



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
EVALUACIÓN DE LOS EXUDADOS FENÓLICOS DE *Stuckenia*
***pectinata* L. SOBRE LA RED TRÓFICA MICROBIANA Y EL**
ZOOPLANCTON
TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(LIMNOLOGÍA)

PRESENTA:

CHRISTIAN EDUARDO TORRES SÁNCHEZ

TUTOR PRINCIPAL:

DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTOR:

DRA. PATRICIA BONILLA LEMUS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

DR. ENRIQUE ARTURO CANTORAL URIZA

FACULTAD DE CIENCIAS, JURQUILLA

DR. CRISTIAN ALBERTO ESPINOSA RODRÍGUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ASESOR(A) EXTERNO(A):

DRA. MARTHA ANGÉLICA GUTIÉRREZ AGUIRRE

UNIVERSIDAD DE QUINTANA ROO, UA COZUMEL

MÉXICO, CD. MX., JUNIO 2024



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.



**PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y
HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL
(Graduación con trabajo escrito)**

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la Institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo con lo anterior, manifiesto que el trabajo escrito titulado:

que presenté para obtener el grado de _____ es original, de mi autoría y lo realicé con el rigor metodológico exigido por mi programa de posgrado, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referidas en el Código de Ética, llevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de graduación.

Atentamente

(Nombre, firma y Número de cuenta de la persona alumna)



**EVALUACIÓN DE LOS EXUDADOS FENÓLICOS DE *Stuckenia*
pectinata L. SOBRE LA RED TRÓFICA MICROBIANA Y EL
ZOOPLANCTON**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)

PRESENTA:
CHRISTIAN EDUARDO TORRES SÁNCHEZ

TUTOR PRINCIPAL:

DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTOR:

DRA. PATRICIA BONILLA LEMUS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

DR. ENRIQUE ARTURO CANTORAL URIZA

FACULTAD DE CIENCIAS, JURIQUILLA

DR. CRISTIAN ALBERTO ESPINOSA RODRÍGUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ASESOR(A) EXTERNO(A):

DRA. MARTHA ANGÉLICA GUTIÉRREZ AGUIRRE

UNIVERSIDAD DE QUINTANA ROO, UA COZUMEL

MÉXICO, CD. MX., JUNIO 2024

Dedicatoria

Para ti

Que llegaste a darle un giro completo a mi vida, quien me ha mostrado lo bello de la vida, con quien he vivido muchos momentos tan hermosos, aprendo, escucho música, bailo (aunque no sepa), rio y muchas más cosas; quien me ha acompañado en los mejores y peores momentos, y con quien quiero pasar el resto de mi existencia. Te amo con todo mi ser, Selene, gracias por tu apoyo sincero, lindo e incondicional.

Para ustedes

Quienes me dieron la vida, me han criado, formado y aguantado en los momentos de estrés, quienes me han enseñado a ser la persona que ahora soy y quienes me han apoyado sin pedir nada a cambio; mamá, papá, los quiero y amo tanto, les agradezco todo lo que me han dado y su incondicional apoyo.

“Nothing in evolutionary biology makes sense except in the light of ecology.”

- Grant y Grant, 2008.



A way of life.

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme seguir con mi formación académica, seguir creciendo como ser humano, y por todo el material y el apoyo brindado.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnología (CONAHCYT) por la beca otorgada N°1184520 que me permitió sostener los estudios de maestría en el periodo 2022-2024.

A los apoyos recibidos para la realización de esta investigación en la Cantera Oriente, PAPIIT-DGAPA-UNAM IN231920 por el proyecto titulado “Interacción macrófita-plancton-circuito microbiano: su aplicación en la restauración de sistemas acuáticos eutróficos”.

A la Coordinación General de Estudios de Posgrado (CGEP) por el apoyo económico otorgado para la exposición de mi investigación de tesis en la XXIII Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología y la XVI Meeting of the Mexican Society of Planktology A. C.

Al Dr. Alfonso Lugo Vázquez, mi tutor principal, por su gran orientación, tiempo y esfuerzo dedicado para la realización de esta investigación de maestría; por sus pláticas tan amenas y nutritivas para este trabajo, sus comentarios tan asertivos, su facilidad brindada, por su apoyo en campo y en laboratorio, y por su calidez y humanidad brindada a mi persona y a todo el personal del laboratorio, de quien me llevo una parte de su forma de ver la vida.

A los integrantes de mi comité tutor, por sus valiosos y acertados comentarios y observaciones a lo largo del tiempo que me acompañaron en esta etapa académica, los cuales fortalecieron esta investigación: Dra. Patricia Bonilla Lemus, Dr. Enrique Arturo Cantoral Uriza, Dr. Cristian Alberto Espinosa Rodríguez y Dra. Martha Angélica Gutiérrez Aguirre.

Al personal de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), zona donde se encuentra la Cantera Oriente, por las facilidades para el ingreso a esta área de estudio y por el material y equipo brindado para la realización del trabajo en campo.

Al gran equipo de trabajo del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología: Dra. Claudia Ponce de León Hill, M. en C. Diana Juárez Bustos, Gabriela Almaraz Mejía, Guadalupe Godoy Medina y Biól. Yazmín Valenzuela Velázquez; por su guía para la realización de todos los trámites escolares y de beca y la resolución de todas mis dudas.

A Estefani Selene Pascual Rocha, quien ha sido mi compañera de vida a lo largo de toda la carrera y en esta nueva etapa académica, quien me ha apoyado, aconsejado y comentado para la realización de mi tesis, así como me ha querido, amado y emocionado incondicionalmente, quien hizo más cálido y ameno esos días de trabajo en laboratorio y en casa.

Al Dr. Cristian Alberto Espinosa Rodríguez, por ser mi primer padre académico, por su gran orientación en la licenciatura y en esta nueva etapa académica, por sus pláticas tan amenas, graciosas y nutritivas, por su confianza y gran amistad.

A la Dra. María del Rosario Sánchez Rodríguez, M. en C. Laura Peralta Morales, Josué Morlán y Rosarito Lugo, por su gran y cálido apoyo, sus excelentes consejos, sus charlas tan amenas y su esfuerzo empleado en campo para la realización de esta tesis.

A los profesores de las materias del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, por sus enseñanzas en los cursos y por agregar información valiosa a esta investigación.

A todo el equipo del Laboratorio en Limnología Tropical, Selene, Iván, Meztli, Itzel, Luz, Lalo, Ale, Toño, Héctor, Karla, Liz, Miguel, Rebeca, Sergio, Ubaldo, Valeria, Valeria E., Frank, Valeria Archila, Pamela, Jessica y Jaury, por todos esos momentos que hicieron más ameno el trabajo en el laboratorio y por sus retroalimentaciones en los seminarios.

Índice

Resumen	1
Abstract	3
Introducción	5
Antecedentes	10
Justificación	13
Preguntas de investigación	14
Hipótesis	14
Objetivos	14
Área de estudio	15
Materiales y métodos	16
Resultados	21
Discusión	56
Conclusiones	67
Literatura citada	69

Resumen

Las plantas acuáticas y su producción de compuestos alelopáticos que afectan a las cianobacterias se han convertido en un método importante de biomanipulación para el control de la eutrofización. En el presente trabajo se estudió el efecto y la producción de fenoles de la macrófita sumergida *Stuckenia pectinata* (Linneus) Börner sobre los componentes de la trama trófica microbiana (bacterias, nanoflagelados heterotróficos (NFH) y ciliados) y el zooplancton (rotíferos y microcrustáceos). Para ello se realizaron dos experimentos, uno en laboratorio y otro en campo, usando mesocosmos. En el laboratorio se colocaron recipientes plásticos de 5 L de capacidad con medio EPA y 1 g.L⁻¹ (peso húmedo) de *S. pectinata*. El control fueron recipientes sin planta. Se obtuvieron muestras periódicas de cada réplica y se revisaron al microscopio para evaluar la presencia y abundancia de microorganismos. Las bacterias totales suspendidas se evaluaron por microscopía de epifluorescencia, los HNF se observaron en vivo usando microscopía de contraste de fases, y los ciliados y zooplancton con una cámara de Segwick-Rafter y microscopía de campo claro, previamente fijados. Se observó un desarrollo paulatino de los componentes de la trama trófica microbiana en presencia de la macrófita, comenzando un crecimiento por parte de las bacterias, continuando con los flagelados y ciliados y concluyendo con el zooplancton; los flagelados heterotróficos estuvieron dominados por *Bodo saltans* y el género *Spumella*, los ciliados por *Halteria* y *Paramecium*; al final estuvieron presentes rotíferos de los géneros *Lecane* y *Mytilina* y ostrácodos, que aprovecharon el crecimiento de los eslabones de la red microbiana. Además, existió un aumento en la concentración de los fenoles y de la materia orgánica disuelta en el tratamiento con la planta. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el tratamiento y el control para las densidades de bacterias, ciliados, rotíferos y ostrácodos. Estos dos últimos grupos no se presentaron en el control, indicando que las plantas fueron la fuente de su presencia en el tratamiento. En el experimento en campo se colocaron 9 cajas plásticas de 15 L de capacidad en la zona de canales de la Cantera Oriente, Ciudad Universitaria, CDMX. A las cajas se les realizó una apertura en una de las caras. Las aperturas y la parte superior de los recipientes fueron recubiertas con una malla de mosquitero, para evitar contaminación por hojas de los árboles y otros materiales; además, las cajas se perforaron varias veces en la parte inferior para que *S.*

pectinata se mantuviera en contacto con el sustrato. Se aplicaron dos tratamientos (1 g.L⁻¹ y 2 g.L⁻¹ de *S. pectinata* en peso húmedo) y un control sin planta. El experimento duró 27 días y se realizaron visitas semanales al sitio para obtener las muestras y medir las condiciones ambientales. Para los mesocosmos realizados en campo, el crecimiento paulatino no fue evidente, aunque sí existió un aumento en la abundancia de los componentes de la red trófica microbiana a lo largo del tiempo. No hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) entre tratamientos, aunque se observaron más *taxa* de ciliados, como los géneros *Stylonychia*, *Monodinium* y *Vorticella*, y para el zooplancton estuvieron presentes más especies del género *Lecane*, *Lepadella*, *Trichotria tetractis*, *Colurella uncinata* y *Cephalodella ventripes*; además, aquí aparecieron el cladóceros litoral *Chydorus* y una especie de copépodo ciclopoideo. La concentración de fenoles a lo largo del tiempo y entre tratamientos se mantuvo baja y no fue diferente. En conclusión, los compuestos fenólicos producidos por *S. pectinata* tienen un efecto negativo sobre la proliferación de organismos fitoplanctónicos y positivo sobre el crecimiento de la red trófica microbiana, rotíferos y ostrácodos, y aumentan a lo largo del tiempo en condiciones controladas, pero en condiciones más naturales, al haber una corriente e intercambio de fluidos con el medio, dificultan la observación del crecimiento paulatino de la red trófica microbiana, pero aumentan la diversidad de *taxa* que puede estar asociada a las macrófitas.

Abstract

Aquatic plants and their production of allelopathic compounds that affect cyanobacteria have become a widely used biomanipulation method for eutrophication control. In the present work, the effect of the submerged macrophyte *Stuckenia pectinata* (Linnaeus) Börner and its phenol production on the components of the microbial food web (bacteria, heterotrophic nanoflagellates (NFH) and ciliates) and zooplankton (rotifers and microcrustaceans) was studied. For this, two experiments were carried out, one in the laboratory and the other in the field, using mesocosms. In the laboratory, 5 L plastic containers were placed with EPA medium and 1 g.l⁻¹ (wet weight) of *S. pectinata*. The controls were containers without plants. Periodic samples were obtained from each replicate and reviewed under a microscope to evaluate the presence and abundance of microorganisms. Total suspended bacteria were assessed by epifluorescence microscopy, HNFs were observed in vivo using phase contrast microscopy, and ciliates and zooplankton were observed with a Segwick-Rafter cell and bright field microscopy. The gradual development of the components of the microbial food web was observed in the presence of the macrophyte, beginning with growth by the bacteria, continuing with the flagellates and ciliates, and concluding with the zooplankton; *Bodo saltans* and the genus *Spumella*, the ciliates by *Halteria* and *Paramecium* dominated the protists assemblage. In the end, rotifers of the genera *Lecane* and *Mytilina* and ostracods were present, which took advantage of the growth of the links of the microbial web. In addition, there was an increase in the concentration of phenols and dissolved organic matter during the plant treatment. Significant differences ($p < 0.05$) were found between the treatment and control for the densities of bacteria, ciliates, rotifers, and ostracods. These last two groups did not appear in the control, indicating that the plants were the source of their presence in the treatment. In the field experiment, nine plastic boxes of 15 L capacity were placed in the channel area of the Cantera Oriente, Ciudad Universitaria, CDMX. An opening was made on one of the faces of the boxes. The openings and top of the containers were covered with a mosquito net to avoid contamination by tree leaves and other materials. Additionally, the boxes were pierced several times at the bottom so that *S. pectinata* remained in contact with the substrate. Two treatments (1 g.L⁻¹ and 2 g.L⁻¹ of *S. pectinata* (in wet weight) and a control without plant) were applied. The experiment

lasted 27 days, and weekly site visits were made to obtain samples and measure environmental conditions. For the mesocosms carried out in the field, gradual growth was not evident, although there was an increase in the abundance of the components of the microbial food web over time. There were no significant differences ($p>0.05$) between treatments. However, more taxa of ciliates were observed, such as the genera *Stylonychia*, *Monodinium*, and *Vorticella*. For zooplankton, more *Lecane*, *Lepadella*, *Trichotria tetractis*, *Colurella uncinata* and *Cephalodella ventripes* were present. In addition, the littoral cladoceran *Chydorus* and a species of cyclopoid copepod appeared here. The concentration of phenols over time and between treatments remained low and was not different. In conclusion, the phenolic compounds produced by *S. pectinata* hurt the proliferation of phytoplanktonic organisms and have a positive effect on the growth of the microbial food web, rotifers, and ostracods, and increase over time under controlled conditions, but under more natural, as there is a current and exchange of fluids with the environment, make it challenging to observe the gradual growth of the microbial food web. Still, they increase the diversity of taxa that can be associated with macrophytes.

Introducción

Diferentes factores naturales, como el intemperismo, y algunos producidos por actividad antrópica, como la urbanización, agricultura, ganadería, deforestación y descargas de aguas residuales, han provocado que en las últimas décadas, los cuerpos de agua dulce sean impactados y hayan disminuido su área alrededor de un 69% (Gardner *et al.*, 2015; Dayton, 2018). Estas actividades han provocado que la pérdida de los cuerpos de agua continentales esté en aumento, y con esto, que haya pérdidas en la biodiversidad de estos sistemas y ocurran impactos para la economía y el ser humano; además, estas actividades han provocado una aceleración en el proceso de eutrofización en muchos cuerpos de agua alrededor del mundo, lo que ha generado cambios drásticos en la estructura biológica y en la dinámica de los sistemas acuáticos, como por ejemplo, la homogeneización de la biota, entre ella el grupo del zooplancton (Zhang *et al.*, 2018a; Rodrigo, 2021).

Con el proceso de eutrofización muchos ecosistemas acuáticos han cambiado de un estado claro a uno turbio, generalmente acompañado de florecimientos de algas potencialmente tóxicas (Janssen *et al.*, 2020; Rodrigo, 2021). Se han propuesto varios métodos para controlar este problema, entre los que destacan el uso de aireadores, alguicidas, sonicadores y floculantes; sin embargo, varios de estos métodos tienen efectos colaterales negativos con la biota y/o el ambiente, o son muy costosos para poder implementarlos (Dodds y Whiles, 2010). Una alternativa para mejorar la calidad de los cuerpos de agua y que además no repercuta negativamente sobre las condiciones del medio y la biota es la biomanipulación (Gulati *et al.*, 2012). Esta estrategia ha sido aceptada debido a que sus métodos involucran únicamente el manejo de organismos vivos que suelen estar presentes o ser nativos de los sistemas que se estén tratando. El fundamento de la biomanipulación es modificar las redes tróficas mediante el aumento de organismos clave, que a su vez pueden ocasionar la disminución de los organismos no deseados en el sistema (Amorim y Moura, 2020). En cuerpos de agua templados, las estrategias de biomanipulación que implican la remoción de peces planctívoros, la introducción de peces piscívoros y macrófitas sumergidas han dado resultado para combatir el problema de la eutrofización. En contraste, en sistemas tropicales y

subtropicales no han tenido el mismo éxito debido a diferencias asociadas especialmente a su ubicación en latitudes menores y a que las redes tróficas son dominadas por organismos adaptados a condiciones de mayor temperatura, la cual aumenta el metabolismo. En los ambientes tropicales también ocurre un predominio de la alimentación omnívora y de peces zooplanctívoros, que provocan una reducción en la talla promedio de la comunidad del zooplancton, y favorecen el dominio de especies de talla pequeña, que no son muy efectivas para controlar la proliferación de fitoplancton (Meerhoff *et al.*, 2006; Havens *et al.*, 2014; Song *et al.*, 2019).

Una de las estrategias activas y más utilizadas para la restauración de los ecosistemas acuáticos, es el uso de las macrófitas acuáticas, ya que estas ayudan al mejoramiento de la calidad del agua (Jeppesen *et al.*, 2012) y desempeñan una gran cantidad de funciones ecológicas al nivel de estructura, funcionamiento y servicios ecosistémicos (O'Hare *et al.*, 2018; Janssen *et al.*, 2020). Las macrófitas influyen las características hidrológicas, geomorfológicas, físicas y químicas del ambiente e interactúan con la mayoría de los organismos acuáticos, desde bacterias hasta vertebrados (Scheffer, 2004); por ejemplo, se ha observado que los tejidos en descomposición de las plantas acuáticas son aprovechados constantemente por la comunidad del perifiton (Su *et al.*, 2021) a medida que el tejido de la planta acuática se degrada (Pieczyńska, 1993). Adicionalmente, el carbono orgánico disuelto excretado por las macrófitas es reducido y aprovechado por los microorganismos en la red trófica microbiana (Wetzel y Søndergaard, 1998); además, las plantas acuáticas otorgan protección ante la depredación y proporcionan alimento y un sustrato para la fijación de huevos a diversos grupos de organismos (Jeppesen *et al.*, 1998; Manatunge *et al.*, 2004; Meerhoff *et al.*, 2007). Sin embargo, se ha observado una disminución cercana al 33% de la cobertura vegetal de las plantas acuáticas a nivel mundial, producto de la eutrofización, florecimientos algales, aumento en uso de suelo por actividad antrópica, la acuicultura y el cambio climático (Zhang *et al.*, 2017).

Hasta los años 90, las macrófitas, tanto marinas como epicontinentales, no habían sido tomadas en cuenta como un eslabón importante en las redes tróficas (Bakker *et al.*, 2016), pero actualmente se reconoce su importancia como principal factor en la

herbivoría de los organismos, pues proveen de materia orgánica viva y en descomposición a organismos herbívoros y detritívoros (Bakker *et al.*, 2016; Buhan *et al.*, 2018; Harfmann *et al.*, 2019). Sin embargo, también pueden llegar a tener efectos negativos para los organismos asociados a ellas, pues exudan sustancias alelopáticas, como terpenoides y compuestos nitrogenados que pueden causar baja palatabilidad o incluso afectarlos fisiológicamente (Verges *et al.*, 2007).

Las sustancias alelopáticas producidas por las plantas tienen una función importante que puede determinar la dominancia de la vegetación natural, la dinámica de los nutrientes, la química del agua, ecología microbiana, diversidad, dominancia, y competencia de especies (Gross *et al.*, 2012). Estas sustancias son exudadas y difundidas en el medio como carbono orgánico disuelto que afecta a diferentes grupos de organismos (Bauer *et al.*, 2009). Se han realizado varias investigaciones donde se ha comprobado que la concentración y consecuencias de estas sustancias alelopáticas dependen de la macrófita que las produce y los factores ambientales (como luz y nutrientes) (Cronin y Lodge, 2003), que afectan negativamente al fitoplancton (Zhu *et al.*, 2020) con un mayor efecto sobre las cianobacterias (Erhard y Gross, 2006).

Entre estas sustancias, las más encontradas son los polifenoles (ácidos gálico y tánico); los compuestos fenólicos son un metabolito secundario producido por las plantas que les permite defenderse ante la herbivoría y patógenos (O'Dowd y Lake, 1990; Lodge, 1991; Dudt y Shure, 1994; Waterman y Mole, 1994; Vergeer y Van der Velde, 1997). Existen trabajos que mencionan que la producción de estas sustancias varía a lo largo del año, por lo que su monitoreo es una buena estrategia que nos ayudaría a evidenciar la presencia de exudados con efectos alelopáticos y algunas variables relacionadas con su producción y actividad (Mulderij *et al.*, 2007; Bauer *et al.*, 2009; Alvarez *et al.*, 2020). La concentración de compuestos fenólicos en los sistemas epicontinentales cambia dependiendo del tipo de macrófita que domina el ambiente, disminuyendo desde las plantas acuáticas emergentes a flotantes a plantas sumergidas (Smolders *et al.*, 2000).

A pesar de que el efecto de estas sustancias sobre el fitoplancton está bien reconocido, no es claro el efecto que pudieran tener sobre otros niveles tróficos (consumidores primarios, secundarios y descomponedores), así como las repercusiones que pudieran

existir sobre la calidad del agua, los organismos que no son objetivo y las interacciones entre especies (Hilt y Gross, 2008). De este modo, se ha mencionado que los exudados liberados por las macrófitas tienen diferentes tipos de efectos sobre la fisiología, comportamiento y variables de historia de vida del zooplancton (Alvarez *et al.*, 2016); además, pueden tener una repercusión en la red trófica microbiana, pues estos compuestos son de naturaleza orgánica y pueden ser aprovechados por este conjunto de microorganismos (Szabó-Tugyi y Tóth, 2020). Aunado a esto, en ambientes donde existen sustancias alelopáticas que inhiben al fitoplancton, la trama trófica microbiana sería el componente principal de la dieta que puede consumir el zooplancton (Gutiérrez y Paggi, 2014; de Kluijver *et al.*, 2015; Espinosa-Rodríguez *et al.*, 2016).

La mayoría de los estudios de restauración y biomanipulación utilizando plantas acuáticas, se han enfocado sobre la vegetación emergente, como lo son *Typha* spp., *Juncus* spp., *Phragmites australis*, entre otras; o bien, se han centrado en su relación y beneficio con plantas agrícolas, con las cuales no coexisten en condiciones naturales (Rodrigo, 2021). Según la Web of Science, para el caso de México, existen menos de 13 estudios en los cuales utilizan a las macrófitas como una variante de restauración de los sistemas acuáticos (Gawronska y Golisz, 2006; Reigosa *et al.*, 2013; Ramírez-García y Chicalote-Castillo, 2020; Rodrigo, 2021).

Stuckenia pectinata (L.) Börner 1912, también conocida como granza, zacatito acuático o espiga de agua, es una planta acuática enraizada sumergida perenne, caracterizada por la presencia de vainas foliares largas, lineares, casi filiformes (Kaplan, 2008), tolerante a condiciones mesotróficas, eutróficas y salinas. Se encuentra ampliamente distribuida en el hemisferio norte, en ambientes lóticos y más frecuentemente en lagos (Novelo, 2005; Kaplan, 2008; Izazola-Rodríguez, 2018); en México, se puede encontrar desde Baja California hasta Veracruz, con mayor concentración en el centro del país (Lindqvist *et al.*, 2006; Lot *et al.*, 2015). A pesar de estar ampliamente distribuida por Asia, Europa y Norteamérica, aún existen incógnitas de su importancia en los sistemas acuáticos, aunque es bien sabido que, conforme la planta se va degradando va liberando compuestos fenólicos y nutrientes en el agua, lo que puede llegar a alterar las condiciones ambientales y biológicas de los sistemas en que habita (Zhang *et al.*, 2022).

Por otro lado, el zooplancton es reconocido por ser un eslabón tope en la red trófica y cuenta con la capacidad de controlar el fitoplancton por herbivoría (Carpenter *et al.*, 1985) y las macrófitas llegan a influenciar la comunidad del zooplancton, incrementando la riqueza de este grupo de organismos y protegiendo a esta comunidad ante la depredación (Santos *et al.*, 2020) y disminuyendo, por alelopatía la densidad de fitoplancton, en esta red trófica los microorganismos tienen un papel fundamental, incorporando el carbono orgánico al sistema hasta llegar a los niveles tróficos superiores (Sherr y Sherr 1988; Segovia *et al.*, 2015)

Lo anterior demuestra que, incluso bajo depredación, la función ecológica de la trama microbiana y del zooplancton es más eficiente en presencia de macrófitas, y que la sinergia entre estos tres grupos puede disminuir la abundancia de fitoplancton en el medio de manera más eficaz (Timms y Moss, 1984; van Donk y van de Bund, 2002; Kuczyńska-Kippen y Nagengast, 2006; Iglesias *et al.*, 2007).

La relación macrófita-trama trófica microbiana-zooplancton no está del todo clara, ya que se han reportado una amplia variedad de respuestas sobre el zooplancton a nivel demográfico y de comportamiento. La mayor parte de estos estudios se ha realizado en sistemas templados y existen varios trabajos que han demostrado que las interacciones ecológicas en sistemas tropicales y subtropicales difieren de las observadas en sistemas templados (de Kluijver *et al.*, 2015; Song *et al.*, 2019), y los efectos de las macrófitas en las interacciones tróficas son más complejos en cuerpos de agua subtropicales y tropicales que en los templados (Jeppesen *et al.*, 2007).

Por eso, el comprender los efectos que las macrófitas sumergidas tienen sobre su ambiente y los organismos que ahí habitan, podría ayudar a desarrollar programas de conservación y manejo de sistemas acuáticos para el control del fitoplancton mediante la biomanipulación, lo cual contribuiría a la preservación y mejoramiento de los reservorios, además de mantenerlos en condiciones estéticas y recreativas adecuadas y aumentar la diversidad y conservación de especies endémicas (Danielsdottir *et al.*, 2007).

Antecedentes

En un sentido ecológico, varios mecanismos enfatizan la importancia de las macrófitas al nivel del ecosistema (Moss, 2018). Por ejemplo, Timms y Moss en 1984, observaron que la presencia de *Nuphar lutea* propició una zona de refugio para invertebrados, en especial rotíferos y cladóceros de talla pequeña, y peces en sus estadios larvales y juveniles, lo que disminuyó la depredación por parte de los peces de mayor tamaño.

Además, las plantas acuáticas incrementan la tasa de sedimentación y reducen la resuspensión de sedimentos debido a su estructura física (Carpenter y Lodge, 1986). En un estudio realizado por Cerbin *et al.*, 2007, al colocar dáfnidos en presencia de una planta artificial y *Myriophyllum verticillatum*, observaron que ambos tipos de plantas afectaron negativamente a estos microcrustáceos, pues las partículas de alimento se sedimentaban más rápido en las estructuras de las plantas y esto reducía el alimento disponible para *Daphnia*. También mencionan que las estructuras de las plantas eran obstáculos para el cladóceros, pues les hacen gastar más energía durante la natación; sin embargo, la estrategia que los cladóceros presentaron ante esta situación fue la reducción del crecimiento somático. Los autores concluyen que *Daphnia* no se ve afectada negativamente por los exudados de *Myriophyllum*.

Por otro lado, They y Marques en 2019, observaron que las macrófitas reducen la cantidad de nutrientes disponibles para el fitoplancton, al comparar la zona litoral y pelágica evaluando los principales grupos de bacterioplancton, fitoplancton y zooplancton, encontraron que existen cambios bruscos en las variables químicas y físicas a lo largo del transecto entre la zona litoral y la pelágica, así como en la densidad bacteriana, el biovolumen, la biomasa y la eficiencia del crecimiento bacteriano, siendo en promedio un 30% mayor en la cobertura de las macrófitas. También observaron que el ensamble de los principales grupos de zooplancton, fitoplancton, morfotipos y filotipos bacterianos era diferente entre estas dos zonas. Concluyen que las macrófitas son un factor de estructuración de la comunidad del plancton y de la trama trófica microbiana, e incrementan la heterogeneidad ambiental; al igual que lo reportado por Thomaz *et al.*, 2008 y por Barbosa *et al.*, 2024, estos últimos observaron que cuando la biomasa de la macrófita *Hydrilla verticillata* iba disminuyendo, existieron cambios en la química del

agua, aumentando la concentración de la clorofila *a* y la turbidez, y la comunidad microbiana, disminuyendo su diversidad con una sobre representación de grupos funcionales autótrofos, como las cianobacterias.

Diferentes estudios (Van Donk y Van de Bund, 2002; Gross *et al.*, 2012; de Kluijver *et al.* 2015; Szabo-Tugyi y Tóth 2020) llegaron a la conclusión de que las macrófitas acuáticas producen sustancias alelopáticas, que inhiben el crecimiento del fitoplancton y son la base de la trama trófica microbiana, desde las bacterias hasta los protistas flagelados y ciliados. Todo esto se traduce en una menor turbidez y mayor claridad del agua, lo cual repercute en la penetración de la luz en la columna de agua y en el establecimiento de macrófitas sumergidas que retroalimentan este proceso (Scheffer *et al.*, 1993).

En los ambientes pelágicos, el circuito microbiano forma parte de la trama trófica microbiana y está formado por bacterias heterotróficas (con un intervalo de tamaño de 0.5 a 2 μm), protistas nanoflagelados heterotróficos (entre 5 y 10 μm) y protistas ciliados (entre 20 y 50 μm) que forman un circuito a través del cual fluyen materiales y energía que originalmente provienen de compuestos de carbono, entre ellos exudados orgánicos del fitoplancton. Estos compuestos de carbono pueden ser incorporados a la biomasa bacteriana y subsecuentemente estos procariontes pueden ser consumidos directamente por algunos componentes del zooplancton que tienen la capacidad de filtrar partículas finas (rotíferos y algunos cladóceros) o bien pueden ser la principal fuente de alimento para protistas flagelados y ciliados; los flagelados, a su vez, son una fuente de alimento para ciliados, rotíferos y zooplancton de talla grande; mientras que los ciliados pueden ser consumidos por el zooplancton de mayor talla, como cladóceros y copépodos (Pomeroy, 1974; Azam *et al.*, 1983; Fenchel, 2008).

La zona litoral es el área más productiva de los cuerpos de agua someros y es la zona que tiene una fuerte contribución de energía a los niveles tróficos más altos; también, amortigua la entrada de sustancias desde la cuenca de captación, frena las inundaciones, atrapa sedimentos y almacena agua, lo que afecta los procesos físicos y biológicos (Dudgeon *et al.*, 2006; Peters y Lodge, 2009; Gebrehiwot *et al.*, 2017). Asimismo, esta zona presenta una amplia heterogeneidad y se caracteriza por estar dominada por

macrófitas, que a su vez proveen microhábitats con diversa complejidad estructural, afectando la estructura y la función biológica de las comunidades (Choi *et al.*, 2014). Además, las macrófitas han sido consideradas un factor que promueve la mejoría en la calidad del agua y la presencia de cascadas tróficas (Timms y Moss, 1984; Søndergaard y Moss, 1998).

En esta zona, las macrófitas se convierten en las principales liberadoras de exudados orgánicos que también sirven inicialmente de alimento para las bacterias y luego para toda una compleja trama microbiana que incluye protistas (nanoflagelados heterotróficos, amebas y ciliados), rotíferos y hasta organismos como microcrustáceos litorales, nemátodos, oligoquetos, hidrozooos y muchos otros grupos de tamaño reducido. En los ambientes lénticos con presencia de macrófitas, no existen muchos estudios acerca de la relación entre la materia orgánica exudada por las plantas y los componentes de la trama trófica microbiana, pero se supone que los microorganismos son un enlace trófico entre la materia orgánica disuelta exudada por las plantas y el zooplancton (Bowszys *et al.*, 2020). Lo que ha sido demostrado por Morais *et al.*, (2023), en donde evaluaron el efecto que las macrófitas sumergidas tenían sobre las interacciones tróficas de la comunidad litoral y encontraron que existía una variación espacial más fuerte en la zona con la presencia de las macrófitas, pues esta zona estuvo dominada por bacterioplancton, fitoplancton y ciliados, además, entre el zooplancton, existió una dominancia de ciliados y rotíferos, los cuales tuvieron un gran impacto en la biomasa del bacterioplancton, más que en el fitoplancton; por otro lado, observaron que las sustancias húmicas y los nutrientes fueron los principales causantes de la variación en los componentes de la red trófica y que las sustancias húmicas son aprovechadas por las bacterias y transfieren la energía a los niveles tróficos superiores.

La materia orgánica disuelta (MOD o DOM por sus siglas en inglés) es una mezcla heterogénea de sustancias húmicas, carbohidratos, ácidos carboxílicos y aminoácidos con diferentes grados de reactividad, siendo el carbono el componente base (Zhou *et al.*, 2022); esta MOD tiene una fuerte influencia sobre la atenuación de la luz y la biodisponibilidad de diversos compuestos nutritivos (Coble *et al.*, 2014; Roiha *et al.*, 2016). Estas sustancias heterogéneas, en su conjunto, pueden ser una base de sustrato

y energía para bacterias heterotróficas y una gran parte de la MOD en los sistemas acuáticos son los polifenoles (Azam *et al.*, 1983); esto último fue corroborado por Jing *et al.*, (2023), donde observaron que el carbono orgánico disuelto (COD o DOC por sus siglas en inglés) es el principal conductor ambiental que propicia una dominancia de la comunidad microbiana en presencia de macrófitas, además que la MOD producida por estas provee de sustrato, facilita la interacción intracomunidad bacteriana y promueve el aporte de nutrientes en el sistema, impactando fuertemente la estabilidad, diversidad, y los procesos de ensamble de la comunidad de protistas a través de la MOD. Pero la calidad de la materia orgánica disuelta alóctona tiene una gran influencia en la biomasa, la composición de la comunidad, la estabilidad y las interacciones entre especies de la red trófica microbiana (Yalçın *et al.*, 2024). Pero las bacterias no solo consumen y degradan la MOD, sino que también producen y liberan una serie de compuestos orgánicos autóctonos durante el crecimiento, la división y la muerte celular, influenciando la disponibilidad, composición y el ciclo bioquímico de carbono y en conjunto con las macrófitas, ayudan a la restauración de los sistemas eutrofizados, cambiando la dinámica de estos (Kawasaki y Benner, 2006; Battin *et al.*, 2008; Osterholz *et al.*, 2016; Ren *et al.*, 2023).

Justificación

La eutrofización es un problema muy grave que afecta severamente a numerosos cuerpos de agua en el mundo, incluyendo a los mares. El uso de plantas acuáticas para combatir la eutrofización en los cuerpos de agua epicontinentales es una técnica reciente pero que ha mostrado ser efectiva en varios casos. *Stuckenia pectinata*, una macrófita acuática, es capaz de exudar sustancias fenólicas alelopáticas que afectan a los componentes del fitoplancton, especialmente a las cianobacterias, y junto con los organismos del zooplancton, que al alimentarse de fitoplancton también contribuyen a un mejor control y disminución. La relación entre estos dos grupos puede darse a través de la red trófica microbiana, la cual basa su crecimiento en la materia orgánica disuelta exudada por las plantas y cuyos componentes pueden ser también consumidos por el zooplancton. Esta modificación de la red trófica por ambas vías, sobre el fitoplancton, puede llegar a cambiar el estado turbio, dominado por el fitoplancton, a un estado de

agua clara, donde dominan las plantas acuáticas sumergidas. Este procedimiento puede cambiar las condiciones de un cuerpo de agua eutrofizado a condiciones de presencia moderada del fitoplancton, mejorando de manera general las condiciones de los cuerpos de agua con exceso de producción.

Preguntas de investigación

¿Los exudados orgánicos de *S. pectinata* constituyen una fuente importante de alimentos para la trama trófica microbiana?

¿Los microorganismos de la red trófica microbiana son un eslabón importante entre las plantas acuáticas y el zooplancton?

Hipótesis

Los exudados de *S. pectinata* serán una fuente de alimento importante para el crecimiento de los componentes de la trama trófica microbiana y, a su vez, estos componentes del circuito microbiano pueden representar una fuente de alimento significativa para el zooplancton.

Los exudados orgánicos de *S. pectinata*, al afectar al fitoplancton y favorecer el crecimiento de los microorganismos y del zooplancton, contribuirán al mejoramiento del estado trófico de los cuerpos de agua.

Objetivos

General

Evaluar la influencia de los compuestos fenólicos de *S. pectinata* sobre los componentes de la trama trófica microbiana y el zooplancton, en condiciones de laboratorio y en mesocosmos.

Particulares

Determinar la dinámica y abundancia de los componentes básicos de la red trófica microbiana (bacterias, flagelados y ciliados) asociados a *S. pectinata*.

Determinar la dinámica y abundancia del zooplancton (rotíferos y microcrustáceos) asociado con *S. pectinata*.

Medir la producción de fenoles exudados por *S. pectinata* y su aporte a la MOD.

Área de estudio

La Cantera Oriente es una de las 13 zonas de amortiguamiento de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) de Ciudad Universitaria, cuenta con una superficie total de 206,000 m² y se encuentra en las coordenadas geográficas: 19° 19' 5" Latitud Norte y 99° 10' 22" Longitud Oeste, a una altitud de 2254 a 2292 msnm (Cuevas-Madrid *et al.*, 2020).

Tiene un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, la cual abarca los meses de mayo a octubre y la época seca comprende los meses de noviembre a abril. La precipitación media anual es de 833 mm. A diferencia de la gran mayoría de la vegetación de matorral xerófilo del Pedregal, la Cantera cuenta con paisajes artificiales arbóreos y de arbustos, así como paisajes lacustres y de humedales, dentro de estos se encuentran cuatro pequeños lagos someros y canales poco profundos que conducen el agua que sale de manantiales hacia los lagos y en los cuales crece *S. pectinata* (Lot, 2007), todos estos cuerpos de agua suman una superficie de 29,650 m² (Cuevas-Madrid *et al.* 2020).

Se ha observado que esta zona presenta una diversidad importante de aves, anfibios, reptiles y peces, varios de carácter endémico, además, ha ayudado a disminuir los disturbios antropogénicos y representa un refugio de la biota acuática por la presencia de ambientes acuáticos (Lot, 2007). Al ser cuerpos de agua urbanos, son críticos para la conservación de la biodiversidad nativa (Arias *et al.*, 2022), por esto, podemos encontrar especies con distribución restringida, nuevos registros e incluso nuevas especies, además puede ser que las especies que se encuentran ahí sean nativas del Valle de México.

Estas zonas de amortiguamiento están sujetas a uso restringido para la protección ambiental y disminución de los disturbios antropogénicos y representan un refugio para la biota de la Cuenca de México. No siempre la Cantera Oriente albergó cuerpos de agua,

pues esta zona fue originalmente de explotación de roca volcánica producida por el volcán del Xitle; además, fue utilizada como zona de depósito de escombros originado por el sismo que azotó a la CDMX en 1985, y los procesos de movimiento de suelo, perforación del manto acuífero, la introducción de elementos florísticos exóticos y de peces omnívoros reflejan el impacto ambiental que el sitio ha experimentado (Lot, 2007).

Naturalmente se establecieron dos tipos de vegetación dominante en la zona lacustre y en la zona de canales, en la primera zona, al borde de los lagos, se puede encontrar *Typha latifolia*, mientras que en los canales se han establecido algunas zonas de crecimiento de *S. pectinata* (Hernández-Martínez *et al.*, 2007).

Materiales y métodos

Se realizó una visita previa para evaluar las condiciones en las que se realizaría el experimento de mesocosmos, al observarse que la profundidad de la zona de canales, lugar donde se realizó el experimento en campo, era muy somero se decidió comenzar con un experimento de laboratorio para después comparar el crecimiento de la trama trófica microbiana y el zooplancton en condiciones controladas y en condiciones naturales. Para lograr el cometido, se realizaron colectas de la macrófita *S. pectinata* en la Laguna de Salazar, ubicada en el municipio de Lerma, en el Estado de México, con unas coordenadas geográficas de 19°18'6.80"N y 99°23'17.93"O, con el fin de cultivarla o al menos mantenerla y aclimatarla para su posterior reubicación en la zona de canales de la Cantera Oriente.

La macrófita *S. pectinata* se aclimató en un tanque de plástico de 150 L con exposición a luz solar y 10% de medio basal Bold, el cual contiene los nutrientes necesarios para su desarrollo (Borowitzka y Borowitzka, 1988). Una vez que se logró su mantenimiento, las plantas acuáticas fueron enjuagadas con agua corriente para remover la mayor cantidad de organismos asociados a ellas y posteriormente se colocaron por separado en cuatro contenedores de plástico de 5 L con medio EPA en densidades de 1 g.L⁻¹ de peso fresco, teniendo así 4 repeticiones y un tratamiento control, el cual consistió en medio EPA sin la adición de *S. pectinata*; esto se hizo en condiciones de luz continua y difusa (30 μmol quanta m²/s⁻¹) con un fotoperiodo de 12:12 h (ver Figura 1).

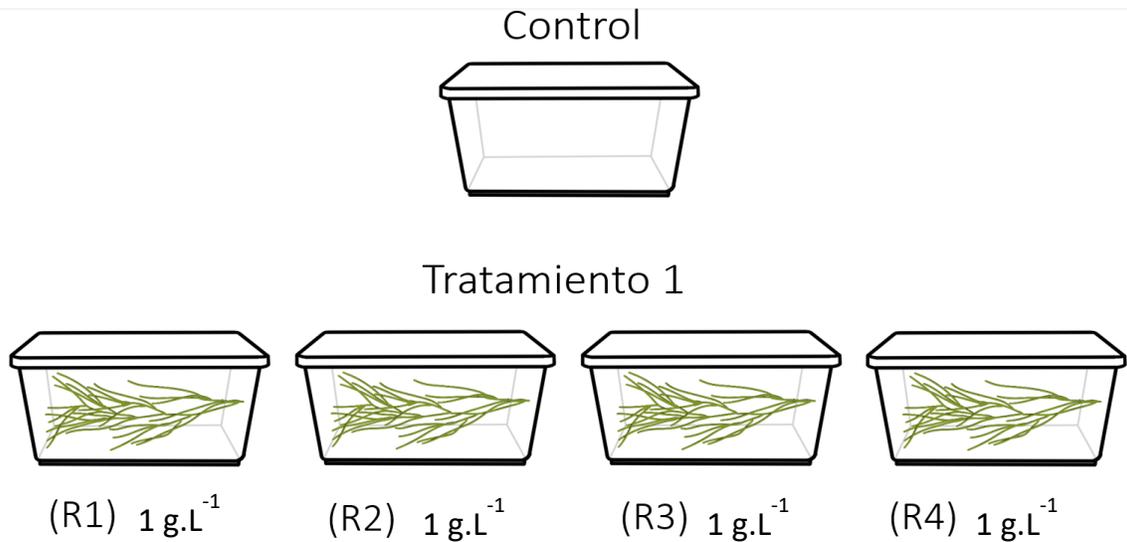


Figura 1. Diseño experimental del ensayo realizado con *Stuckenia pectinata* en condiciones de laboratorio (R1, R2, R3 y R4) y tratamiento control.

Una vez iniciado el experimento, se cuantificaron las densidades de los componentes de la trama trófica microbiana (bacterias, flagelados heterotróficos y ciliados) y del zooplancton dos veces por semana, durante 35 días (que fue cuando se observó una proliferación de ostrácodos, la descomposición total de la planta, un aumento en la liberación de fenoles por parte de la planta y una disminución del carbono orgánico disuelto). Esto se realizó tomando con una pipeta muestras de 14 mL, de cada esquina y del centro de los contenedores, con el fin de formar una muestra compuesta de cada unidad experimental, teniendo un total de 70 mL por contenedor. De la muestra total, una porción de 10 mL se fijó con formaldehído hasta una concentración del 2% para la cuantificación de bacterias totales según la técnica de Porter y Feig (1980) modificada, la cual consistió en un prefiltrado de las muestras con una malla de 10 micrómetros de apertura de poro, después se filtró un volumen de 3 mL a través de un filtro Nucleopore de 0.22 μm de apertura de poro previamente teñido con negro clorazol, para concentrar las bacterias y después teñirlas con 4',6-diamidino-2-fenilindol (DAPI) a una concentración de 0.1 $\mu\text{g}.\text{mL}^{-1}$. Una vez fijadas y teñidas, se cuantificó un total de 400 células por muestra para obtener un nivel de confianza de la media de $\pm 10\%$ (Wetzel y Likens, 2001), usando microscopía de epifluorescencia en un microscopio Axioscope A1 marca Carl Zeiss, con el juego de filtros G365 FT395 BP445/50, a un aumento de 1000x.

Para el cálculo de la densidad por mL⁻¹ de bacterias se utilizó la siguiente fórmula:

$$x = \frac{B(A_f)/A_c}{V_m}$$

Donde:

X= número de bacterias por mL.

B= número de bacterias por campo

A_f= área filtrable (70 x 10⁶ μm²)

A_c= área del cuadrante en μm²

V_m= volumen de la muestra filtrada en mL.

Otro volumen de 10 mL de cada unidad experimental, pero sin la adición de fijador, se separó para la cuantificación y determinación de flagelados heterotróficos hasta el máximo nivel posible usando la clave de Jeuck y Arndt (2013). La observación de estas muestras se realizó *in vivo*, de acuerdo con la técnica propuesta por Auer y Arndt (2001), la cual consistió en contar al menos tres alícuotas de entre 20 y 40 μL (dependiendo de la densidad de organismos) por muestra. Para esto se usó un microscopio Zeiss Axiostar equipado con contraste de fases a un aumento de 400x.

Finalmente, un volumen de 50 mL se fijó utilizando acetolugol al 2% para la cuantificación de los ciliados (Finlay y Guhl, 1992). Estos organismos fueron identificados morfológicamente hasta el máximo nivel posible mediante la clave de Foissner y Berger (1996). La cuantificación consistió en contar 1 mL mediante una cámara de Sedgwick-Rafter y un microscopio óptico Zeiss Axiostar a 100x (Finlay y Guhl 1992). Asimismo, se realizó la determinación y cuantificación del zooplancton presente en estas muestras, utilizando claves especializadas (Koste, 1978; Segers, 2007; Elías-Gutiérrez *et al.*, 2008; Sarma y Nandini, 2017).

La cuantificación de fenoles, tanto para la planta como para el medio, se realizó por el método de Folin-Ciocalteu (modificado de Chandler y Dodds, 1983; Sivaci *et al.*, 2008), el cual consistió en enjuagar bien la planta con agua corriente para eliminar lo más posible la biota asociada, y al terminar se enjuagó con agua desionizada; después se tomaron 50 mg de hojas frescas y se homogenizaron con 2.5 mL de etanol al 80%. Posteriormente,

la muestra se colocó en agitación a ≈ 80 RPM a temperatura ambiente por 75 minutos, a continuación, se centrifugó a $4000\text{ g} \times 10$ minutos y se colocó 1 mL de sobrenadante en un tubo Falcon de 15 mL + 1 mL de etanol 80% + 7 mL de agua desionizada + 1 mL 50% de reactivo de Folin-Ciocalteu y se agitó vigorosamente en vórtex, después de 5 minutos se agregó 1 mL de Na_2CO_3 al 20% y se dejó reposar por 60 min con agitación intermitente. Se midió a una absorbancia de 760 nm, usando como estándar para realizar la curva patrón ácido gálico. La medición de materia orgánica disuelta se realizó midiendo la absorbancia de las muestras a 285 nm en un espectrofotómetro Shimadzu UV-1800 (Helms *et al.* 2008).

Una vez que existieron las condiciones para poder realizar el experimento en campo, se colocaron los mesocosmos, en la zona de los canales donde existe presencia de *S. pectinata*. Debido a que la planta era escasa en la zona, se utilizó planta cultivada en el laboratorio para realizar el experimento. Se colocó un total de nueve mesocosmos, los cuales constaron de recipientes rectangulares de plástico de 15 L de capacidad con una apertura en una de las caras. Las aperturas y la parte superior de los recipientes fueron recubiertas con una malla de mosquitero, para evitar contaminación por hojas de los árboles y otros materiales; además, las cajas se perforaron varias veces en la parte inferior para que *S. pectinata* se mantuviera en contacto con el sustrato (ver Figura 2).

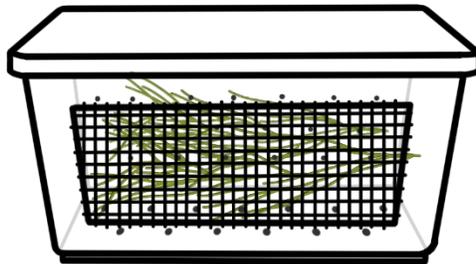


Figura 2. Representación esquemática de los mesocosmos colocados en los experimentos en la zona de canales de la Cantera Oriente.

Los mesocosmos estuvieron agrupados en tres tratamientos, los cuales fueron un tratamiento control (sin planta), un tratamiento con 1 g.L de la planta y un tratamiento con 2 g.L de la macrófita. Para todos los tratamientos se hicieron tres réplicas y se colocaron a lo largo del canal, comenzando en la compuerta y avanzando canal arriba (ver Figura

3). Los mesocosmos se colocaron de forma aleatoria y se les designaron los nombres de Unidad Experimental (UE) del número 1 al número 9 (UE2, 5 y 7 fueron morados, UE3, 6 y 9 fueron azules y UE1, 4 y 8 fueron rosas).



Figura 3. Unidades experimentales del mesocosmos con *S. pectinata* (UE1 a UE9) a lo largo de los canales de la Cantera Oriente.

El experimento en campo se colocó el 17 de noviembre de 2022, y se visitó la Cantera Oriente una vez por semana, es decir, cada siete días, estando los experimentos colocados un total de 27 días, para tener caracterizada la trama trófica microbiana y el zooplancton y saber cómo sería la interacción entre la planta acuática con los organismos presentes de la trama trófica y el zooplancton. El procedimiento de muestreo fue el mismo que en los experimentos de laboratorio, es decir, se recolectó la misma cantidad de volumen, se fijó de la misma manera y se revisaron y cuantificaron las muestras con los mismos equipos y métodos para poder hacer la comparación más precisa posible del comportamiento de la interacción macrófita-trama trófica microbiana-zooplancton en condiciones naturales. En cada unidad experimental colocada en campo se realizó la medición de diferentes variables ambientales (Gray *et al.*, 2021) como el oxígeno disuelto, conductividad y temperatura (medidas con un multisensor YSI 85), pH (potenciómetro Conductronic-pH15), clorofila *a* (método de extracción en frío con acetona al 90% y fluorimetría (Arar y Collins,1997)) y nitrógeno y fósforo totales (medidos por espectrofotometría con un espectrofotómetro HACH DREL/2000), después de un proceso de digestión alcalina de las muestras (Valderrama, 1981).

Los datos de las variables ambientales, las densidades de bacterias, flagelados heterotróficos, ciliados y zooplancton se transformaron de diferentes formas para su normalización; las variables ambientales se transformaron a $\text{Log}_{10} n+1$, excepto para el pH, a estos valores se les sustrajo seis unidades; por otro lado, las variables biológicas se transformaron a $\text{Log} n+1$, y se realizaron gráficas de densidad de organismos, así como gráficas de Caja y bigote para la observación de las diferencias en abundancias entre los tratamientos de laboratorio y campo, también se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis para la comprobación de diferencias estadísticas entre grupos (Quispe-Andía *et al.*, 2019), análisis de escalamiento multidimensional no métrico para conocer el ordenamiento de las unidades experimentales (Kruskal, 1964), análisis permutacional de varianza (PERMANOVA) para determinar las diferencias significativas entre los tratamientos con base en las variables ambientales, y diferencias en los tratamientos considerando los datos biológicos, para ambos experimentos (Anderson y Walsh, 2013; Anderson 2017). Además, se realizaron correlaciones de Spearman para buscar relaciones entre los organismos y las variables ambientales, y entre los organismos y la concentración relativa de la materia orgánica disuelta; y análisis de similitud (ANOSIM) para detectar diferencias en la composición de las unidades experimentales entre grupos de organismos (Clarke y Green, 1988).

Resultados

Experimento de laboratorio

Como estaba previsto, se presentó un desarrollo paulatino de los componentes de la red trófica microbiana en las cinco unidades experimentales, en especial en el tratamiento donde existió *Stuckenia pectinata*. En el estado inicial, todos los microorganismos estuvieron prácticamente ausentes, pero con el paso de los días su abundancia fue en aumento, como se puede observar en las Figuras 4, 6 y 8. En la Figura 4 se encuentra representada la densidad de bacterias a lo largo de los 35 días en los que se realizó el experimento; se omitieron el día cero y uno debido a que la aparición de microorganismos de la red trófica microbiana se observó en el segundo día. A partir de esta fecha las bacterias fueron aumentando su abundancia alcanzando su máximo a los 31 días ($1.3 \times 10^6 \text{ cels.mL}^{-1} \pm 1.3 \times 10^5 \text{ cels.mL}^{-1}$) y después disminuyendo. Otra característica que hay

que destacar, es que el tratamiento donde no existió la presencia de plantas (control) siempre se mantuvo muy por debajo del tratamiento con la planta; asimismo, se observa que las barras de error, entre ambas líneas no se llegan a sobreponer, lo que nos da idea que a simple vista existió una diferencia significativa entre los dos tratamientos.

La prueba de Kruskal-Wallis (Tabla 1) para las bacterias dilucidó esto último, pues sí existieron diferencias significativas entre los tratamientos, con un valor de $H = 7.07$ con una significancia de $p < 0.05$, y la gráfica BoxPlot (Figura 5) corroboró esta diferencia significativa visualmente, pues las medianas de ambos tratamientos nunca se sobreponen con las líneas de error.

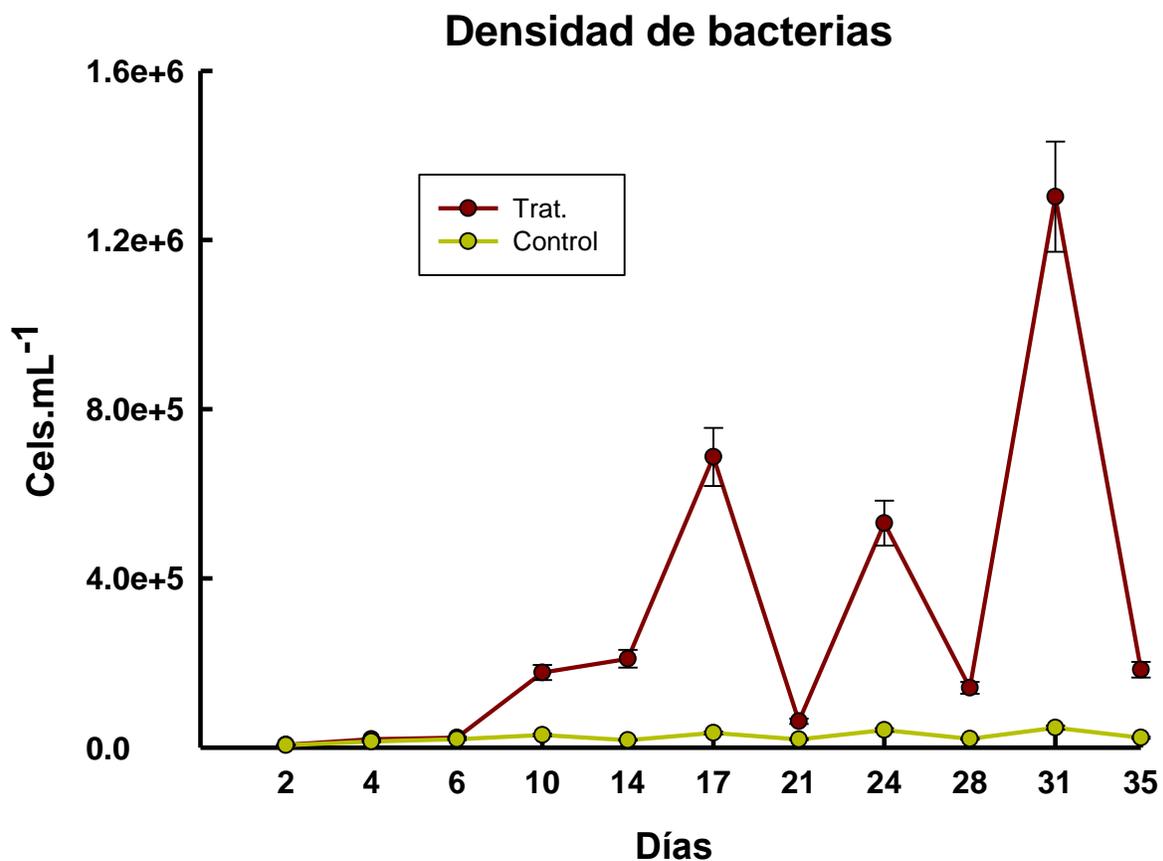


Figura 4. Variación temporal de las densidades bacterianas durante el experimento de laboratorio en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*. Los datos muestran el promedio \pm desviación estándar basado en cuatro réplicas.

Tabla 1. Prueba de Kruskal-Wallis realizada para analizar la variación en la densidad de bacterias a lo largo del experimento de laboratorio.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi²)	7.073
H_c (corregido)	7.073
p (significancia)	0.007827

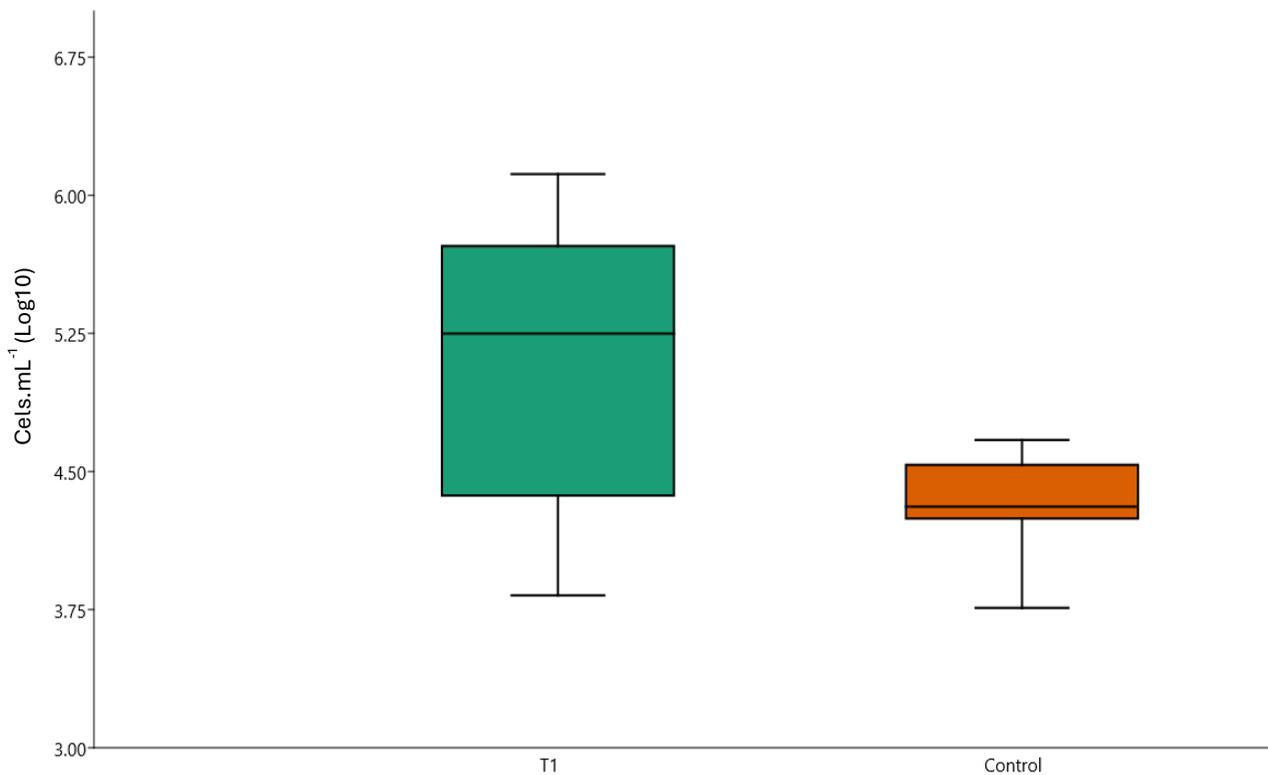


Figura 5. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades de bacterias transformadas a Log10 a lo largo del experimento en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*.

Para los nanoflagelados heterotróficos (NFH) la variación fue similar a lo observado con las bacterias; a lo largo del experimento existió mayor densidad en el tratamiento donde estuvo presente la hidrófita (Figura 6), apareciendo a partir del día 2 y alcanzando la

mayor abundancia en el día 28 con más de 1500 ind.mL⁻¹, para después disminuir y posteriormente volver a 0. Los flagelados heterotróficos dominantes fueron *Bodo saltans* y *Spumella* spp.; cabe destacar que el tratamiento control alcanzó su máxima abundancia el último día del experimento, probablemente debido a la contaminación por aire que esta unidad experimental presentó. También es importante señalar que las densidades al inicio del experimento fueron bajas, cosa que concuerda con las densidades de bacterias y esto no permitió el crecimiento inicial de los flagelados.

A pesar de que existió una tendencia a aumentar su densidad a lo largo del experimento y que el tratamiento con planta acuática siempre presentó las mayores densidades, la prueba estadística de Kruskal-Wallis no arrojó diferencias significativas, con un valor de $H = 3.75$ y $p > 0.05$ (Tabla 2), sin embargo, se observó que en el tratamiento con los exudados existió una diferencia en las abundancias; la gráfica de caja y bigote (Figura 7) representa visualmente que no existió diferencia significativa entre tratamientos, pues la barra de error en el grupo control se sobrepone a la mediana de la caja del tratamiento con la macrófita. A pesar de que estadísticamente no existieron diferencias entre tratamientos, las bacterias sí cumplieron su papel base para ser aprovechadas por los protistas.

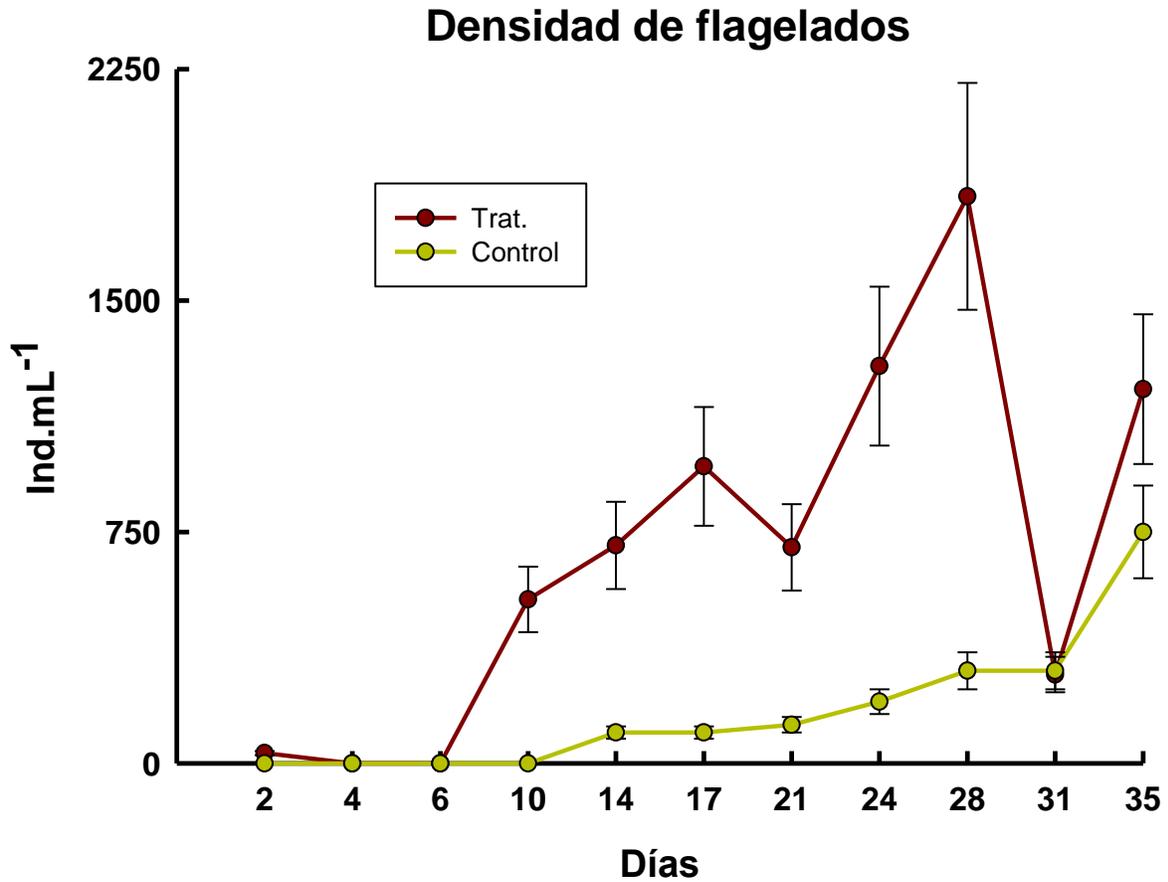


Figura 6. Variación temporal de las densidades de flagelados durante el experimento de laboratorio en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*. Los datos muestran el promedio \pm desviación estándar basado en cuatro réplicas.

Tabla 2. Prueba de Kruskal-Wallis realizada para analizar la variación en la densidad de flagelados heterotróficos a lo largo del experimento de laboratorio.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi²)	3.752
H_c (corregido)	3.832
p (significancia)	0.05027

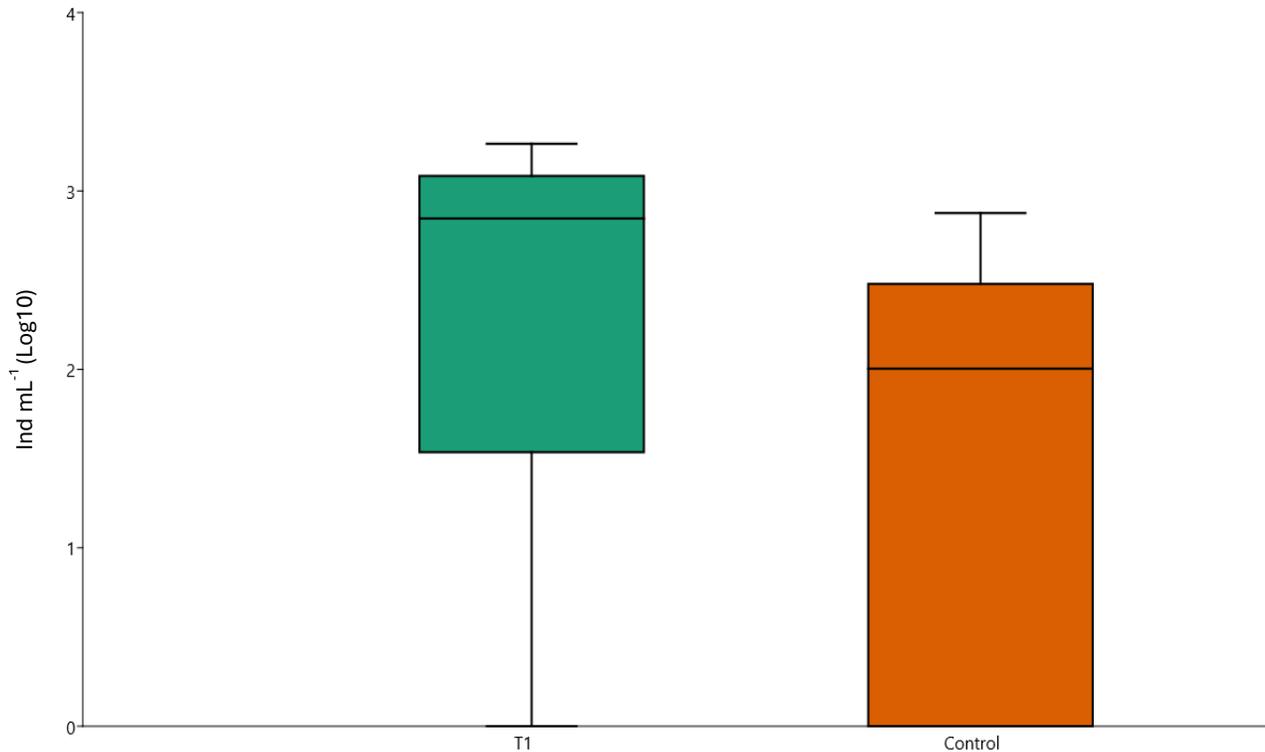


Figura 7. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades de flagelados heterotróficos transformadas a Log10 de $n + 1$ a lo largo del experimento en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*.

Para los ciliados (Figura 8), se presentó una tendencia similar a lo mostrado con anterioridad con los otros dos grupos de organismos. El tratamiento con planta tuvo más individuos, alcanzando la mayor densidad al final del experimento (cerca de 200 ind. mL^{-1}), siendo los primeros organismos presentes *Halteria* y *Paramecium*. *Halteria* estuvo presente a lo largo de todo el experimento, y al final de este se observaron los géneros *Stylonychia* y *Tachysoma*, géneros de mayor tamaño. En comparación con la densidad de flagelados, los ciliados comenzaron su crecimiento en el cuarto día, lo que puede ser explicado por un proceso de sucesión ecológica, pues es sabido que los ciliados se llegan a alimentar de los niveles inferiores de la red trófica microbiana. En la Tabla 3 se observa la prueba de Kruskal-Wallis realizada para ambos tratamientos, y resultó que sí existió una diferencia significativa entre ambos, con un valor de $H = 9.52$ y $p < 0.01$.

Es importante destacar es que a partir del día 14, existió oscilación en la abundancia de los ciliados, esto pudo ser originado por la presencia de rotíferos de los géneros *Lecane* y *Mytilina*, que se alimentan de perifiton y bacterias y llegan a ser competidores de recursos compartidos con los ciliados. Al final del experimento existió la presencia de ostrácodos y nuevamente de rotíferos, que bien pudo ser otra razón por la que los ciliados disminuyeron su densidad en el tratamiento con la hidrófita.

Al igual que con los demás grupos de la trama trófica microbiana, se realizó una gráfica de caja y bigote para observar la diferencia entre unidades experimentales (Figura 9), en la cual se aprecia visualmente que sí existieron diferencias significativas entre tratamientos, pues las medianas de las gráficas no se superponen.

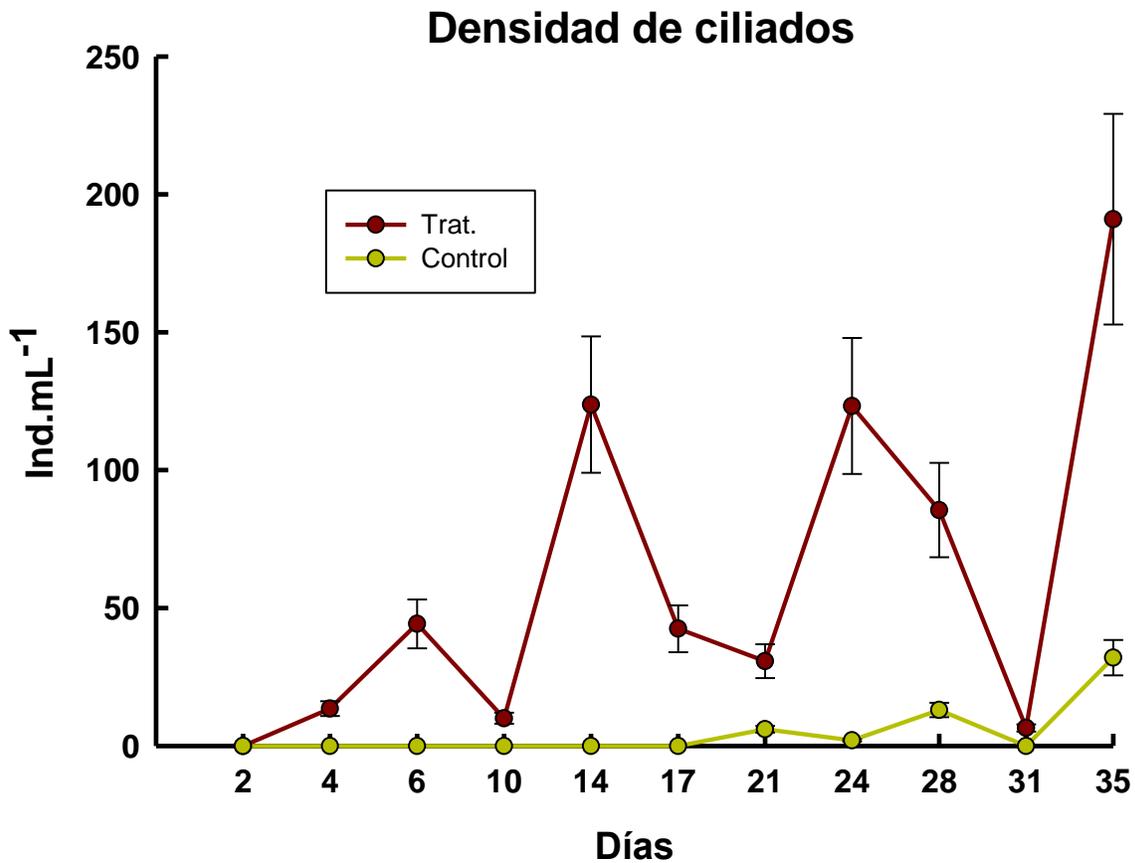


Figura 8. Variación temporal de las densidades de ciliados durante el experimento de laboratorio en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*. Los datos muestran el promedio \pm desviación estándar basado en cuatro réplicas.

Tabla 3. Prueba de Kruskal-Wallis realizada para analizar la variación en la densidad de ciliados a lo largo del experimento de laboratorio.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi²)	9.525
H_c (corregido)	9.999
p (significancia)	0.001566

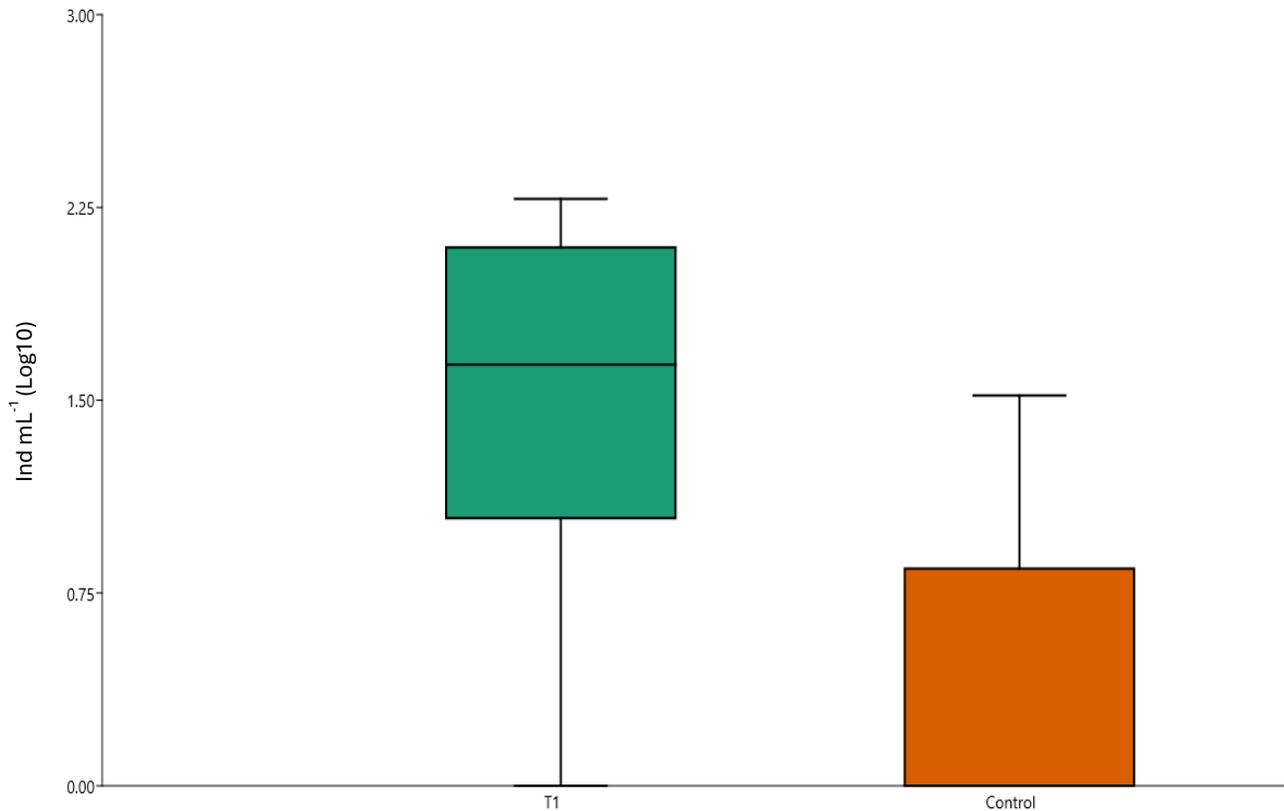


Figura 9. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades de ciliados transformadas a Log10 de $n + 1$ a lo largo del experimento en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*.

Por otra parte, la comunidad de zooplancton estuvo compuesta solo de rotíferos de los géneros *Lecane* y *Mytilina* y ostrácodos. Los rotíferos comenzaron a aparecer a partir del día seis (Figura 10), alcanzando la abundancia máxima el día 21 del experimento, con cerca de 16,000 ind.L⁻¹; este grupo de organismos siempre estuvo ausente en el tratamiento control, lo que corresponde con la bibliografía, pues necesitan de un sustrato (por sus hábitos litorales) y llegan a estar asociados a plantas e incluso llegan a colocar sus huevos viables sobre macrófitas. Al estar ausentes en el tratamiento control, la prueba de Kruskal-Wallis y la gráfica de caja y bigotes sí mostraron diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 4 y 11). La prueba estadística tuvo un valor de $H = 8.34$ con una significancia de $p < 0.001$.

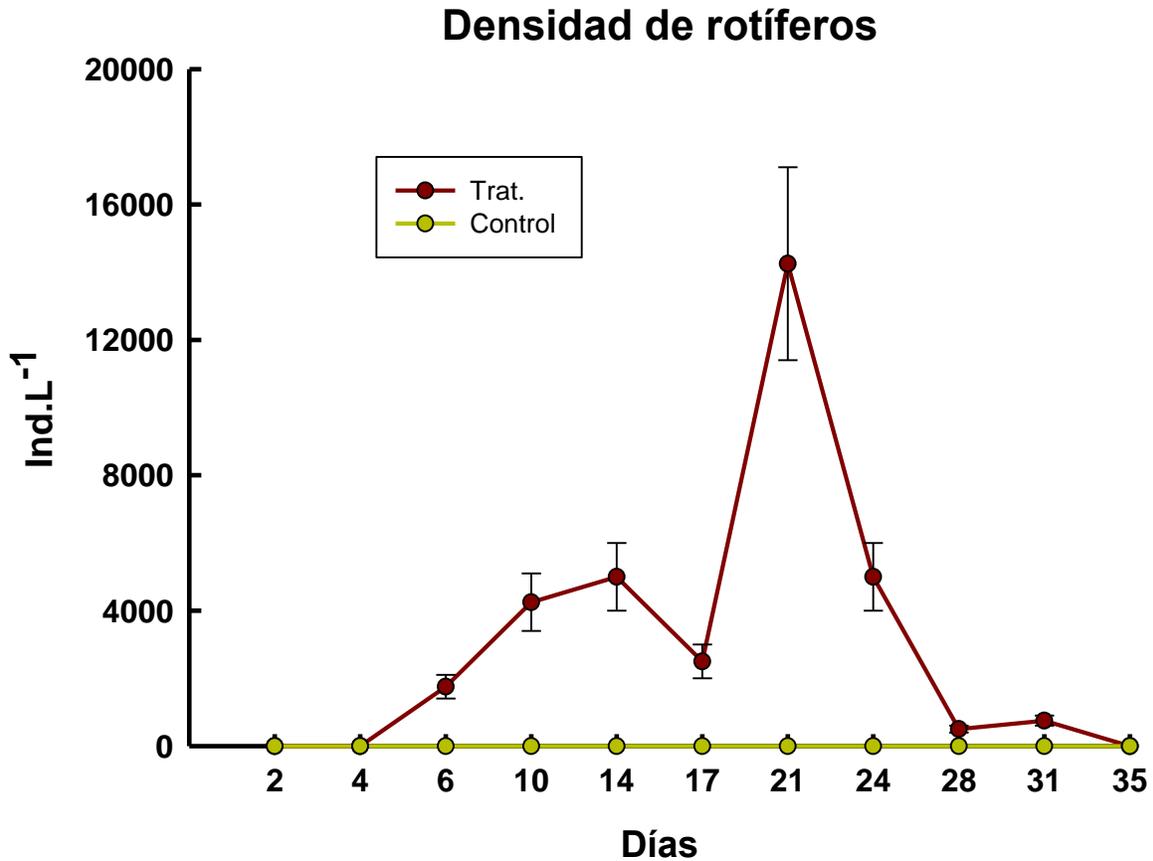


Figura 10. Variación temporal de las densidades de rotíferos durante el experimento de laboratorio en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*. Los datos muestran el promedio \pm desviación estándar basado en cuatro réplicas.

Tabla 4. Prueba de Kruskal-Wallis realizada para analizar la variación en la densidad de rotíferos a lo largo del experimento de laboratorio.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi²)	8.348
H_c (corregido)	11.24
p (significancia)	0.0007994

Para la prueba BoxPlot, al no haber organismos en el tratamiento control, no existió una barra ilustrativa para el grupo control, lo que visualmente demuestra que sí existió una diferencia significativa debido a la nula presencia de rotíferos. Esto también apoya la visión de que la fuente de estos organismos fueron las plantas que se colocaron en los tratamientos con planta.

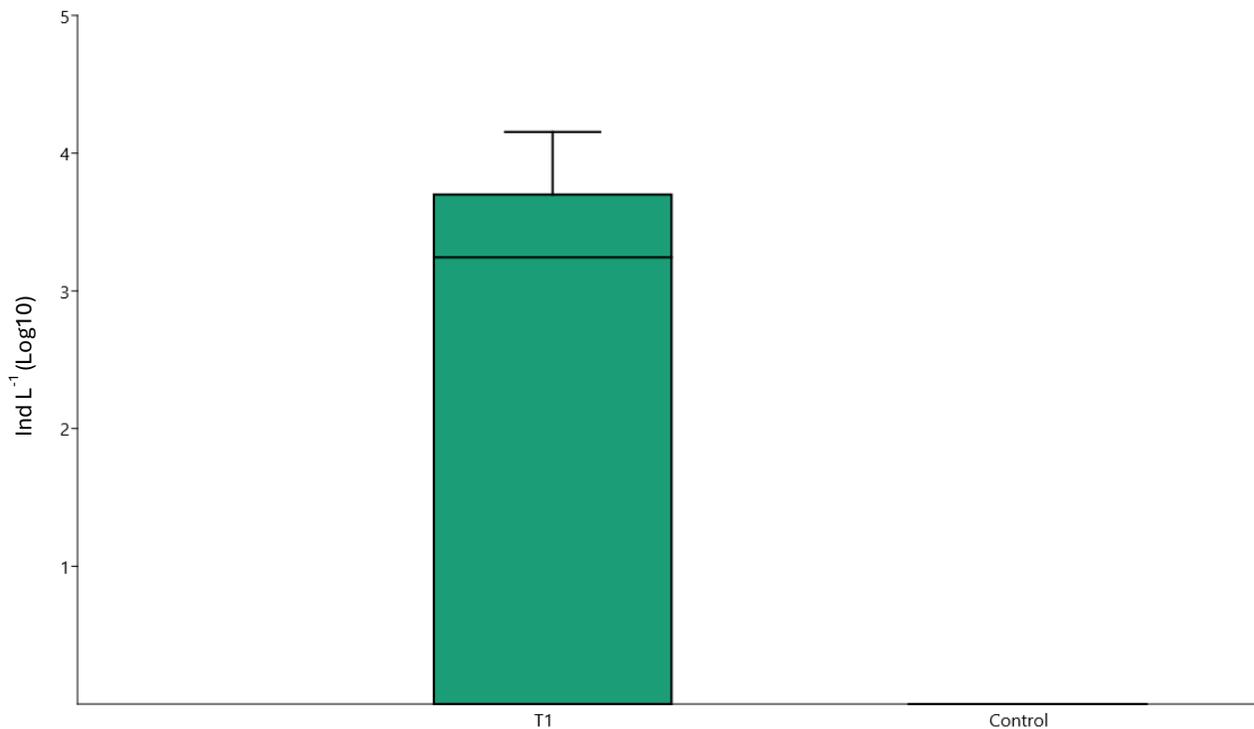


Figura 11. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades de rotíferos transformadas a Log10 de $n + 1$ a lo largo del experimento en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*.

Para el otro grupo de organismos perteneciente al zooplancton (los ostrácodos) existió una tendencia similar a los rotíferos, comenzando su aparición a los seis días del experimento, alcanzando su máximo el día 14 (cerca de 20 mil ind.L^{-1}), para después disminuir en el tiempo que duró el experimento (Figura 12). Al igual que los rotíferos, los ostrácodos solo estuvieron presentes en el tratamiento con los exudados de *S. pectinata*, pues también tiene hábitos litorales y necesitan de un sustrato que les provea refugio y alimento (perifiton). Resulta evidente tanto para el caso de los rotíferos como de los

ostrácodos que la planta fue la fuente de estructuras de resistencia (huevos de resistencia) de estos organismos las cuales, al encontrar condiciones adecuadas, eclosionaron y dieron origen a las poblaciones encontradas en los tratamientos.

La pruebas de Kruskal-Wallis (Tabla 5), al no existir presencia de ostrácodos en el grupo control, arrojó diferencias significativas entre ambos tratamientos, con un valor de $H = 10.57$ con un nivel de significancia de $p < 0.001$.

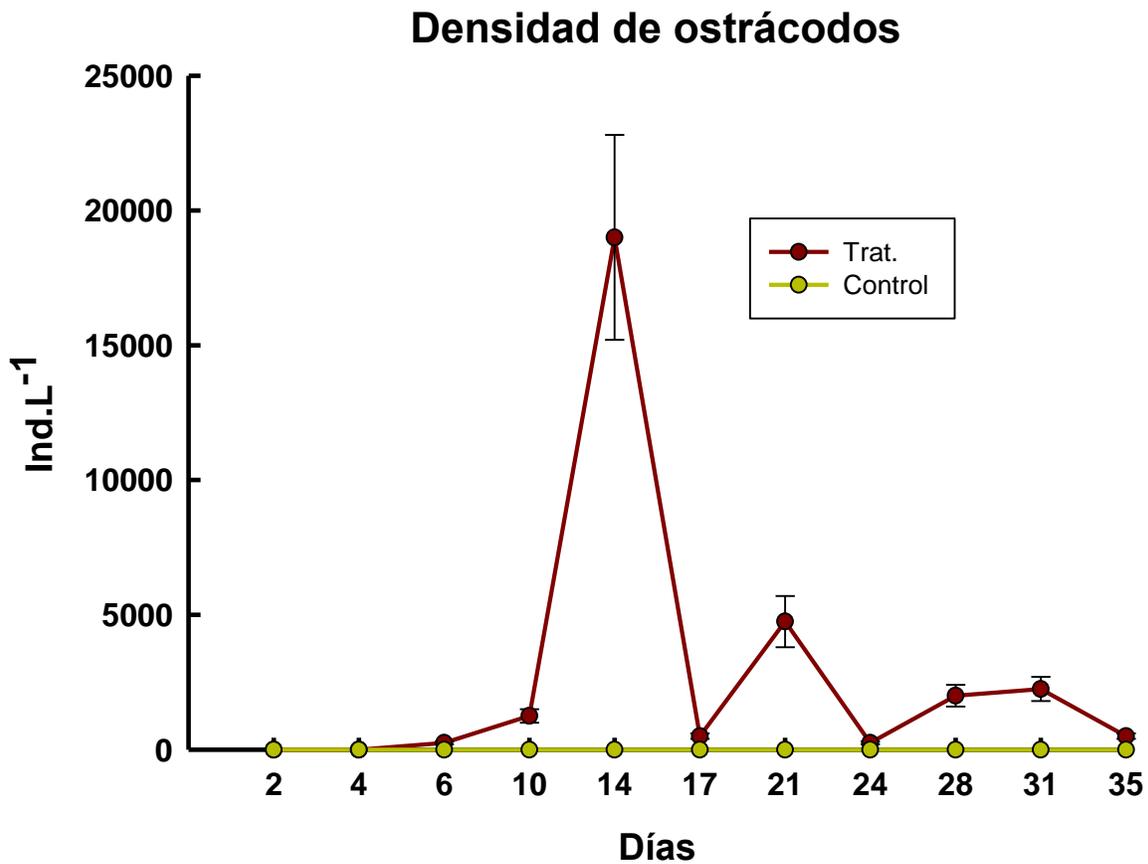


Figura 12. Variación temporal de las densidades de ostrácodos durante el experimento de laboratorio en los dos tratamientos: con y sin los exudados de *S. pectinata*. Los datos muestran el promedio \pm desviación estándar basado en cuatro réplicas.

Tabla 5. Prueba de Kruskal-Wallis realizada para analizar la variación en la densidad de ostrácodos a lo largo del experimento de laboratorio.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi²)	10.57
H_c (corregido)	13.32
p (significancia)	0.0002629

De igual forma que los rotíferos, la gráfica de caja y bigote (Figura 13) nos muestra diferencias visualmente significativas pues no existió presencia de ostrácodos en el grupo control.

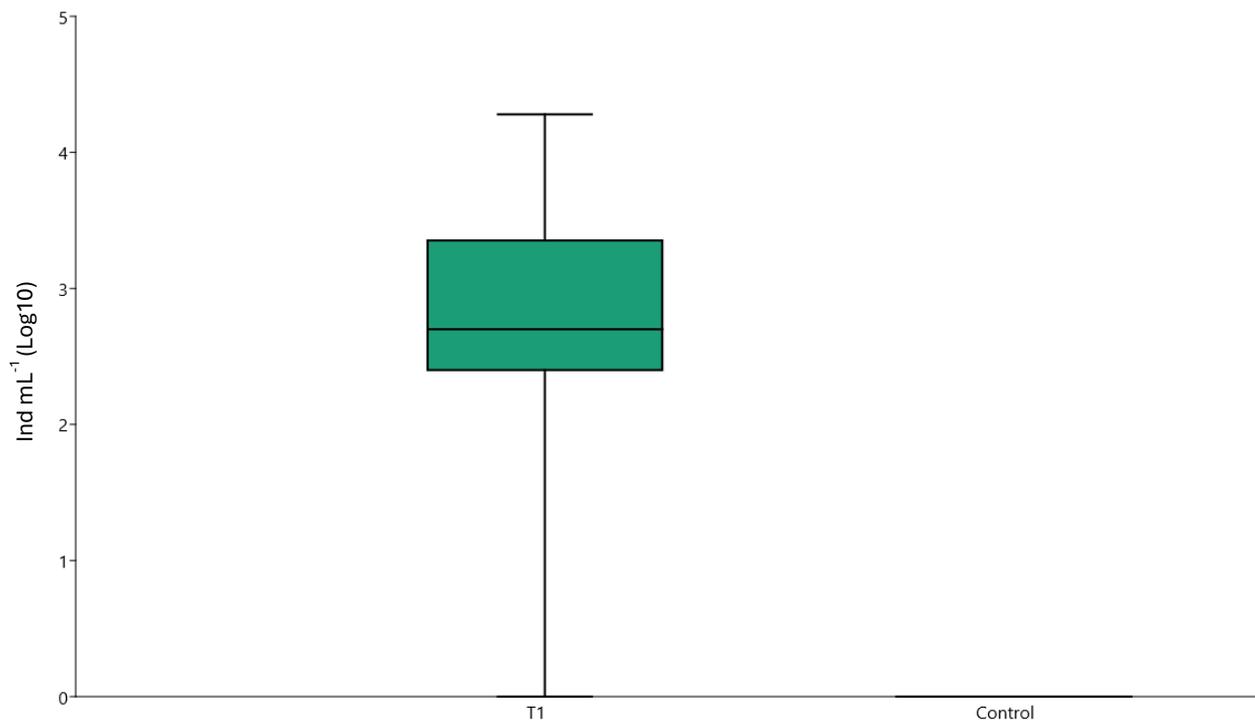


Figura 13. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades de ostrácodos transformadas a Log10 de n + 1 a lo largo del experimento en las dos unidades experimentales: con y sin los exudados de *S. pectinata*.

Finalmente, para el experimento realizado en laboratorio, con la técnica de Folin-Ciocalteu, se realizaron dos mediciones de los exudados fenólicos del agua del tratamiento que contenía *S. pectinata*, al inicio y al final del experimento (Figura 14), para observar la diferencia en la concentración de los fenoles y tener un sustento sobre la producción de estos compuestos por parte de la macrófita. Lo que encontramos es que, en efecto, la planta acuática, conforme va pasando el tiempo y las condiciones de luz se mantienen, además de que se va descomponiendo, exuda mayor cantidad de compuestos de carbono, pasando de menos de 1 mg.L⁻¹ hasta llegar a casi 6 mg.L⁻¹, lo que podría explicar los cambios en las densidades de la trama trófica microbiana a lo largo del experimento.

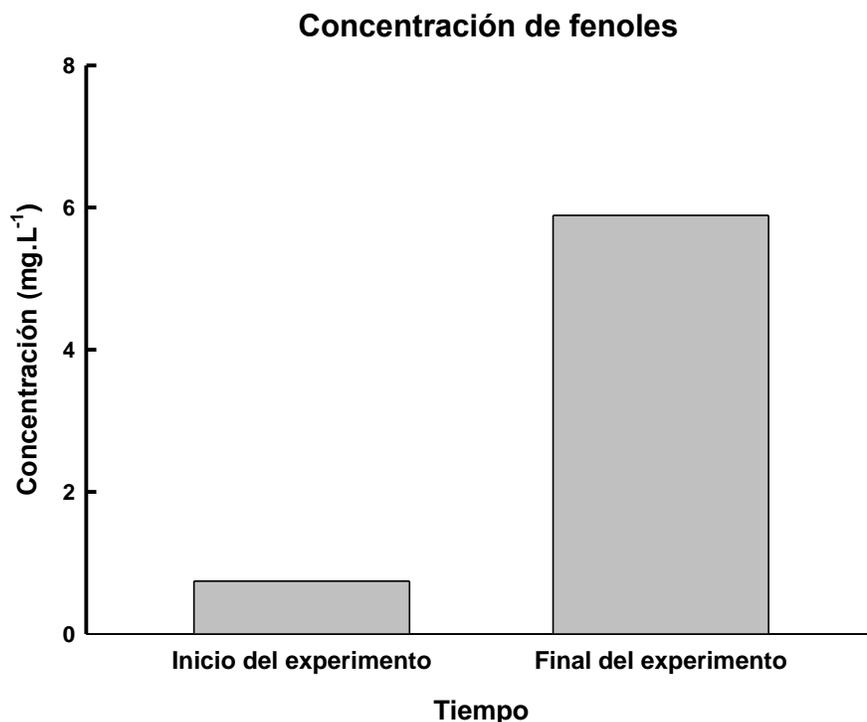


Figura 14. Variación al inicio y al final de la concentración de fenoles (1 mg.L⁻¹ – 6 mg.L⁻¹) exudados por *Stuckenia pectinata*.

Además, con la medición del carbono orgánico disuelto por medio de la absorbancia a 285 nanómetros, se concluyó que las concentraciones de carbono fueron en aumento a lo largo del tiempo que duró el experimento, alcanzando su máxima absorbancia a los 31 días, como se observa en la Figura 15. Las absorbancias medidas a lo largo del

experimento apoyan las densidades y las primeras observaciones de flagelados heterotróficos y ciliados, pues comenzaron a incrementar a partir del día seis, esta relación es producto de que los compuestos fenólicos, sintetizados a partir de carbono, son una fuente de alimento para las bacterias, lo que aumenta su biomasa y estas a su vez son el alimento para los demás componentes de la red trófica microbiana.

Absorbancia a 285 nm

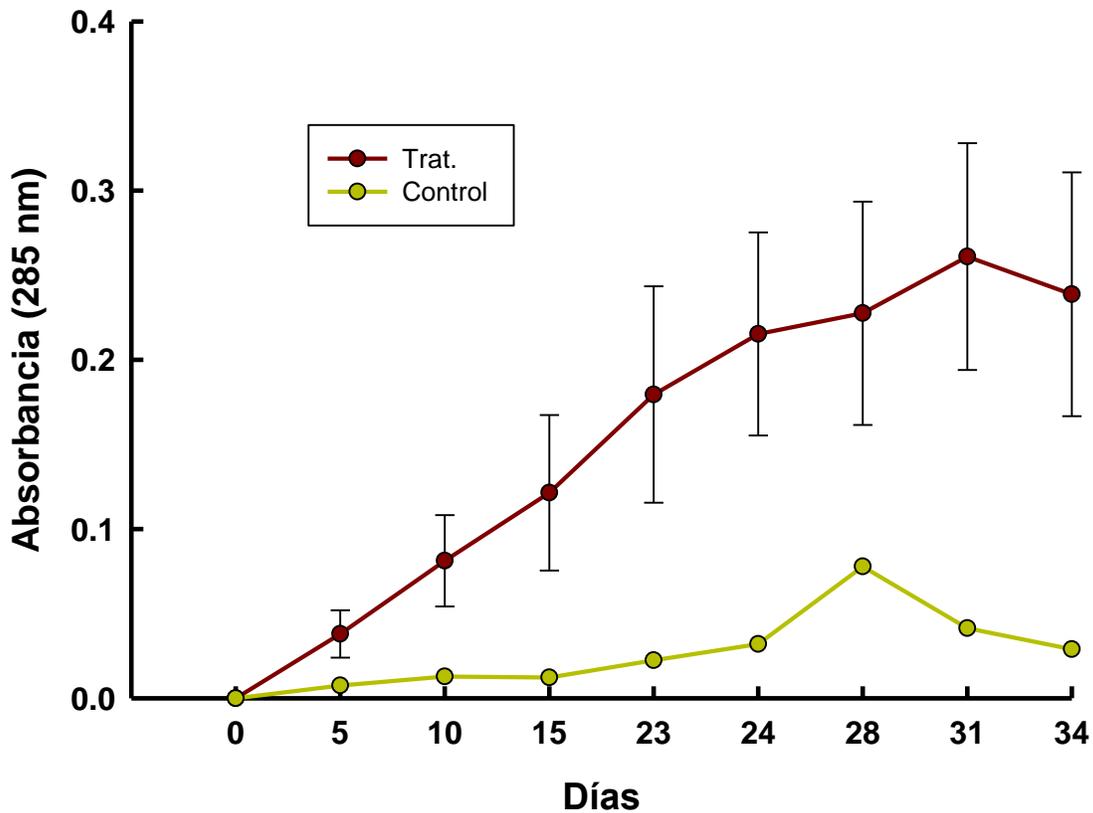


Figura 15. Variación temporal de la absorbancia a 285 nm en los dos tratamientos a lo largo del experimento.

El análisis PERMANOVA, nos arrojó, con un valor de significancia de $p < 0.01$, que existen diferencias significativas entre el tratamiento con *Stuckenia* y el control, teniendo en cuenta los resultados de todos los grupos de microorganismos. Además, mediante el cálculo del coeficiente de correlación lineal de Spearman, usando los datos transformados a logaritmo natural de $n+1$ de todos los organismos, los fenoles y la materia orgánica (Figura 16), se encontró, con un nivel de significancia de $p < 0.05$, una

correlación positiva entre la densidad de bacterias y la densidad de flagelados, y entre la densidad de bacterias y ciliados; además, correlación positiva entre los flagelados y los ciliados, lo que corresponde a lo que marca la teoría, entre más bacterias se encuentran en el ambiente, los flagelados aprovecharán esta densidad como alimento para poder crecer como población y, a su vez, los ciliados se ven beneficiados por el crecimiento de las bacterias y los flagelados para aumentar su población. Asimismo, los flagelados, ciliados y zooplancton tuvieron una correlación positiva con la materia orgánica disuelta, lo que nos indica que todos los niveles de la trama trófica microbiana están sustentados sobre el incremento de la concentración de compuestos de carbono disueltos.

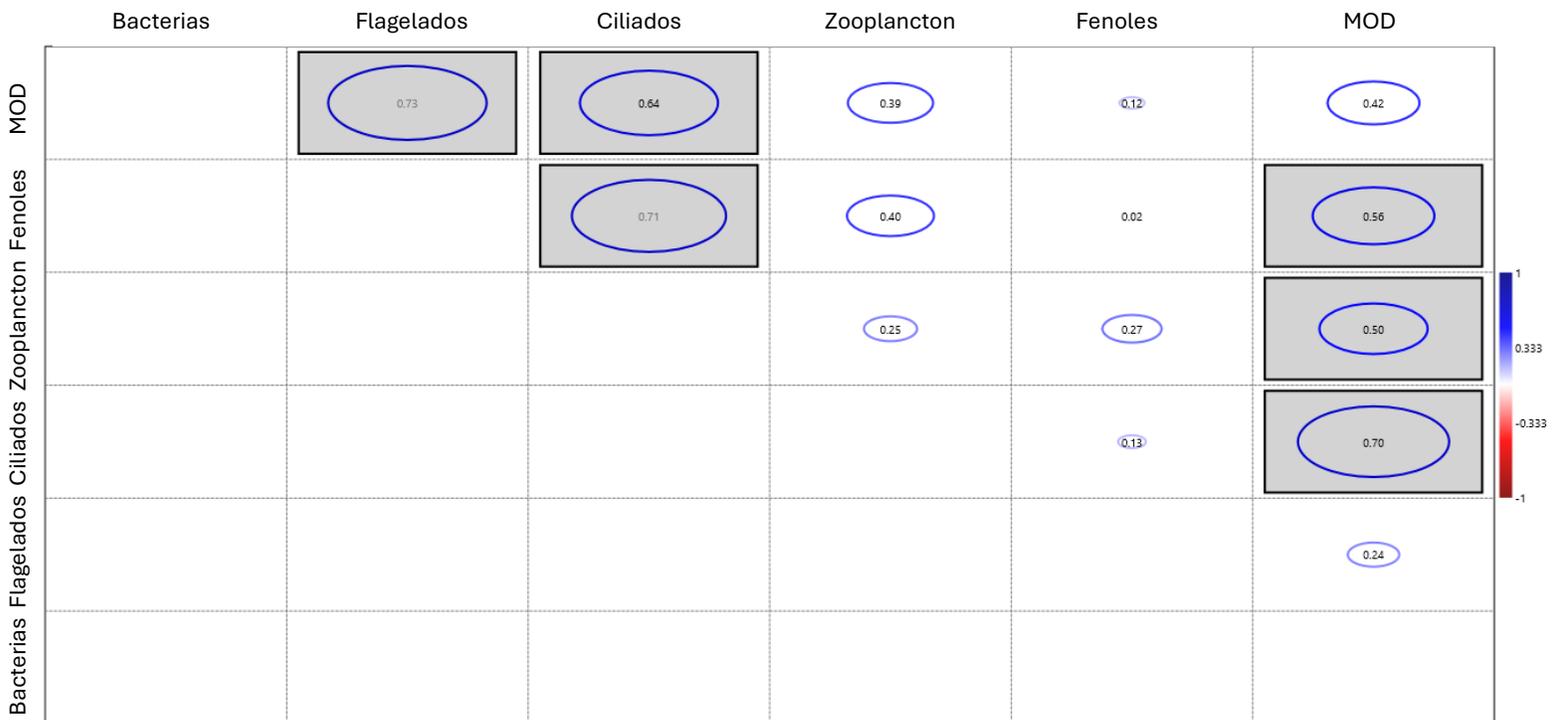


Figura 16. Análisis de correlación de Spearman entre la red trófica microbiana, el zooplancton, los fenoles y la MOD en el experimento de laboratorio. Los cuadros en color gris señalan correlación de moderada a fuerte.

Experimento de mesocosmos

La tabla 6 muestra las mediciones de las variables ambientales obtenidas en las nueve unidades experimentales, donde se puede observar que el oxígeno disuelto varió entre los 5.9 y 7.1 mg.L⁻¹, siendo la más baja en las unidades experimentales con ausencia de la macrófita y el registro más alto con presencia de 1g.L⁻¹ de *S. pectinata*; por otro lado, la conductividad osciló entre 409 a 535 µS.cm⁻¹, de igual forma siendo la medición más alta en presencia de la planta acuática; la temperatura medida se encontró entre 16.3 y 16.8, siendo muy similar entre unidades experimentales; la variación en la concentración de hidrogeniones entre las unidades fue de menos de un valor; el valor más alto de la clorofila fue de 7 µg.L⁻¹, medido en las unidades experimentales con 1g.L⁻¹ de la hidrófita y la medición más baja fue de 2.2 µg.L⁻¹, en las unidades experimentales con ausencia de la planta; finalmente, los nutrientes se mantuvieron en concentraciones bajas. Siendo el mínimo de 0.9 mg.L⁻¹ y el máximo de 1 mg.L⁻¹ para el fósforo total para el nitrógeno total osciló entre 5.4 y 6.3 mg.L⁻¹, con estas diferencias entra las variables ambientales entre tratamientos y a lo largo del tiempo, podemos visualizar que, a lo largo del tiempo, se comportaron de manera similar; el análisis permutacional de varianza (PERMANOVA) de una vía con distancias euclidianas arrojó que no existían diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos y entre los muestreos realizados, con una $F = 0.026$ y un valor de $p > 0.05$ (ver Tabla 7).

A pesar de que no existieron diferencias significativas y que las unidades experimentales se comportaron muy similares, por las condiciones presentes en la zona de canales, todas las variables ambientales tuvieron valores mayores en el tratamiento con 1g.L⁻¹ de la macrófita, por el contrario, el tratamiento control tuvo las mediciones más bajas.

Las variables que hay que enfatizar es el oxígeno disuelto, la conductividad y el nitrógeno total. La primera de ellas corresponde a lo que la teoría menciona, pues en zonas donde se encuentra un productor primario, como lo es *S. pectinata*, existirán mayores concentraciones de este gas debido al proceso de fotosíntesis. Las dos variables restantes también se comportaron de manera adecuada a lo reportado en otras investigaciones, pues en presencia de hidrófitas, al descomponerse, comienzan a

secretar materia orgánica disuelta, además, se conoce que exudan nitratos que tienen una repercusión en las concentraciones de nitrógeno total.

Al haber poca concentración de nutrientes, la clorofila *a* también estuvo en menor concentración y en las muestras observadas por microscopía no se encontró alta densidad de fitoplancton, estando dominados por diatomeas penales en las unidades experimentales donde estuvo presente la macrófita.

Las diferencias en la temperatura entre las unidades experimentales son por la ubicación de los mesocosmos, las unidades experimentales de la 1 a la 4 se colocaron en la parte poniente (pegados a la pared de la Cantera Oriente), las cinco unidades experimentales restantes estuvieron colocadas en la parte oriente (pegadas al sendero de la Cantera Oriente) y normalmente, por la trayectoria del sol, estas cinco últimas estuvieron expuestas por más tiempo a la radiación solar.

Tabla 6. Valores promedio de las variables ambientales registradas en diferentes momentos y medidas en las nueve unidades experimentales a lo largo del experimento en campo con su desviación estándar. Los colores indican los tratamientos de las unidades experimentales (azul=1g.L⁻¹ de *S. pectinata*, rosas=2g.L⁻¹ y lilas=control).

	UE1	UE2	UE3	UE4	UE5	UE6	UE7	UE8	UE9
[O₂] (mg.L⁻¹)	6.4±0.8	5.9±1.3	6.6±1.6	6.1±0.8	6.4±1.2	7.1±1.4	6.5±1.2	6.9±1.2	6.4±1.1
Cond. (μS.cm⁻¹)	409.6±115.7	469.4±29.9	474.3±19.7	535.2±140.7	466.8±10.1	482.8±9.5	485.0±10.6	483.7±10.9	484.1±9.4
°C	16.8±0.7	16.3±0.2	16.6±0.2	16.7±0.1	16.8±0.1	16.6±0.1	16.6±0.2	17.1±0.3	17.4±0.3
pH ([-log H⁺])	7.1±0.5	7.5±0.3	7.8±0.3	7.6±0.4	7.1±0.5	7.3±0.4	7.5±0.4	7.6±0.3	7.6±0.3
Chl a (μg.L⁻¹)	3.5±2.1	2.2±1.4	2.7±2.4	2.7±2.1	3.9±2.9	7.0±6	3.2±1.7	4.2±2.8	3.4±1.9
P (mg.L⁻¹)	1.0±0.5	1.0±0.6	0.9±0.4	0.9±0.3	1.0±0.5	0.9±0.4	0.9±0.4	0.9±0.4	0.9±0.4
N (mg.L⁻¹)	5.4±0.5	5.8±1.1	6.2±0.4	5.7±0.6	5.4±0.9	5.9±0.8	6.0±1.3	6.4±1.2	6.3±0.9

Tabla 7. Análisis permutacional de varianza (PERMANOVA) de las variables ambientales en las nueve unidades experimentales del experimento en campo.

PERMANOVA	
Permutaciones <i>N</i>	9999
Suma de cuadrados total	8312
Suma de cuadrados entre grupos	8240
<i>F</i>	0.02604
<i>p</i> (significancia)	0.9006

En las unidades experimentales 4, 5 y 8 se colocaron sensores de medición de luz y temperatura (HOBO), la colocación fue al azar tratando de abarcar las tres condiciones (la ausencia y presencia de macrófita) y se observa que la intensidad de luz fue muy similar en las tres condiciones, cambiando solo un poco en la unidad experimental 4, pues esta se encontraba en la zona poniente del área de estudio y esta zona está pegada a la pared de la Cantera, lo que les generó mayor sombra.

En la Figura 21 se observa el análisis de escalamiento multidimensional no métrico realizado para los mesocosmos. Para su obtención se utilizaron las variables ambientales y las densidades de los organismos (bacterias, flagelados, ciliados y zooplancton), con un valor de estrés de 0.1, que mientras más lejano esté de 1, mejor será la veracidad del análisis, y la suma de los valores de los ejes 1 y 2 es de 1; para un mejor entendimiento e interpretación del análisis estadístico se colocaron claves, donde UE=Unidad Experimental, nn=número de unidad experimental y número de muestreo. En este estadístico se pueden ver las agrupaciones de las unidades experimentales que tuvieron una mayor relación positiva con el pH y el oxígeno disuelto (UE11, 14, 21, 23, 24, 34, 44, 51, 53, 62, 63, 64, 73, 84 y 94), las cuales corresponden, en su mayoría, a los tratamientos con 1 y 2 gr.L⁻¹ de la hidrófita, aunque también seis unidades experimentales del grupo control se observaron con afinidad a estas variables ambientales, asimismo, estas 15 UE tuvieron una relación negativa con el fósforo total.

Por otra parte, las unidades experimentales 41, 54, 74 y 91, de las cuales dos de ellas corresponden al grupo control y dos a los tratamientos con planta, tuvieron una relación positiva con nitrógeno total, clorofila a y temperatura, y a su vez negativa con la materia orgánica disuelta (MOD). En el cuadrante inferior izquierdo se observan las cajas que tuvieron una relación positiva con el fósforo y negativa con el oxígeno disuelto y el pH, las cuales fueron 12, 13, 61, 71, 73 y 81, de estas, cuatro corresponden a tratamientos con planta y dos al grupo control. Finalmente, las 11 unidades experimentales restantes tuvieron una relación positiva con la materia orgánica disuelta y negativa con el nitrógeno y la clorofila a, nueve de estas eran de los grupos con macrófita y las otras dos al grupo control.

En la misma figura, se observa la disposición de los grupos biológicos; las bacterias no tienen relación con alguna de las variables ambientales pues se mantienen en el centro del plano cartesiano, los flagelados tienen más afinidad con el nitrógeno y la clorofila a y menos con la materia orgánica disuelta; mientras que, los ciliados y el zooplancton tiene una mayor afinidad con el pH y la concentración de oxígeno disuelto, y una relación negativa con el fósforo.

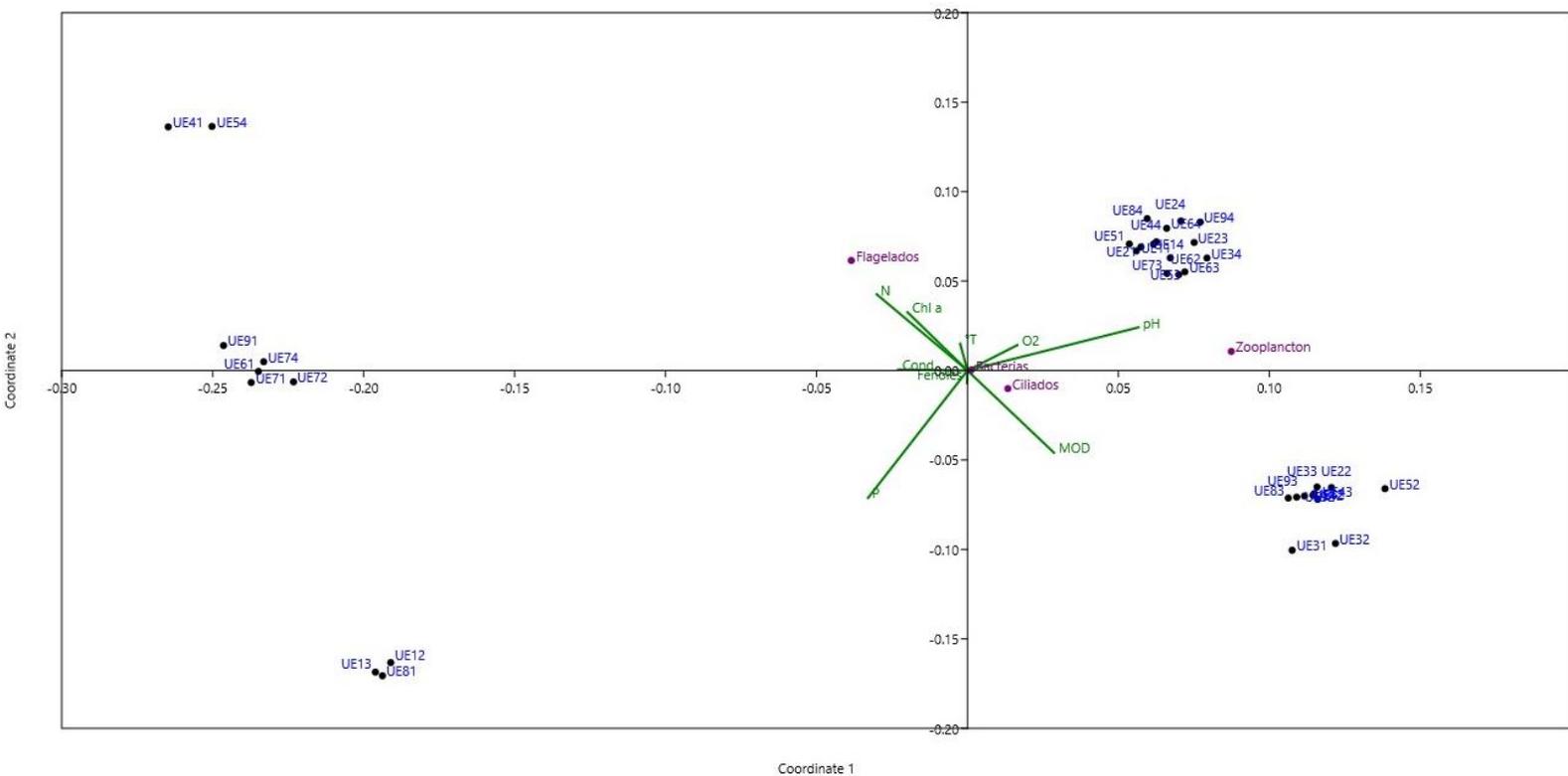


Figura 17. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico realizado para los cuatro muestreos a todas las variables ambientales y biológicas. Se optó por la colocación de claves para un mejor entendimiento del análisis (UE=Unidad Experimental, nn=número de unidad experimental y número de muestreo).

En el estado inicial, todos los microorganismos estuvieron prácticamente ausentes, pero con el paso de los días su abundancia fue en aumento, como se puede observar en la Figura 18 donde se encuentra representada la densidad de bacterias a lo largo de los 29 días que duró el experimento en mesocosmos; se omitió la semana en que se colocaron las cajas pues la presencia de estos organismos fue muy baja y hasta nula. A partir de los siete días las bacterias fueron aumentando, su abundancia alcanzó su máximo entre los 21 y 29 días, que fueron los últimos dos muestreos del experimento. La densidad de bacterias en el grupo control (UE 2, 5 y 7) fue menor a las unidades experimentales que sí tuvieron macrófita, seguido del grupo con una concentración de 1 g.L^{-1} de *S. pectinata* y finalmente las UE que presentaron mayor densidad de bacterias fueron las que contenían 2 g.L^{-1} de la planta acuática. Las unidades experimentales que alcanzaron la máxima densidad de bacterias a los 21 y 29 días ($3 \times 10^5 \text{ cels.mL}^{-1}$) fueron las UE3 y 9, que forman parte del grupo en donde se colocaron 15 gramos de la hidrófita sumergida.

Aunque las gráficas de densidades bacterianas muestran una tendencia a que el grupo con la menor cantidad de macrófita (15 g.L^{-1}) es la que más crecimiento bacteriano provocó, la prueba de Kruskal-Wallis arrojó que no existían diferencias significativas entre unidades experimentales, con un valor de $H = 1.654$ con un valor de significancia de $p > 0.05$ (Tabla 8); por otro lado, en la gráfica BoxPlot (Figura 19), se aprecia que las tres medianas se comportan de formas similares, concluyendo que no existe diferencia significativa entre los tratamientos.

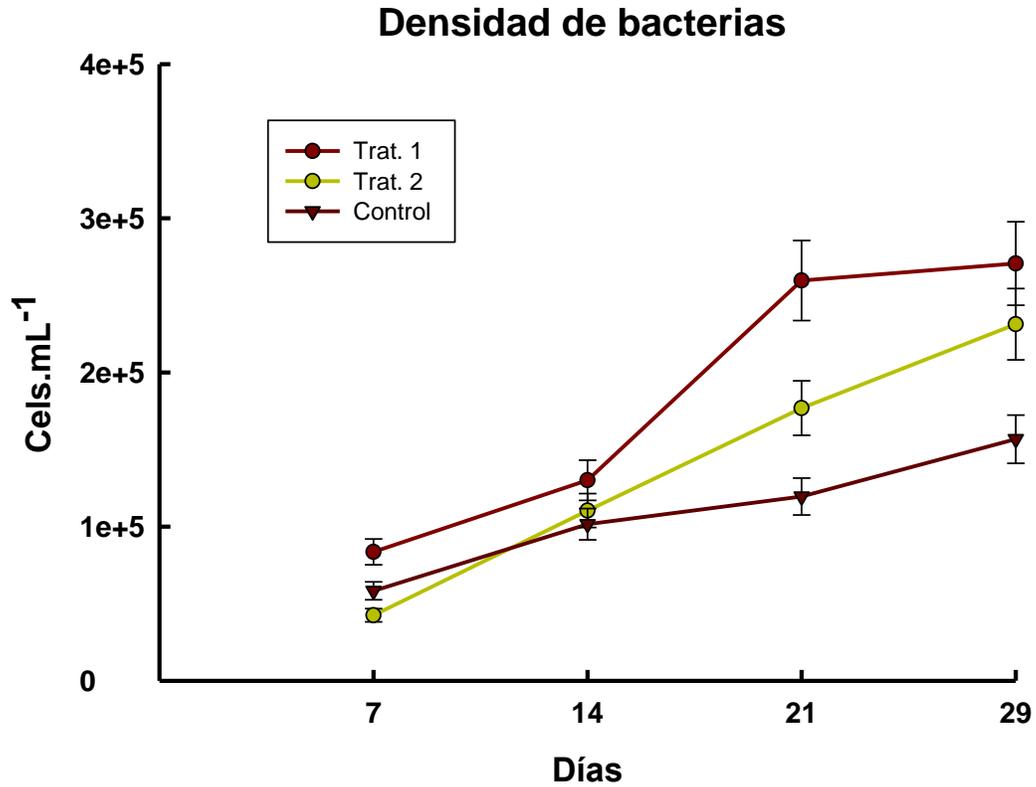


Figura 18. Variación temporal de las densidades bacterianas durante el experimento en campo (mesocosmos) en los tres tratamientos: 1 g.L⁻¹, 2 g.L⁻¹ y control.

Tabla 8. Prueba de Kruskal-Wallis realizada para analizar la variación en la densidad bacteriana a lo largo del experimento en campo.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi²)	1.654
H_c (corregido)	1.654
p (significancia)	0.4374

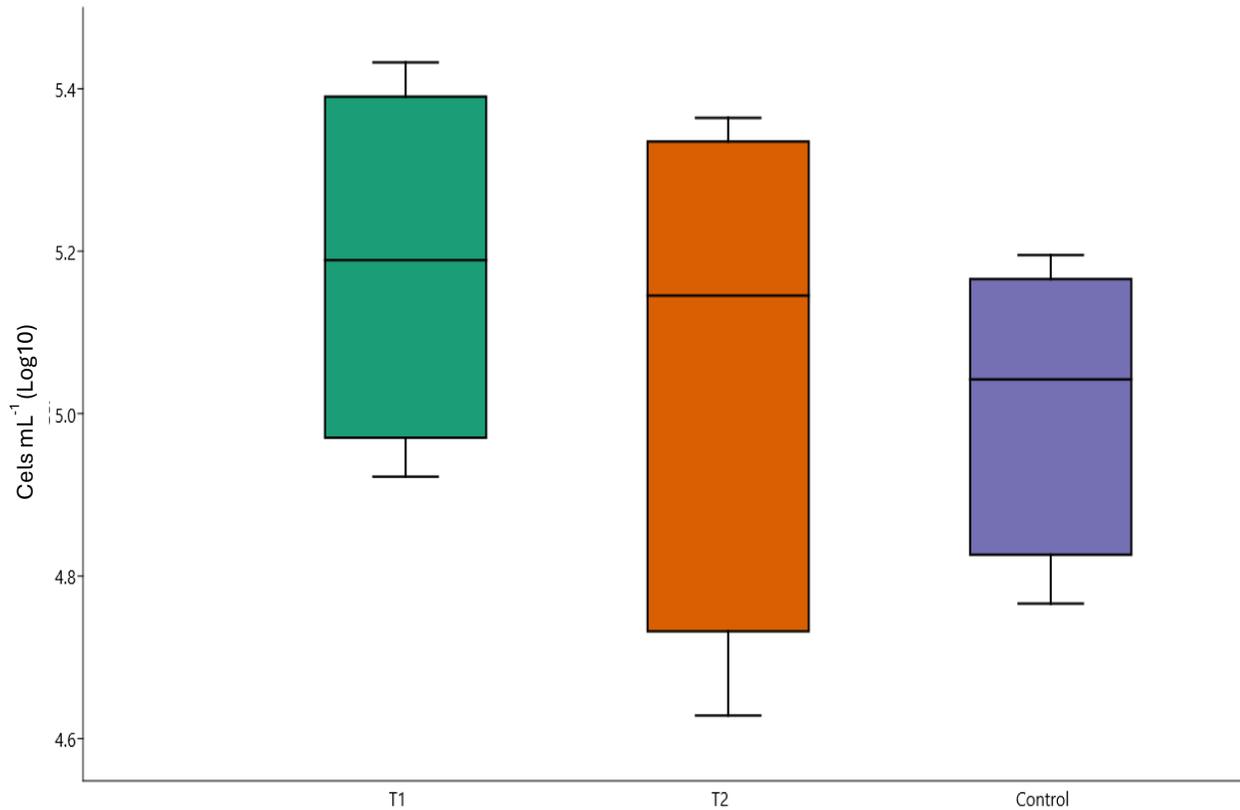


Figura 19. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades bacterianas transformadas a Log10 a lo largo del experimento en campo en los tres tratamientos: 1 g.L⁻¹, 2 g.L⁻¹ y control.

La densidad de organismos del siguiente nivel de la trama trófica, es decir, los flagelados heterotróficos, siguió una tendencia similar a las bacterias, pues en las cajas de los mesocosmos no existió presencia de estos hasta el séptimo día, para después disminuir a los 14 y 21 días y finalmente alcanzar su densidad máxima a los 29 días. El grupo control fue el que más densidad presentó a lo largo del experimento, seguido del tratamiento 1 y finalmente el tratamiento 2, esto se puede observar en la Figura 20. El análisis estadístico de Kruskal-Wallis (Tabla 9), con un valor de $H = 0.9615$ y con un nivel de significancia de $p > 0.05$ demuestra que no existieron diferencias significativas entre los tres tratamientos; lo que es reafirmado por las gráficas de caja y bigote (Figura 21), donde se observa que las medianas del tratamiento 1 y el control están más cercanas entre sí que con el tratamiento 2, pero las líneas de error del tratamiento con más cantidad de macrófita se sobreponen con las cajas.

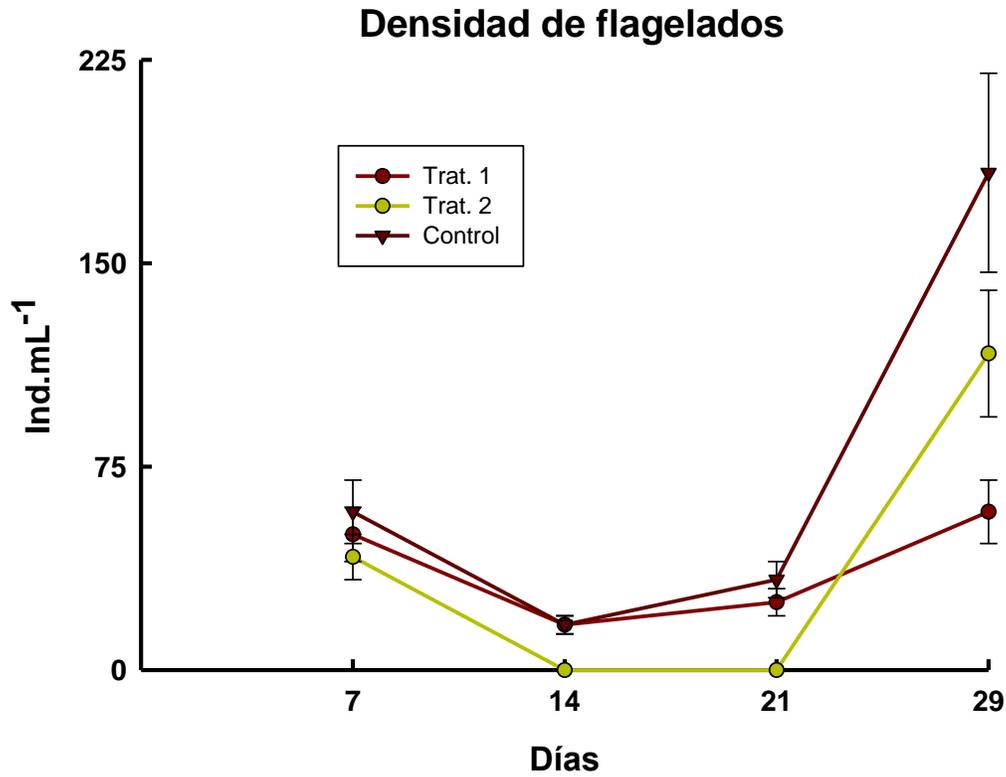


Figura 20. Variación temporal de las densidades de flagelados durante el experimento en campo (mesocosmos) en los tres tratamientos: 1 g.L⁻¹, 2 g.L⁻¹ y control.

Tabla 9. Prueba de Kruskal-Wallis realizada para la densidad de flagelados a lo largo del tiempo en los mesocosmos.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi²)	0.9615
H_c (corregido)	0.9717
p (significancia)	0.6152

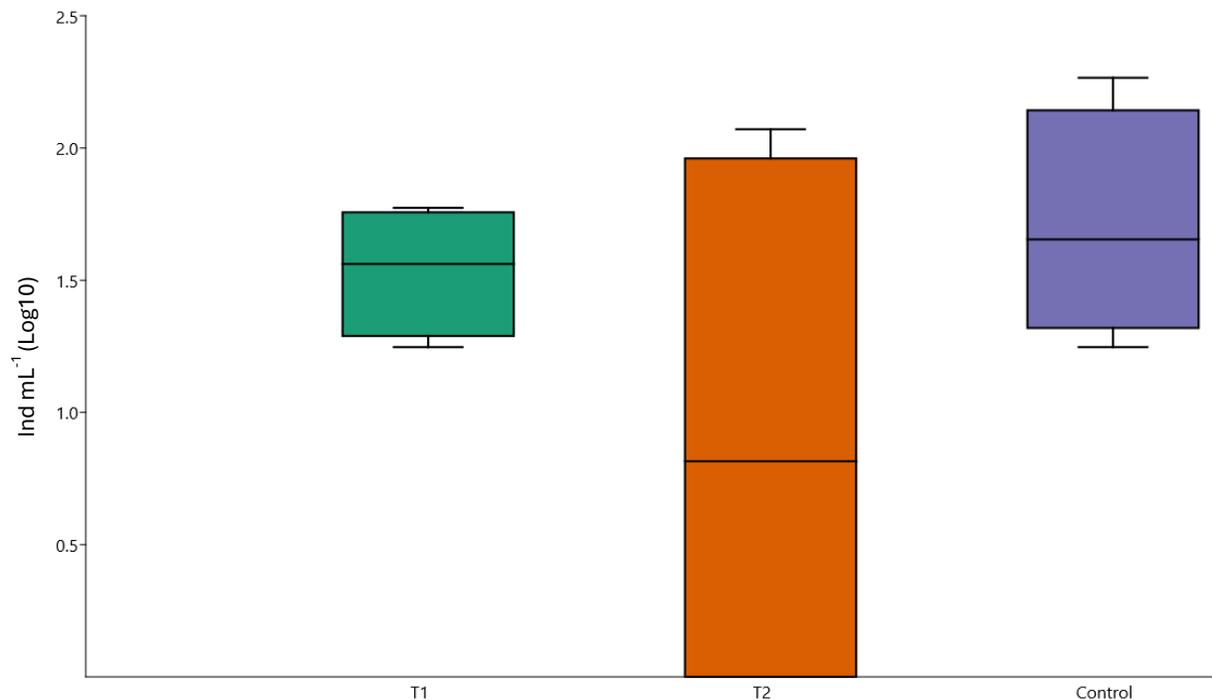


Figura 21. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades de flagelados transformadas a Log10 a lo largo del experimento en campo en los tres tratamientos: 1 g.L⁻¹, 2 g.L⁻¹ y control.

Por otro lado, en el caso de los ciliados, la tendencia en el aumento a lo largo del experimento fue diferente, pues, como se muestra en la Figura 22, el tratamiento que tuvo mayor densidad de estos protistas fue la que tenía una mayor concentración de la macrófita (2 g.L⁻¹), alcanzando el máximo en el día 14 del experimento, pero nunca se vio reducida su presencia en esta unidad experimental. Los géneros que estuvieron presentes a lo largo del experimento fueron *Halteria* y *Paramecium*, al igual que en los experimentos de laboratorio, aunque también existió presencia de *Stylonychia*, *Monodinium* y *Vorticella* (este último de hábito sésil). Algo que hay que resaltar es la poca densidad de ciliados en el tratamiento control, excepto a los 21 días, cuando la densidad se incrementó ligeramente y alcanzó su valor máximo.

De igual forma que las bacterias y flagelados, la prueba de Kruskal-Wallis no arrojó diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla 10) con un valor de $H = 2.2$ y con $p > 0.05$, aunque en las gráficas de densidades y de Boxplot (Figura 23) se ve una tendencia a una mayor densidad de ciliados en presencia de la macrófita. Otra razón de

esto puede ser la presencia de rotíferos del género *Lecane*, *Lepadella* y *Mytilina*, y de estadios larvales y juveniles de copépodos, que pueden competir por el alimento con los ciliados, o bien como en el caso de los copépodos, alimentarse directamente de ellos.

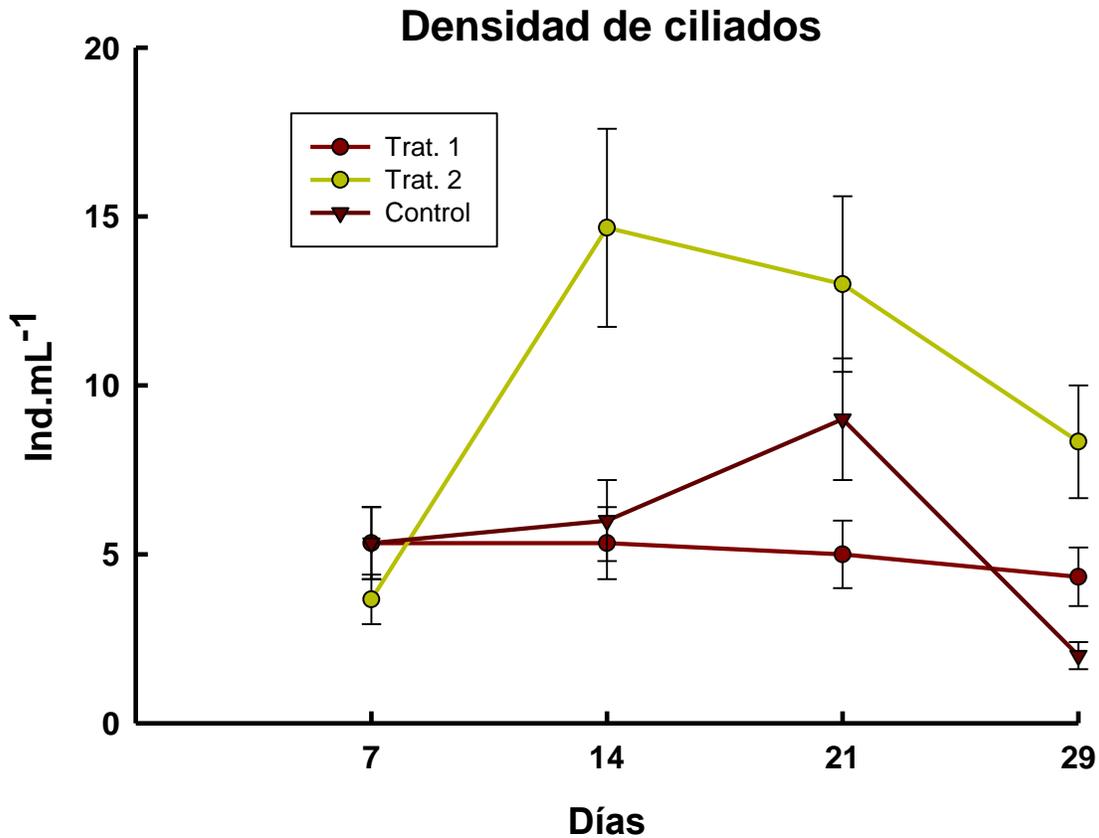


Figura 22. Variación temporal de las densidades de ciliados durante el experimento en campo (mesocosmos) en los tres tratamientos: 1 g.L⁻¹, 2 g.L⁻¹ y control.

Tabla 10. Prueba de Kruskal-Wallis entre los dos tratamientos y el control realizada para analizar la variación en la densidad de ciliados a lo largo del experimento en campo.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi ²)	2.192
H _c (corregido)	2.223
p (significancia)	0.329

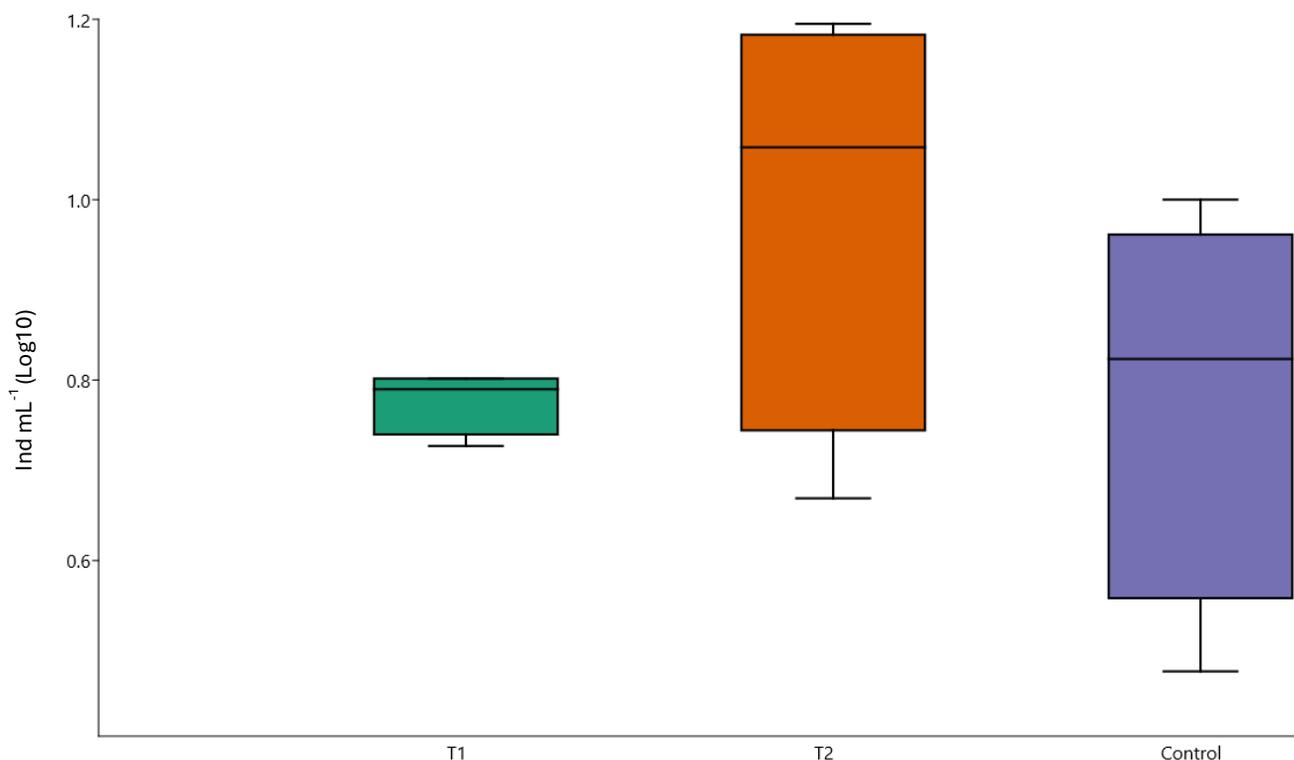


Figura 23. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades de ciliados transformadas a Log10 de $n + 1$ a lo largo del experimento en campo en los tres tratamientos: 1 g.L^{-1} , 2 g.L^{-1} y control.

Para el zooplancton, se observó que el grupo dominante y más diverso fueron los rotíferos, estando estos presentes en las unidades experimentales con planta acuática (Figura 24). Los géneros dominantes fueron *Lecane*, *Lepadella*, *Mytilina* y otras especies raras como *Trichotria tetractis*, *Colurella uncinata* y *Cephalodella ventripes*. Todos estos géneros y especies normalmente se distribuyen en la zona litoral, principalmente asociados a las macrófitas, y se alimentan de perifiton o materia orgánica particulada. Estos organismos pertenecientes al zooplancton pudieron tener una influencia en la densidad tanto de bacterias, flagelados y ciliados, ya sea consumiéndolos o bien siendo competidores por el alimento. Las mayores densidades de rotíferos se observaron en el tratamiento 2 a los 14 días, con 18000 Ind.L^{-1} .

Por otra parte, los otros grupos pertenecientes al zooplancton como los cladóceros y copépodos no estuvieron en gran densidad como los rotíferos; sin embargo, sí existió presencia de pulgas de agua pequeñas del género *Chydorus*, algunos estadios larvales

y juveniles de copépodos ciclopoideos, e incluso, se observaron ácaros acuáticos. Se conoce que este género de cladóceros es de hábitos litorales y se alimenta del perifiton. De forma similar, los estadios larvales y juveniles de copépodos ciclopoideos se distribuyen tanto en la zona limnética como en la litoral, alimentándose de fitoplancton o de materia orgánica en descomposición. Por otra parte, los hábitos de los ácaros son litorales y de un carácter depredador, controlando densidades de organismos como los cladóceros y rotíferos. Cabe destacar que las larvas y juveniles de copépodos ciclopoideos se encontraron en todas las unidades experimentales, esto puede ser explicado por su ciclo reproductivo, ya que los copépodos ponen muchos huevos durante la mayoría de su ciclo de vida y se han considerado el grupo dominante del zooplancton, gracias a su amplia dispersión y capacidad natatoria, además de ser depredadores en su estadio adulto.

Las mayores densidades alcanzadas por los copépodos fueron a los 14 y 29 días del experimento y se obtuvieron en el tratamiento control y en el tratamiento 1 (con 27,000 y 36,000 Ind.L⁻¹ respectivamente), cabe destacar que estos organismos se encuentran de manera natural en este tipo de sistema acuático: sin embargo, se demuestra que al haber un sustrato proveedor de materia orgánica y que permite el establecimiento de la trama trófica microbiana aumenta su densidad y a la vez disminuyen la densidad de otros componentes de la red trófica microbiana.

La prueba de Kruskal-Wallis (Tabla 11) y la gráfica Boxplot (Figura 25) para observar diferencias significativas entre unidades experimentales, arrojaron que no existieron diferencias significativas entre las unidades experimentales ($p=0.64$), a pesar de que estos microorganismos estuvieron presentes en mayor densidad y diversidad en los tratamientos con *S. pectinata*.

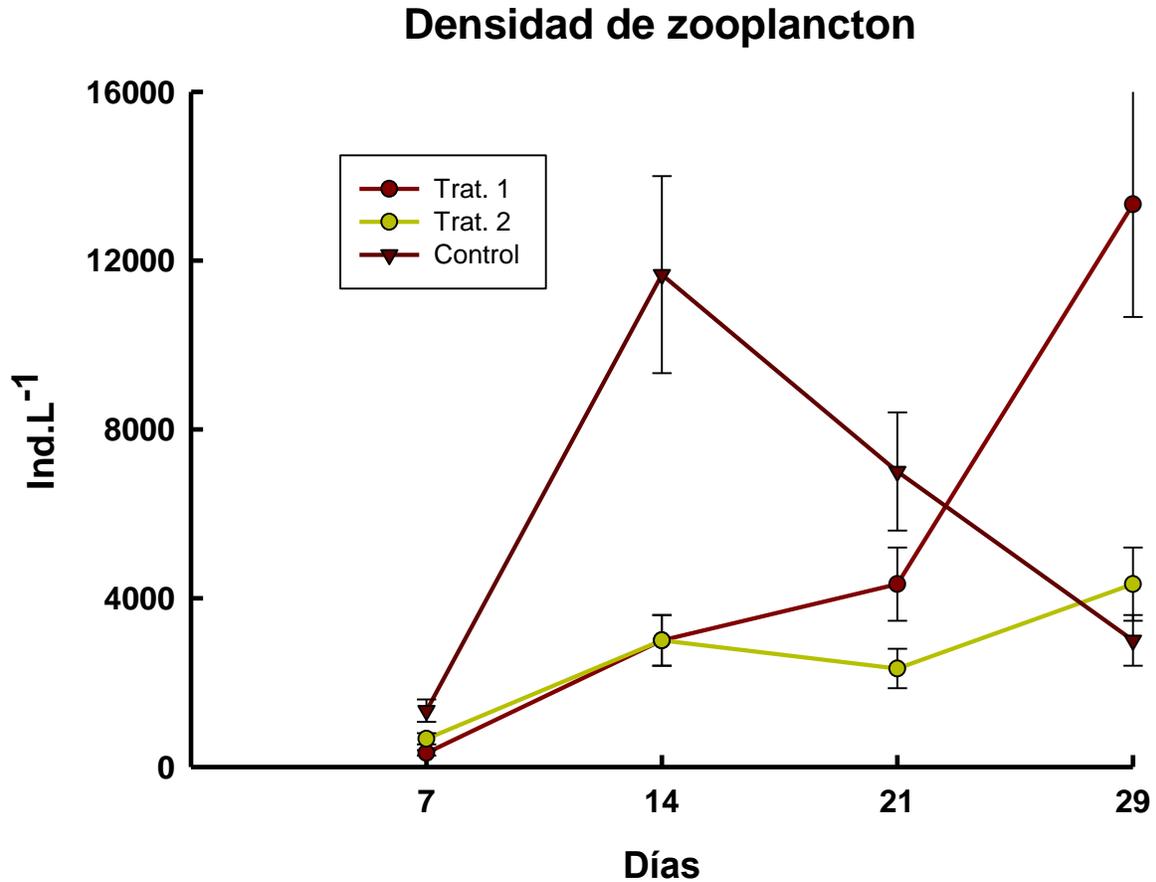


Figura 24. Variación temporal de las densidades del zooplancton (rotíferos, cladóceros, copépodos y Ácaros) durante el experimento en campo (mesocosmos) en los tres tratamientos: 1 g.L⁻¹, 2 g.L⁻¹ y control.

Tabla 11. Prueba de Kruskal-Wallis realizada para analizar la variación en la densidad del zooplancton a lo largo del experimento en campo.

Prueba de Kruskal-Wallis para medianas iguales

H (chi²)	0.9327
H_c (corregido)	0.9493
p (significancia)	0.6221

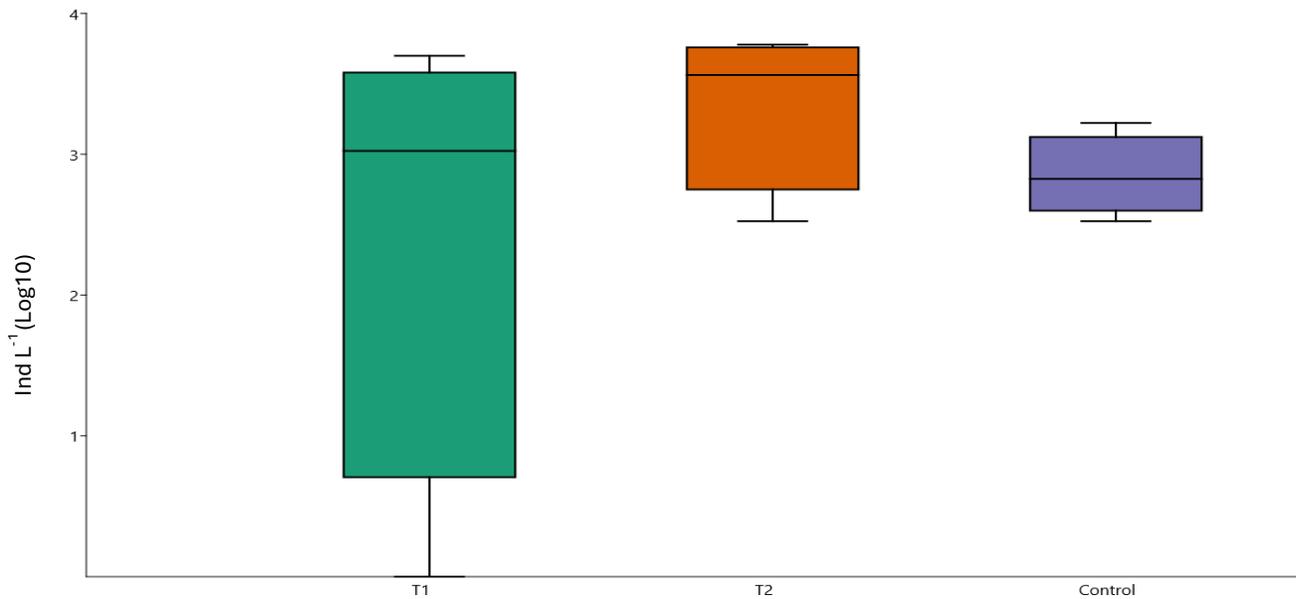


Figura 25. Diagrama de caja y bigote (boxplot) mostrando las densidades del zooplancton transformadas a Log10 de $n + 1$ a lo largo del experimento en campo en los tres tratamientos: 1 g.L⁻¹, 2 g.L⁻¹ y control.

La concentración de fenoles en las nueve unidades experimentales fue similar, pues no se observó una diferencia significativa visual (Figura 26), siendo casi la misma concentración a lo largo de todos los días que duró el experimento, alcanzando la mayor concentración la unidad experimental 9, perteneciente al tratamiento 1 (con 1 g.L⁻¹ de macrófita), y se observó una tendencia a la reducción de los fenoles conforme iban pasando los días del experimento.

Concentración de fenoles

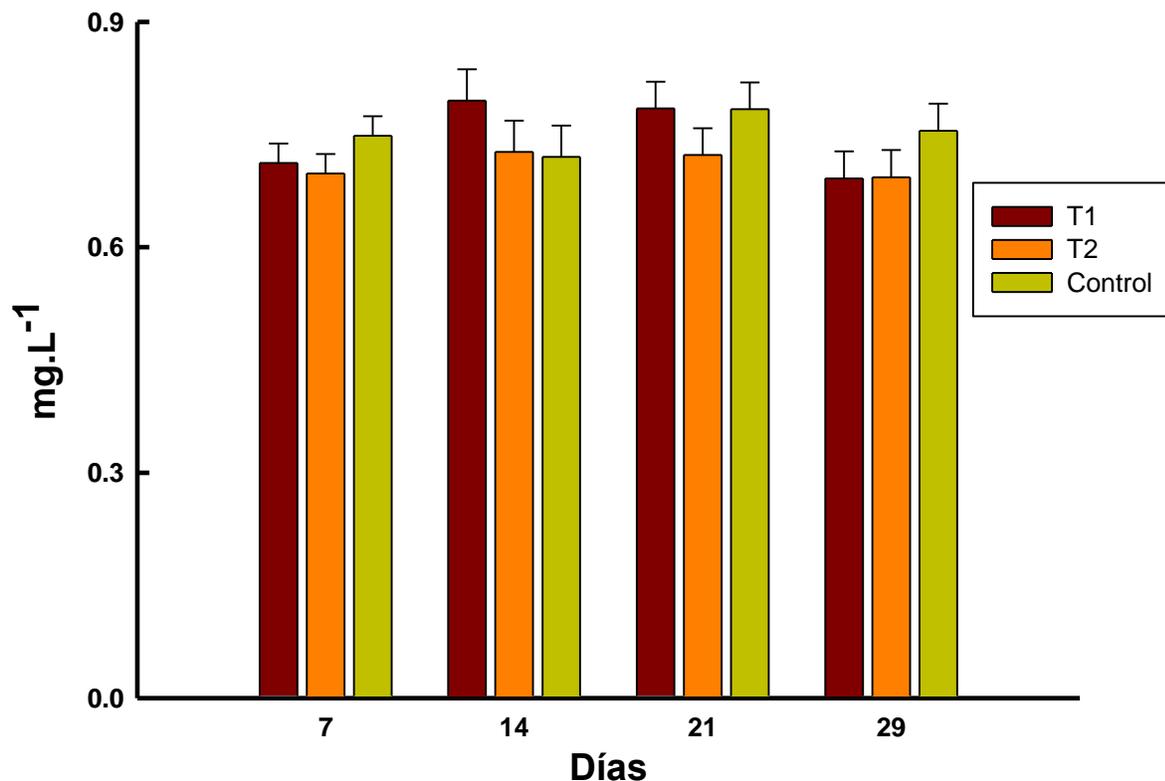


Figura 26. Variación temporal de la concentración de fenoles (mg.L^{-1}) durante el experimento en campo (mesocosmos) producidos por *S. pectinata*.

Asimismo, la materia orgánica disuelta, medida por absorbancia a una longitud de onda de 285 nanómetros (Figura 27) no tuvo una diferencia visualmente significativa entre tratamientos pues se comportó de manera muy similar en todas las unidades experimentales a lo largo del tiempo, alcanzando la máxima absorbancia a los 14 días en el tratamiento 1 (1 g.L^{-1} de planta acuática), lo cual se asemeja a lo mostrado anteriormente en la gráfica de concentración de fenoles, lo que nos estaría dando idea que los fenoles son los mayores componentes de la materia orgánica disuelta.

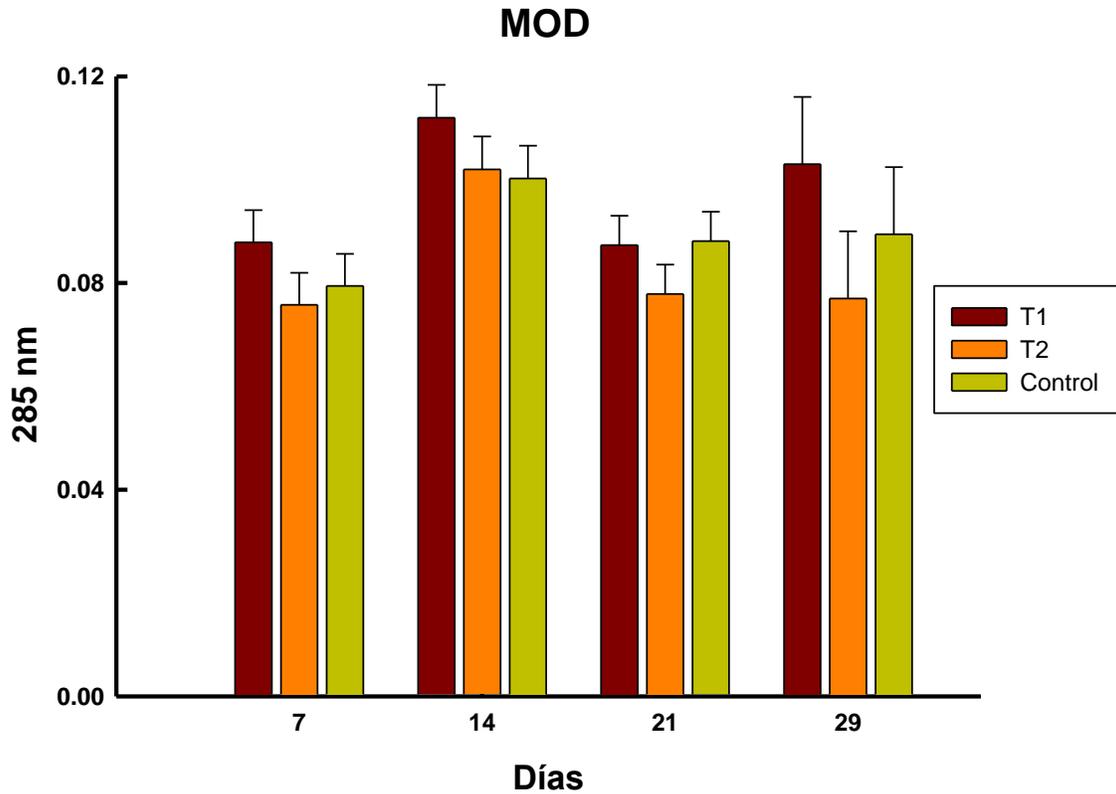


Figura 27. Variación temporal de la absorbancia a 285 nm durante el experimento en campo (mesocosmos) producidos por *S. pectinata*.

A diferencia de lo mostrado en los experimentos de laboratorio, en el experimento en condiciones naturales se observó con las gráficas descritas, y los análisis estadísticos, que no existieron las mismas tendencias estadísticamente significativas en el crecimiento de la red trófica microbiana. El PERMANOVA realizado con las variables ambientales (Tabla 12) arrojó un valor de F de 0.65 y una significancia de $p > 0.05$; el PERMANOVA entre los organismos de las nueve unidades experimentales (Tabla 13) con un valor de F de 1.16 y un valor de significancia de $p > 0.05$, y el análisis de similitud entre los grupos de organismos con una R de 0.05 y un valor de $p > 0.05$ (Tabla 14); sin embargo, comparando ambos experimentos, en el estudio en campo existió mayor riqueza de especies de rotíferos (al menos seis especies), estadios larvales y juveniles de copépodos y cladóceros del género *Chydorus*, los cuales en su mayoría son de hábito litoral.

Tabla 12. Análisis permutacional de varianza entre las variables físicas y químicas de los mesocosmos, con un valor de $p > 0.05$.

PERMANOVA

Permutaciones <i>N</i>	9999
Suma de cuadrados total	1.384E05
Suma de cuadrados entre grupos	1.304E05
<i>F</i>	0.6542
<i>p</i> (significancia)	0.7476

Tabla 13. Análisis permutacional de varianza entre las variables biológicas de los mesocosmos, con un valor de $p > 0.05$.

PERMANOVA

Permutaciones <i>N</i>	9999
Suma de cuadrados total	8.427
Suma de cuadrados entre grupos	6.267
<i>F</i>	1.163
<i>p</i> (significancia)	0.3194

Tabla 14. Análisis de similitud entre las variables biológicas de los mesocosmos, con un valor de $p > 0.05$.

PERMANOVA

Permutaciones <i>N</i>	9999
Suma de cuadrados total	300
Suma de cuadrados entre grupos	317
<i>F</i>	0.05388
<i>p</i> (significancia)	0.218

El análisis de correlación de Spearman (Figura 41), con un nivel de significancia de $p < 0.05$, muestra la correlación positiva entre la concentración de los fenoles y la materia orgánica disuelta (MOD), es decir, cuando la concentración de fenoles aumentaba o disminuía, la materia orgánica (medida en absorbancia) seguía el mismo patrón a lo largo de lo que duró el experimento en las nueve unidades experimentales. A pesar de que se sabe que las bacterias son las principales degradadoras de la materia orgánica disuelta y que los fenoles son parte de ella, en la correlación no se observó una relación significativa entre las bacterias y estos compuestos orgánicos.

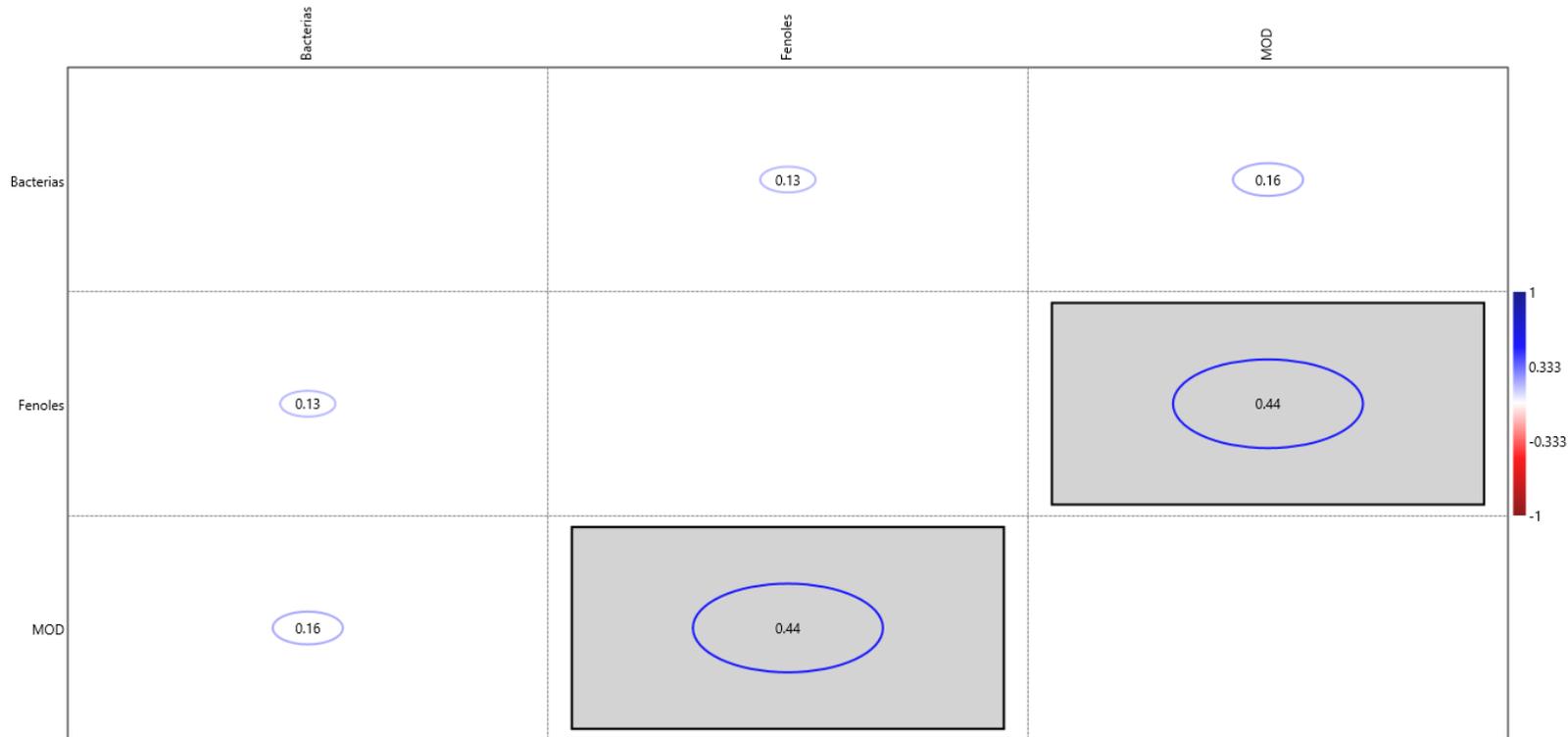


Figura 28. Análisis de correlación de Spearman entre las bacterias, los fenoles y la MOD de los mesocosmos. Los cuadros en color gris señalan correlación moderada.

Discusión

Las plantas acuáticas, en especial las sumergidas, a lo largo de su ciclo de vida y conforme se van descomponiendo van liberando nutrientes y materia orgánica que pueden provocar un cambio en la calidad de agua, así como un decremento en el oxígeno disuelto (Zhang *et al.*, 2018a; Chen y Wang, 2019; Zhang *et al.*, 2022); sin embargo, esta materia orgánica, en especial materia orgánica disuelta y nutrientes, es aprovechable inicialmente por las bacterias, y luego por otros componentes de la red trófica microbiana como son los flagelados heterotróficos y los ciliados. Asimismo, cuando las macrófitas se descomponen, llegan a exudar mayor cantidad de compuestos fenólicos que pueden llegar a ser tóxicos para el ambiente, pero los microorganismos (bacterias) son capaces de descomponer estos fenoles en compuestos más inofensivos, como el metano, el CO₂ y agua (Sikhakhane, 2001; Kargi *et al.*, 2005). Con esto, podemos decir que las bacterias son organismos clave y son la base de la red trófica; además, se ha observado un crecimiento mayor del bacterioplancton en presencia de macrófitas, siendo lo normal 10⁵

células por mililitro en condiciones oligotróficas y 10^7 células por mililitro en condiciones eutróficas o hasta 1×10^8 cels.mL⁻¹ (Pedrós-Alió, 1989; Fermani *et al.*, 2013; Somogyi *et al.*, 2022). Esto último corresponde a lo obtenido en este trabajo, tanto para lo obtenido en los experimentos en laboratorio como para las unidades experimentales colocadas en campo, pues la densidad máxima observada en el experimento en laboratorio fue de 1.3×10^6 cels.mL⁻¹ en el tratamiento con la macrófita y en promedio entre réplicas fue mayor a 10^5 células por mililitro, mientras que para el tratamiento control (en ausencia de *S. pectinata*) hubo un promedio de densidad de 2.4×10^3 cel.mL⁻¹. Por otro lado, en los mesocosmos el máximo observado fue de 2.7×10^5 , a pesar de ser menor a lo observado en condiciones más controladas se encontró por encima del intervalo reportado por Sigee en 2005a, donde menciona que la densidad normal observada en ríos y lagos es de entre 100 y 10^8 cels.mL⁻¹, por lo que podemos decir que las densidades encontradas se ajustan a lo observado por otros autores en un intervalo amplio de ambientes.

En 2019, de Melo *et al.*, observaron y sugieren que la densidad y composición de la comunidad bacteriana asociada con la materia orgánica disuelta está relacionada con la calidad de esta, más no con la cantidad, es decir, la comunidad bacteriana prefirió una MOD autóctona pues le es más fácil y rápido de reciclar en el sistema; lo que podría explicar las diferencias en lo encontrado con esta investigación, pues existieron mayores densidades de bacterias en el experimento en condiciones controladas, pues aquí la macrófita fue la única proveedora de MOD cuando esta exudó los compuestos fenólicos y conforme se fue degradando, mientras que, en el experimento en campo, los mesocosmos siempre estuvieron en contacto con el sustrato de la zona de canales y con el flujo del agua, que muy probablemente venía arrastrando sustancias carbónicas de una fuente alóctona y de diferente composición a la producida por *S. pectinata*.

Con la base bacteriana ya establecida en los tratamientos, se pudo observar un crecimiento de los flagelados heterotróficos. Cabe resaltar que en los primeros días de ambos experimentos las densidades de este grupo de organismos fueron muy pequeñas y fue difícil detectarlos con el método propuesto para su conteo; algunos autores han reportado, en ambientes naturales, la abundancia de 100 a 960 ind.mL⁻¹ y hasta 350 mil ind.mL⁻¹ (Gasol *et al.*, 1995; Fermani *et al.*, 2013). Los flagelados dominantes fueron

Bodo, *Spumella* (observados en laboratorio) *Collodictyon* y *Euglena* (observados en los mesocosmos), estos cuatro géneros son comunes en los cuerpos de agua y con alta abundancia, generalmente 10^2 - 10^4 individuos por mililitro (Mathes y Arndt 1995; Arndt *et al.*, 2000). Los valores observados en este estudio, al igual que las bacterias, fueron correspondientes a los observados en condiciones naturales, pero dentro del ámbito más bajo, pues los promedios de los tratamientos fueron mayores a 2.5×10^2 ind.ml⁻¹, siendo la máxima abundancia de 1.8×10^3 , mientras que para el control fue de 1.7×10^2 ind.ml⁻¹. Por otro lado, la mayor densidad de estos organismos para los mesocosmos, fue de 1.83×10^2 en el grupo control en el último día del experimento, aunque en los mesocosmos siempre existió poca abundancia de estos organismos, estando más presentes en el grupo control, probablemente porque la densidad de zooplancton disminuyó mientras que los flagelados aumentaron, lo que nos da un claro ejemplo de que el zooplancton tiene un efecto negativo para los protistas, pues o bien los depredan o los excluyen por competencia (Stoecker y Pierson, 2019).

El objetivo de este estudio no era conocer las especies o riqueza bacteriana presente en la red trófica bacteriana, sino conocer la densidad de los principales grupos pertenecientes a esta y observar cómo se va modificando esta densidad a lo largo del tiempo que se encontraron en contacto con la macrófita; sin embargo, se ha observado que la riqueza bacteriana asociada a *S. pectinata* es mayor que en otras macrófitas, como *Ceratophyllum demersum* e *Hydrilla verticillata* (Wang *et al.*, 2024).

Al igual que los flagelados heterotróficos, los ciliados aparecieron una vez que el bacterioplancton y los flagelados ya estaban establecidos en los sistemas, pues hubo un incremento de este grupo de protistas cuando los flagelados alcanzaron su pico máximo, siguiendo un proceso de sucesión. La densidad de los ciliados se ha asociado al estado trófico (Beaver y Crisman 1982) y Fermani *et al.* (2005), indica que la densidad máxima observada en condiciones naturales es de aproximadamente 1207 ind.mL⁻¹. Al igual que los dos grupos de organismos de niveles inferiores (bacterias y flagelados), los ciliados presentaron valores promedio de entre 27 ind.mL⁻¹ y menos de 60 ind.mL⁻¹, para las réplicas en laboratorio con *S. pectinata*, mientras que el control tuvo un promedio de 4 ind.ml⁻¹ a lo largo del experimento. Los géneros que estuvieron presentes fueron

Tachysoma, *Halteria*, *Trachelophyllum*, *Vorticella*, *Colpoda* y *Paramecium*, mientras que, para los mesocosmos, se añadieron los géneros *Cyclidium*, *Monodinium*, *Euplotes* y, a pesar de que no era del interés del estudio, se observaron organismos pertenecientes al género *Euglypha*, una ameba filamentosa de vida libre que tiene la capacidad de producir testa (Gallegos-Neyra *et al.*, 2014; Tsyganov *et al.*, 2017).

Es bien sabido que los ciliados se alimentan de bacterias, algas unicelulares, flagelados y hasta cianobacterias filamentosas, lo que provoca una importante transformación de materia orgánica muy fina a una talla de partícula más disponible para el metazooplancton (Porter *et al.*, 1979; Johnke *et al.*, 2017), lo que se puede observar en esta investigación tanto en el experimento en laboratorio como en los mesocosmos, pues al aumentar las bacterias y flagelados los ciliados se vieron beneficiados al aumentar su densidad, lo que repercutió en una mejor disponibilidad de recursos para los niveles tróficos superiores, en laboratorio fueron los rotíferos y ostrácodos, y para los mesocosmos los rotíferos, algunos cladóceros de talla pequeña como *Chydorus* y los estadios primarios de los copépodos. Lugo-Vázquez *et al.* (2017) encontraron una densidad máxima de ciliados de 27 ind.mL⁻¹ en uno de los manantiales que aportan agua hacia el canal donde se realizó el experimento, valor similar al mínimo encontrado en este estudio (15 ind.mL⁻¹), esta pequeña diferencia puede deberse a la baja densidad de bacterias y flagelados que sirven como alimento para los ciliados.

Para el caso del zooplancton, la mayor densidad en el experimento en laboratorio fue de 1.4x10⁴ ind.L⁻¹ a los 21 días (Figura 10), disminuyendo después; los organismos pertenecían al género *Lecane* y a la especie *Mytilina mucronata*, ambos géneros de ambientes litorales (Sarma y Nandini, 2017). Por otra parte, la densidad y riqueza específica fue diferente en el experimento en condiciones menos controladas, estando presentes organismos de las especies *Cephalodella ventripes*, *Colurella uncinata*, *Keratella americana*, *Lecane closterocerca*, *L. cornuta*, *L. lunaris*, *L. nana*, *Lepadella patella*, *Trichotria tetractis*, *Squatinella mutica* y rotíferos bdelloideos. La mayoría de las especies encontradas en los mesocosmos corresponden a lo obtenido por González-Gutiérrez (2015); Santiago-Lima (2016); González-Gutiérrez *et al.* (2017), cuyos trabajos estuvieron enfocados en la evaluación de la riqueza y diversidad del zooplancton

presente en los cinco cuerpos de agua que se encuentran en la Cantera Oriente, entre ellos el manantial, que surte de agua a los canales, zona de nuestra investigación. Gilbert en 2022, menciona que por los nichos alimentarios de los rotíferos es posible subdividirlos en cuatro categorías amplias superpuestas, definidas por los tipos y tamaños predominantes de alimentos ingeridos, los cuales son: 1) micrófagos, que se alimentan de agregados orgánicos, detrito, picoplancton y nanoplancton de 2-10 μm ; 2) rotíferos polífagos, los cuales se alimentan de nanoplancton grande y microplancton pequeño (20-50 μm), categoría donde serían ubicados los rotíferos observados en esta investigación; 3) alguívoros macrófagos, que comen algas de 5 a 50 μm ; y 4) omnívoros/depredadores macrófagos, que comen algas de 5 a 250 μm , protozoos y metazoos.

Para explicar la baja abundancia y diversidad de cladóceros en el experimento es posible citar algunos estudios recientes que han demostrado que los crustáceos pertenecientes al zooplancton (cladóceros y copépodos) pueden utilizar el carbono producido por las macrófitas sumergidas, pero este alimento, por sí solo, no puede dar el soporte para el crecimiento y reproducción de estos microcrustáceos, debido a la deficiencia en ácidos grasos insaturados. Pero las plantas acuáticas pueden proveer de manera indirecta estos compuestos al zooplancton, a través del incremento en las poblaciones de nanoflagelados heterotróficos. Los NFH sí son capaces de usar el carbono que obtienen de las macrófitas para sintetizar ácidos grasos insaturados. Cuando los NFH son consumidos por el zooplancton le proporcionan estos importantes elementos nutritivos (Tang et al. 2023). Las condiciones del agua en el sitio del experimento y la baja cantidad de macrófita colocada en los mesocosmos pudo repercutir en la poca densidad y variedad de cladóceros y copépodos presentes en las unidades experimentales.

Diferentes estudios han demostrado el efecto negativo que *Daphnia* tiene sobre la abundancia de los flagelados heterotróficos (i.e. Gasol y Vaqué, 1993; Jürgens y Stolpe, 1995), pero también los rotíferos llegan a tener un fuerte impacto sobre la densidad de los flagelados, provocando una variación en la relación de bacterias-flagelados heterotróficos (Tadonléké et al., 2004), lo que corresponde con lo reportado en esta investigación, pues no se observó la presencia de cladóceros de talla grande, como lo es *Daphnia*, pero sí estuvieron presentes diferentes especies de rotíferos, cladóceros y

copépodos que realizaron la función de disminuir la abundancia de los flagelados e incluso de los ciliados (Kim *et al.*, 2019).

Por otro lado, no se observaron grandes abundancias ni diversidad de fitoplancton en ninguna unidad experimental, solo diatomeas en poca abundancia, lo que corresponde con lo observado por diferentes investigaciones (Van Donk y Van de Bund, 2002; Gross *et al.*, 2012; de Kluijver *et al.* 2015; They y Marques, 2019; Szabo-Tugyi y Tóth 2020), donde la densidad de fitoplancton se vio afectada por los compuestos fenólicos, que tienen una propiedad alelopática que inhibe el crecimiento de los productores primarios microscópicos.

Finalmente, los análisis estadísticos nos mostraron una diferencia significativa entre las réplicas con la presencia de la macrófita sumergida y el control, que careció de esta, y una correlación positiva entre la materia orgánica y los grupos de bacterias y flagelados heterotróficos, organismos que se alimentan del carbono orgánico disuelto y particulado, que generalmente forma parte de la materia orgánica que la macrófita produjo a lo largo del experimento.

Para los mesocosmos ubicados en la zona de canales de la Cantera Oriente, los resultados fueron diferentes con respecto a lo que la teoría describe y también al experimento realizado en laboratorio. Las variables ambientales (ver Tabla 6) se comportaron de manera similar a lo largo del tiempo que duró el mesocosmos, sin embargo, el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (Figura 11) agrupó a 12 de 36 unidades experimentales, contando los cuatro muestreos, y los relacionó positivamente con los valores mayores del pH y concentración de oxígeno disuelto, y con baja afinidad al fósforo total, de las cuales seis pertenecían al grupo donde no existió planta acuática, lo que corresponde a lo reportado por Tyson *et al.*, 2004, en donde mencionan que el ambiente donde se encuentran las macrófitas aumenta el pH debido a procesos de fotosíntesis y nitrificación; en promedio, en todas las unidades experimentales en el primer muestreo se tuvo un valor de pH de 7.4 y en el último muestreo de 7.6; las otras seis cajas correspondían a los tratamientos con planta acuática. Meerhoff *et al.* (2007) mencionan que la temperatura y la arquitectura de la

macrófita son dos factores que afectan la abundancia, distribución y diversidad; sin embargo, en ambientes tropicales y subtropicales, el rol de las macrófitas no está del todo claro. Teniendo esto en cuenta, la temperatura presente en los canales de la Cantera Oriente se mantuvo estable a lo largo de lo que duró el experimento y con valores bajos. La explicación de este resultado puede fundamentarse en la elevada altitud del sitio de (2254 a 2292 msnm, Cuevas-Madrid *et al.*, 2020), a que el agua recién ha brotado de los manantiales de la Cantera, y a que la zona del canal de agua en donde se colocaron los mesocosmos tiene una importante cobertura arbórea que impide la penetración de una cantidad importante de radiación solar.

La cantidad de clorofila promedio cuantificada en esta investigación fue de $3.65 \mu\text{g.L}^{-1}$ y de acuerdo con Sigeo, (2005b) la zona de canales, donde se realizaron los mesocosmos, corresponde a una condición mesotrófica, mientras que la concentración media de nutrientes (fósforo y nitrógeno total) fue de 0.93 mg.L^{-1} y 5.9 mg.L^{-1} respectivamente, lo cual se encuentra por debajo del límite máximo permisible que la Norma Oficial Mexicana (NOM-001-SEMARNAT-1996) indica para ríos y para la conservación de la vida acuática, siendo estos 5 y 15 mg.L^{-1} respectivamente. Igualmente, la concentración de nutrientes nos permite conocer el estado trófico del cuerpo de agua y con los valores aquí obtenidos, se podría decir que la zona de canales se encuentra en un estado trófico de oligotrofia, pues los valores son menores a 10 mg.L^{-1} (Sigeo, 2005b), esto debido a que este sistema lótico no permite el tiempo óptimo de retención de nutrientes y materia suspendida por el flujo del agua.

Como ya se ha reiterado con anterioridad, diferentes estudios mencionan que las macrófitas sumergidas facilitan el desarrollo del zooplancton al proporcionar un refugio contra la depredación de peces y, de esta manera, contribuyen indirectamente a mantener un estado de aguas claras mediante un aumento de la alimentación del zooplancton, pero el papel de las macrófitas y su relación con el zooplancton y su potencial de alimento es menos claro en los lagos tropicales. Con esto, Rao *et al.* (2023) encontraron que en una cuenca dominada por fitoplancton y dos cuencas restauradas dominadas por macrófitas, los copépodos prevalecían en todas las cuencas, pero el taxón dominante era diferente, con los ciclopoideos omnívoros dominando en la cuenca algal y

los calanoides herbívoros en las cuencas de macrófitas, cosa que en este estudio no se encontró pues los copépodos que se presentaron fueron estadios juveniles de ciclopoideas. Es bien sabido que, en estadio juvenil, los ciclopoideas se pueden alimentar de fitoplancton o bien de organismos de tamaño menor a 50 micrómetros (Wyngaard y Chinnappa, 1982), cosa que podría explicar su presencia en los mesocosmos.

Una de las principales causas posibles en la diferencia entre este estudio y las y otras investigaciones que se han llevado a cabo es la cantidad, en gramos, que se colocó de *S. pectinata* en los mesocosmos. En un estudio realizado en un lago de China, Zhang *et al.* (2022), reportaron que *S. pectinata* se encontraba en una densidad de 6.25 g.L⁻¹, siendo que en nuestro estudio la mayor densidad que se colocó fueron 2 g.L⁻¹ y esto no permitió el establecimiento de las mejores condiciones para la red trófica microbiana. Además, también es importante considerar que la presencia de compuestos fenólicos en ambientes epicontinentales puede ser producto de actividades naturales, debido a la descomposición de plantas y animales muertos o sintetizado por las mismas plantas acuáticas; la otra razón por la que los compuestos fenólicos puedan estar presentes en los sistemas acuáticos es por actividad antropogénica (industrial, doméstica y agricultura); estos compuestos son un metabolito secundario (subproductos) que tienen un rol importante en el desarrollo, la biosíntesis, protección a la radiación ultravioleta, y mecanismos de defensa para la planta y en diferentes condiciones pueden llegar a ser tóxicos para algunos organismos (Pandey y Rizvi, 2009; Bhattacharya *et al.*, 2010).

La mayor concentración de fenoles se presentó en el experimento realizado en condiciones controladas, siendo aproximadamente 6 mg.L⁻¹, y para los experimentos de mesocosmos la mayor concentración fue de 0.93 mg.L⁻¹. Smolders *et al.* (2000), reportan que la concentración en las hojas de *Potamogeton pectinatus* es de 14 mg.g⁻¹, lo cual es mayor a lo reportado en esta investigación, siendo el doble de lo obtenido en los experimentos de laboratorio. La cantidad de fenoles presente en las hojas es mayor a lo que se encuentra disuelto en el ambiente; sin embargo, la diferencia entre los experimentos es bastante amplia, probablemente debida a que los mesocosmos se encontraron más expuestos a intemperismo y lavado por la corriente de agua. Por otro lado, diferentes autores reportan que la forma de crecimiento de las macrófitas influye en

la concentración de fenoles, así como el tipo de hoja (Boyd, 1967), siendo las plantas acuáticas con hojas libres flotadoras las que mayor concentración presentan y por último las macrófitas con hojas sumergidas; esta diferencia entre concentración de fenoles puede estar influenciada por la alta presión a la herbivoría en la que se encuentran expuestas las plantas con hojas libres flotadoras (Lodge, 1991; Dudt y Shure, 1994; Vergeer y Van der Velde, 1997). Sin embargo, una de las posibles causas de la poca concentración de fenoles cuantificados en la zona de canales de la Cantera Oriente fue la dilución que estos presentaron en los sitios muestreados y el arrastre que se observó en la zona, pues los mesocosmos siempre estuvieron conectados con el flujo del agua. También la descomposición de estos compuestos, producida por la luz solar, pudo ser un factor para disminuir la concentración. Lo anterior también pudo tener relación con la baja densidad de organismos pertenecientes a la red trófica microbiana y al zooplancton, pues se conoce que la comunidad microbiana es influenciada por factores abióticos como la luz, temperatura, pH, la estructura hidrodinámica (como la profundidad y la velocidad del flujo), los nutrientes y la concentración de contaminantes (Gobet *et al.*, 2012; Fang *et al.*, 2017).

A pesar de que estos compuestos sean productos autóctonos de los sistemas acuáticos, la Agencia de Protección al Medio Ambiente de Estados Unidos (US-EPA por sus siglas en inglés) y la Unión Europea los han enlistado como contaminantes de preocupación prioritaria, debido a que estos pueden llegar a ser tóxicos y tener efectos a corto y largo plazo sobre animales, incluido el ser humano (Anku *et al.*, 2017).

Con respecto a la elaboración de una propuesta para el control de la eutrofización de los cuerpos acuáticos someros y la dominancia de cianobacterias nocivas, se ha visto que, la manera para alcanzar este objetivo es evitar o reducir la entrada de nutrientes alóctonos al sistema (Jeppesen *et al.*, 2007). Pero también lograr disminuir la presencia de peces y el aumento de las macrófitas.

Los florecimientos algales pueden llegar a modificar la red trófica pues los *taxa* involucrados son alimento relativamente de mala calidad, debido a su falta de ácidos grasos poliinsaturados, esenciales para el zooplancton y peces (Demott y Müller-Navarra, 1997; Ahlgren *et al.*, 2009). Algunos de los factores que influyen en el crecimiento de las

algas nocivas son el aumento en la temperatura (Reinl *et al.*, 2023), el incremento en la estabilidad en la columna de agua (Visser *et al.*, 2016), incremento de afluentes cargados de nutrientes (Paerl y Otten, 2013), cambios en la estequiometría de los nutrientes (decremento en la relación N:P) (Harris *et al.*, 2014), alteraciones en la estructura de la red trófica (Elser, 1999), presencia de contaminantes orgánicos (Reinl *et al.*, 2022) y cambios en ciclos circadianos y la disponibilidad de CO₂ (Van da Waal *et al.*, 2011; Lyche-Solheim *et al.*, 2024).

Es bien sabido que los aleloquímicos que afectan los florecimientos de cianobacterias son producidos por macrófitas, bacterias heterotróficas, hongos, fitoplancton y plantas terrestres (Li *et al.*, 2021). Estos compuestos aleloquímicos exudados por macrófitas actúan interrumpiendo las vías fotosintéticas en *Microcystis aeruginosa*, destruyendo el contenido de pigmentos de los ficobilisomas (Li *et al.*, 2021), también inhibiendo la actividad del fotosistema II, y bloqueando la transferencia de electrones entre el fotosistema I y el II (Zhu *et al.*, 2010).

A pesar de que los compuestos fenólicos tienen un efecto negativo sobre la eficacia biológica de productores primarios, como las cianobacterias, no todas las especies son susceptibles a estos aleloquímicos producidos por las plantas acuáticas (Hilt y Gross, 2008), como, por ejemplo, especies del género *Planktothrix* han mostrado resistencia a los metabolitos secundarios de *Chara* sp. (Berger y Schagerl, 2003). En el caso de *S. pectinata* se observó baja densidad de clorofitas, lo que está respaldado por la baja concentración de clorofila *a* en las nueve unidades experimentales pues se observó un valor, en promedio, de 3.65 µg.L⁻¹, lo que corresponde con lo reportado por Santiago-Lima, quien en 2016 encontró un intervalo de concentración de 1 a 8 µg.L⁻¹ en la zona de manantiales de la Cantera Oriente, la cual está conectada con el lugar donde se colocaron los mesocosmos, la baja concentración de clorofitas puede ser explicado por el efecto negativo que los fenoles exudados por la macrófita tienen sobre las algas verdes, pues sí se observaron productores primarios, pero del grupo de las diatomeas. Se ha observado que algunas especies de diatomeas como *Synedra ulna*, *Gomphonema parvulum*, *Fragilaria vaucheria*, *Melosira varians* y *Nitzschia amphibia* llegan a producir compuestos alelopáticos que provocan daño en estructuras de captación de luz y

disrupción en el transporte de electrones durante la fotosíntesis de algunas algas verdes (Wu *et al.*, 2011), lo que podría ser una razón más por la cual no se presentaron clorofitas.

Al igual que las macrófitas y las diatomeas, las bacterias pueden producir compuestos que inhiben el crecimiento celular del fitoplancton (Coyne *et al.*, 2022), por ejemplo, *Achromobacter denitrificans* se encontró correlacionada negativamente con la biomasa de *M. aeruginosa*, lo que indica que la bacteria puede ayudar a descomponer los blooms algales nocivos (Manage *et al.*, 2001). En nuestra investigación, es muy poco probable que las bacterias presentes hayan sido de la especie reportada como inhibidora de cianobacterias, pues se ha reportado su presencia en cuerpos de agua hipereutróficos y con alta cantidad de descarga de agua contaminada.

Algo que los autores anteriores y que Hilt y Gross (2008), recalcan es que los aleloquímicos no son el único mecanismo que reduce la densidad de fitoplancton nocivo, como las cianobacterias, durante el proceso de restauración en los ecosistemas, pero sí que la interacción entre las macrófitas, los compuestos fenólicos exudados por estas y los demás niveles tróficos, aún no están del todo claros. Y a pesar de que los compuestos aleloquímicos inhiben el crecimiento del fitoplancton, no todas las macrófitas tienen esta capacidad especie específica, pues también se ha observado que estos compuestos llegan a tener un pequeño efecto sobre otros organismos no objetivo (Zeng *et al.*, 2023). Es importante conocer con mayor profundidad cómo es la interacción de los compuestos alelopáticos de las macrófitas sobre los productores primarios en los sistemas acuáticos, ya que se ha observado que esta propiedad de inhibir el crecimiento de fitoplancton no es exclusiva de pocas especies, por ejemplo, Sim *et al.* (2024), compararon la eficacia de compuestos aleloquímicos producidos por diferentes macrófitas, encontrando que cuatro de ellas, *Ludwigia adscendens*, *Persicaria barbata*, *Pontederia crassipes* y *Vallisneria spiralis*, inhibieron el crecimiento de la cianobacteria *M. aeruginosa*, sin embargo, estos mismos autores encontraron que la disponibilidad de nutrientes juega un papel importante en la efectividad que tienen las plantas acuáticas a la inhibición de la cianobacteria. Pero Liu *et al.* (2024), observaron que el género *Potamogeton* tiene la capacidad de inhibir, fuertemente, la densidad de fitoplancton y la concentración de clorofila *a*; asimismo, estos autores encontraron que la potencialidad de las macrófitas

para reducir el crecimiento de fitoplancton nocivo es con la combinación de diferentes mecanismos, es decir, los aleloquímicos y también la falta de luz para los productores primarios, sin embargo, los mecanismos que se combinan con la alelopatía no mostraron los mismos efectos positivos que cuando la macrófita hace el efecto completo. Además, los investigadores observaron que la forma de la hoja de la planta acuática también repercute en la inhibición del fitoplancton, así como su tolerancia a bajos niveles de disponibilidad de luz, e incluso, macrófitas que presentan hojas en forma de aguja o filiformes llegan a ser las pioneras para la restauración de cuerpos de agua eutróficos (Liu *et al.*, 2021). Para esta investigación, no se observaron densidades significativas de clorofitas en la zona donde se realizó el experimento en campo, pero sí se observaron bacilariofitas en las unidades experimentales donde se encontraba *S. pectinata*, lo que nos podría estar dando una idea de que las condiciones ambientales que la macrófita ocasionó fueron adecuadas para el crecimiento de las diatomeas perifíticas.

Conclusiones

Los compuestos fenólicos producidos por la macrófita sumergida *S. pectinata* tuvieron un efecto negativo sobre la proliferación de organismos fitoplanctónicos y un efecto positivo sobre el crecimiento de los componentes de la red trófica microbiana. Las bacterias totales, los NFH y los ciliados aumentaron su densidad durante el transcurso de los experimentos. En el experimento de laboratorio sí se encortaron diferencias significativas entre el tratamiento con planta y el control. En el experimento de campo esta diferencia sólo se observó gráficamente, pero no hubo diferencias estadísticamente significativas.

En el experimento de laboratorio fueron los rotíferos y ostrácodos los componentes del zooplancton, sin presencia de cladóceros y copépodos. Estos dos grupos consumieron de manera importante a los componentes de la trama trófica microbiana y no fueron afectados por los fenoles presentes.

En el experimento en campo sí se presentaron especies de cladóceros y copépodos que alcanzaron grandes abundancias. También consumieron a los microorganismos de la trama trófica microbiana. Pero el posible efecto de los fenoles no pudo ser evaluado debido a que siempre se mantuvieron concentraciones muy bajas.

La densidad de las bacterias creció conforme pasaron los días del experimento, sentando las bases para la proliferación de los flagelados y a su vez los ciliados, y estando acorde a lo que se observan en condiciones naturales. Además, su densidad fue estadísticamente diferente en las dos condiciones en las que se realizó el experimento en ambiente controlado. Sin embargo, en los mesocosmos no se siguió el mismo patrón y no existieron diferencias estadísticamente significativas, debido a que las condiciones en un ambiente más natural pueden ser afectadas por diferentes factores, entre ellos la corriente del cuerpo de agua, la materia orgánica del sustrato, la luz, los nutrientes, etc.

El zooplancton no presentó elevada abundancia ni diversidad, estando dominado por rotíferos (géneros *Lecane* y *Mytilina*) y ostrácodos. Los rotíferos fueron significativamente diferentes entre las réplicas con la planta acuática y el tratamiento control en el experimento en laboratorio; sin embargo, en los mesocosmos existieron otras especies que no se encontraron en laboratorio, como *Lepadella*, *Trichotria tetractis*, *Colurella uncinata* y *Cephalodella ventripes*, las cuales pudieron estar presentes en el lugar donde se colocaron las cajas y aprovecharon las condiciones que el experimento en campo les ofreció.

Por último, se confirmó la producción de fenoles y de materia orgánica disuelta por la planta *S. pectinata*. La concentración de fenoles mostró un aumento considerable entre el inicio y el final del experimento en laboratorio. La concentración de la materia orgánica disuelta, producida por la trama trófica microbiana, fue diferente al inicio y al final del trabajo, asimismo, la materia orgánica tuvo una correlación positiva con los niveles inferiores de la red trófica. Pero en condiciones menos controladas, los fenoles y la materia orgánica fueron muy similares entre los tratamientos.

Los resultados obtenidos reflejan la complejidad de la interacción de la red trófica microbiana, los fenoles producidos por la planta, la materia orgánica disuelta y el zooplancton, pues en condiciones controladas es posible ver como esta interacción macrófita-trama trófica microbiana-zooplancton sigue el comportamiento que la teoría marca, sin embargo, en condiciones menos controladas los factores que pueden alterar esta interacción aumentan y hacen más difícil la medición de esta relación ecológica.

Literatura citada

- Ahlgren, G., Vrede, T. & Goedkoop, W. (2009). Fatty acid ratios in freshwater fish, zooplankton and zoobenthos – Are there specific optima? En: Kainz, M., Brett, M. T. & Arts, M. T. (Eds.), *Lipids in Aquatic Ecosystems*. Springer: USA.
- Alvarez, M. F., Benítez, H. H., Solari, L. C., Villegas-Cortés, J. C., Gabellone, N. A. & Claps, M. C. (2020). Effects of polyphenols on plankton assemblages and bacterial abundance representative of a pampean shallow lake: an experimental study. *Aquatic Microbial Ecology*, 85: 85-100.
- Alvarez, M. F., Benítez, H. H., Villegas-Cortés, J. C., Gabellone, N. A. & Claps, M. C. (2016). Effect of tannins on survival and development of *Daphnia menucoensis* and the abundances of bacteria. *Chemistry and Ecology*, 32(8): 742-755.
- Amorim, C. A. & Moura, A. N. (2020). Effects of manipulation of submerged macrophytes, larger zooplankton, and nutrients on a cyanobacterial bloom: A mesocosm study in a tropical shallow reservoir. *Environmental Pollution*: 265(B): 114997.
- Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*: 10.1002/9781118445112.stat07841.
- Anderson, M. J. & Walsh, D. C. I. (2013). PERMANOVA, ANOSIM and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83(4): 557-574.
- Anku, W. W., Mamo, M. A. & Govender, P. P. (2017). Phenolic Compounds in Water: Sources, Reactivity, Toxicity and Treatment Methods. *InTech*: 10.5772/66927
- Arar, E. & Collins, G. B. (1997). *In Vitro* Determination of Chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ + *c*₂ and Pheopigments in Marine and Freshwater Algae by Visible Spectrophotometry. U. S. Environmental Protection Agency, USA.

- Arias, M. J., Vaschetto, P. A., Marchese, M., Regaldo, L. & Gagneten, A. M. (2022). Benthic Macroinvertebrates and Zooplankton Communities as Ecological Indicators in Urban Wetlands of Argentina. *Sustainability*, 14: 4045.
- Arndt, H., Dietrich, D., Auer, B., Cleven, E. J., Gräfenhan, T., Weitere, M. & Mylnikov, A. P. (2000). Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. En: Leadbeater, B. S. C. & Green, J. C. (Eds.). *The flagellates*. Taylor & Francis, USA.
- Auer, N. & Arndt, H. (2001). Taxonomic composition and biomass of heterotrophic flagellates in relation to lake trophic and season. *Freshwater Biology*, 46: 959-972.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A. & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10: 257-263.
- Bakker, E. S., Wood, K. A., Pages, J. F., Veen, G. F., Christianen, M. J. A., Santamaria, L., Nolet, B. A. & Hilt, S. (2016). Herbivory on freshwater and marine macrophytes: a review and perspective. *Aquatic Botany*, 135: 18-36.
- Barbosa, M., Lefler, F. W., Berthold, D. E., Gettys, L. A., Leary, J. K. & Laughinghouse, H. D. (2024). Macrophyte coverage drives microbial community structure and interactions in a shallow sub-tropical lake. *Science of Total Environment*, 923: 171414
- Battin, T. J., Kaplan, L. A., Findlay, S., Hopkinson, C. S., Marti, E., Packman, A. I., Newbold, J. D. & Sabater, F. (2008). Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nature Geoscience*, 1: 95-100.
- Bauer, N., Blaschke, U., Beutler, E., Gross, E. M., Jennet-Siems, K., Siems, K. & Hilt, S. (2009). Seasonal and interannual dynamics of polyphenols in *Myriophyllum verticillatum* and their allelopathic activity on *Anabaena variabilis*. *Aquatic Botany*, 91:110-116.

- Beaver, J.R. and Crisman, T. (1982). The trophic response of ciliated protozoa in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography* 27: 246-253.
- Berger, J. & Schagerl, M. (2003). Allelopathic activity of *Chara aspera*. *Hydrobiologia*, 501: 109-115.
- Bhattacharya, A., Sood, P. & Citovsky, V. (2010). The roles of plant phenolics in defense and communication during *Agrobacterium a Rhizobium* infection. *Molecular Plant Pathology*, 11: 705-719.
- Borowitzka, M. A. & Borowitzka, L. J. (1988). *Micro-Algal Biotechnology*. Cambridge University Press, UK.
- Bowszys, M., Jaworska, B., Kruk, M. & Gozdziejewska, A. (2020). Zooplankton response to organic carbon content in a shallow lake covered with macrophytes. *Chemistry and Ecology*, 36: 309-326.
- Boyd, C. E. (1967). Some aspects of aquatic plant ecology. En: Reservoir fishery resources symposium. University of Georgia Press: USA.
- Buhan, E., Kaymak, N., Akin, S. & Turan, H. (2018). Trophic pathways from pelagic and littoral sources supports food web in a eutrophic natural lake (Lake Zinav, Turkey). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 19: 99-107.
- Carpenter, S. R.; Kitchell, J. & Hodgson, J. (1985). Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *BioScience*, 35: 634-639.
- Carpenter, S. R. & Lodge, D. M. (1986). Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 26: 341-370.
- Cerbin, S., Van Donk, E. & Gulati, R. D. (2007). The influence of *Myriophyllum verticillatum* and artificial plants on some life history parameters of *Daphnia magna*. *Aquatic Ecology*, 41: 263-271.

- Chandler, S. F. & Dodds, J. H. (1983). The effect of phosphate, nitrogen and sucrose on the production of phenolics and solasodine in callus cultures of *Solanum lycopersicum*. *Plant Cell Reports*, 2: 205-208.
- Chen, S. & Wang, D. (2019). Responses of decomposition rate and nutrient release of floating-leaved and submerged aquatic macrophytes to vertical locations in an urban lake (Nanhu Lake, China). *Chemistry and Ecology*, 35(5): 431-444.
- Choi, J. Y., Jeong, K. S., Kim, S. K., La, G. H., Chang, K. H. & Joo, G. J. (2014). Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Ecological Informatics*, 24: 177-185.
- Clarke K. R. & Green R. H. (1988) Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Marine Ecology Progress Series*, 46: 213-26.
- Coble, P., Lead, J., Baker, A., Reynolds, D. M. & Spencer, R. (2014). Aquatic organic matter fluorescence. Cambridge University Press: UK.
- Coyne, K. J., Wang, Y. & Johnson, G. (2022). Algicidal bacteria: A review of current knowledge and applications to control harmful algal blooms. *Frontiers in Microbiology*, 13: 871177.
- Cronin, G. & Lodge, D. M. (2003). Effects of light and nutrient availability on the growth, allocation, carbon/nitrogen balance, phenolic chemistry, and resistance to herbivory of two freshwater macrophytes. *Oecologia*, 137: 32-41.
- Cuevas-Madrid, H., Lugo-Vázquez, A., Soriano-Peralta, L., Morlán-Mejía, J., Vilaclara-Fatjó, G., Sánchez-Rodríguez, M. R., Escobar-Oliva, M. A. & Carmona-Jiménez, J. (2020). Identification of key factors affecting the trophic state of four tropical small water bodies. *Water*, 12(5): 1454.
- Danielsdottir, M. G., Brett, M. T. & Arhonditsis, G. B. (2007). Phytoplankton food quality control of planktonic food web processes. *Hydrobiologia*, 589: 29-41.

- Dayton, G. H. (2018). Water Availability. En: Fath, B. (Ed.). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, USA.
- de Kluijver, A., Ning, J., Liu, Z., Jeppesen, E., Gulati, R. D. & Middelburg, J. J. (2015). Macrophytes and periphyton carbon subsidies to bacterioplankton and zooplankton in a shallow eutrophic lake in tropical China. *Limnology and Oceanography*, 60: 375-385.
- de Melo, M. L., Kothawala, D. N., Bertilsson, S., Amaral, J. H., Forsberg, B. & Sarmiento, H. (2019). Linking dissolved organic matter composition and bacterioplankton communities in an Amazon floodplain system. *Limnology and Oceanography*, 65: 1-14.
- Demott, W. & Müller-Navarra, D. (1997). The importance of highly unsaturated fatty acids in zooplankton nutrition: evidence from experiments with *Daphnia*, a cyanobacterium and lipid emulsions. *Freshwater Biology*, 38: 649-664.
- Dodds, W. K. & Whiles, M. R. (2010). *Freshwater ecology: concepts and environmental applications of limnology*. American press, USA.
- Dudt, J. F. & Shure, D. J. (1994). The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology*, 75: 86-98.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A. H., Soto, D. & Stiassny, M. L. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81: 163-182
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E., Gutiérrez-Aguirre, M., Silva-Briano, M., Granados-Ramírez J. G. & Garfias-Espejo, T. (2008). Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México. Guía ilustrada. UNAM, ECOSUR, SEMARNAT-CONACYT, CONABIO, México.
- Elser, J. J. (1999). The pathway to noxious cyanobacteria blooms in lakes: the food web as the final turn. *Freshwater Biology*, 42: 537-543.

- Erhard, D. & Gross, E. M. (2006). Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany*, 85: 203-211.
- Espinosa-Rodríguez, C. A., Rivera-de la Parra, L., Martínez-Téllez, A., Gómez-Cabral, G. C., Sarma, S. S. S. & Nandini, S. (2016). Allelopathic interactions between the macrophyte *Egeria densa* and plankton (alga, *Scenedesmus acutus* and cladocerans, *Simocephalus* spp.) a laboratory study. *Journal of Limnology*, 75(s1): 151-160.
- Fang, H., Chen, Y., Huang, L. & He, G. (2017). Analysis of biofilm bacterial communities under different shear stresses using size-fractionated sediment. *Scientific Reports*, 7(1): 1299.
- Fenchel, T. (2008). The microbial loop-25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366: 99-103.
- Fermani, P., Diovisalvi, N., Torremorell, A., Lagomarsino, L., Zagarese, H. & Unrein, F. (2013). The microbial food web structure of a hypertrophic warm-temperate shallow lake, as affected by contrasting zooplankton assemblages. *Hydrobiologia*, 714: 115-130.
- Finlay, B. J. & Guhl, E. B. (1992). Plankton sampling. En: Lee, J. J. & Soldo, A. T. (Eds.). *Protocols in Protozoology*. Society of Protozoology, USA.
- Foissner, W. & Berger, H. (1996). A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrologists as bioindicators in rivers, lakes, and wastewaters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology*, 35: 375-482.
- Gallegos-Neyra, E. M., Lugo-Vázquez, A., Calderón-Vega, A., Sánchez-Rodríguez, M. R. & Mayén-Estrada, R. (2014). Biodiversidad de protistas amébidos de vida libre en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 10-25.

- Gardner, R. C., Barchiesi, S., Beltrame, C., Finlayson, C. M., Galewski, T., Harrison, I., Paganini, M., Perennou, C., Pritchard, D. E., Rosenqvist, S. & Walpole, M. (2015). State of the world's wetlands and their services to people; a compilation of recent analyses. *Ramsar Briefing Note*, 7.
- Gasol, J. M. & Vaqué, D. (1993). Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: a general phenomenon across aquatic systems? *Limnology and Oceanography*, 38: 665-670.
- Gasol, J. M., Simons, A. M. & Kalff, J. (1995). Patterns in the top-down versus bottom-up regulation of heterotrophic nanoflagellates in temperate lakes. *Journal of Plankton Research*, 17(10): 1879-1903.
- Gawronska, H. & Golisz, A. (2006). Allelopathy and biotic stresses. En: Reigosa, M. J., Pedrol, N. & González, L. (Eds.). *Allelopathy: A Physiological Process With Ecological Implications*. Springer, Netherlands.
- Gebrehiwot, M., Kifle, D. & Triest, L. (2017). Emergent macrophytes support zooplankton in a shallow tropical lake: a basis for wetland conservation. *Environmental Management*, 60: 1127-1138.
- Gilbert, J. J. (2022). Food niches of planktonic rotifers: Diversification and implications. *Limnology and Oceanography*, 9999: 1-34.
- Gobet, A., Böer, S. I., Huse, S. M., Van Beusekom, J. E., Quince, C., Sogin, M. L., Boetius, A. & Ramette, A. (2012). Diversity and dynamics of rare and of resident bacterial populations in coastal sands. *ISME Journal*, 6(3): 542-553.
- González-Gutiérrez, S. (2015). Variación estacional de rotíferos monogonontos (Rotífera) en la zona litoral de los cuerpos de agua de la Cantera Oriente (México D. F.) durante 2013-2014. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México.

- González-Gutiérrez, S., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2017). Seasonal variations of rotifers from a high altitude urban shallow water body, La Cantera Oriente (Mexico City, Mexico). *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 35(6): 1387-1397.
- Grant, P. y Grant, R. (2008). How and Why Many Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches. Princeton University Press, USA.
- Gray, D. K., Elmarsafy, M., Vucic, J., M., Teillet, M., Pretty, T. J., Cohen, R. S., & Huynh, M. (2021). Which physicochemical variables should zooplankton ecologist measure when they conduct field studies? *Journal of Plankton Research*, 43(2): 1-19.
- Gross, E., Legrand, C., Rengefors, K. & Tillmann, U. (2012). Allelochemicals interactions among aquatic primary producers. En: Brönmark, C. & Hansson L. A. (Eds.). *Chemical ecology in aquatic systems*. Oxford University press, USA.
- Gulati, R. D., Pires, M. D. & van Donk, E. (2012). Restoration of freshwater lakes. En: van Andel, J. & Aronson, J. (Eds.). *Restoration Ecology: The new frontier*. Wiley-Blackwell, UK.
- Gutiérrez, M. F. & Paggi, J. C. (2014). Chemical repellency and adverse effects of free floating macrophytes on the cladoceran *Ceriodaphnia dubia* under two temperature levels. *Limnology*, 15: 37-45.
- Hair, J. F., Anderson, R. E., Tatham, R. L. & Black, W. C. (1999). Analysis multivariante. Prentice Hall, España.
- Harfmann, J., Kurobe, T., Bergamaschi, B., The, S. & Hernes, P. (2019). Plant detritus is selectively consumed by estuarine copepods and can augment their survival. *Scientific Reports*, 9: 9076.
- Harris, T. D., Wilhelm, F. M., Graham, J. L. & Loftin, K. A. (2014). Experimental manipulation of TN:TP ratios suppress cyanobacterial biovolume and microcystin concentration in largescale *in situ* mesocosms. *Lake and Reservoir Management*, 30: 72-83.

- Havens, K. E., Pinto-Coelho, R. M., Beklioglu, M., Christoffersen, K. S., Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., Mazumder, A., Méthot, G., Alloul B. P., Tavsanoglu, U. N., Erdogan, S. & Vijverberg, J. (2014). Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics. *Hydrobiologia*, 743(1): 27-35.
- Helms, J.R., Stubbins, A., Ritchie, D.J., Minor, E.C., Kieber, J.D & Mopper, K. (2008). Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weights, source and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter, *Limnology and Oceanography* 53: 955-969
- Hernández-Martínez, O, Quiróz-Flores, A., Ramírez-García, P. y Lot, A. (2007). Paisaje lacustre: ecología de la vegetación acuática. En: Lot, A. (coord.). Guía Ilustrada de la Cantera Oriente: Caracterización ambiental e inventario biológico. UNAM, México. pp. 45-62
- Hilt, S. & Gross, E. M. (2008). Can allelopathically active submerged macrophytes stabilize clear-water states in shallow lakes? *Basic Applied Ecology*, 9: 422-432.
- Iglesias, C., Goyenola, G., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Rodo, E. & Jeppesen, E. (2007). Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia*, 584: 179-189.
- Izazola-Rodríguez, P. (2018). Potamogetonaceae. En: Medina-Lemos (Ed.). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. UNAM, México.
- Janssen, A. B. G., Hilt, S., Kosten, S., de Klein, J. J. M., Paerl, H. W. & Van de Waal, D. B. (2020). Shifting states, shifting services: Linking regime shifts to changes in ecosystems services of shallow lakes. *Freshwater Biology*, 66(1) 1-12.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M. & Christoffersen, K. (1998). The structuring role of submerged macrophytes in lakes, Springer, USA.

- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Davidson, T. A., Liu, Z., Mazzeo, N., Trochine, C., Özkan, K., Jensen, H. S., Trolle, D., Starling, F., Lazzaro, X., Johansson, L., Bjerring, R., Liboriussen, L., Larsen, S. E., Landkildehus, F., Egemose, S. & Meerhoff, M. (2012). Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication: recent advances and future challenges. *Advances in Ecological Research*, 47: 411-488.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Meerhoff, M., Lauridsen, T. L. & Jensen, J. P. (2007). Shallow lake restoration by nutrient loading reduction: some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia*, 584: 239-252.
- Jeuck, A. & Arndt, H. (2013). A short guide to common heterotrophic flagellates of freshwater habitats based on the morphology of living organisms. *Protist*, 164(6): 842-860.
- Jing, Z. M., Li, Q. Q., Wei, Y. J., Dong, B., Yuan, P., Liu, R. X. & Gao, H. J. (2023). Mechanistic insights into dissolved organic matter-driven protistan and bacterial community dynamics influenced by vegetation restoration. *Environmental Research*, 227: 115710.
- Johnke, J., Chatzinotas, A., Harms, H. & Boenigk, J. (2017). Killing the killer: predation between protists and predatory bacteria. *FEMS Microbiology Letters*, 364: fnx089.
- Jürgens, K. & Stolpe, G. (1995). Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. *Freshwater Biology*, 33: 27-38.
- Kaplan, Z. (2008). A Taxonomic Revision of *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in Asia, with Notes on the Diversity and Variation of the Genus on a Worldwide Scale. *Folia Geobotanica*, 43(2): 159-234.
- Kargi, F., Eker, S. & Uygur, A. (2005). Biological treatment of synthetic wastewater containing 2,4 dichlorophenol (DCP) in an activated sludge unit. *Journal of Environmental Management*, 76(3): 191-196.

- Kawasaki, N. & Benner, R. (2006). Bacterial release of dissolved organic matter during cell growth and decline: Molecular origin and composition. *Limnology and Oceanography*, 51: 2170-2180.
- Kim, N. T., Deruyck, B., Decaestecker, E., Vandamme, D. & Muylaert, K. (2019). Biological control of ciliate contamination in *Chlamydomonas* culture using the predatory copepod *Acanthocyclops robustus*. *Algal Research*, 27: 269-276.
- Koste, W. (1978). Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Vol. 1 y 2. Borntraeger, Bristol and Königstein.
- Krebs, C. (1999). Ecological Methodology. Addison Wesley Longman, Inc., USA.
- Kruskal, J. G. (1964). Non-metric multi-dimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 29: 115-129.
- Kuczyńska-Kippen, N. & Nagengast, B. (2006). The influence of the spatial structure of hydromacrophytes and differentiating habitat on the structure of the rotifer and cladoceran communities. *Hydrobiologia*, 559: 203-212.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). Numerical Ecology. Elsevier, UK.
- Li, B., Yin, Y., Kang, L., Feng, L., Liu, Y., Du, Z., Tian, Y. & Zhang, L. (2021). A review: Application of allelochemicals in water ecological restoration - algal inhibition. *Chemosphere*, 267: 128869.
- Li, J., Cao, L., Guo, Z., An, G., Li, B. & Li, J. (2021). Time and dose dependent allelopathic effects and mechanisms of kaempferol on toxigenic *Microcystis* growth. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 222: 112508.
- Lindqvist, C., de Laet, J., Haynes, R. R., Aagesen, L., Keener, B. R., Albert, V. A. (2006). Molecular phylogenetics of an aquatic lineage, Potamogetonaceae. *Cladistics*, 22: 568-588.

- Liu, H., Liu, G. & Xing, W. (2021). Functional traits of submerged macrophytes in eutrophic shallow lakes affect their ecological functions. *Science of the Total Environment*, 760: 143332.
- Liu, X., Sun, T., Yang, W. Li, X., Ding, J. & Fu, X. (2024). Meta-analysis to identify inhibition mechanisms for the effects of submerged plants on algae. *Journal of Environmental management*, 355: 120480.
- Lodge, D. M. (1991). Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany*, 41: 195-224.
- Lot, A. (2007). Guía Ilustrada de la Cantera Oriente: Caracterización ambiental e inventario biológico. UNAM, México.
- Lot, A., Olvera, M., Flores, C. & Díaz, A. (2015). Guía Ilustrada de Campo. Plantas Indicadoras de Humedales. UNAM, México.
- Lugo-Vázquez, A., Sánchez-Rodríguez, Ma. del R., Morlán-Mejía, J., Peralta-Soriano, L., Arellanes-Jiménez, E.A., Escobar-Oliva, M.A. & Oliva-Martínez, Ma. G. (2017). Ciliates and trophic state: A study in five adjacent urban ponds in Mexico City. *Journal of Environmental Biology* 38:1161-1169.
- Lyche-Solheim, A., Gundersen, H., Mischke, U., Skjelbred, B., Nejstgaard, J. C., Guislain, A. L. N., Sperfeld, E., Giling, D. P., Haande, S., Ballot, A., Moe, S. J., Stephan, S., Walles, T. J. W., Jechow, A., Minguez, L., Ganzert, L., Hornick, T., Hansson, T. H., Stratmann, C. N., Järvinen, M., Drakare, S., Carvalho, L., Grossart, H. P., Gessner, M. O. & Berger, S.A. (2024). Lake browning counteracts cyanobacteria responses to nutrients: Evidence from phytoplankton dynamics in large enclosure experiments and comprehensive observational data. *Global Change Biology*, 30: e17013.
- Manage, P. M., Kawabata, Z. & Nakano, S. (2001). Dynamics of cyanophage-like particles and algicidal bacteria causing *Microcystis aeruginosa* mortality. *Limnology*, 2: 73-78.

- Manatunge, J., Asaeda, T. & Priyadarshana, T. (2004). The Influence of Structural Complexity on Fish–zooplankton Interactions: A Study Using Artificial Submerged Macrophytes. *Environmental Biology of Fishes*, 58: 425-438.
- Mathes, J., & Arndt, H. (1995). Annual cycle of protozooplankton (ciliates, flagellates and sarcodines) in relation to phyto and metazooplankton in Lake Neumühler See (Mecklenburg, Germany). *Archiv Fur Hydrobiologie*, 134: 337-358.
- Meerhoff, M., Fosalba, C., Bruzzone, C., Mazzeo, N., Noordoven, W. & E. Jeppesen. (2006). An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology*, 51: 1320-1330.
- Morais, L., de Sousa, L., Hessel, M., Oliveira, L., Bertazzo, E. R., Cavalcanti, J. R., Motta-Marques, D. & Ribeiro, L. (2023). Daily responses of the planktonic food web to environmental dynamics in the vegetated littoral zone of a large shallow lake. *Limnologica*, 102: 126096.
- Moss, B. (2018). Ecology of freshwaters: Earth's bloodstream. John Wiley & Sons Ltd., UK.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira-de Mello, F., Clemente, J., Jensen, E., Lauridsen, T. & Jeppesen, E. (2007). Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behavior of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52: 1009-1021.
- Mulderij, G., Mau, B., van Donk, E. & Gross, E. M. (2007). Allelopathic activity of *Stratiotes aloides* on phytoplankton-towards identification of allelopathic substances. *Hydrobiologia*, 584: 89-100.
- NOM-001-SEMARNAT-1996. (1996). Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Ciudad de México.
- Novelo, R. A. (2005). Potamogetonaceae. Flora del Bajío y regions adyacentes. CONABIO, México.

- O'Hare, W. T., Aguiar, F. C., Asaeda, T., Bakker, E. S., Chambers, P. A., Clayton, J. S., Elger, A., Ferreira, T. M., Gross, E. M., Gunn, I. D. M., Gurnell, A. M., Hellsten, S., Hofstra, D. E., Li, W., Mohr, S., Puijalon, S., Szoszkiewicz, K., Willby, N. J. & Wood, K. A. (2018). Plants in aquatic ecosystems: current trends and future directions. *Hydrobiologia*, 812: 1-11.
- O'Dowd, D. J. & Lake, P. S. (1990). Red crabs in rain forest, Christmas Island: differential herbivory of seedlings. *Oikos*, 58: 289-292.
- Osterholz, H., Singer, G., Wemheuer, B., Daniel, R., Simon, M. Niggemann, J. & Dittmar, T. (2016). Deciphering associations between dissolved organic molecules and bacterial communities in a pelagic marine system. *ISME Journal*, 10: 1717-1730.
- Paerl, H. W. & Otten, T. G. (2013). Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial Ecology*, 65: 995-1010.
- Pandey, K. B. & Rizvi, S. I. (2009). Plant polyphenols as dietary antioxidants in human health and disease. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2: 897-914.
- Pedrós-Alió, C. (1989). Toward an autoecology of bacterioplankton. p. 297–336. En: Sommer, U. [Ed.], *Plankton ecology*. Springer.
- Peters, J. A. & Lodge, D. M. (2009) Invasive species policy at the regional level: a multiple weak links problem. *Fisheries*, 34: 373-380
- Pieczyńska, E. (1993). Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes: a review. En: Hillbricht-Ilkowska, A. & Pieczyńska, E. (Eds.). *Nutrient dynamics and retention in land/water ecotones of lowland, temperate lakes, and rivers*. Springer: NL.
- Pomeroy, L. R. (1974). The ocean's food web: a changing paradigm. *BioScience*, 24: 499-504.
- Porter, K. & Feig, Y. S. (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology Oceanography*, 25: 943-948.

- Porter, K. G., Pace, M. L. & Battey, J. F. (1979). Ciliate protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature*, 277 (5697): 563-565.
- Quispe-Andía, A., Calla-Vasquez, K. M., Yangali-Vicente, J. S., Rodríguez-López, J. L. & Pumacayo-Palomino, I. I. (2019). Estadística no paramétrica aplicada a la investigación científica con software SPSS, MINITAB y EXCEL. Eidec, Colombia.
- Ramírez-García, P. & Chicalote-Castillo, D. (2020). Changes in Cyanobacterial Density Due to Application of Artificial Floating Island Model With Macrophytes: An Experimental Case Study in a Tropical Reservoir. *Journal of Limnology*, 80(1): <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2020.1959>.
- Rao, X., Lu, J., Zhong, P., Zhang, X., Tang, Y., Yu, J., He, H., Jeppesen, E. & Liu, Z. (2023). Do submerged macrophytes facilitate the development of large crustacean zooplankton in tropical shallow lakes? *Hydrobiologia*, 850(21): 4763-4778.
- Reigosa, M. J., Gomes, A. S., Ferreira, A. G. & Borghetti, F. (2013). Allelopathic research in Brazil. *Acta Botanica Brasílica*, 27: 629-646.
- Reinl, K. L., Harris, T. D., Elfferich, I., Coker, A., Zhan, Q., Domis, L. N. D. S., Morales-Williams, A. M., Bhattacharya, R., Grossart, H. P., North, R. L. & Sweetman, J. N. (2022). The role of organic nutrients in structuring freshwater phytoplankton communities in a rapidly changing world. *Water Research*, 219: 118573.
- Reinl, K. L., Harris, T. D., North, R. L., Almela, P., Berger, S. A., Bizic, M., Burnet, S. H., Grossart, H. P., Ibelings, B. W., Jakobsson, E., Knoll, L. B., Lafrancois, B. M., McElarney, Y., Morales-Williams, A. M., Obertegger, U., Ogashawara, I., Paule-Mercado, M. C., Peierls, B. L., Rusak, J. A., Sarkar, S., Sharma, S., Trout-Haney, J. V., Urrutia-Cordero, P., Venkiteswaran, J. J., Wain, D. J., Warner, K., Weyhenmeyer, G. A. & Yokota, K. (2023). Blooms also like it cold. *Limnology and Oceanography Letters*, 8: 546-564.
- Ren, H., Wang, G., Ding, W., Li, H., Shen, X., Shen, D., Jiang, X & Qadeer, A. (2023). Response of dissolved organic matter (DOM) and microbial community to

submerged macrophytes restoration in lakes: A review. *Environmental Research*, 231: 116185.

Rodrigo, M. A. (2021). Wetland Restoration with Hydrophytes: A Review. *Plants*, 10: 1035.

Roiha, T., Peura, S., Cusson, M. & Rautio, M. (2016). Allochthonous carbon is a major regulator to bacterial growth and community composition in subarctic freshwaters. *Scientific Reports*, 6: 1-12.

Santiago-Lima, A. M. (2016). Estudio comparativo del zooplancton (rotíferos y cladóceros) en los cuerpos de agua de la Cantera Oriente, D.F. y su relación con el estado trófico. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.

Santos, N. G., Stephan, L. R., Otero, A., Iglesias, C. & Castilho-Noll, M. S. M. (2020). How free-floating macrophytes influence interactions between planktivorous fish and zooplankton in tropical environments? An in-lake mesocosm approach. *Hydrobiologia*, 847(2): 1357-1370.

Sarma, S. S. S. & Nandini, S. (2017). Rotíferos Mexicanos (Rotifera) Estado de México, Manual de enseñanza. UNAM, México.

Scheffer, M. (2004). *Ecology of Shallow Lakes*. Springer, Netherlands.

Scheffer, M., Hosper S. H., Meijer M. L., Moss, B. & Jeppesen, E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 275-279.

Segers, H. (2007). Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy, and distribution. Magnolia Press, New Zealand.

Segovia, B. T., Pereira, D. G., Bini, L. M., de Meira, B. R., Nishida, V. S., Lansac-Tôha, F. A. & Machado, L. F. V. (2015). The Role of Microorganisms in a Planktonic Food Web of a Floodplain Lake. *Microbial Ecology*, 69: 225-233.

- Sherr, E. B. & Sherr, B. F. (1988). Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnology and Oceanography*, 33: 1225-1227.
- Sigee, D. C. (2005a). Bacteria: the main heterotrophic microorganisms in freshwater systems. En: Sigee, D. C. (Ed.). *Freshwater Microbiology: Biodiversity and Dynamic Interactions of Microorganisms in the Aquatic Environment*. John Wiley & Sons, Ltd: USA.
- Sigee, D. C. (2005b). Eutrophication: the microbial response to high nutrient levels. En: Sigee, D. C. (Ed.). *Freshwater Microbiology: Biodiversity and Dynamic Interactions of Microorganisms in the Aquatic Environment*. John Wiley & Sons, Ltd: USA.
- Sikhakhane, S. (2001). Cost-benefit analysis of the environmental impact of Darvill wastewater works, Pietermaritzburg, KwaZulu Natal. Master thesis, University of Kwa-Zulu Natal.
- Sim, D. Z. H., Mowe, M. A. D., Mitrovic, S. M., Tulsian, N. K., Anand, G. S. & Yeo, D. C. J. (2024). Nutrient conditions influence allelopathic capabilities of *Ludwigia adscendens* and other tropical macrophytes against *Microcystis aeruginosa*. *Freshwater Biology*, 69(3) 1-18.
- Sivaci, A., Elmas, E., Gümüş, F. & Sivaci, E. R. (2008). Removal of cadmium by *Myriophyllum heterophyllum* Michx. and *Potamogeton crispus* L. and its effect on pigments and total phenolic compounds. *Archives Environmental Contamination Toxicology*, 54: 612-618.
- Smolders, A. J. P., Vergeer, L. H. T., van der Velde, G. & Roelofs, J. G. M. (2000). Phenolic contents of submerged, emergent, and floating leaves of aquatic and semi-aquatic macrophyte species: why do they differ? *Oikos*, 91: 307-310.
- Somogyi, B., Boros, E., Szabó-Tugyi, N., Kovács, A. W. & Vörös, L. (2022). Dense macrophyte cover has significant structural and functional influence on planktonic microbial communities leading to bacterial success. *Science of the Total Environment*, 829: 154576.

- Søndergaard, M. & Moss, B. (1998). Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. *Ecological Studies*, 131: 115-132.
- Song, Y., Liew, J. H., Sim, D. Z. H., Mowe, A. D., Mitrovic, S. M., Tan, H. T. W. & Yeo, D. C. J. (2019). Effects of macrophytes on lake-water quality across latitudes: a meta-analysis. *Oikos*, 128: 468-481.
- Stoecker, D. & Pierson, J. (2019). Predation on protozoa: its importance to zooplankton revisited. *Journal of Plankton Research*, 00(00): 1-7.
- Su, L., Jin, Z., Xie, L., Tang, Y., Liu, Z., Zhong, P., Su, Y. & Lin, Q. (2021). Carbon transfer from the submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle to zooplankton: a ¹³C labeled mesocosm study. *Hydrobiologia*, 848(18): 4179-4188.
- Szabo-Tugyi, N. & Tóth, V. R. (2020). Interaction among bacterioplankton and macrophytes in shallow lakes with high macrophyte cover. *Aquatic Sciences*, 82-79.
- Tadonlécé, R. D., Pinel-Alloul, B., Bourbonnais, N. & Pick, F. R. (2004). Factors affecting the bacteria-heterotrophic nanoflagellate relationship in oligo-mesotrophic lakes. *Journal of Plankton Research*, 26(6): 681-695.
- Tang, Y., Su, L., Liang, S., Liu, S., Liu, Z. & Jeppesen, E. (2023). Food quality upgrade of carbon from submerged macrophytes by flagellates via a heterotrophic pathway can stimulate growth of *Daphnia magna*. *Oecologia*, 203(3-4): 467-476.
- They, N. H. & da Motta-Marques, D. (2019). The structuring role of macrophytes on plankton community composition and bacterial metabolism in a large subtropical shallow lake. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 31: e19.
- Thomaz, S. M., Dibble, E. D. & Evangelista, L. R., (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53: 358-367.

- Timms, R. M. & 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(3): 472-486.
- Tsyganov, A. N., Shatilovich, A. V., Esaulov, A. S., Chernyshov, V. A., Mazei, N. G., Malysheva, E. A. & Mazei, Y. A. (2017). Morphology and phylogeny of the testate amoebae *Euglypha bryophila* Brown, 1911 and *Euglypha cristata* Leidy, 1874 (Rhizaria, Euglyphida). *European Journal of Protistology*, 61(A): 76-84.
- Tyson, R. V., Simonne, E. H., White, J. M. & Lamb, E. M. (2004). Reconciling Water Quality Parameters Impacting Nitrification in Aquaponics: The pH levels. Proceedings of the Florida State Horticultural Society. Goldenrod, USA.
- Valderrama, J. C. (1981). The Simultaneous Analysis of Total Nitrogen and Total Phosphorus in Natural Waters. *Marine Chemistry*, 10:109-122.
- Van de Waal, D. B., Verspagen, J. M., Finke, J. F., Vournazou, V., Immers, A. K., Kardinaal, W. E. A., Tonk, L., Becker, S., Van Donk, E., Visser, P. M. & Huisman, J. (2011). Reversal in competitive dominance of a toxic versus non-toxic cyanobacterium in response to rising CO₂. *ISME Journal*, 5: 1438-1450.
- Van Donk, E. & Van de Bund, W. J. (2002). Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany*, 72: 261-274.
- Vergeer, L. H. T. & Van der Velde, G. (1997). Phenolic content of daylight-exposed and shaded floating leaves of water lilies (Nymphaeaceae) in relation to infection by fungi. *Oecologia*, 112: 481-484.
- Verges, A., Becerro, M. A., Alcoverro, T. & Romero, J. (2007). Variation in multiple traits of vegetative and reproductive seagrass tissues influences plant-herbivore interactions. *Oecologia*, 151: 675-686.

- Visser, P. M., Verspagen, J. M. H., Sandrini, G., Stal, L. J., Matthijs, H. C. P., Davis, T. W., Paerl, H. W. & Huisman, J. (2016). How rising CO₂ and global warming may stimulate harmful cyanobacterial blooms. *Harmful Algae*, 54: 145-159.
- Wang, X., Liu, Y., Qing, C., Zeng, J., Dong, J. & Xia, P. (2024). Analysis of diversity and function of epiphytic bacterial communities associated with macrophytes using a metagenomic approach. *Microbial ecology*, 87(37): <https://doi.org/10.1007/s00248-024-02346-7>.
- Waterman, P. & Mole, S. (1994). Analysis of phenolic plant metabolites. Blackwell Scientific: UK.
- Wetzel, R. G. & Likens, G. E. (2001). Limnological analysis. Springer-Verlag, USA.
- Wetzel, R. G. & Søndergaard, M. (1998). Role of submerged macrophytes for the microbial community and dynamics of dissolved organic carbon in aquatic ecosystems. En: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K. (Eds.). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer: USA.
- Wu, Y., Liu, J., Yang, L., Chen, H., Zhang, S., Zhao, H. & Zhang, N. (2011). Allelopathic control of cyanobacterial blooms by periphyton biofilms: Allelopathic control of cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology*, 13: 604-615.
- Wyngaard G.A. & Chinnappa, C. C. (1982). General biology and cytology of cyclopoids. En: Harrison, F. W., Cowden, R. R., eds. Developmental Biology of Freshwater Invertebrates. Allan Liss, USA.
- Yalçın, G., Yildiz, D., Calderó-Pascual, M., Yetim, S., Sahin, Y., Parakatselaki, M. E., Avci, F., Karakaya, N., Ladoukakis, E. D., Berger, S. A., Ger, K. A., Jeppesen, E. & Beklioglu, M. (2024). Quality matters: Response of bacteria and ciliates to different allochthonous dissolved organic matter sources as a pulsed disturbance in shallow lakes. *Science of the Total Environment*, 916: 170140.

- Zeng, G., Zhang, R., Liang, D., Wang, F., Han, Y., Luo, Y., Gao, P., Wang, Q. F., Wang, Q. H., Yu, C., Jin, L. & Sun, D. (2023). Comparison of the advantages and disadvantages of algae removal technology and its development status. *Water* 15: 1104.
- Zhang, F., Li, Z., Tang, L., Wang, J., Shen, C., He, X., Li, R., Feng, J. & Li, N. (2022). Effects of Submerged Macrophyte Decomposition on Water Quality. *Nature Environment and Pollution Technology*, 21(3): 1049-1058.
- Zhang, Y., Jeppesen, E., Liu, X., Qin, B., Shi, K., Zhou, Y., Magela-Thomaz, S. & Deng, J. (2017). Global loss of aquatic vegetation in lakes. *Earth-Science*, 173: 259-265.
- Zhang, L., Zhang, S., Lv, X., Qiu, Z., Zhang, Z. & Yan, L. (2018a). Dissolved organic matter released in overlying water and bacterial community shifts in biofilm during the decomposition of *Myriophyllum verticillatum*. *Science of the Total Environment*, 633: 929-937.
- Zhang, Y., Cheng, L., Li, K., Zhang, L., Cai, Y., Wang, X. & Heino, J. (2018b). Nutrient enrichment homogenizes taxonomic and functional diversity of benthic macroinvertebrate assemblages in shallow lakes. *Limnology and Oceanography*, 9999: 1-12.
- Zhou, Y., Zhou, L., Zhang, Y., Zhu, G., Qin, B., Jang, K. S., Spencer, R. G. M., Kothawala, D. N., Jeppesen, E., Brookes, J. D. & Wu, F. (2022). Unraveling the role of anthropogenic and natural drivers in shaping the molecular composition and biolability of dissolved organic matter in non-pristine lakes. *Environmental Science & Technology*, 56(7): 4655-4664.
- Zhu, J., Liu, B., Wang, J., Gao, Y. & Wu, Z. (2010). Study on the mechanism of allelopathic influence on cyanobacteria and chlorophytes by submerged macrophyte (*Myriophyllum spicatum*) and its secretion. *Aquatic Toxicology*, 98: 196-203.

Zhu, X., Dao, G., Tao, Y., Zhan, X. & Hu, H. (2020). A review on control of harmful algal blooms by plant-derived allelochemicals. *Journal of Hazardous Materials*, 401: 123403.