



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**EFFECTO DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS DEPREDADORES SOBRE LA
COMUNIDAD ZOOPLANCTÓNICA EN RELACIÓN CON DIFERENTES TIPOS DE
HÁBITAT EN LA PRESA BENITO JUÁREZ EN EL ESTADO DE MÉXICO.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

LIGIA RIVERA DE LA PARRA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. SINGARAJU SRI SUBRAHMANYA SARMA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, JULIO 2021.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**EFFECTO DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS DEPREDADORES SOBRE LA
COMUNIDAD ZOOPLANCTÓNICA EN RELACIÓN CON DIFERENTES TIPOS DE
HÁBITAT EN LA PRESA BENITO JUÁREZ EN EL ESTADO DE MÉXICO.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

LIGIA RIVERA DE LA PARRA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. SINGARAJU SRI SUBRAHMANYA SARMA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, 2021.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

OFICIO CPCB/600/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **26 de abril de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **RIVERA DE LA PARRA LIGIA** con número de cuenta **301126856** con la tesis titulada **“EFECTO DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS DEPREDADORES SOBRE LA COMUNIDAD ZOOPLANCTÓNICA EN RELACIÓN CON DIFERENTES TIPOS DE HÁBITAT EN LA PRESA BENITO JUÁREZ EN EL ESTADO DE MÉXICO.”**, realizada bajo la dirección del **DR. SINGARAJU SRI SUBRAHMANYA SARMA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA
Vocal: DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ MÁRQUEZ
Secretario: DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
Suplente: DRA. PATRICIA BONILLA LEMUS
Suplente: DR. JOSÉ LUIS GAMA FLORES

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 22 de junio de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

- **Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.**
- **A la beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), CVU: 336216**
- **A PAPIIT- IG200820 por el apoyo**
- **A mi tutor principal:
Dr. Singaraju Sri Subrahmanya Sarma**
- **A los miembros del Comité Tutor:
Dr. Alfonso Lugo Vázquez
Dr. Javier Carmona Jiménez**

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Singaraju Sri Subrahmanya Sarma, por su apoyo, atención y paciencia a pesar de las dificultades y del tiempo, por todas sus enseñanzas, dedicación, y consejos que me ayudaron tanto a la realización de esta tesis como a mi formación y superación personal. Muchas gracias por todo.

A los Doctores Alfonso Lugo Vázquez y Javier Carmona Jiménez por ser parte de mi comité tutorial. Gracias por todos los consejos tanto personales como académicos que me brindaron a lo largo de este tiempo, les agradezco su confianza y enseñanzas que ayudaron a enriquecer y mejorar mi proyecto de investigación.

A la Dra. Nandini Sarma, que siempre tuvo una sonrisa y un buen consejo para mi. Gracias por todo el apoyo que me brindó durante la realización de mi tesis, tanto académica como personalmente. Agradezco su confianza y las múltiples enseñanzas de vida que quedarán siempre conmigo.

Al Dr. Sergio Cházaro Olvera, Dr. José Luis Gómez Márquez, Dra. Patricia Bonilla Lemus y Dr. José Luis Gama Flores. Gracias por su dedicación, críticas y comentarios que permitieron el mejoramiento de la tesis y la realización del examen de grado.

A la M. en C. Laura Peralta Soriano por su apoyo en la extracción y cuantificación de clorofilas durante el trabajo de campo.

A la Dra. Elvia Lucía Pavón Meza, por su apoyo y sabios consejos dentro y fuera de la ciencia. Gracias por la gran amistad y confianza.

A Georgina García Morán por su apoyo académico y personal, muchas gracias por las pláticas, el apoyo y la motivación que siempre me brindaste.

A mis padres y hermano, por su amor y apoyo incondicional que son la base de todo lo que soy y lo que seré. Los amo.

A Cris que es mi todo en uno, gracias por todo tu amor, apoyo, insistencia, motivación, ayuda y paciencia. Por entender y apoyar mis locas decisiones. Por estar conmigo en las largas jornadas de trabajo. Definitivamente eres pieza clave de todo este proceso. Te amo.

A mis amigos de vida que siempre estuvieron apoyándome incondicionalmente, en especial a Cesar y Rosa que definitivamente fueron el combo perfecto para el doctorado, no solo se volvieron mis VIP's jeje, si no que gracias a su ayuda pude terminar en forma mis experimentos, además de nuestras pláticas que siempre fueron muy enriquecedoras y motivadoras para el desarrollo de la tesis. Su gran amistad es lo mejor que me llevo de todo este proceso.

Al Laboratorio de Zoología Acuática y sus integrantes que fueron y siguen siendo buenos amigos o compañeros con los que compartí horas de trabajo, aprendizaje y muchos buenos momentos. Gracias también por el apoyo que muchos de ustedes me brindaron en campo y laboratorio.

A todas las personas que estuvieron conmigo durante la realización de este proyecto y que me motivaron y apoyaron para la culminación del mismo.

DEDICATORIAS

**A mis padres.
A mi hermano.
A mi esposo.
A mi hijo.**

Índice

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES	11
JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA	17
HIPÓTESIS	17
OBJETIVOS	18
OBJETIVO GENERAL:.....	18
OBJETIVOS PARTICULARES:.....	18
MATERIALES Y MÉTODOS	19
ÁREA DE ESTUDIO.....	19
MEDICIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES EN CAMPO.....	20
RECOLECTA DE INVERTEBRADOS DEPREDADORES Y DE ZOOPLANCTON	20
ANÁLISIS DE LAS MUESTRAS EN LABORATORIO.....	21
RECOLECTA DE MACRÓFITAS.....	22
RECOLECTA DE PECES	22
PREFERENCIA ALIMENTARIA.....	22
RESPUESTAS FUNCIONALES	24
COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO.....	24
RESULTADOS	26
RESULTADOS DE CAMPO.....	26
RESULTADOS DE EXPERIMENTOS EN LABORATORIO	61
DISCUSIÓN	67
VARIABLES AMBIENTALES	67
ZOOPLANCTON.....	72
<i>ROTÍFEROS</i>	72
<i>MICROCRUSTÁCEOS</i>	77
MACROINVERTEBRADOS DEPREDADORES	84
ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y CAMBIOS ESTACIONALES	88
RELACIONES DEPREDADOR-PRESA.....	90
CONCLUSIONES	98
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	100
ANEXO I. ESQUEMATIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES DEPREDADOR-PRESA	112
ANEXO II. ARTÍCULO DE REQUISITO	113

RESUMEN

La depredación ha sido considerada como uno de los factores más importantes en la estructuración de las comunidades biológicas. En los sistemas acuáticos epicontinentales, los peces planctívoros han sido considerados como los depredadores más importantes que ejercen un fuerte efecto descendente sobre el zooplancton; sin embargo, en ausencia de peces, los macroinvertebrados depredadores podrían jugar un papel muy importante en el control de las poblaciones de zooplancton. Por otro lado, varios estudios en latitudes templadas han demostrado que las plantas acuáticas (macrófitas) son un factor determinante en la composición de la comunidad de macroinvertebrados y zooplancton; no obstante, en las zonas tropicales no es clara la relación macrófitas-macroinvertebrados-zooplancton. En este estudio se evaluó el impacto de la comunidad de invertebrados depredadores y de las variables físicas y químicas del agua, sobre la estructura de la comunidad del zooplancton metazoario en 4 zonas con diferentes especies de macrófitas en la Presa Benito Juárez en el estado de México durante un ciclo anual. Con los datos obtenidos de campo, se determinó la diversidad del índice de Shannon-Wiener y se compararon las comunidades de macroinvertebrados y zooplancton por separado con un análisis de similitud de Bray-Curtis. Además, se relacionaron los datos de los parámetros físicos y químicos con las abundancias de los macroinvertebrados y el zooplancton a través de un análisis de correspondencia canónica (CANOCO). Posteriormente, se aislaron las especies de depredadores macroinvertebrados más representativas de cada sitio (*Rhionaeschna multicolor*, *Ischnura* sp., *Chaetogaster* sp., *Macrocyclus fuscus* y *Asplanchnopus multiceps*) y se hicieron pruebas de preferencia alimenticia, respuestas funcionales y comportamiento alimentario. Los valores de oxígeno disuelto, pH, conductividad, clorofila *a*, profundidad y biomasa de las macrófitas mostraron diferencias estadísticas ($P < 0.05$) entre los sitios de muestreo. El CANOCO mostró que la presencia de las macrófitas fue determinante en la variación ambiental y en la estructura de la comunidad, ya que estuvieron fuertemente relacionadas a la presencia de varios taxones dominantes (*Trichocerca*, *Lecane*, *Lepadella*, bdelloideos, copépodos, zigópteros, anisópteros y oligoquetos). El análisis de Bray-

Curtis mostró que las comunidades de zooplancton y macroinvertebrados asociados a las macrófitas *Egeria densa* y *Nymphoides fallax* fueron similares, mientras que los ensamblajes en *Typha latifolia* y en la zona sin plantas formaron dos grupos separados.

Se concluyó que la estructuración de la comunidad zooplanctónica estuvo relacionada a variables bióticas y abióticas, las cuales variaron dependiendo de la especie de macrófita a la que estuvieron asociadas. Los sitios con mayor complejidad estructural (*E. densa* y *N. fallax*) determinaron una mayor diversidad asociada a su mayor heterogeneidad ambiental, lo cual, también se relacionó con una disminución de la depredación a causa de la interferencia estructural.

Durante los experimentos de laboratorio se observó que las preferencias variaron dependiendo de los hábitos de los depredadores, de las estrategias de las presas y de la presencia de macrófitas, siendo las náyades el invertebrado depredador más voraz, con el potencial de reducir fuertemente las abundancias del zooplancton (planctónico principalmente); sin embargo, esta voracidad puede verse afectada por la presencia de otros depredadores vertebrados e invertebrados. Por lo tanto, además de la estructura del hábitat y las estrategias contra la depredación que presente el zooplancton, estos factores también deben considerarse al momento de interpretar el efecto que puedan tener diferentes depredadores invertebrados sobre la estructuración de comunidades del zooplancton en cuerpos de agua.

ABSTRACT

During the last decades, predation has been considered one of the essential factors in structuring biological communities. In epicontinental aquatic systems, planktivorous fish have been considered the most critical predators that exert a strong top-down effect on zooplankton; however, in the absence of fish, predatory macroinvertebrates could play a crucial role in controlling zooplankton populations. On the other hand, several studies in temperate aquatic systems have shown that aquatic plants (macrophytes) are a determining factor in the composition of the macroinvertebrate and zooplankton community; however, in the tropics, the macrophytes-macroinvertebrates-zooplankton relationship is not clear. In this study, the impact of predatory invertebrates on the metazoan zooplankton community structure was evaluated in 4 areas with different macrophyte species in the Benito Juárez Reservoir during an annual cycle. Using the data obtained from the field, the Shannon-Wiener diversity was determined, and the macroinvertebrate and zooplankton communities were compared separately with a Bray-Curtis similarity analysis. Also, data of physical and chemical parameters were correlated to the abundances of macroinvertebrates and zooplankton through a canonical correspondence analysis (CANOCO). Subsequently, the most representative macroinvertebrate predator species from each site (*Rhionaeschna multicolor*, *Ischnura* sp., *Chaetogaster* sp., *Macrocyclus fuscus*, and *Asplanchnopus multiceps*) were isolated and tests of food preference, functional responses and feeding behavior were performed. The values of dissolved oxygen, pH, conductivity, chlorophyll a, depth, and biomass of the macrophytes showed statistical differences ($P < 0.05$) between the sampling sites. CANOCO showed that macrophytes were decisive in environmental variation and community structure since they were related to several dominant taxa (*Trichocerca*, *Lecane*, *Lepadella*, bdelloids, copepods, zygopterans, anisopterans, and oligochaetes). The Bray-Curtis analysis showed that the zooplankton and macroinvertebrate communities associated with the macrophytes *Egeria densa* and *Nymphoides fallax* were similar, while the assemblages in *Typha latifolia* and in the zone without plants formed two separate groups.

The zooplankton community structure was related to biotic and abiotic variables, which varied depending on the macrophyte structural complexity to which they were

associated. The sites with greater structural complexity (*E. densa* and *N. fallax*) determined a greater diversity associated with their environmental heterogeneity, which was also related to a decrease in predation due to structural interference. Results of the laboratory experiments showed that prey-preferences varied depending on predator habits, prey strategies, and the presence of macrophytes. Naiads were the most voracious invertebrate predators with a high potential of reducing the abundances of the zooplankton, primarily planktonic species. However, this voracity could be affected by the presence of another predator, vertebrate or invertebrate. Therefore, in addition to the habitat structure and the strategies against predation presented by zooplankton, these factors must also be considered when interpreting the effect that different invertebrate predators may have on the structuring of zooplankton communities in waterbodies.

INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos de mayor interés en ecología acuática es el estudio de las interacciones ecológicas que determinan la estructura de los organismos (Krebs, 1985; Lampert y Sommer, 2007). Estas interacciones son reguladas por una combinación de factores bióticos y abióticos (Rettig *et al.*, 2006). Por un lado, se ha apoyado la idea de que existe un control ambiental que es regulado por procesos abióticos (control ascendente o “bottom up”), durante el cual, los factores físicos y químicos del agua regulan fuertemente la estructura de los organismos. Por otro lado, existe la idea de que el control principal para la estructuración de las comunidades planctónicas se basa en procesos bióticos, dentro de los cuales la depredación (control descendente o “top-down”) y la competencia, son las dos principales interacciones que han sido consideradas dentro del funcionamiento de los diferentes ecosistemas (Murdoch y Bence, 1987; Rothhaupt, 1990; Dodson, 2005; Lampert y Sommer, 2007). Finalmente, se ha llegado a la conclusión de que ambos controles (bottom up y top down) actúan simultáneamente sobre las comunidades; sin embargo, dependiendo de las características de cada sistema, uno de ellos podría dominar y tendría un mayor efecto sobre la distribución y abundancia de los organismos.

La depredación ha sido considerada como uno de los factores más importantes en el modelaje de las comunidades y en la determinación de su densidad y estructura de las comunidades biológicas. La depredación es una interacción basada en el consumo de un organismo (presa) por otro (depredador), siempre y cuando la presa haya estado viva antes del ataque del depredador. Una de las características más importantes de la depredación, es que el depredador ejerce un impacto directo sobre la población de su presa, modificando así, la tasa de producción de sus recursos (Begon *et al.*, 2006). La depredación ocurre a través de la sucesión de cuatro fases: encuentro, reconocimiento de la presa/ataque, captura/manipulación de la presa e ingestión de la presa. La probabilidad de éxito del depredador en este proceso, está dada por el producto de las probabilidades de éxito del depredador en cada una de las fases mencionadas anteriormente (Greene, 1983).

La interacción depredador-presa puede ser directa o indirecta; la interacción directa implica un encuentro físico mediante el cual el depredador mata a la presa y la elimina del sistema. La interacción indirecta se lleva a cabo mediante señales químicas, en donde la presa recibe información acerca del riesgo de depredación existente en su ambiente por medio de la recepción de señales químicas (kairomonas) liberadas por los depredadores o por organismos de la misma especie (Brönmark y Hansson, 2012). De este modo, las presas pueden generar cambios en su comportamiento, morfología o historia de vida, dependiendo de cuál estrategia es la que le confiere una mayor eficiencia biológica a la población de individuos en riesgo (Weis y Candelmo, 2012). Cabe mencionar que casi todas las interacciones depredador-presa, ocurren dentro del contexto de una red trófica mucho más compleja, por lo que los cambios en la densidad poblacional de ciertos depredadores pueden ser dependientes de especies de niveles tróficos más altos o bajos (Abrams, 2001). También se debe considerar que la depredación es selectiva, por lo que diferentes depredadores tienen preferencias únicas sobre diferentes especies o tamaños de presas. Por lo anterior, es que existen dos grandes patrones de depredación selectiva: la depredación por vertebrados y la depredación por invertebrados (Dodson, 2005).

Dentro de los depredadores vertebrados planctívoros, los organismos más estudiados son los peces, ya que son considerados como los depredadores más importantes de los sistemas acuáticos debido a que todas las especies son planctívoras al menos en los estadios juveniles, provocando así, un control de tipo descendente sobre las comunidades de zooplancton (Diehl, 1992). La intensidad con la que el control descendente sucede depende de varios factores, entre ellos la presencia de macrófitas las cuales, pueden llegar a restringir el movimiento de los depredadores y reducir su habilidad para detectar y capturar a sus presas (Winfield 1986; Diehl, 1988; Engel, 1988; Tatrái y Herzig, 1995; Walker *et al.*, 2013). En este contexto se sabe que las macrófitas pueden modificar de diversas formas las

interacciones tróficas y otros aspectos del funcionamiento del cuerpo de agua donde se encuentran (Jeppesen *et al.*, 1998).

Uno de los papeles más importantes de las plantas acuáticas es que ofrecen refugio al zooplancton contra los depredadores (Savino y Stein, 1982; Timms y Moss, 1984; Jeppesen *et al.*, 1997; Burks *et al.*, 2002; Humphries *et al.*, 2011). Se ha reportado que la diversidad de zooplancton depende del volumen de macrófitas que haya en el cuerpo de agua y se ha observado que organismos como los copépodos ciclopoideos y *Ceriodaphnia* son más abundantes en zonas donde las plantas ocupan un mayor volumen, mientras que *Daphnia*, *Bosmina* y *Diaphanosoma* prefieren sitios con menor volumen de planta (Jeppesen *et al.*, 1998).

Por otro lado, la vegetación acuática provee de hábitat a muchos invertebrados depredadores, ya que existe asociada a ella, una muy alta diversidad de alimentos y refugio contra depredadores de niveles tróficos superiores y estabilidad microambiental para sus huevos y larvas. Estos invertebrados han demostrado tener un fuerte impacto de depredación sobre las poblaciones del zooplancton (Hampton *et al.*, 2000). Dentro de los ejemplos más conocidos encontramos a las larvas de odonatos (Lombardo, 1997), escarabajos distícidos y notonéctidos (Arnér *et al.*, 1998), coríxidos, ácaros de agua, hidras (Elliot *et al.*, 1997) y gusanos planos (Beisner *et al.*, 1996), entre otros.

Un aspecto importante para resaltar es que la diversidad taxonómica y densidad de los depredadores invertebrados epifíticos, están relacionadas con la densidad y forma de crecimiento o complejidad estructural de las macrófitas a las que están asociados, ya que se ha observado que conforme aumenta la biomasa de macrófitas y la complejidad estructural, el porcentaje de macroinvertebrados también incrementa (Diehl y Kornijów, 1998; Cheruvilil *et al.*, 2002). Por otro lado, Walker *et al.* (2013) mostraron que la diversidad de invertebrados varía dependiendo de la especie de macrófita, encontrando que las plantas que albergan un mayor porcentaje de macroinvertebrados depredadores son *Elodea*, *Ceratophyllum* y *Nymphaea*, mientras

que la planta emergente *Phragmites* presentó una dominancia de macroinvertebrados no depredadores (detritívoros, trituradores, raspadores, etc.).

Con respecto al zooplancton, desde 1988, Cyr y Downing encontraron que la densidad de macrófitas es responsable de la estructuración de las comunidades del zooplancton, observando que muchos invertebrados dependientes de la productividad primaria estaban fuertemente relacionados a la biomasa de las macrófitas. La relación del aumento de especies de zooplancton en zonas con altas densidades de macrófitas se ha explicado comúnmente con el hecho de que los cladóceros usan a las macrófitas como refugio contra la depredación de vertebrados e invertebrados (Jepessen *et al.*, 1997), mientras que los rotíferos que son depredados por larvas pequeñas de peces buscan refugio contra la depredación en zonas de plantas (Williamson, 1987). Estas aseveraciones actualmente se encuentran en debate, dado que, como ya hemos mencionado, el refugio que puede ofrecer la vegetación a una especie dependerá totalmente de las características de las plantas y su comunidad asociada a ella.

En la zona litoral, por otra parte, podemos encontrar una gran diversidad de macroinvertebrados depredadores con preferencias y comportamientos alimentarios muy variables. La diversidad taxonómica y densidad de los depredadores invertebrados epifíticos, están relacionados con: 1) la densidad y forma de crecimiento o complejidad estructural de las macrófitas a las que están asociados, 2) la abundancia y diversidad funcional de la comunidad de peces y su interacción con macrófitas y en un menor grado 3) la turbidez del agua (Cattaneo *et al.*, 1998; van de Meutter *et al.*, 2005). Por lo tanto, la presión por depredación que enfrente el zooplancton en la zona litoral puede llegar a ser muy variable.

Para entender las dinámicas depredador-presa, se han generado modelos como el de Lotka y Volterra (Lampert y Sommer, 2007) o el propuesto por Rosenzweig y MacArthur (1963), quienes describen y predicen la interacción entre un depredador y su presa; sin embargo, estos modelos son considerados únicamente como una base

para el estudio de las dinámicas depredador-presa, debido a que no logran integrar todos los factores que determinan la estabilidad o inestabilidad de las poblaciones involucradas en dichas interacciones. Debido a lo anterior, recientemente se han realizado muchos esfuerzos en conocer y estudiar cómo es que diferentes estrategias predatorias y antipredatorias, pueden afectar la estabilidad de la interacción depredador-presa (Abrams, 1992; Seger, 1992).

Existen varias maneras de poder evaluar el efecto de los depredadores sobre diferentes tipos de presas en condiciones de campo y laboratorio. Para un trabajo en campo es necesario conocer la dinámica de los componentes principales del sistema, y mediante muestreos constantes podemos describir como varían y si existe relación entre dos o más de ellos. Por ejemplo, podemos definir si el crecimiento poblacional de una especie o su disminución se ve relacionada con la presencia, ausencia, disminución o crecimiento de otro organismo. No obstante, estos trabajos de campo siempre tendrán que evaluar parámetros ambientales que también puedan estar teniendo un efecto en nuestros organismos, y además hay que considerar que, al ser un trabajo directo, muchas variables podrán escapar de nuestro alcance y muchas veces no podremos tener una certeza total de que los que estamos analizando es un “todo”. Por lo tanto, siempre se recomienda hacer experimentos de laboratorio, que ayuden a corroborar lo que se observó en campo (Weis y Candelmo, 2012)

En este sentido, se han desarrollado experimentos de laboratorio que evalúan la respuesta funcional, respuesta numérica, preferencia alimentaria, comportamiento alimentario, tiempo de manejo, etc. de los depredadores (Lampert y Sommer, 2007; Gliwicz, 2009). Este tipo de experimentos nos ayuda a entender el potencial efecto de los depredadores sobre sus presas de manera aislada sin otro tipo de interferencias (Resetarits y Bernardo, 1998). Existen algunos estudios que han evaluado el efecto de diferentes depredadores invertebrados sobre el zooplancton, por ejemplo, Adrian y Frost (1992) determinaron que la dieta de *Tropocyclops prassinus mexicanus* estaba principalmente compuesta de microalgas y rotíferos pudiendo consumir hasta el 100% de su peso en un solo día. McPeck (1990a, 1990b)

encontró que, en presencia y ausencia de peces, las larvas de odonato (Zygoptera: Coenagrionidae) eran los depredadores invertebrados más abundantes y que presentaban un comportamiento dependiente de la presencia de otros depredadores. Chowdhury *et al.* (1989) estudiaron el efecto de la depredación de la larva de odonato *Enallagma cyathigerum* con relación al tamaño y la densidad de sus presas. En sus resultados observaron que *E. cyathigerum* presentó una respuesta funcional tipo II, prefiriendo siempre a las presas de mayor tamaño; sin embargo, cuando las presas grandes se encontraban en bajas abundancias en relación con las presas pequeñas, *E. cyathigerum* ajustaba su preferencia hacia las presas chicas; por lo tanto, se observó que su efecto depredador puede ampliar y modificar su espectro del zooplancton. La respuesta funcional tipo II que presentó *E. cyathigerum* es común en la mayoría de los depredadores invertebrados, esta respuesta depende de la tasa de encuentros con su presa, del tiempo de manejo y del tiempo en que los organismos queden saciados. Gráficamente se representa con una curva exponencial en donde la asíntota se denota por la saciedad que desacelera el proceso de alimentación; en comparación con la respuesta funcional de tipo I, ésta suele representarse gráficamente con una línea recta, en donde el consumo de presas incrementa linealmente conforme incrementa su densidad, esto sucede por que los depredadores no invierten mucho tiempo en el manejo de sus presa; los organismos filtradores son los ejemplos más comunes en respuestas de este tipo. Por otro lado, Burks *et al.* (2001) reportaron que la larva de anisóptero *Epithea cynosura* era capaz de eliminar todas la daphnias del ambiente en un periodo de 24 h; sin embargo, al incrementar la densidad de macrófitas, el consumo sobre los cladóceros disminuía.

Si se toma en consideración todo lo anterior, en el presente trabajo seleccionamos un cuerpo de agua tropical de elevada altitud en donde la presencia de peces es muy baja y en donde podemos encontrar diferentes especies de macrófitas a lo largo de la zona litoral. Por lo tanto, se espera poder definir cómo se estructuran las comunidades zooplanctónicas debido a la depredación de los invertebrados asociados a diferentes especies de macrófitas. De esta manera se tendría un mejor entendimiento de las dinámicas anuales que existen entre macrófitas, invertebrados

depredadores y zooplancton, y así, poder generar hipótesis sobre el papel ecológico que pueden llegar a desempeñar los invertebrados depredadores en otros cuerpos de agua. Además, mediante experimentos de laboratorio, se podrá determinar el potencial efecto de los depredadores dominantes del sistema sobre diferentes especies zooplanctónicas, con la idea de complementar toda la información adquirida en campo.

ANTECEDENTES

La estructuración de las comunidades de zooplancton y macroinvertebrados ha sido frecuentemente relacionada a cambios en los parámetros físicos y químicos del ambiente (principalmente clorofila *a* y fósforo total) (Paukert y Willis, 2003); sin embargo, Heino (2000) sugirió que la cobertura de macrófitas podría jugar un papel aun más importante en la estructuración de comunidades. Al respecto, Burks *et al.* (2006) hacen énfasis en que las macrófitas son reguladores importantes en las interacciones tróficas debido a las interferencias estructurales y químicas que pueden tener. Se ha observado que la abundancia del macrozooplancton puede ser hasta nueve veces mayor en las zonas con planta que en áreas con poca o nula vegetación (Basu *et al.*, 2000).

Ali *et al.* (2007), estudiaron la importancia de las macrófitas sumergidas en la diversidad de invertebrados y su relación con las variables físicas y químicas del agua. Ellos encontraron que las especies *Najas horrida* y *Potamogeton schweinfurthii* presentaron las mayores abundancias de invertebrados (Rotifera, Cladocera, copépoda, Insecta, protozoa, ostrácoda, turbelaria, tardígrada, anélida y nemátoda). Al final del estudio concluyen que las variables ambientales tuvieron un mayor efecto sobre la distribución de las especies de plantas que sobre los invertebrados, siendo las variables más importantes fósforo (P), nitrato (NO₃), potasio (K), sodio (Na), magnesio (Mg), cloro (Cl) y oxígeno disuelto (O₂).

Tarkowska-Kukuryk (2013) comparó la abundancia de invertebrados epifíticos entre plantas sumergidas y emergentes, sus resultados muestran que las plantas flotadoras pueden albergar una mayor cantidad de invertebrados, lo cual indica que a pesar de que su estructura pudiera llegar a generar bajas concentraciones de oxígeno, así como mucha sombra en las áreas que se cubren por la planta, si las condiciones no son extremas, es una planta que brinda buenas condiciones de alimento y refugio para los invertebrados. Además, resaltan el hecho de que la presencia de cianobacterias reduce considerablemente el número de taxones de invertebrados epifíticos que pueden encontrarse en las macrófitas. Por lo que hay que considerar que el estado trófico del sistema también es importante al estudiar este tipo de organismos (Zamora-Barrios *et al.*, 2019).

Por su parte, Diehl (1992) sugirió que la estructura física de las macrófitas permite la coexistencia de peces y macroinvertebrados, se observó que, en presencia de la planta, la depredación sobre los macroinvertebrados se reduce y por lo tanto permitió que se mantengan en abundancias relativamente altas. Por su parte, González-Sagrario y Balseiro (2003) encontraron que, en la presencia de macroinvertebrados, los peces prefieren a éstos últimos como presas y no al zooplancton; por lo tanto, su impacto sobre el zooplancton dependerá en gran parte de la abundancia de los macroinvertebrados.

A su vez, se ha demostrado que el ensamblaje de depredadores que habita en una macrófita está asociado directamente con la estructura física de la planta, por ejemplo, Cheruvilil *et al.* (2002) reportaron que la mayor biomasa de macroinvertebrados estuvo asociada a plantas verticiladas y con área foliar dividida (disectadas) (ej. *Myriophyllum spicatum*) en comparación con aquellas que no lo son, debido a que las plantas disectadas proveen una mayor complejidad estructural, un mayor sustrato para alimentarse, así como mayor protección contra la depredación.

En un estudio de zoobentos asociado a macrófitas sumergidas en un lago eutrófico, se observó que la diversidad fue baja con dominancia de especies como *Chydorus*

sphaericus, oligoquetos, chironómidos y ostrácodos, lo cual se generalizó como una dominancia de una cadena trófica de tipo detritívora (Mastrantuono, 1986). Aunque la diversidad puede variar de un cuerpo acuático a otro, algunos de los depredadores invertebrados comúnmente encontrados en la zona litoral son cópepodos ciclopoideos, larvas de zigópteros y anisópteros, anfípodos, oligoquetos, dípteros, gasterópodos y ostrácodos (Paterson, 1993; Cheruvellil *et al.*, 2002). Por su parte, Tate y Hershey (2003) analizaron 23 lagos con presencia y ausencia de peces y encontraron que los macroinvertebrados más abundantes en ausencia de peces fueron distícidos, coríxidos, odonatos, *Gammarus* y *Chaoborus*. También realizaron un experimento de comportamiento del distícido donde vieron que tenía preferencia por presas de tamaño grande.

De acuerdo con lo revisado hasta el momento, la mayoría de los invertebrados depredadores son potenciales consumidores de zooplancton, por lo que en la zona litoral, el zooplancton se puede ver fuertemente afectado por la presencia de estos organismos. González-Sagrario y Balseiro (2010) realizaron un estudio de campo en donde registraron la distribución del zooplancton y sus potenciales depredadores vertebrados e invertebrados. Sus muestreos los realizaron dentro, a las orillas y fuera de una cama de macrófitas (*Ceratophyllum demersum*). Los resultados mostraron que la mayoría de las especies de zooplancton se distribuyeron a las afueras de la planta o en el margen donde terminaban las mismas. Sólo algunas especies pequeñas como *Bosmina huaronensis* y algunos rotíferos pelágicos se distribuyeron equitativamente en los tres sitios y concluyen que las macrófitas no actuaron como refugio para el zooplancton, por el contrario, el zooplancton evitó acercarse o adentrarse a la zona con planta. También encontraron altas densidades de depredadores invertebrados (odonatos y camarones de agua dulce) y pequeños peces litorales en la cama de macrófitas, lo cual habla de que la capacidad de refugio que pueden llegar a tener las plantas acuáticas dependerá completamente del ensamblaje de depredadores que habiten en éstas.

De la misma forma Paterson (1993) reportó que la composición de especies de microcrustáceos varía dependiendo del tipo de macrófitas, lo cual fue asociado a las variaciones de disponibilidad de alimento, lo cual coadyuva en la estructuración del zooplancton a través de la depredación, la competencia y las condiciones físicas y químicas del hábitat.

Si consideramos solo la competencia, podremos observar diferentes resultados en la estructura de la comunidad dependiendo de las especies presentes, por ejemplo, se ha reportado que, en sistemas sin depredadores vertebrados, *Ceriodaphnia* llega a ser superior que *Daphnia* en términos de competencia. No obstante, al existir depredadores invertebrados como *Chaoborus*, las especies pequeñas de zooplancton (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*, rotíferos) se van reduciendo, y si la abundancia de estos depredadores incrementa mucho, *Daphnia* también se vuelve una especie rara (Lynch, 1979). Debido a lo anterior, Paterson (1993) hizo énfasis en que la depredación por invertebrados puede estar jugando un papel muy importante en la composición de especies de zooplancton.

En contraste con lo anterior, Iglesias *et al.* (2017) intentaron determinar cual es el efecto de los depredadores vertebrados e invertebrados en un clima templado y uno subtropical realizando experimentos en mesocosmos. Ellos concluyen que independientemente del tipo de zona climática, a diferencia de los peces, los invertebrados depredadores (*Palaemonetes argentinus* y *Gammarus lacustris*) no ocasionaron cambios en las abundancias y biomasa del zooplancton ni del fitoplancton.

En un estudio similar, Steiner y Roy (2003), evaluaron el efecto de *Notonecta undulata* sobre *Daphnia* y otras especies de zooplancton de menor tamaño. Se observó que, a diferencia de lo establecido en la hipótesis de eficiencia por tamaño, *Daphnia* no dominó el sistema a pesar de no haber depredadores. Por otro lado, cuando el depredador estuvo presente, se generaron efectos descendentes que en varias ocasiones fueron intensos. Sin embargo, no se pudo concluir que las

variaciones en *Daphnia* estuvieron siempre relacionadas a la ausencia o presencia del depredador, por lo que el estudio de las condiciones abióticas y el efecto de los recursos, pudieran ser importantes para explicar este tipo de dinámicas.

Finalmente, uno de los estudios de campo que engloban la mayor cantidad de factores se realizó por Kuczynska-Kippen y Nagengast (2006), en donde se comparó el zooplancton de diferentes tipos de plantas (sumergidas, flotadoras y emergentes) en un lago templado. Con base en un análisis de similitud obtuvieron que en cuanto a las abundancias de rotíferos y/o cladóceros, las plantas *Myriophyllum*, *Chara tormentosa* y *Chara hispida*, fueron similares entre ellas; por otro lado, *Typha* y *Nymphaea* fueron similares también formando un grupo aparte. Observaron que los valores de diversidad fueron mayores en todos los sitios con planta y que la macrófita flotadora enraizada *Nymphaea* fue la planta que mantuvo la mayor riqueza de zooplancton. Por otro lado, obtuvieron que las variables que tuvieron la mayor influencia sobre la abundancia de especies particulares de zooplancton fueron la longitud de los tallos de las plantas, la concentración de clorofila a y el fósforo total, mientras que las especies pelágicas tuvieron afinidad por la estructura física de las plantas.

Además, hay que considerar que el impacto de los depredadores invertebrados sobre el zooplancton dependerá de si las presas potenciales presentan adaptaciones o estrategias que le ayuden a evitar la depredación (Rivera-De la Parra *et al.*, 2016). Por ejemplo, en presencia de los depredadores, las presas pueden cambiar su comportamiento para evitar ser depredados. Beklioglu y Jeppesen (1999), realizaron un trabajo en donde se observó el comportamiento de *Eurycercus lamellatus* en presencia de aleloquímicos del pez *Rutilus rutilus*. Al estar presente la señal del depredador, el cladóceros cambiaba de hábitat, trasladándose de la zona de plantas hacia el fondo de los recipientes experimentales o hasta el sedimento. Además, cuando las señales químicas fueron de depredadores que previamente habían sido alimentados con *E. lamellatus*, los organismos de *E. lamellatus* respondieron con

comportamientos agitados que podrían ayudarles a enterrarse en el sedimento, lo cual sería una estrategia más para evitar depredación.

Las señales químicas no solo afectan al zooplancton, si no también a los macroinvertebrados depredadores. Se han realizado trabajos de comportamiento de náyades de odonatos (Aeshnidae) en presencia de depredadores, y se ha visto que los organismos pequeños tienden a reducir más su actividad ante la presencia de conespecíficos de mayor tamaño; sin embargo, estos cambios de comportamiento tuvieron un costo con relación a su alimentación (van Buskirk, 1989). Por otro lado, de acuerdo con experimentos realizados en laboratorio por Crumrine y Crowley (2003), en la presencia de conespecíficos de mayor tamaño, las náyades pequeñas se segregan espacialmente para reducir su vulnerabilidad, lo cual se ha reportado como una buena estrategia que promueve la supervivencia de los organismos más pequeños, debido a que estas especies presentan canibalismo (Wissinger, 1988). Cuando se realizaron observaciones en náyades de *Coenagrion puella* e *Ischnura elegans* en presencia del depredador *Gasterosteus aculeatus*, los resultados fueron muy similares; las larvas de odonatos redujeron su actividad como estrategia contra la depredación, y al poner tallos de planta, observaron que la depredación de los peces sobre los odonatos se redujo significativamente, y se concluyó que la presencia de la planta ayuda a disminuir la depredación sobre las náyades pequeñas debido a que los ayuda a mantenerse quietos por más tiempo y a aumentar sus tasas de alimentación sin necesidad de tanto movimiento (Convey, 1988). Por lo tanto, a pesar de que las náyades son depredadores activos con la capacidad de fortalecer las cascadas tróficas a través de una fuerte reducción en las abundancias de sus presas, su efecto depredador se debilita cuando las densidades de sus depredadores aumentan y se promueve el canibalismo (Start y Gilbert, 2017), de tal forma que se vuelve relevante estudiar este tipo de interacciones cuando se intenta conocer el efecto que pueden tener los depredadores sobre las presas.

JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA

Por varias décadas, los estudios de depredación acuática se han centrado en vertebrados y no se ha profundizado en los invertebrados depredadores, particularmente en aquellos que habitan la zona litoral. Sin embargo, se ha reportado que pueden jugar un papel muy importante (control descendente) en la estructuración de las comunidades zooplanctónicas ya que representan una fuente importante de mortalidad para su presa (Dodson, 1974; Gliwicz y Lampert, 1993). También es importante mencionar que difieren significativamente en cuanto a su selectividad de especies de presa y estrategias de depredación, por lo que el efecto que ejercen sobre la estructuración de las comunidades de zooplancton puede ser muy variado (Gliwicz y Pijanowska, 1989). Es por esto que los resultados obtenidos en el presente estudio nos ayudaron a entender mejor las interacciones que se presentan en la zona litoral de un cuerpo de agua tropical, así como sus fluctuaciones a lo largo de un periodo anual. Esta información es crucial para poder tener una idea más clara sobre el funcionamiento de la zona litoral en otros cuerpos de agua tropicales en México, recordando que la información al respecto es muy escasa y por tanto necesaria.

HIPÓTESIS

- Si la presión por depredación de invertebrados es considerablemente fuerte, la comunidad de zooplancton cambiará de acuerdo con la preferencia alimentaria y las especies de depredadores dominantes en cada muestreo.
- Si diferentes especies de macrófitas sostienen diferentes comunidades de invertebrados depredadores, se espera que la riqueza y abundancia de sus presas zooplanctónicas varíen dependiendo de las macrófitas.
- Si las plantas sumergidas y flotadoras enraizadas albergan una mayor proporción de depredadores invertebrados en comparación con las plantas emergentes, la riqueza y abundancia de la comunidad del zooplancton será menor en las plantas sumergidas y flotadoras.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Evaluar el impacto de la comunidad de depredadores invertebrados sobre la estructura de la comunidad zooplanctónica (Rotífera, Cladóceras y Copépodos), en 4 zonas con diferentes especies de macrófitas, en la Presa Benito Juárez durante un ciclo anual.

Objetivos particulares:

1.- Determinar la relación que existe entre cada especie de macrófita, su diversidad, comunidad de depredadores invertebrados asociada, las variables ambientales y la estructura de la comunidad zooplanctónica (rotíferos, cladóceros y copépodos) a lo largo de un ciclo anual.

2.- Determinar a las especies depredadoras más abundantes de las diferentes macrófitas durante el año de muestreo, considerando cada uno de los filos presentes en el sistema (Rotífera, Annelida, Arthropoda, etc.).

3.- Caracterizar la eficiencia de depredación de cada invertebrado depredador más abundante a través de experimentos de preferencia alimentaria y respuesta funcional.

4.- Analizar el comportamiento del depredador que haya demostrado tener el mayor impacto sobre el zooplancton, con y sin presión de otro depredador.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio.

La Presa Benito Juárez es un cuerpo de agua léntico y somero (longitud máxima=520 m, ancho máximo=150 m, línea de costa= 1300 m, capacidad total= 947hm³). Se ubica al norte del estado de México, en el municipio de Villa del Carbón. Se encuentra entre las coordenadas geográficas 19° 41' 13" y 19° 41' 30" de latitud norte y 99° 25' 35" y 99° 25' 41" de longitud oeste a 2540 msnm. El margen de la presa está casi totalmente cubierto de macrófitas, con una clara dominancia de la macrófita sumergida *Egeria densa*, seguida de la macrófita emergente *Typha latifolia* y posteriormente la macrófita flotadora enraizada *Nymphoides fallax*. Este cuerpo de agua representa una fuente de ingresos para los habitantes de la zona, ya que es un sitio ecoturístico donde se practica la pesca deportiva, el senderismo, el campismo y otras actividades relacionadas (Espinosa-Rodríguez *et al.*, 2020).



Figura 1. Ubicación espacial del área de estudio "Presa Benito Juárez". Se señalan los cuatro sitios de muestreo.

Medición de variables ambientales en campo

Se caracterizó cada estación de muestreo a una profundidad de 20 cm aproximadamente, a través de las siguientes variables físicas y químicas: temperatura y oxígeno disuelto se registró con un equipo YSI 55; el pH y la conductividad específica con un Conductronic PC-18; los nitratos, fosfatos y amonio con un analizador de ion específico YSI 9100, la clorofila *a* por el método de extracción con acetona utilizando un fluorómetro Turner Designs, las ficocianinas *in vivo* con un Aquafluor y la turbidez se analizó con un turbidímetro Cole-Parmer. Con los datos obtenidos a lo largo del año se realizó una prueba de normalidad y para conocer si había diferencias estadísticas entre los sitios de estudio se realizó una prueba de ANOVA. Posteriormente, se analizó la influencia de aquellas variables ambientales (clorofila *a*, turbidez, nitratos y fosfatos) asociadas a la productividad del sistema en cada uno de los sitios de muestreo (sin planta, *Egeria densa*, *Typha latifolia* y *Nymphoides fallax*) para cada uno de los grupos de organismos estudiados (rotíferos, microcrustáceos y macroinvertebrados). Para este análisis los datos de las variables físicas y químicas (a excepción del pH) se transformaron previamente ($\log x+1$), se consideraron los sustratos representativos de los sitios de muestreo como variables nominales y se utilizó la permutación de Monte Carlo (4999) para determinar la significancia estadística de la prueba. El análisis se realizó con el programa CANOCO v. 4.5 (Ter Braak, 1986). También mediante el software PAST 3, se realizó un análisis de similitud de Bray-Curtis con el logaritmo de pares agrupados para el zooplancton y los invertebrados depredadores por separado.

Recolecta de invertebrados depredadores y de zooplancton

Para comparar la comunidad de invertebrados depredadores y la del zooplancton en diferentes hábitats, se seleccionaron cuatro sitios litorales dentro del embalse: uno en zona con *Typha latifolia*, uno en zona con *Egeria densa*, uno en zona con *Nymphoides fallax* y uno donde el sustrato no presentó vegetación (Figura 1). Estos sitios fueron muestreados mensualmente durante el periodo de mayo de 2015 a abril de 2016 para abarcar el ciclo anual. En total se obtuvieron 192 muestras (48 de zooplancton y 144 de invertebrados); las muestras de zooplancton se obtuvieron filtrando 60 L de agua

superficial con una red zooplanctónica de 50 µm, posteriormente se concentraron en 180 ml y se fijaron con formol a una concentración final de 4% (APHA, 1999). Los invertebrados fueron recolectados por triplicado en cada sitio de muestreo, realizando arrastres de 2 m con una red-D (de 30 cm de ancho y con una malla de 300 µm) a una profundidad de 30 cm, filtrando un total de 9.5 L; los organismos se fijaron con etanol al 70%. Este método nos brindó la capacidad de estimar abundancias de invertebrados de manera repetida (Crowley y Johnson, 1992; Stocks *et al.*, 2003; Siepielski y McPeck, 2013).

Análisis de las muestras en laboratorio

Posteriormente, las muestras se analizaron en el laboratorio de zoología acuática de la FES Iztacala, UNAM, con la ayuda de microscopios estereoscópicos y ópticos (Nikon SM2645 y Nikon Eclipse E600 respectivamente). Las especies se identificaron con claves especializadas para cada grupo (Koste, 1978; Benzi, 2005; Elías-Gutiérrez *et al.*, 2008; Merrit *et al.*, 2008). La cuantificación del zooplancton se realizó con una cámara de Sedgwick-Rafter tomando tres réplicas de cada muestra, para los macroinvertebrados se contaron todos los organismos en cada muestra concentrada en un volumen aproximado de 250 ml. La diversidad se calculó con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Krebs, 1985).

$$H' = \sum_{i=1}^s (P_i)(\log_2 P_i)$$

Obtención de biomasa para cada grupo

Todas las biomásas utilizadas se obtuvieron a partir de valores de peso seco previamente reportados para cada una de las especies. La biomasa (peso seco) de las náyades (zigópteros y anisópteros), se obtuvo en el laboratorio a través del peso directo de los organismos previamente secados en una estufa de desecación a 60 °C durante 72 horas, y calculando su promedio. Para categorizar a las especies como dominantes, temporales, comunes y raras se realizó la prueba de asociación de

Olmstead-Tukey utilizando las abundancias ($\log x+1$) y las frecuencias (%) de cada especie (Sokal y Rohlf, 2012). Las pruebas se realizaron para cada grupo de organismos (rotíferos, microcrustáceos y macroinvertebrados) en cada uno de los sitios de muestreo. Con los datos obtenidos, se seleccionaron solo a las especies dominantes para posteriormente incluirlas en el análisis de correspondencia canónica.

Recolecta de macrófitas

Durante el muestreo anual, también se cuantificó mensualmente la biomasa de las diferentes macrófitas en gramo de peso seco por metro cúbico (g PS.m^{-3}) con un nucleador de PVC, el cual se introdujo de forma recta enterrándolo en el sedimento y posteriormente se retiró cuidadosamente la macrófita para la cuantificación de su biomasa (g peso seco/m^3) (Madsen *et al.*, 2007). El área cubierta por cada macrófita fue estimada a simple vista con la ayuda de un mapa de la presa en el cual se marcó la sombra de las macrófitas (Mazzeo *et al.*, 2003).

Recolecta de peces

Con el fin de descartar la presencia de peces en la zona litoral, se colocaron durante cada muestreo 3 trampas de botella para peces en cada uno de los sitios (Cervantes-Martínez, com. pers.).

Para poder establecer relaciones tróficas entre los depredadores y las presas encontradas en campo, es necesario conocer la preferencia alimentaria de los depredadores por lo que se llevaron a cabo los siguientes experimentos.

Preferencia alimentaria

Para este experimento se utilizaron muestras vivas de campo donde se separaron las presas y se seleccionó a los invertebrados representativos de cada sitio. Se colocó a

los depredadores en inanición durante 24 horas en 500 ml de medio EPA (96 mg de NaHCO₃, 60 mg de MgSO₄, 60 mg de CaSO₄ y 4 mg de KCL por litro de agua desionizada). Esto sirvió también para aclimatar a los organismos al nuevo medio. Posteriormente, se colocaron en un recipiente de 500 ml, las presas encontradas en campo a la misma densidad y se colocó un depredador en cada unidad experimental. Cada unidad experimental consistió de 50 rotíferos (*Plationus patulus*), 26 cladóceros (8 *Alona guttata*, 8 *Simocephalus serrulatus*, 4 *Scapholeberis kingi*, 3 *Ceriodaphnia* cf. *dubia*, 2 *Ilyocryptus* sp y 1 *Daphnia* cf. *mendotae*), 20 copépodos ciclopoideos, 4 anfípodos, 10 larvas de díptero y una larva de efemeróptera como posibles presas. De este experimento se realizaron 4 repeticiones para cada depredador (*Asplanchnopus multiceps*, *Chaetogaster* sp., náyades de *Ischnura* sp., náyades de *Rhionaeschna multicolor* y *Macrocyclus fuscus*) y se dejó a los organismos alimentarse durante 2 horas e inmediatamente después, se extrajeron los depredadores de cada una de las repeticiones para evitar que siguieran alimentándose. Se fijó todo con formol al 4% y se cuantificó el número de presas consumidas, las cuales fueron calculadas como la diferencia entre la densidad inicial y la densidad final. Para el índice de preferencia alimentaria, se utilizó la ecuación de α de Manly (Krebs, 1999):

$$\alpha_i = r_i/n_i (1/\sum(r_j/n_j))$$

Donde:

α_i = alfa de Manly's para el tipo de presa i

r_i, r_j = proporción del tipo de presa i o j en la dieta (i y j = 1, 2, 3, ...)

n_i, n_j = proporción del tipo de presa i o j en el ambiente

m = número de especies-presa probadas

donde:

$\alpha_i = 1/m$, alimento no preferido o seleccionado

$\alpha_i > 1/m$, especie-presa i es preferida en la dieta

$\alpha_i < 1/m$, especie-presa i es evitada en la dieta

Para caracterizar a los depredadores invertebrados más representativos encontrados en campo, es importante conocer como responden a cambios en la disponibilidad de sus presas, y que tipo de estrategias predatorias son las que le confieren una mayor eficiencia a la hora de alimentarse, para esto se realizaron los siguientes experimentos.

Respuestas funcionales

Se seleccionaron a los depredadores más representativos de la comunidad zooplanctónica y de macroinvertebrados durante el año de muestreo y se utilizaron las presas preferidas por cada depredador. Para cada depredador se realizó lo siguiente: Se colocó al depredador en inanición durante 24 horas en 500 ml de medio EPA. Después, se colocó uno de estos individuos en vasos con 100 ml del mismo medio, con la presa correspondiente a 6 diferentes densidades, tomando como densidad intermedia la observada en campo (x), por lo que las densidades fueron 1/4x, 1/2x, x, 2x, 4x y 8x. Se realizaron 4 repeticiones de cada una. Inmediatamente después se filtraron cada uno de los tratamientos con un tamiz de 90 µm de apertura de malla con la finalidad de extraer los depredadores y evitar que siguieran alimentándose. Se hizo el conteo de las presas no consumidas en cada repetición de cada tratamiento en el microscopio estereoscópico.

El consumo de la presa fue calculado como la diferencia entre la concentración inicial y la final después de los 60 minutos de alimentación. La respuesta funcional se determinó con base en la ecuación de Michaelis-Menten (Lampert y Sommer, 2007):

$$V = V_{\max} S / (S + K_m)$$

donde:

V= Índice de consumo (masa/tiempo)

V_{max}= Valor de saturación del índice de consumo

S= Concentración del recurso (masa/volumen)

K_m= Constante de saturación-media

Comportamiento alimentario

Se realizaron experimentos de comportamiento alimentario con los depredadores más representativos del sistema (náyades de *Ischnura* sp. y de *Rhionaeschna multicolor*). Se evaluó cómo se modifica el comportamiento ante la presencia o ausencia de otro depredador (*Goodea atripinnis*) con la finalidad de poder suponer su impacto en las comunidades zooplanctónicas naturales de otros sistemas. Para esto se colocó un

depredador (*Ischnura* sp. o *R. multicolor*) en un vaso de 150 ml con 100 ml de EPA con 0.5×10^6 céls.ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*, dos ramas de planta artificial (similar a *E. densa*) y la presa correspondiente (*Daphnia pulex*) a una densidad de 2 ind.ml⁻¹. Para cada depredador se realizaron 12 observaciones en medio condicionado con aleloquímicos de pez y 12 sin la presencia de aleloquímicos. Para la obtención del medio con aleloquímicos se colocaron recipientes de 1.5 L conteniendo 1 L de medio EPA y un pez en cada recipiente (de aproximadamente 4 cm de longitud total). Se mantuvieron en el medio durante 24 horas, después de transcurrido este tiempo, se realizaron las observaciones utilizando el agua de los recipientes con pez, como medio para los tratamientos con aleloquímicos.

Durante cada una de las observaciones se registró la duración y el número de ocurrencias de los siguientes componentes: encuentro, ataque, fallos, captura, escapes, ingestas y tiempo de manejo. Finalmente, las diferencias entre los tratamientos se compararon estadísticamente por medio de una t-student y se graficaron los datos.

RESULTADOS

RESULTADOS DE CAMPO

Se obtuvieron diferencias significativas entre los valores de oxígeno disuelto registrados en cada sitio de manera anual ($P < 0.001$). El oxígeno disuelto mantuvo valores entre 7.39 y 12.77 mg L⁻¹ a lo largo del año en la mayoría de los sitios con un promedio anual de (9.43 mg L⁻¹) (Fig. 2a). El sitio con *Nymphoides fallax* fue el único que durante los meses de junio, julio y agosto presentó valores de entre 4.10 y 5.15 mg L⁻¹. De manera general se puede observar, que el sitio con *Egeria densa* fue el sitio que presentó los valores más altos de oxígeno ($\bar{x} = 11.03$ mg L⁻¹) seguido del sitio con *Typha latifolia* y el sitio sin planta ($\bar{x} = 9.20$ mg L⁻¹ y $\bar{x} = 9.84$ mg L⁻¹ respectivamente), finalmente, *Nymphoides fallax* presentó la menor concentración promedio de oxígeno anual ($\bar{x} = 7.64$ mg L⁻¹).

La temperatura (Fig. 2b) presentó una variación entre 14.86 a 28.43 °C, se observa que los valores de esta variable fueron disminuyendo sus valores conforme nos acercamos a los meses de diciembre y enero; no obstante, se presentan picos de incremento en temperatura cada dos o tres meses en todos los sitios, por ejemplo: junio, septiembre, noviembre y febrero. Todos los sitios tuvieron una tendencia similar en el cambio de temperatura a lo largo del año y entre los sitios no existieron diferencias significativas ($P > 0.05$). El mes donde se registró el valor de temperatura más bajo fue enero (14.86°C) y junio fue el mes que presentó la temperatura más alta (28.43°C) en el sitio sin macrófita, dichos valores fueron registrados en el sitio sin planta. Marzo fue el mes en el que los sitios tuvieron una mayor diferencia de temperatura entre ellos variando entre los 17.6 a 23.6°C.

El pH (Fig. 2c), varió sin mostrar una tendencia clara, sin embargo, la tendencia muestra un incremento a partir de la época de lluvias hacia los meses fríos y una disminución hacia los meses cálidos. Los valores registrados oscilaron entre 7.13 y 9.76, sin embargo, todos los sitios presentaron valores de pH mayores a 8 a excepción del sitio con *Nymphoides fallax* donde se presentaron los valores más

bajos de pH en los meses junio, julio, agosto y abril. Éste fue el único sitio que mostró diferencias significativas con relación a los sitios sin planta y *Egeria densa* ($P < 0.05$).

La conductividad (Fig. 2d) se registró entre 54 y 80 $\mu\text{S cm}^{-1}$, esta variable también tuvo una variación irregular a lo largo del año, pero se logra observar que, en los meses de julio, agosto y septiembre, se observan los valores más altos de conductividad para los sitios *Typha latifolia*, *Nymphoides fallax* y sin planta (80, 77 y 74 $\mu\text{S cm}^{-1}$ respectivamente). En el caso de *Egeria densa* la conductividad más alta se presentó durante los meses de junio a diciembre ($\bar{x} = 77 \mu\text{S cm}^{-1}$) y también el mes de febrero (78 $\mu\text{S cm}^{-1}$). Se observan diferencias significativas entre el sitio con *Egeria densa* y los sitios con *Typha latifolia* y *Nymphoides fallax* ($P < 0.05$).

En el caso de la clorofila *a* (Fig. 2e), ésta se presentó en un rango bastante amplio de 1.47 a 62.13 $\mu\text{g L}^{-1}$, se puede observar que los valores de mayor clorofila *a* se registraron durante los meses de julio, agosto y septiembre. *Nymphoides fallax* presentó una mayor concentración de clorofila *a* comparado con los demás sitios ($P < 0.05$).

Para las ficocianinas (Fig. 2f), los datos registrados son de tipo cualitativo. El rango detectado de ficocianinas fue de 0.033 a 1.098 UF. Respecto a esta variable, no se observaron diferencias significativas entre los sitios de muestreo ($P > 0.05$). Junio, julio y agosto, fueron los meses donde se presentaron las mayores concentraciones de ficocianinas. En enero, se registró un valor elevado de ficocianinas para el sitio con *Nymphoides fallax*.

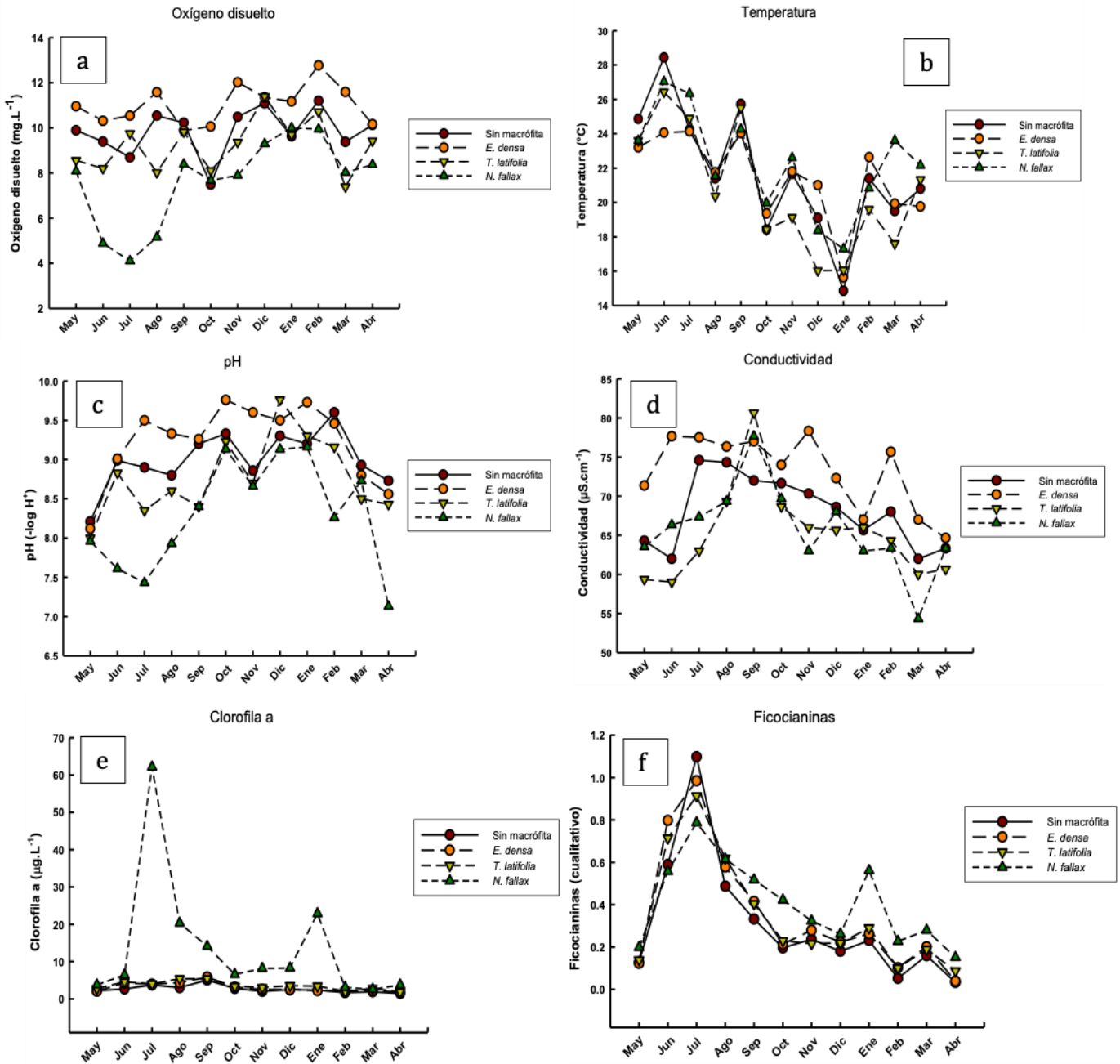


Figura 2. Variación de oxígeno disuelto, temperatura, pH, conductividad, clorofila a y ficocianinas de los diferentes sitios de muestreo durante el periodo mayo 2015 – abril 2016.

Los valores de fosfatos variaron entre los 0.1 y los 1.28 mg L⁻¹ (Fig. 3a). No existieron diferencias significativas en los valores de fosfatos entre los diferentes sitios de muestreo ($P > 0.05$). Se observan tres picos de fosfatos para los sitios con *Egeria*

densa (0.87 mg L⁻¹ PO₄), *Typha latifolia* (0.96 mg L⁻¹ PO₄) y *Nymphoides fallax* (1.28 mg L⁻¹ PO₄) en el mes de noviembre con diferencias significativas (P<0.05).

Los nitratos variaron en general de 0 a 1.97 mg L⁻¹, existió una tendencia a ir incrementando los valores de nitratos de mayo a septiembre y posteriormente, siguieron incrementando, pero con caídas en las concentraciones en los meses de diciembre, febrero y marzo (Fig. 3b). El mes de octubre presentó una disminución en los valores de nitratos de los sitios sin macrófita y con *Typha latifolia*; en este mes en los sitios con *Egeria densa* y *Nymphoides fallax* se siguieron incrementando las concentraciones de nitratos. No existieron diferencias significativas en las concentraciones de nitratos entre los sitios de muestreo (P>0.05).

La variación en turbidez (Fig. 3c) no presentó diferencias significativas entre los sitios de muestreo (P>0.05). Los valores oscilaron entre 0.06 y 18.2 UNT. Los meses con mayor turbidez fueron junio, julio, agosto y septiembre, durante los cuales *Nymphoides fallax* fue el sitio que menor turbidez presentó. Diciembre fue el mes en donde todos los sitios presentaron los valores más bajos de turbidez, exceptuando a *Egeria densa* que su valor más bajo fue en marzo.

La profundidad (Fig. 3d) osciló entre los 0.26 y 0.66 m. En general, hubo diferencias entre los sitios de muestreo, se observó que los sitios con *Typha latifolia* y *Nymphoides fallax* fueron similares entre ellos (P>0.05), pero diferentes a los sitios sin macrófita y *Egeria densa* (P<0.001). Por su parte, *E. densa* y el sitio sin macrófita no presentaron diferencias significativas (P>0.05). En los cuatro sitios se observó que la mayor profundidad se alcanzó durante los meses de agosto, septiembre y octubre, dependiendo del sitio. Enero, febrero y marzo fueron meses donde el sitio con *E. densa* volvió a aumentar su profundidad.

La biomasa en peso seco (Fig. 3e) de los tres sitios con planta varió entre 253 y 2535 g m⁻³. La biomasa entre los sitios fue diferente significativamente (P<0.001) y solo los sitios con *Egeria densa* y *Nymphoides fallax* fueron similares entre ellos (P>0.05). Los sitios con *E. densa* y *N. fallax* presentaron su mayor biomasa en el mes de noviembre, mientras que el sitio con *Typha latifolia* presentó su mayor biomasa en los meses de

junio, julio y agosto. Cabe mencionar que en el mes de julio se comenzó a registrar la presencia de *Egeria densa* en el sitio que sólo tenía *N. fallax* en un principio, por lo que también anexamos al gráfico la biomasa que hubo de *E. densa* en este sitio.

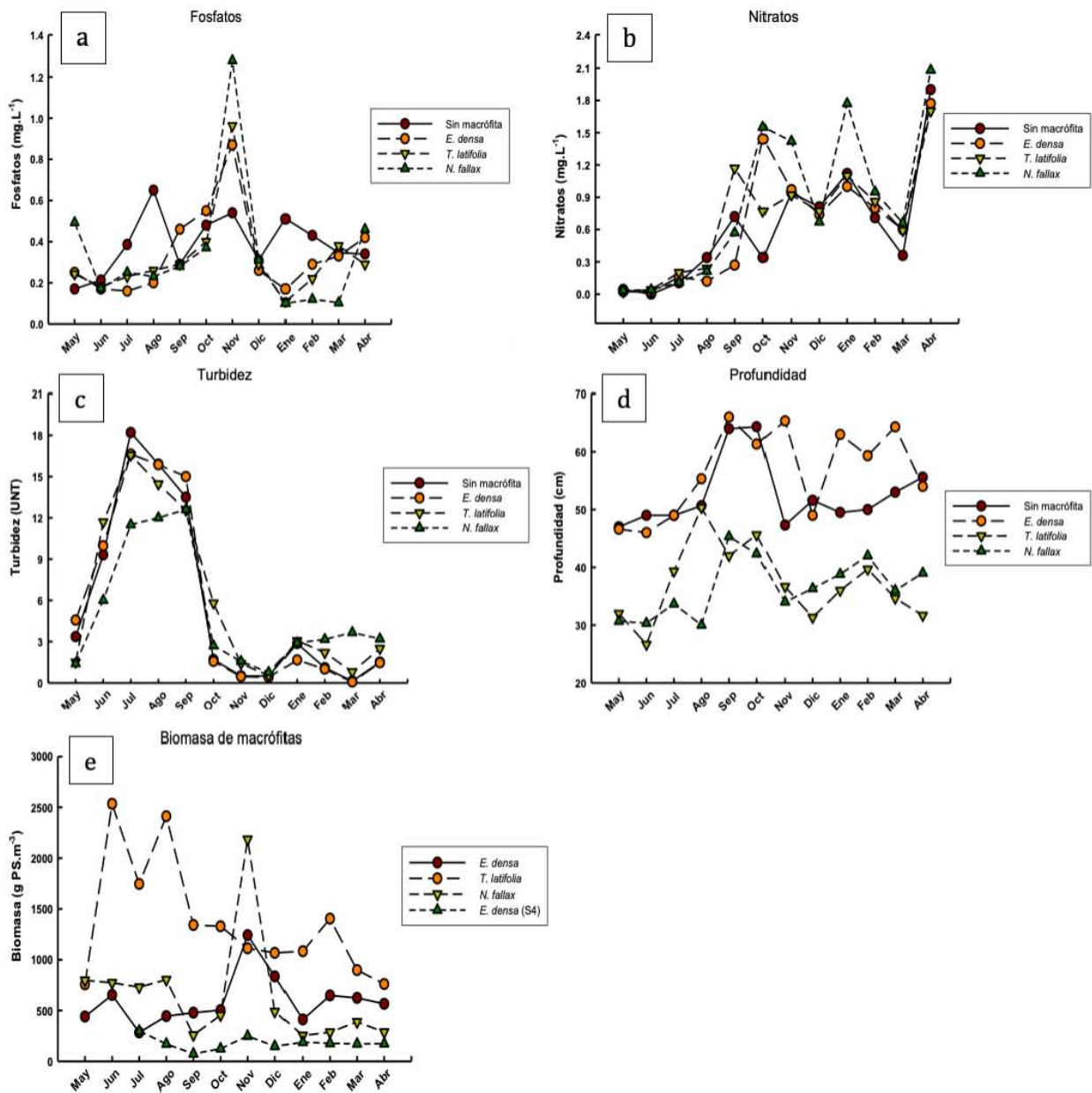


Figura 3. Variación de fosfatos, nitratos, turbidez, profundidad y biomasa de macrófitas de los diferentes sitios de muestreo durante el periodo mayo 2015 – abril 2016. Note las diferencias en las escalas de los ejes Y.

ANÁLISIS DE DIVERSIDAD: RIQUEZA Y ABUNDANCIA ROTÍFEROS

Con relación a la riqueza de rotíferos del embalse Presa Benito Juárez, se cuantificó un total de 87 especies (Tabla 1). Cabe resaltar que la especie *Proales phaeopsis*, es un nuevo registro para el sitio de estudio.

Tabla 1. Especies de rotíferos encontradas en la Presa Benito Juárez de mayo de 2015 a abril de 2016.

Rotifera		
Familia: Adinetidae	<i>Lecane nana</i> (Murray, 1913)	<i>Asplanchnopus multiceps</i> (Schränk, 1793)
<i>Adineta</i> sp.	<i>Lecane ohioensis</i> (Herrick, 1885)	Familia: Dicranophoridae
Familia: Philodinidae	<i>Lecane pyriformis</i> (Daday, 1905)	<i>Aspelta angusta</i> Harring & Myers, 1928
<i>Philodina roseola</i> Ehrenberg, 1832	<i>Lecane stichaea</i> Harring, 1913	<i>Aspelta circinator</i> (Gosse 1886)
<i>Rotaria</i> sp.	Familia: Proalidae	<i>Dicranophoroides caudatus</i> (Ehrenberg, 1834)
Familia: Brachionidae	<i>Proales decipiens</i> (Ehrenberg, 1832)	<i>Dicranophorus epicharis</i> Harring & Myers, 1928
<i>Kellicotia bosteniensis</i> (Rousselet, 1908)	<i>Proales globulifera</i> (Hauer, 1921)	<i>Dicranophorus forcipatus</i> (Müller, 1786)
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	<i>Proales phaeopsis</i> * Myers, 1933	<i>Dicranophorus grandis</i> (Ehrenberg, 1832)
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	Familia: Lindiidae	<i>Encentrum</i> sp.
<i>Plationus patulus</i> (Müller, 1786)	<i>Lindia janickii</i> Wiszniewski, 1934	Familia: Testudinellidae
Familia: Euchlanidae	Familia: Notommatidae	<i>Testudinella emerginula</i> (Stenroos, 1898)
<i>Beauchampiella eudactyloa</i> (Gosse, 1886)	<i>Cephalodella forficula</i> (Ehrenberg, 1832)	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	Familia: Flosculariidae
<i>Euchlanis incisa</i> Carlin, 1939	<i>Cephalodella remanei</i> Wiszniewski, 1934	<i>Floscularia ringens</i> (Linnaeus, 1758)
Familia: Mytilinidae	<i>Cephalodella ventripes</i> Dixon-Nutall, 1901	Familia: Conochilidae
<i>Lophocaris salpina</i> (Ehrenberg, 1834)	<i>Monommata actices</i> Remane, 1933	<i>Conochilus unicoloris</i> Rousselet, 1892
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1830)	<i>Notommata copeus</i> Ehrenberg, 1834	Familia: Hexarthridae
Familia: Trichotriidae	<i>Notommata glyphura</i> Wulfert, 1935	<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	<i>Notommata pachyura</i> (Gosse, 1886)	Familia: Filiniidae
<i>Trichotria tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	<i>Notommata tripus</i> Ehrenberg, 1830	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)
Familia: Lepadellidae	<i>Resticula melandocus</i> (Gosse, 1887)	<i>Filinia terminalis</i> (Plates, 1886)
<i>Colurella adriática</i> Ehrenberg, 1831	Familia: Scariidae	Familia: Collotheceidae
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse, 1886)	<i>Scaridium longicaudum</i> (Müller, 1786)	<i>Beauchampia crucigera</i> (Dutrochet, 1812)
<i>Colurella uncinata</i> (Müller, 1773)	Familia: Trichocercidae	<i>Collotheca ornata</i> (Ehrenberg, 1832)
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	<i>Ascomorphella volvocicola</i> (Plate, 1886)	<i>Collotheca</i> sp.
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller, 1786)	<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)	Familia: Atrochidae
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	<i>Trichocerca dixon-nutalli</i> (Jennings, 1903)	<i>Cupelopagis vorax</i> (Leidy, 1857)
<i>Lepadella triptera</i> (Ehrenberg, 1830)	<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)	
<i>Squatinella lamellaris</i> (Müller, 1786)	<i>Trichocerca longiseta</i> (Schränk, 1802)	
Familia: Lecanidae	<i>Trichocerca musculus</i> (Hauer, 1937)	
<i>Lecane aculeata</i> (Jakubski, 1912)	<i>Trichocerca porcellus</i> (Gosse, 1851)	
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	<i>Trichocerca tenuoir</i> (Gosse, 1886)	
<i>Lecane decipiens</i> (Murray, 1913)	<i>Trichocerca tigris</i> (Müller, 1786)	
<i>Lecane flexilis</i> (Gosse, 1886)	Familia: Gastropodidae	
<i>Lecane furcata</i> (Murray, 1913)	<i>Ascomorpha saltans</i> Bartsch, 1870	
<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	Familia: Synchetidae	
<i>Lecane hornemanni</i> (Ehrenberg, 1834)	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1924	
<i>Lecane inermis</i> (Bryce, 1892)	<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	
<i>Lecane ludwigi</i> (Eckstein, 1883)	<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	
<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)	Familia: Asplanchnidae	
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	

(*) nuevo registro para la Presa Benito Juárez

Se observan los cambios en las abundancias totales de rotíferos a lo largo del año de muestreo en cada uno de los cuatro sitios de recolecta (Fig. 4). El sitio en el que se presentaron las mayores fluctuaciones de abundancias fue el sitio de *Nymphoides fallax*, donde las abundancias mínimas fueron de 340 ind. L⁻¹ y las máximas de 2320 ind. L⁻¹; los meses de mayo, julio y enero fueron los meses donde se obtuvieron las mayores abundancias, mientras que septiembre y marzo fueron los meses con las menores. Por el contrario, el sitio sin planta mostró las menores fluctuaciones en abundancias, registrándose valores entre 130 y 550 ind. L⁻¹, en este caso la mayor abundancia se registró en el mes de octubre. *Typha latifolia* y *Egeria densa* fueron los sitios que tuvieron fluctuaciones intermedias comparándolos con los sitios antes descritos. *Typha latifolia* tuvo una variación de abundancias entre 130 y 1170 ind. L⁻¹. Los meses de julio y agosto fueron los más abundantes y noviembre, diciembre y enero los menos abundantes. Finalmente, *Egeria densa* presentó una variación de abundancias entre 360 y 1470 ind. L⁻¹, los valores más altos se presentaron en los meses de mayo, julio y octubre, mientras que los menores ocurrieron en junio, septiembre, diciembre, enero y febrero.

Haciendo énfasis en el promedio anual de abundancias observadas (Fig. 4), en el sitio sin planta, se presentaron las menores abundancias de rotíferos (\bar{x} = 240 ind. L⁻¹), seguido del sitio con *Typha latifolia* (\bar{x} = 500 ind. L⁻¹), *Egeria densa* (\bar{x} = 700 ind. L⁻¹) y finalmente el sitio con mayores abundancias fue el sitio de *Nymphoides fallax* (\bar{x} = 1000 ind. L⁻¹). En este sentido sólo existieron diferencias significativas entre el sitio sin planta y los sitios con *Nymphoides fallax* y *Egeria densa* ($p < 0.05$).

Abundancia de rotíferos en la Presa Benito Juárez

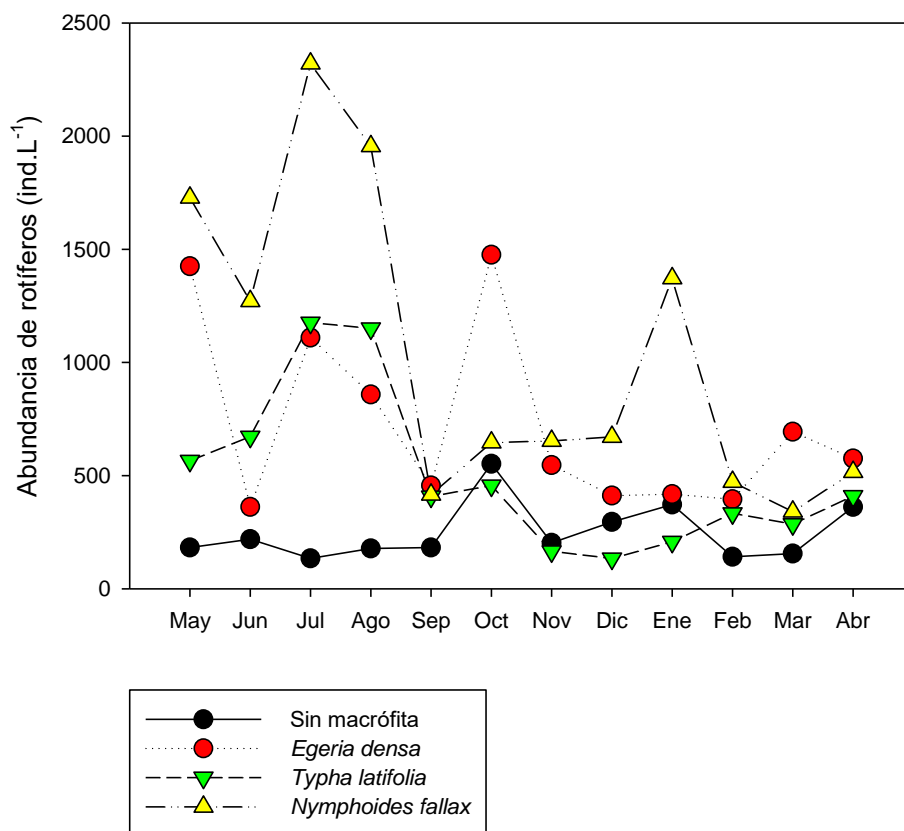


Figura 4. Abundancias totales de rotíferos en los cuatro sitios de muestreo durante el periodo mayo 2015 – abril 2016 en la Presa Benito Juárez.

Se observan las gráficas de abundancia contra frecuencia de las especies de rotíferos encontrados en los cuatro sitios muestreados en la presa Benito Juárez (Fig. 5). Se puede observar que la mayoría de las especies de rotíferos fueron categorizadas como dominantes o raras y sólo en el sitio sin planta se observó que la mayoría de las especies se distribuyeron en las categorías de raras, temporales y comunes. Las especies dominantes de rotíferos encontradas en el sitio sin planta fueron *Trichocerca bidens*, *Trichocerca porcellus*, *Trichocerca similis*, *Trichocerca tenuoir*, *Proales decipiens*, *Proales phaeopis*, *Scaridium longicaudum*, *Squatinella mutica*, *Syncheta pectinata* y *Lepadella triptera*. En el sitio con *Egeria densa*, las especies dominantes fueron bdelloideos, *Lepadella patella*, *Lecane bulla*, *Lecane closterocerca*, *Lecane hamata*, *Trichocerca bidens*, *Trichocerca porcellus*, *Cephalodella ventripes*,

Polyarthra vulgaris, *Scaridium longicaudum*, *Plationus patulus* y *Euchlanis incisa*. En el sitio de *Typha latifolia* las especies dominantes fueron *Polyarthra vulgaris*, bdelloideos, *Monommata actices*, *Trichocerca porcellus*, *Squatinella lamellaris*, *Lecane bulla*, *Lecane closterocerca*, *Lecane hamata*, *Lepadella patella*, *Scaridium longicaudum*, *Plationus patulus* y *Colurella obtusa*. En el sitio con *Nymphoides fallax*, las especies que dominaron fueron bdelloideos, *Polyarthra vulgaris*, *Proales phaeopis*, *Scaridium longicaudum*, *Trichocerca bidens*, *Trichocerca porcellus*, *Trichocerca similis*, *Lepadella patella*, *Lepadella triptera*, *Cephalodella vetripes*, *Lecane bulla*, *Lecane closterocerca* y *Lecane hamata*.

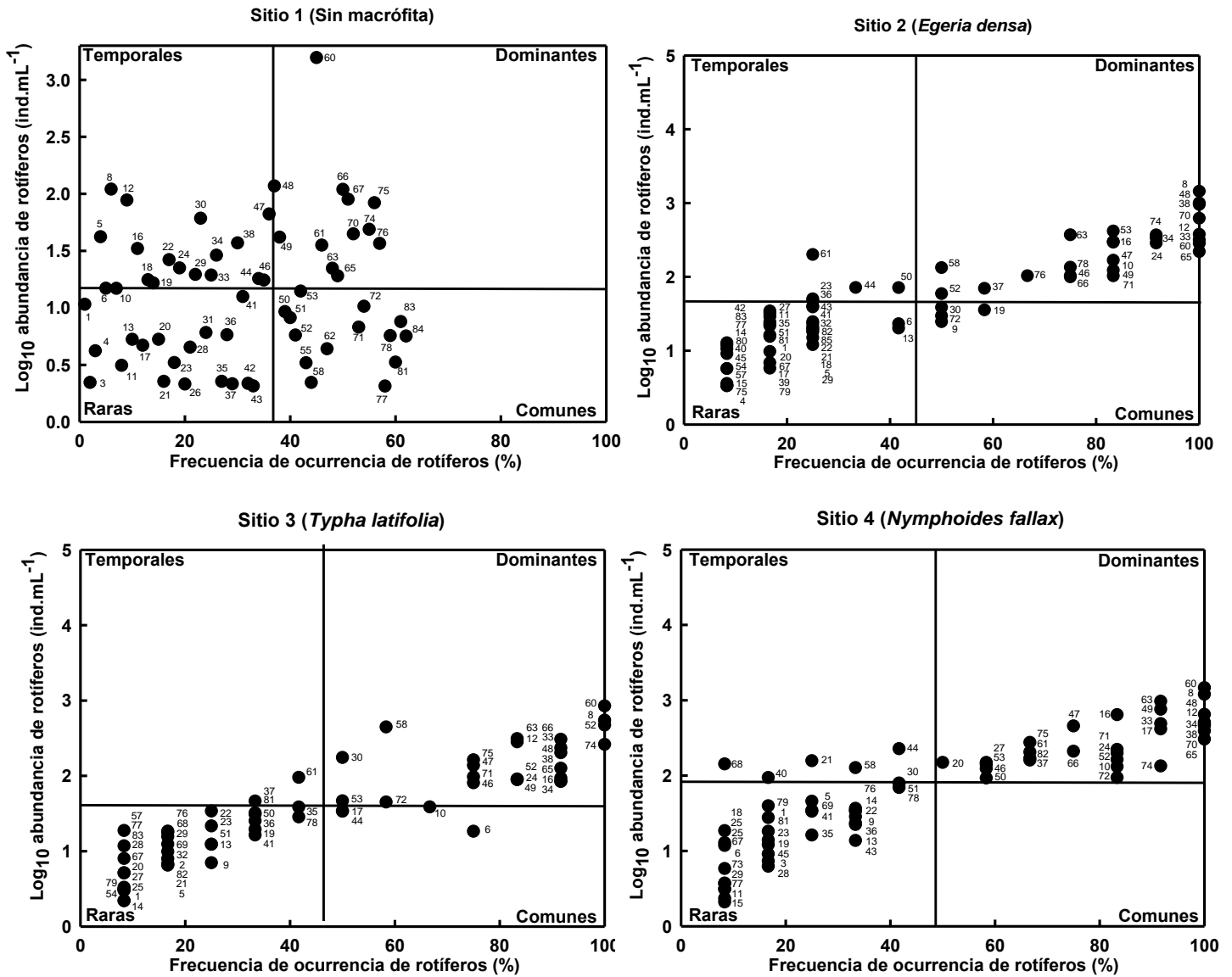


Figura 5. Distribución de frecuencias y abundancias de rotíferos en cada uno de los sitios de muestreo. Rotíferos: 1. *Ascomorpha saltans*, 2. *Ascomorphella volvocicola*, 3. *Aspelta angusta*, 4. *A. circinator*, 5. *Asplanchna priodonta*, 6. *Asplanchnopus multiceps*, 7. *Beauchampia crucígera*, 8. Bdelloidea, 9. *Cephalodella forficula*, 10. *C. gibba*, 11. *C. remanei*, 12. *C. ventripes*, 13. *Collotheca ornata*, 14. *Collotheca* sp., 15. *Colurella adriatica*, 16. *C. obtusa*, 17. *C. uncinata*, 18. *Conochilus unicornis*, 19. *Cupelopagis vorax*, 20. *Dicranophorus caudatus*, 21. *D. forcipatus*, 22. *Ecnentrum* sp., 23. *Euchlanis dilatata*, 24. *E. incisa*, 25. *Filinia longiseta*, 26. *F. terminalis*, 27. *Floscularia ringens*, 28. *Hexarthra intermedia*, 29. *Kellicotia bosteniensis*, 30. *Keratella cochlearis*, 31. *K. tropica*, 32. *Lecane aculeata*, 33. *L. bulla*, 34. *L. closteroerca*, 35. *L. decipiens*, 36. *L. flexilis*, 37. *L. furcata*, 38. *L. hamata*, 39. *L. ludwigi*, 40. *L. luna*, 41. *L. lunaris*, 42. *L. nana*, 43. *L. ohioensis*, 44. *L. pyriformis*, 45. *L. stichaea*, 46. *Lepadella acuminata*, 47. *L. ovalis*, 48. *L. patella*, 49. *L. triptera*, 50. *Lindia janickii*, 51. *Lophocharis salpina*, 52. *Monommata actices*, 53. *Mytilina ventralis*, 54. *Notommata copeus*, 55. *N. glyphura*, 56. *N. pachyura*, 57. *N. tripus*, 58. *Plationus patulus*, 59. *Polyarthra dolichoptera*, 60. *P. vulgaris*, 61. *Proales decipiens*, 62. *P. globulifera*, 63. *P. phaeopsis*, 64. *Resticula melandocus*, 65. *Scaridium longicaudum*, 66. *Squatinnella lamellaris*, 67. *Synchaeta pectinata*, 68. *Testudinella patina*, 69. *T. emarginula*, 70. *Trichocerca bidens*, 71. *T. elongata*, 72. *T. longiseta*, 73. *T. musculus*, 74. *T. porcellus*, 75. *T. similis*, 76. *T. tenuoir*, 77. *T. tigris*, 78. *Tricotria pocillum*, 79. *T. tetractis*, 80. *Beauchmapiella eudactyloa*, 81. *Lecane inermis*, 82. *Dicranophorus epicharis*, 83. *Trichocerca Dixon-nutalli*, 84. *Dicranophorus grandis*, 85. *Lecane hornemanni*.

MICROCRUSTÁCEOS

En cuanto a la riqueza de microcrustáceos, se encontraron 11 especies de cladóceros y 2 de copépodos; los ostrácodos no se pudieron identificar por lo que todos los organismos cuantificados de este grupo se agruparon en la clase “Ostracoda” (Tabla 2).

Tabla 2. Especies de microcrustáceos encontradas en la Presa Benito Juárez de mayo de 2015 a abril de 2016.

Cladocera
Familia: Daphnidae
<i>Ceriodaphnia cf. dubia</i> (Richard, 1894)
<i>Daphnia cf. mendotae</i> (Birge, 1918)
<i>Daphnia laevis</i> (Birge, 1878)
<i>Scapholeberis cf. kingi</i> (Sars, 1888)
<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch, 1841)
Familia: Ilyocriptidae
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882
Familia: Eurycercidae
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O. F. Müller, 1776)
Familia: Chydoridae
<i>Alona guttata</i> Sars, 1862
<i>Chydorus brevilabris</i> , Frey, 1980
<i>Dunhevedia setigera</i> (Birge, 1877)
<i>Pleuroxus denticulatus</i> (Smirnov, 1996)
Copepoda
Harpacticoideo
Familia: Cyclopidae
<i>Macrocyclops fuscus</i> (Jurine, 1820)
<i>Tropocyclops prassinus mexicanus</i> (Kiefer, 1938)
Ostracoda

En el sitio sin macrófita, los microcrustáceos más abundantes en orden descendente fueron *Scapholeberis*, *Chydorus*, ostrácodos, *Alona* y *Dunhevedia*; los demás crustáceos que se registraron en el sitio sin planta se encontraron por debajo de 2 ind. L⁻¹ durante todo el año (Fig. 6).

En el sitio con *Egeria densa*, los microcrustáceos más abundantes fueron *Alona*, *Chydorus*, Ostrácodos y *Dunhevedia*, las mayores abundancias de estos crustáceos

se presentaron en los meses de octubre a abril. Los demás microcrustáceos como *Ceriodaphnia*, *Simocephalus*, *Pleuroxus*, *Scapholeberis*, *Ilyocryptus* y *Eurycercus*, presentaron abundancias menores a 10 ind. L⁻¹, algunas de ellas sólo estuvieron representadas en algunos meses.

En *Typha latifolia* los microcrustáceos más abundantes fueron *Scapholeberis*, *Simocephalus* y *Chydorus*, los cuales tuvieron sus abundancias más altas en los meses de febrero y marzo. El resto de los microcrustáceos presentaron abundancias menores a 10 ind. L⁻¹.

Finalmente, en el sitio con *Nymphoides fallax*, *Simocephalus* presentó las mayores abundancias durante casi todo el año, *Alona* fue la segunda especie más abundante durante los meses de febrero, marzo y abril, seguida de los ostrácodos que a pesar de ser poco abundantes, en el mes de octubre tuvieron un incremento de hasta 50 ind. L⁻¹. El resto de los crustáceos se encontraron por debajo de los 7 ind. L⁻¹.

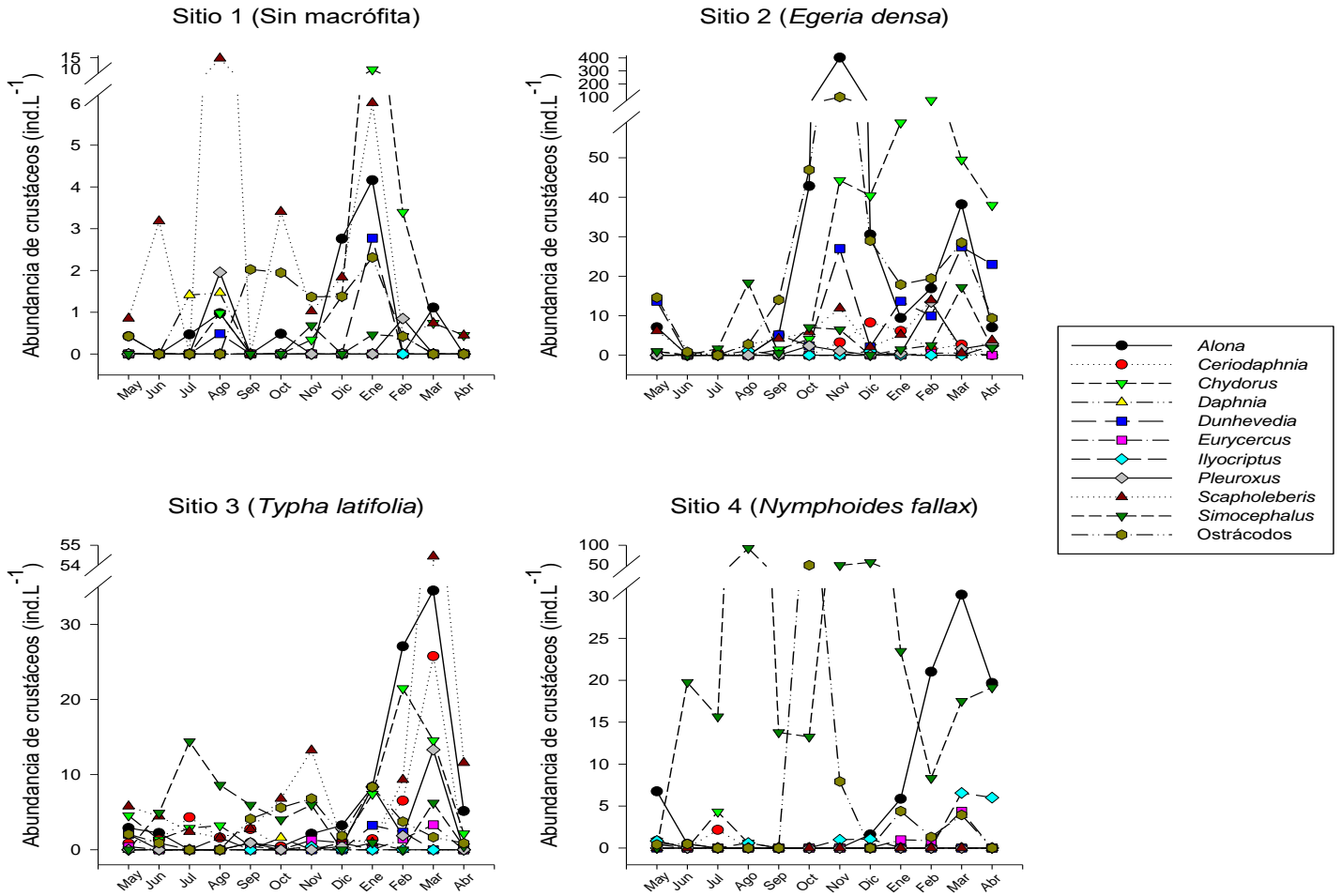


Figura 6. Abundancias mensuales de las diferentes especies de crustáceos encontrados en los cuatro sitios de muestreo durante el periodo de recolecta.

Se muestran las gráficas de abundancia contra frecuencia de los diversos grupos de crustáceos encontrados en los cuatro sitios muestreados en el embalse Benito Juárez (Fig. 7). En todos los sitios, los copépodos se presentaron como especies dominantes. En el sitio sin planta, *Scapholeberis* y *Chydorus*, también fueron dominantes, mientras que *Alona* y los ostrácodos fueron comunes. Las especies raras fueron *Daphnia*, *Dunhevedia*, *Pleuroxus* y *Simocephalus*. En *Egeria densa*, *Alona*, *Chydorus*, ostrácodos y los copépodos fueron dominantes mientras que *Dunhevedia*, *Scapholeberis* y *Simocephalus* fueron comunes. Las especies raras estuvieron representadas por los géneros *Ceriodaphnia*, *Eurycerus*, *Ilyocryptus* y *Pleuroxus*. En *Typha latifolia*, *Alona*, *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Scapholeberis*, *Simocephalus* y

copépodos fueron dominantes, sólo los ostrácodos fueron comunes en este sitio. Las especies raras fueron *Daphnia*, *Dunhevedia*, *Eurycerus*, *Ilyocryptus*, *Pleuroxus* y harpacticoideos. Finalmente, en *Nymphoides fallax*, *Alona*, *Simocephalus* y copépodos fueron dominantes, mientras que no hubo especies comunes y las raras fueron *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Eurycerus*, *Ilyocryptus*, ostrácodos y harpacticoideos.

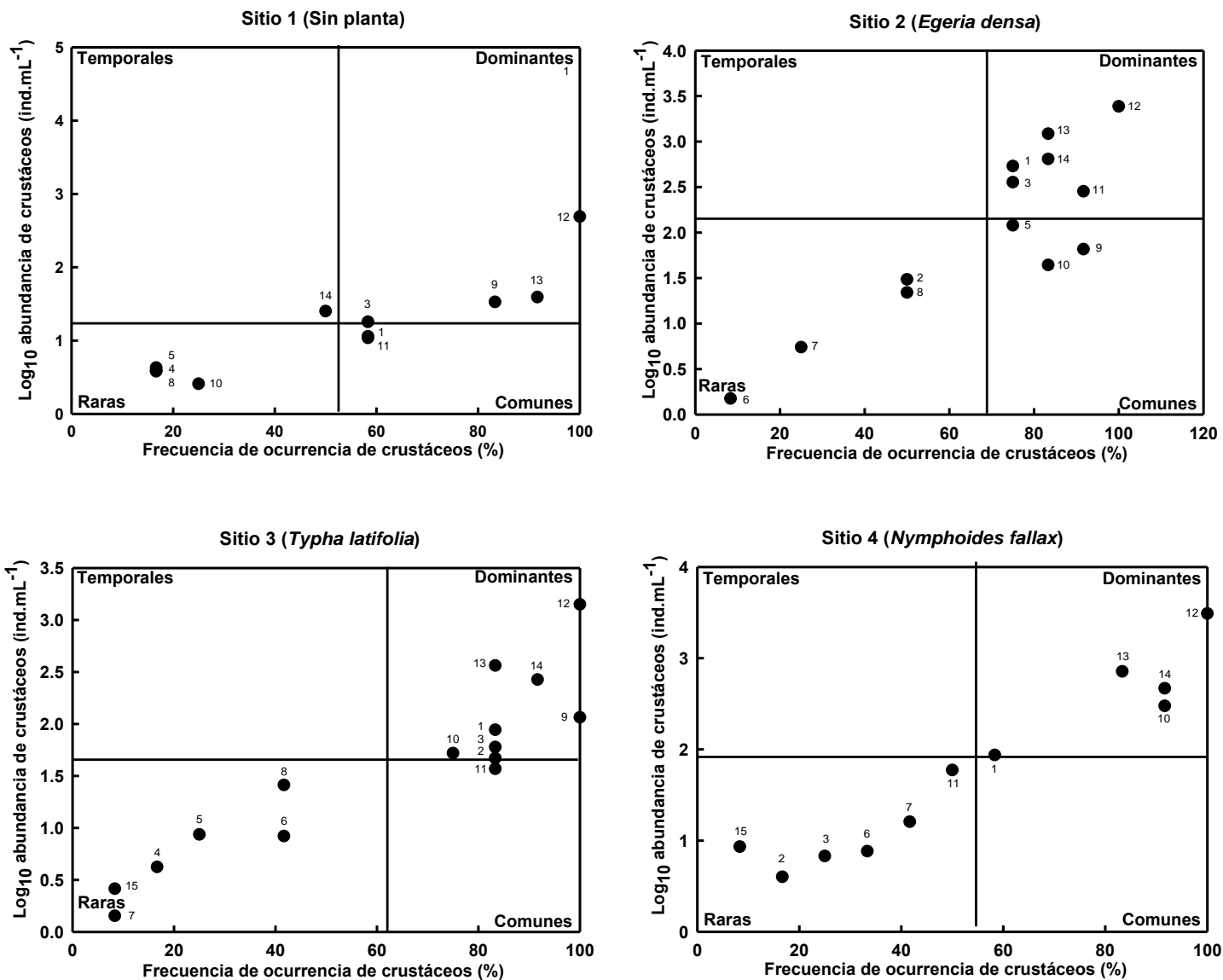


Figura 7. Distribución de frecuencias y abundancias de microcrustáceos en cada uno de los sitios de muestreo. Microcrustáceos: 1. *Alona guttata*, 2. *Ceriodaphnia* cf. *dubia*, 3. *Chydorus brevibrabis*, 4. *Daphnia* cf. *mendotae*, 5. *Dunhevedia setigera*, 6. *Eurycerus lamellatus*, 7. *Ilyocryptus spinifer*., 8. *Pleuroxus denticulatus*, 9. *Scapholeberis* cf. *kingi*, 10. *Simocephalus serrulatus*, 11. Ostrácodos, 12. Nauplios, 13. *Tropocyclops prassinus mexicanus*, 14. *Macrocylops fuscus*, 15. Harpacticoideos.

MACROINVERTEBRADOS

Todos los macroinvertebrados cuantificados en el presente estudio se reportaron dependiendo de la clase, orden, o suborden al que pertenecen. En algunos organismos se pudo identificar el género o la especie encontrada (Tabla 3).

Tabla 3. Grupos de macroinvertebrados encontrados en la Presa Benito Juárez de mayo de 2015 a abril de 2016.

Grupos de macroinvertebrados
Clase: Insecta
Orden: Díptera
Orden: Hemíptera
Orden: Efemeróptera
Orden: Tricóptera
Orden: Coleóptera
Orden: Odonata
Suborden: Anisópteros
Familia: Libellulidae
Familia: Aeshnidae
Especie: <i>Rihonaeschna multicolor</i> (Hagen, 1861)
Suborden: Zygópteros
Familia: Coenagrionidae
Género: <i>Ischnura</i>
Clase: Malacostraca
Orden: Anfípoda
Clase: Oligochaeta
Familia: Tubificidae
Género: <i>Chaetogaster</i>
Clase: Hirudinea
Clase: Turbellaria
Clase: Gasterópoda
Clase: Arachnida
Subclase: Acari
Clase: Hydrozoa
Familia: Hydridae
Género: <i>Hydra</i>

Se observan las abundancias mensuales de los distintos depredadores a lo largo del año de muestreo (Fig. 8). En el sitio sin macrófita, la mayor abundancia de depredadores a lo largo del año estuvo dada por copépodos y rotíferos depredadores (*Cupelopagis vorax* y *Asplanchnopus multiceps*); sin embargo, estas proporciones fluctuaron dependiendo del mes. En el sitio con *Egeria densa*, los depredadores

estuvieron conformados principalmente por copépodos, rotíferos depredadores y zigópteros, mientras que el sitio con *Typha latifolia*, los depredadores estuvieron representados por copépodos, rotíferos depredadores y oligoquetos. *Nymphoides fallax* presentó en la mayor parte del año, una dominancia de copépodos seguida de zigópteros y anisópteros. La presencia de coleópteros, ácaros, hidras e hirudíneos fue muy baja. Los turbelarios y hemípteros tuvieron bajas abundancias, pero fueron fácilmente detectables en los sitios de *Typha latifolia* y *Nymphoides fallax*.

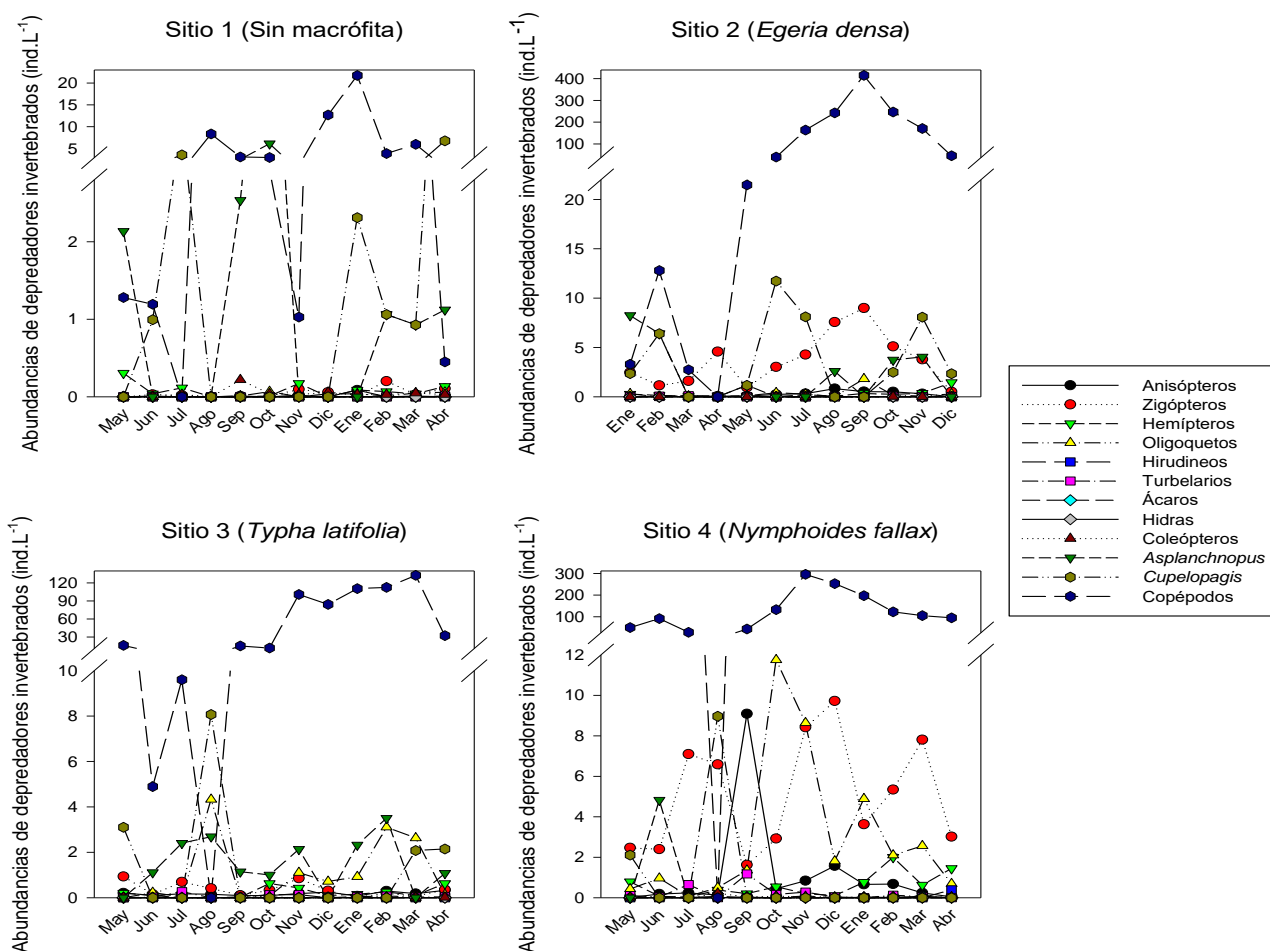


Figura 8. Abundancias mensuales de los diferentes grupos de depredadores encontrados en los cuatro sitios de muestreo en la Presa Benito Juárez de mayo de 2015 a abril de 2016.

Las gráficas de abundancia contra frecuencia de los diversos grupos de macroinvertebrados encontrados en los cuatro sitios muestreados en la presa Benito Juárez (Fig. 9). En todos los sitios, los dípteros y los zigópteros se presentaron como grupos dominantes. Los anisópteros fueron especies raras en el sitio sin macrófita, comunes en *E. densa* y *T. latifolia*, y dominantes en *N. fallax*. Los hemípteros fueron dominantes en el sitio sin macrófita y comunes en los demás sitios. Los anfípodos fueron dominantes en todos los sitios con planta y raros en el sitio sin planta. Los oligoquetos fueron comunes en el sitio sin macrófita y en *E. densa*, mientras que en *N. fallax* y *T. latifolia* fueron dominantes. Los hirudíneos solo se encontraron en los sitios de *E. densa* y *N. fallax* como especies raras. Los turbelarios fueron especies raras en los sitios sin planta y *E. densa*, por otro lado, en *T. latifolia* y *N. fallax* fueron especies dominantes. Los gasterópodos fueron organismos dominantes en todos los sitios a excepción de *N. fallax*, donde fueron comunes. Los ácaros fueron organismos raros para todos los sitios. Los efemerópteros por su parte, fueron comunes para *T. latifolia* y *N. fallax*, en *E. densa* fueron dominantes y en el sitio sin planta temporales. Los coleópteros sólo fueron comunes en *N. fallax*, en todos los demás sitios se presentaron como raros. Finalmente, las hidras y los tricópteros fueron especies raras que sólo se encontraron en los sitios *T. latifolia* y *N. fallax*.

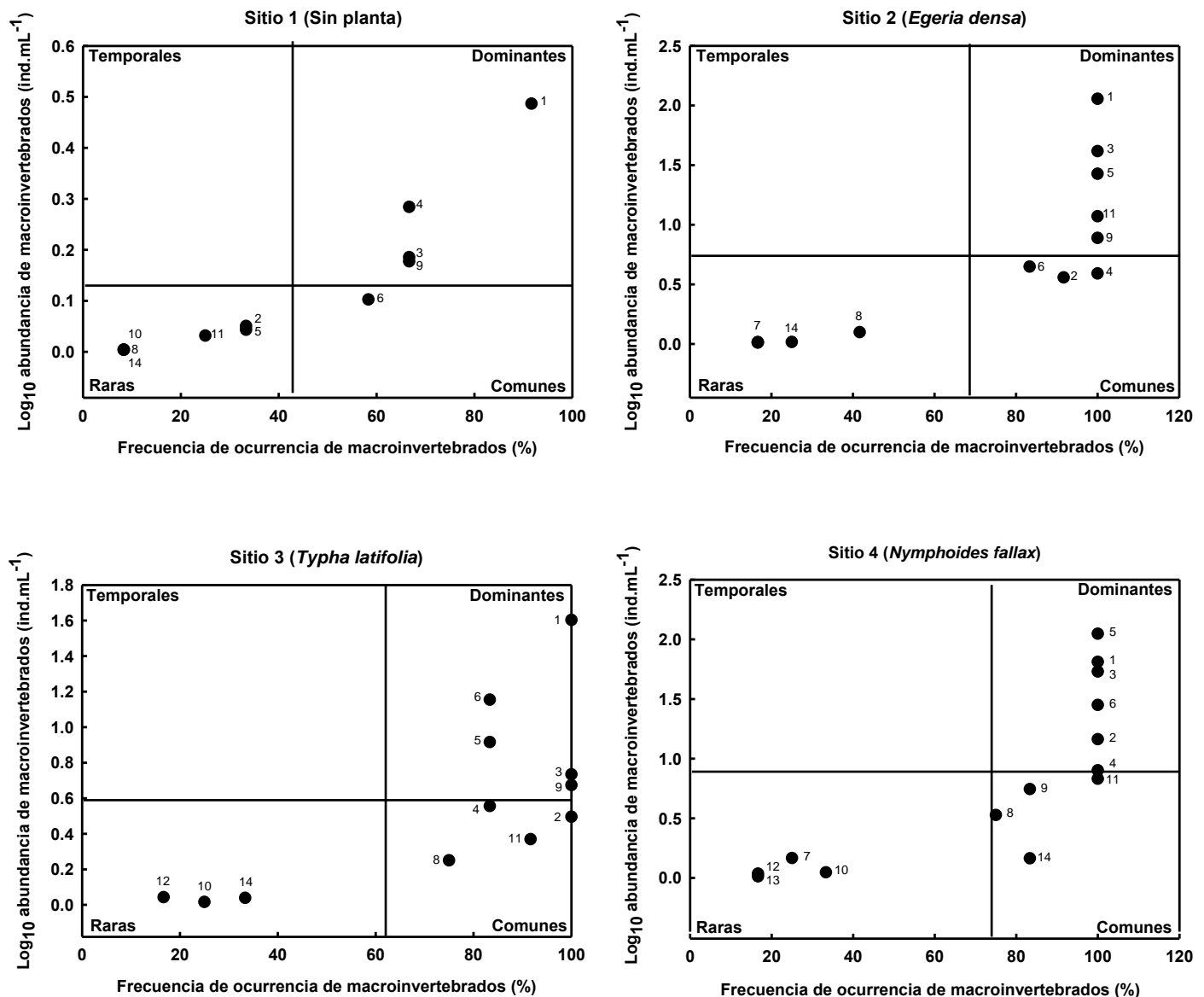


Figura 9. Distribución de frecuencias y abundancias de macroinvertebrados en cada uno de los sitios de muestreo. Macroinvertebrados: 1. Dípteros, 2. Anisópteros, 3. Zygópteros, 4. Hemípteros, 5. Anfípodos, 6. Oligoquetos, 7. Hirudineos, 8. Turbellarios, 9. Gasterópodos, 10. Hidracáridos, 11. Efemerópteros, 12. Tricópteros, 13. Hidras, 14. Coleópteros.

Se observan los valores de diversidad obtenidos mensualmente para rotíferos (a), crustáceos (b) e invertebrados depredadores (c) de cada uno de los cuatro sitios de muestreo de la Presa Benito Juárez (Fig. 10). El análisis se realizó con el índice de Shannon-Wiener y los valores oscilaron entre 0.96 y 3.09 bits ind.⁻¹ para los rotíferos (a), de 0.66 a 1.84 bits ind.⁻¹ para los microcrustáceos (b) y de 0.18 a 1.51 bits ind.⁻¹ para los invertebrados depredadores (c). Estos valores variaron dependiendo del sitio

y el mes. Independientemente de los grupos considerados aquí, la diversidad global (considerando todos los grupos), en promedio anual, fue de 2.75 bits ind.⁻¹.

Se observa que el sitio sin planta fue el menos diverso con un promedio anual de 2.01 bits ind.⁻¹, seguido del sitio con *Typha latifolia* (2.74 bits ind.⁻¹), *Egeria densa* (2.79 bits ind.⁻¹) y *Nymphoides fallax* (2.85 bits ind.⁻¹) (Fig. 10a). En el caso de los crustáceos (Fig. 10b), la diversidad registrada fue menor que la de los rotíferos, con un valor máximo de 1.8 bits ind.⁻¹, el cual se obtuvo el mes de marzo en el sitio con *Typha latifolia*. En esta figura se observa que el sitio menos diverso en crustáceos fue *Nymphoides fallax* con un promedio anual de 0.97 bits ind.⁻¹. Los sitios con *Egeria densa*, *Typha latifolia* y sin planta mostraron oscilaciones similares con promedios anuales de 1.26, 1.23 y 1.10 bits ind.⁻¹ respectivamente. mostrando los valores más altos de diversidad en marzo.

Finalmente, la diversidad promedio anual de los depredadores invertebrados (Fig. 10c) fue de 0.85 bits ind.⁻¹ en el sitio sin planta, seguida de *Typha latifolia* (1 bits ind.⁻¹), *Nymphoides fallax* (1.02 bits ind.⁻¹) y *Egeria densa* (1.04 bits ind.⁻¹). A pesar de estos promedios y de que pareciera que el sitio sin planta fue el menos diverso, se puede observar que, durante enero, febrero y marzo, se convierte en el sitio más diverso de depredadores invertebrados. En el caso de *Egeria densa*, es importante notar que en agosto la diversidad de depredadores tiene una caída hasta casi 0.5 bits ind.⁻¹.

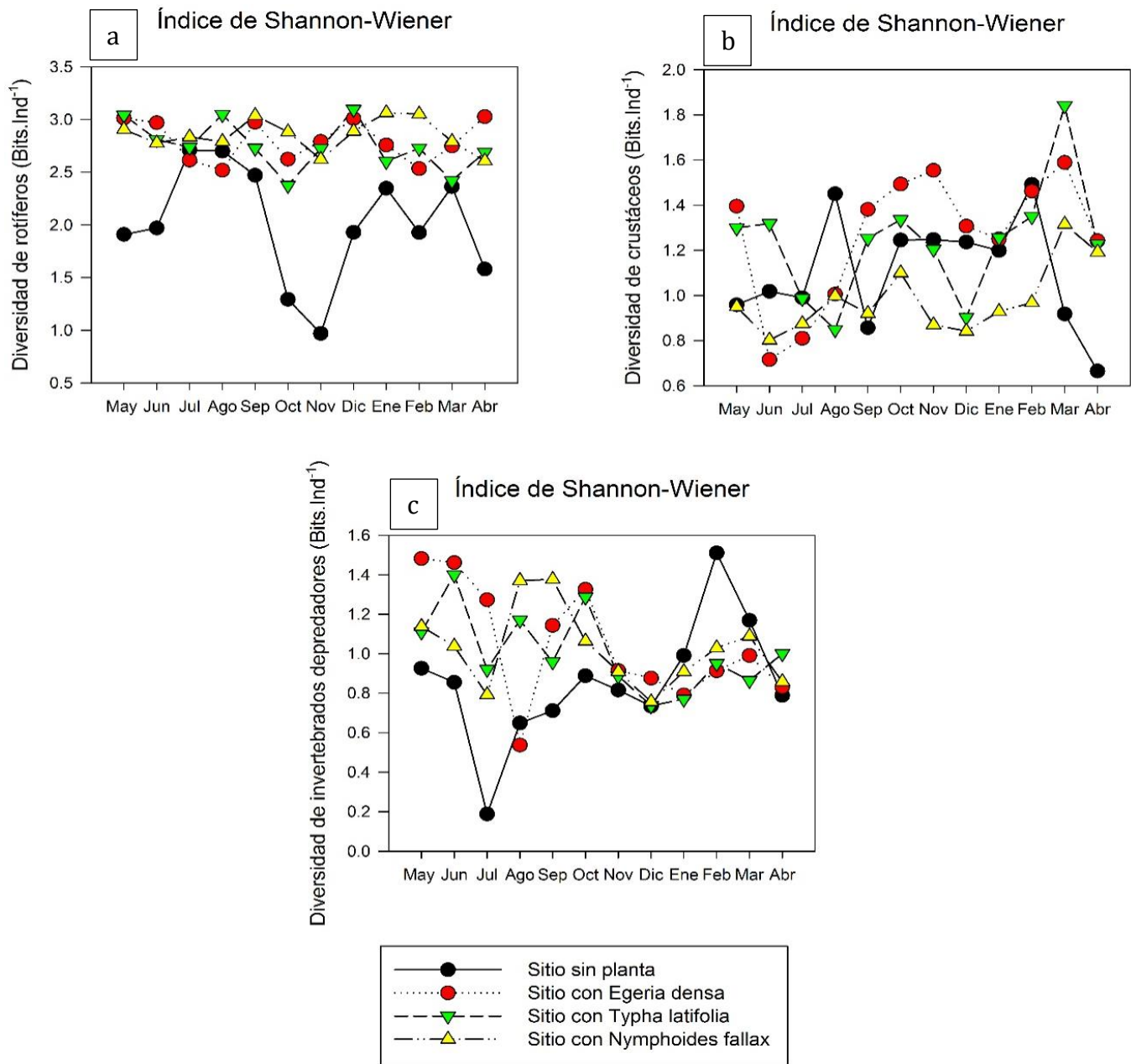


Figura 10. Índices de diversidad (Shannon-Wiener) de rotíferos (a), crustáceos (b) e invertebrados depredadores (c) registrados mensualmente en cada uno de los sitios de muestreo de la Presa Benito Juárez.

INTERACCIONES DE FACTORES BIÓTICOS Y ABIÓTICOS

Se observa la relación entre las variables ambientales y los diferentes géneros de rotíferos registrados para el sitio sin planta (Fig. 11a). Los fosfatos, la turbidez y la concentración de clorofilas fueron las variables que representaron un mayor impacto para los rotíferos. Se puede apreciar que todos los taxones cercanos al centro de los ejes son grupos de especies que no se relacionaron con los cambios de las variables ambientales registradas en este sitio, por ejemplo: *Lepadella*, *Lecane*, *Squatinella*, *Trichocerca*, *Polyarthra*, *Cephalodella*, *Hexarthra* y bdelloideos. Los géneros *Trichotria*, *Filinia*, *Conochilus*, *Lophocharis* y *Monommata*, fueron géneros asociados a la disminución de turbidez, fosfatos y de ficocianinas.

En la siguiente gráfica (Fig. 11b) se observa la relación entre las variables ambientales y los diferentes géneros de rotíferos registrados para el sitio con *Egeria densa*. La mayoría de las variables ambientales a excepción de los fosfatos, se aprecian de longitud similar. Los géneros poco influenciados por los cambios en estas variables fueron *Lepadella*, *Polyarthra*, *Lecane*, *Cephalodella*, *Monommata*, *Euchlanis* y bdelloideos. Los géneros *Plationus*, *Keratella*, *Asplanchnopus* y *Cupelopagis* estuvieron relacionados positivamente con la biomasa de *E. densa*.

También se presentan las relaciones entre las variables y los diferentes géneros de rotíferos encontrados en el sitio con *Typha latifolia* (Fig. 11c). Los géneros *Squatinella*, *Polyarthra*, *Cephalodella*, *Trichocerca*, *Lepadella* y *Lecane* no mostraron relación con cambios en las variables ambientales. Los géneros, *Keratella*, *Plationus* y *Testudinella* estuvieron relacionados positivamente a la temperatura, turbidez, ficocianinas, clorofila a y a la biomasa de *T. latifolia*. *Asplanchnopus* y *Ascomorpha* se relacionaron negativamente con la profundidad del sitio.

Además, se observó que los géneros, *Polyarthra*, *Monommata*, *Lecane*, *Lepadella*, *Trichocerca*, *Dicranophorus*, *Keratella*, *Euchlanis* y bdelloideos, no mostraron relación con los cambios en las variables ambientales (Fig. 11d). *Asplanchnopus* se vio relacionado negativamente con la profundidad y *Plationus* positivamente con la

concentración de fosfatos. *Asplanchna*, *Hexarthra* y *Filinia* presentaron una asociación con el incremento en los valores de fosfatos y/o profundidad.

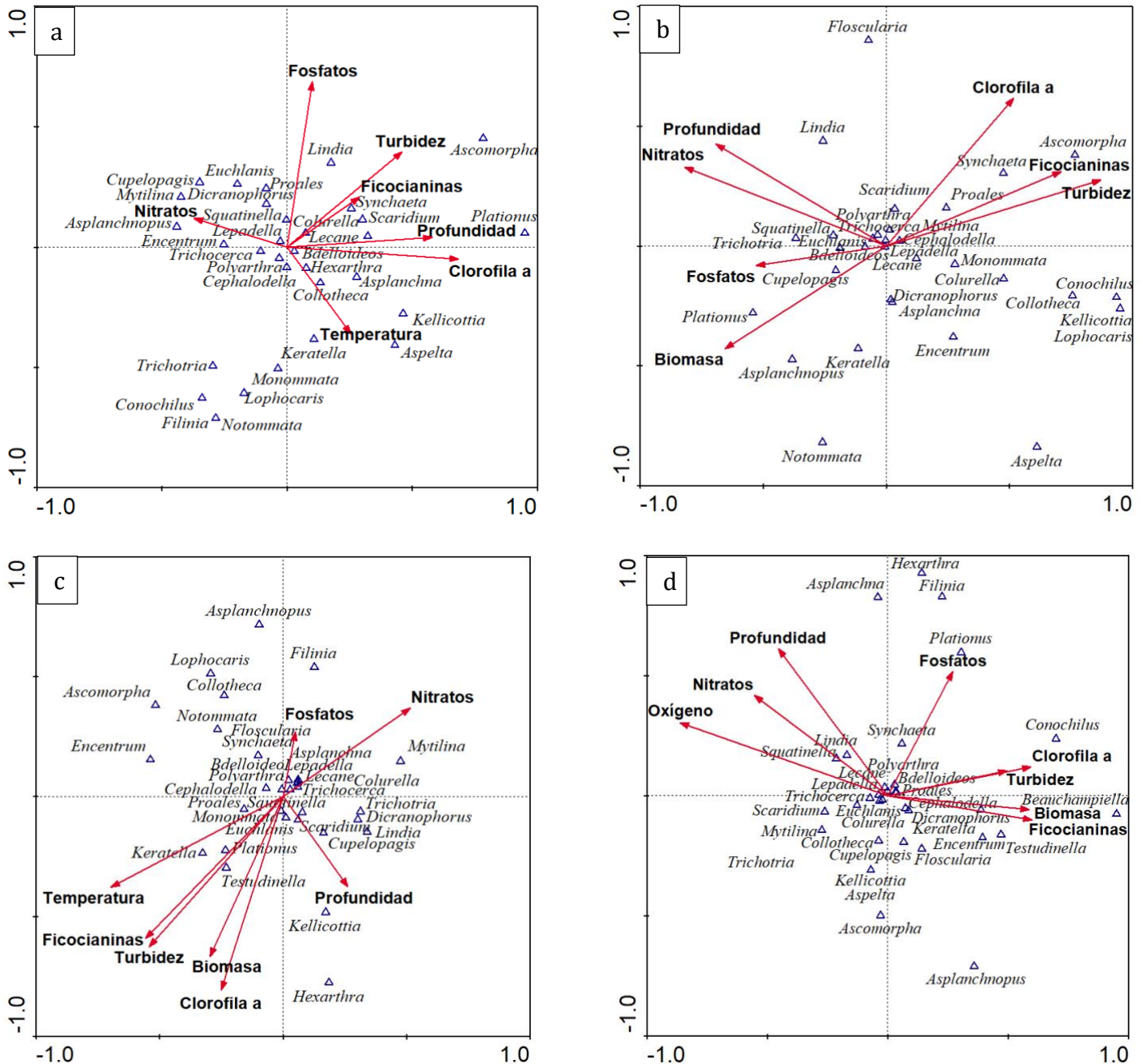


Figura 11. Análisis de correspondencia canónica de las principales variables ambientales y las abundancias de los diferentes géneros de rotíferos en el sitio sin macrófita (a), sitio con *Egeria densa* (b), sitio con *Typha latifolia* (c) y sitio con *Nymphoides fallax* (d). Los primeros dos ejes explican el 48% (a), 52% (b), 46% (c) y 46% (d) de la varianza acumulada.

Por otro lado, los microcrustáceos (Fig. 12a) estuvieron más influenciados por la temperatura, los nitratos, los fosfatos y las ficocianinas. Podemos observar una relación positiva entre *Daphnia* y el aumento de la turbidez, la clorofila a y las ficocianinas, también es evidente una relación positiva entre los nutrientes y la presencia de *Dunhevedia*, *Simocephalus* y *Chydorus*; estos mismos organismos estuvieron relacionados negativamente con el aumento de la temperatura. Los nauplios, copepoditos y adultos de *Macrocyclus* y *Tropocyclops*, así como *Alona* y *Scapholeberis*, parecen modificar sus abundancias de manera independiente a los cambios en las variables ambientales registradas.

Para el caso de los microcrustáceos encontrados en el sitio con *Egeria densa* (Fig. 12b) se observa una relación positiva entre los pigmentos fotosintéticos y la abundancia de *Simocephalus* y nauplios, así como una relación positiva entre la turbidez y *Scapholeberis* e *Ilyocryptus*. A la biomasa y los nitratos estuvieron asociados los géneros *Chydorus* y *Eurycercus*, mientras que a la profundidad se asociaron los géneros *Alona* y *Pleuroxus*. Finalmente, *Ceriodaphnia* se relacionó negativamente a la turbidez y positivamente a la biomasa y los nitratos.

Para los géneros de microcrustáceos reportados en *T. latifolia* (Fig. 12c), *Daphnia* mostró una relación negativa con la temperatura y los pigmentos. *Ceriodaphnia* y *Pleuroxus* estuvieron asociados positivamente a la presencia de la macrófita y la turbidez, mientras que *Dunhevedia* y *Chydorus* mostraron relación positiva con la profundidad. Por su parte, *Simocephalus* y *Eurycercus* se relacionaron positivamente a la temperatura y la clorofila a.

Por último, se observa una asociación entre los géneros *Ceriodaphnia* y *Chydorus* con la turbidez, mientras que *Eurycercus*, *Alona* e *Ilyocryptus* estuvieron relacionados negativamente con la clorofila a, ficocianinas y con la biomasa de *N. fallax* (Fig. 12d). *Tropocyclops* y *Macrocyclus* en sus diferentes etapas de desarrollo, junto con *Simocephalus*, no parecen estar influenciados por ninguna variable ambiental.

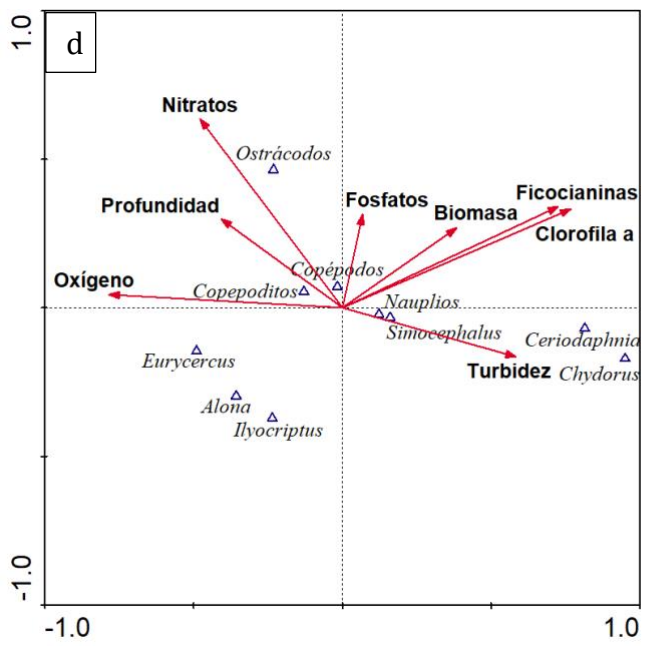
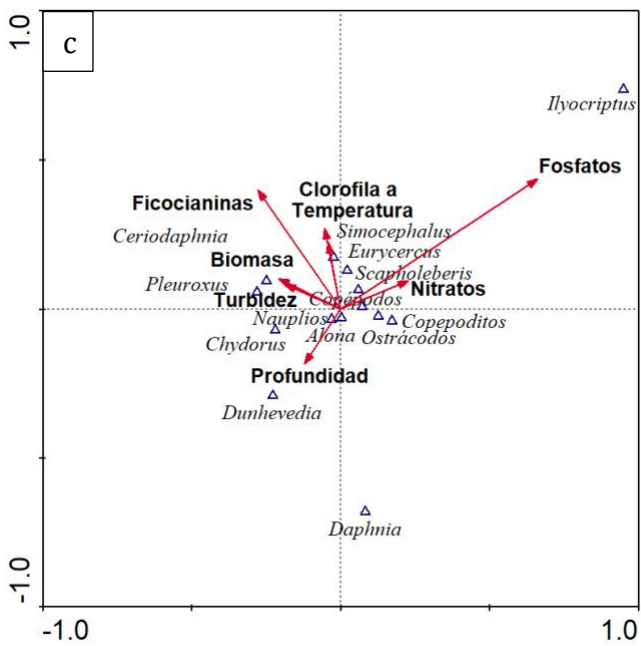
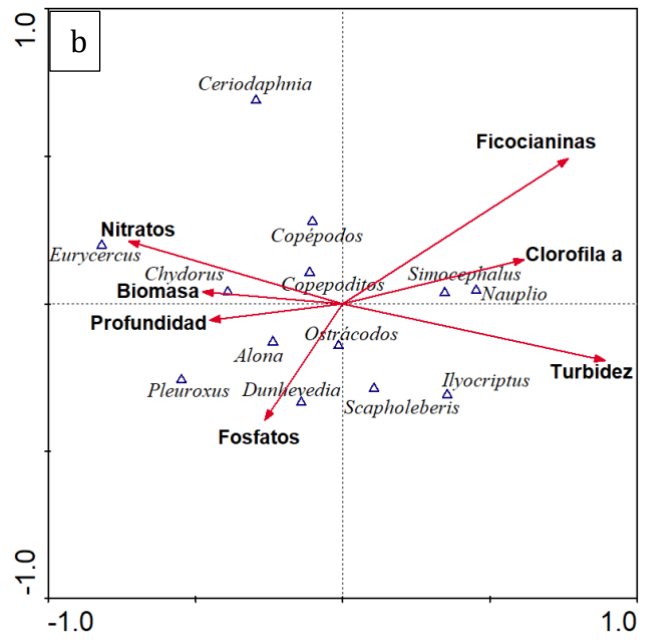
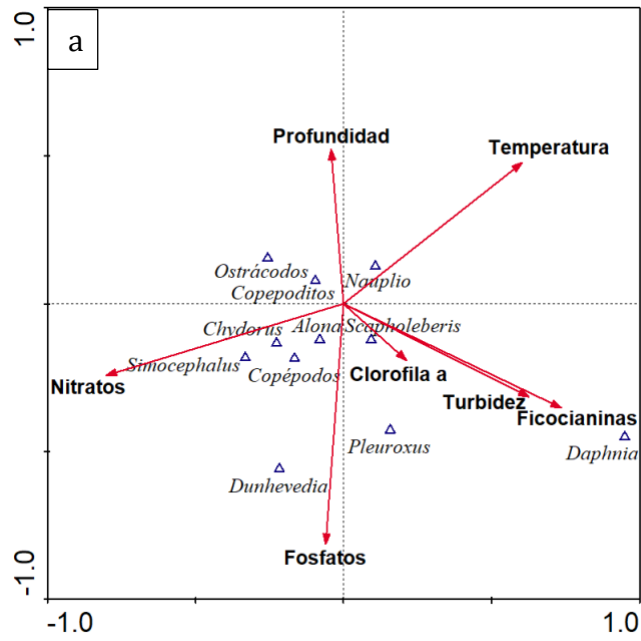


Figura 12. Análisis de correspondencia canónica de las principales variables ambientales y las abundancias de los diferentes géneros de microcrustáceos en el sitio sin macrofita (a), sitio con *Egeria densa* (b), sitio con *Typha latifolia* (c) y sitio con *Nymphoides fallax* (d). Los primeros dos ejes explican el 61% (a), 74% (b), 66% (c) y 78% (d) de la varianza acumulada.

Se observa que los macroinvertebrados fueron influenciados por la temperatura y la profundidad (Fig. 13a). Se distingue una relación negativa entre los grupos de dípteros, anisópteros y turbelarios con estas variables. Los hemípteros, efemerópteros, anfípodos, zigópteros e hidracáridos, estuvieron relacionados negativamente con el aumento de la profundidad. Por otro lado, podemos observar la relación entre las variables y los grupos de macroinvertebrados en el área con *Egeria densa* (Fig. 13b), en donde los anisópteros, zigópteros e hidracáridos estuvieron positivamente relacionados con la biomasa de la planta. Los oligoquetos y los dípteros estuvieron asociados positivamente con el aumento de pigmentos fotosintéticos, profundidad, fosfatos y turbidez.

En cuanto a la abundancia de macroinvertebrados en *T. latifolia* (Fig. 13c), se observó que la biomasa de *Typha* no tuvo un efecto positivo en la abundancia de estos organismos, por el contrario, algunos de ellos como los tricópteros, anfípodos y efemerópteros, estuvieron relacionados negativamente a la biomasa, profundidad, clorofila a y ficocianinas. Los zigópteros se vieron influenciados en este sitio por la temperatura, mientras que los dípteros y anisópteros parecen no presentar una relación con las variables del sitio.

Se muestran las relaciones de las variables ambientales con los macroinvertebrados; los zigópteros, anfípodos, coleópteros y tricópteros se encontraron con asociación positiva con la biomasa de *N. fallax* (Fig. 13d). Los turbelarios, coríxidos, anisópteros y las hidras mostraron una posición intermedia, por lo que podrían estar influenciados positivamente por la profundidad, la turbidez, la clorofila a y las ficocianinas y negativamente con mayor influencia por el oxígeno y los nitratos.

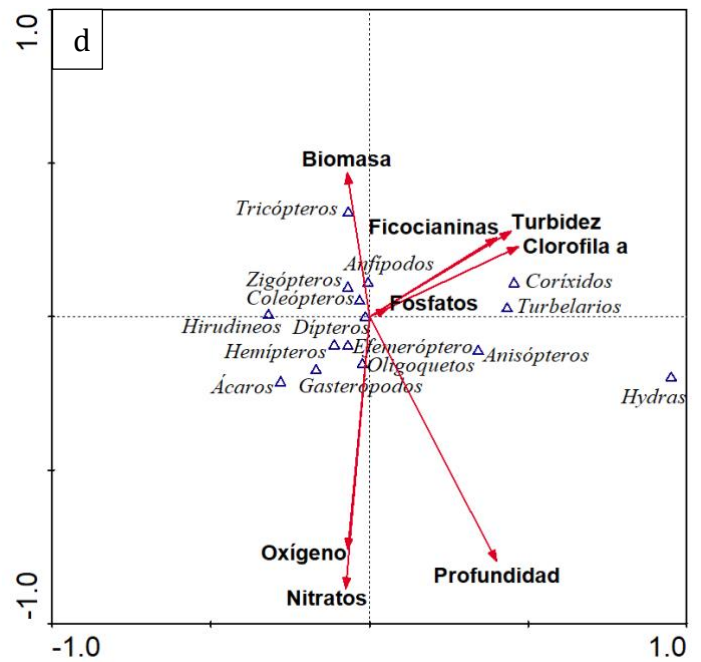
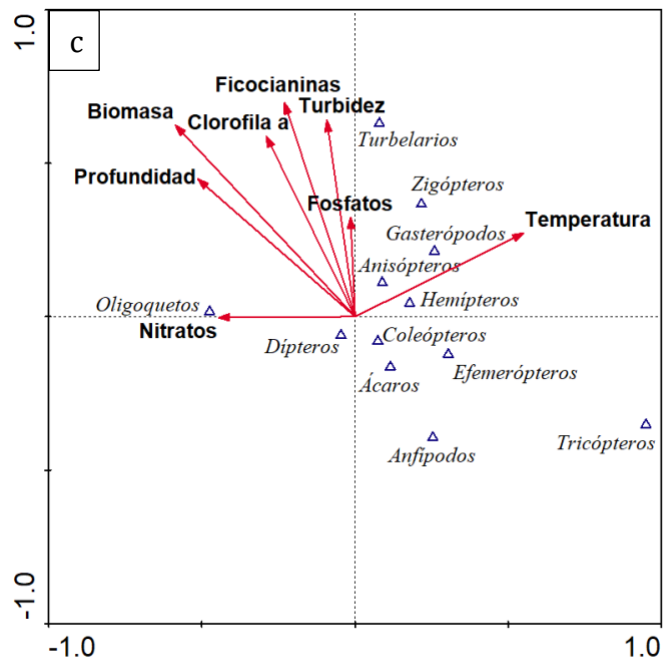
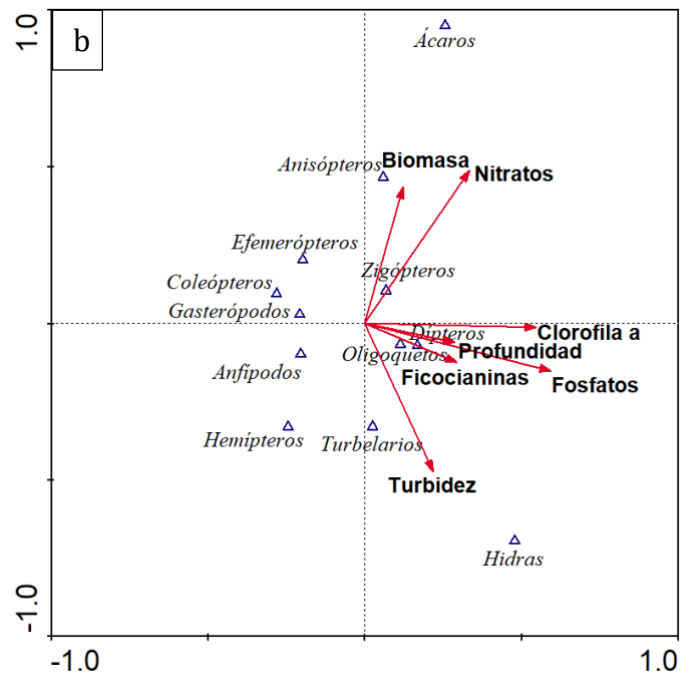
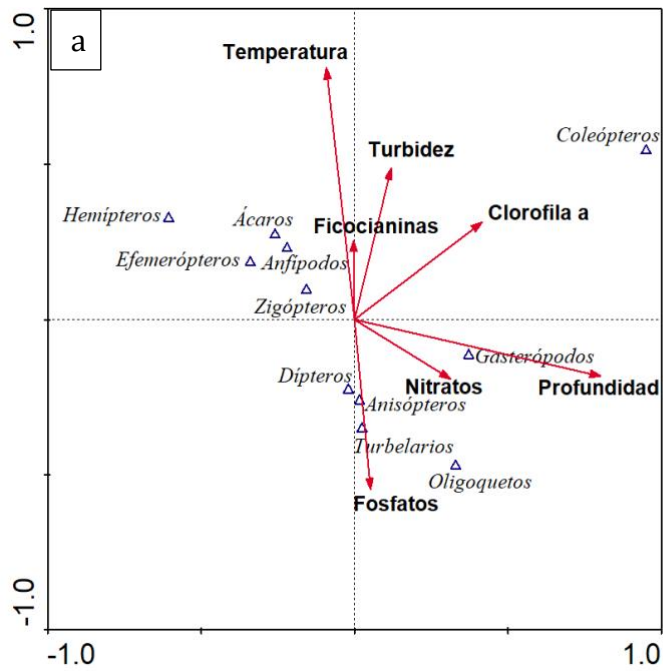


Figura 13. Análisis de correspondencia canónica de las principales variables ambientales y las abundancias de los diferentes grupos de macroinvertebrados en el sitio sin macrófita (a), sitio con *Egeria densa* (b), con *Typha latifolia* (c) y con *Nymphoides fallax* (d). Los primeros dos ejes explican el 69% (a), 58% (b), 68% (c) y 68% (d) de la varianza acumulada.

En el análisis de correspondencia canónica realizado para todos los sitios donde se consideraron 11 variables ambientales (nominales y numéricas) y 32 géneros (o grupos de organismos en el caso de algunos invertebrados depredadores) que fueron los dominantes en el análisis de Olmstead-Tukey (Fig. 14).

Se puede observar que *Daphnia*, *Synchaeta*, *Keratella* y *Polyarthra* muestran una relación con la turbidez y la ausencia de vegetación. La turbidez, temperatura, clorofila a y las ficocianinas tienen una asociación positiva entre ellas y a su vez estuvieron asociadas a la presencia de la macrófita *Nymphoides fallax*, con la cual se asociaron los hirudíneos, turbelarios, anfípodos y *Simocephalus*.

La presencia de *Egeria densa* y *Typha latifolia* se asoció con aumentos en los niveles de oxígeno, nitratos y fosfatos. A *Egeria densa* se asociaron varios microcrustáceos como son *Pleuroxus*, *Chydorus*, *Dunhevedia*, *Ceriodaphnia* y *Alona*. Por su parte, *T. latifolia* muestra una asociación con *Scapholeberis*, *Asplanchnopus*, *Cupelopagis* y *Squatinella*. Cabe resaltar que gráficamente, *Typha* fue el sitio con mayor cercanía al sitio sin planta ubicado en el extremo superior de la figura. En este sentido, *Daphnia*, *Synchaeta* y *Keratella* se encuentran en un intermedio entre los sitios sin planta y *Typha latifolia*.

Una mayor biomasa, independientemente de la macrófita de la que se trate, estuvo relacionada con la presencia de zigópteros, anisópteros, anfípodos, oligoquetos, hemípteros y *Simocephalus*. *Trichocerca*, *Lepadella*, *Plationus*, *Cephalodella*, *Lecane*, bdelloideos y copépodos no mostraron relación con ninguna de las variables registradas.

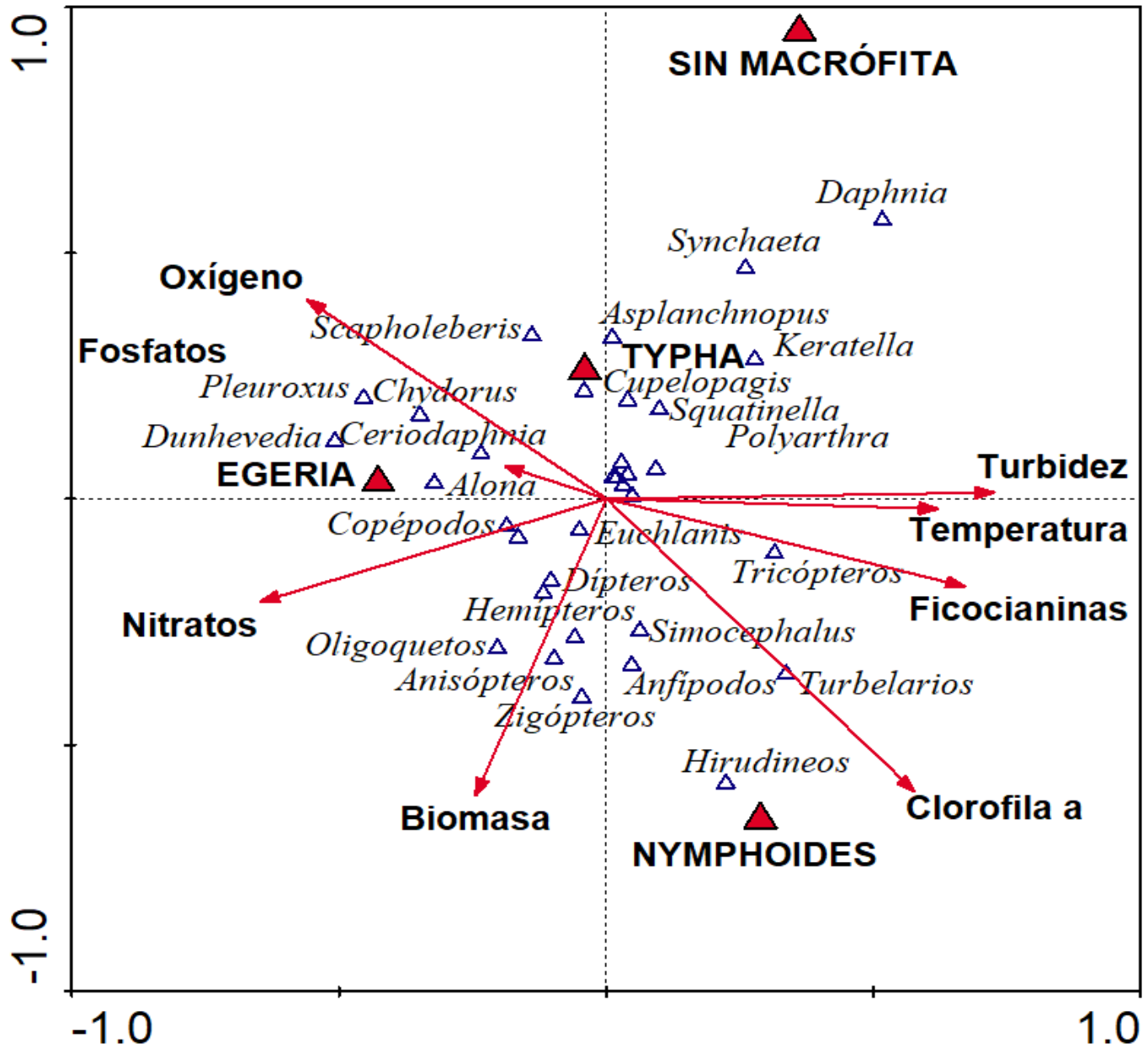


Figura 14. Análisis de correspondencia canónica de las principales variables ambientales y los organismos registrados en la Presa Benito Juárez. Se engloban los cuatro sitios de muestreo y todos los grupos dominantes de organismos (rotíferos, microcrustáceos y micro-macroinvertebrados depredadores). En triángulos rojos se muestran las variables nominales (Sin planta, *Egeria densa*, *Typha latifolia* y *Nymphoides fallax*). Los triángulos que se observan agrupados al centro del gráfico corresponden a los siguientes organismos: copépodos, bdelloideos, *Plationus*, *Lecane*, *Cephalodella*, *Trichocerca* y *Lepadella*. Los primeros dos ejes explican el 56% de la varianza acumulada.

Se utilizó el índice de Bray-Curtis para realizar un análisis de similitud entre sitios en términos de la abundancia de invertebrados depredadores (Fig. 15a) y del zooplancton (Fig. 15b). En el caso del análisis basado en los depredadores, se observa la formación de dos grupos principales (coeficiente de correlación = 0.9). En el primero se agruparon los sitios sin planta y en el segundo se agruparon los sitios con *Egeria densa*, *Nymphoides fallax* y *Typha latifolia*, sin embargo, en este segundo grupo, *Egeria densa* y *Nymphoides fallax* formaron un subgrupo que se separó de los sitios con *Typha latifolia*.

En el análisis basado en el zooplancton, se vuelven a distinguir dos grupos principales (coeficiente de correlación = 0.7), pero en este caso, los sitios con *Typha latifolia* y sin planta quedaron agrupados en el primero (formado entre ellos dos subgrupos diferentes) y en el segundo, quedaron los sitios *Egeria densa* y *N. fallax*.

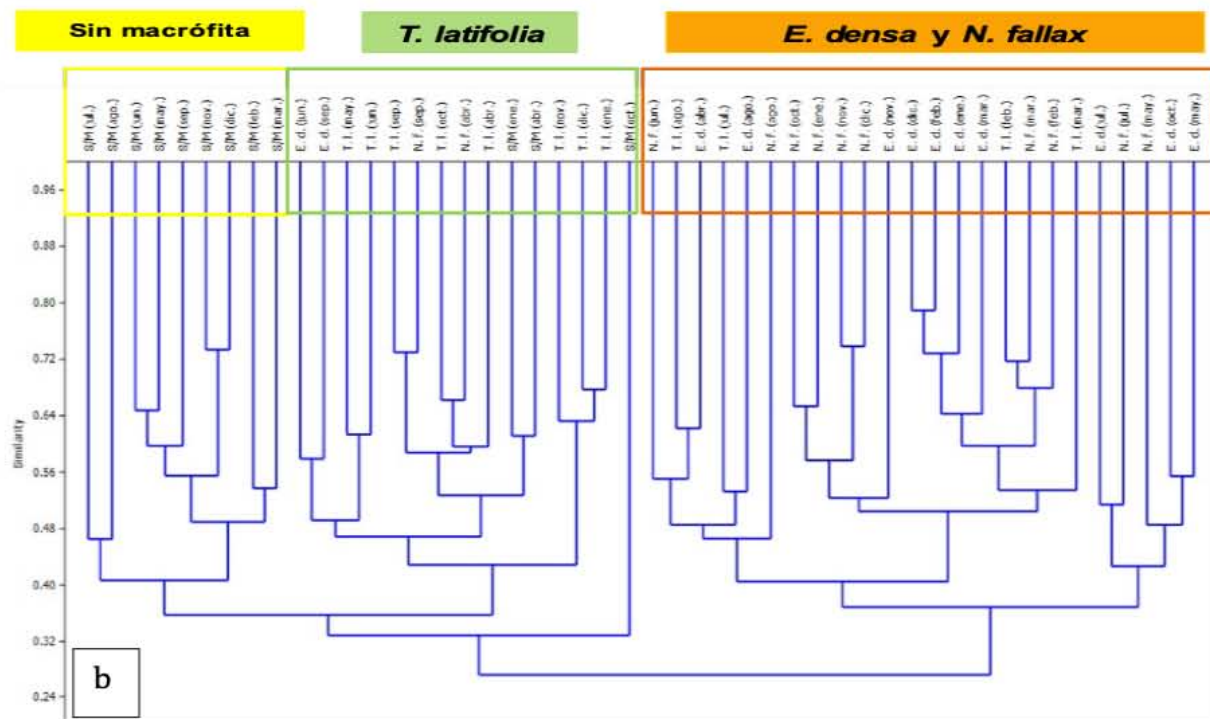
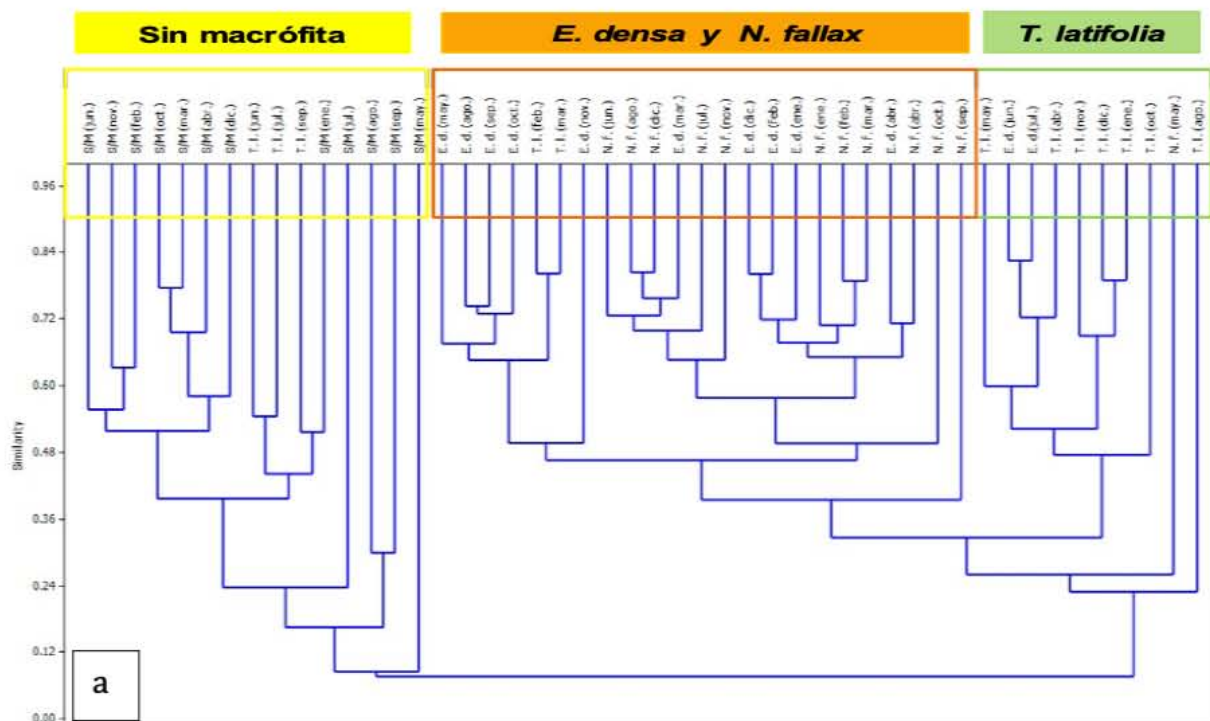


Figura 15. Índice de similitud de Bray-Curtis entre los sitios de muestreo en términos de abundancia de invertebrados depredadores (a) y del zooplancton (b). Se señalan el tipo de macrófita (S/M: Sin macrófita, T.L.: *Typha latifolia*, N. f.: *Nymphoides fallax* y E. d.: *Egeria densa*) y entre paréntesis, las primeras tres letras del mes en que se hizo el muestreo.

Se muestran las oscilaciones de las abundancias de los copépodos y sus posibles presas (Fig. 16). En el sitio sin planta, los picos de biomasa tanto de los depredadores como de las presas tuvieron un comportamiento similar, observándose que cuando los depredadores aumentan, también aumentan las presas y viceversa, algo muy similar ocurrió en el sitio con *Nymphoides fallax*; sin embargo, en agosto se presentó una relación inversa muy evidente. En *Typha latifolia* se observa una relación inversa que en los meses que incrementan los depredadores, las presas disminuyen y cuando disminuyen los depredadores, las presas aumentan, únicamente en los meses de marzo y abril, tanto las presas como los depredadores exhibieron un incremento en su biomasa seguido de una disminución de la misma. Finalmente, en *Egeria densa* se pudo observar que existen oscilaciones acopladas retardadas, lo cual quiere decir, que existe un incremento en la biomasa de los depredadores uno o dos meses después de haber habido un incremento en la biomasa de las presas. Lo mismo se observó con los depredadores zigópteros (Fig. 17) y anisópteros (Fig. 18) en el sitio con *Egeria densa*; en los demás sitios no se observaron relaciones inversas entre estos depredadores y sus presas, únicamente en algunos momentos en específico como enero y febrero en *Egeria densa*, pero no fue la generalidad.

En cuanto a la relación de *Asplanchnopus* con las presas (Fig. 19), se observaron patrones diferentes en cada una de las plantas sin tener una tendencia clara de oscilaciones acopladas, o de coincidencias en los picos máximos y mínimos de las biomasa depredador-presa. Únicamente en *Typha latifolia* se observó una relación de dependencia del depredador con la presa, y en marzo, hubo un incremento en las presas acompañado de una caída en la biomasa de depredadores.

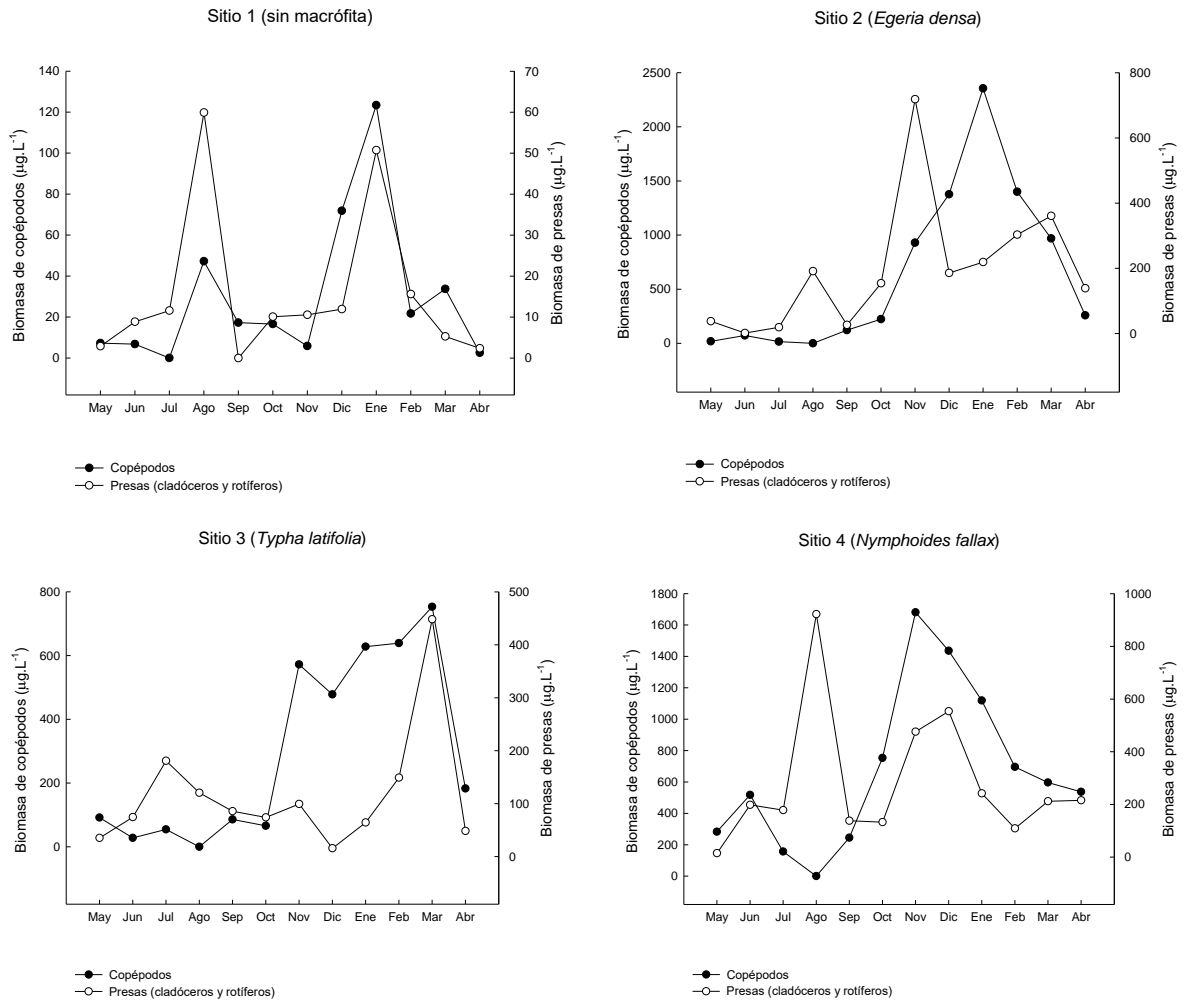


Figura 16. Variación temporal de la biomasa de los depredadores copépodos y de las presas (cladóceros y rotíferos) en los cuatro sitios de estudio a lo largo de un año.

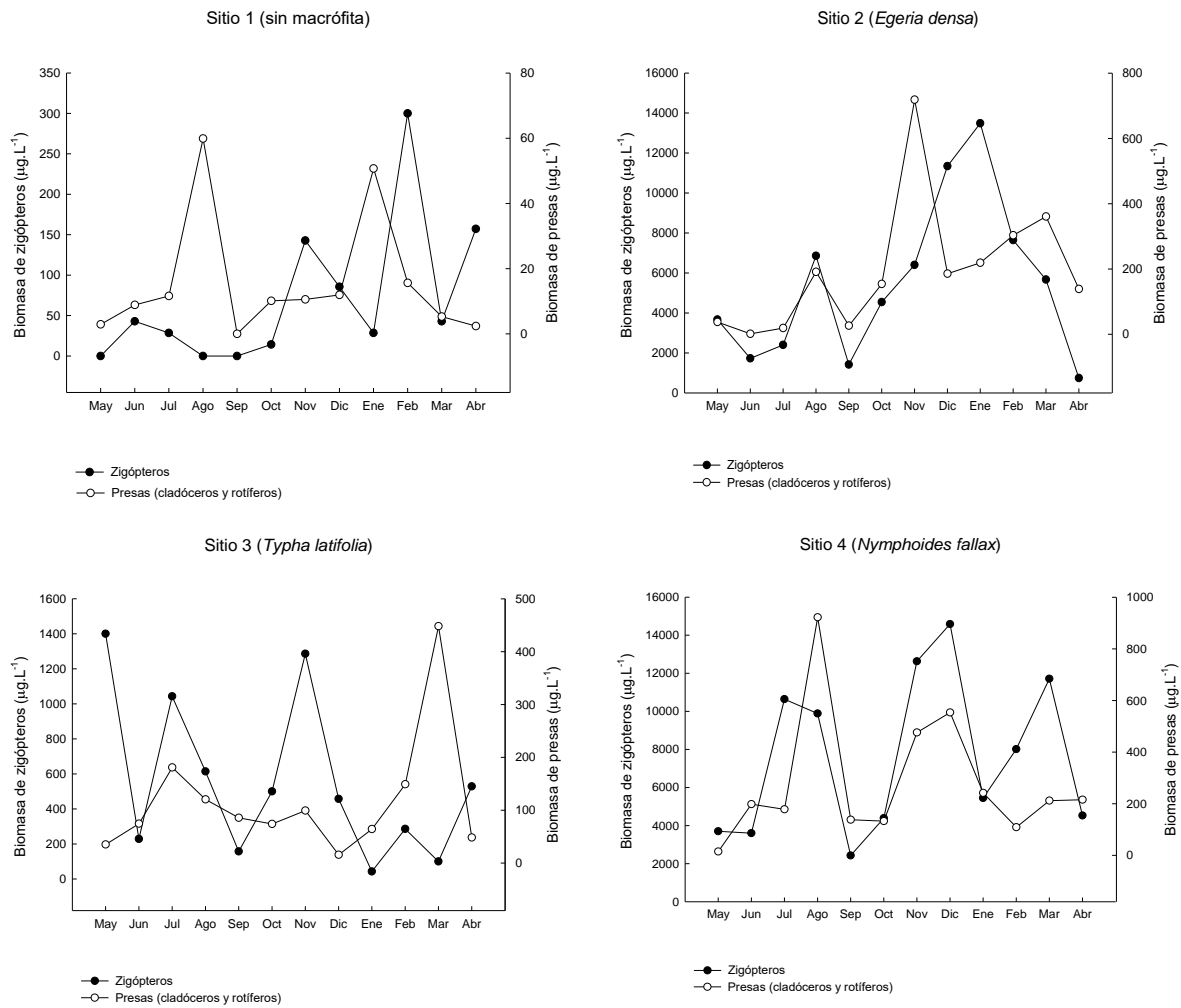


Figura 17. Variación temporal de la biomasa de los depredadores zigópteros y de las presas (cladóceros y rotíferos) en los cuatro sitios de estudio a lo largo de un año.

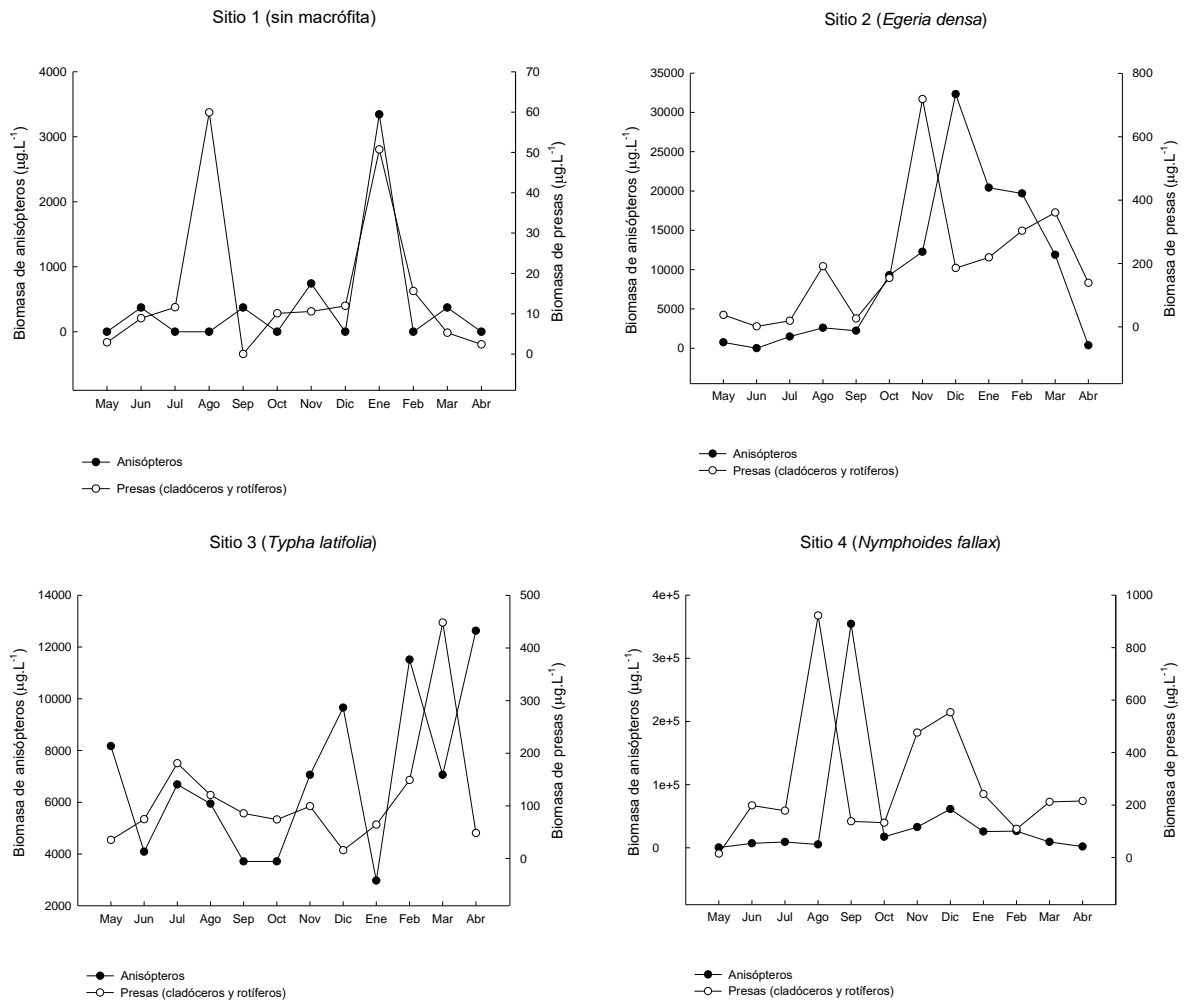


Figura 18. Variación temporal de la biomasa de los depredadores anisópteros y de las presas (cladóceros y rotíferos) en los cuatro sitios de estudio a lo largo de un año.

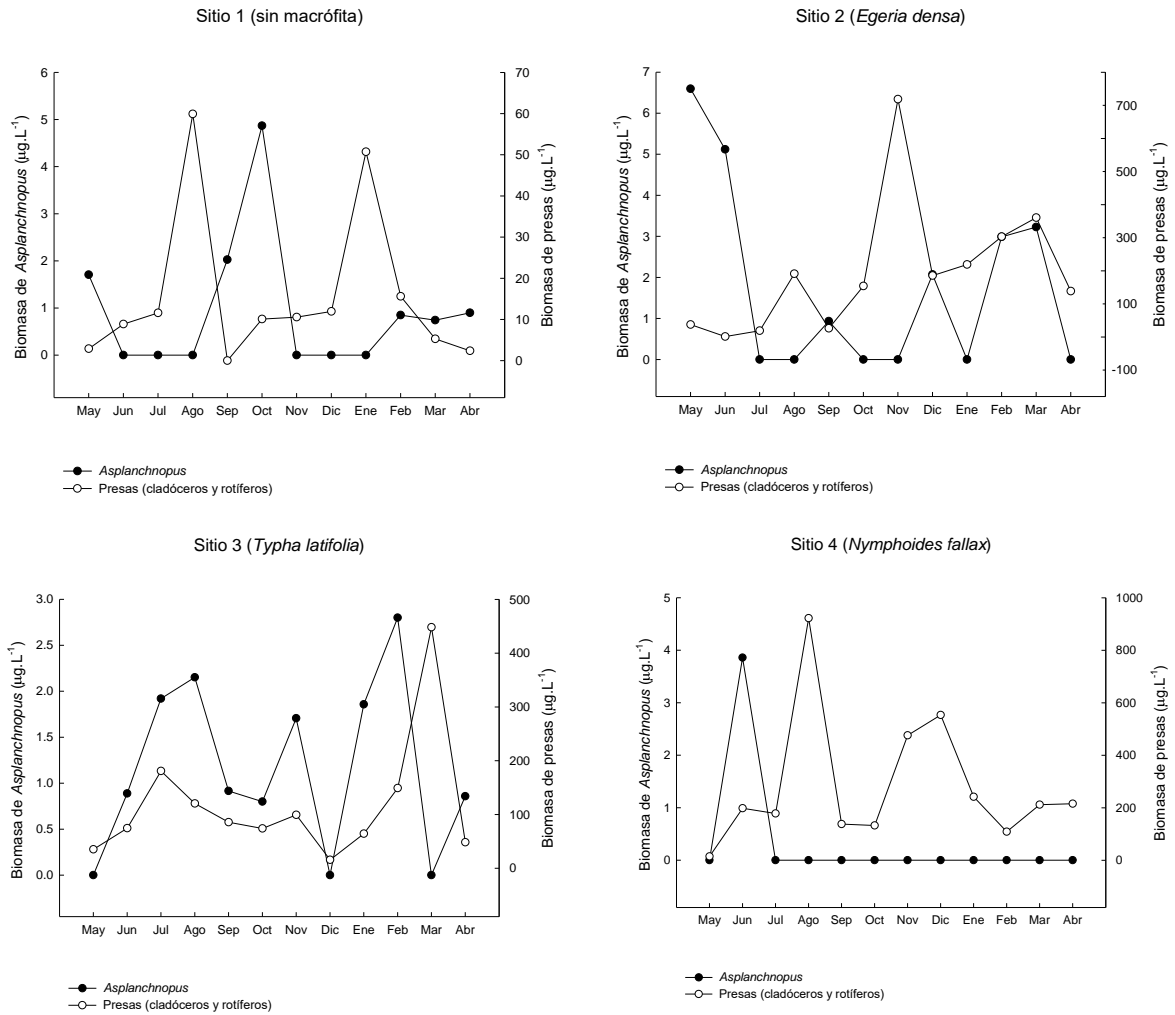


Figura 19. Variación temporal de la biomasa de los depredadores *Asplanchnopus* y de las presas (cladóceros y rotíferos) en los cuatro sitios de estudio a lo largo de un año.

RESULTADOS DE EXPERIMENTOS EN LABORATORIO

Se muestran las preferencias alimentarias de los 5 depredadores seleccionados en nuestro estudio como representantes de cada grupo de invertebrados (Fig. 20). En cada gráfica se muestran los resultados obtenidos en presencia (barras grises) y ausencia de la macrófita (barras negras) *Egeria densa*. Las presas preferidas por el copépodo *Macrocyclus fuscus* en presencia de la planta fueron *Scapholeberis*, *Ceriodaphnia* y *Alona*, cuando la planta no estuvo presente su preferencia por *Scapholeberis* no cambió, pero si prefirió a *Chydorus* y *Alona* en vez de *Ceriodaphnia*.

El oligoqueto *Chaetogaster* (B) tuvo preferencia sobre *Chydorus* y *Dunhevedia* independientemente de si había o no planta. Su preferencia por *Alona* se vio muy disminuida con la presencia de la macrófita y consecuentemente, *Scapholeberis* fue preferido en estas condiciones.

El rotífero *Asplanchnopus multiceps* (C) mostró preferencia por *Alona* y *Chydorus* tanto en la presencia de la macrófita como en su ausencia.

En presencia de la macrófita, el zigóptero *Ischnura* (D) prefirió a *Daphnia*, *Ceriodaphnia* y a los anfípodos, por otro lado, en ausencia de ella, mostró preferencia nuevamente por *Daphnia*, anfípodos y al último por *Scapholeberis*.

Finalmente, el anisóptero *Rhionaeshna* (E) tuvo preferencia por *Daphnia*, *Ilyocryptus*, dípteros y *Ceriodaphnia* en ausencia de la planta, y al añadirla, su preferencia incrementó un poco más en el caso de *Daphnia* y *Ceriodaphnia* y disminuyó su preferencia por los dípteros, aunque estos siguieron siendo seleccionados.

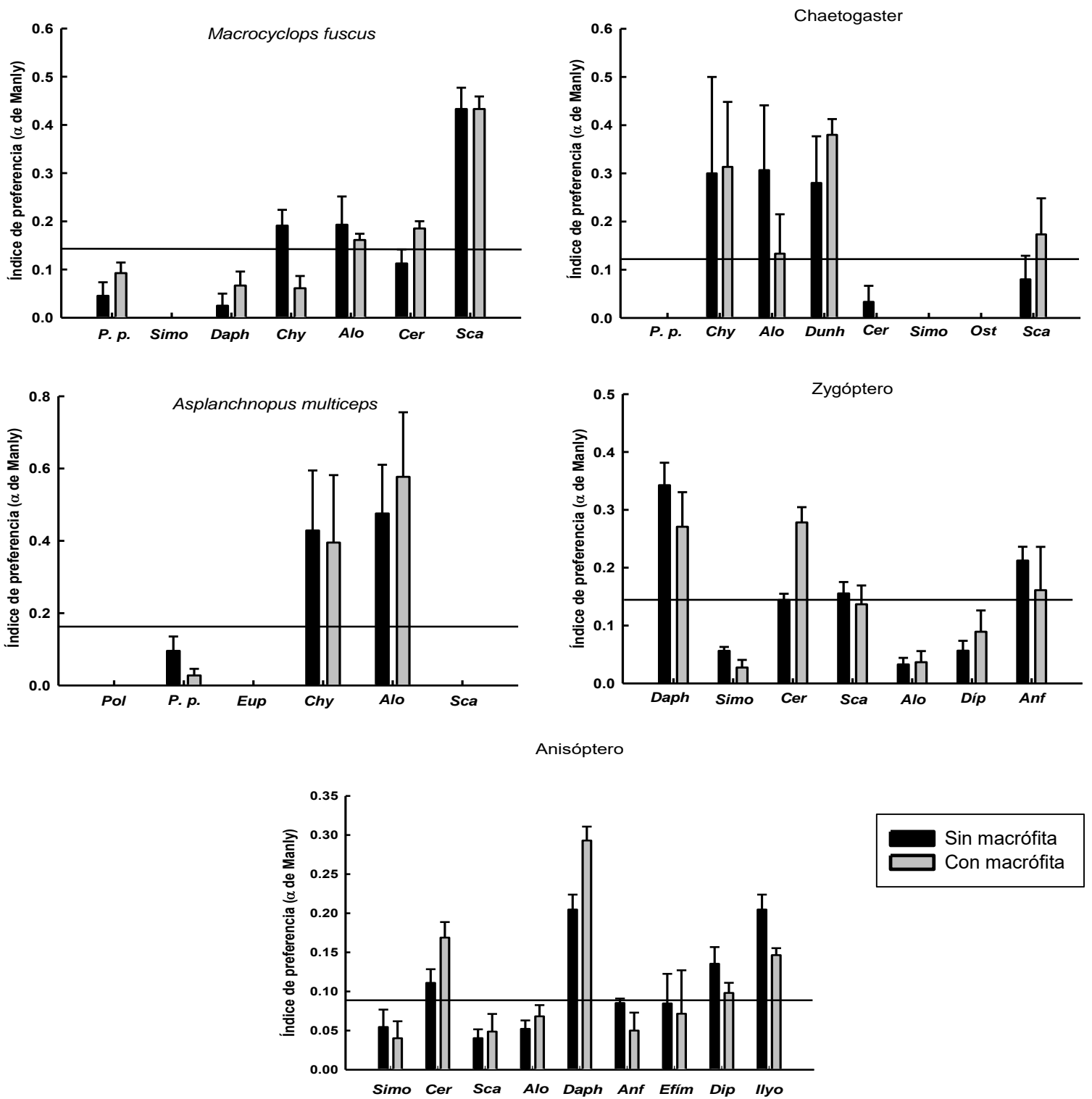


Figura 20. Preferencias alimentarias de los depredadores invertebrados seleccionados como representantes de cada grupo de invertebrados. Los valores sobre la línea indican preferencia.

En cuanto a las respuestas funcionales, se observó que los depredadores *Macrocyclops*, *Chaetogaster* y *Rhionaeschna*, presentaron una respuesta funcional de tipo II, sin embargo, en el caso de *Chaetogaster* y *Rhionaeschna*, se puede observar que la tendencia de los puntos también pudiera corresponder a un ajuste de una curva sigmoide (Fig. 21).

Todos los depredadores invertebrados probados muestran una tendencia de incremento de consumo de la presa con el incremento de su disponibilidad en el ambiente hasta alcanzar cierta densidad, después de la cual, se nivela ese consumo. La densidad a la que se nivela depende del tipo de especie del depredador y de la presa. En el caso de *Macrocyclops fuscus*, se observó una disminución en la tasa de ingesta de *Scapholeberis* cuando la densidad de la presa fue de 64 individuos, sin embargo, cuando la densidad aumentó a 256 ind.ml⁻¹, el consumo aumentó en cuatro individuos más aproximadamente. Cuando la presa fue *Ceriodaphnia*, la tasa de consumo se limitó a 4-5 organismos por hora desde que las densidades alcanzaron 128 ind.ml⁻¹. En el caso de *Chaetogaster*, los depredadores tuvieron un mayor consumo de *Alona* que de *Chydorus*, en ambos casos, la tasa de ingesta dejó de incrementar cuando la densidad de presa alcanzó los 128 ind.ml⁻¹. Finalmente, *Rhionaeschna* mostró un consumo similar con ambas presas (*Daphnia* y *Ceriodaphnia*); a diferencia de los otros depredadores, *Rhionaeschna* mostró un decremento notorio en su tasa de ingesta, hasta que las densidades de la presa alcanzaron los 700 ind.ml⁻¹.

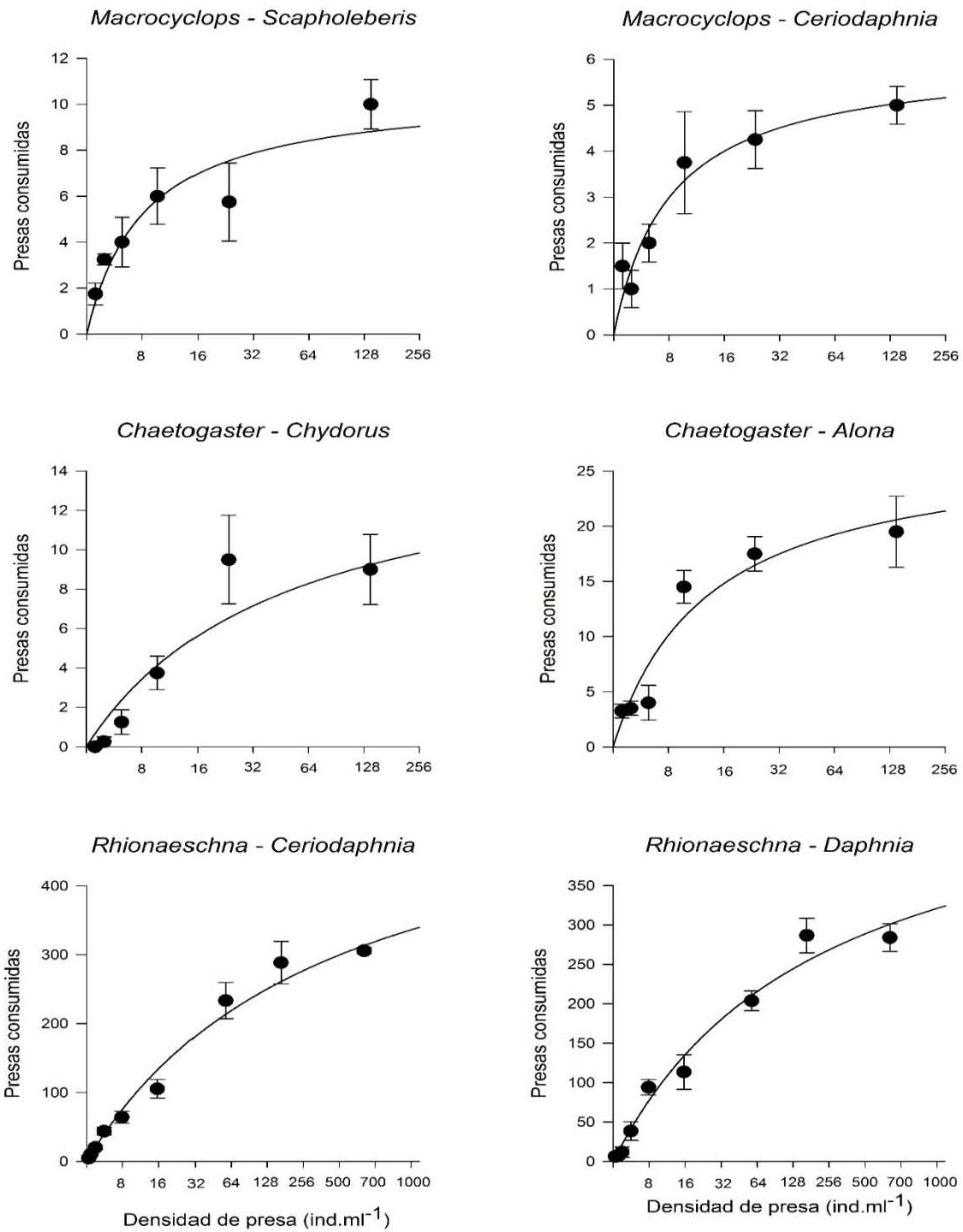


Figura 21. Respuestas funcionales de *Macrocyclus*, *Chaetogaster* y *Rhionaeschna*, utilizando dos diferentes especies de presa para cada depredador.

Se muestran el número de encuentros, ataques, fracasos, capturas, escapes, ingestas y tiempos de manejo que mostró el depredador *Ischnura* sp. al ser alimentado por media hora con *Daphnia pulex* con y sin la presencia de kairomonas de pez (Fig. 22). Es evidente el cambio que existió debido a las kairomonas del depredador vertebrado, ya que en todos los casos existieron diferencias significativas entre ambos tratamientos. Es interesante notar que al existir señales de un depredador en el medio, las náyades disminuyeron significativamente el número de todos los eventos involucrados en el proceso de depredación; por el contrario, cuando se realizó el mismo experimento en náyades de anisóptero *Rhionaeschna multicolor* (Fig. 23), el número de eventos aumento significativamente en la mayoría de los casos, solamente los fallos y los escapes se mantuvieron sin diferencias, lo cual implica que las kairomonas están mostrando un efecto positivo para el proceso de depredación de *R. multicolor* y negativo para *Ischnura* sp.

Comportamiento alimentario de *Ischnura* sp.

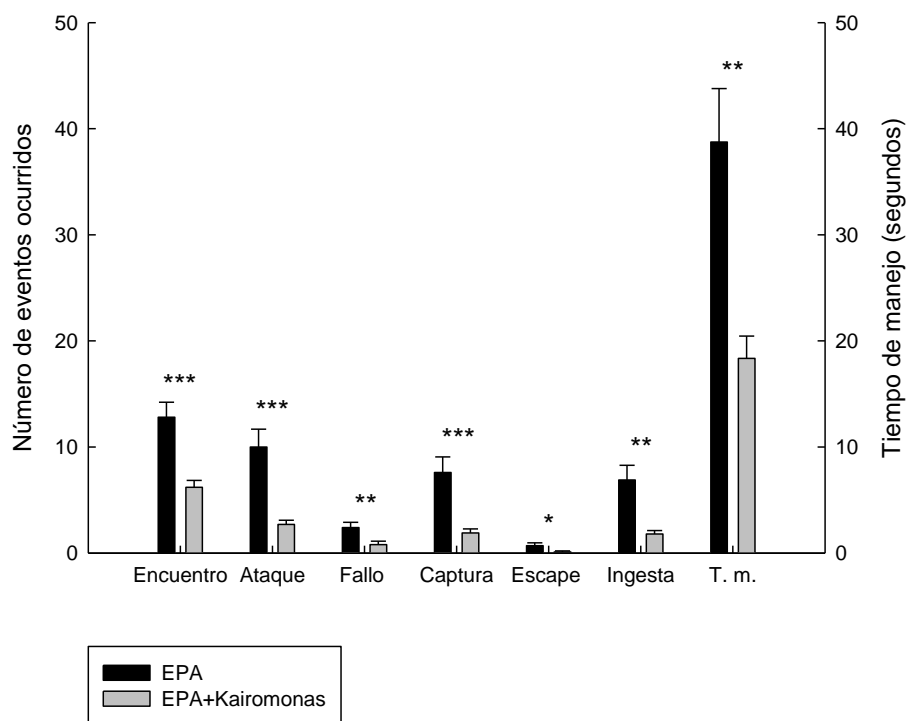


Figura 22. Número de cada uno de los eventos registrados durante el proceso de depredación de *Ischnura* sp. alimentada con *Daphnia pulex*, con y sin presencia de kairomonas de pez. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, T.m. = tiempo de manejo.

Comportamiento alimentario de *Rhionaeschna multicolor*.

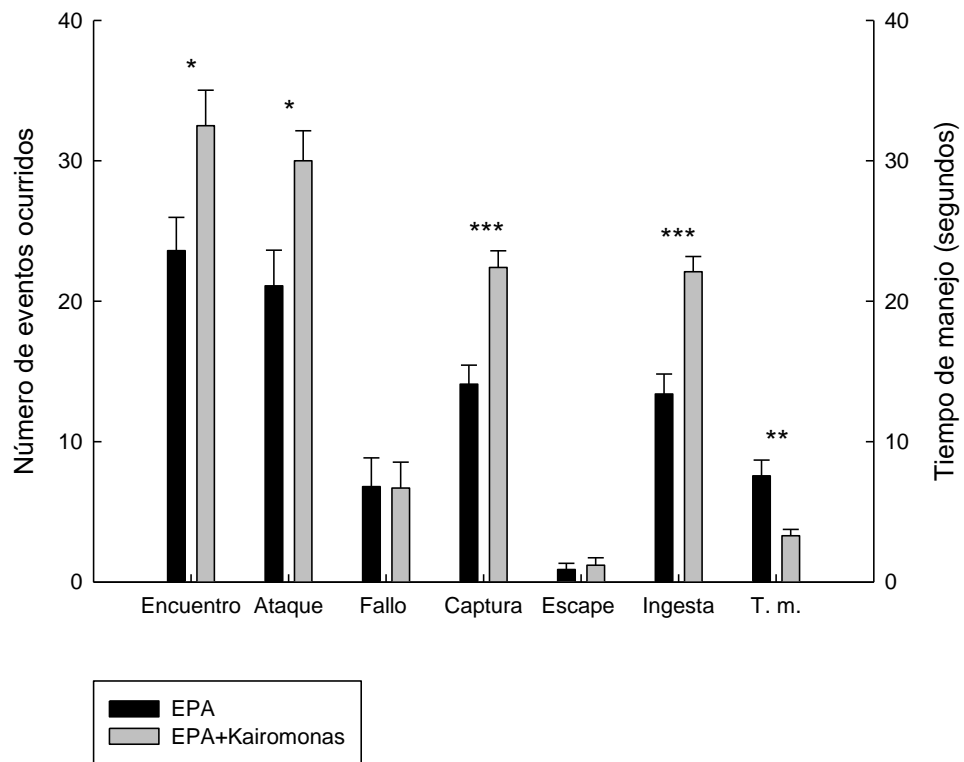


Figura 23. Número de cada uno de los eventos registrados durante el proceso de depredación de *Rhionaeschna multicolor* alimentada con *Daphnia pulex*, con y sin presencia de kairomonas de pez. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, T.m. = tiempo de manejo.

DISCUSIÓN

VARIABLES AMBIENTALES

Uno de los aspectos más importantes al momento de estudiar comunidades acuáticas, es conocer las variables ambientales que pueden influenciar a los organismos (Bonilla-Lemus *et al.*, 2014; Moss, 2014; Cházaro-Olvera *et al.*, 2019). En este sentido, comenzaremos por explicar algunas de las variaciones observadas a lo largo del año en relación con las variables físicas y químicas registradas en el presente trabajo.

Con respecto al oxígeno, se observó que los valores para el sitio 4 (*Nymphoides fallax*) fueron menores que para el resto de los sitios. Esta diferencia podría estar dada en primer lugar por la forma de crecimiento de las macrófitas; se ha observado que las plantas sumergidas tienen un mayor efecto sobre las variables físicas y químicas del agua, ya que al tener sus hojas completamente sumergidas, el oxígeno producido por la fotosíntesis se disuelve directamente en el agua, mientras que las macrófitas flotadoras liberan ese oxígeno a la atmósfera (Carpenter y Lodge, 1986), esto también concuerda con lo observado para el sitio con la macrófita sumergida *Egeria densa*, en el cual se observaron los valores más altos la mayor parte del año. Los valores bajos (4.1 y 5.1 mg L⁻¹) de oxígeno reportados durante junio y julio en *Nymphoides fallax*, se relacionan también con la época del año en que las lluvias fueron más fuertes y arrastran mucha materia orgánica de las laderas pronunciadas (Espinosa-Rodríguez *et al.*, 2020), lo cual se relacionó con los valores más altos de turbidez durante julio (Fig. 2c). Se ha observado en otros estudios que, durante la época de lluvias, existe una gran cantidad de materia orgánica que es arrastrada por la escorrentía y durante su proceso de descomposición consume oxígeno (Li *et al.*, 2012), lo cual podría estar relacionado a las concentraciones de oxígeno registradas en este trabajo. Además, se ha reportado que los procesos de descomposición van acompañados de una reducción del pH (Hessen, 1992; Wenzel *et al.*, 2014) lo cual también se ve reflejado en nuestros valores de pH obtenidos durante los mismos meses (Fig. 1C).

De acuerdo con la temperatura, se puede notar que los valores más bajos se registraron durante la época seca-fría (enero) y los más altos en la época cálida-lluviosa en junio y julio (Alcocer y Bernal-Brooks, 2010; Carmona-Jiménez *et al.*, 2016). En comparación con otros cuerpos de agua de la misma zona, las temperaturas registradas en este trabajo fueron mayores, por ejemplo, en la Presa del Llano, se obtuvieron valores de 11.3 – 20.4 °C (Muñoz-Colmenares *et al.*, 2017) y en Presa Iturbide de 9 - 20 °C (Sarma *et al.*, 2011), la diferencia puede deberse a que los dos últimos sitios tienen una mayor altitud y no tienen una zona litoral delimitada por macrófitas como en el caso de la Presa Benito Juárez. Al respecto, se ha asentado que independientemente de la forma de crecimiento, la arquitectura de las macrófitas tiene una gran influencia sobre la temperatura del agua, ya que su estructura física frena el oleaje y las corrientes, lo cual provoca que las capas más superficiales del agua alcancen temperaturas mayores, encontrándose gradientes de temperatura de hasta 8 °C en un metro de profundidad con ciclos diarios (Madsen *et al.*, 2001). Finalmente, la ausencia de diferencias entre los sitios a lo largo del año, también se podría deber a que todos los sitios estaban influenciados por macrófitas, puesto que el sitio sin planta se encontraba rodeado por una densa cama de *E. densa*.

El pH presenta una fuerte relación inversa con los procesos de fotosíntesis que existen dentro del agua y con la reserva alcalina del mismo, de tal modo que, al haber más fotosíntesis dentro del cuerpo de agua, el pH será mayor (Kalff, 2003). Debido a lo anterior, en el sitio con *Nymphoides fallax* se registraron los valores más bajos de pH, ya que esta macrófita al tener sus hojas expuestas a la atmósfera, no cambia tanto el pH del agua en la que se encuentra. También se había mencionado que el pH está relacionado con procesos de descomposición de materia orgánica, por lo que se podría mencionar como la explicación de la variación durante algunos meses, especialmente en los cálidos, ya que, a mayor temperatura, los procesos de descomposición y respiración microbiana son mayores, lo cual produce un aumento de CO₂ que contribuye a la disminución del pH (Pieczynska, 1993; Wetzel, 2001).

Con respecto a la conductividad, se observa un rango de valores bajos ($54 - 80 \mu\text{S cm}^{-1}$), similares a los registrados en otros cuerpos de agua de los alrededores como la Presa del Llano ($59 - 93 \mu\text{S cm}^{-1}$; Muñoz-Colmenares *et al.*, 2017). Esta condición se debe a que el agua que alimenta estas presas viene directamente de manantiales asentados sobre roca volcánica, que generalmente son aguas poco mineralizadas, lo cual concuerda con la cantidad de carbonatos y bicarbonatos reportados previamente para la presa Benito Juárez (Espinosa-Rodríguez, 2016). Los valores más altos reportados para los meses de julio a septiembre se relacionan con el aporte de terrígenos por parte de la escorrentía que aportan sales que se disuelven (Moore *et al.*, 2004).

Los valores de clorofila *a* y ficocianinas muestran que la época de mayor productividad fitoplanctónica fueron los meses de julio, agosto y septiembre, mientras que los de menor biomasa fueron febrero, abril y mayo, lo cual concuerda con los datos reportados para la misma presa por Espinosa-Rodríguez *et al.* (2020) durante el periodo de 2012-2013. En la mayor parte del año, las mayores concentraciones de clorofila *a* y ficocianinas se encontraron en el sitio con la macrófita flotadora-enraizada *Nymphoides fallax*. Durante la recolecta del agua para los análisis de pigmentos, en este sitio no se pudo evitar mover las macrófitas que se encontraban por encima del agua, lo cual, provoca resuspensión de perifiton que pudo haber provocado los valores tan elevados que se registraron. Por otro lado, de acuerdo con la hipótesis de los estados alternativos, una alta densidad de macrófitas debería reducir la cantidad de fitoplancton en comparación con aquellos sitios que no tienen macrófitas, debido a que la vegetación acuática presenta una fuerte relación antagónica al reducir la cantidad de nutrientes disponible, incrementar las tasas de sedimentación, dar refugio a los herbívoros filtradores y a través de la liberación de sustancias alelopáticas (Scheffer *et al.*, 1994); sin embargo, esto no se observó en este estudio, por el contrario, el sitio sin macrófitas obtuvo los valores más bajos de clorofila *a* y ficocianinas a lo largo del año (Fig. 1E).

Con relación a los nutrientes, se observó que no hubo una diferencia estadística significativa entre sitios. De acuerdo con lo observado para los nutrientes en otros lagos someros, se menciona que en los sistemas que tienen alta biomasa de macrófitas como la Presa Benito Juárez, la dinámica de los nutrientes es diurna, presentándose un alto consumo de nutrientes conforme avanza el día debido a la fotosíntesis, lo cual, llega a limitar los nutrientes debido a la alta productividad. Durante la noche, debido a la alta cantidad de materia orgánica, el sedimento llega a presentar anoxia liberando más nutrientes mediante el proceso de mineralización por los consorcios del circuito microbiano (Wigand *et al.*, 1997; Kalff, 2003). Con los nitratos se puede observar que muestran una relación inversa con lo registrado para los pigmentos, de tal modo que en los meses en los cuales los pigmentos son altos (junio, julio y agosto) los nitratos son bajos. Esto podría sugerir el consumo de nitratos por parte del fitoplancton. Los valores registrados para nitratos y fosfatos son similares a aquellos reportados dos años antes para el mismo cuerpo de agua (Espinosa-Rodríguez *et al.*, 2020).

Los datos de turbidez muestran relación con la temporada de lluvias sin observarse diferencias entre los sitios de muestreo similar a lo observado por Espinosa-Rodríguez *et al.*, (2020). Se puede observar que el inicio de las lluvias durante este año (junio), coincide con el incremento en turbidez y se mantiene alta durante los siguientes cuatro meses, que es el tiempo que dura la época de lluvias (Alcocer y Bernal Brooks, 2010). Las colinas que se encuentran en los alrededores de la presa Benito Juárez se encuentran bastante inclinadas por lo que, al caer la lluvia, arrastra una gran cantidad de sedimentos a la presa que, en consecuencia, aumenta la turbidez, lo cual ya ha sido observado en otros cuerpos de agua (Gómez-Márquez, *et al.*, 2013). Posteriormente, en los meses con ausencia de lluvia los valores de turbidez volvieron a ser bajos, sin embargo, durante estos meses, los valores de turbidez no mostraron diferencias estadísticas entre los cuatro sitios de muestreo.

Las variaciones en profundidad también están influenciadas por el régimen de lluvias, donde justo al inicio de éstas, se observaron las menores profundidades para los

cuatro sitios, mientras que las mayores profundidades se reportaron en septiembre y octubre, fechas en las cuales las lluvias van terminando. Datos similares se han reportado para sistemas de agua naturales como Nevado de Toluca y Cuitzeo (De la Lanza y García, 2002). Sin embargo, hay que recordar que algunas variaciones en profundidad también son debidas a la apertura de la compuerta en la presa, lo cual sucede regularmente en este tipo de sistemas acuáticos (Lugo-Vázquez *et al.*, 2017), por ejemplo, Taxhimay y Presa del Llano (Muñoz-Colmenares *et al.*, 2017).

La biomasa de las macrófitas fue significativamente mayor en el sitio de *Typha latifolia*, posteriormente *Egeria densa* y *Nymphoides fallax* mostraron valores similares. Los valores de *T. latifolia* se deben a que su tallo es bastante grueso y contiene más biomasa (Sculthorpe, 1985); sin embargo, estructuralmente hablando, es la macrófita más sencilla (Kuczynska-Kippen y Nagengast, 2006), ya que sus hojas están adheridas a la base de los tallos, por lo que su estructura es completamente cilíndrica, además los tallos suelen estar bastante espaciados entre ellos. En contraste con *T. latifolia*, *N. fallax* y *E. densa* tienen una estructura más compleja. *N. fallax* es una planta flotadora con una heterogeneidad estructural intermedia; los peciolos de esta planta son relativamente sencillos, pero al irse expandiendo sobre la superficie del agua, las hojas comienzan a sobrelaparse unas con otras lo cual va generando mayor complejidad estructural (Kuczynska-Kippen y Nagengast, 2006; Tarkowska-Kukuryk, 2013). Finalmente, *E. densa* es una macrófita con hojas disectadas que le confieren la mayor complejidad estructural de las plantas que aquí estamos evaluando (Cheruvellil *et al.*, 2002). Estas diferencias en estructura y biomasa son importantes ya que se ha demostrado que una mayor complejidad estructural se asocia con una mayor generación de nichos (France, 1995; Duggan *et al.*, 2001; Kuczynska-Kippen y Klimaszyk, 2007), por lo tanto, existirá una variación entre la diversidad de micro y macroinvertebrados dependiendo de la densidad y estructura de las plantas.

ZOOPLANCTON

ROTÍFEROS

Se encontraron un total de 87 especies de rotíferos en la Presa Benito Juárez; en un estudio previo realizado por Espinosa Rodríguez (2016), se reportaron un total de 82 especies de rotíferos para este sitio durante el año de 2012-2013. Cabe resaltar que el número de especies encontradas fue muy similar. Sin embargo, en el presente trabajo se encontraron especies no reportadas anteriormente como es el caso de *Ascomorphella volvocíola*, *Aspelta angusta*, *Aspelta circinator*, *Cephalodella remanei*, *Colurella adriática*, *Encentration sp.*, *Filinia terminalis*, *Keratella tropica*, *Lecane nana*, *Notommata copeus*, *Notommata tripus*, *Polyarthra dolichoptera*, *Proales phaeopis*, *Resticula melandocus*, *Trichocerca dixon-nutalli*, *Trichocerca musculus* y *Trichocerca tenuoir*.

La menor abundancia de rotíferos se registró en el sitio sin planta, mientras que las mayores se registraron en los sitios de *Nymphoides fallax* y *Egeria densa*, lo cual se atribuye principalmente a que son los sitios con mayor complejidad estructural, y como ya es bien sabido, las macrófitas más complejas son las que soportan las densidades más altas de estos grupos de organismos debido a que presentan una mayor heterogeneidad ambiental y nichos (Cattaneo *et al.*, 1998). Kuczynska-Kippen y Nagengast (2006) reportaron que plantas flotadoras como *Nymphaea* presentaban las menores abundancias de rotíferos planctónicos y cladóceros, pero las mayores diversidades de cladóceros; en nuestro estudio, las mayores densidades de rotíferos pudieran deberse a que con el tiempo, debajo de *Nymphoides* comenzó a crecer la macrófita *Egeria densa*, la cual permitió una mayor abundancia de zooplancton. Respecto a las diversidades obtenidas en nuestro trabajo, todos los sitios con planta presentaron valores de diversidad muy similares, lo cual sugiere que la equitatividad entre las especies no varió independientemente del hábitat en el que se encontraron.

En este trabajo, las especies de rotíferos que más dominaron el sitio sin planta fueron *Trichocerca bidens*, *Trichocerca porcellus*, *Trichocerca similis*, *Trichocerca tenuoir*, *Proales decipiens*, *Proales phaeopis*, *Scaridium longicaudum*, *Squatinella mutica*, *Syncheta pectinata* y *Lepadella triptera*. En el sitio con *Egeria densa*, las especies dominantes fueron bdelloideos, *Lepadella patella*, *Lecane bulla*, *Lecane closteroerca*, *Lecane hamata*, *Trichocerca bidens*, *Trichocerca porcellus*, *Cephalodella ventripes*, *Polyarthra vulgaris*, *Scaridium longicaudum*, *Plationus patulus*, *Euchlanis incisa* y *Proales phaeopis*. En el sitio de *Typha latifolia* las especies dominantes fueron *Polyarthra vulgaris*, bdelloideos, *Monommata actices*, *Trichocerca porcellus*, *Squatinella lamellaris*, *Lecane bulla*, *Lecane closteroerca*, *Lecane hamata*, *Lepadella patella*, *Scaridium longicaudum*, *Plationus patulus*, *Proales phaeopis* y *Colurella obtusa*. En el sitio con *Nymphoides fallax*, las especies que dominaron fueron bdelloideos, *Polyarthra vulgaris*, *Proales phaeopis*, *Scaridium longicaudum*, *Trichocerca bidens*, *Trichocerca porcellus*, *Trichocerca similis*, *Lepadella patella*, *Lepadella triptera*, *Cephalodella vetripes*, *Lecane bulla*, *Lecane closteroerca* y *Lecane hamata*. Cabe mencionar que los géneros que coinciden en ser dominantes en la mayoría de los sitios son *Polyarthra*, *Trichocerca*, *Lepadella*, *Lecane*, *Proales*, *Scaridium* y los bdelloideos, por lo que los consideramos como dominantes del sistema completo. En principio, la mayoría de estos taxones no mostraron una relación clara con los cambios en las variaciones físicas y químicas del sistema, lo cual es una característica importante que podría estar fomentando su presencia en altas abundancias en la mayoría de los meses. Estas mismas especies ya han sido reportadas como dominantes en otros cuerpos de agua con alta presencia de vegetación acuática como son Chimaliapan y Xochimilco (García-García *et al.*, 2012; Nandini *et al.*, 2016). Además, la dominancia de dichos grupos es consistente con lo reportado por Espinosa-Rodríguez *et al.* (2020) que refieren a los géneros *Polyarthra*, *Trichocerca*, *Lecane* y *Lepadella* como grupos dominantes para la Presa Benito Juárez. Aunado a esto, a excepción de *Lecane* y *Lepadella*, son especies que parecieran no estar sujetas a una fuerte presión por depredación, por ejemplo, *Polyarthra vulgaris* es una especie de movimiento rápido que le ayuda a escapar fácilmente de la depredación (Gilbert, 1985). Los bdelloideos son conocidos por

adherirse fuertemente al sustrato por la presencia de tres dedos y dos estructuras accesorias (Ricci y Fontaneto, 2009), lo cual les confiere protección ante varios depredadores. *Proales* es un género de rotífero que debido a su tamaño y baja movilidad no está tan disponible para la mayoría de los depredadores invertebrados; sin embargo, algunas especies de *Proales* (e.g., *P. similis*) se han cultivado para utilizarse como alimento de peces bajo condiciones controladas (Hagiwara *et al.*, 2013), además, todas estas especies han sido reportadas como resistentes a cambios ambientales (Koste, 1978) lo cual implica que pueden estar presentes la mayor parte del año en la mayoría de los cuerpos de agua, por lo menos de la zona central de México. Por otro lado, dichos géneros a excepción de *Polyarthra* son característicos de zonas litorales de hábitos generalistas como lo menciona Duggan (2001). Entonces, considerando que son especies que no son afectadas por cambios ambientales, de hábitos generalistas y que se han encontrado en varios sistemas con diferente presión de depredación, concluimos que la depredación pudiera estar teniendo un papel débil en la modificación de la dinámica poblacional de estos organismos y por lo tanto, el efecto mayor debe recaer en la disponibilidad de sus recursos y la competencia inter e intraespecífica que pudiera haber en los sistemas acuáticos. No obstante, sería bueno poder realizar experimentos de depredación para poder discernir los factores que intervienen en el proceso depredador-presa que hay con estas especies, sin embargo, su cultivo es complicado y la información al respecto es escasa. Además de las especies dominantes y comunes, existen otros géneros como *Ascomorpha*, *Aspelta*, *Beauchampiella*, entre otras, que fueron raras en el sistema y aunque son especies poco preferidas (Guiset, 1977), son especies que se encuentran fuertemente relacionadas a cambios de variables ambientales (Fig. 11), por lo que así se explicarían sus bajas abundancias y temporalidad en los cuatro sitios muestreados.

La mayoría de los trabajos que se enfocan en depredación de rotíferos, tratan sobre microinvertebrados depredadores o larvas de peces en sus primeros estadios (Sarma y Nandini, 2007). En el presente trabajo, consideramos que la presencia de peces es muy baja en el sistema, por lo que sólo nos enfocamos al estudio de los invertebrados

depredadores. Al respecto, se han realizado numerosos estudios que evalúan el comportamiento alimentario y la dieta de algunos rotíferos depredadores como *Asplanchna*, *Asplanchnopus*, *Cupelopagis*, *Dicranophorus*, etc. (Koste, 1978; Sarma, 1993; Nandini y Sarma, 2005b); de turbelarios y oligoquetos como *Mesostomum* y *Aelosoma* (Nandini *et al.*, 2011); de copépodos, hidras y *Chaoborus*, principalmente (Sarma *et al.*, 2013; Rivera-De la Parra *et al.*, 2016). Entre los rotíferos que comúnmente son seleccionados por estos depredadores se encuentran especies de: *Brachionus*, *Anuraeopsis*, *Lecane*, *Lepadella*, *Euchlanis*, entre otros, los cuales han demostrado ser vulnerables a la presión por depredación de dichos organismos (Nandini y Sarma, 2005a; Pavón-Meza *et al.*, 2007). Sin embargo, en la Presa B. Juárez registramos 85 especies de rotíferos (diversidad anual promedio de 2.6 bits ind.⁻¹) (Tabla 1), de las cuales, sólo 23 especies pertenecen a este grupo de organismos conocidos como vulnerables a la depredación por invertebrados. Por lo tanto, es de esperarse que las 62 especies restantes, no representen un buen alimento para los depredadores invertebrados del sistema o presentan estrategias que les permiten coexistir (Williamson, 1983).

Cabe resaltar que la mayoría de los macroinvertebrados (>500 µm) presentes en la Presa Benito Juárez, prescinden de rotíferos en su dieta debido a su tamaño pequeño, por ejemplo, los anisópteros, zigópteros, hemípteros, coleópteros, hirudíneos, *Chaetogaster* e hidras. En cambio, aquellos microinvertebrados (< 500 µm) sí incluyen a los rotíferos en su dieta (Nandini *et al.*, 2011). Entre ellos se registraron los siguientes grupos: turbelarios, ácaros, oligoquetos, zigópteros de talla pequeña (en sus primeros 30 días de vida), copépodos (*Tropocyclops prasinus* y *Macrocyclus fuscus*) y rotíferos depredadores (*Asplanchnopus multiceps* y *Cupelopagis vorax*), por lo que la presión por depredación ejercida por estos organismos dependerá del tipo de presas que seleccionen y de la abundancia del depredador (Gama-Flores *et al.*, 2011).

Como antecedente conocemos que *Cupelopagis vorax* consume principalmente protozoos y algunos rotíferos perifíticos de talla pequeña como *Squatinella lamellaris*,

Lecane bulla, *Lepadella* sp. y algunos bdelloideos (Espinosa-Rodríguez *et al.*, 2021). *Tropocyclops* y *Macrocyclops* han mostrado preferencia por braquiópidos y *Polyarthra* sp. (Adrian y Frost, 1992; Dieguez y Gilbert, 2002), finalmente, se ha reportado que *Asplanchnopus multiceps* presenta una dieta que incluye especies como *Platonus patulus* y chydoridos (Nandini y Sarma, 2005b). Los depredadores mencionados anteriormente, ya han sido reportados con anterioridad como organismos capaces de modificar variables de comportamiento, morfológicas o de historia de vida de sus presas (Gama-Flores *et al.*, 2013).

Nuestros resultados de laboratorio muestran que tanto *Asplanchnopus* como *Macrocyclops*, consumen a uno de los rotíferos más abundantes del sistema: *Platonus patulus*. Sin embargo, al ofrecer una mayor variedad de presas, se observó que la preferencia de ambos organismos no fue hacia el rotífero, si no hacia otras presas de mayor tamaño como *Scapholeberis*, *Alona* y *Chydorus*. Esto es posiblemente debido a que ambos depredadores tienen características morfológicas que les confieren la capacidad de alimentarse de presas de mayor tamaño, por ejemplo, los copépodos presentan un sistema mandibular fuerte capaz de depredar presas de tamaño grande (Suárez Morales *et al.*, 2003; Sarma *et al.*, 2013). Por su parte, *A. multiceps*, a diferencia de todos los demás rotíferos miembros de la familia Asplanchnidae, tiene un trofi que termina en dos puntas simples, las cuales producen la mayor fuerza de cierre por unidad de contacto, además, la parte basal del trofi se encuentra muy aplanada, lo cual permite una mayor inserción muscular, y finalmente, la mayor masa muscular relacionada con la corona y el tronco, significa que tienen una mayor posibilidad de penetrar el cuerpo de las presas (Salt *et al.*, 1978; Kotikova *et al.*, 2004) y por tanto, consumir y preferir este tipo de presas que por ser de mayor tamaño, potencialmente serían de mayor aporte nutricional, y de acuerdo a la teoría del forrajeo óptimo, los depredadores siempre buscan maximizar la cantidad de energía consumida en un periodo de tiempo menor o con un menor esfuerzo (Charnov, 1976; Pyke, 1984).

Con esta información podemos concluir que los depredadores macroinvertebrados no pudieron haber tenido un fuerte efecto sobre la diversidad y abundancia de los rotíferos no planctónicos en campo, por ejemplo, los turbelarios y los ácaros no pudieron haber tenido ningún efecto sobre las poblaciones de rotíferos, ya que a pesar de ser depredadores potenciales (Williamson, 1983), sus abundancias en campo fueron muy bajas como para considerarlos con impacto sobre las poblaciones de rotíferos. En el caso de los oligoquetos, existen especies depredadoras como *Chaetogaster disatrophus*, que llegan a alimentarse de rotíferos (Gelder, 1989). En el presente estudio la especie de oligoqueto encontrada fue *Chaetogaster diaphanus*, que por su gran tamaño, se alimenta principalmente de crustáceos. Además, hay que considerar que, de las abundancias de oligoquetos registradas, sólo una cuarta parte está representada por *C. diaphanus*, el resto de los organismos pertenecieron a oligoquetos detritívoros, por lo que nuevamente, este grupo no representó una presión sobre la abundancia de los rotíferos del sistema. No obstante, debido a la falta de información sobre dichos depredadores, se decidió utilizar a *C. diaphanus*, como una de las especies de estudio para conocer más sobre su ecología alimentaria, de la cual hablaremos más adelante.

En el caso de los microinvertebrados depredadores, no se puede generalizar y tenemos que considerar algunos grupos por separado. Por su parte, los copépodos (*Macrocyclops fuscus* y *Tropocyclops prasinus*) y los rotíferos (*Asplanchnopus multiceps* y *Cupelopagis vorax*), son los organismos que están representando a los microinvertebrados o depredadores de talla pequeña en este estudio, ya que su presencia fue constante y en algunos casos muy abundante.

MICROCRUSTÁCEOS

Se encontraron 15 especies de microcrustáceos las cuales coinciden en ser muy similares a las encontradas en otros cuerpos de agua del Centro de México, por ejemplo, Presa del Llano, Chimaliapan, Nevado de Toluca, etc. (Dimas, 2005; Muñoz-

Colmenares *et al.*, 2017; García-García *et al.*, 2012). Las especies encontradas las subdividimos de acuerdo a su tipo de hábitat, por lo tanto, se tuvieron organismos litorales-bentónicos (*Alona guttata*, *Chydorus brevilabris*, *Dunhevedia setigera*, *Eurycerus* cf. *meridionalis*, *Ilyocryptus spinifer*, *Pleuroxus denticulatus*, harpacticoideos y ostrácodos), litorales (*Simocephalus serrulatus*, *Macrocylops fuscus* y *Tropocyclops prasinus mexicanus*), pelágicos-litorales (*Ceriodaphnia dubia*), pelágicos (*Daphnia* cf. *mendotae*) y neustónicos (*Scapholeberis kingii*).

En todos los sitios, los copépodos se presentaron como especies dominantes lo cual suele ser común en varios cuerpos de agua (Gómez-Márquez *et al.*, 2003). En el sitio sin planta, *Scapholeberis* y *Chydorus*, también fueron dominantes, mientras que *Alona* y los ostrácodos fueron comunes. Las especies raras fueron *Daphnia*, *Dunhevedia*, *Pleuroxus* y *Simocephalus*. En *Egeria densa*, *Alona*, *Chydorus*, y los ostrácodos fueron dominantes, mientras que *Dunhevedia*, *Scapholeberis* y *Simocephalus* fueron comunes. Las especies raras fueron *Ceriodaphnia*, *Eurycerus*, *Ilyocryptus* y *Pleuroxus*. En *Typha latifolia*, *Alona*, *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Scapholeberis* y *Simocephalus* fueron dominantes y solo los ostrácodos fueron comunes aquí. Las especies raras fueron *Daphnia*, *Dunhevedia*, *Eurycerus*, *Ilyocryptus*, *Pleuroxus* y los harpacticoideos. Finalmente, en *Nymphoides fallax*, *Alona* y *Simocephalus* fueron dominantes, mientras que no hubo especies comunes y las raras fueron *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Eurycerus*, *Ilyocryptus*, ostrácodos y harpacticoideos.

Las diferencias en las abundancias de las especies de crustáceos pueden deberse a varios factores incluyendo la depredación, competencia, disponibilidad de alimento, y factores abióticos (Lampert y Sommer, 2007). De acuerdo con las abundancias obtenidas, *Alona*, *Chydorus*, *Scapholeberis*, ostrácodos y copépodos tendieron a ser dominantes o comunes en la mayoría de los sitios muestreados, por lo que se podría relacionar con hábitos generalistas, tolerancia ambiental o estrategias efectivas contra la depredación.

Alona mostró las mayores densidades en los sitios con plantas debido a que es un organismo litoral-bentónico que explota el perifiton que crece sobre las mismas, gracias a que presenta adaptaciones para alimentarse de superficies (Sakuma *et al.*, 2004; Sinev y Silva-Briano, 2012). En el sitio con *Egeria densa* sus densidades fueron mayores alcanzando alrededor de 400 ind. L⁻¹ en noviembre, lo cual, podría deberse a la gran cantidad de recursos para explotar, ya que fue cuando la biomasa de *Egeria* también alcanzó su máxima densidad. También es importante considerar que la estructura física de la planta podría estar generando refugio contra la depredación (Meerhoff *et al.*, 2007). Es importante considerar esta variable, ya que al observar los cambios de abundancia de *Alona* y de zigópteros (potencial depredador de *Alona*), se puede identificar una relación inversa en los meses en que los zigópteros alcanzaron sus máximas densidades en *Egeria*. Además, en este sitio los zigópteros fueron el grupo de macroinvertebrados depredadores más abundante. En los experimentos de preferencias realizados con zigópteros, se observó que *Alona* no fue preferido, no obstante, de acuerdo con Chowdhury *et al.* (1989), los zigópteros seleccionan sus presas por talla y por abundancia, por lo que *Alona* podría ser un potencial alimento cuando se encuentra en altas densidades, como sucedió en este estudio. En *Nymphoides fallax* las abundancias de *Alona* se mantuvieron bajas durante casi todo el año, los análisis de correspondencia canónica muestran una relación negativa entre *N. fallax* y *Alona*, posiblemente esto pueda estar relacionado al aumento de la diversidad y abundancia de los depredadores que habitan en dicha macrófita y que puedan estar afectando las poblaciones de *Alona* (Fernando *et al.*, 1990; Meerhoff *et al.*, 2007). En *Typha latifolia* no se encontró una relación entre la abundancia de depredadores y *Alona*, tampoco se observó relación entre *Alona* y la disponibilidad de alimento (clorofila *a*); la única observación que cabe mencionar es que en los meses en que *Alona* presentó un pico de crecimiento de 30-50 ind. L⁻¹, los zigópteros disminuyeron sus densidades, y los oligoquetos y *Asplanchnopus* aumentaron.

En nuestras observaciones de laboratorio, observamos que, aunque *Alona* no fue una presa preferida por los zigópteros, sí es consumida y en proporciones muy similares independientemente de la presencia o ausencia de la planta, tal como lo mencionan

Chowdhury *et al.* (1989) y Johnson *et al.* (1985), por lo que no podemos descartar que *Alona* es una presa potencial para estos depredadores en campo y por lo tanto está impactando la densidad de sus poblaciones.

Ceriodaphnia fue una especie rara en la mayoría de los sitios a excepción del sitio con *Typha latifolia*. Este cladóceros se vio relacionado positivamente con la biomasa en los sitios con *Egeria densa* y *Typha latifolia*, negativamente con la turbidez en *Egeria densa* y positivamente en *Typha latifolia* y *Nymphoides fallax*; la relación positiva con la turbidez y con la biomasa de las macrófitas, podría estar relacionada con una disminución en la vulnerabilidad de la depredación por parte de los depredadores visuales (Timms y Moss, 1984). El hecho de que en *Egeria* no se presenta una relación similar, podría deberse a algún tipo de interferencia ocasionada por exceso de turbidez (≈ 15 UNT). En este sentido, se ha observado que un exceso de turbidez puede implicar una interferencia mecánica durante la filtración de algunos cladóceros (Kirk, 1991) y por otro lado, afecta la disponibilidad de luz, lo cual limita la producción de alimento para los cladóceros (Hart, 1992). Por otro lado, el aumento de biomasa de *E. densa* implica el aumento en las tasas de sedimentación por lo que es de esperarse una relación inversa entre la biomasa y la turbidez en este sitio (Horppila y Nurminen, 2003), por lo tanto, la preferencia de *Ceriodaphnia* por una mayor biomasa de *Egeria* se puede interpretar como una estrategia antipredatoria.

En los experimentos de preferencia utilizando al copépodo *Macrocyclops fuscus*, se observó que *Ceriodaphnia* fue preferida por el copépodo, lo cual coincide con el hecho de que *Ceriodaphnia* haya presentado bajas abundancias en el sitio con *Egeria densa* donde los copépodos fueron más abundantes. En el caso del sitio con *Typha latifolia* se asume que, al ser una planta emergente mucho más simple, genera menor interferencia entre los depredadores y las presas, principalmente en los depredadores visuales, para los cuales, otro tipo de presas como los dípteros, anfípodos e inclusive *Scapholeberis*, se vuelven más llamativas y por lo tanto son preferidas antes que *Ceriodaphnia* (Rivera-De la Parra, *et al.*, 2016).

Chydorus presentó sus mayores abundancias en el sitio con *Egeria* y sus menores abundancias en *Nymphoides*; también se relacionó positivamente al incremento de nutrientes en el sitio sin planta y en *Egeria densa*. Las mayores abundancias de *Chydorus* en *Egeria* son similares a las registradas por Espinosa-Rodríguez (2016). Se ha observado que *Chydorus* es un género de organismos adaptado para alimentarse raspando las superficies alimentándose de perifiton y seston (Jeppesen *et al.*, 1998), también se ha reportado que un incremento en turbidez y alimento (asociado a la disponibilidad de nutrientes) repercute positivamente en las abundancias de esta especie (Schou *et al.*, 2009) lo cual no concuerda con lo registrado aquí, ya que el sitio que presentó la mayor cantidad de clorofila *a* fue el sitio con *Nymphoides fallax*; sin embargo, también fue el sitio que presentó las menores densidades de *Chydorus*, esto puede deberse a que *N. fallax* fue el sitio con la mayor presión de depredación. Además, *Chydorus* es fácilmente consumido por copépodos, *Asplanchnopus* (Nandini y Sarma, 2005b) y el oligoqueto *Chaetogaster* que junto con los zigópteros fueron de los depredadores más abundantes en este sitio. Los datos de campo se refuerzan con los experimentos de preferencia realizados en el presente trabajo, en donde los chydoridos fueron de las presas preferidas por los copépodos, oligoquetos y el rotífero *Asplanchnopus multiceps*.

Daphnia fue una especie rara que solo se presentó en el sitio sin planta y el sitio con *Typha*. *Daphnia* es una especie principalmente pelágica que suele encontrarse en la zona litoral como una forma de refugio contra los depredadores (Burks *et al.*, 2001); a pesar de ello, también se ha reportado que en condiciones de laboratorio, es una especie altamente preferida por depredadores visuales como las náyades, independientemente de la presencia de macrófitas (Wojtal *et al.*, 2007; Rivera-De la Parra *et al.*, 2016). Se ha observado que estos depredadores son capaces de eliminar a *Daphnia* completamente en 24 horas (Burks *et al.*, 2001) por lo cual se infiere que *Daphnia* no fue observada en los sitios con *Egeria densa* ni *Nymphoides fallax*, debido a que la presión por depredación podría ser tan alta que no le permite mantener sus poblaciones. En contraparte, en los sitios donde los depredadores visuales fueron muy escasos, es donde se pudo registrar a *Daphnia*. Además, en las preferencias

alimentarias se observó que los zigópteros y los anisópteros aislados de la presa Benito Juárez presentaron una alta preferencia sobre *Daphnia*, observándose en las respuestas funcionales un consumo máximo por anisóptero de alrededor de 300 daphnias en un periodo de dos horas.

Scapholeberis estuvo presente en todos los sitios excepto en *Nymphoides fallax*, lo cual tiene sentido ya que su hábitat (el neuston) estuvo ocupado por las hojas de las macrófitas flotadoras (Smirnov, 2014). La abundancia de *Scapholeberis* en la zona sin planta y en *Egeria densa*, se relacionó con la clorofila, ficocianinas y la turbidez, indicando que esta especie es dependiente de la densidad de alimento para su crecimiento. Lo anterior puede deberse a que son organismos hiponeustónicos y por lo tanto, la disponibilidad de alga en la superficie del agua generalmente es baja si se compara con la de la columna de agua; debido a esto, es posible pensar que su densidad en cuerpos de agua oligotróficos debe ser menor, puesto que la disponibilidad de alimento ahí sería muy baja. De Meester *et al.* (1993) encontraron que la densidad de *Scapholeberis* es mayor en la zona litoral que en la planctónica. De acuerdo con nuestros datos, las abundancias de *Scapholeberis* sí fueron mayores en los sitios con planta, solamente *Nymphoides* presentó bajas abundancias, pero esto puede deberse a que no está disponible su hábitat el neuston debido a que es ocupado por las hojas flotadoras de la planta.

A pesar de que, en los experimentos de laboratorio, *Scapholeberis* fue una de las presas preferidas por *Macrocyclus* y zigópteros, no se observa una tendencia negativa entre las abundancias de los depredadores con las de *Scapholeberis*. Por el contrario, en todos los sitios se puede observar que, en la mayoría de los casos, cuando existe una mayor abundancia de estos depredadores, las abundancias de *Scapholeberis* presentan un ligero incremento también. Lo anterior puede implicar que los depredadores se están alimentando de *Scapholeberis* sin generar impactos negativos en sus poblaciones, lo cual puede estar dado por una alta tasa de reproducción de la presa y/o un efecto de depredación intragremial por parte de los depredadores; y también posiblemente, porque en la naturaleza, existe un mayor

espectro de presas, por lo cual la presión de depredación sobre este cladócero disminuye.

Simocephalus es un género que se encuentra totalmente asociado a la zona litoral (Orlova-Bienkowskaja, 2001); el que se haya presentado en algunas ocasiones en los muestreos del sitio sin planta, responde principalmente a la proximidad de las plantas a este sitio. *Simocephalus* se relacionó abióticamente con los nutrientes y la clorofila *a*, en este sentido, se ha observado la preferencia de *Simocephalus* por sitios con alimento abundante a pesar de las dificultades que puedan conferirle otras condiciones abióticas (Gliwicz, 2009).

En el sitio con *Nymphoides* no se observó una relación clara con ninguna variable abiótica, por lo que se discutió con base en sus interacciones con las variables bióticas. En este sitio *Simocephalus* alcanzó abundancias de hasta 100 ind. L⁻¹, y fue dominante la mayor parte del año. Una situación contrastante, es que todos los demás cladóceros en este sitio presentaron abundancias muy bajas, menores a 5 ind. L⁻¹, lo cual puede implicar una serie de interacciones bióticas. La primera, es la presencia de depredadores con preferencia por cladóceros de talla más pequeña y/o, la segunda, *Simocephalus* está manteniendo a sus competidores limitados en alimento. Descartaremos la segunda opción, ya que dados los valores de clorofila en el sitio con *Nymphoides*, no podemos asumir que el alimento sea limitado; sin embargo, se tendría que revisar la talla de las microalgas del sitio, para poder corroborar que la clorofila esté representando la presencia de alimento de tamaño adecuado para estos organismos. Si se rechazara la hipótesis de que las abundancias de cladóceros están regidas por competencia, entonces podría ser que los depredadores en el sitio con *N. fallax* prefieren a los cladóceros que se mantuvieron poco abundantes, o a lo mejor, simplemente rechazan a *Simocephalus* como presa dado que presenta características morfológicas y de comportamiento que disminuyen su vulnerabilidad a la depredación (Jeffries, 1988). Por ejemplo, la presencia de setas en las antenas que les permite adherirse a los sustratos y que por lo tanto, les evitan realizar movimientos constantes que los hagan conspicuos a sus depredadores (Orlova-

Bienkowskaja, 2001), además, presentan un caparazón lo suficientemente grueso como para no ser preferido por varios depredadores invertebrados (Laforsch *et al.*, 2004; Rivera-De la Parra *et al.*, 2016b) y algunos vertebrados en estadios larvarios pequeños.

Finalmente es interesante mencionar que, con relación a la diversidad de crustáceos, el sitio *Nymphoides fallax* fue el que presentó la menor diversidad, lo cual se puede interpretar como el reflejo de la alta depredación por invertebrados depredadores en este grupo de organismos, ya que *N. fallax* es el sitio donde se encontró la mayor abundancia de depredadores invertebrados. Los sitios sin planta, con *Egeria densa* y con *Typha latifolia* tuvieron valores de diversidad de crustáceos más altos, lo cual podría deberse a una menor presión de depredación que permite coexistir a varias especies de crustáceos en estos sitios (Start y Gilbert, 2017).

MACROINVERTEBRADOS DEPREDADORES

Similar a lo observado en los microcrustáceos, los invertebrados depredadores fueron más abundantes en las zonas con macrófitas, lo cual va de acuerdo con la relación positiva existente entre macroinvertebrados y macrófitas (Walker *et al.*, 2013). En este sentido, existen numerosos estudios que han explicado cómo el incremento en la complejidad del hábitat generado por las plantas acuáticas, juega un papel importante en la estructuración de las comunidades de invertebrados (Diehl y Kornijów 1998; Cheruvilil *et al.*, 2002; Schultz y Dibble, 2012). Los valores de diversidad fueron muy similares en los 3 sitios con plantas mientras que el sitio sin planta presentó los valores más bajos de diversidad. En relación con lo anterior, Olson *et al.* (1995) estudiaron la distribución de macroinvertebrados en función al tipo de macrófitas y encontraron que la zona sin plantas tenía los valores de diversidad más bajos, mientras que la zona con *Typha latifolia* presentó los valores más elevados. Por otro lado, McAbendroth *et al.* (2005) evaluaron la relación entre la complejidad estructural de las macrófitas y la diversidad, biomasa, abundancia y talla de los invertebrados. Ellos encontraron que existe una relación positiva entre la complejidad estructural de

las macrófitas y la biomasa y talla de los invertebrados, pero no existe relación alguna entre la complejidad estructural y la riqueza de especies.

Los depredadores más abundantes en todos los sitios fueron los copépodos. Kiorboe (2010) refiere que la dominancia de copépodos se debe principalmente a tres características: su alta capacidad de detectar a sus depredadores y escapar de ellos, su capacidad de poder seleccionar su alimento y su capacidad de poder encontrar fácilmente pareja en un ambiente diluido, lo cual, le facilita el poder reproducirse de manera sexual disminuyendo la acumulación de mutaciones no benéficas. En un experimento en campo donde se evaluó el efecto de dos depredadores invertebrados (*Chaoborus* sp. y *Krendowskia* sp.) sobre la dinámica de la comunidad del zooplancton, Stela *et al.* (2007) reportaron que las abundancias de los copépodos *Tropocyclops prasinus*, *Thermocyclops decipiens* y el rotífero *Keratella* sp. no fueron afectadas por la presencia de los depredadores invertebrados, lo cual concuerda con nuestras observaciones donde a lo largo del año se observó que los copépodos (*Tropocyclops prasinus* y *Mesocyclops fuscus*) fueron el grupo de microcrustáceos dominante independientemente de la alta diversidad y abundancia de depredadores invertebrados. Además, mencionan que la abundancia del cladócero *Daphnia gessneri* fue fuertemente afectada por los depredadores invertebrados concluyendo que algunas poblaciones de zooplancton pueden llegar a ser controladas por depredación de invertebrados. De acuerdo con el CANOCO, se vio que los copépodos no se ven muy influenciados por las variables abióticas lo cual es similar a lo encontrado por Espinosa (2016) en la misma presa. Esta información se puede relacionar con su alta dominancia en el sistema, de tal modo que se puede asumir que los copépodos no son sensibles a la variación ambiental encontrada en la presa B. Juárez.

Los anisópteros fueron los depredadores con la mayor biomasa y los zigópteros fueron en biomasa y abundancia el segundo grupo de macroinvertebrados depredadores dominante. De acuerdo con esto, en un estudio donde se analizó la estructura de la comunidad de depredadores invertebrados con y sin presencia de

peces, se reportó que, en ausencia de peces, las larvas de odonatos fueron el grupo más abundante de depredadores macroinvertebrados (McPeck, 1990b). En nuestro trabajo se observa en la gráfica de CANOCO que en *Egeria densa* y *Nymphoides fallax*, los zigópteros y anisópteros se encuentran relacionados positivamente con la biomasa de dichas macrófitas, en el caso de *Typha latifolia*, se vio que las abundancias de estos depredadores estuvieron sujetas a cambios en los valores de temperatura y turbidez; los cambios de temperatura se atribuyen a que la estructura de la planta es muy sencilla, lo cual, permite una mayor mezcla del agua generando mayor variación en dicha variable a lo largo del tiempo. En relación con lo anterior, existen varios estudios que han mencionado que un incremento en la complejidad estructural del hábitat debido a que la superficie, biomasa y disección de las hojas incrementan, provoca un incremento en la abundancia de los macroinvertebrados depredadores (Diehl y Kornijów, 1998; Walker *et al.*, 2013), lo cual corresponde con este estudio, pues se pudo observar que el sitio 4 dominado por *N. fallax* (acompañada de *E. densa*) tenía la mayor complejidad estructural, seguida del sitio 2 (*E. densa*), después el sitio 3 (*T. latifolia*) y por último el sitio 1 (sin macrófita).

En un estudio de comparación entre hábitats riparios y de lagos en 41 sitios ubicados en 17 lagos en el norte de Estados Unidos, Remsburg y Turner (2009) observaron que las larvas de odonatos son fuertemente influenciadas por la estructura de la vegetación, siendo las macrófitas sumergidas aquellas que mostraron una mayor abundancia de organismos. Lombardo (1995) menciona que una mayor complejidad estructural promueve la mayor diversidad de microhábitats y refugios que permiten la coexistencia de ciertas especies, que bajo otras circunstancias son mutuamente excluyentes. De este modo, aquellos organismos que presentan un amplio espectro de presas, como es el caso de los odonatos, se verán favorecidos en un ambiente estructuralmente complejo ya que encontrarán una mayor diversidad y abundancia de presas. Por otro lado, los zigópteros son más fácilmente depredados por los peces y por los anisópteros repercutiendo en su abundancia (Heads, 1985; McPeck, 1990b) lo cual se ve reflejado en su distribución, mostrando mayores abundancias en los sitios estructuralmente más complejos donde el efecto de refugio pudo ser mayor

(Timms y Moss, 1984). En una investigación donde se analizó el efecto de la depredación de peces sobre la estructura de la comunidad de macroinvertebrados en 23 lagos templados, Tate y Hershey (2003) reportan que en presencia de peces, la riqueza de especies de macroinvertebrados era baja (5.4 ± 0.38 especies) y las especies de talla grande (anfípodos, distícidos, coríxidos, odonatos y *Chaoborus*) generalmente no eran registradas, lo cual contrasta con nuestros resultados donde los grupos de macroinvertebrados dominantes fueron dípteros y zigópteros; sin embargo, en la Presa Benito Juárez se observa la presencia de los peces *Cyprinus carpio*, que de acuerdo con los pobladores se encuentran en reducidas abundancias por lo cual no se vio un fuerte efecto sobre los macroinvertebrados.

Con respecto a *Cupelopagis vorax*, Ejsmont-Karabin (2011) asoció su aparición con la introducción de *Vallisneria spiralis* y podría también estar asociada a la introducción de *Egeria densa* en la presa Benito Juárez, ya que se ha observado que este rotífero prefiere macrófitas con hojas no aciculadas de superficies planas (Wallace, 1980) donde se alimenta principalmente de protozoos y rotíferos (Bevington *et al.*, 1995). Recientemente, Espinosa-Rodríguez *et al.* (2021) mostraron que *C. vorax* muestra selectividad por rotíferos litorales (*Squatinella*, *Lepadella*, *Lecane* y *Euchlanis*) con movimiento natatorio lento que nadan asociadas al sustrato; sin embargo, no hay suficiente información acerca de su dinámica estacional. A diferencia de *Cupelopagis*, *Asplanchnopus* tiene la capacidad de alimentarse de un espectro más amplio de recursos como lo son algunos cladóceros perifíticos (Nandini y Sarma, 2005b) razón por la cual se pudieron reportar mayores densidades. Las máximas abundancias de estos rotíferos depredadores se observaron durante los meses con mayor biomasa algal (junio-agosto) (Fig. 2e), lo cual promueve el aumento del recurso alimento y disminuye la depredación entre depredadores (Dodson, 1974; Gliwicz y Pijanowska, 1989).

En el sitio sin planta se registró la presencia de especies litorales como *Asplanchnopus*, *Cupelopagis* y zigópteros, lo cual se debe a la cercanía que tuvo este sitio de la zona con *Egeria densa*. Por lo tanto, es importante recordar esta situación

cada que tratemos la depredación en este sitio. Durante febrero y marzo se observó un incremento en la diversidad del sitio sin planta, lo cual se debió a que disminuyó el nivel de agua y a que la zona de macrófitas aledaña creció demasiado e invadió casi la mitad de este sitio, por lo que se observó una mayor cantidad de depredadores litorales durante los muestreos. Los cambios en el nivel del agua se han asociado a cambios en la estructura de las comunidades acuáticas observándose un incremento de especies bentónicas debido a que la cercanía entre el bentos y la superficie del agua disminuye (Wantzen *et al.*, 2008).

De acuerdo con el análisis de similitud de comunidades, se puede ver que para los macroinvertebrados depredadores se forman dos grandes grupos: uno que agrupa *Egeria densa* y *Nymphoides fallax* y otro que separa a *Typha latifolia* del sitio sin macrófita (Fig. 15), lo cual es consistente con la complejidad estructural de las macrófitas y con los datos de abundancias y grupos de organismos encontrados, mientras que para el grupo del zooplancton se forma un gran grupo en los sitios con macrófitas y otro grupo para el sitio sin planta. Los resultados obtenidos son similares a lo reportado por Espinosa-Rodríguez (2016) para el grupo del zooplancton en los mismos sitios de estudio. Por otro lado, Kuczynska-Kippen y Nagengast (2006) mencionan que la similitud de estas comunidades está relacionada a la estructura de las macrófitas y a otras variables como la clorofila *a* que va asociada a la disponibilidad de alimento.

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD Y CAMBIOS ESTACIONALES.

La mayoría de los cuerpos de agua muestran cambios estacionales con referencia tanto a la densidad como a la diversidad del plancton y las interacciones depredador-presa. Cuando un cuerpo de agua es resiliente, los cambios estacionales en la biomasa y estructura de la comunidad del fitoplancton y zooplancton se vuelven predecibles (Sommer *et al.* 1986). En este sentido, se ha señalado que las dinámicas estacionales del plancton se asocian fuertemente a cambios en factores físicos y

químicos (ej. luz, temperatura, nutrientes, etc.) y factores bióticos (productividad, forrajeo y depredación) (Sommer *et al.*, 2012). Sin embargo, se ha reportado que, en presas o embalses, la dinámica de la comunidad es única debido a que varían conforme a la antigüedad del sistema y a su fluctuación de agua, la cual puede llegar a ser drástica en algunas ocasiones. Si bien, la fluctuación es común en la mayoría de los cuerpos de agua, en algunos otros, las especies de fitoplancton y zooplancton muestran cierto grado de tolerancia a través de las estaciones. Por ejemplo, Murphy *et al.* (2020) observaron una fuerte resistencia en la estructura de la comunidad a pesar de los fuertes cambios en el nivel del agua en los cuerpos de agua templados, esto debido a que los organismos con el tiempo han generado adaptaciones tales como la producción temprana de huevos de resistencia.

La carga de nutrientes es otro factor que puede modificar la composición y la abundancia de especies de fitoplancton en cuerpos de agua oligotróficos y mesotróficos; sin embargo, en el cuerpo de agua estudiado en el presente trabajo, se observó que los valores de nutrientes tienen poca variación, y si se comparan con otros años de estudio (Espinosa-Rodríguez, 2016), la fluctuación diaria y anual es muy similar a pesar de la temperatura, la precipitación y posiblemente el aporte externo de nutrientes. Esto suele suceder en cuerpos de agua resilientes en donde estas variables son mantenidas por procesos químicos y biológicos. Por ejemplo, si hay suficientes filtradores, entonces la densidad del fitoplancton puede mantenerse bajo control independientemente de la disponibilidad de los nutrientes y, por lo tanto, se mantendrán también los niveles tróficos superiores a éste. Además, dependiendo de la especiación química de los nutrientes, algunos se acumulan en el sedimento evitando su disponibilidad la mayor parte del año. Por otro lado, la presencia de macrófitas es otra característica que le brinda amortiguamiento al sistema, previniendo cambios drásticos en la química del agua y en la biota acuática (Thomaz y Ribeiro da Cunha, 2010).

A pesar de que la resiliencia en limnología no es muy común, ya que la mayoría de los cuerpos de agua muestran fuertes fluctuaciones con referencia a nutrientes, nivel

del agua y biomasa de plancton debido a perturbaciones ecológicas (Moss, 2014), se puede considerar, de acuerdo con los datos obtenidos, que la Presa Benito Juárez es un sistema resiliente que ha permanecido con variables bióticas y abióticas relativamente constantes y que los componentes estructurales que apoyan la transferencia de energía a través de la cadena trófica tienen una gran importancia en la resiliencia (Sakasi *et al.*, 2015). Además, las especies o clones adaptados localmente también ofrecen una resistencia considerable para contrarrestar el intento de colonización por especies no nativas, las cuales podrían desestabilizar todo el sistema (De Meester *et al.*, 2002).

RELACIONES DEPREDADOR-PRESA

A principios de los años 1900's, Alfred Lotka y Vito Volterra trataron de demostrar el efecto numérico que podían tener los depredadores sobre sus presas y explicar cómo es que se generaban ciclos desfasados entre ambos, como conclusión se postuló que los depredadores y las presas se ajustan en tres escalas de tiempo diferentes: tiempo evolutivo, tiempo generacional y tiempo total de vida de un individuo durante el cual el tiempo de manejo de presa y el aprendizaje serán las variables que afecten las tasas de captura sobre sus presas.

Dadas las fluctuaciones que pueden observarse a través de varias generaciones, en este trabajo intentamos tratar de identificar la relación que hay entre las densidades de depredadores y presas registradas en campo a lo largo de un año. A continuación, iremos discutiendo a cada uno de los depredadores más representativos del sistema: copépodos, zigópteros, anisópteros, hemípteros y *Asplanchnopus*.

Copépodos

La mayoría de los copépodos dulceacuícolas son voraces omnívoros que consumen microalgas, ciliados, rotíferos y microcrustáceos. Debido a que algunos copépodos ciclopoideos depredan fuertemente a los rotíferos y los cladóceros, su efecto sobre la

dinámica poblacional de algunas especies y sobre la estructuración de comunidades de zooplancton llega a ser muy relevante (Nandini y Sarma, 2005a). En un estudio sobre la ecología alimentaria de *Tropocyclops prasinus mexicanus*, Adrian y Frost (1992) mencionan que su dieta está compuesta en un 40% por invertebrados y la mayor parte por algas. Por otro lado, Peacock y Smyly (1982) mencionan que esta especie omnívora no presenta interacciones caníbales y tampoco consume otro tipo de microcrustáceo, como se ha visto para otras especies de ciclopoideos de mayor talla (Sarma *et al.*, 2013) por lo que este copépodo se estaría alimentando de rotíferos y algas. Por otro lado, Fryer (1957) menciona que *Macrocyclus fuscus* es una especie carnívora que se alimenta principalmente de cladóceros por lo que, de acuerdo con nuestros datos, tendríamos una especie que estaría alimentándose principalmente de rotíferos y otra especie alimentándose de cladóceros. Además, los copépodos de mayor talla como *Macrocyclus fuscus* tienen tasas de ingestión más altas que los copépodos más pequeños.

En *Egeria densa*, las densidades de copépodos alcanzaron los 400 ind. L⁻¹ (Fig. 16) y en las gráficas de relación depredador-presa se pudo observar que existían oscilaciones acopladas retardadas como las que típicamente son generadas por medio de modelos depredador-presa como el de Nicholson-Bailey o el de Lotka y Volterra. Se ha visto que el mecanismo principal por el que se generan las oscilaciones acopladas en las interacciones depredador presa, es la existencia de respuestas numéricas con diferencia o retraso en el tiempo. Estos retrasos son evidentes cuando comparamos el pico máximo de depredadores, y el de las presas, posteriormente ocurre otro retraso entre el pico máximo de depredadores y el mínimo de las presas, y después entre el mínimo de las presas y el mínimo de los depredadores. En campo, las oscilaciones suelen no ser tan regulares ni tan marcadas como las generadas por modelos matemáticos, la razón de esto radica en la presencia de fluctuaciones naturales en el ambiente, presencia de otros depredadores, competencia o hasta errores de muestreo. Sin embargo, cuando logramos ver en campo este tipo de oscilaciones acopladas retardadas, asumimos que los tamaños de las poblaciones de la presa están siendo reguladas por el

depredador (Begon *et al.*, 2006). Por lo tanto, vemos que tanto los copépodos como los anisópteros y los zigópteros, pueden regular el tamaño de las poblaciones de sus presas cuando se encuentran en la macrófita *Egeria densa*.

Por otro lado, *Typha latifolia* fue el único sitio donde se observó una tendencia inversa en las abundancias de los copépodos y sus presas (Fig. 16), este tipo de oscilaciones indican que los depredadores son relativamente eficientes, por lo que las abundancias de los depredadores tenderían a ser más altas que los de las presas, así como las oscilaciones tenderían a ser persistentes a lo largo del tiempo (Begon *et al.*, 2006). No obstante, no podemos ignorar que algunas variables ambientales como los nutrientes y la biomasa algal pueden estar modificando las densidades del zooplancton, sin embargo, también puede ser evidencia de que en ésta macrófita, la mayor parte del año existió una presión de depredación que limitó y promovió el crecimiento de las presas dependiendo de las abundancias de los copépodos.

En el sitio sin planta, los copépodos mostraron una tendencia muy particular en sus abundancias al compararlas con las de las presas, se observa que cuando hay un incremento de abundancias en los depredadores, las presas incrementan de igual manera, y en cuanto disminuyen los depredadores, las presas también disminuyen (Fig. 16). Este tipo de oscilaciones suelen ser menos persistentes a lo largo del tiempo e indican que los depredadores son poco eficientes, por lo que dan paso a un incremento en las abundancias de las presas (Begon *et al.*, 2006). A pesar de que en el sitio sin planta las poblaciones de las presas no son controladas por estos depredadores, queda claro que los copépodos son totalmente dependientes de la biomasa de las presas. En un análisis de la estructura trófica zooplanctónica del Lago Iseo en el Norte de Italia, Leoni (2017) mostró una tendencia muy similar entre depredadores y presas, en donde hubo un incremento en la abundancia de los ciclopoideos *Mesocyclops*, *Cyclops* y *Thermocyclops* asociado a un incremento de *Eubosmina longicornis* y *Diaphanosoma brachyurum* lo cual es referido como una dependencia de los depredadores sobre las presas tal como se observa en este estudio. De igual manera, en un estudio de la regulación de la dinámica de la

comunidad de ciliados planctónicos y su composición funcional, Tirok y Gaedke (2007) muestran que los picos de *Daphnia* y de los depredadores copépodos (ciclopoideos) tienen su máxima abundancia en el mismo periodo con una posterior disminución de ambos grupos.

En el caso de *Nymphoides fallax*, las abundancias de los depredadores llegaron a 300 ind. L⁻¹ (Fig. 8), no obstante, se observa una tendencia similar a la observada en el sitio sin planta, donde los depredadores tampoco muestran un efecto significativo sobre las presas. Existe una ocasión en la que en el sitio de la macrófita flotadora *Nymphoides fallax*, en agosto, presentó un cambio en la tendencia, puesto que disminuyen los depredadores e incrementan las presas. Lo anterior podría estar relacionado a la disminución de depredación por parte de los copépodos, puesto que en agosto no se registraron a estos depredadores y es el único mes donde la relación depredador-presa es inversa.

Asplanchnopus multiceps

La mayoría de las especies de la familia Asplanchnidae son importantes depredadores en los cuerpos de agua epicontinentales (Nogrady *et al.*, 2006). Nandini y Sarma (2005b) reportaron la presencia de cladóceros y rotíferos litorales en el contenido estomacal de *Asplanchnopus multiceps* aislado de un río en Hidalgo. En experimentos de crecimiento poblacional observaron que cuando utilizaban de alimento el cladóceros *Alona glabra* y el rotífero *Plationus patulus*, *Asplanchnopus* obtuvo las mayores tasas de crecimiento, lo cual coincide con los experimentos de preferencia realizados en el presente estudio donde *Alona glabra* y *Chydorus brevilabris* fueron las presas preferidas por este rotífero. Las gráficas de variación temporal de biomasa de depredadores y presas muestran tendencias diferentes entre cada uno de los sitios muestreados presentándose las máximas biomásas de los depredadores en diferentes tiempos. Estas variaciones pueden estar asociadas a distintas variables: en un análisis de la morfología de diferentes tipos de macrófitas sobre la estructura de la comunidad del rotíferos y cladóceros Kuczynska-Kippen y

Nagengast (2006) mencionan que las longitudes de las hojas de las macrófitas son muy importantes en la determinación de la distribución de ciertas especies de zooplancton. También, existen varios estudios que han mostrado que diferentes especies de macrófitas tienen diferentes efectos sobre las variables fisicoquímicas del agua como el pH, oxígeno disuelto, turbidez, nutrientes, etc. (Carpenter y Lodge, 1986; Jeppesen *et al.*, 1998; Declerck *et al.*, 2007) y que estos cambios pueden llegar a determinar la presencia/ausencia de ciertas especies de acuerdo a sus tolerancias, por lo cual se sugiere que el tipo de macrófita (*Egeria densa*, *Typha latifolia* y *Nymphoides fallax*) juega un papel importante en la densidad y presencia de ciertas especies como es el caso de *A. multiceps*, lo cual se ve reforzado con lo observado en el análisis de correspondencia canónica (Fig. 11) donde se puede ver que *Asplanchnopus* está positivamente relacionado con la biomasa de las macrófitas sólo en los sitios 2 (*Egeria densa*) y 4 (*Nymphoides fallax*).

En cuanto a su relación con las presas, los resultados de campo muestran que *Asplanchnopus* no tuvo un efecto negativo sobre las poblaciones de sus presas, se asume que, así como sucedió con los copépodos en *N. fallax*, *Asplanchnopus* depende de sus presas para mantenerse en el sistema o aumentar sus densidades. Si se toma en cuenta que las abundancias de este rotífero depredador fueron muy bajas se podría explicar su poco impacto sobre las presas.

Zigópteros y anisópteros

Son depredadores que habitan la zona litoral de los cuerpos de agua y ocupan una posición intermedia en las cadenas tróficas ya que pueden ser depredadores y presa al mismo tiempo (Johnson *et al.* 1987; 1995). A su vez en la zona litoral encontramos diferentes especies de zooplancton que representan un eslabón importante en la cadena trófica ya que, al ser herbívoros, transfieren la energía de los productores primarios a los siguientes niveles tróficos (Dodson y Frey 2001; Dumont y Negrea 2002), además, dentro del zooplancton, varias especies de cladóceros son muy importantes debido a su función forrajadora que ayuda a mantener condiciones de

agua clara dentro del sistema (Shapiro y Wright, 1984). Por lo tanto, la potencial pérdida de zooplancton como resultado de la depredación por odonatos en la zona litoral, pudiera ser importante.

Se ha reportado que las náyades pueden representar una gran amenaza a la comunidad del zooplancton debido a que pueden llegar encontrarse en altas densidades; sin embargo, tienen una alta importancia al ser controladores de especies de mosquitos que pueden representar un problema de salud al ser humano (Benke, 1976; Wissinger, 1988). En las oscilaciones temporales de biomasa de zigópteros y anisópteros con sus presas, no se observaron relaciones inversas entre éstos, sólo en algunos momentos en específico (enero y febrero en *Egeria densa*), pero no fue la generalidad. Esto quiere decir que nuevamente no existió un impacto negativo constante por parte de estos depredadores sobre el zooplancton. Contradictoriamente, en varios experimentos de laboratorio y campo se ha visto que la presión que pueden ejercer sobre el zooplancton puede llegar a estructurar fuertemente las poblaciones de zooplancton e inclusive generar efectos de cascada trófica (Burks *et al.*, 2001; Magnusson y Williams, 2009). Los resultados de laboratorio soportan dichas aseveraciones ya que, durante las respuestas funcionales, los anisópteros pudieron consumir hasta 300 daphnias en 2 horas. Esto significa que las larvas de odonatos tienen el potencial de generar cambios significativos en la estructura del zooplancton, pero cuando observamos los datos directos del campo, no se ve reflejado. Al respecto se ha mencionado que en depredadores activos como las náyades, es común encontrar interacciones de tipo depredador-depredador como el canibalismo (Rudolf, 2007). Esta interacción puede estar influenciada por un aumento en la densidad de los depredadores y por su comportamiento activo "*per se*", lo cual propicia un mayor número de encuentros tanto con la presa como con sus conespecíficos y como resultado promueve el canibalismo.

En primer lugar, el canibalismo reduce las abundancias de los depredadores mediante la depredación directa y, en segundo lugar, al estarse alimentando de una mejor fuente nutricional, se aumenta la obtención de energía y se acelera el proceso

de “emerger” (Polis, 1981), lo cual también disminuye la densidad de los depredadores en el cuerpo de agua y por lo tanto, se reduce el efecto negativo sobre las presas (Start y Gilbert, 2017). En el caso de *Ischnura* sp., se ha reportado que el aumento de sus abundancias ocasiona que los depredadores estén más al pendiente de sus conespecíficos debido a que pueden ser depredados por ellos también, y por lo tanto, se reduce el tiempo que dedican a la búsqueda de sus presas, lo cual, ocasiona que se reduzca el número de presas consumidas por cada depredador (McPeck y Cowley, 1987; Uttley, 1980; Johnson y Sih, 2005). En conclusión, el canibalismo es una conducta común en estos organismos que puede debilitar los posibles efectos que pudieran tener las larvas de odonatos sobre las comunidades de sus presas y sobre las cascadas tróficas, lo cual, podría ser una explicación a la falta de relación encontrada entre las abundancias de dichos depredadores y sus presas.

Se obtuvieron datos similares al hacer los experimentos de comportamiento alimentario de zigópteros y anisópteros con y sin la presencia de kairomonas de un depredador. El zigóptero *Ischnura* sp. disminuyó significativamente su comportamiento alimentario cuando detectó la presencia de un depredador en el medio, mientras que el anisóptero *Rhionaeschna multicolor* aumentó significativamente el número de eventos ocurridos durante el proceso de depredación. Se ha visto que una de las reacciones comúnmente encontradas, es que ante la presencia de un depredador, ya sea por detección química (Slifer y Sekhon, 1972), mecánica o visual, las náyades reducen su movimiento para evitar ser depredados (Convey, 1988) y buscan áreas con una mayor densidad de macrófitas o sustrato (Heads, 1986; 1985; McPeck y Crowley, 1987). En otro estudio de comportamiento, McPeck (1990a) observó que, en presencia de peces, cuatro especies de náyades del género *Enallagma* (Zygoptera) limitaban su actividad y depredación para evitar ser detectados por peces, mientras que aquellos organismos que se encontraban en ausencia de depredadores mostraron mayor actividad y captura de presas. Finalmente, se ha visto que conforme mayor es la talla de las náyades, éstas van desarrollando comportamientos anti-predatorios que incluyen movimientos bruscos

con las espinas laterales o los ganchos labiales, los cuales les ayudan a escapar de los depredadores con mayor facilidad (Hopkins *et al.*, 2011). Debido a esto, los anisópteros no pueden ser depredados tan fácilmente y por lo tanto, el pez pasa de ser un potencial depredador a un potencial competidor, lo cual explica el aumento en el movimiento y número de eventos durante el proceso depredatorio registrado, pues este tipo de comportamientos han sido reportados como estrategias que le confieren una mayor ventaja contra posibles competidores (Gliwicz, 2009).

Finalmente, la mayoría de los resultados obtenidos de las preferencias alimentarias ya han sido retomados a lo largo de la tesis; sin embargo, un punto importante para discutir fue la alta preferencia que se observó sobre *Daphnia* y *Ceriodaphnia* por parte de la mayoría de los invertebrados depredadores evaluados. Klecka y Boukal (2014) mencionan que las larvas de odonatos se alimentan de organismos que se mueven en la columna de agua preferentemente, lo anterior es debido a que, a diferencia de otros depredadores invertebrados, son depredadores visuales por lo que su selección de presas depende del tamaño, movimiento y contraste que tenga la presa.

La preferencia sobre *Daphnia* nos sugiere que a pesar de que en campo no se pudo observar un impacto de los depredadores sobre las presas, podría ser que sí exista este impacto sobre *Daphnia* y simplemente no se registró debido a que el impacto es tan grande que suprime por completo al cladóceros y más bien no se tienen las herramientas para poder detectarlo. Curiosamente y como ya se ha mencionado con anterioridad, *Daphnia* sólo aparece en los sitios donde las abundancias de larvas de odonatos son muy bajas. Por lo tanto, se debería buscar otro tipo de aproximaciones en campo como para poder detectar el verdadero impacto que pueden tener los depredadores invertebrados sobre el zooplancton, principalmente los cladóceros pelágicos que buscan “refugio” en las macrófitas, y que entonces en sistema tropicales pone en duda el término refugio como lo menciona también Meerhoff *et al.* (2007).

CONCLUSIONES

La principal diferencia entre los sitios muestreados fue la presencia de diversas especies de macrófitas, las cuales variaron en biomasa y complejidad estructural. Dentro de los parámetros físicos y químicos que tuvieron mayor variación entre sitios, se registró al pH, oxígeno disuelto, clorofila *a* y la biomasa de las macrófitas. La estructuración de la comunidad zooplanctónica estuvo relacionada a variables bióticas y abióticas, las cuales variaron dependiendo de cada uno de los sitios. En general se observó que las variables abióticas que explican la mayor parte de la variación de los datos, fueron la biomasa algal, biomasa de macrófitas y los nutrientes. En cuanto a las variables bióticas, la especie de planta y los invertebrados asociados a cada una, también juegan un papel importante en la estructuración del zooplancton.

La diversidad y abundancia de rotíferos, microcrustáceos e invertebrados depredadores varió entre los sitios, los valores más elevados se presentaron en los sitios con *E. densa* y *N. fallax* (las cuales tuvieron la mayor complejidad estructural) y los más bajos en el sitio sin macrófita.

Los copépodos fueron el grupo de depredadores más abundante a lo largo del año independientemente del sitio, los zigópteros fueron el siguiente grupo más abundante en los sitios con plantas, sin embargo, los anisópteros y zigópteros fueron los depredadores que mostraron las mayores biomásas en todos los sitios, principalmente en *E. densa* y *N. fallax*, presentando varios picos a lo largo del año.

Los depredadores invertebrados mostraron un impacto negativo débil sobre sus presas, aunque en algunos casos se llegaron a detectar relaciones inversas significativas entre el zooplancton y los depredadores copépodos, zigópteros y anisópteros. Sin embargo, la escasez de estos resultados se atribuyó al efecto de interferencia de la estructura de las macrófitas, así como a una disminución del comportamiento predatorio en presencia de otros depredadores (ej. peces) y el canibalismo.

Los experimentos de laboratorio mostraron que *Macrocyclus fuscus*, *Chaetogaster* sp., *Asplanchnopus multiceps*, *Ischnura* sp. y *Rhionaeschna multicolor* tuvieron preferencia alimentaria por el zooplancton perifítico (chydoridos) e hiponeustónico (*Scapholeberis*). Únicamente las larvas de odonatos o náyades y los copépodos tuvieron preferencia por organismos planctónicos como *Daphnia* y *Ceriodaphnia*. En los experimentos de respuesta funcional, las larvas de odonato mostraron ser los más voraces de los depredadores examinados, pudiendo consumir hasta 300 organismos por individuo en un lapso de dos horas. Con esta información se concluye que las náyades son voraces depredadores con el potencial de reducir fuertemente las abundancias del zooplancton (planctónico principalmente), sin embargo, su voracidad puede verse afectada por la presencia de depredadores vertebrados e invertebrados.

En el caso de los zigópteros como *Ischnura* sp., todas las etapas del comportamiento alimentario se redujeron en presencia de peces, sin embargo, en organismos como *Rhionaeschna multicolor*, la presencia de los peces promovió un mayor número de eventos durante su comportamiento alimentario. Otros efectos similares pueden suceder cuando las poblaciones de depredadores son caníbales y sus densidades poblacionales incrementan, por lo tanto, además de la estructura del hábitat y las estrategias contra la depredación que presente el zooplancton, estos factores también deben considerarse al momento de querer interpretar el efecto que puedan tener diferentes depredadores invertebrados sobre la estructuración de comunidades del zooplancton en cuerpos de agua.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, P. A. 1992. Predators that benefits prey and prey that harm predators: Unusual effects of interacting foraging adaptation. *The American Naturalist*, 140: 573–600.
- Abrams, P. A. 2001. Describing and quantifying interspecific interactions: a commentary on recent approaches. *Oikos*, 94: 209–218.
- Adrian, R. y T. M. Frost. 1992. Comparative feeding ecology of *Tropocyclops prasinus mexicanus* (Copepoda, Cyclopoida). *Journal of Plankton Research*, 14: 1369–1382.
- Alcocer J. y F. W. Bernal-Brooks. 2010. Limnology in Mexico. *Hydrobiologia*, 644: 15–68.
- Ali, M. M., Mageed, A. A. y M. Heikal. 2007. Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. *Limnologica*, 37: 155–169.
- APHA (American Public Health Association), 1999. Standard methods for the examination of water and wastewater. 20th edition. Washington D. C.
- Arnér, M., Koivisto, S., Norberg, J. y N. Kautsky. 1998. Trophic interactions in rockpool food webs: regulation of zooplankton and phytoplankton by *Notonecta* and *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 39: 79–90.
- Basu, B. K., Kalf, J. y B. Pinel-Alloul. 2000. The influence of macrophyte beds on plankton communities and their export from fluvial lakes in the St. Lawrence River. *Freshwater Biology*, 45: 373–382.
- Begon, M., Townsend, C. R. y J. L. Harper. 2006. Ecology: from Individuals to Ecosystems. 4a edición. Blackwell Publishing. United Kindom.
- Beisner, B., McCauley, E. y F. Wrona. 1996. Temperature-mediated dynamics of planktonic food chains: the effects of an invertebrate carnivore. *Freshwater Biology*, 35: 219–232.
- Beklioglu, M. y Jeppesen, E. 1999. Behavioural response of plant-associated *Eurycerus lamellatus* (O.F. Müller) to different food sources and fish cues. *Aquatic Ecology*, 33: 167–173.
- Benke, A. C. 1976. Dragonfly production and prey turnover. *Ecology*, 57: 915-927.
- Benzi, A. H. 2005. The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphnidae). Kenobi Productions-Backhuys Publishers. Ghent.
- Bevington, D. J., White, C. y R. L. Wallace. 1995. Predator behavior of *Cupelopagis vorax* (Rotifera: Collothecacea; Atrochidae) on protozoan prey. *Hydrobiologia*, 313/314: 213–217.
- Bonilla-Lemus, P., Caballero-Villegas, A. S., Carmona-Jiménez, J. y Lugo-Vázquez, A. 2014. Occurrence of free-living amoebae in streams of the Mexico Basin. *Exp Parasitol*, 145 (Suppl): S28-33.
- Brönmark, C. y L. A. Hansson. 2012. Chemical ecology in aquatic systems. Oxford. USA.
- Burks, R. L., Mulderij, G., Gross, E., Jones, I., Jacobsen, L., Jeppesen, E. y E. van Donk. 2006. Center Stage: The crucial role of macrophytes in regulating trophic interactions in shallow lake wetlands. En: Bobbink, R., Beltman, B., Verhoeven, J. T. A., Whigham, D. F. (eds). *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 191. Springer, Berlin, Heidelberg.

- Burks, R. L., Jeppesen, E. y D. M. Lodge. 2001. Pelagic prey and benthic predators: impact of odonate predation on *Daphnia*. *Journal of the North American Benthological Society*, 20: 615–628.
- Burks, R. L., Lodge, D. M., Jeppesen, E. y T. L. Lauridsen. 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*, 47: 343–365.
- Carmona-Jiménez, J., Ramírez-Rodríguez, R., Bojorge-García, M. G., González-Hidalgo, B. y E. A. Cantoral-Uriza. 2016. Estudio del valor indicador de las comunidades de algas bentónicas: Una propuesta de validación y aplicación en el río Magdalena, Ciudad de México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 32: 139–152.
- Carpenter, S. R. y D. M. Lodge. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 26: 341–370.
- Cattaneo, A., Galanti, G., Gentinetta, S. y S. Romo. 1998. Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake. *Freshwater Biology*, 38: 725–740.
- Cházaro-Olvera, S., Montoya-Mendoza, J., Rosales-Saldivar, S., Vázquez-López, H. y Meiners-Mandujano, C. 2019. Planktonic copepod community of a reef zone in the southern Gulf of Mexico. *Journal of Natural History*, 53: 1187-1208.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129–136.
- Cheruvilil, K. S., Soranno, P. A., Madsen, J. D. y M. J. Roberson. 2002. Plant architecture and epiphytic macroinvertebrate communities: the role of an exotic dissected macrophyte. *Journal of the North American Benthological Society*, 21: 261–277.
- Chowdhury, S. H., Corbet, P. S. y I. F. Harvey. 1989. Feeding and prey selection by larvae of *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) in relation to size and density prey (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 18:1–11.
- Convey, P. 1988. Competition for perches between larval damselflies: the influence of perch use on feeding efficiency, growth rate and predator avoidance. *Freshwater Biology*, 19: 15–28.
- Crowley, P. H. y D. M. Johnson. 1992. Variability and stability of a dragonfly assemblage. *Oecologia*, 90: 260–269.
- Crumrine, P. W., y Crowley, P. H. 2003. Partitioning components of risk reduction in a dragonfly-fish intraguild Predation System. *Ecology*, 84:1588-1597.
- Cyr, H. y J. A. Downing. 1988. Empirical relationships of phytomacrofaunal abundance to plant biomass and macrophyte beds characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 976–984.
- De la Lanza-Espino, G. y J. L. García Calderón. 2002. *Lagos y Presas de México*. (Eds) Segunda Edición, AGT Editor, México.
- Declerck, S., Vanderstukken, M., Pals, A., Muylaert K. y L. De Meester. 2007. Plankton biodiversity along a gradient of productivity and its mediation by macrophytes. *Ecology*, 88: 2199–2210.
- De Meester, L. Maas, S., Dierckens, K. y H. J. Dumont. 1993. Habitat selection and patchiness in *Scapholeberis*: horizontal distribution and migration of *S. mucronata* in a small pond. *Journal of Plankton Research*, 15: 1129–1139.

- De Meester, L., Gómez, A., Okamura, B. y K. Schwenk. 2002. The Monopolization Hypothesis and the dispersal–gene flow paradox in aquatic organisms. *Acta Oecologica* 23(3): 121–135.
- Diéguez, M. C. y J. J. Gilbert. 2002. Suppression of the rotifer *Polyarthra remata* by the omnivorous copepod *Tropocyclops extensus*: predation or competition. *Journal of Plankton Research*, 24: 359–369.
- Diehl, S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fish: effects of structural complexity and light. *Oikos*, 53: 207–214.
- Diehl, S. 1992. Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology*, 73: 1646–1661.
- Diehl, S. y R. Kornijów. 1998. Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. En: *The structuring role of submerged macrophytes in Lakes* (Jeppesen. E., Søndergaard. M., Søndergaard. M. y K. Christoffersen eds.). *Ecological Studies* 131. Springer. Berlin Heidelberg New York.
- Dimas, F. N. 2005. Dinámica y estructura del zooplancton de dos lagos de alta montaña, México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.
- Dodson, S. I. 1974. Zooplankton competition and predation: An experimental test of the size-efficiency hypothesis. *Ecology*, 55: 605–613.
- Dodson, S. I. y D. G. Frey. 2001. *Cladocera and other Branchiopoda*. En Thorp, J. H. y Covich, A. P. (eds), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, San Francisco.
- Dodson, S. I. 2005. *Introduction to limnology*. McGraw Hill. N.Y. 400 pp.
- Duggan, I. C. 2001. The ecology of periphytic rotifers. *Hydrobiologia*, 446/447: 139–148.
- Duggan, I. C., Green, J. D., Thompson, K. y R. J. Shiel. 2001. The influence of macrophytes on the spatial distribution of littoral rotifers. *Freshwater Biology*, 46: 777–786.
- Dumont, H. y Negrea, S. 2002. *Introduction to the Class Branchiopoda. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. Backhuys Publishers, The Netherlands.
- Ejsmont-Karabin, J. 2011. Does invasion of *Vallisneria spiralis* L. promote appearance of rare and new rotifer (Rotifera) species in littoral of the lakes heated by power station (Konin lakes, W. Poland)? *Polish Journal of Ecology*, 59: 201–207.
- Elías Gutiérrez, M., Suárez Morales, E., Gutiérrez Aguirre, M., Silva Briano, M., Granados Ramírez J.G. y T. Garfias Espejo. 2008. *Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México. Guía ilustrada*. UNAM, ECOSUR, SEMARNAT-CONACYT, CONABIO.
- Elliot, J. K., Elliot, J. M. y W. C. Leggitt. 1997. Predation by *Hydra* on larval fish: field and laboratory experiments with bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Limnology and Oceanography*, 42: 1416–1423.
- Engel, S. 1988. The role and interactions of submerged macrophytes in a shallow Wisconsin lake. *Journal of Freshwater Ecology*, 4: 229–341.
- Espinosa Rodríguez, C. A. 2016. Impacto de la macrófita invasora *Egeria densa* sobre la comunidad del zooplancton presente en la presa Benito Juárez (Villa del

- Carbón, Edo. De Méx.). Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México.
- Espinosa-Rodríguez C. A., Sarma, S. S. S. y S. Nandini. 2020. Zooplankton community changes in relation to different macrophytes species: Effects of *Egeria densa* removal. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 21(1): 153–163.
- Espinosa-Rodríguez, C. A., Sarma, S. S. S., Nandini S. y R. L. Wallace. 2021. Substratum selection and feeding responses influence the demography of the sessile rotifer *Cupelopagis vorax* (Collotheceae: Atrochidae). *International Review of Hydrobiology*, 106: 18–28
- Fernando, C. H., Tudorancea, C. y S. Mengestou. 1990. Invertebrate zooplankton predator composition and diversity in tropical lentic waters. *Hydrobiologia*, 198: 13–31.
- France, R.L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Food web implications. *Marine Ecological Progress Series*, 124: 307–312
- Fryer, G. 1957. The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. *Journal of Animal Ecology*, 26: 263–286.
- Gama-Flores, J. L., Huidobro-Salas, M. E, Sarma, S. S. S. y S. Nandini. 2011. Effects of predator (*Asplanchna*) type and density on morphometric responses of *Brachionus calyciflorus* (Rotifera). *Allelopathy Journal*, 27: 289–300
- Gama-Flores, J. L., Huidobro-Salas, M.E., Sarma, S. S. S. y S. Nandini. 2013. Effects of allelochemicals released by vertebrates (fish, salamander and tadpole) on *Moina macrocopa* (Cladocera). *Allelopathy Journal*, 31: 415–425.
- García-García, G., Nandini, S, Sarma, S. S. S., Martínez-Jerónimo, F. y J. Jiménez-Contreras. 2012. Impact of chromium and aluminium pollution on the diversity of zooplankton: A case study in the Chimaliapan wetland (RAMSAR Site) (Lerma basin, Mexico). *Journal of Environmental Science and Health A*, 47: 534–547.
- Gelder, S. R. 1989. Histophysiology of digestion and observations on the structure of the alimentary canal in the ectosymbiont *Chaetogaster limnaei* Baer, 1827 (Annelida: Oligochaeta). *Aquatic Oligochaete Biology*, 51: 115–125.
- Gilbert, J. J. 1985. Escape response of the rotifer *Polyarthra*: a high-speed cinematographic analysis. *Oecologia*, 66: 322–331.
- Gliwicz, M. 2009. Competition and predation. En: *Encyclopedia of inland waters*. Elsevier. Amsterdam.
- Gliwicz, Z. M. y J. Pijanowska. 1989. The role of predation in zooplankton succession. En: Sommer U. (eds) *Plankton Ecology*. Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Gliwicz, Z. M. y W. Lampert. 1993. Body-size related survival of cladocerans in a trophic gradient: an enclosure study. *Archiv für Hydrobiologie*, 129: 1–23.
- Gómez-Márquez, J. L., Peña-Mendoza, B., Guzmán-Santiago, J. L. y Gallardo-Pineda, V. 2013. Zooplankton composition, abundance and water quality in a microreservoir at Morelos State. *Hidrobiológica*, 23(2): 227-240.
- Gómez-Márquez, J L., Peña-Mendoza, B. Salgado-Ugarte, I. H. y Hernández-Aviles, J. S. 2003. Zooplankton in lake Coatetelco, a eutrophic shallow tropical lake in Mexico. *Journal of Fresh Water Ecology*, 18(4): 659-660.
- González-Sagrario, M. A., y E. Balseiro. 2003. Indirect enhancement of large zooplankton by consumption of predacious macroinvertebrates by littoral fish. *Arch. Hydrobiol.*, 158(4): 551–574.

- González-Sagrario, M. A., y E. Balseiro. 2010. The role of macroinvertebrates and fish in regulating the provision by macrophytes of refugia for zooplankton in a warm temperate shallow lake. *Freshwater Biology*, 55: 2153–2166.
- Greene, C.H. 1983. Selective predation in freshwater zooplankton communities. *International Review of Hydrobiology*, 68: 297–315
- Guiset, A. 1977 Stomach contents in *Asplanchna* and *Ploesoma*. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 8: 126–129.
- Hagiwara, A., Wullur, S, Hirai, N. y Y. Sakakura. 2013. Euryhaline rotifer *Proales similis* as initial live food for rearing fish larvae with small mouths. *Commun. Agric. Appl. Biol. Sci.* 78: 173–174.
- Hampton, S. Gilbert, J. y C. Burns. 2000. Direct and indirect effects of juvenile *Buenoa macrotibialis* (Hemiptera: Notonectidae) on the zooplankton of a shallow pond. *Limnology and Oceanography*, 45: 1006–1012.
- Hart, R. C. 1992. Experimental studies of food and suspended sediment effects on growth and reproduction of six planktonic cladocerans. *Journal of Plankton Research*, 14: 1425–1448.
- Heads, P. A. 1985. The effect of invertebrate and vertebrate predators on the foraging movements of *Ischnura elegans* larvae (Odonata: Zygoptera). *Freshwater Biology*, 15: 559–571.
- Heads, P. A. 1986. The costs of reduced feeding due to predator avoidance: potential effects on growth and fitness in *Ischnura elegans* larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology*, 11: 369–377.
- Heino, J. 2000. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size, and water chemistry. *Hydrobiologia*, 418: 229–242
- Hessen, D. O. 1992. Dissolved organic carbon in a humic lake: effects on bacterial production and respiration. *Hydrobiologia*, 229: 115–123.
- Hopkins, G. R., Gall, B. G. y E. D. Brodie. 2011. Ontogenetic shift in efficacy of antipredator mechanisms in a top aquatic predator, *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). *Ethology*, 117(12): 1093–1100.
- Horppila, J. y L. Nirmunen. 2003. Effects of submerged macrophytes on sediment resuspension and internal phosphorus loading in Lake Hiidenvesi (southern Finland). *Water Research*, 37: 4486–4474.
- Humphries, A. T., La Peyre, M. K. y G. A. Decossas. 2011. The effect of structural complexity, prey density and predator-free space on prey survivorship at created oyster reef mesocosms. *Plos one*, 6: e28339.
- Iglesias, C., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Pacheco, J. P., Mello, F. T.; Landkildehus, F., Fosalba, C., Clemente, J. M., Meerhoff, M. 2017. Fish but not macroinvertebrates promote trophic cascading effects in high density submersed plant experimental lake food webs in two contrasting climate regions. *Water*, 9: 514.
- Jeffries, M. 1988. Individual vulnerability to predation: the effect of alternative prey types. *Freshwater Biology*, 19, 49–56.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Sondergaard, M., Lauridsen, T., Pedersen, L. J. y L. Jensen. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, 342/343: 151-164.

- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. y K. Christoffersen (eds). 1998. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological Studies 131. Springer. Berlin Heidelberg New York.
- Johnson, D. M., Crowley, P. H., Bohanan, R. E., Watson, C. N. y T. H. Martin. 1985. Competition among larval dragonflies: A field enclosure experiment. Ecology, 66: 119–128.
- Johnson, D. M., Pierce, C. L., Martin, T. H., Watson, C. N., Bohanan, R. E. y P.H. Crowley. 1987. Prey depletion by odonate larvae: combining evidence from multiple field experiments, Ecology, 68: 1459–1465.
- Johnson, D. M., Martin, T. H., Mahato, M., Crowder, L. B. y P. H. Crowley. 1995. Predation density dependence, and life histories of dragonflies: a field experiment in a freshwater community, Journal of the North American Benthological Society, 14: 547–562.
- Johnson, J. C. y A. Sih. 2005. Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. Behavioral Ecology and Sociobiology, 58: 390–396.
- Kalff, J. 2003. Limnology: Inland water ecosystems. Prentice hall. USA.
- Kirk, K. L. 1991. Suspended clay reduces *Daphnia* feeding rate. Freshwater Biology, 25: 357–365.
- Kiorboe, T. 2010. What makes pelagic copepods so successful? Journal of Plankton Research, 33: 677–685.
- Klecka, J. y Boukal, D. S. 2014. The effect of habitat structure on prey mortality depends on predator and prey microhabitat use. Oecologia, 176(1): 183–191.
- Koste, W. 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Vol. 1 y 2. Borntraeger, Bristol and Königstein.
- Kotikova, E. A., Raikova, O. I., Reuter, M. y M. K. S. Gustafsson. 2004. Musculature of an illoricate predator rotifer *Asplanchnopus multiceps* as revealed by phalloidin fluorescence and confocal microscopy. Tissue and Cell, 36: 189–195.
- Krebs, C. J. 1985. Ecology; the experimental analysis of distribution and abundance. 3a edición. Harper and Row, New York.
- Krebs, C. J. 1999. Ecological Methodology. 2da edición. Addison Wesley Longman Inc. University of British Columbia.
- Kuczynska-Kippen, N. y B. Nagengast. 2006. The influence of the spatial structure of hydromacrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladoceran communities. Hydrobiologia, 559: 203–212.
- Kuczynska-Kippen, N. y P. Klimaszyk. 2007. Diel microdistribution of physical and chemical parameters within the dense *Chara* bed and their impact on zooplankton. Biologia Bratislava, 62: 432–437.
- Laforsch, C., Ngwa, W., Grill, W. y R. Tollrian. 2004. An acoustic microscopy technique reveals hidden morphological defenses in *Daphnia*. P. Natl Aca. Sci. Biol, 101: 15911–15924.
- Lampert, W. y U. Sommer. 2007. Limnoecology: The ecology of lakes and streams. Oxford university press. USA.
- Leoni, B. 2017. Zooplankton predators and preys: body size and stable isotope to investigate the pelagic food web in a Deep Lake (Lake Iseo, Northern Italy). Journal of Limnology, 76: 85–93.

- Li, X., Cui, B., Yang, Q., Tian, H., Lan, Y., Wang, T. y Z. Han. 2012. Detritus quality controls macrophyte decomposition under different nutrient concentrations in a eutrophic shallow lake, North China. *Plos One*, 7: e42042.
- Lombardo, P. 1995. Substrate preference of littoral macroinvertebrates during seasonal succession. Unpublished M.S. thesis, Kent State University, Kent, OH, USA.
- Lombardo, P. 1997. Predation by *Enallagma* nymphs (Odonata, Zygoptera) under different conditions of spatial heterogeneity. *Hydrobiologia*, 356: 1–9.
- Lugo-Vázquez A., M. R. Sánchez-Rodríguez, Josué Morlán-Mejía, L. Peralta-Soriano, E. A. Arellanes-Jiménez, Escobar-Oliva M. A. y Ma. G. Oliva-Martínez 2017. Ciliates and trophic state: a study in five adjacent urban ponds in Mexico City. *Journal of Environmental Biology*, 38: 1161–1169.
- Lynch, M. 1979. Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study. *Limnology and Oceanography*, 24(2): 253–272.
- Madsen, J. D., Chambers, P. A., James, W. F., Koch, E. W. y D. F. Westlake. 2001. The interaction between water movement sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 444: 71–84.
- Madsen, J. D., Wersal, R. M. y T. E. Woolf. 2007. A new core sampler for estimating biomass of submersed aquatic macrophytes. *Journal of Aquatic Plant Management*, 45: 31–34.
- Magnusson, A. K. y D. D. Williams. 2009. Topdown control by insect predators in an intermittent pond a field experiment. *Journal of Limnology*, 45(3): 131–143.
- Mastrantuono, L. 1986. Community structure of the zoobenthos associated with submerged macrophytes in the eutrophic Lake Nemi (Central Italy). *Bollettino di Zoologia*, 53: 41–47.
- Mazzeo, N., Rodríguez-Gallego, L., Kruk, C., Meerhoff, M., Gorga, J. Lacerot, G., Quintans, F., Loureiro, M., Larrea, D. y F. García-Rodríguez. 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia*, 506-509: 591–602.
- McAbendroth, L., Ramsay, P. M., Foggo, A., Rundle, S. D. y D. T. Bilton. 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos*, 111: 279–290.
- McPeck, M. 1990a. Behavioral differences between *Enallagma* species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators. *Ecology*, 71: 1714–1726.
- McPeck, M. 1990b. Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology*, 71: 83–98.
- McPeck, M. A. y P. H. Crowley. 1987. The effects of density and relative size on the aggressive behaviour, movement, and feeding of damselfly larvae (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 35: 1051–1061.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira de Mello, F., Clemente, J. M., Jensen, E., Lauridsen, T. y 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.
- Merrit, R. W., Cummins, K. W. y M. B. Berg. 2008. *An Introduction to Aquatic Insects of North America*. 4ta edición. Kendall Hunt Publishers, Dubuque.
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Collins Johnson, N., McCann, K. S., Melville, K., Mourin, P. J., Nadelhoffer, K.,

- Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J. y D. H. Wall. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584–600.
- Moss, B. 2014. *Ecology of freshwaters a view for the twenty-first century*. Cuarta edición. Wiley-Blackwell. UK.
- Muñoz-Colmenares, M. E., Sarma, S. S. S. y S. Nandini. 2017. Seasonal variations of rotifers from the high-altitude Llano reservoir (State of Mexico, Mexico). *Journal of Environmental Biology*, 38: 1171–1181.
- Murdoch, W. W. y J. Bence. 1987. General predators and unstable prey populations. En: *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities* (Ed. Kerfoot, A.). University press of New England. Hanover/London.
- Murphy, C. A., Evans, A., Coffin, B., Arismendi, I. y S. L. Johnson. 2020. Resilience of zooplankton communities in temperate reservoirs with extreme water level fluctuations. *Inland Waters*, 10: 256–266
- Nandini, S. y S. S. S. Sarma. 2005a. Effect of algal and animal diets on the life history of the freshwater copepod *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851). *Aquatic Ecology*, 41: 75–84.
- Nandini, S. y S. S. S. Sarma. 2005b. Life history characteristics of *Asplanchnopus multiceps* (Rotifera) fed rotifer and cladoceran prey. *Hydrobiologia*, 546: 491–501.
- Nandini, S., Sarma, S. S. S. y H. J. Dumont. 2011. Predatory and toxic effects of the turbellerian (*Stenostomum cf. leucops*) on the population dynamics of *Euchlanis dilatata*, *Plationus patulus* (Rotifera) and *Moina macrocopa* (Cladocera). *Hydrobiologia*, 662: 171–177.
- Nandini, S., Ramírez-García, P. y S. S. S. Sarma. 2016. Water quality indicators in Lake Xochimilco, Mexico: zooplankton and *Vibrio cholera*. *Journal of Limnology*, 75: 91–100.
- Nogrady, T., Wallace, R. L., Snell, T. y C. Ricci. 2006. *Rotifera: Biology, ecology and systematics*. 2da. edición. Kenobi productions & Backhuys publishers. Bélgica.
- Olson, E. J., Engstrom, E. S., Doeringsfeld, M. R. y R. Bellig. 1995. Abundance and distribution of macroinvertebrates in relation to macrophyte communities in a prairie marsh, Swan Lake, Minnesota. *Journal of Freshwater Ecology*, 10: 325–335.
- Orlova-Bienkowskaja, M. Y. 2001. Cladocera: Anomopoda: Daphniidae, genus *Simocephalus*. *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. Backhuys, Leiden.
- Paterson, M. 1993. The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a freshwater lake. *Hydrobiologia*, 263:173–183.
- Paukert, C. P. y Willis, D. W. 2003. Population characteristics and ecological role of northern pike in shallow natural lakes in Nebraska. *North American Journal of Fisheries Management*, 23: 313-322.
- Pavón-Meza, E. L., Sarma S. S. S. y S. Nandini. 2007. Combined effects of temperature, food (*Chlorella vulgaris*) concentration and predation (*Asplanchna girodi*) on the morphology of *Brachionus havanaensis* (Rotifera). *Hydrobiologia*, 593: 95–101.
- Peacock, A. y W. J. P. Smyly. 1982. Experimental studies on the factors limiting *Tropocyclops prassinus* (Fischer) 1860 in an oligotrophic lake. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 250–265.

- Pieczynska, E. 1993. Detritus and nutrients dynamics in the shore zone of lakes: a review. *Hydrobiologia*, 251: 49–58.
- Polis, G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Reviews*, 12: 225–251.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 523–575.
- Remsburg, A. J. y M. G. Turner. 2009. Aquatic and terrestrial drivers of dragonfly (Odonata) assemblages within and among north-temperate lakes. *Journal of the North American Benthological Society*, 28: 44–56.
- Resetarits, W. J. y J. Bernardo. 1998. *Experimental ecology: issues and perspectives*. Oxford University Press. New York.
- Rettig, J. E., Schuman, L. S. y J. K. McCloskey. 2006. Seasonal patterns of abundance: do zooplankton in small ponds do the same thing every spring-summer? *Hydrobiologia*, 556: 193–207.
- Ricci, C. y D. Fontaneto. 2009. The importance of being a bdelloid: Ecological and evolutionary consequences of dormancy. *Italian Journal of Zoology*, 76: 240–249.
- Rivera-De la Parra, L., Sarma, S. S. S. y S. Nandini. 2016. Effects of predation by *Hydra* (Cnidaria) on cladocerans (Crustace: Cladocera). *Journal of Limnology*, 75: 1s.
- Rivera-De la Parra, L., Sarma, S. S. S. y S. Nandini. 2016b. Changes in prey preference of dragonfly naiads of *Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861) (Odonata: Aeschnidae) in the presence and absence of macrophytes. *Aquatic Insects*, 37: 241–252.
- Rosenzweig, M. L. y R. H. MacArthur. 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction. *The American Naturalist*, 97: 209–223.
- Rothhaupt, K. O. 1990. Differences in particle size-dependent feeding efficiencies of closely related rotifer species, *Limnology and Oceanography*, 35: 16–23.
- Rudolf, V. H. W. 2007. Consequences of stage-structured predators: cannibalism, behavioral effects, and trophic cascades. *Ecology*, 88: 2991–3003.
- Sakuma, M., Hanazato, T., Saji, A. y R. Nakazato. 2004. Migration from plant to plant: an important factor controlling densities of the epiphytic cladoceran *Alona* (Chydoridae, Anomopoda) on lake vegetation. *Limnology*, 5: 17–23.
- Salt, G., Sabbadini, G. F. y M. L. Commins. 1978. Trophi morphology relative of food habits in six species of rotifers (Asplanchnidae). *Transactions of the American Microscopical Society*, 97: 469–485.
- Sarma, S. S. S. 1993. Feeding responses of *Asplanchna brightwellii* (Rotifera): laboratory and field studies. *Hydrobiologia*, 255/256: 275–282.
- Sarma, S. S. S. y S. Nandini. 2007. Small prey size offers immunity to predation: a case study on two species of *Asplanchna* and three brachionid prey (Rotifera). *Hydrobiologia*, 593: 67–76.
- Sarma, S. S. S., Osnaya-Espinosa, L. R., Aguilar-Acosta, C. R. y S. Nandini. 2011. Seasonal variations in zooplankton abundances in the turbid reservoir (Isidro Fabela, State of Mexico, Mexico). *Journal of Environmental Biology*, 32: 473–480.
- Sarma, S. S. S., Jiménez-Contreras, J., Fernández, R., Nandini, S. y G. García-García. 2013. Functional responses and feeding rates of *Mesocyclops pehpeiensis* Hu

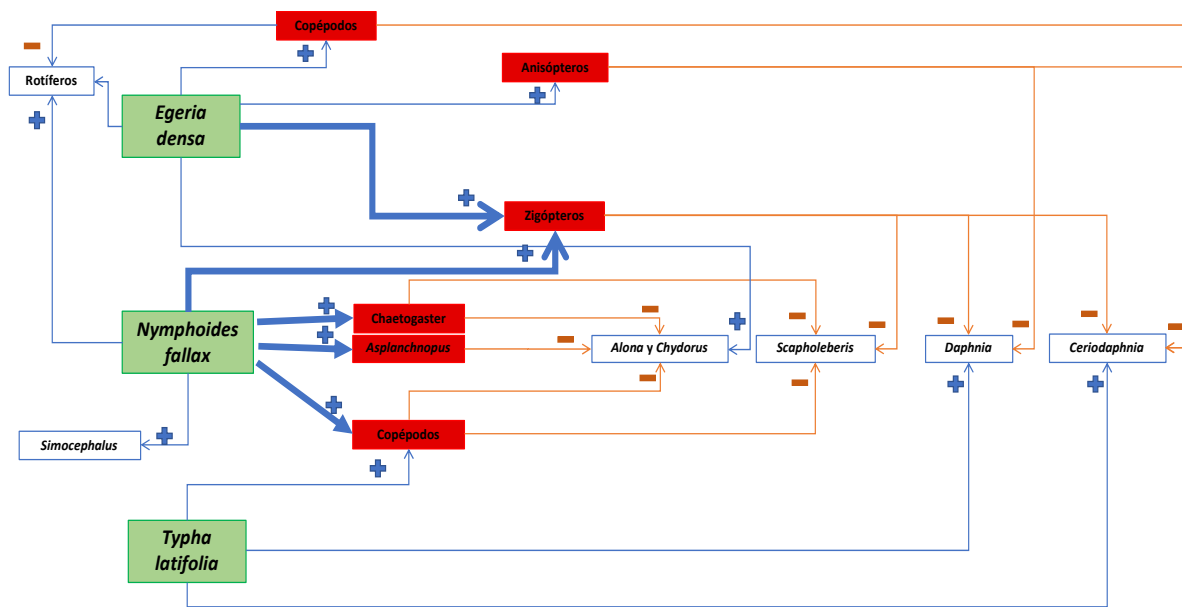
- (Copepoda) fed different diets (rotifers, cladocerans, alga and cyanobacteria). *Journal of Natural History*, 47: 841–852.
- Sasaki, T., Furukawa, T., Iwasaki, Y., Seto, M. y Mori, A. S. 2015. Perspectives for ecosystem management based on ecosystem resilience and ecological thresholds against multiple and stochastic disturbances. *Ecological Indicators*, 57: 395-408.
- Savino, J. F. y R. A. Stein. 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society*, 111: 266–266
- Sculthorpe, C. D. 1985. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Reprint. Koeltz Scientific Books, Germany.
- Scheffer, M., van den Berg, M., Breukelaar, A., Breukers, C., Coops, H., Doef, R. y M. L. Meijer. 1994. Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes. *Aquatic Botany*, 49: 193–196.
- Schou, M. O., Risholt, C., Lauridsen, T. L., Sondergaard, M., Gronkjaer, P., Jacobsen, L., Berg, S., Skov, C., Brucet, S. y E. Jeppesen. 2009. Restoring lakes by using artificial plant beds: habitat selection of zooplankton in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology*, 54: 1520–1531.
- Schultz, R. y E. Dibble. 2012. Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia*, 684: 1–14.
- Seger, J. 1992. *Evolution of exploiter-victim relationships* En: *Natural enemies: The population biology of predators, parasites and diseases*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Shapiro, J. y D. I. Wright. 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology*, 14: 371–383.
- Siepielski, A. M. y M. A. McPeck. 2013. Niche versus neutrality in structuring the beta diversity of damselfly assemblages. *Freshwater Biology*, 58: 758–768.
- Sinev, A. y Silva-Briano, M. 2012. Cladocerans of genus *Alona* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) and related genera from Aguascalientes State, Mexico. *Zootaxa*, 3569: 1-24.
- Slifer, E. H. y S. Sekhon. 1972. Sense organs on the antennal flagella of Damselflies and dragonflies (Odonata). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1(4): 289–300.
- Smirnov, N. 2014. *Physiology of Cladocera*. American Press. USA.
- Sokal, R. R. y F. L. Rohlf. 2012. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W. y A. Duncan, 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Archiv für Hydrobiologie*, 106: 433–471.
- Sommer, U., Adrian, R., Domis, L. D. S., Elser, J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürling, M., Molinero, J. C., Mooij, W. M., van Donk, E. y M. Winder. 2012. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43: 429–448.
- Start, D. y B. Gilbert. 2017. Predator personality structures prey communities and trophic cascades. *Ecology Letters*, 20: 366–374.

- Steiner, C. F. y A. H. Roy. 2003. Seasonal succession in fishless ponds: effects of enrichment and invertebrate predators on zooplankton community structure. *Hydrobiologia*, 490: 125–134.
- Stela, M., Castilho-Noll, M. y M. S. Arcifa. 2007. Mesocosm experiment on the impact of invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. *Aquatic Ecology*, 41: 587–598.
- Stoks, R., McPeck, M. A. y J. L. Mitchell. 2003. Evolution of prey behavior in response to changes in predation regime: damselflies in fish and dragonfly lakes. *Evolution*, 57(3): 574–585.
- Suarez-Morales, E., Gutiérrez-Aguirre, M. y M. Elias-Gutiérrez. 2003. Observations on the structure of the mandibular gnathobase in some American *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116: 742–753.
- Tarkowska-Kukuryk, M. 2013. Structure of fauna associated with floating-leaved and submerged macrophytes in a small depression reservoir (Eastern Poland). *Teka Commission of Protection and Formation of Natural Environment*, 10: 431–437.
- Tate, A. W. y A. E. Hershey. 2003. Selective feeding by larval dysticids (Coleoptera: Dysticidae) and effects of predation on upper littoral zone macroinvertebrate communities of arctic lakes. *Hydrobiologia*, 497: 13–23.
- Tátrai, I. y A. Herzig. 1995. Effect of habitat structure on the feeding efficiency of young stages of razor fish (*Pelecus cultratus* (L.)): an experimental approach. *Hydrobiologia*, 299: 75–81.
- Ter Braak, J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67(5): 1167–1179.
- Thomaz, S. M. y E. Ribeiro da Cunha. 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(2): 218–236
- Timms, R. M. y B. Moss. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 29: 472–486.
- Tirok, K. y U. Gaedke. 2007. Regulation of planktonic ciliate dynamics and functional composition during spring in Lake Constance. *Aquatic Microbial Ecology*, 49: 87–100.
- Uttley, M. G. 1980. A laboratory study of mutual interference between freshwater invertebrate predators. Ph.D. thesis, University of York.
- van Buskirk, J. 1989. Density-dependent cannibalism in larval dragonflies. *Ecology*, 70: 1442–1449.
- van de Meutter, F. De Meester, L. y R. Stoks. 2005. Water turbidity affects predator-prey interactions on a fish-damselfly system. *Oecologia*, 144: 327–336.
- Walker, P. D., Wijnhoven, S. y G. van der Velde. 2013. Macrophyte presence and growth form influence macroinvertebrate community structure. *Aquatic Botany*, 104: 80–87.
- Wallace, R. L. 1980. Ecology of sessile rotifers. *Hydrobiologia*, 73:181–193.
- Wantzen, K. M., Rothhaupt, K.-O., Mörtl, M., Cantonati, M., Tóth, L. G. y P. Fischer. 2008. Ecological effects of water fluctuations in lakes: an urgent issue. *Hydrobiologia*, 613: 1–4.

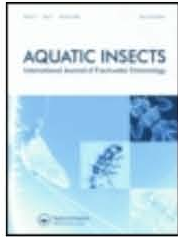
- Weis, J. S. y A. Candelmo. 2012. Pollutants and fish predator/prey behavior: A review of laboratory and field approaches. *Current Zoology*, 58: 9–20.
- Wenzel, A., Vrede, T., Jansson, M. y A.-K. Bergström. 2020. Daphnia performance on diets containing different combinations of high-quality algae, heterotrophic bacteria, and allochthonous particulate organic matter. *Freshwater Biology*, 66: 157–168.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: Lakes and river ecosystems*. Tercera edición. Elsevier science. USA.
- Wigand, C., Stevenson, J. C. y J. C. Cornwell. 1997. Effects of different submerged macrophytes on sediment biogeochemistry. *Aquatic Botany*, 56: 233–244.
- Williamson, C. E. 1983. Invertebrate predation on planktonic rotifers. *Hydrobiologia*, 104: 385–396.
- Williamson, C. E. 1987. Predator-prey interactions between omnivorous diaptomid copepods and rotifers: the role of prey morphology and behavior. *Limnology and Oceanography*, 31: 393–402.
- Winfield, I. J. 1986. The influenced of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*. *Journal of Fish Biology*, 29: 37–48.
- Wissinger, S. A. 1988. Effects of food availability on larval development and inter-instar predation among larval of *Libellula lydia* and *Libellula luctuosa* (Odonata: Anisoptera). *Canadian Journal of Zoology*, 66: 543–549.
- Wojtal, A., Frankiewicz, P., Andziak, M. y M. Zalewski. 2007. The influence of invertebrate predators on *Daphnia* spatial distribution and survival in laboratory experiments: Support for *Daphnia* horizontal migration in shallow lakes. *International Review of Hydrobiology*, 92: 23–32.
- Zamora-Barrios, C. A., Nandini, S., & Sarma, S. S. S. 2019. Bioaccumulation of microcystins in seston, zooplankton and fish: A case study in Lake Zumpango, Mexico. *Environmental Pollution*, 249: 267–276.

ANEXO I. ESQUEMATIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES DEPREDADOR-PRESA

Con base en los muestreos de campo y los experimentos de laboratorio, se esquematizaron las interacciones entre los depredadores invertebrados dominantes (rectángulos rojos) y sus presas (rectángulos azules) en presencia de las macrófitas comunes de la Presa Benito Juárez, de la siguiente manera:



ANEXO II. ARTÍCULO DE REQUISITO



Aquatic Insects

International Journal of Freshwater Entomology




ISSN: 0165-0424 (Print) 1744-4152 (Online) Journal homepage: <http://www.tandfonline.com/loi/naqi20>

Changes in prey preferences of dragonfly naiads of *Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861) (Odonata: Aeshnidae) in the presence and the absence of macrophytes

Ligia Rivera-De la Parra, S.S.S. Sarma & S. Nandini

To cite this article: Ligia Rivera-De la Parra, S.S.S. Sarma & S. Nandini (2016): Changes in prey preferences of dragonfly naiads of *Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861) (Odonata: Aeshnidae) in the presence and the absence of macrophytes, *Aquatic Insects*, DOI: [10.1080/01650424.2016.1211291](https://doi.org/10.1080/01650424.2016.1211291)

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/01650424.2016.1211291>

 Published online: 03 Oct 2016.

 Submit your article to this journal 

 Article views: 2

 View related articles 

 View Crossmark data 

Full Terms & Conditions of access and use can be found at
<http://www.tandfonline.com/action/journalInformation?journalCode=naqi20>

Download by: [Cornell University Library]

Date: 06 October 2016, At: 07:42



Changes in prey preferences of dragonfly naiads of *Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861) (Odonata: Aeshnidae) in the presence and the absence of macrophytes

Ligia Rivera-De la Parra^a, S.S.S. Sarma^b and S. Nandini^b

^aPosgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Circuito de Posgrados, Ciudad de México, Mexico; ^bLaboratorio de Zoología Acuática, División de Investigación y Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, Tlalnepantla, Mexico

ABSTRACT

We offered prey consisting of the rotifers, cladocerans, copepods, amphipods, dipterans and ephemeropterans to the pre-starved and sorted in three size groups of naiads of *Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861) in the presence of the macrophyte *Egeria densa* Planchon and without it. The naiads consumed up to 25 prey items or in terms of biomass (wet weight) up to 7 mg within 2 h. Biomass intake increased with increasing predator's size. Prey consumption was significantly lower in presence of plants. The cladocerans *Ceriodaphnia dubia* Rihcard, 1894, *Daphnia mendotae* (Taylor and Hebert, 1993) and *Ilyocryptus* sp. were consistently preferred by the dragonfly naiads while *Simocephalus vetulus* (Müller, 1776), *Alona guttata* Sars, 1862 and *Scapholeberis kingi* Sars, 1888 were avoided with and without macrophytes. This study suggests that dragonfly naiads structure the zooplankton community by selective feeding.

ARTICLE HISTORY

Received 11 March 2016
Accepted 4 July 2016

KEYWORDS

Odonata; Aeshnidae; prey selectivity; *Rhionaeschna multicolour*; zooplankton; macrophytes

Introduction

Aquatic communities are structured by two main forces, the bottom-up control depends on the availability of resources and the top-down control depends on the effects of predation (McQueen, Post, and Mills 1986; Carpenter et al. 1991). Predation has been considered one of the most important factors in modelling communities (Woodward 2009). Predation is generally selective, so different predators have different prey preferences (Dodson 2005). In shallow waters, predation is much more limited due to interference caused by the presence of macrophytes which restrict the movement of predators and reduce their ability to detect prey (Timms and Moss 1984; Engels 1988; Tatrai and Herzig 1995; Walker, Wijnhoven, and van der Velde 2013) and macrophytes offer refuge for zooplankton prey (Jeppesen, Søndergaard, Søndergaard, and Christoffersen 1997; Burks, Lodge, Jeppesen, and Lauridsen 2002; Humphries, La Peyre, and Decossas 2011). Macrophytes also provide habitat for many invertebrate predators which exert a strong impact on zooplankton (Hampton, Gilbert, and Burns 2000). In shallow waterbodies where fish abundance is low, the structure of the zooplankton communities basically depends on

invertebrate predators. Amongst the invertebrate predators in the littoral regions of shallow lakes, odonate naiads, beetles, notonectids and water mites exert considerable influence on crustacean zooplankton (Butler and Burns 1993; Lombardo 1997; Arnér, Koivisto, Norberg, and Kautsky 1998). In addition, predators such as cnidarians, oligochaetes and flatworms also control the abundance and diversity of rotifers, cladocerans and copepods (Beisner, McCauley, and Wrona 1996; Dumont, Rietzler, and Bo-Ping 2014; Nandini, Zúñiga-Juárez, and Sarma 2014).

Odonate naiads are particularly interesting in their life histories (Bybee, Hansen, Büsse, Wightman, and Branham 2015) as they occupy an intermediate position in food chains by being predators and prey (Johnson, Martin, Mahato, Crowder, and Crowley 1995; Sih, Englund, and Wooster 1998; Braccia, Voshell, and Christman 2007). Within the group of zooplankton, several species of cladocerans are important due to their role as foragers which help to maintain clear water conditions in the aquatic systems, especially in the littoral regions (Shapiro and Wright 1984). Therefore, the potential loss of zooplankton due to predation by odonates in the littoral regions could be important for ecosystem functioning (Wellborn, Skelly, and Werner 1996; Dumont and Negrea 2002). Odonate naiads may cause strong changes in the zooplankton abundance because they can occur at densities of up to $>1000 \text{ ind./m}^2$ (Benke 1976; Wissinger 1988). In addition, unlike many other invertebrate predators such as *Hydra vulgaris* Pallas, 1766 and turbellarians, naiads are visual predators and so their diet selection depends on the prey-related characteristics such as size, movement and contrast in the medium. Since ontogenetic diet shift is shown by naiads, these predators select the larger prey items as they grow larger in size to meet the higher energy requirements (Jara 2014). This in turn leads to differential impact on the zooplankton community composition, depending on the size of the predator. Odonate naiads inhabit periphytic (e.g., Aeshnidae and damselfly naiads) and benthic (e.g., Gomphidae and Libellulidae) habitats. In each habitat, amongst predators, territorial competition is intense (Johansson 1992; Ryazanova and Mazokhinporshnyakov 1996) and this also affects their feeding behaviour. In addition, in the presence of predators (such as fish), once sensed by the odonate naiads, their feeding behaviour changes including significant reduction in their movements in order to avoid predation (Convey 1988); the naiads also move towards the denser macrophyte beds in search of food and to avoid detection by the predators (Heads 1986; McPeck and Crowley 1987). All these behavioural changes impact the ability of predators to control the abundance and diversity of prey in the littoral regions.

Based on field observations, many laboratory tests have used daphniids as natural diets for odonate naiads (Lawton, Thompson, and Thompson 1980; Stoks, McPeck, and Mitchell 2003; Warfe and Barmuta 2004). This may generate biased data because different-sized odonate naiads may have different preferences, not necessarily for daphniids. Therefore, experiments need to include different naturally occurring prey species to understand the feeding of this group. Available literature suggests that the size of the odonate naiads and the presence and the absence of macrophytes influence their prey preferences (Boukal 2014). However, quantitative data in most cases, where the predator is offered diverse prey items and with and without the presence of natural macrophytes, are lacking.

We hypothesise that when different prey items are offered in clear medium, the predator chooses the prey which are more visually detectable by colour, size or movement and in the presence of macrophytes, not only the quantity consumed would be reduced, but also prey

preferences differ significantly. In order to test this hypothesis, we conducted feeding experiments under laboratory conditions involving different prey species (rotifers, cladocerans, copepods and insect larvae) and predators (dragonfly naiads) of different sizes.

Material and methods

In the literature, different terms such as larvae, naiads and nymphs are used to describe the developmental stages of insects. We used here these terms as suggested in Bybee et al. (2015) based on complete, gradual or incomplete metamorphosis. In our experiments we used a predator, *Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861) (Odonata: Aeshnidae), and as preys the following animals, which are the potential diets of the naiads, were chosen: *Platyonus patulus* (Müller, 1786) (rotifers); *Alona guttata* Sars, 1862; *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894; *Daphnia mendotae* (Taylor and Hebert, 1993); *Ilyocryptus* sp.; *Scapholeberis kingi* Sars, 1888; *Simocephalus vetulus* (Müller, 1776) (cladocerans); *Acanthocyclops* sp. (copepods); amphipods; dipterans and ephemeropterans (one species each). Specimens of the predators and all preys were isolated from Benito Juárez Reservoir, a high altitude reservoir located in the State of Mexico (Mexico). While the tested rotifers, cladocerans and copepods have been cultured in our laboratory a long time, others including the predators and amphipods, dipterans (larvae) and ephemeropterans (mayfly naiads) were acclimated under standard laboratory conditions (temp. 23 °C, pH 7.0, continuous but diffuse fluorescent illumination) using reconstituted moderately hardwater (the Environmental Protection Agency (EPA) medium) as the medium. The EPA medium was prepared each day dissolving 96 mg of NaHCO₃, 60 mg of CaSO₄, 60 mg of MgSO₄ and 4 mg of KCl in 1 L of distilled water (Weber 1993). We used single-celled green alga, *Chlorella vulgaris* Beijerinck as diet for zooplankton. The alga was batch-cultured using the Bold's basal medium (Borowitzka and Borowitzka 1988). Alga in log phase of growth was harvested by centrifugation at 4000 rpm for 5 min, rinsed and re-suspended in distilled water. The density of algal concentrate was determined using a haemocytometer. Copepods were cultured according to Enríquez-García, Nandini, and Sarma (2013). Rotifers and cladocerans were daily fed *Chlorella* at a density of 0.5×10^6 cells/mL; amphipods, dipteran larvae and ephemeropterans (mayfly naiads) were fed natural detritus and the predators (dragonfly naiads) were fed using mixed zooplankton species.

Prior to experiments, the predators, based on size (small: 3 mm, medium: 7 mm and large: 15 mm), were separated into three groups. They were individually starved in EPA medium for 24 h. The experiments were conducted in 800 mL capacity glass beakers containing 500 mL EPA medium, both with and without the macrophyte, *Egeria densa* Planchon (5 g wet weight). Each jar received 50 individuals (ind.) of rotifers (*Platyonus patulus*), 8 ind. of *Alona guttata*, 3 ind. of *Ceriodaphnia dubia*, 1 ind. of *Daphnia mendotae*, 2 ind. of *Ilyocryptus* sp., 4 ind. of *Scapholeberis kingi*, 8 ind. of *Simocephalus vetulus*, 20 ind. of copepods (*Acanthocyclops* sp.), 4 ind. of amphipods, 10 ind. of dipterans and 1 ind. of ephemeropteran. The prey species were individually introduced using a stereomicroscope (Nikon SMZ at 20 X) or a small net, depending on the size of the prey species. For each treatment, we set up four replicates. In all, we used 24 jars (three predator sizes X two test types (with and without the macrophyte) X four replicates). The densities of predator and prey species and the macrophyte biomass represented the field conditions. Into each jar containing the prey and with or without macrophyte, we introduced one

individual of pre-starved predators of one of the three sizes. The test jars were maintained at the laboratory conditions mentioned earlier and undisturbed for 2 h during which the predators were allowed to feed on the prey. After this period, the predators were removed using a small net and the rest of the contents of each jar was fixed in 4% formalin. The uneaten prey items from each jar were quantified. If a cladoceran was killed but not consumed by the predator, then it was considered as part of the uneaten items. The differences in the initial and final densities of each prey species were considered as consumed by the predator. In a preliminary test, we maintained the prey items (at the same density chosen for the experiments) in jars without predators and found no changes in the prey densities (and also no mortality) within 2 h and hence we assumed that this condition also similar in test jars. Since the tested prey species differed strongly in their size, we also compared prey consumption in terms of biomass. For converting prey numbers into biomass (wet weight), we used appropriate literature, depending on the species (zooplankton: Dumont, Van de Velde, and Dumont 1975; the different insects: Towers, Henderson, and Veltman 1994).

Prey selectivity index (Manly's α) was calculated using the following equation (Krebs 1993):

$$\alpha_i = r_i/n_i \left(1 / \sum (r_j/n_j) \right) \quad (1)$$

where α_i = Manly's alpha for the type of prey i ; r_i , r_j = proportion of prey in the diet i or j in the diet (i and $j = 1, 2, 3, \dots$); n_i , n_j = proportion of prey in the diet i or j in the environment; m = number of tested prey species where $\alpha_i = 1/m$, prey species i not preferred or selected; $\alpha_i > 1/m$, prey species i is preferred in the diet; $\alpha_i < 1/m$, prey species i is avoided in the diet.

The differences in the prey consumption (in terms of numbers and biomass) in relation to the predator's size and the presence or the absence of macrophytes were statistically evaluated using two-way analysis of variance (ANOVA) using SigmaPlot version 12 (Systat Software, Inc., London).

Results

Prey consumption in terms of numbers by dragonfly naiads varied significantly ($p < 0.001$, two-way ANOVA, Table 1) due to the interaction of the presence and the absence of macrophytes and the predator size. In general, regardless of the size of the predator, the starved dragonfly naiads were able to consume as many as 25 prey items within 2 h. Large

Table 1. Results of two-way ANOVA of the number of prey items consumed per predator (*Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861)) of three different size groups in relation to the presence and the absence of macrophytes in the medium.

Source of variation	DF	SS	MS	F	P
Predator size (A)	2	77.58	38.79	2.08	0.15
With and without <i>Egeria</i> (B)	1	9.37	9.37	0.50	0.49
Interaction of A \times B	2	495.75	247.87	13.27	<0.001
Residual	18	336.25	18.68		

Note: DF: degrees of freedom; SS: sum of square; MS: mean square; F: F-ratio.

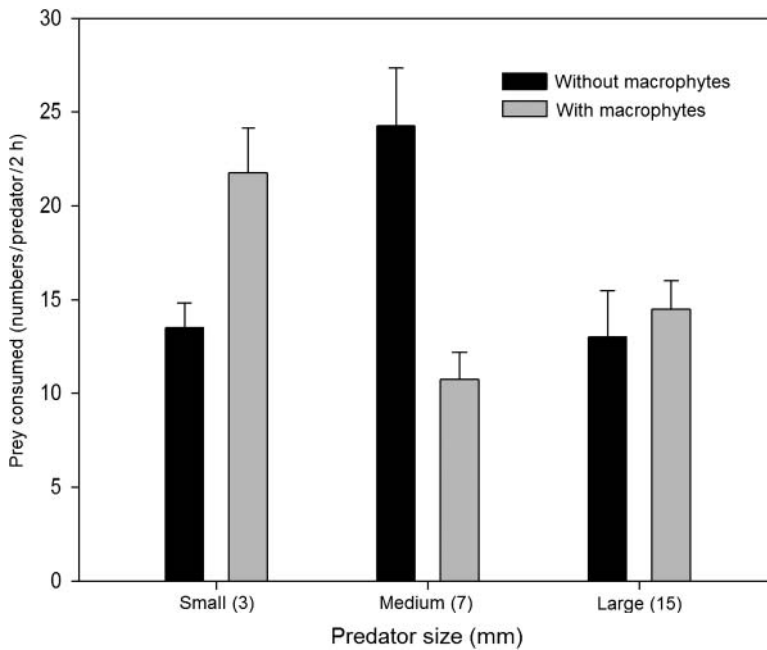


Figure 1. The number of prey items consumed by the dragonfly naiads of *Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861) of three different size groups in the presence and the absence of macrophytes in the medium. The mean values \pm SE are shown based on four replicates.

predators consumed significantly less compared to small- or medium-sized naiads. The presence of macrophytes did not affect significantly the prey consumption when the predator size was large; however, for small- and medium-sized predators, macrophytes influenced prey consumption, where small-sized predators consumed higher prey numbers in the presence of macrophytes while for medium-sized naiads, this trend was reversed (Figure 1). In terms of biomass, in the presence or in the absence of macrophytes, there was the expected trend of prey consumption: significantly ($p < 0.05$, two-way ANOVA, Table 2) higher biomass intake with increase in body size of the predator. However, prey consumption was significantly lower in the presence of plants (Table 2). The quantity of biomass (wet weight) consumed by the dragonfly naiads varied from <2 to 7 mg/ind. in 2 h (Figure 2).

The results of the prey preference index using Manly's α are presented in Figure 3. In general, regardless of the presence or the absence of macrophytes and the size of

Table 2. Results of two-way ANOVA of the biomass of prey consumed per predator (*Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861)) of three different size groups in relation to the presence and the absence of macrophytes in the medium.

Source of variation	DF	SS	MS	F	P
Predator size (A)	2	27.29	13.64	5.36	0.015
With and without <i>Egeria</i> (B)	1	60.00	60.00	23.18	<0.001
Interaction of A \times B	2	0.36	0.18	0.07	0.932
Residual	18	45.82	2.55		

Note: DF: degrees of freedom; SS: sum of square; MS: mean square; F: F-ratio.

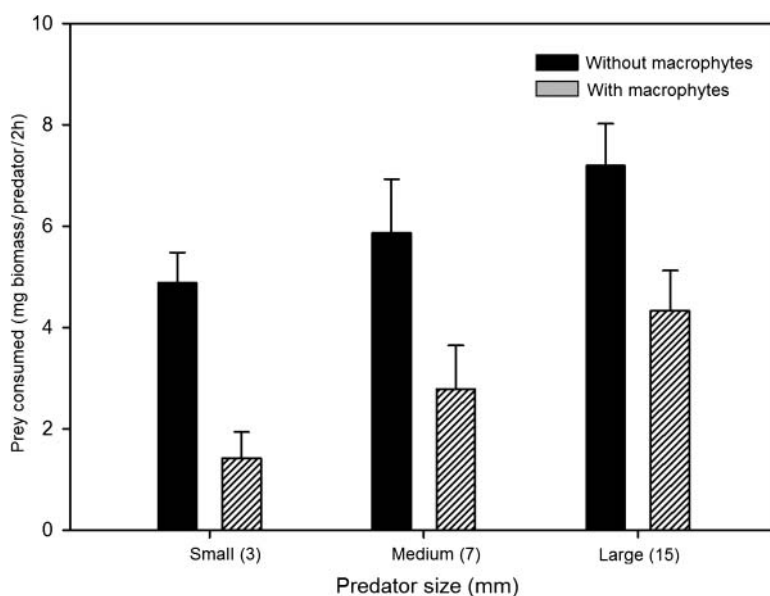


Figure 2. The quantity of biomass (wet weight, mg) consumed by the dragonfly naiads of *Rhionaeschna multicolour* (Hagen, 1861) of three different size groups in the presence and the absence of macrophytes in the medium. The mean values \pm SE are shown based on four replicates.

the predator, rotifers, *Simocephalus*, *Alona*, *Scapholeberis* and copepods were all avoided. *Ceriodaphnia*, *Daphnia* and *Ilyocryptus* were preferred consistently by the predatory naiads. However, for other prey species used, there were some differences in the prey preferences by the dragonfly naiads depending on the presence or the absence of macrophytes and the size of the predators. In the clear medium (without macrophytes), dipterans were positively selected by the three different size groups of predators; for other insect prey items, amphipods and ephemeropterans were positively selected by large and small predators, respectively. On the other hand, in the presence of macrophytes, amphipods and dipterans were only positively selected by large- and medium-sized predators, respectively.

Discussion

Feeding behaviour of odonate naiads has been studied by many authors with a focus on different aspects such as niche overlapping (Johnson 1985; Johnson 1995), the predation process (Krishnaraj and Pritchard 1995; Rebora, Piersanti, and Gaino 2004), predation success in relation to the presence of plants (Saha, Aditya, and Saha 2009; Klecka and Boukal 2014), feeding rates (Wojtal, Frenkiewicz, Andziak, and Zalewski 2007; Mandal, Ghosh, Bhattacharjee, and Chandra 2008) and amongst others such as prey selectivity (Gastón 2008; Magnusson and Williams 2009; Klecka and Boukal 2012). Prey selection studies reveal that in general odonate naiads feed on cladocerans (mainly daphniids), dipterans and mayflies (Klecka and Boukal 2012). In this work too, *Ceriodaphnia*, *Daphnia* and *Ilyocryptus* were consistently preferred by the naiads of *R. multicolour* regardless of the presence of macrophytes.

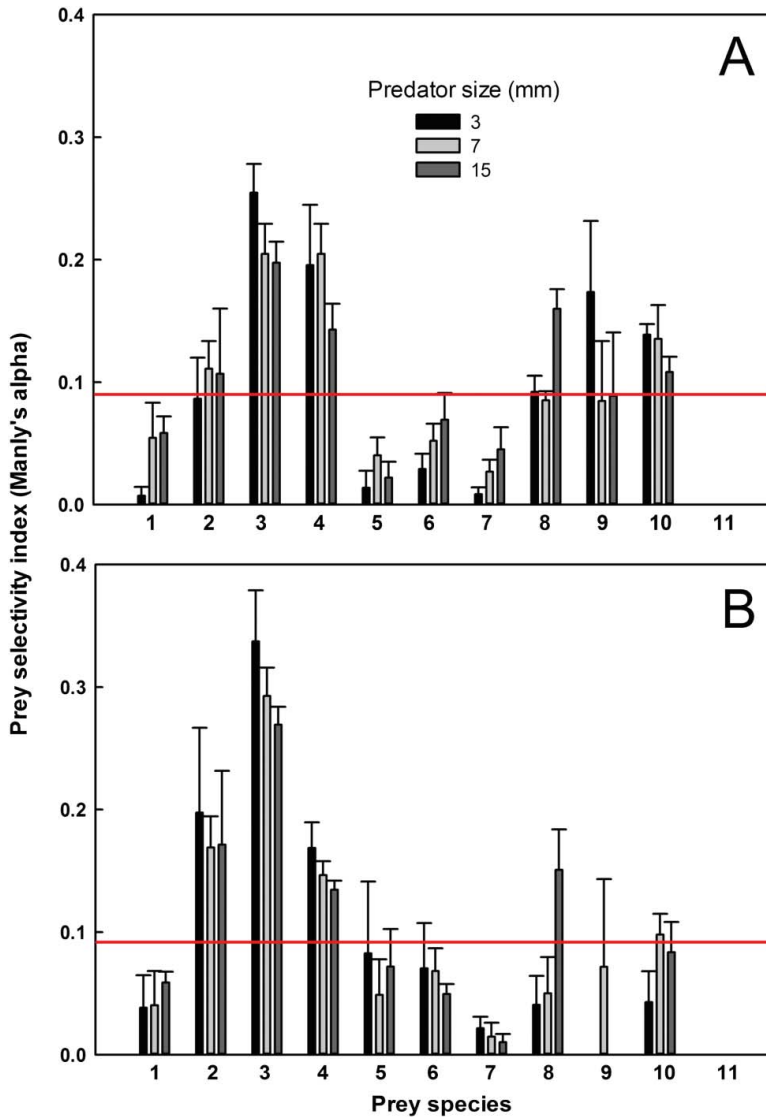


Figure 3. (Colour online) Prey preferences (Manly's α) by the odonate naiads of *Rhionaeschna multicolor* (Hagen, 1861) of three different size groups in the absence (A) and in the presence (B) of macrophytes in the medium. The mean values \pm SE are shown based on four replicates. Preys: 1. *Simocephalus vetulus* (Müller, 1776); 2. *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894; 3. *Daphnia mendotae* (Taylor and Hebert, 1993); 4. *Ilyocryptus* sp.; 5. *Scapholeberis kingi* Sars, 1888; 6. *Alona guttata* Sars, 1862; 7. Copepods (*Acanthocyclops* sp.); 8. Amphipods; 9. Dipterans; 10. Ephemeropterans; 11. Rotifers (*Platynus patulus* (Müller, 1786)). Data bars above the horizontal line indicate positive selection ($\alpha_i > 1/11 = 0.09$, see 'Material and methods').

Since the prey selectivity data from the literature come from diverse studies including some from laboratory and others from field conditions, comparisons of the trends are generally difficult. For example, some studies describe selectivity based on mesocosm and others through the analysis of faecal pellets or gut contents (Burks, Jeppesen, and Lodge

2001; Hassall and Thompson 2008). The predators used in this work represented three size groups, and therefore, it was necessary to offer more diverse prey organisms in order to test for prey selectivity. Moreover, both the predator and prey species were separated from the same waterbody and, therefore, results probably reflect the field conditions to some extent. We also made an attempt to study the gut contents of field-collected dragonfly naiads but we could not identify the prey species because they were partly digested. The quantity of test volume used for both predator and prey species justifies the experimental design from field conditions, where these generally inhabit in small areas of the macrophyte microsites. Thus, when the test species were collected from nature, we determined natural densities and simulated these data in our tests.

The prey preference study here also considered the presence or the absence of macrophytes, yielding additional information. For example, when *R. multicolour* was offered different prey species in the absence of macrophytes, amphipods and ephemeropterans were selected by the predator. With the presence of macrophytes, the predators were able to include dipterans but did not actively select ephemeropterans. Prey species, which are normally associated with macrophytes when transferred to a clear medium, begin to search for a suitable substrate and during this process they are detected by the predators (Merritt, Cummins, and Berg 2008). Moreover, macrophyte-associated preys have matching colours, and thus they avoid predation by hiding among the plants. When these preys are transferred from plants to clear medium, their colour contrast becomes prominent to visual predators (such as dragonfly naiads) and hence increases their vulnerability to predation. (Meerhoff et al. 2007). This also partly explains our observations where amphipods, mayflies and dipterans which have epiphytic habits have received some protection against visual predators due to macrophytes in the medium. The littoral and periphytic cladocerans such as *Simocephalus* and *Alona* have relatively smaller movements so they are not vulnerable to invertebrate predators in the presence or in the absence of macrophytes. On the other hand, limnetic species such as *Daphnia* and *Ceriodaphnia* are active swimmers in the water column and even in the presence of macrophytes, they tend to reach the water column (Dumont and Negrea 2002), which make them more conspicuous due to their movements and, hence are vulnerable to predation, as also found in this work (see Figure 3). Burks et al. (2001) have also shown that odonate naiads eliminated daphniids regardless of the presence or the absence of macrophytes.

The positive selection of *Ilyocryptus* by *R. multicolour* of all the three size groups is interesting. Morphologically, members of Macrothricidae including *Ilyocryptus* have the ventral margin of carapace with numerous spines which are thought to offer protection against predation (Smirnov 1992). However, some invertebrate predators such as *Hydra vulgaris* are able to feed on them without any apparent damage to the soft-bodied predators (Rivera-De la Parra, Sarma, and Nandini 2016). We also found that *Ilyocryptus* was positively selected by the predators. *Scapholeberis* is a special cladoceran that floats just beneath the surface film, with ventral margin of carapace in contact with water surface, which is considered as an adaptation against visual predators (Dodson and Frey 2001). In our experiments too, this cladoceran was avoided presumably due to its special habitat of living just beneath the water surface making it difficult for the predators to detect the prey movements. The complete avoidance of rotifers by the predators of different sizes tested here is not surprising because the rotifer species used here is too small (<150 μm) or its hard lorica poses a problem for digestion by the insect larvae (Hampton and Gilbert 2001).

Comparison of prey consumption in terms of numbers and of biomass (wet weight) reveals some differences in trends. In terms of prey numbers, medium-sized predators consumed higher number of prey in the absence of macrophytes; the large-sized odonate naiads did not show significant difference due to the presence or the absence of plants; however, the smaller predators consumed more prey items when the macrophytes were present in the medium. Thus, the pattern of prey consumption was disrupted due to the presence of macrophytes. This was because the predators consumed a higher percentage of smaller prey such as *Ceriodaphnia* and *Alona*. However in terms of biomass, it became evident that macrophytes indeed offered protection to the prey against the predators of any size because the biomass consumed by the odonates was significantly reduced when the medium contained *Egeria*. It was previously reported that prey consumption as biomass is positively correlated with increased density and the structural complexity of macrophytes. In addition, the efficiency of predation is inversely related with the increase in the complexity of plant structure (Crowder and Cooper 1982). Further, with increase in predator size, the quantity of prey biomass consumed also significantly increased ($p < 0.05$) but this was not significant in terms of number of prey items consumed ($p = 0.154$). This suggests that as the body size of the predator increased, the size of prey consumed also increased, which was significant only in terms of biomass. Such results have been widely described in most predators that show ontogenetic changes of selecting larger prey items with increase in predator's age (Céréghino 2006; Davis, Blanchette, Pusey, Jardine, and Pearson 2012).

Acknowledgements

We thank two anonymous reviewers for improving our presentation. Nikolai Korovchinsky confirmed the identification of the zooplankton species. Javier Carmona Jiménez and Alfonso Lugo Vázquez made helpful comments on the draft version of the manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

The first author (L. Rivera-De la Parra) is thankful to the Posgrado en Ciencias Biológicas for the training received during her doctoral studies and to CONACYT (CVU: 336216) for financial support.

References

- Arnér, M., Koivisto, S., Norberg, J., and Kautsky, N. (1998), 'Trophic Interactions in Rockpool Food Webs: Regulation of Zooplankton and Phytoplankton by *Notonecta* and *Daphnia*', *Freshwater Biology*, 39, 79–90.
- Beisner, B.E., McCauley, E., and Wrona, F.J. (1996), 'Temperature-Mediated Dynamics of Planktonic Food Chains: The Effect of an Invertebrate Carnivore', *Freshwater Biology*, 35, 219–232.
- Benke, A.C. (1976), 'Dragonfly Production and Prey Turnover', *Ecology*, 57, 915–927.

- Borowitzka, M.A., and Borowitzka, L.J. (1988), *Micro-Algal Biotechnology*, London: Cambridge University Press.
- Boukal, D.S. (2014), 'Trait- and Size-Based Descriptions of Trophic Links in Freshwater Food Webs: Current Status and Perspectives', *Journal of Limnology*, 73, 171–185.
- Braccia, A., Voshell, J.R., and Christman, V.D. (2007), 'The Odonata of Newly Constructed Ponds with Life History and Production of Dominant Species', *Aquatic Insects*, 29, 115–130.
- Burks, R.L., Jeppesen, E., and Lodge, D.M. (2001), 'Pelagic Prey and Benthic Predators: Impact of Odonate Predation on Daphnia'. *Journal of the North American Benthological Society*, 20, 615–628.
- Burks, R.L., Lodge, D.M., Jeppesen, E., and Lauridsen, T.L. (2002), 'Diel Horizontal Migration of Zooplankton: Costs and Benefits of Inhabiting the Littoral', *Freshwater Biology*, 47, 343–365.
- Butler, M.I., and Burns, C. (1993), 'Water Mite Predation on Planktonic Cladocera Parallel Curve Analysis of Functional Responses', *Oikos*, 6, 5–16.
- Bybee, S.M., Hansen, Q., Büsse, S., Wightman, H.M.C., and Branham, M.A. (2015), 'For Consistency's Sake: The Precise Use of Larva, Nymph and Naiad within Insecta', *Systematic Entomology*, 40, 667–670.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., Cochran, P.A., Esler, J.J., Esler, M.M., and Johnson, D. M. (1991), 'Behavioral Ecology of Larval Dragonflies and Damselflies', *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 8–13.
- Céréghino, R. (2006), 'Ontogenetic Diet Shifts and Their Incidents on Ecological Processes: A Keys Study Using to Morphologically Similar Stoneflies (Plecoptera)', *Acta Oecologica*, 30, 33–38.
- Convey, P. (1988), 'Competition for Perches Between Larval Damselflies: The Influence of Perch Use on Feeding Efficiency, Growth Rate and Predator Avoidance', *Freshwater Biology*, 19, 15–28.
- Crowder, L.B., and Cooper, W.E. (1982), 'Habitat Structural Complexity and the Interaction Between Bluegills and Their Prey', *Ecology*, 63, 1802–1813.
- Davis, A.M., Blanchette, M.L., Pusey, B.J., Jardine, T.D., and Pearson, R.G. (2012), 'Gut Content and Stable Isotope Analyses Provide Complementary Understanding Ontogenetic Dietary Shifts and Trophic Relationships Amongst Fishes in a Tropical River', *Freshwater Biology*, 57, 2156–2172.
- Dodson, S.I. (2005), *Introduction to Limnology*, New York, NY: McGraw Hill.
- Dodson, S.I., and Frey, D.G. (2001), 'Cladocera and Other Branchiopoda', in *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (2nd ed.), eds. J.H. Thorp and A.P. Covich, San Francisco, CA: Academic Press 849–914.
- Dumont, H.J., and Negrea, S. (2002), *Introduction to the Class Branchiopoda. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*, Leiden: Backhuys Publishers 1–388.
- Dumont, H.J., Van de Velde, I., and Dumont, S. (1975). 'The Dry Weight Estimate of Biomass in a Selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the Plankton, Periphyton and Benthos of Continental Waters', *Oecologia*, 19, 75–97.
- Dumont, H.J., Rietzler, A.C., and Bo-Ping, H. (2014), 'A Review of Typhloplanid Flatworm Ecology, with Emphasis on Pelagic Species', *Inland Waters*, 4, 257–270.
- Engels, S. (1988), 'The Role and Interactions of Submersed Macrophytes in a Shallow Wisconsin Lake', *Journal of Freshwater Ecology*, 4, 229–240.
- Enríquez-García, C., Nandini, S., and Sarma, S.S.S. (2013), 'Feeding Behaviour of *Acanthocyclops americanus* (Marsh) (Copepoda: Cyclopoida)', *Journal of Natural History*, 47, 853–862.
- Gastón, J.F. (2008), 'Tadpole–Odonate Larvae Interactions: Influence of Body Size and Diel Rhythm', *Aquatic Ecology*, 42, 503–509.
- Hagen, H. A. (1861), 'Synopsis of the Neuroptera of North America. With a List of the South American Species', *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 4 (1), 1–347.
- Hampton, S.E., Gilbert, J.J., and Burns, C. (2000), 'Direct and Indirect Effects of Juvenile *Buena Macrotibialis* (Hemiptera: Notonectidae) on the Zooplankton of a Shallow Pond', *Limnology and Oceanography*, 45, 1006–1012.

- Hampton, S.E., and Gilbert, J.J. (2001), 'Observations of Insect Predation on Rotifers', *Hydrobiologia*, 446, 115–121.
- Hassall, C., and Thompson, D.J. (2008), 'The Effects of Environmental Warming on Odonata: A review', *International Journal Odonatology*, 11, 131–153.
- Heads, P. (1986), 'The Costs of Reduced Feeding due to Predator Avoidance: Potential Effects on Growth and Fitness in *Ischnura elegans* Larvae (Odonata: Zygoptera)', *Ecological Entomology*, 11, 369–377.
- Humphries, A.T., La Peyre, M.K., and Decossas, G.A. (2011), 'The Effect of Structural Complexity, Prey Density, and "Predator-Free Space" on Prey Survivorship at Created Oyster Reef Mesocosms', *PLoS ONE*, 6 (12), 1–7.
- Jara, F.G. (2014), 'Trophic Ontogenetic Shifts of the Dragonfly *Rhionaeschna variegata*: The Role of Larvae as Predators and Prey in Andean Wetland Communities', *Annales de Limnologie*, 50, 173–184.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M., and Christoffersen, K., (1997), *The Structuring role of Submerged Macrophytes in Lakes. Ecological Studies Series*, New York, NY: Springer.
- Johnson, J.H. (1985), 'Diel Feeding Ecology of the Nymphs of *Aeshna multicolour* and *Lestes unguiculatus* (Odonata)', *Freshwater Biology*, 15, 749–756.
- Johansson, F. (1992), 'Effects of Zooplankton Availability and Foraging Mode on Cannibalism in Three Dragonfly Larvae', *Oecologia*, 91, 179–183.
- Johnson, J.H. (1995), 'Diel Feeding Ecology of Three Species of Aquatic Insects', *Journal of Freshwater Ecology*, 10, 183–188.
- Johnson, D.M., Martin, T.H., Mahato, M., Crowder, L.B., and Crowley, P.H. (1995), 'Predation, Density Dependence, and Life Histories of Dragonflies: A Field Experiment in a Freshwater Community', *Journal of the North American Benthological Society*, 14, 547–562.
- Klecka, J., and Boukal, D.S. (2012), 'Who Eats Whom in a Pool? A Comparative Study of Prey Selectivity by Predatory Aquatic Insects', *PLoS ONE*, 7, e37741.
- Klecka, J., and Boukal, D.S. (2014), 'The Effect of Habitat Structure on Prey Mortality Depends on Predator and Prey Microhabitat Use', *Oecologia*, 176, 183–191.
- Krebs, C.J. (1993), *Ecological Methodology*, New York, NY: Harper Collins Publishers.
- Krishnaraj, R., and Pritchard, G. (1995), 'The Influence of Larval Size, Temperature, and Components of the Functional Response to Prey Density on Growth Rates of the Dragonflies *Lestes disjunctus* and *Coenagrion resolutum* (Insecta, Odonata)', *Canadian Journal of Zoology*, 73, 1672–1680.
- Lawton, J.H., Thompson, B.A., and Thompson, D.J. (1980), 'The Effects of Prey Density on Survival and Growth of Damselfly Larvae', *Ecological Entomology*, 5, 39–51.
- Lombardo, P. (1997), 'Predation by *Enallagma* Nymphs (Odonata, Zygoptera) under Different Conditions of Spatial Heterogeneity', *Hydrobiologia*, 356, 1–9.
- Magnusson, A.K., and Williams, D.D. (2009), 'Top-down Control by Insect Predators in an Intermittent Pond: A Field Experiment', *Journal of Limnology*, 45, 131–143.
- Mandal, S.K., Ghosh, A., Bhattacharjee, I., and Chandra, G. (2008), 'Biocontrol Efficiency of Odonate Nymphs Against Larvae of the Mosquito, *Culex quinquefasciatus* Say, 1823', *Acta Tropica*, 106, 109–114.
- McPeck, M.A., and Crowley, P.H. (1987), 'The Effects of Density and Relative Size on the Aggressive Behaviour, Movement and Feeding of Damselfly Larvae (Odonata: Coenagrionidae)', *Animal Behaviour*, 35, 1051–1061.
- McQueen, D.J., Post, J.R., and Mills, E.L. (1986), 'Trophic Relationships in Freshwater Pelagic Ecosystems', *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 1571–1581.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira de Mello, F., Clemente, J., Jensen, M., Lauridsen, T.L., and Jeppesen, E. (2007), 'Effects of Habitat Complexity on Community Structure and Predator Avoidance Behaviour of Littoral Zooplankton in Temperate Versus Subtropical Shallow Lakes', *Freshwater Biology*, 52, 1009–1021.
- Merritt, R.W., Cummins, K.W., and Berg, M.B. (2008), *An Introduction to the Aquatic Insects of North America* (4th ed.), Dubuque, IA: Kendall Hunt Publishing Company.

- Nandini, S., Zúñiga-Juárez, F.S., and Sarma, S.S.S. (2014), 'Direct and Indirect Effects of Invertebrate Predators on Population Level Responses of the Rotifer *Brachionus havanaensis* (Rotifera)', *International Review of Hydrobiology*, 99, 107–116.
- Rebora, M., Piersanti, S., and Gaino, E. (2004), 'Visual and Mechanical Cues Used for Prey Detection by the Larva of *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae)', *Ethology Ecology & Evolution*, 16, 133–144.
- Rivera-De la Parra, L., Sarma, S.S.S., and Nandini, S. (2016), 'Effects of Predation by *Hydra* (Cnidaria) on Cladocerans (Crustacea: Cladocera)', *Journal of Limnology*, 75, 39–47.
- Ryazanova, G.I., and Mazokhinporshnyakov, G.A. (1996), 'The Spatial Behaviour of Dragonfly Larvae (Odonata): Territorial Competition or Accidental Distribution?' *Zoologicheskij Zhurnal*, 75, 350–357.
- Saha, N., Aditya, G., and Saha, G.K. (2009), 'Habitat Complexity Reduces Prey Vulnerability: An Experimental Analysis Using Aquatic Insect Predators and Immature Dipteran Prey', *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 12, 233–239.
- Shapiro, J., and Wright, D.I. (1984), 'Lake Restoration by Biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the First Two Years', *Freshwater Biology*, 14, 371–383.
- Sih, A., Englund, G., and Wooster, D. (1998), 'Emergent Impacts of Multiple Predators on Prey', *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 350–355.
- Smirnov, N.N. (1992), 'The Macrothricidae of the World', in *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*, ed. H.J. Dumont, The Hague: SPB Academic Publishing 1–143.
- Stoks, R., McPeck, M.A., and Mitchell, J.L. (2003), 'Evolution of Prey Behaviour in Response to Changes in Predation Regime: Damselflies in Fish and Dragonfly Lakes', *Evolution*, 57, 574–585.
- Tatrái, I., and Herzig, A. (1995), 'Effects of Habitat Structure on the Feeding Efficiency of Young Stages of Razor Fish (*Pelecus cultratus* L.): An Experimental Approach', *Hydrobiologia*, 200/201, 229–240.
- Timms, R.M., and Moss, B. (1984), 'Prevention of Growth of Potentially Dense Phytoplankton Populations by Zooplankton Grazing in the Presence of Zooplanktivorous Fish, in a Shallow Wetland Ecosystem', *Limnology and Oceanography*, 29, 472–486.
- Towers, D.J., Henderson, I.M., and Veltman, C.J. (1994), 'Predicting Dry Weight of New Zealand Aquatic Macroinvertebrates from Linear Dimensions', *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 28, 159–166.
- Walker, P.D., Wijnhoven, S., and van der Velde, G. (2013), 'Macrophyte Presence and Growth Form Influence Macroinvertebrate Community Structure', *Aquatic Botany*, 104, 80–87.
- Warfe, D.M., and Barmuta, L.A. (2004), 'Habitat Structural Complexity Mediates the Foraging Success of Multiple Predator Species', *Oecologia*, 141, 171–178.
- Weber, C.I. (1993), *Methods for Measuring the Acute Toxicity of Effluents and Receiving Waters to Freshwater and Marine Organisms* (4th ed.), Cincinnati, OH: United States Environmental Protection Agency.
- Wellborn, G.A., Skelly, D.K., and Werner, E.E. (1996), 'Mechanisms Creating Community Structure Across a Freshwater Habitat Gradient', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 337–363.
- Wissinger, S.A. (1988), 'Effects of Food Availability on Larval Development and Inter-Instar Predation Amongst Larval of *Libellula lydia* and *Libellula luctuosa* (Odonata: Anisoptera)', *Canadian Journal of Zoology*, 66, 543–549.
- Wojtal, A., Frenkiewicz, P., Andziak, M., and Zalewski, M. (2007), 'The Influence of Invertebrate Predators on *Daphnia* Spatial Distribution and Survival in Laboratory Experiments: Support for *Daphnia* Horizontal Migration in Shallow Lakes', *International Review of Hydrobiology*, 92, 23–32.
- Woodward, G. (2009), 'Biodiversity, Ecosystem Functioning and Food Webs in Fresh Waters: Assembling the Jigsaw Puzzle', *Freshwater Biology*, 54, 2171–2187.