100 % de exudado. Cada tratamiento se hizo con cuatro réplicas. Para la obtención del exudado, se colocaron plantas jóvenes (3-4 hojas), previamente aclimatadas, en un acuario de 28 x 15 cm de base con 16 cm de altura con 2.5 l de EPA, equivalente a 40.1 ± 0.7 g de peso húmedo L⁻¹ (densidades observadas en campo). Después de 24 horas, el medio del acuario fue filtrado a través de un filtro de fibra de vidrio que retiene partículas mayores a 0.7 µm (Whatman® GF/F 1825-047), con el fin de eliminar la materia orgánica de mayor tamaño. El medio filtrado fue usado directamente en el tratamiento de exudado al 100 %. Para el

tratamiento de exudado al 25%, el medio proveniente del acuario con lirio acuático fue diluido proporcionalmente con medio EPA. El tratamiento control consistió en medio EPA filtrado de la misma manera que el medio proveniente del acuario. Para evitar la degradación de las plantas con la consecuente alteración de las condiciones fisicoquímicas del agua, el exudado se preparó diariamente con nuevas plantas jóvenes aclimatadas durante el transcurso del experimento.

Una vez preparados los medios para los tratamientos, se colocaron en recipientes de vidrio de 50 ml. En cada recipiente se colocaron 10 hembras de *S. vetulus* o de *C. brevilabris*, aisladas al azar de los cultivos preexperimentales en una mezcla de edades. Los cladóceros fueron alimentados con una mezcla de las microalgas *P. subcapitata* y *Scenedesmus* sp. (en una proporción de 9:1 para que las biomásas fueran similares) en una concentración total de 1.5×10^6 cel ml⁻¹. La densidad de las microalgas fue cuantificada mediante el uso de una cámara de Neubauer.

Las unidades experimentales se mantuvieron en un fotoperiodo 12 horas luz: 12 horas oscuridad a $18 \pm 1^\circ\text{C}$ de temperatura. El recambio del medio se realizó diariamente para ambas especies. El conteo de *S. vetulus* se realizó de forma diaria, pero dadas las altas densidades alcanzadas por *C. brevilabris*, éstos fueron contados cada tercer día. El experimento se finalizó una vez que la curva de crecimiento empezó a decrecer.

Efecto de la arquitectura de las raíces de E. crassipes

El experimento contempló tres tratamientos: a) control, para el que se usó medio EPA; b) plantas artificiales y c) plantas naturales. Se utilizaron cuatro réplicas por tratamiento.

Dado que, la parte de la planta que está en más contacto con el zooplancton son las raíces, la construcción de la planta artificial se orientó para emular la estructura de las raíces (Meerhoff *et al.*, 2006). El material seleccionado fue evaluado en bioensayos preliminares

con el fin de descartar que tuviera algún efecto sobre los cladóceros. Los materiales probados fueron limpiapipas de color blanco, escobillón para tubo de ensayo 6-10 mm de diámetro, ramas de guirnalda navideña del mismo material que los árboles de navidad de PVC, y medio EPA como tratamiento control. El bioensayo consistió en evaluar el efecto del exudado de los materiales mencionados. Para elaborar el exudado, se fabricaron plantas artificiales que fueron colocadas en matraces de 50 ml con medio EPA. El medio de los matraces fue filtrado a través de un filtro de fibra de vidrio de 0.7 μm (Whatman® GF/F 1825-047), esto con el fin de eliminar la materia de mayor tamaño que pudiera haberse desprendido. El medio filtrado fue usado directamente como tratamiento de exudado al 100 % para evaluar su efecto en el tiempo de muda, edad de primera reproducción, número de camadas y número de crías por camada en *S. vetulus*. Se utilizaron 10 neonatos, cada uno considerado una réplica. Cada neonato fue colocado en un pocillo (placa de poliestireno de 6 pocillos Evergreen™) con 8 ml de medio con 1.5×10^6 cel ml^{-1} de *Scenedesmus* sp. Los resultados mostraron que el exudado de los primeros dos materiales (el limpiapipas y el escobillón) resultaron ser tóxicos para *S. vetulus* (post- hoc Prueba de Tukey HSD, $P < 0.05$), sin ningún sobreviviente después de dos semanas de iniciado el experimento. De esta manera, se decidió utilizar el material con el que se fabrican los árboles de navidad verdes artificiales al no mostrar diferencias significativas con respecto al control en ninguno de los parámetros evaluados (ANOVA de una vía, $P > 0.05$). El diámetro de la roseta artificial fue de aproximadamente 4-5 cm, mientras que el número de raíces fue de 7-9 (ambas medidas similares a las plantas naturales) (Fig. 4.2).

Para el tratamiento con plantas naturales, se usaron de 9-11 raíces principales, separadas de las plantas aclimatadas. Posteriormente, se agruparon en rosetas del mismo diámetro que las plantas artificiales, esto con el fin de evitar el efecto de sombra producido por las hojas (Meerhoff *et al.*, 2006).

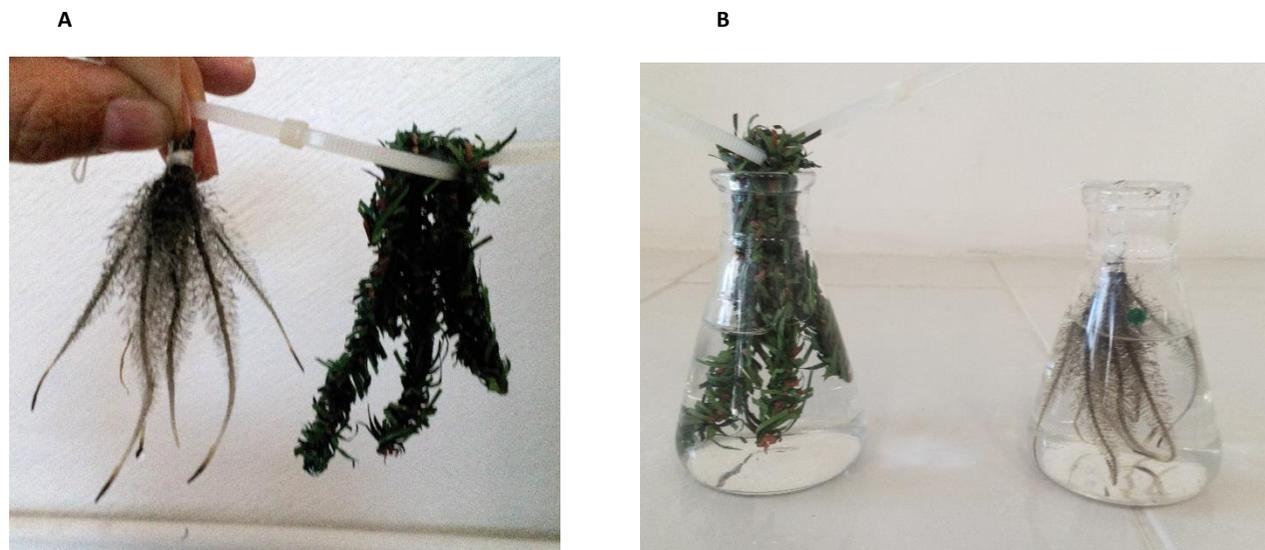


Fig 4.2 A. Raíces naturales (izquierda) y artificiales (derecha) utilizadas en los experimentos para elucidar el efecto de la estructura sobre dos especies de cladóceros litorales de Xochimilco; **B.** Raíces artificiales (izquierda) y naturales (derecha) dentro de los matraces. Elaboración propia.

Se realizaron bioensayos previos para evaluar que no hubiera diferencias significativas entre el efecto de las plantas naturales completas y las raíces agrupadas. Para realizarlo se utilizaron tres tratamientos: plantas naturales completas, raíces de lirio acuático separadas de la planta y unidas mediante una lámina de parafina comercial (Parafilm® M) y medio EPA como tratamiento control. Los experimentos fueron llevados a cabo de la misma manera que los empleados para evaluar la toxicidad de los materiales para las plantas artificiales. Entre las plantas naturales completas y las raíces separadas no hubo diferencias significativas (ANOVA de una vía, $P > 0.05$).

Con el fin de evitar la descomposición de las raíces, éstas fueron cambiadas cada cuatro días dados los resultados de los bioensayos previos. Como control de procedimiento, las plantas artificiales fueron cambiadas al mismo tiempo.

Las plantas artificiales y naturales fueron colocadas en recipientes de vidrio de 70 ml donde 14 hembras de *S. vetulus* o de *C. brevilabris*, para obtener una densidad de 0.2 org ml^{-1} (Sarma *et al.*, 2004), las cuales fueron aisladas al azar de los cultivos preexperimentales, por lo que se tenía una estructura poblacional con mezcla de edades. Las condiciones de

fotoperiodo, temperatura, alimentación y recambio fueron las mismas que en el experimento de presencia química del lirio. Para el conteo de los organismos, fue importante propiciar el desprendimiento de cladóceros que estuvieran asociados a las raíces. Para llevarlo a cabo se utilizó una piseta con medio EPA para rociarlo sobre las raíces (naturales o artificiales), además de que éstas fueron enjuagadas en un recipiente con el mismo medio. Los organismos eran recuperados del recipiente filtrándolos a través de un filtro de 40 μm . El recambio y conteo se realizó de la misma manera que en el experimento previo. Como ya fue mencionado, el recambio de plantas naturales y artificiales se realizó cada cuatro días hasta que finalizó el experimento.

Con los datos recopilados de cada experimento, se obtuvo el día de abundancia máxima y se calcularon la capacidad de carga (K) y la tasa de crecimiento poblacional (r). La capacidad de carga (K) fue calculada con el promedio de los cuatro días consecutivos que presentaron las mayores densidades poblacionales en las cuatro réplicas ($n = 16$). La tasa de crecimiento poblacional (r), fue calculada de la fase de crecimiento exponencial de las diferentes réplicas usando la fórmula (Krebs, 1985): $r = (\ln N_t - \ln N_0) / t$, donde N_0 es la densidad poblacional inicial, N_t es la densidad final y t es el tiempo para alcanzar dicha densidad (Sarma *et al.*, 2004). Los intervalos de tiempo fueron de 4-7 días en los experimentos de *S. vetulus* y de 9-12 días en los experimentos para evaluar el efecto del exudado en *C. brevilabris* y de 6-9 días en los experimentos de estructura de la misma especie.

Para determinar si existieron diferencias significativas entre los tratamientos se realizaron análisis de varianzas de una vía. Cuando hubo diferencias significativas se hicieron pruebas post-hoc de Tukey utilizando el software SigmaPlot 11.0

Resultados

Efecto de la presencia química de E. crassipes

La curva de crecimiento poblacional de *C. brevilabris* tuvo una fase inicial o de asentamiento larga (aproximadamente 20-30 días), la cual se observó en los tres tratamientos (Fig. 4.3A). La duración de esta primera fase fue más corta en *S. vetulus* (entre 5 y 10 días) (Fig. 4.3B). Las curvas de crecimiento para ambas especies en todos los tratamientos mostraron sólo un pico máximo a lo largo de la duración del experimento.

Las tasas de crecimiento poblacional promedio, en los diferentes tratamientos, durante el experimento fueron de 0.097 ± 0.012 , 0.081 ± 0.002 y 0.064 ± 0.008 d⁻¹ para *C. brevilabris* y de 0.123 ± 0.043 , 0.067 ± 0.009 y 0.061 ± 0.012 d⁻¹ para *S. vetulus* en el tratamiento control, 25% de exudado y 100% de exudado, respectivamente. En ninguna de las especies se encontraron diferencias significativas entre tratamientos.

Con respecto a la capacidad de carga, se observó que a mayor cantidad de exudado, se alcanzaron densidades poblacionales significativamente más altas para ambas especies (post- hoc Prueba de Tukey HSD, $P < 0.05$; Fig 4.4A y 4.4B). En el caso de *C. brevilabris* la capacidad de carga observada fue mayor que la de *S. vetulus* (al menos 14 veces mayor) en cualquiera de los tratamientos. Así, el rango de las densidades máximas promedio para *C. brevilabris* fue de 24.2 ± 3.2 a 56.5 ± 1.8 ind ml⁻¹ y el de *S. vetulus* fue de 0.7 ± 0.09 a 3.7 ± 0.08 ind ml⁻¹, registrándose los valores menores en el tratamiento control y los mayores en el tratamiento que contenía el 100% de exudado. El día en el que se alcanzó la *K* de *S. vetulus* es significativamente diferente entre tratamientos. En el control, la *K* se alcanzó primero (día 20-21), mientras que el último tratamiento en alcanzarla fue el que contenía el 25% de exudado (día 37-46) (ANOVA de una vía, $P < 0.05$). Para *C. brevilabris* no hubo diferencia significativa entre el día que los tratamientos alcanzaron la *K* (alcanzada entre los días 58-61) (ANOVA de una vía, $P > 0.05$). El efecto de la presencia del exudado fue tan contundente que la capacidad de carga de *C. brevilabris* en presencia del 100% de exudado fue más de

dos veces mayor comparada con el control. Mientras que para *S. vetulus*, la diferencia en la capacidad de carga entre el tratamiento con el 100% de exudado y el control fue más de 3 veces mayor.

Efecto de la arquitectura de las raíces de E. crassipes

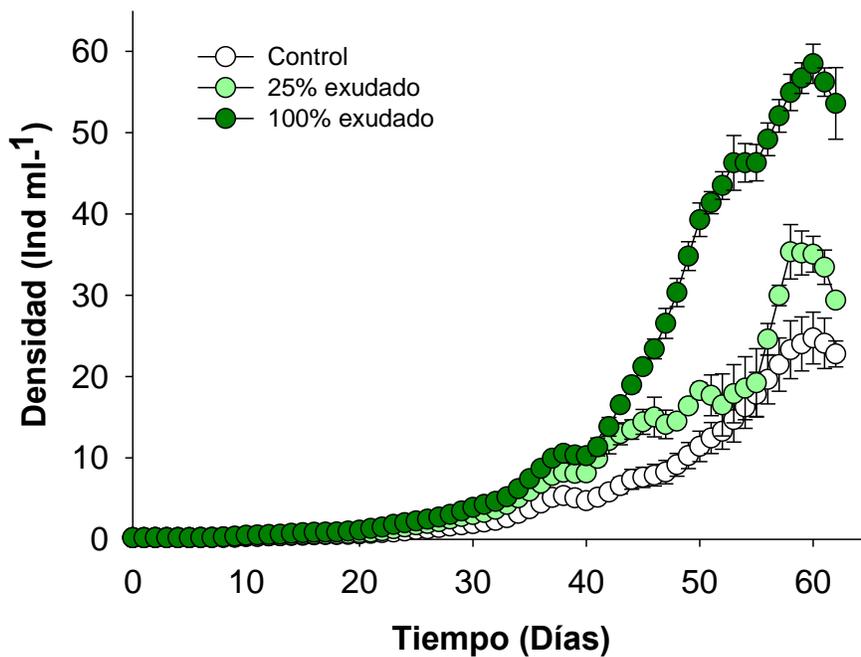
En presencia de plantas artificiales, naturales, o bien, en ausencia de plantas, la curva de crecimiento poblacional de *C. brevilabris* presenta una fase inicial o de asentamiento larga (aproximadamente 20-30 días). Además, se observó sólo un pico de densidad poblacional máxima durante la duración del experimento en todos los tratamientos (Fig. 4.5A). Por otro lado, la fase de asentamiento para las curvas de crecimiento poblacional de *S. vetulus* es menor que las observadas en *C. brevilabris* en los tres tratamientos (<5 días). Asimismo, en las curvas de *S. vetulus*, se observaron dos picos de densidades altas (Fig. 4.5B).

Con respecto a las tasas de crecimiento poblacional para *C. brevilabris*, no hubo diferencias significativas entre el tratamiento con plantas artificiales ($r = 0.109 \pm 0.009$), con plantas naturales ($r = 0.079 \pm 0.012$) y el control (ausencia de plantas $r = 0.118 \pm 0.008$). Las tasas de crecimiento poblacional de *S. vetulus* en los distintos tratamientos (plantas artificiales, $r = 0.054 \pm 0.010$; con plantas naturales, $r = 0.038 \pm 0.010$; y el control -ausencia de plantas-, $r = 0.066 \pm 0.006$) tampoco fueron significativamente diferentes (ANOVA de una vía, $P > 0.05$)

La capacidad de carga fue significativamente mayor para ambas especies (post- hoc Prueba de Tukey HSD, $P < 0.05$; Fig 4.6A y B) en los tratamientos donde los cladóceros se encontraron en presencia de plantas naturales (89.84 ind ml⁻¹ en *C. brevilabris* y 0.76 ind ml⁻¹ en *S. vetulus*). Sin importar el hábito de los organismos, colector o filtrador, los tratamientos con presencia de plantas artificiales no mostraron una capacidad de carga significativamente diferente a la registrada en los tratamientos con ausencia de planta (post- hoc Prueba de Tukey HSD, $P > 0.05$; Fig 4.6A y B). El día en el que se alcanzó la capacidad de carga fue significativamente diferente entre los tratamientos de *S. vetulus*

(post- hoc Prueba de Tukey HSD, $P < 0.05$), alcanzándose primero en el control y, por último, en el tratamiento con plantas naturales. Para *C. brevilabris* no hubo diferencia significativa en el día que se alcanzó K en los distintos tratamientos (ANOVA de una vía, $P > 0.05$). La diferencia en la capacidad de carga de los tratamientos con plantas naturales con respecto a los de plantas artificiales y ausencia de plantas fue de más del 200% para *C. brevilabris* y de más del 30% para *S. vetulus*.

. A



B

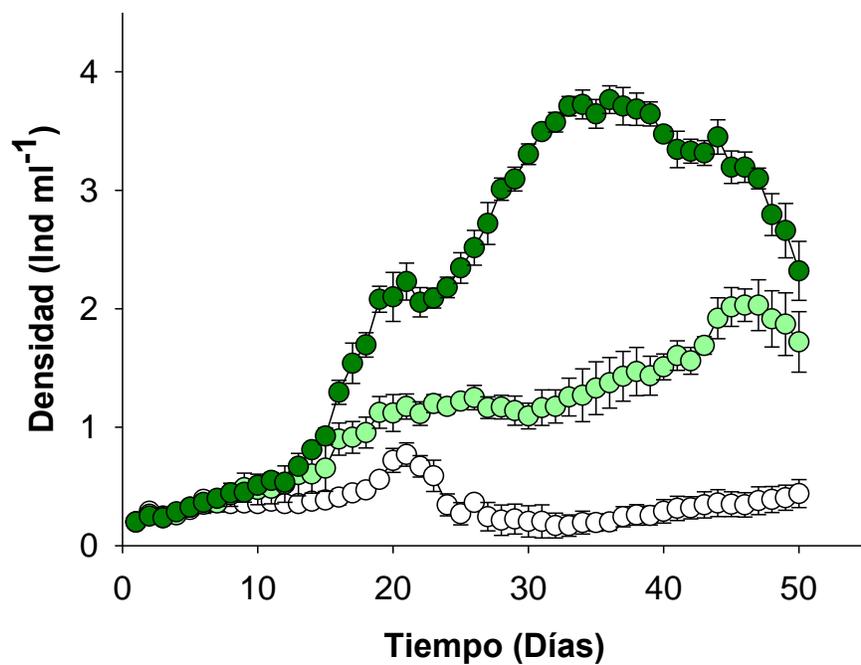
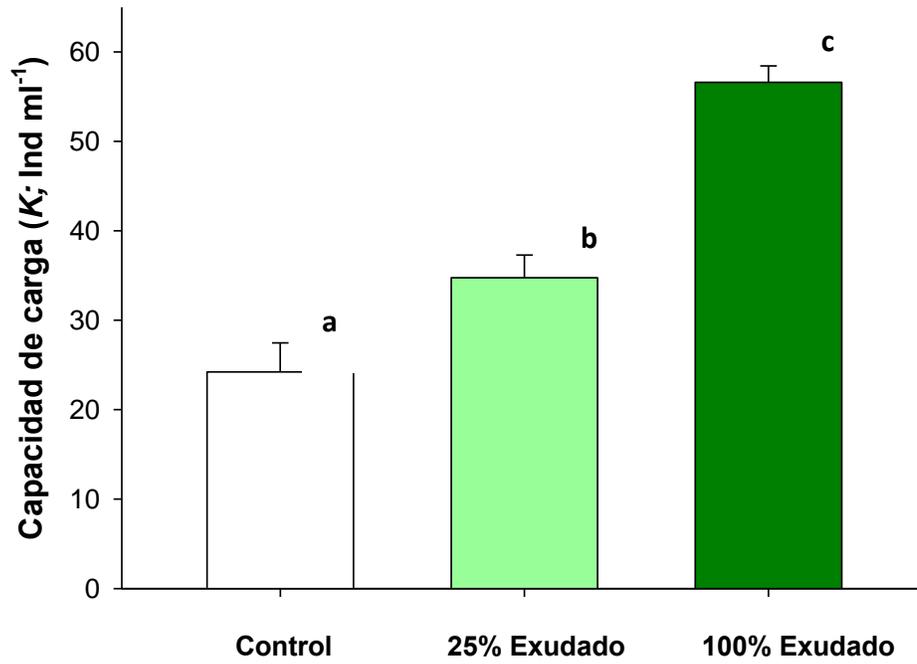


Fig. 4.3. Crecimiento poblacional de A. *C. brevilabris* y B. *S. vetulus* expuestos a diferentes cantidades de exudado de lirio acuático. Se muestra la densidad promedio \pm error estándar. Obsérvese las diferentes escalas.

A



B

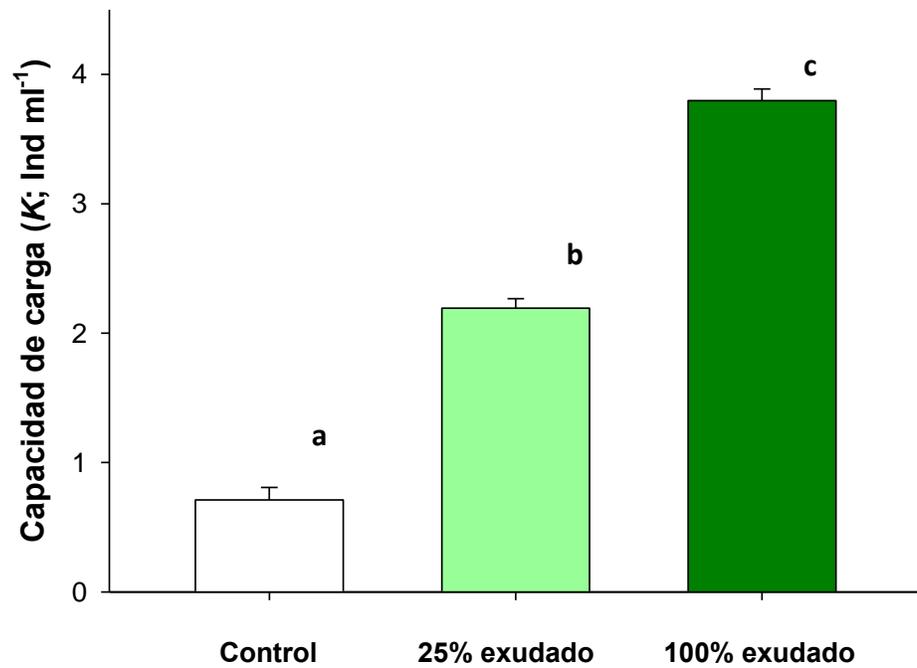
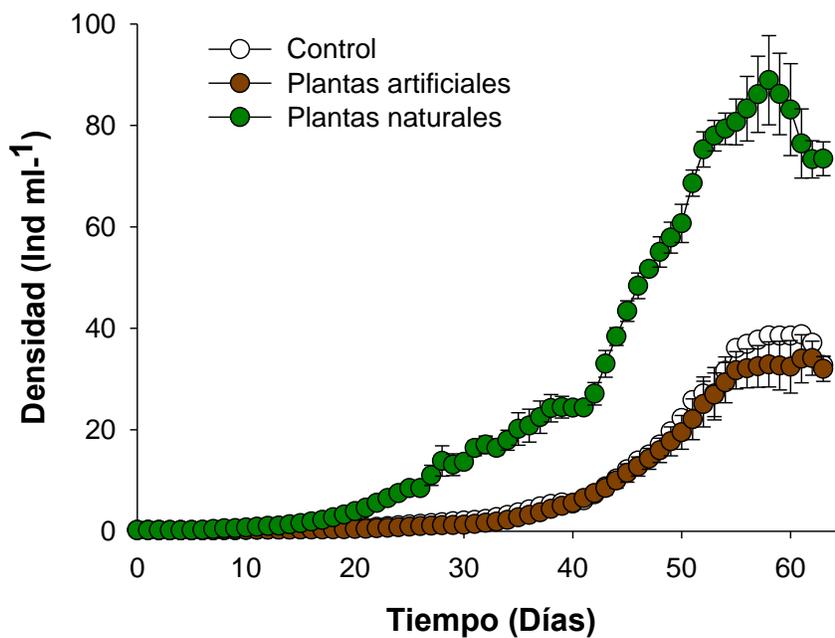


Fig. 4.4. Capacidad de carga (K ; ind. ml⁻¹) de **A.** *C. brevilabris* y **B.** *S. vetulus* expuestos a diferentes cantidades de exudado de lirio acuático. Se muestra el promedio \pm error estándar. Letras diferentes indican tratamientos significativamente diferentes (post- hoc Prueba de Tukey HSD, $P < 0.05$).

A



B

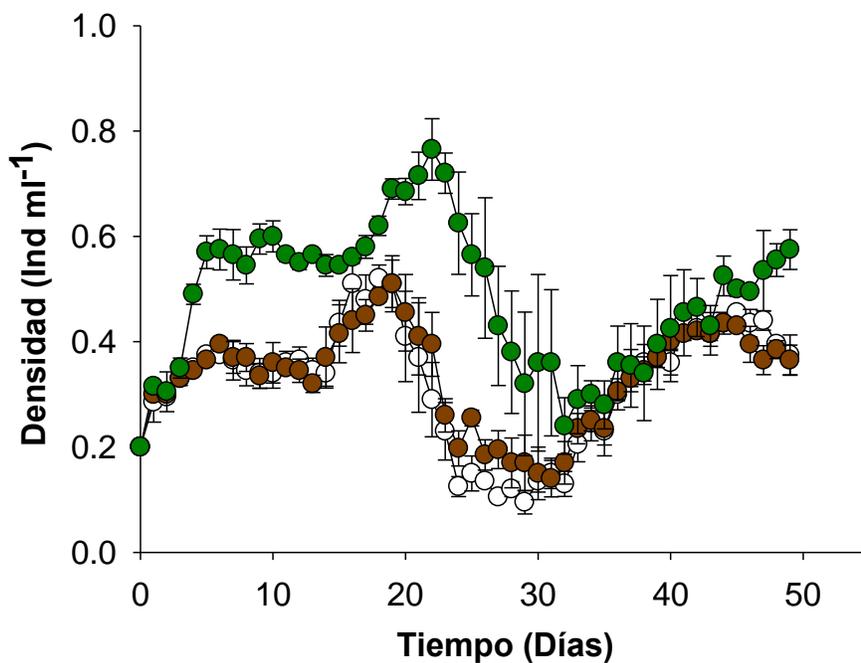


Fig. 4.5. Crecimiento poblacional de **A)** *Chydorus brevilabris* y **B)** *Simocephalus vetulus* expuestos a ausencia, presencia de plantas artificiales y presencia de plantas naturales de lirio acuático. Se muestra la densidad promedio \pm error estándar. Obsérvese las diferentes escalas.

A

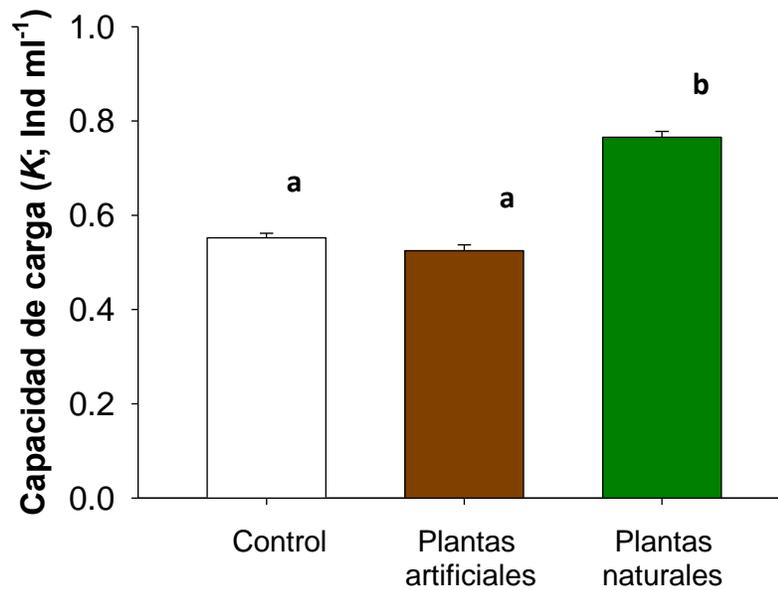
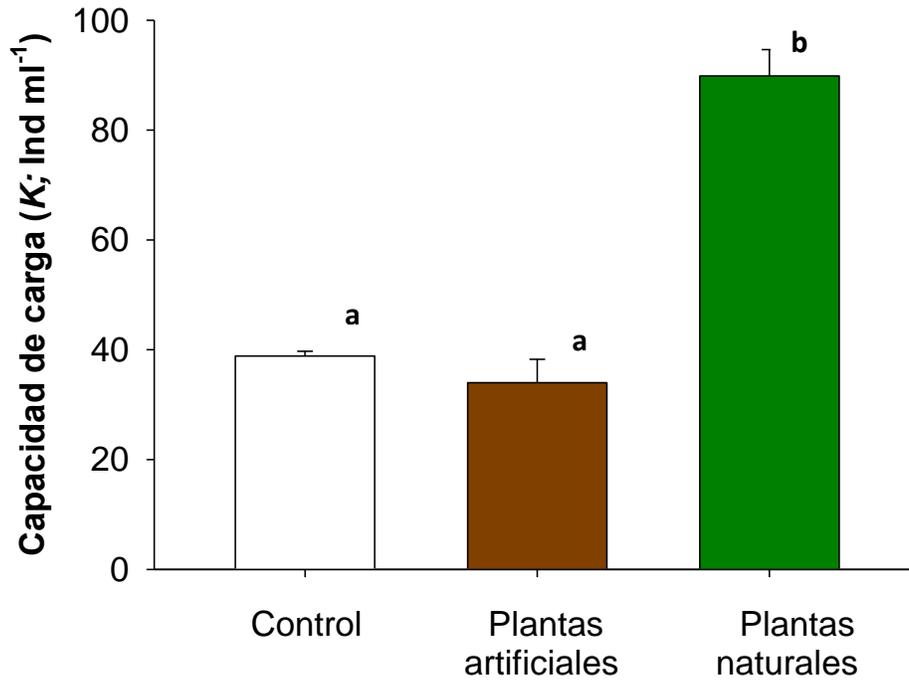


Fig. 4.6. Capacidad de carga (K) de **A**) *Chydorus brevilabris* y **B**) *Simocephalus vetulus* expuestos a ausencia, presencia de plantas artificiales y presencia de plantas naturales de lirio acuático. Se muestra el promedio \pm error estándar. Letras diferentes indican la existencia de diferencias significativas (post-hoc Prueba de Tukey HSD, $P < 0.05$).

Discusión

La presencia del lirio acuático tuvo un efecto positivo sobre el crecimiento poblacional de *C. brevilabris* y *S. vetulus*. *C. brevilabris* alcanzó densidades máximas de más de 14 veces las densidades máximas de *S. vetulus*. Las densidades poblacionales más altas en el cladóceros más pequeño (*C. brevilabris*: 0.32–0.42 mm, *S. vetulus*: 1.2–1.7 mm) son de esperarse dado que, de manera general, los organismos de menor tamaño presentan tasas de crecimiento mayores. Además, uno de los factores que determina la capacidad de carga es el espacio (Molles, 2016), lo que implica que el mismo volumen de agua permitirá el establecimiento de más altas densidades poblacionales de organismos de menor tamaño, como es el caso de *C. brevilabris*. Además, la cantidad de recursos alimenticios usados en el experimento fueron elevados con el objetivo de que el alimento no fuera un factor que limitara el crecimiento. De esta manera, dicha cantidad y su calidad también contribuyó a alcanzar tales capacidades de carga.

Este efecto positivo es opuesto a lo reportado en la mayoría de las investigaciones realizadas sobre las interacciones macrófitas-zooplancton. En algunos casos el efecto de las plantas sobre el zooplancton es la repelencia (p. ej., *Daphnia rosea* con *Elodea*, *Nitella*, y *Myriophyllum*; Penak, 1973; *D. longispina* con *Potamogeton lucens* y *E. nuttallii*; Dorgelo y Heykoop, 1985; *D. magna* con *M. exalbescens*; Lauridsen y Lodge, 1996; *D. obtusa* con *Ceratophyllum demersum*, *Pistia stratiotes*, *Salvinia auriculata* y *E. crassipes*; Meerhoff *et al.*, 2006). En otros casos, la presencia química de las plantas afecta directamente rasgos de la eficiencia biológica del zooplancton. Por ejemplo, Burks *et al.* (2000) encontraron que la eficiencia de *Daphnia* se vio afectada por los exudados de *Elodea*. Así, los efectos negativos que presentaron los dáfidos fueron el retraso en el crecimiento y en el potencial reproductivo, pues *Daphnia* tardó más tiempo en alcanzar la madurez y, además, produjeron camadas con menos huevos. *Ceriodaphnia dubia* al ser expuesta a exudados de *Salvinia* y *E. crassipes* redujo su longevidad y el número de camadas (Gutiérrez y Paggi, 2014).

Se han sugerido diferentes razones para explicar el efecto negativo de los aleloquímicos sobre el zooplancton. Algunos autores sugieren que los efectos observados probablemente se debieron a causas indirectas, tales como la reducción en la cantidad de los recursos ocasionada por la inhibición del crecimiento del fitoplancton (Burks *et al.*, 2000). Existen numerosos estudios que muestran efectos alelopáticos de las macrófitas sobre el fitoplancton, inhibiendo su crecimiento en co-cultivos (p.ej., *Potamogeton malaianus* sobre *Scenedesmus obliquus*; Wu *et al.*, 2007), con exudados (p.ej., el exudado de *Stratiotes aloides* sobre *S. obliquus*; Mulderiji *et al.*, 2007), con extractos (p.ej., los extractos obtenidos de la raíz de *E. crassipes* sobre *Scenedesmus* sp. y *Chlorella* sp.; Jin *et al.*, 2003), o bien con compuestos alelopáticos aislados (p.ej., dos compuestos de *Chara* sobre *Nitzschia palea*, aunque, por el contrario, *Ankistrodesmus* no fue afectada por los exudados de *Chara*; van Donk y van de Bund, 2002). Existen distintas metodologías que intentan dilucidar la existencia de interacciones alelopáticas, sin embargo, no existe evidencia robusta de que ocurran *in situ* (véase, Gross *et al.*, 2007), dado que la inhibición del crecimiento del fitoplancton por parte de las macrófitas puede deberse también a la competencia por luz y/o nutrientes (van Donk y van de Bund, 2002), o al incremento en la sedimentación promovido por las macrófitas (Booker y Cheruvellil, 2011).

De esta manera, se puede interpretar que el zooplancton puede estar limitado por la cantidad de recursos, debido a la posible competencia entre macrófitas y fitoplancton en la zona litoral (Burks *et al.*, 2002). Esta hipótesis ha sido frecuentemente utilizada, sin embargo, Booker y Cheruvellil (2011) respaldados por datos de campo y experimentales en cuatro cuerpos de agua someros de Michigan, reportan que, ni la cantidad ni la calidad de los recursos de la zona litoral son significativamente diferentes a los de la zona pelágica. En el caso de nuestro estudio, para evitar este tipo de efecto indirecto, todos los tratamientos fueron suplementados con microalgas abundantes en cada recambio del medio, por lo que el efecto de la limitación por recursos, era teóricamente poco probable.

Por otro lado, la literatura especializada menciona que los aleloquímicos tienen un efecto directo sobre los animales. La mayoría de los estudios sobre el efecto directo de las macrófitas sobre el zooplancton se han centrado en los cladóceros pelágicos, siendo el género *Daphnia* el principal protagonista (Penak, 1973; Lauridsen y Lodge, 1996; Burks *et al.*, 2000; Meerhoff *et al.*, 2006; Cerbin *et al.*, 2007). Es importante señalar que el tipo de efecto de los aleloquímicos así como la magnitud del mismo no está directamente relacionado con el hábitat de los organismos, si no que, puede variar dependiendo de las especies involucradas en la interacción, entre otras razones (Burks *et al.*, 2006). Por ejemplo, Cerbin *et al.* (2007) llegaron a la conclusión, después de realizar diferentes experimentos, que los exudados de la macrófita *Myriophyllum verticillatum* no afectaron negativamente a *D. magna*.

Las interacciones entre macrófitas y cladóceros litorales, por otra parte, han sido poco estudiadas. Debido a que los cladóceros litorales usan a las plantas como sustrato o hábitat, la sensibilidad hacia los aleloquímicos de las macrófitas debiera ser menor que la presentada por los cladóceros pelágicos (Espinosa-Rodríguez, 2016). En la poca evidencia que existe sobre el efecto de los aleloquímicos sobre el zooplancton litoral, los resultados son similares a los reportados en el presente estudio. Espinosa-Rodríguez (2016) realizó un experimento donde expuso a tres especies de *Simocephalus* (*S. exspinosus*, *S. serrulatus* y *S. mixtus*) a agua de cultivo de *Egeria densa* (exudado). El exudado fue proporcionado de manera directa (como medio de cultivo), de manera indirecta (como medio de cultivo del alimento de los cladóceros) y de ambas maneras. El exudado tuvo un efecto positivo en los cladóceros aumentando la esperanza de vida, el número de neonatos, la tasa reproductiva bruta y neta.

El efecto positivo del exudado de *E. densa* también fue observado en cladóceros pelágicos. En otro experimento, Espinosa-Rodríguez (2016), analizó el efecto del exudado de *E. densa* sobre la competencia entre *D. mendotae* y *S. mixtus*, *Diaphanosoma birgei* y *Macrothrix triserialis*. La hipótesis del experimento planteaba que las especies que competían con *D.*

mendotae se encuentran en mayor contacto con la planta en su cuerpo de agua de origen y, por esta razón, serían beneficiadas en la competencia con *D. mendotae*. Sin embargo, los resultados mostraron que el efecto del exudado fue positivo para todas las especies involucradas, todas alcanzaron densidades mayores comparadas con el control. Cuando no hubo presencia de aleloquímicos, sólo la presencia de *S. mixtus* disminuyó el crecimiento poblacional de *D. mendotae*. Sin embargo, en presencia de aleloquímicos y *S. mixtus*, el crecimiento poblacional de *D. mendotae* no se vió afectado. Por lo que, el autor concluye que el resultado de la competencia no fue afectado por los aleloquímicos.

Los resultados mostrados por Espinosa-Rodríguez (2016) pueden tener diferentes explicaciones, por ejemplo, los aleloquímicos provenientes del exudado pueden ser transformados químicamente por bacterias así como por la presencia de luz y de oxígeno. Además, algunos de ellos son volátiles o pueden ser perdidos durante el proceso de filtrado o al ser absorbidos por algún material involucrado en el experimento (Gross, 2003; Gross *et al.*, 2007). Esta situación puede haber influido en disminuir o, incluso, inhibir los efectos de los aleloquímicos sobre *S. vetulus* y *C. brevilabris*.

Por otra parte, el efecto positivo del exudado del lirio acuático sobre *S. vetulus* y *C. brevilabris* pudo estar relacionado con la disponibilidad de recursos alimenticios adicionales. De esta manera, en el exudado del estigma de *E. crassipes* se han encontrado hidroxifenol, carbohidratos solubles (fructosa, sacarosa), aminoácidos libres, proteínas solubles y ácidos grasos libres. Siendo estos cuatro últimos los principales componentes de la materia orgánica disuelta (MOD) liberada por la planta (Kandasamy y Vivekanandan, 1983). La MOD aunada a la biota asociada a las plantas (bacterias, protozoarios y hongos; Espinosa-Rodríguez, 2016), que, aunque eran limpiadas al ser introducidas y el medio renovado frecuentemente, así como las posibles secreciones de exopolímeros de bacterias heterótrofas (Hart y Lovvorn, 2003), pudieron haber enriquecido la dieta de *S. vetulus* y *C. brevilabris* y propiciado un incremento de su eficacia biológica. Los cladóceros pelágicos consumen MOD y bacterias de manera no selectiva. En diversos estudios se ha demostrado

que cuando *Daphnia* fue alimentada con una mezcla de bacterias y algas el crecimiento y la reproducción son mayores que cuando es alimentada sólo con bacterias o con algas provenientes de cultivos estériles (véase, Smirnov, 2017). Aunque en el presente estudio no fueron medidos ni el crecimiento bacteriano ni el fitoplanctónico, dada la posibilidad de que existiera una dieta mixta en los tratamientos experimentales (resultado de la adición del exudado, que fue sumado a las algas provenientes del cultivo), es plausible suponer que en estos tratamientos hubo una dieta con valor nutricional mayor que aquella que tenían las unidades experimentales del control. De esta manera, probablemente, existió un efecto que potenció los parámetros demográficos de los cladóceros (Bukovinszky *et al.*, 2008).

Con respecto a la complejidad estructural de las macrófitas, algunos autores consideran que es otra de las desventajas que enfrentan los cladóceros pelágicos al encontrarse en una zona litoral con vegetación. Mientras Cerbin *et al.* (2007) llegaron a la conclusión de que los exudados de la macrófita *M. verticillatum* no afectaron negativamente a *D. magna*, concluyen que la estructura morfológica de la planta si afectó negativamente a los dáfnidos. En su experimento utilizaron plantas naturales, artificiales y el exudado. Encontraron que, en las plantas naturales y las artificiales, el tamaño de los organismos de la primera generación fue más pequeño y la cantidad de huevos por hembra fue más baja que en el control. Una explicación posible que dan los autores fue que, al encontrarse en las macrófitas, los dáfnidos gastaron más energía, ya que necesitan más tiempo para recorrer la misma distancia entre “manchones” de recursos que en un espacio abierto. Sin embargo, nuestros resultados mostraron que la presencia de las raíces del lirio acuático tuvo un efecto positivo sobre el crecimiento poblacional de *S. vetulus* y *C. brevilabris*. Ambas especies generalmente presentan poco movimiento y las estructuras físicas proporcionadas por las plantas les sirven, en el caso de *C. brevilabris* como sustrato para coleccionar su alimento (Monkanor, 2003) y, en el caso de *S. vetulus*, para posarse y filtrar sin gastar energía para mantener en la columna de agua (Arditi *et al.*, 1991).

También se ha sugerido que el efecto negativo de la presencia de la planta sobre el zooplancton se debe a una interacción indirecta. Esto debido a que las macrófitas crean sombra, disminuyendo la disponibilidad de la luz y reduciendo crecimiento del fitoplancton (van Donk y van de Bund, 2002), lo que ocasionaría la agrupación del zooplancton en parches (promovida por los obstáculos que presenta la estructura de la planta) y que tendría como consecuencia una disminución de recursos en algunas zonas (Manatunge *et al.*, 2000). O bien, que las algas al sedimentarse sobre la planta se volverían inaccesibles para los cladóceros filtradores (Cerbin *et al.*, 2007). Sin embargo, la sedimentación de detritus y algas en las raíces del lirio acuático (Rommens *et al.*, 2003) podría resultar benéfica y tener impactos positivos en el crecimiento poblacional para los cladóceros colectores, tal y como se observó en este estudio. De esta manera, la presencia de epifiton y detritus podría ser la causa del efecto positivo en el crecimiento poblacional de *C. brevilabris*.

Sin embargo, el efecto positivo sólo fue observado cuando los cladóceros eran cultivados con las plantas naturales, y no existieron diferencias significativas entre la ausencia de plantas y la presencia de plantas artificiales, lo que indicaría que la estructura no es la que tiene el efecto positivo, sino la planta como organismo con el que se interactúa. Es importante ser cauto al interpretar estos resultados, pues algunos autores han señalado que las plantas naturales y artificiales no tienen el mismo efecto sobre el zooplancton. Lauridsen y Lodge (1996) en un experimento con plantas reales y artificiales de *Myriophyllum* mostraron que, en ausencia de peces, ambas eran evitadas. Aunque el efecto era mayor con las plantas naturales. Incluso, en uno de los bloques experimentales, no hubo diferencias significativas entre ausencia de plantas y las plantas artificiales; de manera interesante los autores no encontraron elementos que pudieran explicar estos resultados. A pesar de esto, es importante recalcar que, diversos estudios han registrado que mientras que los cladóceros repelen a las plantas naturales, las plantas artificiales no presentan el mismo efecto (p.e., *D. rosea* a *Elodea*, *Nitella*, y *Myriophyllum*; Penak, 1973; *D. longispina* a *Potamogeton lucens* y *Elodea nuttallii*; Dorgelo y Heykoop, 1985).

Por otro lado, existen estudios que han mostrado que no hubo diferencia entre el papel que desempeñan las plantas artificiales y las plantas naturales en las interacciones. Jeppesen *et al.* (2012) incluso sugirieron que las plantas artificiales pueden ser usadas como herramientas para la restauración de lagos templados, por ejemplo, creando refugios para el zooplancton contra la depredación con el consecuente incremento en la transparencia del agua. Schou *et al.* (2009) encontraron densidades más altas de zooplancton (principalmente *Daphnia*) debajo de las plantas artificiales durante las horas de luz en el lago Stigsholm en Dinamarca. Por otro lado, las plantas artificiales también podrían servir como hábitat para macroinvertebrados. De esta manera, Boll (2010) mostró que el uso de plantas artificiales en altas densidades incrementa la abundancia de macroinvertebrados, lo que permite tener alimento para los peces piscívoros en su etapa juvenil. Por lo tanto, Boll (2010) y Jeppesen *et al.* (2012) mencionan que, en la restauración de sistemas acuáticos templados, las plantas artificiales pueden ser una alternativa a las plantas naturales, ya que la implementación de éstas últimas puede tomar más tiempo.

A pesar de que las plantas naturales y las artificiales en los diseños experimentales intentan emular el tamaño, forma y complejidad estructural, sin duda existen características que las hacen diferentes. Por ejemplo, Grutters *et al.* (2015) señalan que las plantas artificiales funcionan mejor como refugio que las plantas naturales (nativas o no nativas). Ellos mencionan que la existencia de refugio proporcionado por la planta está altamente relacionada con la identidad del depredador y de la presa involucrada y en menor grado con la complejidad estructural y densidad de la planta. Sin embargo, conforme la rigidez de la planta aumenta, el impacto de la complejidad estructural es mayor. Es por tal motivo que las plantas artificiales funcionan mejor como refugio ante la depredación dada la rigidez mayor. Los autores hacen énfasis en que, al estudiar interacciones depredador-presa con plantas artificiales, debe tenerse cuidado en la interpretación y extrapolación a las condiciones con plantas naturales.

Así como la rigidez de la planta artificial no es la misma que en la natural, la textura tampoco lo es. De esta manera, la mayor flexibilidad y diferente textura que tienen las plantas naturales usadas en nuestro estudio pudo haber permitido un mejor establecimiento del epifiton sobre las raíces. Las raíces de las hidrófitas ya sea que se encuentren dentro del sustrato, o bien, flotando en el agua, son altamente pobladas por bacterias. Las bacterias son atraídas a través de estímulos químicos por sus excreciones y productos en descomposición. Las comunidades bacterianas de la rizósfera pueden variar en composición de acuerdo con la especie de macrófita, exudados y fuente de carbono disponible (Kurtz *et al.*, 2003). Sin embargo, sea cual sea la composición de la comunidad epifítica, ésta parece ser un recurso alimenticio importante para el zooplancton en el hábitat litoral con presencia de macrófitas (Burks *et al.*, 2006).

Así, los resultados de los presentes experimentos sugieren que, la estructura de las plantas acuáticas está relacionada con la cantidad de alimento que puede quedar retenido, por lo que, estructuras más complejas pueden contener una mayor cantidad de epifiton (Hansen *et al.*, 2010). Sin embargo, aunque la estructura de la planta pudiera resultar idónea, la existencia de sustancias alelopáticas puede inhibir el establecimiento de la comunidad epifítica. Tal es el caso de *Chara*, cuyas bajas densidades de epifiton han sido relacionadas con sustancias tóxicas (Laugaste y Reunanen, 2005).

Cattaneo y Kalff (1978) al comparar el epifiton que creció sobre *P. richardsonii* reales y artificiales encontraron alta cantidad de biomasa en los dos sustratos proveniente de especies diferentes. La mayor diversidad se presentó en las plantas reales y fue atribuida a la acumulación de CaCO_3 presente en las hojas de las plantas reales. Es importante señalar que los materiales para construir las plantas artificiales del presente estudio y el de Cattaneo y Kalff (1978) fueron diferentes. Las plantas artificiales del estudio de Cattaneo y Kalff (1978) fueron construidas a partir de plantas de plástico que se venden para acuarios (*Hygrophila*, R. C. Hagen, Montreal), las cuales se doblan y ondulan para dar una apariencia más real. Por el contrario, para construir las raíces de las plantas utilizadas en esta tesis se

empleó un material muy diferente, material de los árboles verdes de Navidad artificiales. Por lo tanto, la rigidez y textura fueron diferentes. Además, las plantas (naturales y artificiales) de nuestro experimento fueron cambiadas cada cuatro días. Este tiempo de recambio pudo influir en que no pudiera establecerse una comunidad epífita sobre las plantas artificiales, dado que se han observado mayores densidades de epifiton en plantas con mayor tiempo de residencia (Blindlow, 1987; Irvine *et al.*, 1990). Por otro lado, en nuestro experimento, las raíces del lirio acuático no fueron tratadas de manera especial en busca de eliminar la comunidad natural de epifiton asociada a ellas (pero sí las de otros invertebrados). Aunque no se midió, el epifiton podría haber sido un factor importante que tuvo un efecto positivo indirecto de la planta natural del lirio acuático sobre los cladóceros litorales.

Además del epifiton, otro factor que pudo determinar este efecto positivo fueron los filamentos radiculares del lirio acuático, los cuales se desprenden muy fácilmente. De esta manera, tanto el detritus como la biota generada asociada pueden servir como recurso alimenticio. Sobre este factor se sabe que, por ejemplo, el rotífero *Plationus patulus* tuvo un incremento en el crecimiento poblacional con concentración alta de detritus (Espinosa-Gutiérrez, 2016). Sin embargo, la densidad máxima, en la mayor concentración del detritus fue menor que la observada en el tratamiento con microalgas *Chlorella vulgaris* como alimento. Se sabe que el detritus es fuente de alimento de los cladóceros litorales asociados a los sustratos. Algunos incluso están adaptados a alimentarse de detritus en alto grado de descomposición. *Chydorus* es un género que se ha observado que puede crecer y reproducirse alimentándose sólo de detritus (Smirnov, 2017), lo que puede explicar las altas densidades alcanzadas en presencia de las raíces reales del lirio acuático. Por otro lado, los cladóceros filtradores como *S. vetulus*, que son filtradores generalistas (Monakor, 2003), también se ven beneficiados pues en el proceso de descomposición del detritus se resuspenden partículas orgánicas que pueden ser ingeridas (Espinosa-Gutiérrez, 2016). Además, considerando que la complejidad estructural de las raíces del lirio brinda un mayor espacio que puede funcionar como hábitat en comparación con el tratamiento sin planta,

es fácil entender que el tratamiento con plantas naturales brindó mayor cantidad de alimento y espacio necesarios para soportar una la capacidad de carga mayor para ambas especies.

Finalmente, el efecto de las macrófitas sobre el zooplancton no puede generalizarse, esto debido a que depende de numerosos factores: 1) del tipo de macrófita, la especie, distribución y densidad; 2) del tipo de zooplancton, la especie y la población y variante genética particular; así como de 3) características propias del sistema, tales como el clima, morfología y estado trófico del lago, presencia de distintos depredadores (p. ej., peces, macroinvertebrados, etc.), presencia de infoquímicos coespecíficos, etc. (véase Burks *et al.*, 2006). Por el lado de las plantas acuáticas, las macrófitas libreflotadoras han recibido menor atención que las macrófitas sumergidas o emergentes. En el presente estudio, el lirio acuático, una de las principales malezas acuáticas del mundo resultó tener un efecto positivo para los cladóceros *S. vetulus* y *C. brevilabris* en condiciones de laboratorio. Sin embargo, sería importante realizar estudios con agua proveniente de manchones densos de lirio acuático, o bien, realizar mesocosmos que permitieran cotejar los resultados encontrados en laboratorio. Pues, para entender el papel del lirio en los ecosistemas acuáticos, es necesario generar la evidencia que explique con qué componentes de la comunidad acuática el lirio interactúa teniendo un impacto positivo sobre ellos, como parece ser el caso de estas especies de cladóceros litorales, así como conocer a quiénes impacta de manera negativa y cómo lo hace.

References

- Andersen, R.A. (2005). *Algal Culturing Techniques*. New York: Academic Press. 578 p.
- Arditi, R., Perrin, N. & Saiäh, H. (1991). Functional responses and heterogeneities: an experimental test with cladocerans. *Oikos*, 60, 69–75.
- Boll, T. (2010). *Response of macroinvertebrates in lakes to biomanipulation and climate change* (PhD thesis). Dep. of Freshwater Ecology, NERI, Aarhus University & Institute of Biology, University of Southern Denmark. National Environmental Research Institute, Aarhus University, Denmark.
- Booker, J. & Cheruvilil, K.S. (2011). Are zooplankton food resources poor in the vegetated littoral zone of shallow lakes? *Freshwater Biology*, 56, 2459–2472.

- Boraas, M. E. (1980). A chemostat system for the study of rotifer- algal-nitrate interactions. In W. C. Kerfoot (Ed.), *The evolution and ecology of zooplankton communities* (pp. 173-182). Lebanon, NH: University Press of New England
- Bukovinszky, T., van Veen, F.J.F., Jongema, Y. & Dicke, M. (2008). Direct and indirect effects of resource quality on food web structure, *Science*, 319,804–807.
- Burks, R.L., Jeppesen, E. & Lodge, D.M. (2000). Macrophyte and fish chemicals suppress *Daphnia* growth and alter life-history traits. *Oikos*, 88, 139–148.
- Burks, R.L., Lodge, D.M., Jeppesen, E. & Lauridsen, T.L. (2002). Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*, 47, 343-365.
- Burks, R. L., Mulderij, G., Gross, E., Jones, J.I., Jacobsen, L., Jeppesen, E. & Van Donk, E. (2006). Center stage: the crucial role of macrophytes in regulating trophic interactions in shallow lake wetlands. In R. Bobbink, B. Beltman, J. T. A. Verhoeven & D. F. Whigham (Eds.), *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration* (pp. 37-59). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Cattaneo, A. & Kalff, J.. (1978). *Seasonal change on the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in Lake Memphremagog* (Que.-Vt.). *Hydrobiology*, 60, 135–144.
- Cerbin, S, van Donk, E. & Gulati, R.D. (2007). The influence of *Myriophyllum verticillatum* and artificial plants on some life history parameters of *Daphnia magna*. *Aquatic Ecology*, 41,263–271.
- Dodson, S.I., Cáceres C.E. and Rogers, D.C. (2010). Cladocera and other Branchiopoda. In Thorp, J.H. y Covich, A.P (Eds.), *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates* (pp. 773-827). 3rd ed. California, USA: Academic Press.
- Dorgelo J & Heykoop, M. (1985) Avoidance of macrophytes by *Daphnia longispina*. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 22, 3369–3372.
- Ebert, D. (2005). Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in *Daphnia* [Internet]. Switzerland: Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology, Universität Basel.
- Espinosa-Rodríguez, C.A. (2016). *Impacto de la macrófita invasora Egeria densa sobre la comunidad del zooplankton presente en la Presa Benito Juárez (Villa del Carbón, Edo. De México)* (Tesis de doctorado). Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.
- Gopal, B. (1987). *Aquatic Plant Studies 1. Water hyacinth*. New York: Elsevier Publishing.
- Gross, E.M. (2003). Allelopathy of aquatic autotrophs. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22, 313–339.
- Gross, E.M., Hilt, S., Lombardo, P. & Mulderij, G. (2007) Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton—state of art and open questions. *Hydrobiologia*, 584, 77–88.
- Grutters, B.M.C., Pollux, B.J.A., Verberk, W.C.E., Bakker, E.S. (2015). Native and non-native plants provide similar refuge to invertebrate prey, but less than artificial plants. *PLoS ONE* 10, 4, e0124455.
- Gutiérrez, M.F & Paggi, J.C. (2014). Chemical repellency and adverse effects of free-floating macrophytes on the cladoceran *Ceriodaphnia dubia* under two temperature levels. *Limnology*, 15, 37-45.
- Hart, E.A. & Lovvorn, J.R. (2003). Algal vs. macrophyte inputs to food webs of inland saline wetlands. *Ecology*, 84, 3317–26.

- Irvine, K., Moss, B. & Stansfield, J. (1990). The potential of artificial refugia for maintaining a community of large-bodied cladocera against fish predation in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 200/201, 379–389.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Davidson, T.A., Liu, Z., Mazzeo, N., Trochine, C., Özkan, K., Jensen, H.S., Trolle, D., Starling, F., Lazzaro, X., Johansson, L.S., Bjerring, R., Liboriussen, L., Larsen, S.E., Landkildehus, F., Egemose, S. & Meerhoff, M. (2012). Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication. *Advances in Ecological Research*, 47, 411–488.
- Jin, Z.H., Zhuang, Y.Y., Dai, S.G. & Li, T.L. (2003). Isolation and identification of extracts of *Eichhornia crassipes* and their allelopathic effects on algae. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 71, 1048–1052.
- Krebs, C.J. (1985). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 3rd ed. New York: Harper & Row.
- Kurtz, J.C., Yates, D.F., Macauley, J.M., Quarles, R.L., Genthner, F., Chancy, C.A. & Devereux, R. (2003). Effects of light reduction on growth of the submerged macrophyte *Vallisneria americana* and the community of root-associated heterotrophic bacteria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 291, 199–218.
- Laugaste, R. & Reunanen, M. (2005). The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi. *Hydrobiologia*, 547, 137–150.
- Lauridsen T.L. & Lodge, D.M. (1996). Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnology and Oceanography*, 41, 794–798.
- Manatunge, J., Asaeda, T. & Priyadarshana, T. (2000). The influence of structural complexity on fish–zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes*, 58, 425–438.
- Meerhoff, M., Mazzeo, N., Moss, B. & Rodríguez-Gallego, L. (2003). The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, 37, 377–391.
- Meerhoff, M. (2006): The structuring role of macrophytes on trophic dynamics in shallow lakes under a climate warming scenario (PhD thesis). Dept. of Biological Sciences, University of Aarhus and Dept. of Freshwater Ecology, NERI. National Environmental Research Institute, Denmark.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., de Mello, F.T., Clemente, J.M., Jensen, E., Lauridsen, T.L. & Jeppesen, E. (2007). Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus tropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52, 1009–1021.
- Molles, M. C. (2016). *Ecology: concepts and applications*. 7th edition. New York: McGraw-Hill Education.
- Monakor, A.B. (2003). *Feeding of freshwater invertebrates*. Bélgica: Kenobi Productions.
- Montiel-Martínez, A., Ciro-Pérez, J. & Corkidi, G. (2015). Littoral zooplankton-water hyacinth interactions: habitat or refuge?. *Hydrobiologia*, 755, 173–182.
- Mulderij, G., Mau, B., Van Donk, E. & Gross, E.M. (2007). Allelopathic activity of *Stratiotes aloides* on phytoplankton – Towards identification of allelopathic substances. *Hydrobiologia*, 584, 89–100.
- Penak, R. W. (1973). Some evidence for aquatic macrophytes as repellents for a limnetic species of *Daphnia*. *International Review of Hydrobiology*, 58, 569–576.

- Rommens, R., Maes, J., Dekeza, N., Inghelbrecht, P., Nihwatiwa, T., Holsters, E., Ollevier, F., Marshall, B. & Brendonck, L. (2003) The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic subtropical impoundment (Lake Chivero, Zimbabwe). I. Water Quality. *Archiv für Hydrobiologie*, 158, 373-388.
- Santer, B. (1996). Nutritional suitability of the dinoflagellate *Caratium furcoides* for four copepod species. *Journal of Plankton Research*, 18, 323– 333.
- Sarma, S.S.S. (1996). Rotifer ecotoxicology, Laboratory manual. México: UNAM, Iztacala.
- Sarma, S. S. S., Dumont, H.J. & Nandini, S. (2004). Interactions between the anomopod cladocerans *Ceriodaphnia dubia*, *C. cornuta*, *Simocephalus vetulus* and *S. serrulatus*, the aphanoneurid worn *Aeolosoma* sp., and the fish *Skiffia lermiae*: predation or competition, or both? *Hydrobiologia*, 526, 147-156.
- Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2005). *Rotíferos y Cladóceros en Xochimilco*. En: UNESCO Diagnóstico integrado “Proyecto para la identificación participativa de un plan de Rehabilitación integral del patrimonio cultural de Xochimilco”. Ref. 912/ MEX / 3001. México: UNESCO.
- Schou, M. O., Risholt, C., Lauridsen, T.L., Sondergaard, M., Grondkjaer, P., Jacobsen, L., Berg, S., Skov, C., Bruce, S. & Jeppesen, E. (2009). Restoring lakes by using artificial plant beds: habitat selection of zooplankton in a clear and turbid shallow lake. *Freshwater Biology*, 54, 1520–1531.
- Sculthorpe, C.D. (1985). *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Germany: Koeltz Scientific Books.
- Sharma A., Gupta, M.K. & Singhal, P.K. (1996). Toxic effects of leachate of water hyacinth decay on the growth of *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyta). *Water Research*, 10, 2281–2286.
- Smirnov, N.N. (2017). *Physiology of the cladocera*. 2nd. ed. UK: Academic Press.
- van Donk, E. & van de Bund, W.J. (2002). Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany*, 72, 261–274.
- Weber, C.I. (1993). *Methods for measuring the acute toxicity of effluents and receiving waters to freshwater and marine organisms*. 4th ed. Cincinnati: U.S.A. Environmental Protection Agency.
- Wu, Z.B., Deng, P., Wu, X.H., Luo, S. & Gao, Y.N. (2007). Allelopathic effects of the submerged macrophyte *Potamogeton malaianus* on *Scenedesmus obliquus*. *Hydrobiologia*, 592, 465-474.

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Discusión general

La depredación es uno de los factores clave que controla la estructura y dinámica de los ecosistemas (Welborn *et al.*, 1996). En algunos casos, los peces son considerados como el factor principal que determina la estructura de las comunidades (Jones y Sayer, 2003), así como el funcionamiento de las redes tróficas acuáticas (Teixeira de Mello *et al.*, 2009). Asimismo, se ha reconocido el papel importante de los peces estructurando las comunidades de zooplancton (Ning *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2011; Tavşanoğlu *et al.*, 2015).

La estructura de la comunidad de peces encontrados en la zona litoral en cuerpos de agua subtropicales y tropicales es diferente a la encontrada en las zonas templadas. En cuerpos de agua cálidos, existe una mayor diversidad, densidad y biomasa. Además, predominan los peces de menor tamaño con mayores tasas reproductivas y más altos niveles de actividad (Meerhoff *et al.*, 2007; Teixeira de Mello *et al.*, 2009; Brucet *et al.* 2010). Todas estas diferencias aunadas a la poca piscivoría y mayor omnivoría, someten al zooplancton a una mayor presión de depredación en estos sistemas (Burks *et al.*, 2002; Meerhoff *et al.*, 2006 plants; Meerhoff *et al.*, 2007; Arcifa *et al.*, 2013).

Ante la presión de depredación y, entre otras razones, por su capacidad de brindar refugio, algunos autores consideran que las macrófitas juegan un papel fundamental en la estructura y función de los ecosistemas acuáticos templados y tropicales (Henry-Silva *et al.*, 2008; Padial *et al.*, 2009), en particular, de las comunidades zooplanctónicas (Burks *et al.*, 2002; Fontanarrosa *et al.*, 2010). Por otro lado, existen autores que consideran que las plantas en los sistemas acuáticos subtropicales y tropicales no poseen la capacidad para disminuir la alta presión de depredación (Meerhoff, 2006). Otros autores sugieren que a densidades aproximadas de 2 peces m⁻², se disminuye la eficiencia del refugio (Schriver *et*

al., 1995), o bien, incrementos estacionales de peces pequeños bajo las macrófitas puede anular cualquier efecto de refugio (véase Burks *et al.*, 2002).

Sin embargo, en situaciones de alto riesgo de depredación visual, como sucede en Xochimilco, ese riesgo estará latente tanto en la zona pelágica como en la litoral. Aunque en el presente estudio no se midieron la densidad y biomasa de los peces en Xochimilco, el impacto negativo de estos peces ha sido tal que se han realizado programas de extracción masiva. De esta manera, de 2004 a 2008 se consiguió la extracción de 90 toneladas de carpa y tilapia (Zambrano y Valiente 2008), mientras que de 2008 a 2012 se extrajeron 200 toneladas. En el Informe final del “Programa de análisis y restauración del Sistema Lacustre y el ajolote”, se reporta una biomasa estimada de 917,200 kg ha⁻¹ (8,231,305.19 individuos) de tilapia (Zambrano *et al.*, 2013). Esta biomasa fue estimada por el modelo Lincoln-Petersen; videos de la pesca intensiva realizada en Xochimilco están disponibles en: <https://www.youtube.com/watch?v=pBfNHwpw1JQ> y <https://www.youtube.com/watch?v=o0GrTz8aZpc>.

Estos valores altos de biomasa son más impresionantes (casi cinco ordenes de magnitud) cuando se comparan contra los valores de biomasa que se consideran suficientemente altos para provocar la desaparición del zooplancton de tamaño grande: 20 kg ha⁻¹ (Meerhoff *et al.*, 2002).

De esta manera, en Xochimilco, aún con riesgo de depredación en la zona litoral, el zooplancton de mayor tamaño localizado en esa zona tendrá ventaja sobre el que se quede en la zona pelágica. Lo anterior debido a la menor cantidad de luz que penetra (Nurminen *et al.*, 2007) y a la heterogeneidad estructural (Padial *et al.*, 2009) como consecuencia de la presencia de las plantas, pues ambas dificultarán la depredación por parte de los peces.

La eficiencia como refugio por parte de las macrófitas depende no sólo del grado de impacto de la depredación. También depende de factores que involucran directamente a la planta como son la especie a la que pertenece (sus características físicas y químicas intrínsecas) (Meerhoff *et al.*, 2007; Grutters *et al.*, 2015) y su densidad (Burks *et al.*, 2002).

En primer lugar, las distintas formas de vida de las plantas acuáticas afectan diferencialmente la eficiencia de los peces en la captura de las presas y su forma de alimentación (Dionne y Folt, 1991). Así, el resultado de las interacciones entre la planta acuática y el resto de los componentes de la comunidad biológica, seguramente dependerá del tipo de macrófita que se trate y las características del sistema. En algunos casos las interacciones con las macrófitas son especie-específicas (Grutters *et al.*, 2015). Por otro lado, conforme aumenta la densidad de las macrófitas, aumenta la eficiencia del refugio (Lauridsen *et al.*, 1999; Burks *et al.*, 2002). Si los manchones de plantas son muy grandes, las concentraciones de oxígeno disminuirán, excluyendo a los peces de estas zonas (Moss, 1990). Las bajas concentraciones de oxígeno también afectan la diversidad y abundancia de macroinvertebrados (Masifwa *et al.*, 2001). En Xochimilco se han registrado concentraciones menores de oxígeno disuelto en canales con presencia de lirio (Quiroz-Flores *et al.*, 2008). Sin embargo, el efecto de la hipoxia o anoxia debajo de los manchones de lirio acuático sobre el zooplancton es un tema pendiente por esclarecer.

De la misma manera, el resto de las interacciones directas e indirectas del lirio acuático con el resto de los organismos acuáticos es poco conocido. Con respecto al zooplancton, de los efectos alelopáticos y su papel como refugio contra la depredación por peces, se sabe muy poco (Meerhoff y Mazzeo, 2004).

En el caso de Xochimilco, los resultados del presente trabajo sugieren que la estructura de la comunidad zooplanctónica está dada, principalmente, por la alta depredación por peces. Asimismo, el lirio acuático provee hábitat y refugio para algunos organismos del

zooplancton, mostrándose así, una distribución horizontal diferencial de los cladóceros y los copépodos ciclopoideos, donde estos grupos se localizaron asociados al lirio acuático. Es decir, en ausencia de lirio, ausencia del zooplancton de talla grande (véase Capítulo 2).

Además de proveer hábitat y refugio, la presencia física y química de la planta tuvo efectos positivos en el crecimiento poblacional de dos especies de cladóceros litorales. Todos estos resultados sugieren que algunos organismos del zooplancton se ven beneficiados con la presencia del lirio acuático. Sin embargo, no perdamos de vista el panorama completo.

En Xochimilco es evidente que el lirio acuático ha tenido un fuerte impacto sobre el resto de la flora acuática. Ya desde 1988, Novelo y Gallegos, se refieren a ella como la planta de mayor importancia en el sistema chinampero. Actualmente, en algunos canales es la planta acuática dominante, en otros, es la única. Tal vez esta es la principal razón por la cual se observó la asociación lirio acuático- zooplancton encontrada en Xochimilco. Evaluar la preferencia del zooplancton de Xochimilco por el lirio acuático sobre otras especies de macrófitas es un tema pendiente e importante por aclarar.

Los efectos positivos del lirio sobre algunos componentes del zooplancton de Xochimilco no son razón suficiente para conservarlo en los canales, o bien, para dejar que los invada. Sin embargo, si brindan información para inferir que, si éste sigue siendo retirado totalmente, sin ser sustituido o al menos conservado en áreas controladas, el zooplancton de talla grande, de por sí escaso, se verá severamente afectado. Esta disminución o inclusive ausencia del zooplancton en zonas sin vegetación afectaría la estructura y función de las redes tróficas acuáticas.

Por tal motivo, el programa de control del lirio debe considerar que, al ser la planta dominante en el sistema, está siendo usada como hábitat y refugio de diversos organismos

y tomar acciones alternativas como serían, la reintroducción de macrófitas nativas. Asimismo, deben llevarse a cabo programas que prevengan la introducción de especies, pues, cuando se trata de especies con un establecimiento exitoso, es muy claro que su erradicación suele ser costosa, difícil y en algunos casos, imposible.

Conclusiones generales

- La distribución de los rotíferos y copépodos calanoides en el lago Xochimilco no está determinada por la presencia o ausencia del lirio ni por el tamaño de los canales. Sin embargo, a pesar de que la distribución de cladóceros y copépodos ciclopoideos tampoco está relacionada con el tamaño del canal, la presencia del lirio acuático si fue un factor importante para explicar su distribución y abundancia. En canales donde no hay lirio acuático, las densidades de cladóceros y copépodos ciclopoideos son significativamente más bajas que donde existe la planta, en algunos casos incluso, no se registraron microcrustáceos en sitios con ausencia de la planta.
- El cladócerco colector, *C. brevilabris* usa al lirio acuático como hábitat, mientras que para *S. vetulus*, un cladócerco litoral filtrador, la planta es usada como refugio ante el riesgo a la depredación por peces.
- Tanto la presencia química (exudado) del lirio acuático como la planta *per se*, tienen un impacto positivo en el crecimiento poblacional de cladóceros litorales de hábitos distintos. La capacidad de carga alcanzada en presencia del 100% de exudado es de al menos el doble para *C. brevilabris* y *S. vetulus*. En presencia física de la planta, la capacidad de carga es 30% mayor para *S. vetulus* y de más del doble para *C. brevilabris*.
- La distribución de dos de los principales grupos de zooplancton epicontinental está asociada al lirio acuático y la planta tiene un efecto positivo en la eficiencia biológica de las especies de zooplancton evaluadas. Así, se puede inferir que el lirio acuático tiene un papel fundamental en la dinámica y estructura de los ensamblados

zooplanctónicos y, en consecuencia, en las comunidades acuáticas en el Lago Xochimilco.

- A la par del programa de remoción del lirio acuático, para no afectar negativamente a un eslabón tan importante de las redes tróficas como es el zooplancton, se deberían tomar acciones alternativas/paralelas como serían, la reintroducción de macrófitas nativas. En la medida de lo posible, deben analizarse las repercusiones de las (re)introducciones y extracciones de organismos antes de implementar los programas que las involucren.

Referencias

Adams, C.S., Boar, R.R., Hubble, D.S., Gikungu, M., Harper, D.M., Hickley, P. & Tarras-Wahlberg, N. (2002). The dynamics and ecology of exotic tropical species in floating plant mats: Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia*, 488, 115-122.

Alva-Martínez, A.F., Benítez-Díaz, M.M., Bojórquez-Castro, L., Cabeza de Vaca-Inclán, F.A., Castellanos-Páez, M.E., Cuenca-Munguía, H.J., Del Río-Camacho, I., Esquivel-Herrera, A., Ferrara-Guerrero, M.J., Figueroa-Torres, M.G., Garza-Mouriño, G., López-Hernández, M., Miranda-Tello, L., Moran-Villa, V., Moreno-Álvarez, C.C., Páez-Ramírez, T.P., Ramos-Espinosa, G. & Soto-Castor, R. (2005a). Recursos hídricos: calidad. En: UNESCO Diagnóstico integrado "Proyecto para la identificación participativa de un plan de Rehabilitación integral del patrimonio cultural de Xochimilco". Ref. 912/ MEX / 3001. México: UNESCO.

Alva-Martínez, A.F., Cabeza de Vaca Inclán, A., Luna Pabello, V. & Moreno Álvarez, C. (2005b). Recursos hídricos: tratamiento. En: UNESCO Diagnóstico integrado "Proyecto para la identificación participativa de un plan de Rehabilitación integral del patrimonio cultural de Xochimilco". Ref. 912/ MEX / 3001. México: UNESCO.

Arcifa, M. S., Bunioto, T. C., Peticarrari, A. & Minto, W. J. (2013). Diel horizontal distribution of microcrustacean and predators throughout a year in a shallow neotropical lake. *Brazilian Journal of Biology*, 73, 103-114.

Balirwa, J.S. (1995). The Lake Victoria environment: its fisheries and wetlands – a review. *Wetlands Ecology and Management*, 3, 209-224.

Bich, N.N., Yaziz, M.I. & Bakti, N.A.K. (1999). Combination of *Chlorella vulgaris* and *Eichhornia crassipes* for wastewater nitrogen removal. *Water Research*, 33, 2357-2362.

Błędzki, L.A. & Rybak, J.I. (2016). *Freshwater crustacean zooplankton of Europe: Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis*. Switzerland: Springer International Publishing. 917 p.

Blindlow, L. (1987). The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes-the neutral substrate hypothesis tested. *Aquatic Botany*, 29, 157-168.

- Breña-Puyol, A.F., Carrillo, J., Cervantes, J. Márquez, A. y Naranjo, M. (2005). Recursos hídricos: cantidad. En: UNESCO Diagnóstico integrado "Proyecto para la identificación participativa de un plan de Rehabilitación integral del patrimonio cultural de Xochimilco". Ref. 912/ MEX / 3001. México: UNESCO.
- Brucet, S., Boix, D., Quintana, X.D., Jensen, E., Nathansen, L.W., Trochine, C., Meerhoff, M., Gascón S. & Jeppesen, E. (2010). Factors influencing zooplankton size structure at contrasting temperatures in coastal shallow lakes: implications for effects of climate change. *Limnology and Oceanography*, 55, 1697–1711.
- Burks, R.L., Lodge, D.M., Jeppesen, E. & Lauridsen, T.L. (2002). Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*, 47, 343-365.
- Caraballo, C. (2006). Xochimilco: ¿Un atractivo turístico con destino saludable? En CONACULTA, *Patrimonio Cultural y Turismo; Cuaderno 14 Planeando Sobre el Turismo Cultural* (pp. 119-135). México: CONACULTA.
- Cerbin, S, van Donk, E. & Gulati, R.D. (2007). The influence of *Myriophyllum verticillatum* and artificial plants on some life history parameters of *Daphnia magna*. *Aquatic Ecology*, 41,263–271.
- Cervantes-Sánchez, J.M & Rojas-Rabiela, T. (2000). Introducción del lirio acuático (*Eichhornia crassipes*) a México durante el porfiriato. *Quipu*, 13, 177-190.
- Clavero, M. & García-Berthou, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20, 110.
- Cuda, J.P. & Hornby, J.A. (1995). Evaluation of *Lagenidium giganteum* for biocontrol of Florida *Mansonia* mosquitoes. (Final Report. 05-037-113. 1-44). Florida, USA: *Hillsborough County Board of County Commissioners*.
- Dionne, M. & Folt, C. L. (1991). An experimental analysis of macrophyte growth forms as fish foraging habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 123-131.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E., Gutiérrez-Aguirre, M.A., Silva-Briano, M., Granados, J. & Garfias, T. (2008). *Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México*. Guía ilustrada. México: El Colegio de la Frontera Sur. 322pp
- Espinosa-Rodríguez, C.A., Valencia-Del Toro, G., Sarma, S.S.S & Nandini, S. (2016). Allelopathy activity and chemical analysis of crude extracts from *Egeria densa* on selected phytoplankton species. *Allelopathy Journal*, 37, 147-160.
- Fontanarrosa, M.S., Chaparro, G., de Tezanos Pinto, P., Rodriguez, P. & O'Farrell, I. (2010). Zooplankton response to shading effects of free-floating plants in shallow warm temperate lakes: a field mesocosm experiment. *Hydrobiologia*, 646, 231–242.
- Frodge, J.D., Thomas, G.L. & Pauley, G.B. (1990). Effects of canopy formation by floating and submergent aquatic macrophytes on the water quality of two shallow Pacific Northwest lakes. *Aquatic Botany*, 38, 231-248.
- Gilbert, J.J. (1998). Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 33, 1286 –1303.
- Gopal, B. (1987). *Aquatic Plant Studies 1. Water hyacinth*. New York: Elsevier Publishing.
- Grutters, B.M.C., Pollux, B.J.A., Verberk, W.C.E., Bakker, E.S. (2015). Native and non-native plants provide similar refuge to invertebrate prey, but less than artificial plants. *PLoS ONE* 10, 4, e0124455.

- Gutiérrez, L.E, Arreguín, C.F., Huerto, D.R. & Saldaña, F.P. (1994). Control de malezas acuáticas en México. *Ingeniería Hidráulica en México*, 9, 15-34.
- Hansen, J.P., Sagerman, J. & Wikström, S.A. (2010). Effects of plant morphology on small-scale distribution of invertebrates. *Marine Biology*, 157, 2143–2155.
- Henry-Silva, G.G., Camargo, A.F.MM. & Pezzato, M.M. (2008). Growth of free-floating aquatic macrophytes in different concentrations of nutrients. *Hydrobiologia*, 610, 153-160.
- Heard, T.A. & Winterton, S.L. (2000). Interactions between nutrient status and weevil herbivory in the biological control of water hyacinth. *Journal of Applied Ecology*, 37, 117-127.
- Iglesias, C., Goyenola, G., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Rodo, E. & Jeppesen, E. (2007). Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia*, 584, 179-189.
- Iglesias, C., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Lacerot, G., Clemente, J.M., Scasso, F., Kruk, C., Goynola, G., García-Alonso, J., Amsinck, S.L., Paggi, J.C., de Paggi, J. & Jeppesen, E. (2011). High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*, 667, 133-147.
- Jayaweera, M. W. & Kasturiarachchi, J.C. (2004). Removal of nitrogen and phosphorus from industrial wastewaters by phytoremediation using water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms). *Water Science and Technology*, 50, 217-25.
- Jin, Z.H., Zhuang, Y.Y., Dai, S.G. & Li, T.L. (2003). Isolation and identification of extracts of *Eichhornia crassipes* and their allelopathic effects on algae. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 71, 1048-1052.
- Jones, J. I. & Sayer, C.D. (2003). Does the fish-invertebrate-ériphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? *Ecology*, 84, 2155 – 2167.
- Kandasamy, M. & Vivekanandan, M. (1983): Biochemical composition of stigmatic exudate of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Aquatic Botany*, 16, 4147.
- Lampert, W. (1997). Zooplankton research: the contribution of limnology to general ecological paradigms. *Aquatic Ecology*, 31, 19-27.
- Lauridsen T.L. & Lodge, D.M. (1996). Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnology and Oceanography*, 41, 794–798.
- Lauridsen, T. L., Jeppesen, E., Mitchell, S.F., Lodge, D.M. & Burks, R.L. (1999). Diel variation in horizontal distribution of *Daphnia* and *Ceriodaphnia* in oligotrophic and mesotrophic lakes with contrasting fish densities. *Hydrobiologia*, 409: 241-250.
- Lowe, S. Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database*. Invasive species specialist group (ISSG). New Zealand: Hollands Printing Ltd.
- Manatunge, J., Asaadaa, T. & Priyadarshana, T. (2000). The influence of structural complexity on fish–zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes*, 58, 425–438.

- Masifwa, W.F., Twongo, T. & Denny, P. (2001). The impact of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms on the abundance and diversity of aquatic macroinvertebrates along the shores of northern Lake Victoria, Uganda. *Hydrobiologia*, 452, 79-88.
- Meerhoff, M., Rodríguez-Gallego, L. & Mazzeo, N. (2002). Potencialidades y limitaciones del uso de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms en la restauración de lagos hipereutróficos subtropicales. En: Fernández, A. y G. Chalar (Eds.) *Agua en Iberoamérica: de la limnología a la gestión en Sudamérica* (pp 61-74). Buenos Aires: CYTED XVII.
- Meerhoff, M. y Mazzeo, N. (2004). Importancia de las plantas flotantes libres de gran porte en la conservación y rehabilitación de lagos someros de Sudamérica. *Ecosistemas*, 13, 13–22.
- Meerhoff, M. (2006): The structuring role of macrophytes on trophic dynamics in shallow lakes under a climate warming scenario (PhD thesis). Dept. of Biological Sciences, University of Aarhus and Dept. of Freshwater Ecology, NERI. National Environmental Research Institute, Denmark.
- Meerhoff, M, Fosalba, C., Bruzzone, C., Mazzeo, N., Noordoven, W. & Jeppesen, E. (2006). An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology*, 51, 1320-1330.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., de Mello, F.T., Clemente, J.M., Jensen, E., Lauridsen, T.L. & Jeppesen, E. (2007). Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus tropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52, 1009-1021.
- Minakawa, N., Dida, G.O., Sonye, G.O., Futami, K. & Njenga, S.M. (2012) Malaria vectors in lake Victoria and adjacent habitats in western Kenya. *PLoS ONE*, 7, e32725.
- Miranda, M.G. & Lot, A. (1999). El lirio acuático: ¿una planta nativa de México? *Ciencias*, 53, 50-54.
- Montiel-Martínez, A., Ciro-Pérez, J. & Corkidi, G. (2015). Littoral zooplankton-water hyacinth interactions: hábitat or refuge?. *Hydrobiologia*, 755, 173-182.
- Moss, B. (1990) Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant-communities are important components. *Hydrobiologia*, 200, 367–377.
- Nandini, S., Ramírez-García, P & Sarma, S.S.S. (2005). Seasonal variations in the species diversity of planktonic rotifers in Lake Xochimilco, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, 20, 287-294.
- Ning, N.S.P., Nielsen D.L., Hillman T.J. & Suter, P.J. (2010). The influence of planktivorous fish on zooplankton resting-stage communities in riverine slackwater regions. *Journal of Plankton Research*, 32, 411 – 421.
- Novelo, R.A. & Gallegos, M. M. (1988). Estudio de la flora y la vegetación acuática relacionada con el sistema de chinampas en el sureste del Valle de México. *Biótica*, 13, 121-139.
- Novelo, A. 2005. Flora terrestre y acuática de Xochimilco. En: UNESCO Diagnóstico Integrado “Proyecto para la identificación participativa de un plan de Rehabilitación integral del patrimonio cultural de xochimilco”. Ref. 912/ MEX / 3001. México: UNESCO.
- Nurminen, L., Horppila, J. & Pekcan-Hekim, Z. (2007). Effect of light and predator abundance on the habitat choice of plant- attached zooplankton. *Freshwater Biology*, 52, 539–548.
- Ochekwu, E. B. & Madagwa, B. (2013). Phytoremediation potentials of water Hyacinth *Eichhornia crassipes* (mart.) Solms in crude oil polluted water. *Journal of Applied Sciences and Environmental Management*, 17, 503-507.

Ofulla, A.V.O., Karanja, D., Omondi, R., Okurut, T., Matano, Jembe, A.T., Abila, R., Boera, P. & Gichuki, J. (2010). Relative abundance of mosquitoes and snails associated with water hyacinth and hippo grass in the Nyanza gulf of Lake Victoria. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 15: 255–271.

Organisation for Economic Co-operation and Development. (1982). *Eutrophication of waters: monitoring, assessment and control*. Washington, D.C: Organisation for Economic Co-operation and Development; Sold by OECD Publications and Information Center.

Padial, A. A., Thomaz, S.M. & Agostinho, A.A. (2009). Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia*, 624, 161–170.

Quiroz-Flores, A., Miranda-Arce, M.G. & Lot-Helgueras, A. (2008). Estudio comparativo de algunas variables físico-químicas del agua en canales secundarios de Xochimilco con y sin *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms-Laubach. *Polibotánica*, 25, 127-133.

Rezania, S., Ponraj, M., Talaiekhosani, A., Mohamad, S.E., Din, M.F.M., Taib, S.M., Sabbagh, F. & Sairan, F.M. (2015). Perspectives of phytoremediation using water hyacinth for removal of heavy metals, organic and inorganic pollutants in wastewater. *Journal of Environmental Management*, 163, 125-133.

Rodríguez, T.M. (1990). *Plantas Nocivas y Cómo combatirlas. Vol. 2*. México: Ed. Limusa.

Schriver, P., Bøgestrand, J., Jeppesen, E. & Søndergaard, M. (1995). Impact of submerged macrophytes on fish–zooplankton–phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow trophic lake. *Freshwater Biology*, 33, 255–270.

SEMARNAT. (2016). *Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales. Indicadores Clave, de Desempeño Ambiental y de Crecimiento Verde. Edición 2015*. México: SEMARNAT.

Sharma A., Gupta, M.K. & Singhal, P.K. (1996). Toxic effects of leachate of water hyacinth decay on the growth of *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyta). *Water Research*, 10, 2281–2286.

Simberloff, D. (2000). Nonindigenous species: a global threat to biodiversity and stability. In: Raven, P. & Williams, T. (Eds.) *Nature and Human Society: the Quest for a Sustainable World*. Washington, DC: National Academy Press.

Tavşanoğlu, U.N., Brucet, S., Levi, E.E., Bucak, T., Bezirci, G., Özen, A., Johansson, L.S., Jeppesen, E. & Beklioğlu, M. (2015). Size-based diel migration of zooplankton in Mediterranean shallow lakes assessed from in situ experiments with artificial plants. *Hydrobiologia*, 753, 47–59.

Teixeira de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z. & Jeppesen, E. (2009). Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, 54, 1202–1215.

Toft, J.D., C.A. Simenstad, J.R. Cordell & Grimaldo, L.F. (2003). The effects of introduced water hyacinth on habitat structure, invertebrate assemblages, and fish diets. *Estuaries*, 26, 746-758.

Torrano, M. (2016) *Sanean de lirio acuático casi la totalidad de canales lacustres en Xochimilco*[en línea]. Disponible en: <<http://www.noticiasmvs.com/#!/noticias/sanean-de-lirio-acuatico-casi-la-totalidad-de-canales-lacustres-en-xochimilco-356>>[fecha de consulta: 7 octubre 2016].

- Ultsch, G.R. (1973). The effect of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) on the microenvironment of aquatic communities. *Archiv für Hydrobiologie*, 72, 460-473.
- Valiente E. (2006). *Efecto de las especies introducidas en Xochimilco para la rehabilitación del hábitat del ajolote (Ambystoma mexicanum)* (Tesis de maestría en Restauración). Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Villamagna, A.M. & Murphy, B.R. (2010). Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. *Freshwater Biology*, 55, 282-298.
- Von Bertrab, T.A.I. (2013). *De tilapias, chinampas y ajolotes: Discursos sobre la restauración ecológica en el Lago de Xochimilco* (Tesis de doctorado en Sociología). Posgrado en Ciencias Políticas y Sociales, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Welborn, G.A., Skelly, D.K. & Werner, E.E. (1996). Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 337-363.
- Wilson, J.R., Holst, N. & Rees, M. (2005). Determinants and patterns of population growth in water hyacinth. *Aquatic Botany*, 81, 51-67.
- Yan, S.H., Song, W. & Guo, J.Y. (2016). Advances in management and utilization of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in aquatic ecosystems – a review. *Critical Reviews in Biotechnology*, 26, 1-11.
- Yongo, E., Outa, N. & Ngodhe, S.O. (2017). Effects of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* Solm) infestation on water quality, fish species diversity and abundance in the Nyanza Gulf of Lake Victoria, Kenya. *International Journal of Fisheries and Aquatic Research*, 2, 08 – 10.
- Zambrano, L. & Macías-García, C. (2000). Impact of introduced fish for aqua-culture in Mexican freshwater systems. En R. Claudi & J. H. Leach (Eds.), *Non-indigenous Freshwater Organisms* (pp. 113-124). USA: Lewis Publishers.
- Zambrano, L., Perrow, M.R., Sayer, C.D., Tomlinson, M.L. & Davidson, T.A. (2006). Relationships between fish feeding guild and trophic structure in English lowland shallow lakes subject to anthropogenic influence: implications for lake restoration. *Aquatic Ecology*, 40:391-405.
- Zambrano, L. & Valiente, E. (2008). *Informe final de actividades del Proyecto Mitigación del impacto de las especies introducidas en la zona lacustre de Xochimilco*. Laboratorio de Restauración Ecológica, Instituto de Biología, UNAM.
- Zambrano, L., Contreras, V., Mazari-Hiriart, E.M & Zarco-Arista, A.E. (2009). Spatial heterogeneity of water quality in a highly degraded tropical freshwater ecosystem. *Environmental Management*, 43,249–263.
- Zambrano, L., Valiente, E. & Vander Zanden, M.J. (2010). Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions*, 12, 3061-3069.
- Zambrano, L; Valiente, E; Sastré, L; Tovar, A; Sumano, C; Levy, K; Gimenez, Joaquín, Almazán, M & López, P. (2013). *Informe final: Programa de Análisis y Restauración del sistema lacustre de Xochimilco y de Ajolote, Segunda Etapa*. México: Laboratorio de Restauración Ecológica, Instituto de Biología, UNAM

Zambrano, L; Tovar, A; Sumano, C; Ayala, C., Rubio, M. & Trejo, M. (2014). *Informe final: Estudio Rehabilitación de la red chinampera y del hábitat de especies nativas de Xochimilco, Tercera etapa*. México: Laboratorio de Restauración Ecológica, Instituto de Biología, UNAM