



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**EL PAPEL DE *Daphnia obtusa* Kurz, 1875 COMO POSIBLE  
CONTROL DE FITOPLANCTON EN TRES LAGOS SOMEROS  
ADYACENTES CON DIFERENTE ESTADO TRÓFICO EN CANTERA  
ORIENTE, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**BIOL. DIANA CAROLINA FRÍAS DE LA CRUZ**

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

**COMITÉ TUTOR:**  
DRA. NANDINI SARMA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ MÁRQUEZ  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

DR. MANUEL ELÍAS GUTIÉRREZ  
COLEGIO DE LA FRONTERA SUR

DR. JORGE JIMÉNEZ CONTRERAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**CD. MX., SEPTIEMBRE 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



**EL PAPEL DE *Daphnia obtusa* Kurz, 1875 COMO POSIBLE  
CONTROL DE FITOPLANCTON EN TRES LAGOS SOMEROS  
ADYACENTES CON DIFERENTE ESTADO TRÓFICO EN CANTERA  
ORIENTE, MEXICO**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(Limnología)

PRESENTA:  
**BIOL. DIANA CAROLINA FRÍAS DE LA CRUZ**

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

**COMITÉ TUTOR:**  
DRA. NANDINI SARMA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ MÁRQUEZ  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

DR. MANUEL ELÍAS GUTIÉRREZ  
COLEGIO DE LA FRONTERA SUR

DR. JORGE JIMÉNEZ CONTRERAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**MÉXICO, CD. MX., SEPTIEMBRE 2019**

## AGRADECIMIENTOS

Al **Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología**, y a la **Universidad Nacional Autónoma de México** por abrirme sus puertas, permitirme continuar mi formación académica, y por todos los apoyos brindados.

Al **Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT)** y al **Gobierno mexicano**, por la beca otorgada N°630057 para cursar la maestría en el periodo 2017 – 2019.

A los apoyos recibidos para realizar este trabajo en la Cantera oriente, por parte del **PAPCA de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala** proyecto 2017 – 2019, y al **PAPIIT-DGAPA-UNAM** por el proyecto IN221115 “Estudio limnológico comparado de los cuerpos de agua de la Cantera Oriente, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel con vista a su mejoramiento ambiental”.

Al **Dr. Alfonso Lugo Vázquez**, tutor principal de este proyecto, por la orientación, y tiempo dedicado para la realización de mi trabajo de maestría; por sus comentarios tan acertados, facilidades brindadas tanto en campo como en laboratorio, y por el apoyo.

A los integrantes de mi comité tutor, por sus valiosos comentarios y observaciones a lo largo de los tutoriales, los cuales fueron necesarios para la realización de este trabajo: **Dr. Nandini Sarma, Dr. José Luis Gómez Márquez, Dr. Manuel Elías Gutiérrez & Dr. Jorge Jiménez Contreras**.

Al **personal de la REPSA** (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel), especialmente al Biol. Francisco Martínez Pérez, por las facilidades para acceder al área de estudio y efectuar los muestreos.

Al equipo de trabajo del posgrado en Ciencias del Mar y Limnología: **Dra. Claudia Ponce de León Hill, Dra. Ruth Cecilia Vanegas, M. en C. Diana, Gabriela, Lupita & Biol. Jazmín**; por su ayuda con todas las dudas y trámites.

A todos los profesores y compañeros del instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

Al **Dr. Antonio Camacho, Dr. Antonio Picazo & Dr. Carlos Rochera** de la Universidad de Valencia, por todos los conocimientos compartidos, enseñanzas, trabajo en campo y laboratorio, pero sobre todo por su valioso apoyo durante mi estancia.

## **Un agradecimiento especial...**

A las **personas que me acompañaron durante los muestreos**, su ayuda fue invaluable y no lo hubiera logrado sin ustedes.

A la **Dra. María del Rosario Sánchez Rodríguez**, a la **M. en C. Laura Peralta Soriano**, y a **Rosarito Lugo**, por motivarme, las charlas, los consejos, y por hacer mi estadía en el laboratorio siempre agradable.

Al combo del laboratorio, **Dani Cortés, Daniel Cuevas, Ismael Soria, Josué Morlán, y Luis Oseguera**, por el café, galletas, doritos, salidas y por hacer más amenos los días de microscopio o de computador.

A los de siempre: **Shera, Javi, Renzo & Carlitos**, por los buenos momentos, el apoyo y las llamadas.

Al **M. en C. Manuel Muñoz**, porque su apoyo y compañía nunca reconocieron fronteras ni huso horario.

Finalmente, a todas aquellas personas que han ayudado a mi formación tanto académica como profesional de alguna u otra manera.

**“En la vida no existe nada que temer,  
sólo cosas que comprender”**

**-Marie Curie**

## **DEDICATORIA**

Los que nunca estuvieron realmente lejos...

A mi madre y mi padre,

### **MARTHA DE LA CRUZ & ALBERTO FRÍAS**

Por el apoyo incondicional, el estímulo al estudio y siempre estar presentes.

A mi hermana,

### **“ADI” FRIAS DE LA CRUZ**

Por ser un faro en las noches oscuras y simplemente por ser tú.

**“La educación sin valores, por más útil que nos pueda parecer,  
sólo hace de los hombres un demonio más inteligente”**

**-C. S. Lewis**



## ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
Eutrofización.....	3
¿Cómo medir la eutrofización?: estado trófico.....	5
Técnicas o estrategias para combatir la eutrofización.....	6
Biomanipulación.....	7
Técnicas de biomanipulación.....	8
¿Por qué <i>Daphnia</i> ?.....	8
Limitaciones de la biomanipulación en los cuerpos de agua subtropicales.....	10
Biomanipulación en los lagos de la Cantera Oriente.....	10
ANTECEDENTES.....	11
JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA.....	13
HIPÓTESIS.....	14
OBJETIVOS.....	15
Objetivo General.....	15
Objetivos Específicos.....	15
ÁREA DE ESTUDIO.....	16
MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
Cultivos de <i>Daphnia obtusa</i> .....	19
Fase de campo.....	20
Montaje de mesocosmos.....	20
Medición de variables físico-químicas.....	22
Recolección de muestras biológicas.....	23
Fase de laboratorio.....	23
Cla por extracción en frío.....	23
Nutrientes.....	24
Revisión de muestras biológicas.....	24
Análisis estadístico.....	25
Variables físico-químicas.....	25

Estado trófico.....	26
Comunidades biológicas.....	27
Eficiencia en el control del fitoplancton (Nam <i>et al.</i> 2016).....	27
RESULTADOS.....	28
Variables físico-químicas.....	28
Estado trófico.....	33
Comunidades biológicas.....	35
Zooplancton.....	35
Fitoplancton.....	41
Eficiencia en el control de fitoplancton.....	42
DISCUSIÓN.....	45
Variables físico-químicas.....	45
Estado trófico.....	46
Comunidades biológicas.....	48
Eficiencia en el control del fitoplancton.....	51
CONCLUSIONES.....	53
BIBLIOGRAFIA.....	54
ANEXOS.....	63

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Cambio de la estructura trófica a lo largo de un gradiente de nutrientes en lagos poco profundos, adaptado para la Cantera Oriente con datos de Lot, 2007 (modificado de: Jeppesen *et al.* 2005b) .....4
- Figura 2.** Herramientas de biomanipulación para controlar las cianobacterias. Interacciones bióticas mediadas por la biomanipulación que previenen el crecimiento de cianobacterias (líneas negras). Los efectos secundarios no deseados de biomanipulación (líneas grises, con explicación en la caja). Las flechas convencionales representan efectos facilitadores, mientras que —| las interacciones indican influencias negativas. Flecha punteada: reciclaje de nutrientes por los peces. (Tomado de: Triest *et al.* 2016) .....7
- Figura 3.** *Daphnia obtusa* Kurz, 1875 utilizadas en la fase experimental, recolectadas del lago Centro de la Cantera Oriente-Ciudad de México .....9
- Figura 4.** Lagos de la Cantera Oriente, Reserva ecológica Pedregal de San Ángel .....16
- Figura 5.** Lagos de la Cantera Oriente / REPSA, durante el segundo experimento. A) lago Norte- B) lago Centro- C) lago Sur .....18
- Figura 6.** Cultivo de *Daphnia obtusa* acuario utilizado en el experimento con calefacción y aireación .....19
- Figura 7.** Mesocosmos ubicados en el lago Sur de la Cantera Oriente, durante el segundo experimento .....21
- Figura 8.** Experimento realizado en cada lago en la Cantera Oriente/ REPSA. A: Toma de variables físico-químicas dentro de cada mesocosmos - B: Recolección de muestras biológicas .....23
- Figura 9.** Valores promedio de la profundidad en los mesocosmos de los tres lagos en: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. (barras de error: error típico) .....30
- Figura 10.** Relación entre la temperatura y el OD en los mesocosmos de los tres lagos en: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. Valores promedio (barras de error: error típico) .....30
- Figura 11.** Valores promedio del pH en los mesocosmos de los tres lagos en: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. (barras de error: error típico) .....30
- Figura 12.** Relación entre la Cla y la transparencia del DS en los mesocosmos y el control de los tres lagos en: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. Valores promedio (barras de error: error típico) .....32

<b>Figura 13.</b> Formas del N medidas en los mesocosmos de los tres lagos durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. Valores promedio (barras de error: error típico) .....	32
<b>Figura 14.</b> Formas del P medidas en los mesocosmos de los tres lagos durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. Valores promedio (barras de error: error típico) .....	32
<b>Figura 15.</b> IET de Carlson y Simpson (1996) basado en Cla, durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento .....	34
<b>Figura 16.</b> IET de Carlson y Simpson (1996) basado en la transparencia del DS, durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento .....	34
<b>Figura 17.</b> IET de Carlson y Simpson (1996) basado en PT, durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento .....	34
<b>Figura 18.</b> Porcentaje de la abundancia de los diferentes grupos de zooplancton en los mesocosmos durante: los dos experimentos en los tres lagos .....	35
<b>Figura 19.</b> Porcentaje de la abundancia de los cladóceros en los mesocosmos, excluyendo a <i>D. obtusa</i> , durante: los dos experimentos en los tres lagos .....	36
<b>Figura 20.</b> Porcentaje de la abundancia de los estadios de vida de <i>A. eduardoi</i> en los mesocosmos durante los dos experimentos en los tres lagos .....	37
<b>Figura 21.</b> Variación de las densidades de <i>D. obtusa</i> dentro de los mesocosmos en los tres cuerpos de agua de la Cantera Oriente, durante: A) primer experimento. B) segundo experimento (barras de error: error típico) .....	38
<b>Figura 22.</b> Relación entre las densidades de <i>D. obtusa</i> y los grupos más abundantes del zooplancton en los mesocosmos de los tres cuerpos de agua durante: A) Primer experimento - B) Segundo experimento. N: lago Norte – C: lago Centro- S: lago Sur. Valores promedio (barras de error: error típico) .....	39
<b>Figura 23.</b> Relación entre la Cla y las densidades de <i>D. obtusa</i> en el lago Norte durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. Valores promedio (barras de error: error típico) .....	44
<b>Figura 24.</b> Relación entre la Cla y las densidades de <i>D. obtusa</i> en el lago Centro durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. Valores promedio (barras de error: error típico) .....	44
<b>Figura 25.</b> Relación entre la Cla y las densidades de <i>D. obtusa</i> en el lago Sur durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. Valores promedio (barras de error: error típico) .....	44

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Límites para diferentes niveles de estado trófico, según el sistema de clasificación propuesto por la OECD (1982) .....	5
<b>Tabla 2.</b> Límites para niveles de estado trófico. (Salas & Martino, 2001) .....	5
<b>Tabla 3.</b> Fechas de los experimentos realizados en la Cantera Oriente, REPSA .....	20
<b>Tabla 4.</b> Temperatura media (°C) y precipitación (mm) en la Ciudad de México, láminas estimadas de enero a diciembre de 2017 y enero a diciembre 2018. Con información disponible en el Sistema de Información Hidroclimatológica (SIH) de la Gerencia de Aguas Superficiales e Ingeniería de Ríos-Conagua. Columnas sombreadas corresponden a los meses en los cuales se realizaron los experimentos durante ese año. Datos tomados de CONAGUA (2017, 2018) ....	21
<b>Tabla 5.</b> Listado de variables físicas y químicas medidas en cada lago .....	22
<b>Tabla 6.</b> Escala de abundancia relativa para el análisis cualitativo de los géneros de fitoplancton .....	25
<b>Tabla 7.</b> Índices y categorías de estado trófico (Carlson & Simpson, 1996) .....	26
<b>Tabla 8.</b> Promedio y desviación estándar de las variables ambientales de los tres cuerpos de agua de la Cantera Oriente durante los dos experimentos. M1: mesocosmos 1 - M2: mesocosmos 2 .....	28
<b>Tabla 9.</b> Promedio y desviación estándar de las variables asociadas al estado trófico y los nutrientes de los 3 cuerpos de agua de la Cantera Oriente durante los dos experimentos. M1: mesocosmos 1- M2: mesocosmos 2 .....	31
<b>Tabla 10.</b> Valores definitivos del IET de Carlson & Simpson (1996) sin incluir los valores de PT .....	33
<b>Tabla 11.</b> Composición de las especies de rotíferos encontrados en los cuerpos de agua de la Cantera Oriente .....	40
<b>Tabla 12.</b> Composición de los cladóceros encontrados en los cuerpos de agua de la Cantera Oriente .....	41
<b>Tabla 13.</b> Lista taxonómica de los géneros de fitoplancton encontrados en los cuerpos de agua de la Cantera Oriente .....	41
<b>Tabla 14.</b> Variación de la composición del fitoplancton. Listado de los géneros más abundantes por lago (5 y 4 en la escala cualitativa). Durante: E1: experimento 1 – E2: experimento 2. N: lago Norte – C: lago Centro – S: lago Sur .....	42
<b>Tabla 15.</b> Rango de las medidas de las especies dominantes de fitoplancton en los tres lagos ( <i>datos tomado de: Mejía-Farfán, 2016</i> ) .....	43

## ÍNDICE DE ANEXOS

- Anexo 1.** Características morfológicas de *D. obtusa* que corresponde a la clave de Elías-Gutiérrez et al. (2008). A) Espina del caparazón – B) Ocelo presente – C) serie de setas largas, plumosas u originadas submarginalmente hacia la parte media de la región ventral de las valvas .....63
- Anexo 2.** Valores estadísticos para las variables físico-químicas durante el primer experimento. A) Análisis PERMANOVA de una vía – B) Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2 ....64
- Anexo 3.** Valores estadísticos PERMANOVA de una vía para las variables físico-químicas durante el segundo experimento. A) Análisis. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2 .....64
- Anexo 4.** Valores estadísticos para las densidades de *D. obtusa* durante las 5 semanas del primer experimento. A) Kruskal-Wallis – B) Análisis post-hoc de Tukey .....65
- Anexo 5.** Valores estadísticos de Kruskal-Wallis con las densidades de *D. obtusa* durante el primer experimento entre cada par de mesocosmos .....65
- Anexo 6.** Valores estadísticos de Kruskal-Wallis con las densidades de *D. obtusa* durante las 4 semanas del segundo experimento .....65
- Anexo 7.** Valores estadísticos de Kruskal-Wallis con las densidades de *D. obtusa* durante el segundo experimento entre cada par de mesocosmos .....66
- Anexo 8.** Valores estadísticos para las densidades de rotíferos durante el primer experimento. A) Análisis ANOSIM de una vía – B) Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2 .....66
- Anexo 9.** Valores estadísticos para las densidades de rotíferos durante el segundo experimento. A) Análisis ANOSIM de una vía – B) Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2 .....66
- Anexo 10.** Valores estadísticos del análisis ANOSIM de una vía para las densidades de copépodos durante el primer experimento. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2 .....67
- Anexo 11.** Valores estadísticos del análisis ANOSIM de una vía para las densidades de copépodos durante el segundo experimento. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2 .....67
- Anexo 12.** Valores estadísticos para las densidades de cladóceros durante el primer experimento. A) Análisis ANOSIM de una vía – B) Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2 .....67
- Anexo 13.** Valores estadísticos para las densidades de cladóceros durante el segundo experimento. A) Análisis ANOSIM de una vía – B) Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2 .....68

## LISTA DE ABREVIATURAS O SIGLAS

<b>Cla</b>	Concentración de Clorofila a.
<b>CONAGUA</b>	Comisión Nacional del Agua.
<b>DS</b>	Disco de Secchi.
<b>E1</b>	Experimento 1.
<b>E2</b>	Experimento 2.
<b>IET</b>	Índice de Estado Trófico.
<b>ECF</b>	Eficiencia en el Control del Fitoplancton.
<b>NT</b>	Nitrógeno Total.
<b>OD</b>	Oxígeno Disuelto.
<b>OECD</b>	Organization for Economy Cooperation and Development.
<b>PRD</b>	Fósforo Reactivo Disuelto.
<b>PT</b>	Fósforo Total.
<b>REPSA</b>	Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

## RESUMEN

El zooplancton filtrador de tamaño grande, como varias especies de cladóceros del género *Daphnia*, desempeñan un papel importante en la mejora de la calidad del agua. Experimentalmente, se analizó la habilidad de *Daphnia obtusa* Kurz, 1875, para depredar efectivamente la comunidad del fitoplancton en tres lagos someros adyacentes con diferente estado trófico, en la Cantera Oriente/Ciudad de México. Los lagos fueron: Norte (mesotrófico), Centro (eutrófico), y Sur (hipertrófico). Inicialmente, *D. obtusa* fue cultivada bajo condiciones estables de laboratorio y añadida sólo una vez en cada mesocosmo (80 ind L<sup>-1</sup>) durante la época seca-fría (noviembre-diciembre 2017) y la época lluviosa-cálida (julio-agosto 2018). Durante cada experimento se implementaron dos mesocosmos semicerrados y un control (80 L) por lago. Los muestreos fueron semanales, y concluyeron cuando se detectó un descenso en la concentración de clorofila a (C<sub>la</sub>) y una mejoría en la calidad del agua. Se recolectaron muestras de zooplancton y fitoplancton, y se midieron variables físico-químicas seleccionadas: C<sub>la</sub>, temperatura, Oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad, transparencia del DS y nutrientes. Al inicio de los dos experimentos, el fitoplancton del lago Norte y Centro estuvo dominado por Chlorophyta y en el lago Sur por Cianobacterias. Mientras *D. obtusa* proliferaba rápidamente dentro de los mesocosmos, se presentaron ligeras variaciones en los géneros más abundantes de fitoplancton; como resultado, las concentraciones de C<sub>la</sub> mostraron una disminución general que coincidió con las mayores densidades de *D. obtusa*, esta eficiencia en el control de fitoplancton (ECF, calculado utilizando los valores de C<sub>la</sub>) fue mayor en el lago Centro con un promedio de 85.5% durante las dos épocas, de 74% ECF para el Norte y de 71% ECF para el lago Sur; no obstante, no se encontró una correlación estadísticamente significativa entre la C<sub>la</sub> y *D. obtusa* (Spearman,  $p > 0.05$ ). Estos resultados sugieren que dentro de las complejas interacciones que se dan por los efectos de la cascada trófica, la herbivoría directa de *D. obtusa* tiene una función fundamental en la transferencia de energía a través de las redes alimenticias y en el control de las diferentes comunidades de fitoplancton en cualquier estado trófico. A pesar de que *Daphnia* escasea naturalmente en estos lagos, su supervivencia y crecimiento dentro de los mesocosmos —donde alcanza densidades adecuadas para un control efectivo del fitoplancton— demuestra que el medio es ideal para su establecimiento, pero un probable control descendente por parte de los juveniles de los peces presentes en la zona parece impedir su crecimiento y aporte al control del fitoplancton.

**Palabras claves:** *Daphnia*, Clorofila, estado trófico, biomanipulación.

## ABSTRACT

Large zooplankton, such as several species of the the cladoceran genus *Daphnia*, has a fundamental role in the flow of energy through the trophic web. We analyzed experimentally the ability of *Daphnia obtusa* Kurz, 1875 to graze effectively on the phytoplankton community in three adjacent shallow lakes with a different trophic state at East Quarry (Cantera Oriente)/México. The lakes were: North (mesotrophic), Central (eutrophic) and South (hypereutrophic). Initially *D. obtusa* were cultured under stable laboratory conditions and added only once in each mesocosm (80 ind L<sup>-1</sup>) during the cold-dry season (November-December 2017) and the warm-rainy season (July-August 2018). We used two outdoor semi-enclosure mesocosm and a control (80 L) per lake. The lakes were sampled weekly until a decrease in Chla concentration and an improvement in water quality was observed. We collected phytoplankton and zooplankton samples and measured selected physical and chemical variables: Cla, temperature, DO, pH, conductivity, Secchi disk depth, and nutrient concentrations. Initially Chlorophyta dominated phytoplankton in North and Central Lakes, and cyanobacteria in South Lake; during the experiments, the phytoplankton genera dominance changed slightly while *D. obtusa* grew rapidly in mesocosms. As a result, the Cla reported a general decrease associated with *D. obtusa* highest densities, with 85.5% phytoplankton control efficiency (PCE, calculated using Chla data) for the Central lake in both seasons, followed by 74% PCE for the North Lake and 71% PCE for the South Lake. There was not a significant correlation between Chla and *D. obtusa* values (Spearman's,  $p > 0.05$ ). These results suggest that within the complex interactions brought about by trophic cascades, direct grazing by *D. obtusa* plays a fundamental role in the energy-matter flows in ecosystems and in regulating phytoplankton growth at any trophic state. Even though *D. obtusa* is naturally scarce in these lakes, its survivorship and growth inside mesocosms—where it reaches suitable densities for an effective control of phytoplankton— shows that the environment is ideal for its establishment, but a probable top-down control by the juvenile fishes present in the lakes, prevents its growth and contribution to phytoplankton control.

**Key words:** *Daphnia*, Chlorophyll, trophic state, biomanipulation.

## INTRODUCCIÓN

La disponibilidad del agua es un tema de gran relevancia actualmente, debido a que no sólo se tiene en cuenta la cantidad, sino también la calidad de esta para los diferentes usos posibles, como consumo, recreación, pesca, riego, generación de energía, abastecimiento público, entre otros (Lamperelli, 2004; Cunha *et al.* 2013). El acelerado crecimiento demográfico en países de América Latina y el Caribe, especialmente en los centros urbanos, exige una progresiva demanda de alimentos y energía, lo cual aumenta las actividades potencialmente impactantes en el ambiente, acrecentando la preocupación por la calidad del agua (Salas & Martino, 2001).

Como consecuencia de este crecimiento poblacional, se ha registrado un aumento en el número de descargas de aguas residuales (Leflaive & Ten-Hage, 2007), lo cual ha elevado las concentraciones de nutrientes en muchos ríos y lagos, alterando su dinámica y funcionamiento (Glibert, 2017); por lo tanto, muchos sistemas acuáticos están sobrecargados de nutrientes o están experimentando alteraciones químicas (Ger *et al.* 2016).

El National Water Quality Inventory (U.S., 1996), resalta al fósforo y nitrógeno, como los principales nutrientes causantes del deterioro de los cuerpos de agua, debido a que en altas concentraciones pueden afectar los procesos que ahí ocurren e imposibilitar la eficiente transferencia de energía en los diferentes niveles de la red trófica. En los sistemas acuáticos, de forma general en todos los ecosistemas, la transferencia de energía y nutrientes entre los diferentes niveles de las redes alimentarias representa un proceso clave (Margalef, 1983; Wilson *et al.* 2006). Interrupciones en esta transferencia de energía pueden afectar el ensamble entre los productores y sus depredadores (Urrutia-Cordero *et al.* 2015). Este desacoplamiento trófico se intensifica cuando existe aumento en la biomasa del fitoplancton —principalmente de cianobacterias potencialmente tóxicas— las cuales son un indicativo de procesos de eutrofización en el medio (Ger *et al.* 2016).

Los síntomas de eutrofización clásica son evidentes en aguas de todo el mundo con zonas hipóxicas y anóxicas en expansión, y reportes cada vez más frecuentes de floraciones de cianobacterias (Olin *et al.* 2006; Jeppesen *et al.* 2012; Kratina *et al.* 2012; Li *et al.* 2016); convirtiendo a la eutrofización en uno de los grandes desafíos de la actualidad.

### Eutrofización

Los lagos y lagunas no son elementos permanentes del paisaje y están destinados a desaparecer por causa de la acumulación de sedimentos y materia orgánica, bien sea de origen autóctono o alóctono; este proceso se conoce como sucesión (Roldan & Ramírez, 2008), ocurre en una escala geológica y sobrelleva consigo la eutrofización de los cuerpos de agua (Figura 1); sin embargo, el fenómeno de aceleración antrópica de la eutrofización

puede ser observado en una escala de tiempo más corta, en décadas o años (Lamperelli, 2004), por lo que se considera que la eutrofización es uno de los problemas de mayor importancia que enfrentan actualmente los cuerpos de agua dulce del planeta (Downing, 2014).

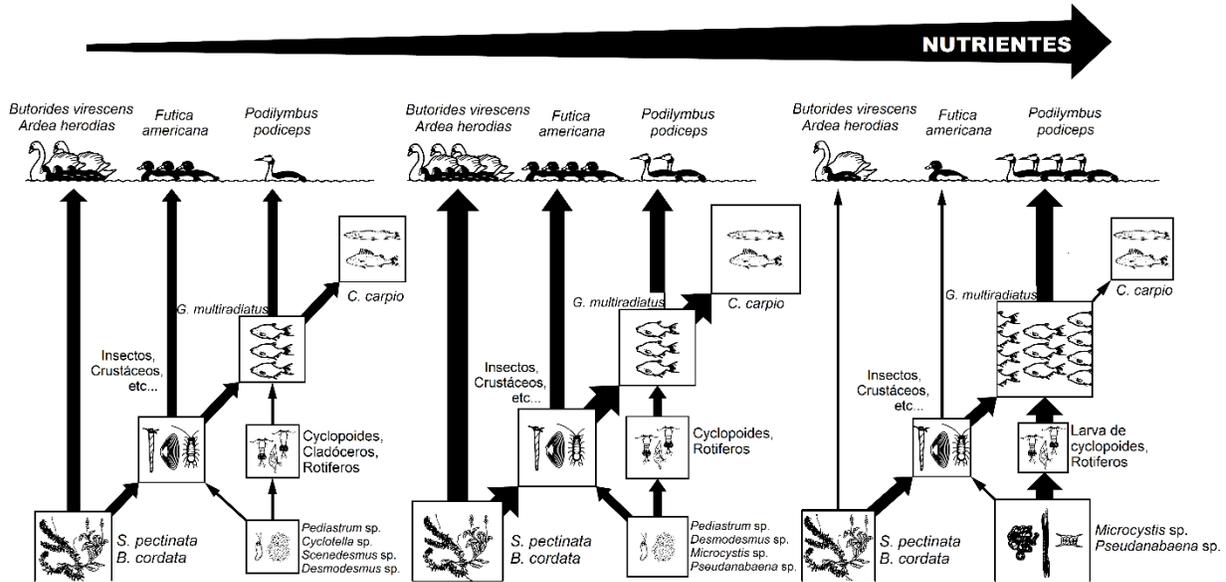


Figura 1. Cambio de la estructura trófica a lo largo de un gradiente de nutrientes en lagos poco profundos, adaptado para la Cantera Oriente con datos de Lot, 2007 (modificado de: Jeppesen et al. 2005b).

La eutrofización se puede entender como el proceso de incorporación de concentraciones excesivas de nutrientes a un cuerpo de agua, principalmente nitrógeno y fósforo, que lleva a su enriquecimiento y frecuentemente ocasiona efectos indeseables, como un descenso de la calidad del agua (Ger et al. 2014; Urrutia-Cordero et al. 2015). En los lagos, este proceso es evidenciado como un crecimiento excesivo del fitoplancton o las macrófitas, conocido como floraciones; comúnmente dominadas por géneros de cianobacterias como *Microcystis*, *Cylindrospermopsis*, *Anabaena*, *Planktothrix*, *Aphanizomenon* y *Nodularia* (Zhang et al. 2010).

En comparación con otros grupos del fitoplancton, las cianobacterias son consideradas como alimento de baja calidad para el zooplancton debido a tres atributos principales: **i)** La producción de metabolitos tóxicos, incluyendo hepato o neuro-toxinas, (Leflaive & Ten-Hage, 2007). **ii)** baja producción de esteroides y lípidos esenciales (Müller-Navarra et al. 2000). **iii)** la agregación celular de algunos géneros de cianobacterias en grandes colonias o filamentos que pueden inhibir la herbivoría por parte del zooplancton al obstruir su aparato de filtración (Gliwicz, 1990b). Otro atributo importante en este grupo es que las altas temperaturas del agua (>20°C) favorecen su crecimiento y promueven aún más las floraciones (Ekvall et al. 2014). En general, estos atributos les confiere la capacidad de dominar ambientes en cortos periodos de tiempo (DeMott et al. 1991; Ger et al. 2014).

Este vínculo entre eutrofización y las floraciones de cianobacterias tóxicas está bien estudiado y soportado por evidencia substancial (Ger *et al.* 2014); Por lo tanto, una comprensión completa de la dinámica de la floración y sus interacciones nos ayuda a comprender los procesos de eutrofización (Ekvall *et al.* 2014, Leflaive & Ten-Hage, 2007; Müller-Navarra *et al.* 2000; Gliwicz, 1990b).

### ¿Cómo medir la eutrofización?: estado trófico

La Organization for Economic Cooperation and Development (OECD, 1982) define el estado trófico como la respuesta biológica de los cuerpos de agua a la introducción de nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo). Para determinarlo, se utilizan varias categorías, como: ultraoligotrofia, oligotrofia, mesotrofia, eutrofia e hipertrofia (Carlson, 1977; Carlson & Simpson, 1996; Lamperelli, 2004; Cunha *et al.* 2013).

Generalmente, para determinar el estado trófico no se toma en cuenta la biomasa de algas; en su lugar, esta se evalúa de forma indirecta mediante la medición de los niveles de nutrientes (principalmente fósforo), la concentración de la clorofila a (C<sub>la</sub>) o la claridad del agua utilizando un disco de Secchi (DS). La OECD publicó los resultados de un amplio estudio sobre el monitoreo, evaluación y control de la eutrofización de ambientes acuáticos en el que se establecieron límites para la clasificación trófica (OECD, 1982) (Tabla 1).

**Tabla 1.** Límites para diferentes niveles de estado trófico, según el sistema de clasificación propuesto por la OECD (1982).

Categorías tróficas	PT ( $\mu\text{g/l}$ )	Medida anual de C <sub>la</sub> ( $\mu\text{g/l}$ )	Máximo anual de C <sub>la</sub> ( $\mu\text{g/l}$ )	Medida anual de disco de secchi (m)	Mínimo anual de disco de secchi (m)
Ultraoligotrófico	$\leq 4.0$	$\leq 1.0$	$\leq 2.5$	$\geq 12.0$	$\geq 6.0$
Oligotrófico	$\leq 10.0$	$\leq 2.5$	$\leq 8.0$	$> 6.0$	$> 3.0$
Mesotrófico	10-35	2.5-8	8-25	6-3	3-1.5
Eutrófico	35-100	8-25	25-75	3-1.5	1.5-0.7
Hipertrófico	$\geq 100$	$\geq 25$	$\geq 75$	$\leq 1.5$	$\leq 0.7$

Sin embargo, muchos trabajos —al igual que el trabajo de la OECD— establecen estos límites para cuerpos de agua en regiones templadas; por lo cual, Salas & Martino (2001) publicaron un estudio en el que proponen un modelo trófico simplificado utilizando el fósforo total (PT) y la C<sub>la</sub>, para lagos (sub) tropicales de América Latina y el Caribe (Tabla 2).

**Tabla 2.** Límites para niveles de estado trófico. (Salas & Martino, 2001).

Categorías tróficas	PT ( $\mu\text{g/l}$ )	C <sub>la</sub> ( $\mu\text{g/l}$ )
Oligotrófico	$\leq 28$	$\leq 4.8$
Mesotrófico	28-72	4.8-12
Eutrófico	$\geq 72$	$\geq 12$

No obstante, para el diagnóstico del estado trófico de una forma más confiable, es habitual el empleo de algunos índices que determinan mediante fórmulas (y no sólo límites) el estado del cuerpo de agua tomando en cuenta: el PT, Cla y la medida de la transparencia del DS; un ejemplo es el índice de estado trófico propuesto por Carlson & Simpson (1996), el cual es ampliamente utilizado en monitoreos (Brown & Simpson, 2001).

A medida que aumenta la intensidad de la urbanización y el cuerpo de agua pasa de un estado de menor a uno de mayor nivel trófico, se hace menester una protección con enfoque multidisciplinario para la restauración de los ecosistemas; por lo que se considera ideal no sólo la reducción de la entrada de nutrientes de la cuenca, sino también una mejora en la calidad del agua con diferentes técnicas.

Los trabajos de Gophen (2003) en el lago Kinneret (Israel) confirman que, aunque la biomanipulación (extracción de Lavnun, *Acanthobrama* spp.) tuvo resultados favorables al inicio (al aumentar las densidades de zooplancton), este aumento incrementó el reciclado del PT interno del lago, por lo cual no se pudieron mantener las condiciones deseadas en el tiempo. Por lo tanto, concluye que para mantener los resultados es necesario, no sólo la manipulación de la red trófica, sino también un manejo de la cuenca de drenaje, dirigida a una eliminación de nutrientes en la misma (Shapiro *et al.* 1975; Carpenter *et al.* 1985). Por su parte Ofir *et al.* (2017) aseguran que es este resultado pudo ser previsto y que es arbitrario utilizar el mismo plan de biomanipulación para todos los cuerpos de agua; motivo por el cual considera imperativo el uso de modelos de la red alimentaria como herramientas de planificación para cualquier plan de biomanipulación propuesto, lo cual aseguraría el éxito del tratamiento y nos ayudaría a determinar qué otras estrategias deben ser consideradas.

### **Técnicas o estrategias para combatir la eutrofización**

Las acciones para combatir la eutrofización en los ecosistemas acuáticos pueden ser de tres tipos: físicas, químicas y biológicas. Cada estrategia tiene sus pros-contras y con costos variables (generalmente elevados); pero pueden ayudar a regular los síntomas de la eutrofización (Allan, 1997; Glibert, 2017), dependiendo del estado inicial de cada cuerpo de agua:

- **Físicas:** diseñadas para disminuir el tiempo de residencia del agua (Benndorf, 1987; Wang *et al.* 2017), des-estratificar la columna de agua (Olszewski & Sikorowa, 1973; Downing, 2014), controlar la carga externa de nutrientes o remover los sedimentos ricos en nutrientes (Matisoff & Wang, 1998; Ha *et al.* 2013).
- **Químicas:** para combatir la hipoxia mediante la re-oxigenación artificial del medio con oxígeno puro (Prepas *et al.* 1997; Jeppesen *et al.* 2000) o ayudar a la precipitación de nutrientes (especialmente del fósforo) con la adición de Aluminio, Calcio o Phoslock (Cooke *et al.* 1982; Cooke *et al.* 1993).
- **Biológicas (biomanipulación):** intervención en un ecosistema mediante la manipulación de componentes clave de la comunidad ecológica (Figura 2) (Benndorf, 1980; Benndorf, 1987; Triest *et al.* 2016).

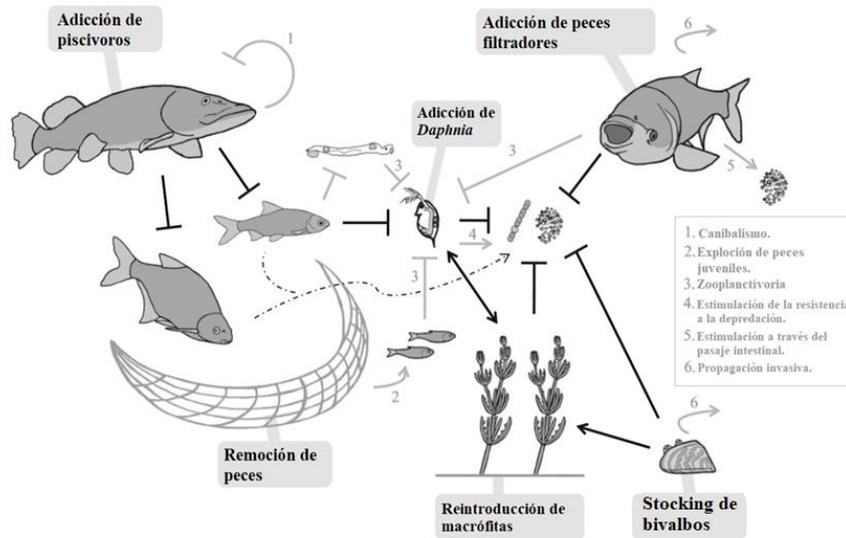
Una combinación de estas técnicas es recomendable para obtener una mejoría en la calidad del agua que se pueda mantener en el tiempo. Hay que tener en cuenta que no hay una fórmula que funcione igual en todos los cuerpos de agua, ya que la aplicación de una intervención para resolver un caso específico de eutrofización puede tener un resultado diferente cuando se aplica a un problema similar en una ubicación diferente.

En el presente trabajo, utilizamos la alteración de la red trófica como punto de partida en la restauración de los cuerpos de agua del área de estudio; por lo que la biomanipulación como técnica, es el eje central de este estudio.

## Biomanipulación

Cuando el control de las fuentes externas de nutrientes no reduce el fitoplancton a los niveles deseados, debido a la carga interna de los sedimentos del fondo (Ha *et al.* 2013), otra técnica conocida como Biomanipulación, se ha utilizado en numerosos casos en lagos templados (Shapiro *et al.* 1975; Olin *et al.* 2006).

La Biomanipulación, término acuñado por primera vez por Shapiro *et al.* 1975, busca reducir los florecimientos fitoplanctónicos (Shapiro & Wright, 1984; Hansson *et al.* 2007); incluyendo técnicas con interacciones inducidas que afectan la abundancia de cianobacterias, las cuales pueden ser directas, al aumentar la capacidad de depredación de los depredadores (Top-Down) o indirectas, a través de una cascada trófica de cambios en la dinámica de nutrientes o mecanismos asociados a macrófitas (Bottom-up) (Ekvall *et al.* 2014; Olin *et al.* 2006).



**Figura 2.** Herramientas de biomanipulación para controlar las cianobacterias. Interacciones bióticas mediadas por la biomanipulación que previenen el crecimiento de cianobacterias (líneas negras). Los efectos secundarios no deseados de biomanipulación (líneas grises, con explicación en la caja). Las flechas convencionales representan efectos facilitadores, mientras que —| las interacciones indican influencias negativas. Flecha punteada: reciclaje de nutrientes por los peces. (Tomado de: Triest *et al.* 2016).

## Técnicas de biomanipulación

A continuación, se describen diferentes técnicas empleadas en la biomanipulación:

- **Adición de peces piscívoros:** los cuales logran disminuir las densidades de peces planctívoros que diezman las densidades de zooplancton de gran tamaño (principalmente especies de *Daphnia*) (Benndorf, 1987; Ha *et al.* 2013), permitiendo que estas últimas aumenten su abundancia e incrementen la presión por herbivoría sobre el fitoplancton (Shapiro *et al.* 1975; Liu *et al.* 2018).
- **Remoción de peces planctívoros:** con efectos: bottom-up (peces bentívoros), al reducir la resuspensión de nutrientes en la columna de agua (Shapiro & Wright, 1984; Søndergaard *et al.* 2003), y top-down (peces planctívoros), al permitir que los cladóceros de gran tamaño aumenten sus densidades (Hansson *et al.* 1998; Triest *et al.* 2016).
- **Adición de cladóceros de gran tamaño, especialmente *Daphnia*:** debido a sus hábitos filtradores, *Daphnia* puede crear períodos de “agua clara”, estimulando así el crecimiento de macrófitas. Especies de *Daphnia* de gran tamaño pueden reducir incluso las cianobacterias teóricamente no comestibles y tolerar altas concentraciones de toxinas bajo ciertas condiciones (Shapiro & Wright, 1984; Ekvall *et al.* 2014). Adicionalmente, la disminución de las cianobacterias filamentosas después de la remoción de peces también se ha atribuido a las altas densidades de *Bosmina* (Meijer *et al.* 1999; Ter Heerd & Hootsmans, 2007).
- **Macrófitas sumergidas:** cuando ya se ha alcanzado un estado deseable en las condiciones del agua, la introducción de macrófitas sumergidas ayuda a prolongar estos resultados (Shapiro *et al.* 1975; Brown & Simpson, 2001), al ser mejores competidoras por los nutrientes del medio.
- **Adición de peces o bivalvos filtradores:** Cuando el concepto de cascada trófica, aumentando la presión por herbivoría sobre fitoplancton por parte del zooplancton se vuelve inválido, este puede ser reemplazado por la adición de otros organismos filtradores (Benndorf, 1980; Zhang *et al.* 2010). Este método es especialmente utilizado para lagos subtropicales altamente productivos (Meijer *et al.* 1999; Li *et al.* 2016).

Las técnicas de la biomanipulación deben ser utilizadas en conjunto, y estas sólo pueden ser efectivas si se reducen los aportes de nutrientes externos y la re-suspensión interna de los nutrientes almacenados en los sedimentos es mínima (Benndorf, 1987; (Meijer *et al.* 1999; Jeppesen *et al.* 2000; Jeppesen *et al.* 2012).

## ¿Por qué *Daphnia*?

El zooplancton de los lagos eutróficos subtropicales está dominado por especies de rotíferos, pequeños cladóceros y copépodos; sin embargo, es importante tener en cuenta que la eficiencia de la herbivoría del zooplancton sobre el fitoplancton está directamente relacionada con el tamaño corporal de los individuos (Burns, 1968) y su taxonomía (Gliwicz, 1990b; Lacerot *et al.* 2013).

Algunos copépodos pueden superar en tamaño a los cladóceros y comer partículas más grandes que ellos (Urrutia-Cordero *et al.* 2015), sin embargo en la fase adulta este grupo tiene hábitos predominantemente carnívoros y no sólo herbívoros; por lo tanto, en condiciones de laboratorio, se han demostrado efectos poco claros sobre la eficiencia de la herbivoría por parte de copépodos (Wilson *et al.* 2006). En contra parte, los grandes cladóceros del género *Daphnia* (Figura 3) depredan eficazmente el fitoplancton y desempeñan un papel importante en la mejora de la calidad del agua (Hosper, 1997; Ter Heerd & Hootsmans, 2007).



**Figura 3.** *Daphnia obtusa* Kurz, 1875 utilizadas en la fase experimental, recolectadas del lago Centro de la Cantera Oriente-Ciudad de México.

Décadas de investigación han señalado sistemáticamente la importancia de *Daphnia* para reducir la biomasa de fitoplancton en lagos eutróficos (Shapiro, 1990; Lampert & Sommer, 1997). Esto se debe a varios atributos que posee *Daphnia*: tasa de pastoreo de 0.09 cel/día, tasa de filtración de 3.25 ml ind/d (Navarro & Rejas, 2009), amplio rango de tamaño de presas: 8.1-80 microm (Burns, 1968), gran tamaño corporal: 0.59-2.38 mm (Gliwicz, 1990b), alimentación generalista y alta biomasa alcanzada en aguas de clima subtropicales (DeMott *et al.* 1991; Kamalasada *et al.* 2007).

El control efectivo de la biomasa total de fitoplancton requiere que la presión por herbivoría no sea selectiva, de lo contrario los depredadores sólo pueden suprimir fracciones particulares del conjunto de fitoplancton y no el conjunto en general (Ger *et al.* 2016).

## **Limitaciones de la biomanipulación en los cuerpos de agua subtropicales**

El mayor contraste entre lagos de regiones templadas y regiones subtropicales es la estructura de la columna de agua, basada en gradientes de temperatura en lagos templados y de oxígeno en lagos subtropicales (Catalan & Donato-Rondón, 2016); esta diferencia implica que los lagos subtropicales presentan una mayor productividad y carga interna de nutrientes (Jeppesen *et al.* 2005a). Otra diferencia significativa son las interacciones biológicas, estas incluyen a menudo: mayor densidad de peces pequeños, mayor número de cohortes por año, y predominancia de hábitos omnívoros sobre los piscívoros en lagos subtropicales (Jeppesen *et al.* 2005b); lo cual hace que sea difícil aplicar directamente los métodos de restauración biológica, debido a una respuesta retardada en la reducción de la carga de nutrientes y de la cascada trófica (Catalan & Donato-Rondón, 2016).

A pesar de la dificultad de mantener el efecto de cascada trófica —característico de los cuerpos de agua templados— en los lagos subtropicales; existen reportes de experimentos exitosos de biomanipulación en zonas subtropicales sin la aparición de la cascada trófica, es decir, sin cambios en la composición de las especies de zooplancton hacia un predominio más alto de individuos de gran tamaño y con ello mayor presión de pastoreo en el fitoplancton (Esteves, 1988; Houser, 1997).

Tal es el caso de las lagunas de Cochabamba en Bolivia (Navarro & Rojas, 2009), en donde el solo incremento de las densidades de las especies nativas de los cladóceros: *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia dubia*, *Diaphanosoma birgei* y *Daphnia similis*, redujo significativamente las concentraciones de Cla, sugiriendo que estas especies tienen potencial para pasar de un estado de aguas turbias a uno de aguas claras.

En conclusión, la biomanipulación puede ser efectiva en cuerpos de agua subtropicales, siempre y cuando venga acompañada de una reducción drástica de la carga externa de nutrientes, aunque la base científica (por ejemplo, los niveles de umbral de nutrientes) sobre la cual tomar decisiones, es todavía muy limitada (Salas & Martino, 2001; Lamperelli, 2004; Cunha *et al.* 2013).

## **Biomanipulación en los lagos de la Cantera Oriente**

Los cuerpos de agua de la Cantera Oriente se localizan en una zona de transición climática denominada Región Neotropical ya que por su ubicación latitudinal podrían clasificarse como tropicales, pero por las bajas temperaturas medidas en el agua, debido a la altitud, se podrían catalogar como templados (Lewis, 1996). Hay una escasez de datos sobre la existencia de un control top-down o bottom-up en los lagos de esta zona, sin embargo, se sabe que los lagos poco profundos son adecuados para desarrollar cascadas tróficas (Carpenter *et al.* 1985). Presumimos que los lagos del área de estudio están sujetos a cascadas tróficas de tipo top-down en donde las técnicas de biomanipulación con cladóceros y peces pueden ser efectivas para ayudar a mitigar los efectos de una excesiva productividad.

## ANTECEDENTES

Las investigaciones en biomanipulación han contribuido sustancialmente en el proceso de entender las complejas redes tróficas en cuerpos de agua, como los lagos; dicho conocimiento aumenta la tasa de éxito en futuros estudios y aplicaciones en las técnicas de biomanipulación (Shapiro *et al.* 1975). La idea de este apartado no es repetir los efectos generales de la biomanipulación, sino presentar una revisión de literatura seleccionada con estudios que involucran la manipulación de la red trófica y no aquellos que utilizan tratamientos químicos o físicos.

Quizás el caso más conocido de restauración fue llevado a cabo en el Lago Washington (Edmondson *et al.* 1956; Edmondson, 1991), este lago recibió cantidades crecientes de aguas residuales secundarias tratadas entre 1941-1963, lo que resultó en su eutrofización y la disminución de la calidad del agua. Las cianobacterias (principalmente *Oscillatoria rubescens*) dominaron fuertemente entre 1955-1973. En 1955 el Dr. W. T. Edmondson predijo que las descargas ricas en fósforo pronto acrecentarían estas condiciones. Por lo tanto, entre 1963-1968 se estableció un programa encargado de desviar las aguas residuales a las plantas de tratamiento de West Point y Renton. A partir de aquí se produjeron mejoras rápidas en la calidad del agua, disminuyendo la concentración de PT y aumentando la transparencia del lago de 0.76 m a 5 m. Con estos resultados, se exhibió un cambio en la comunidad biológica del lago, la biomasa de *O. rubescens* disminuyó por completo en 1976, las Daphnias se convirtieron en un miembro importante del zooplancton en este mismo año, y disminuyeron las densidades del camarón *Neomysis mercedes* (depredador voraz del zooplancton de gran tamaño), mediado por un aumento en las densidades del pez *Spirinchus thaleichthys*, como consecuencia de la mejoría en las condiciones del lago. La historia del lago Washington es una epopeya en la literatura científica, la literatura producida a través de su laboratorio en UW cubrió cinco décadas, y las influencias en la ciencia y la gestión de los lagos son enormes.

Los efectos del zooplancton sobre las floraciones fitoplanctónicas siempre han sido un tema de interés. Elser & Goldman (1991), midieron los efectos de *Daphnia* sp. sobre floraciones fitoplanctónicas en tres lagos con diferentes estados tróficos: Lago Tahoe (Ultraoligotrófico), Lago Castle (Mesotrófico) y Lago Clear (eutrófico). Encontraron diferencias significativas entre los lagos, siendo más fuerte la presión por herbivoría en el lago Castle, confirmando que el acoplamiento entre el zooplancton y el fitoplancton es más fuerte en lagos de productividad intermedia; lo cual implica que las alteraciones en la parte superior de la red alimentaria tienen más probabilidades de propagarse al nivel de los productores (con mejoras en la calidad del agua del lago) en lagos de estado trófico moderado.

En un estudio más amplio, Meijer *et al.* (1999), con el fin de mejorar la calidad del agua, biomanipularon 18 lagos de Holanda con diferencias en el nivel de nutrientes y morfología.

En los lagos biomanipulados, la disminución en el PT, Cla, y el aumento en la transparencia medida con el DS fueron significativamente más fuertes que lo reportado para lagos de la región. La transparencia del disco Secchi aumentó después de la extracción de peces planctívoros (excepto en dos lagos); los valores de Cla mostraron disminuciones más fuertes en los lagos donde se implementó la reducción en la carga de PT: la herbivoría por parte de *Daphnia* sp en aguas abiertas pareció tener poca importancia para suprimir la biomasa de algas en verano, pero si en invierno. De acuerdo con el estudio, el factor crítico para obtener agua más clara fue el grado de reducción de los peces en invierno —con poca certeza en los factores que determinan la claridad del agua en verano— la cual no debe ser tan drástica si se acompaña con disminución en la carga de PT, pero con resultados sobre la transparencia menos pronunciados que en los lagos con >75% de remoción de peces.

Aunque los mayores esfuerzos en comprender los efectos de la cascada trófica con posibles aplicaciones en mejorar la calidad del agua han sido en lagos templados, en lagos subtropicales Zambrano *et al.* (1999) midieron el impacto de la presencia de la carpa no nativa (*Cyprinus carpio*) en una serie de estanques en un valle de gran altitud en la cuenca del río Lerma / México. Este trabajo, con resultados comparables con lagos templados, proporcionó una base de referencia del potencial para las interacciones tróficas y algunos conocimientos sobre las similitudes y diferencias entre los lagos subtropicales y templados de aguas someras.

Otros trabajos centrados en el potencial de los cladóceros nativos para controlar las concentraciones de Cla, como el de Navarro & Rejas (2009), Silveria *et al.* (2010), entre otros; sugieren que con aumentar la densidad y variar la composición del zooplankton hacia una dominación de cladóceros de gran tamaño, estos organismos pueden ejercer control sobre las densidades del fitoplancton y pasar de un estado de aguas turbias a uno de aguas claras.

Van Colen *et al.* (2017), evaluaron el potencial de la biomanipulación en el lago Yahuarcocha, un lago eutrófico tropical de gran altitud en los Andes ecuatorianos, con similitudes con los lagos templados y tropicales. Este presentó una floración de *Cylindrospermopsis* sp., una transparencia de Secchi baja y una cubierta de macrófitas sumergida baja. Aunque las concentraciones de nutrientes reportadas en el lago permiten un cambio desde un estado turbio a un estado claro dominado por macrófitas, su red trófica dominada por especies pequeñas y omnívoras de peces que se alimentan en lechos de macrófitas sumergidos, la falta de peces depredadores y la aparición de una floración cianobacteriana persistente, impidieron el cambio estable del estado del ecosistema mediante la biomanipulación. La presencia de especies exóticas de peces poecílicos en el lago probablemente contribuyó a la estabilización del estado turbio del lago.

## JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA

Actualmente, muchos lagos subtropicales están enfrentando procesos de eutrofización cada vez más marcados, dicha situación se ve agravada por el aumento en el desarrollo económico e industrial, y el continuo incremento de las temperaturas; por lo cual existe una gran necesidad de obtener nuevos conocimientos sobre las interacciones tróficas y los posibles métodos de restauración de lagos para estas regiones.

En la Cantera Oriente se encuentran tres lagos someros que, a pesar de encontrarse contiguos, presentan notables diferencias en sus condiciones, especialmente en su estado trófico (Lugo-Vázquez *et al.* 2017). Algunos de ellos son fuertemente eutróficos y otros tienen menores niveles de producción primaria. Se ha supuesto que un factor que puede estar causando estas diferencias podría ser la presión diferencial de depredación en cada uno de ellos. En cuanto a la fauna íctica, se ha reportado la presencia de la carpa (*Cyprinus carpio*) y de un pequeño pez endémico del Centro de México llamado el mexcalpique de Zempoala (*Girardinychthys multiradiatus*) (Espinoza-Pérez, 2007). Estas dos especies podrían ser un factor de control del zooplancton y causar algunas de las diferencias en el estado trófico de los cuerpos de agua.

A pesar de estas diferencias tróficas, es necesario buscar estrategias comunes que puedan ayudar a la restauración de los lagos ubicados en la Cantera Oriente; ya que ellos representan un ambiente fuertemente impactado debido a múltiples factores como la explotación original del material basáltico para la pavimentación de las vías, su uso como sitio de depósito de escombros del terremoto de 1985 e intentos mal enfocados de restauración con la introducción de elementos florísticos exóticos (Lot, 2007).

Los experimentos que se realizaron buscaron aportar desde el punto de vista biológico una posible alternativa “natural” que beneficie conjuntamente al medio ambiente, la sociedad y la economía. Debido a estos beneficios múltiples, consideramos que el control biológico implementado es más eficiente y rentable que los métodos tradicionales para el mejoramiento de las condiciones de eutrofia de los lagos de la Cantera Oriente.

## HIPÓTESIS

- *Daphnia obtusa* es capaz de controlar las floraciones de fitoplancton en los lagos de la Cantera Oriente si alcanza densidades adecuadas.
- El efecto positivo del incremento en el consumo de fitoplancton por *Daphnia obtusa* está relacionado con el estado trófico de cada lago.
- La biomanipulación de la red trófica podría llegar a mitigar los efectos de la alta productividad en los lagos de la Cantera Oriente.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General**

Determinar la capacidad de *Daphnia obtusa* para controlar el crecimiento del fitoplancton en tres lagos someros adyacentes con diferente estado trófico en la Cantera Oriente, Ciudad de México, México.

### **Objetivos Específicos**

- Conocer las condiciones ambientales en que se desarrolla *Daphnia obtusa* dentro de los mesocosmos.
- Medir el impacto del consumo de *Daphnia obtusa* sobre el fitoplancton a través de la variación de la concentración de la clorofila a en los mesocosmos.
- Comparar el efecto de *Daphnia obtusa* dentro de cada par de mesocosmos y con el estado trófico de cada uno de los lagos.

## ÁREA DE ESTUDIO

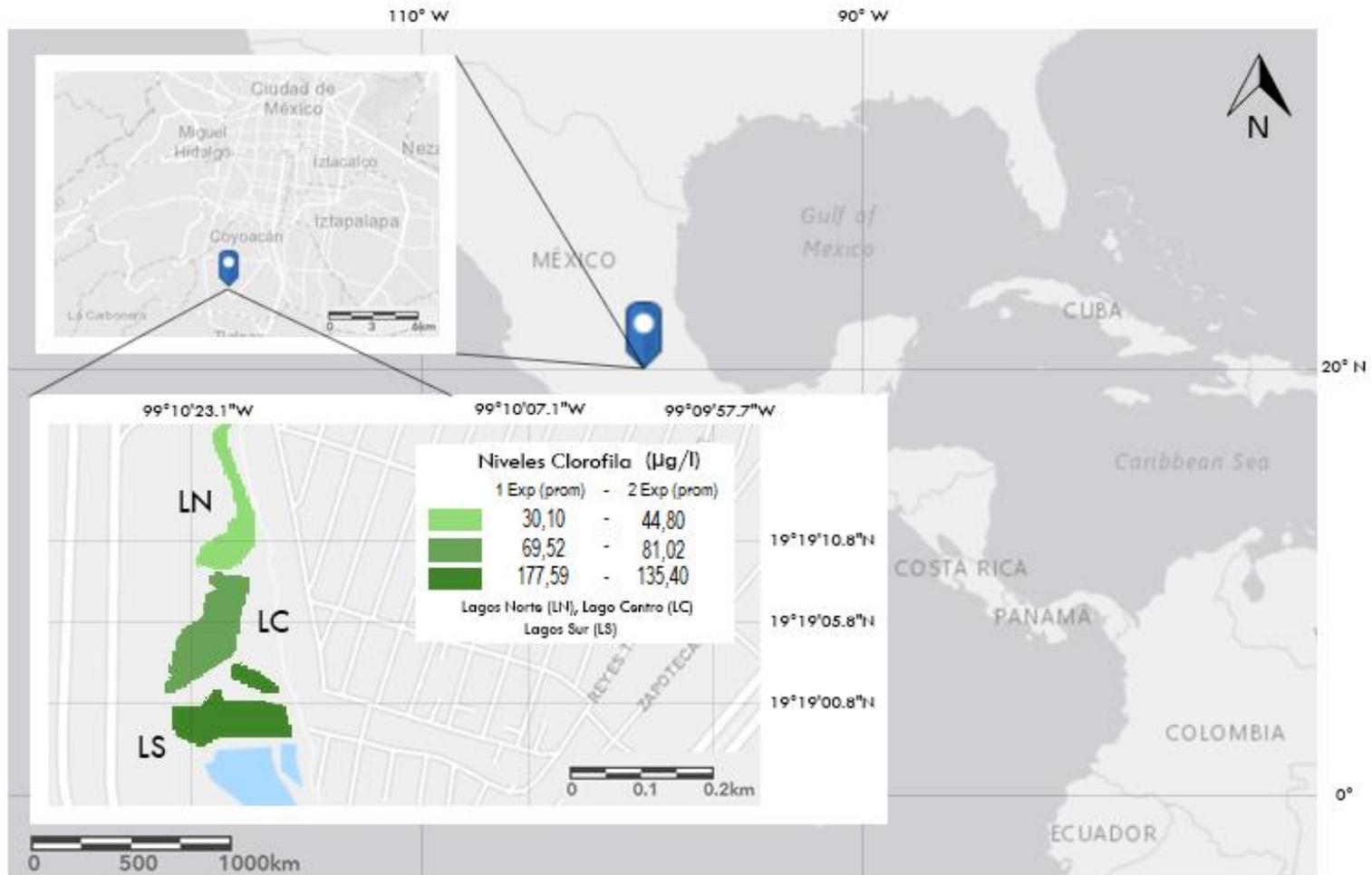


Figura 4. Lagos de la Cantera Oriente, Reserva ecológica Pedregal de San Ángel.

La Cantera Oriente (Figura 4) es parte de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Localizada en el campus de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), se ubica a un costado de la estación del Metro Universidad ( $19^{\circ} 19' 14''$  N,  $99^{\circ} 10' 23''$  W a  $19^{\circ} 18' 50''$  N,  $99^{\circ} 10' 16''$  W) (Ortiz-Pérez *et al.* 2007). El área que abarca es de aproximadamente 206 000 m<sup>2</sup> y en la mitad de esta área se ubican también instalaciones del club de fútbol PUMAS. En esta localidad es posible encontrar diferentes tipos de paisajes, como arbóreos y de arbustos, así como paisajes lacustres y humedales. El clima presente en la zona de la reserva es templado subhúmedo con variaciones anuales entre  $15.3^{\circ}\text{C}$  y  $15.6^{\circ}\text{C}$ , con un promedio de lluvias de 870.2 mm al año (SEREPSA, 2017).

Las rocas en el área de La Cantera Oriente se formaron a partir de la lava del volcán Xitle y son de tipo basáltico (Lot, 2007). Las rocas volcánicas de esta región se utilizaron para la construcción de la Ciudad Universitaria de la UNAM y otros desarrollos urbanos circundantes hacia finales de la primera mitad del siglo XX; dichas actividades dieron como resultado la explotación de la roca basáltica hasta el nivel del manto freático, lo cual originó un estanque somero debido a la formación de manantiales subterráneos y escurrimiento de agua filtrada (González-Gutiérrez *et al.* 2017). El flujo de estos manantiales inundó una parte del terreno, formando un cuerpo de agua somero; más tarde este cuerpo de agua fue subdividido en tres mediante la construcción de bordos, y el cuarto cuerpo acuático fue construido para regular las inundaciones de la zona.

De acuerdo con Lot (2007) los cuerpos de agua que se ubican en la Cantera Oriente suman una superficie total de 11 906 m<sup>2</sup>; sin embargo, este estimado se obtuvo antes de la creación del lago Sur, por lo cual se considera que actualmente los cuerpos de agua ocupan una superficie total  $>18\ 000\ \text{m}^2$  (Cuevas-Madrid, *comunicación personal*), lo cual representa el 14.36% del área total natural de la REPSA (Hernández *et al.* 2007). Tres de los cuerpos de agua ubicados en el área son objeto de nuestro estudio: lago Norte, lago Centro y lago Sur, los cuales son lagos someros ubicados a una altitud de 2270 m.s.n.m. (Figura 5), con reportes de especies introducidas de peces pertenecientes a las familias Goodeidae y Cyprinidae (Espinoza-Pérez, 2007), y de macrófitas sumergidas, como *Stuckenia pectinata* y *Buddleja cordata* (Maceda *et al.* 2017).

Por su localización geográfica y su latitud ( $19^{\circ} 31' \text{ N}$ ,  $99^{\circ} 17' \text{ W}$ ) estos cuerpos de agua se clasifican como tropicales (De la Lanza-Espino & García-Calderón, 2002); aunque por la altitud a la que se encuentran (2240 m.s.n.m), y la influencia de las temperaturas que presentan, tienen características físico-químicas de un lago de zona templada (Lewis, 1996; Wetzel, 2001).

Los lagos someros de la Cantera Oriente tienen influencias externas relacionadas con el origen del agua, la mezcla con el Vaso Regulador de la zona deportiva aledaña, y seguramente por las filtraciones dentro de la localidad (Lot, 2007).



**Figura 5.** Lagos de la Cantera Oriente / REPSA, durante el segundo experimento. A) lago Norte- B) lago Centro- C) lago Sur.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Cultivos de *Daphnia obtusa*

Hembras de *D. obtusa* aisladas del lago Centro de la Cantera Oriente se cultivaron en acuarios de 40 L de capacidad (Figura 6). Con el fin de garantizar que las pulgas crecieran en un medio similar al de la Cantera Oriente, se utilizó agua de la llave (dechlorada) de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala para los cultivos, debido a que su conductividad es similar al del área de estudio ( $\approx 400 \mu\text{s/cm}$ ). Los cultivos fueron alimentados para su mantenimiento cada dos días con *Tetrademus obliquus* (sinónimo de *Scenedesmus acutus*), en una concentración de  $1 \times 10^6$  cels  $\text{ml}^{-1}$ .

Para mantener condiciones óptimas, el exceso de algas que se sedimentaba era retirado semanalmente y de forma manual con una pipeta. Adicionalmente, el medio se mantuvo a  $20^\circ \text{C}$ , con intervalos de 12 horas de luz / 12 horas de oscuridad y agitado permanente por aireación.

Días previos al inicio de la fase de campo, los cultivos fueron adaptados a las condiciones de los lagos de la Cantera Oriente: Para el lago Norte, se le retiró la calefacción al acuario, ya que el lago Norte cuenta con temperaturas por debajo de los  $15^\circ \text{C}$ ; Para el lago Centro, el cultivo no presento ningún tratamiento previo; Para el lago Sur, se adicionaron pequeñas cantidades de carbonato de sodio ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) hasta que el medio alcanzo un pH de 8.0.



**Figura 6.** Cultivo de *Daphnia obtusa* acuario utilizado en el experimento con calefacción y aireación.

## Fase de campo

### Montaje de mesocosmos

Se realizaron dos experimentos con muestreos semanales hasta que se evidenció una disminución en la Cla: uno durante la época de secas-frías (noviembre-diciembre 2017) hasta la 5<sup>ta</sup> semana y otro en la época lluvias-cálidas (julio-agosto 2018), hasta la 4<sup>ta</sup> semana (Tabla 3). Las temporadas de secas-frías y lluvias-cálidas fueron establecidas con los datos que aportaron los reportes de la CONAGUA (2017) y CONAGUA (2018) para la Ciudad de México (Tabla 4).

**Tabla 3.** Fechas de los experimentos realizados en la Cantera Oriente, REPSA.

EXPERIMENTOS	FECHAS
<b>SECAS-FRÍAS</b>	
Semana 1	9 noviembre 2017
Semana 2	14 noviembre 2017
Semana 3	21 noviembre 2017
Semana 4	29 noviembre 2017
Semana 5	5 diciembre 2017
<b>LLUVIAS-CÁLIDAS</b>	
Semana 1	24 julio 2018
Semana 2	31 julio 2018
Semana 3	7 agosto 2018
Semana 4	14 agosto 2018

Durante cada experimento se instalaron mesocosmos semicerrados de aproximadamente 80 L de capacidad: dos por lago durante el primer experimento (dos réplicas) y tres por lago durante el segundo experimento (dos réplicas y un control), ubicados en la zona litoral y de manera contigua (Figura 7). Los mesocosmos utilizados, estaban formados por un esqueleto de alambón y bolsas de plástico grueso, cerrados en el fondo con malla de 100  $\mu\text{m}$  de abertura para permitir la circulación del agua y en la superficie para evitar el ingreso de material alóctono que pudiera interferir con el experimento.

Los individuos de *D. obtusa* fueron cuantificados, separados previamente en el laboratorio y llevados al campo en cubetas herméticas de 6 L de capacidad para ser vaciados con facilidad en los mesocosmos una vez que se concluyó el montaje de estos. En cada mesocosmos se inocularon 80 ind L<sup>-1</sup> de *D. obtusa* de los cultivos mencionados previamente.

**Tabla 4.** Temperatura media (°C) y precipitación (mm) en la Ciudad de México, láminas estimadas de enero a diciembre de 2017 y enero a diciembre 2018. Con información disponible en el Sistema de Información Hidroclimatológica (SIH) de la Gerencia de Aguas Superficiales e Ingeniería de Ríos-Conagua. Columnas sombreadas corresponden a los meses en los cuales se realizaron los experimentos durante ese año. Datos tomados de CONAGUA (2017, 2018)

2017												
	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
<b>Precipitación (mm)</b>	0.0	0.0	18.1	12.9	48.9	86.2	101.7	101.3	86.8	31.4	0.6	0.0
<b>Temperatura (°C)</b>	15.5	16.9	17.3	19.3	21.3	20.3	18.7	19.6	18.5	17.6	15.9	14.6
2018												
	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
<b>Precipitación (mm)</b>	7.9	7.7	12.2	44.5	59.1	85.9	127.4	198.2	120.7	86.8	31.1	4.8
<b>Temperatura (°C)</b>	13.4	17.0	19.2	19.3	20.3	19	19.6	18.2	18.7	18	16	14.9



**Figura 7.** Mesocosmos ubicados en el lago Sur de la Cantera Oriente, durante el segundo experimento.

## Medición de variables físico-químicas

Durante el montaje de los mesocosmos y en cada experimento, se evaluaron las condiciones físico-químicas de cada mesocosmo; adicionalmente, se evaluaron las condiciones físico-químicas de los lagos cada dos semanas (Figura 8-a).

Las variables físico-químicas evaluadas *in situ* fueron: temperatura, oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad y transparencia del DS. Para el análisis en el laboratorio de los nutrientes y Cla, los mesocosmos fueron muestreados obteniendo una muestra integrada de la columna de agua mediante un tubo de acrílico; los nutrientes que se tuvieron en cuenta fueron: Fósforo reactivo disuelto (PRD), PT, Nitrógeno total (NT), N-NH<sub>3</sub>, N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup> (APHA, 2005) (Tabla 5).

Como referencia, se utilizó una muestra obtenida de la columna de agua de cada lago el día que se instalaron los mesocosmos, en la cual se midieron todas las variables mencionadas anteriormente y se tuvo como un indicador de las condiciones iniciales de los lagos. Como control, durante el primer experimento se utilizaron muestras de los lagos y en el segundo experimento se instaló un mesocosmo control en cada lago, sin adición de *D. obtusa*.

**Tabla 5.** Listado de variables físicas y químicas medidas en cada lago.

VARIABLE	EQUIPO/MÉTODO
Profundidad (m)	Sensor acústico
Transparencia del DS (m)	Disco de Secchi
Temperatura (°C)	Multisonda marca YSI mod. 85
pH	Potenciometro conductronic modelo ph 10
OD (mg/L)	Multisonda marca YSI mod. 85
Conductividad (µs/cm)	Multisonda marca YSI mod. 85
Fósforo reactivo disuelto	Método del ácido ascórbico
PT (mg/L)	Digestión alcalina- Método del ácido ascórbico (Phosver 5)
NT (mg/L)	Digestión alcalina- Método de reducción de Cadmio (Nitriver 5)
N-NH <sub>3</sub> (mg/L)	Método Nessler
N-NO <sub>3</sub> (mg/L)	Método de reducción de Cadmio
N-NO <sub>2</sub> (mg/L)	Método de diazotización
Cla (µg/L)	Método fluorométrico, Extracción en frío con acetona 90%

## Recolección de muestras biológicas

Para las muestras de zooplancton, los mesocosmos fueron muestreados obteniendo 500 ml de una muestra integrada de la columna de agua mediante un tubo de acrílico, el material recolectado fue transvasado en recipientes plásticos con capacidad de 600 ml, preservado con formol hasta llegar al 4% de concentración y rotulados con la información correspondiente (Figura 8-b). Para el fitoplancton, se tomaron 50 ml de muestra integrada directa, fijados con acetolugol al 2%, para la revisión de la composición del fitoplancton.



**Figura 8.** Experimento realizado en cada lago en la Cantera Oriente/ REPSA. A: Toma de variables físico-químicas dentro de cada mesocosmos - B: Recolección de muestras biológicas.

## Fase de laboratorio

### Cla por extracción en frío

Se recogieron muestras frescas de 50 ml en tubos de polipropileno y se filtró un volumen variable (5 a 30 ml) usando filtros de fibra de vidrio Whatman® GF / F (tamaño de poro: 0.7 µm) con la ayuda de una bomba de vacío manual. La Cla fue extraída con acetona al 90%, se midió con fluorimetría —utilizando un fluorómetro Turner Designs modelo 10AU— y siguiendo la metodología propuesta por Arar & Collins (1997) para este equipo. Las medidas tomadas se ajustaron con la siguiente formula:

$$C_{s,c} = \frac{C_{e,c} \times \text{volumen extraído} \times \text{FD}}{\text{volumen de la muestra}} \mu\text{g/L}$$

Donde:

**C<sub>s,c</sub>** = Valor corregido de la clorofila a (µg/L)

**Volumen de la muestra** = volumen filtrado en el filtro de fibra de vidrio.

**C<sub>e,c</sub>** = Valor lectura – blanco.

**Volumen extraído** = Volumen que quedó almacenado después de la centrifuga.

**FD** = Factor de dilución

## Nutrientes

Para la determinación de PT y NT, se tomaron 50 ml de cada muestra y 5 ml de solución digestora, para llevar a cabo una digestión química alcalina de la materia orgánica presente (Valderrama, 1981). Para los análisis de fósforo reactivo disuelto (PRD) y nitrógeno en sus formas de: N-NH<sub>3</sub>, N-NO<sub>2</sub><sup>-1</sup> y N-NO<sub>3</sub><sup>-1</sup>, las muestras fueron filtradas a través de filtros Whatman de fibra de vidrio GF/F (tamaño de poro: 0.7 µm). Posteriormente, todas las muestras fueron preparadas bajo las instrucciones del laboratorio portátil de calidad de agua marca HACH modelo DREL/2000.

## Revisión de muestras biológicas

Las muestras biológicas se procesaron en el “Laboratorio de investigación en Limnología Tropical” de la Unidad de Investigación Interdisciplinaria en Ciencias de la Salud y Educación (UIICSE) en la FES Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.

- **Muestras de zooplancton:** las Daphnias recolectadas del lago Centro fueron identificadas con las claves de Benzie (2005) y Elías-Gutiérrez *et al.* (2008). Basándonos en sus características morfológicas —por mencionar algunas: presencia del ocelo, largo de las setas, montículo antenular, entre otros— se determinó que los individuos corresponden a la especie *Daphnia obtusa*, perteneciente al complejo *pulex* (Anexo 1).

Los 500 ml de muestra recolectados en cada mesocosmos fueron concentrados hasta 10 ml. Con estas muestras concentradas, se identificaron y después cuantificaron los organismos del zooplancton (Ind L<sup>-1</sup>). Para la identificación y cuantificación de los rotíferos, cladóceros y copépodos, se revisaron 3 alícuotas de 1 ml por cada muestra en cámaras Sedgwick-Rafter (1 ml de capacidad) y se observaron en un microscopio marca Zeiss modelo Axiostar plus a 10X y 20X, contando un mínimo de 100 individuos de las especies más abundantes para alcanzar un intervalo de confianza para la estimación de la media de ±20% (Wetzel & Likens, 2000).

Se tuvo especial énfasis en las abundancias de *D. obtusa* y su variación dentro de los mesocosmos a lo largo del experimento; adicionalmente, se realizó una caracterización de todos los componentes de la comunidad del zooplancton.

La identificación de rotíferos hasta el nivel de especie se realizó con ayuda de las claves iconográficas especializada de Ruttner-Kolisko (1972) y Koste (1978).

Para la identificación de cladóceros hasta el nivel de género se utilizó la Guía ilustrada de Elías-Gutiérrez *et al.* (2008), y como material gráfico adicional se utilizó el “*Catálogo ilustrado del zooplancton de los cuerpos de agua de la cantera oriente, REPSA, DF.*” (Santiago *et al.* 2016). La dificultad para identificar este grupo hasta el nivel de especie se debe a que los registros actuales se basan en descripciones de especies principalmente europeas y no toman en cuenta biogeografía, diversidad y delimitación de especies en los complejos, como *pulex*. Elías-Gutiérrez *et al.* (2019) aborda esta temática en su descripción con taxonomía integrativa de *Moina micrura* s. str., donde señala la importancia de secuencias del gen COI en futuras identificaciones, y no la taxonomía tradicional para la descripción de complejos de especies de regiones poco estudiadas como en México.

Para los copépodos hasta el nivel de orden, se utilizó la Guía ilustrada de Elías-Gutiérrez *et al.* (2008), y como material gráfico adicional se utilizó el “*Catálogo ilustrado del zooplancton de los cuerpos de agua de la cantera oriente, REPSA, DF.*” (Santiago *et al.* 2016). Adicionalmente se compararon los individuos de copépodos con la descripción aportada por Mercado-Salas & Álvarez-Silva (2013) con registros de Ciclopoides en el área de estudio.

Las densidades del zooplancton en general, y de las especies de interés fueron obtenidas con la ecuación que propone Krebs (1989):

**Densidad del zooplancton:**

$$\frac{\text{No individuos en 1 ml} \times \text{volumen de la muestra analizada (ml)}}{\text{volumen de la muestra total (L)}}$$

- **Muestras de fitoplancton:** Inicialmente, se midió el volumen almacenado (ml) de las muestras y posteriormente se dejaron sedimentar por un mínimo de 48 h para poder concentrarlas hasta 10 ml.

Para la identificación de los géneros que componen el fitoplancton de cada muestra, se revisó 1 ml de la muestra fijada y concentrada en cámaras Sedgwick-Rafter (1 ml de capacidad), se observaron en un microscopio marca Zeiss modelo Axiostar plus GmbH 37081 a 10 X y 20 X, y se realizó un análisis cualitativo de los géneros de fitoplancton (Tabla 6), para determinar si la composición variaba a lo largo del experimento.

La identificación y descripción del fitoplancton se realizó con las obras especializadas de Novelo *et al.* (2007), Ponce-Márquez & León-Tejera (2011) y Mejía-Farfán (2016), teniendo en cuenta la talla y organización celular, así como las estructuras especiales de cada grupo.

**Tabla 6.** Escala de abundancia relativa para el análisis cualitativo de los géneros de fitoplancton.

DEFINICIÓN DEL NIVEL DE ABUNDANCIA	ESCALA
Extremadamente abundante	5
Abundante	4
Regular	3
Escaso	2
Raro	1

**Análisis estadístico**

**Variables físico-químicas**

Para la comparación de los lagos utilizando los datos de las variables físico-químicas (ambientales, asociadas al estado trófico y nutrientes) se realizó estadística descriptiva:

máximos, mínimos, promedio, desviación estándar y error típico, con los cuales se graficaron los resultados.

Los datos de las variables físico-químicas fueron comparados intra e inter-lagos por cada experimento con un análisis multivariado de PERMANOVA de una vía —utilizando la distancia euclidiana como valor de similitud con el programa PAST 3.24 (Hammer *et al.* 2001) para comprobar que los mesocosmos se comportaron como replicas, los datos de las muestras control (primer experimento: lago – segundo experimento: mesocosmos control) no diferían significativamente de los mesocosmos, ni de los lagos. Como prueba post hoc para determinar qué medidas diferían entre sí, se realizó un PERMANOVA por pares (Hammer, 2015), Los datos fueron previamente transformados a log 10 (n+1).

### Estado trófico

El índice que se utilizó para la estimación del estado trófico (IET) de los cuerpos de agua de la Cantera Oriente fue el índice de Carlson & Simpson (1996), el cual utiliza como variables la profundidad de transparencia del DS, la Cla, y la concentración del PT. Este índice reduce el estado trófico de un lago a un valor (en una escala de 0 a 100), en un intento por evitar la subjetividad inherente a los términos oligotrófico, mesotrófico, eutrófico e hipertrófico. Los resultados de los cálculos fueron contrastados con las categorías propuestas por los mencionados autores (Tabla 7) y calculados mediante las siguientes fórmulas:

$$IET_{Cla} = 9.81 \ln (Cla) + 30.6$$

$$IET_{DS} = 60 - 14.41 \ln (SD)$$

$$IET_{PT} = 14.42 \ln (PT) + 4.15$$

Donde:

**Cla:** concentración de clorofila a ( $\mu\text{g/L}$ ).

**PT:** Fósforo total ( $\mu\text{g/L}$ ).

**DS:** profundidad de lectura del disco de Secchi (m).

**Tabla 7.** Índices y categorías de estado trófico (Carlson & Simpson, 1996).

	VALOR IET
Oligotrófico	$\leq 40$
Mesotrófico	40-50
Eutrófico	50-70
Hipertrófico	$\geq 70$

## Comunidades biológicas

Las densidades de *D. obtusa* fueron comparadas intra e inter-lago por experimento, mediante un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis para determinar si existieron diferencias entre las semanas y entre cada par de mesocosmos, y como forma de apoyo para los análisis multivariados.

Los datos de las densidades por experimento de *D. obtusa*, cladóceros (sin incluir *D. obtusa*), rotíferos, copépodos (estadios larvales) y la escala cualitativa del fitoplancton fueron comparados intra e inter-lago (incluyendo las muestras control) mediante un ANOSIM de una vía —utilizando el índice de Bray-Curtis como valor de similitud con el programa PAST 3.24— con el fin de comprobar que los mesocosmos se comportaron como réplicas, y que los datos de las muestras control no diferían significativamente de los mesocosmos, ni de los lagos. A través de un ANOSIM por pares de muestras se estableció cuáles eran las medias que diferían entre sí (Hammer, 2015)

Adicionalmente se realizó una correlación de Spearman ( $\rho$ ) entre las densidades de *D. obtusa* y del grupo del zooplancton más abundante en cada experimento, para ver que tanto la adición de este cladóceros afecta a la composición natural del zooplancton. De este modo, para el primer experimento la correlación fue entre *D. obtusa* y rotíferos, y en el segundo experimento fue entre *D. obtusa* y los nauplios de ciclopoidea (posiblemente *Acanthocyclops eduardoi*).

## Eficiencia en el control del fitoplancton (Nam *et al.* 2016)

La Cla es un indicador de la biomasa de algas, y la cantidad de células es un factor principal que causa turbidez. Por lo tanto, la reducción en la Cla puede ser considerado como *eficiencia en el control de fitoplancton* (Divakara & Pillai, 2002).

Comparando la concentración de Cla en el estado inicial de los cuerpos de agua con el momento en que las concentraciones fueron mínimas, se puede identificar la eficiencia en el control de fitoplancton por parte de *D. obtusa* (Nam *et al.* 2016):

$$\text{Eficiencia en el control de fitoplancton (\%)} = \frac{\text{Concentración inicial de Cla} - \text{concentración mínima de Cla}}{\text{Concentración inicial de Cla}} \times 100$$

Finalmente, se realizó una correlación de Pearson ( $r$ ) entre la densidad de *D. obtusa* y la Cla con el programa Past 3.24, para estimar el efecto de directo de una medida sobre la otra, y establecer si existía una relación entre las densidades de *D. obtusa* y la biomasa fitoplanctónica. Para normalizar los datos, estos fueron previamente transformados a raíz cuadrada

## RESULTADOS

### Variables físico-químicas

Durante los dos experimentos las variables ambientales en los mesocosmos se comportaron como lo muestra la Tabla 8, y las variables asociadas al estado trófico (transparencia del DS y Cla) y los nutrientes, se comportaron como lo muestra la Tabla 9:

**Tabla 8.** Promedio y desviación estándar de las variables ambientales de los tres cuerpos de agua de la Cantera Oriente durante los dos experimentos. M1: mesocosmos 1 - M2: mesocosmos 2.

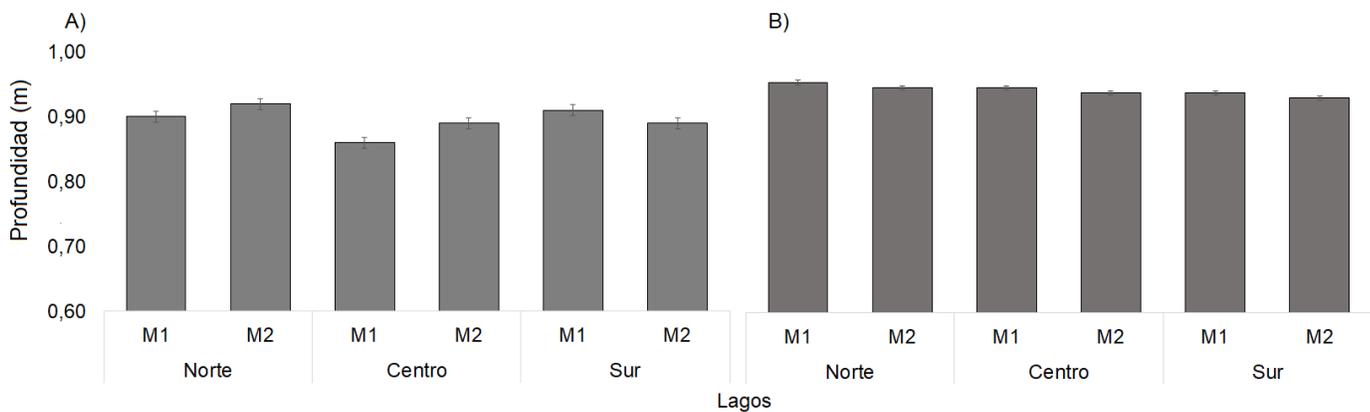
NORTE					
	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	O.D. (mg/L)	Conductividad (µs/cm)	pH
<b>Primer Experimento</b>					
<b>M1</b>	0.9±17.3	14.38±1.6	7.63±1.1	421±15.9	7.3±0.5
<b>M2</b>	0.92±16.4	14.73±1.2	7.74±1.1	425±19	7.21±0.4
<b>Control</b>	0.9±10	14.92±0.8	10.89±1.4	405.4±7.7	8.11±0.6
<b>Segundo Experimento</b>					
<b>M1</b>	0.88±8.5	18.47±0.7	8.87±2.3	386.58±27.2	8.2±0.5
<b>M2</b>	0.87±9.6	18.5±0.8	7.4±2.9	402.83±14.5	7.17±0.5
<b>Control</b>	1±12.5	19.28±0.8	11.55±3.9	391.5±14.3	7.61±0.9
CENTRO					
	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	O.D. (mg/L)	Conductividad (µs/cm)	pH
<b>Primer Experimento</b>					
<b>M1</b>	0.86±13.2	16.2±1.08	13.68±3	426±21.8	8.15±0.5
<b>M2</b>	0.89±12.4	16.07±1.08	12.34±3	431±18.4	7.82±0.5
<b>Control</b>	0.97±11.5	16.18±0.9	11.62±3.3	416.5±21.6	8.14±0.8
<b>Segundo Experimento</b>					
<b>M1</b>	0.88±9.6	20.01±1	12.1±6.8	293±181.3	8.02±6.7
<b>M2</b>	0.85±5.8	20.19±0.7	8.14±4	396±24.5	7.65±1
<b>Control</b>	0.85±5.7	20.34±0.9	11.42±2.7	366±26.3	9.11±1.5
SUR					
	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	O.D. (mg/L)	Conductividad (µs/cm)	pH
<b>Primer Experimento</b>					
<b>M1</b>	0.91±17.4	16.63±1	14.75±1.7	384±5.8	8.85±0.3
<b>M2</b>	0.89±17.4	16.58±1.1	15.31±2	388±11.3	9.22±0.6
<b>Control</b>	0.93±23,1	16.12±0.9	15.77±1.6	384.28±7.1	8.94±0.5
<b>Segundo Experimento</b>					
<b>M1</b>	0.85±5.8	20.9±0.7	14.25±1.6	348±73.1	9.96±1.1
<b>M2</b>	0.68±32	21.05±0.8	14.17±0.7	353±78.4	10.04±1.1
<b>Control</b>	0.80±29.4	20.99±0.8	14.74±1.1	337±66.2	10.04±1.1

La **profundidad** presentó un comportamiento similar en los tres lagos durante los dos experimentos, los menores valores se presentaron en los mesocosmos del lago Centro y los del lago Sur fueron los que mayores profundidades registraron (Figura 9). La **temperatura** presentó sus promedios más bajos en el lago Norte, a diferencia de los mesocosmos del lago Sur que presentaron las mayores temperaturas (Figura 10). El **OD** en la columna de agua fue menor en los mesocosmos del lago Norte, contrario a los mesocosmos del lago Sur que registraron los mayores valores (Figura 10). El promedio de los valores de **conductividad** en los mesocosmos fue menor para el lago Sur durante ambos experimentos, contrario al lago Centro que reportó los mayores valores durante el primer experimento y el lago Norte durante el segundo experimento. Las medidas de **pH** evidenciaron las condiciones básicas de los tres lagos durante los dos experimentos ( $\text{pH} > 7$ ), los menores valores se registraron en los mesocosmos del lago Norte y los mayores fueron para el lago Sur (Figura 11).

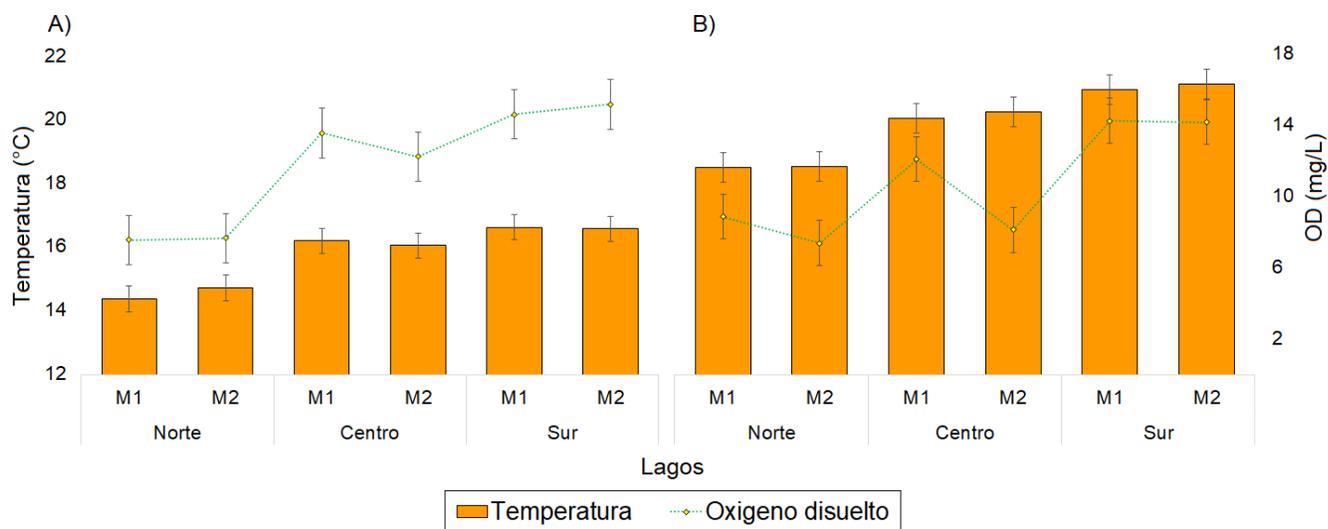
Las variables asociadas al estado trófico (Figura 12), se comportaron de acuerdo a la productividad de cada lago: la **transparencia del DS** presentó sus menores valores en el lago Sur, a diferencia del lago Norte donde se registró la mayor transparencia durante el primer experimento y en el lago Centro durante el segundo experimento. La **Cla** reportó sus valores más bajos en el lago Norte durante el primer experimento y en el lago Centro durante el segundo; por el contrario, las mayores concentraciones se registraron en el lago Sur durante los dos experimentos. Con respecto a los nutrientes, las formas del nitrógeno (Figura 13) y del fósforo (Figura 14) medidas en los tres lagos durante los dos experimentos fueron variables, siendo el lago Sur el que presentó mayores concentraciones de **NT** y el lago Norte de **PT**.

El análisis PERMANOVA de una vía, indicó que durante el **primer experimento** existieron diferencias estadísticamente significativas entre las variables físico-químicas de los mesocosmos en los tres lagos ( $F=3.96 - p=0.0001$ , ver Anexo 23-a), el análisis post hoc evidenció que fueron los mesocosmos del lago Sur —el de mayor grado de eutrofización— los que difirieron de los mesocosmos en los otros lagos, sin embargo, no presentaron diferencias entre ellos ni con respecto al control ( $q < 0.05$ ). El resto de los mesocosmos no presentaron diferencias estadísticamente significativas al ser comparados entre ellos ni con sus respectivos controles (ver Anexo 2-b). Esto indica que los mesocosmos de cada lago se comportaron como réplicas y que la condición de aislamiento dentro de los mismos no afectó el experimento.

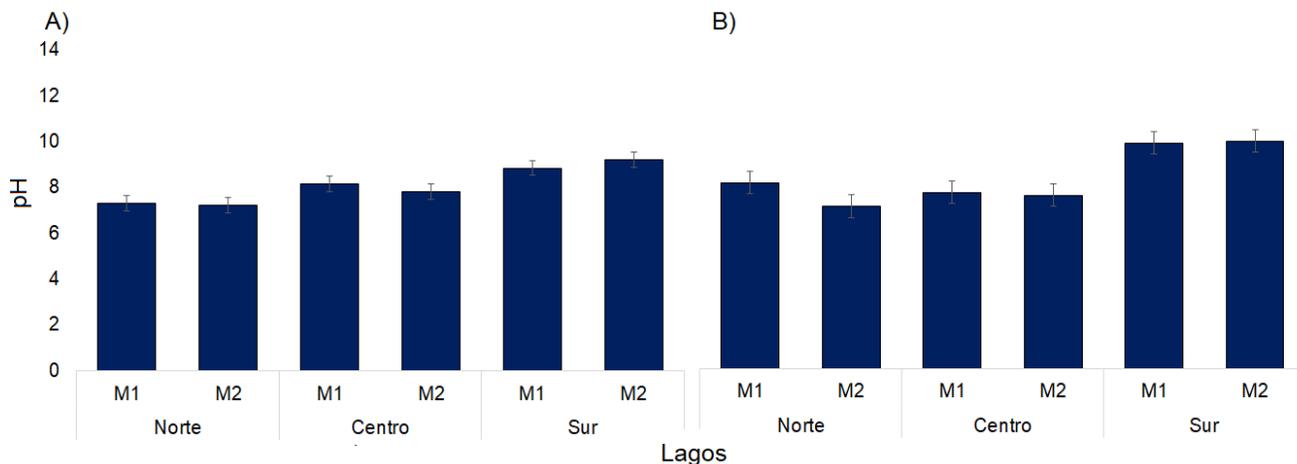
Durante el **segundo experimento** —con respecto a las variables físico-químicas— no existieron diferencias estadísticamente significativas entre los mesocosmos de los tres lagos ( $F=1.31 - p=0.18$ , ver Anexo 3).



**Figura 9.** Valores promedio de la profundidad en los mesocosmos de los tres lagos en: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. (barras de error: error típico).



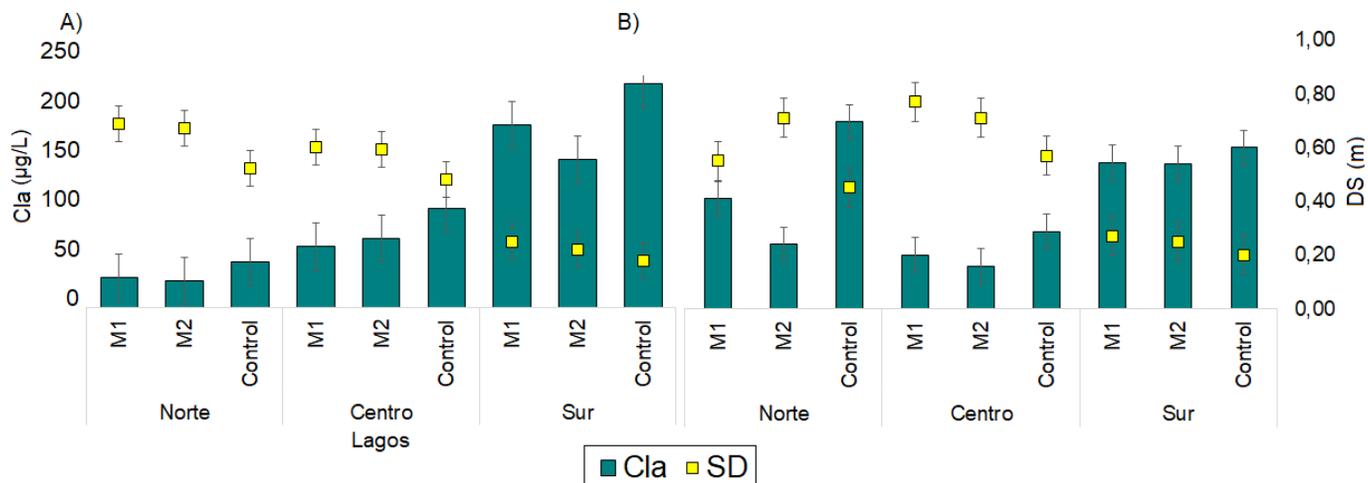
**Figura 10.** Relación entre la temperatura y el OD en los mesocosmos de los tres lagos en: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. Valores promedio (barras de error: error típico).



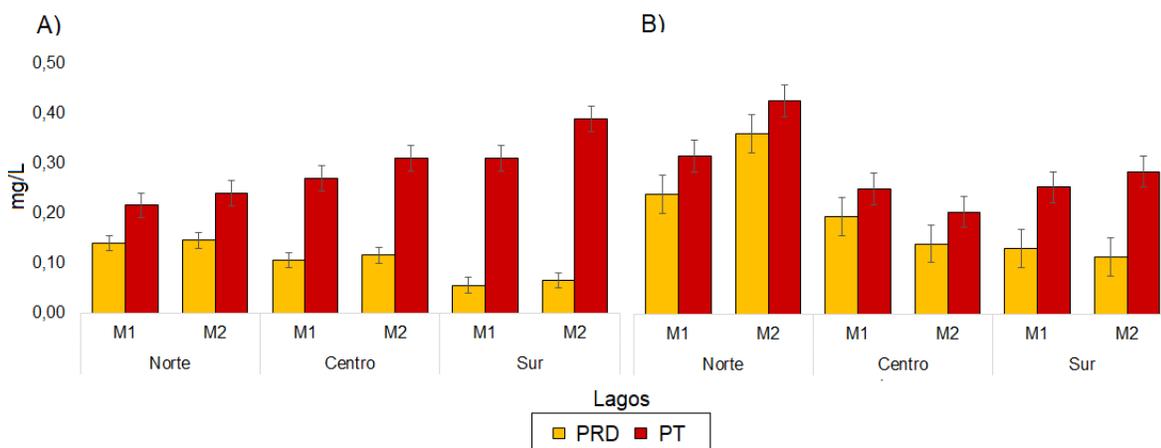
**Figura 11.** Valores promedio del pH en los mesocosmos de los tres lagos en: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. (barras de error: error típico).

**Tabla 9.** Promedio y desviación estándar de las variables asociadas al estado trófico y los nutrientes de los 3 cuerpos de agua de la Cantera Oriente durante los dos experimentos. M1: mesocosmos 1- M2: mesocosmos 2.

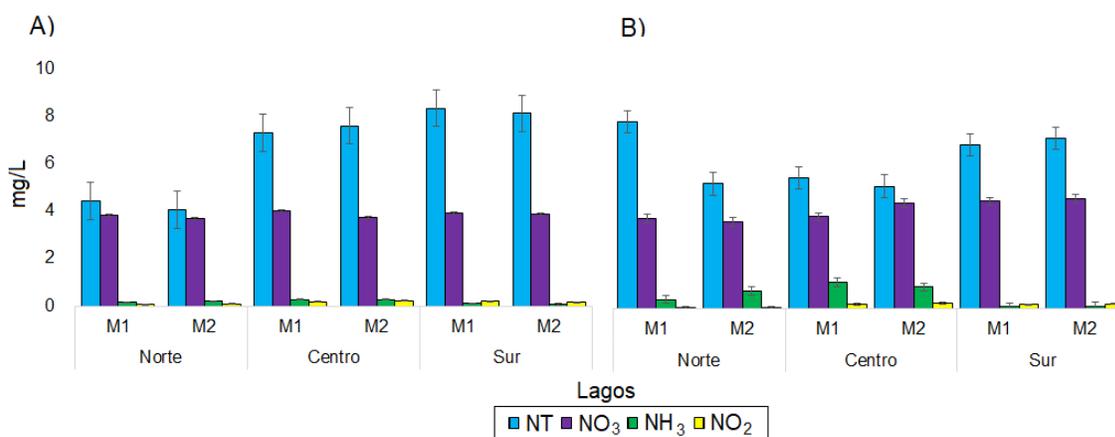
NORTE								
	<i>Secchi (m)</i>	<i>Cla (µg/L)</i>	NT (mg/L)	N-NO <sub>3</sub> (mg/L)	N-NH <sub>3</sub> (mg/L)	N-NO <sub>2</sub> (mg/L)	PT (mg/L)	PRD (mg/L)
<b>Primer Experimento</b>								
<b>M1</b>	0.79±18.2	31.59±29.4	4.4±1.7	3.8±2.2	0.14±0.0	0.057±0.04	0.22±0.04	0.14±0.04
<b>M2</b>	0.77±15.6	28.6±23.5	4.1±1.9	3.7±1.9	0.19±0.1	0.075±0.1	0.24±0.1	0.15±0.1
<b>Control</b>	0.67±17.6	48.88±9.5	5.37±1.3	3.03±2.5	0.13±0.1	0.02±0	0.32±0.25	0.1±0.01
<b>Segundo Experimento</b>								
<b>M1</b>	0.55±8.0	102.3±67.4	8.25±1.5	3.98±1.6	0.41±0.3	0.06±0.01	0.32±0.02	0.24±0.1
<b>M2</b>	0.71±7	59.75±20.4	5.51±1.0	3.83±1.8	0.76±0.5	0.05±0.01	0.43±0.1	0.37±0.2
<b>Control</b>	0.67±14.4	93.53±156.2	7±3.3	5.6±1.8	0.1±0.3	0.029±0.2	0.23±0.03	0.03±0.1
CENTRO								
	<i>Secchi (m)</i>	<i>Cla (µg/L)</i>	NT (mg/L)	N-NO <sub>3</sub> (mg/L)	N-NH <sub>3</sub> (mg/L)	N-NO <sub>2</sub> (mg/L)	PT (mg/L)	PRD (mg/L)
<b>Primer Experimento</b>								
<b>M1</b>	0.69±20.4	65.12±46.9	7.3±2.8	4±1.4	0.27±0.1	0.177±0.1	0.27±0.1	0.11±0.04
<b>M2</b>	0.68±16.4	73.92±47.7	7.6±3.7	3.7±1.9	0.27±0.2	0.217±0.1	0.31±0.1	0.12±0.04
<b>Control</b>	0.79±16.5	106.47±19.8	6.5±3.1	3.13±2.4	0.13±0.2	0.05±0.02	0.27±0.1	0.1±0.03
<b>Segundo Experimento</b>								
<b>M1</b>	0.78±6.4	50.1±38.6	5.8±1.4	4.1±1.4	1.18±0.8	0.199±0.1	0.25±0.1	0.2±0.1
<b>M2</b>	0.71±12.5	39.5±37.4	5.4±1.8	4.7±1.1	0.95±0.6	0.241±0.1	0.21±0.1	0.14±0.1
<b>Control</b>	0.58±9.6	72.05±31.01	7.9±2.3	3.9±1.5	0.21±0.1	0.189±0.1	0.12±0.08	0.07±0.03
SUR								
	<i>Secchi (m)</i>	<i>Cla (µg/L)</i>	NT (mg/L)	N-NO <sub>3</sub> (mg/L)	N-NH <sub>3</sub> (mg/L)	N-NO <sub>2</sub> (mg/L)	PT (mg/L)	PRD (mg/L)
<b>Primer Experimento</b>								
<b>M1</b>	0.28±11.8	196.18±154	8.3±4	3.9±2.5	0.1±0.04	0.199±0.1	0.31±0.1	0.06±0.01
<b>M2</b>	0.25±10.6	159±94.1	8.1±4.03	3.9±2.5	0.08±0.03	0.143±0.1	0.39±0.2	0.06±2.2
<b>Control</b>	0.35±13.2	40.73±5.8	6.2±3.4	3.63±2.7	0.02±0.02	0.31±0.4	0.25±0.1	0.06±0.02
<b>Segundo Experimento</b>								
<b>M1</b>	0.27±10.1	135.81±52.5	7.2±2.5	4.7±1.9	0.08±0.1	0.185±0.04	0.26±0.2	0.13±0.04
<b>M2</b>	0.48±33.3	135±55.5	7.5±2.2	4.9±2.0	0.09±0.1	0.215±0.1	0.29±0.2	0.12±0.02
<b>Control</b>	0.43±33.04	110.31±62.6	6.9±2.0	4.9±1.2	0.08±0.1	0.189±0.1	0.15±0.1	0.05±0.02



**Figura 12.** Relación entre la Cla y la transparencia del DS en los mesocosmos y el control de los tres lagos en: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. Valores promedio (barras de error: error típico)



**Figura 13.** Formas del N medidas en los mesocosmos de los tres lagos durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. Valores promedio (barras de error: error típico).



**Figura 14.** Formas del P medidas en los mesocosmos de los tres lagos durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. M1: mesocosmos 1 – M2: mesocosmos 2. Valores promedio (barras de error: error típico).

## Estado trófico

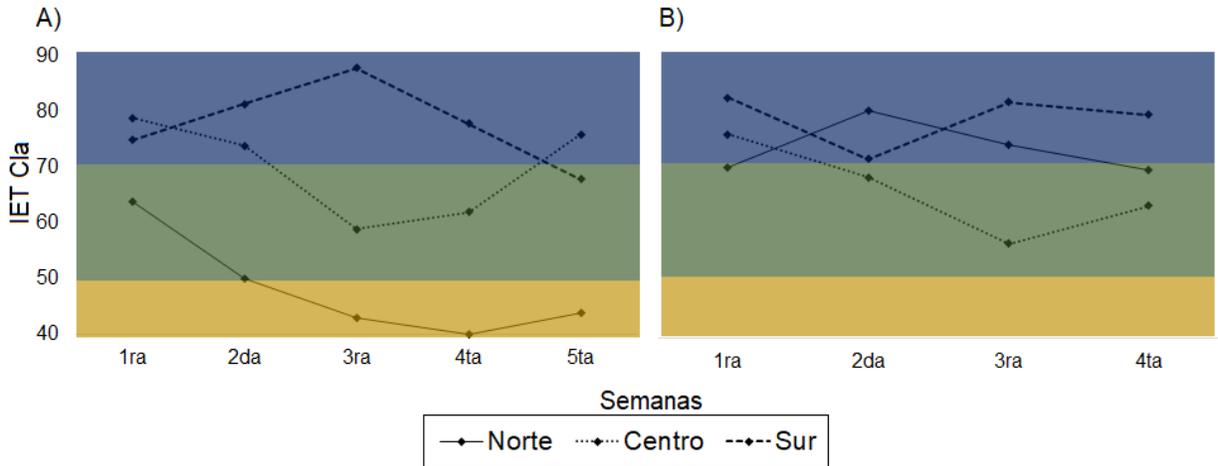
En los dos experimentos, el IET utilizando los valores de Cla y transparencia del DS clasificó a los cuerpos de agua entre un estado de mesotrofia y hipereutrofia; por su parte, con los datos de PT el IET indicó que los lagos se mantuvieron en un estado de hipereutrofia. Durante el **primer experimento**, los valores del IET con la Cla registraron: el lago Norte presento una transición de un estado eutrófico a uno mesotrófico, el lago Centro pasó de hipertrófico a eutrófico con regreso a la hipereutrofia, y el lago Sur paso de un estado de hipereutrofia a eutrofia (Figura 15-a). A su vez, con el IET utilizando los valores de transparencia del DS: el lago Norte presento una transición de un estado eutrófico a uno mesotrófico, el lago Centro se mantuvo en un estado constante de eutrofia y el lago Sur de hipereutrofia (Figura 16-a). Finalmente, los datos del IET con el PT reportaron un estado de hipereutrofia permanente (Figura 17-a).

Durante el **segundo experimento**, el IET con la Cla reportó que los lagos Norte y Sur no presentaron variaciones en su estado trófico, manteniéndose hipertróficos, pero con oscilaciones en el grado de hipereutrofia, y el lago Centro presento una transición de un estado hipertrófico a uno eutrófico (Figura 15-b). Por su parte, el IET con los valores de la transparencia del DS mostraron condiciones permanentes de eutrofia para el lago Norte y Centro, y de hipereutrofia para el lago Sur (Figura 16-b). Finalmente, los datos del IET con el PT, reportaron en los tres lagos un estado de hipereutrofia permanente (Figura 17-b).

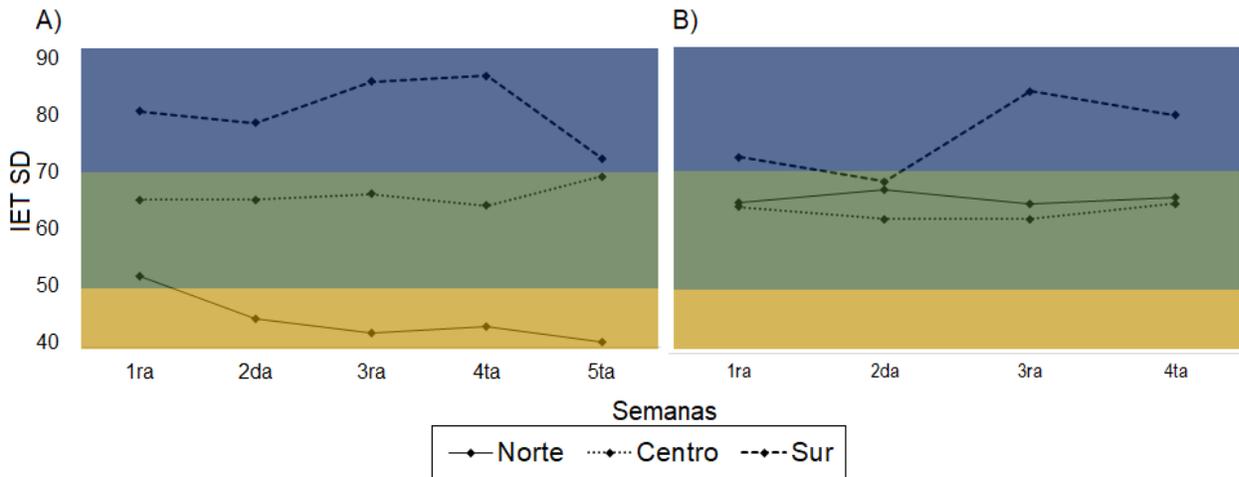
Los promedios del IET con los valores de Cla y DS (sin incluir el PT) se encuentran en la Tabla 10, y clasifican al lago Norte como mesotrófico durante el primer experimento y eutrófico durante el segundo, al lago Centro como eutrófico durante los dos experimentos, y al lago Sur como hipertrófico durante los dos experimentos.

**Tabla 10.** Valores definitivos del IET de Carlson & Simpson (1996) sin incluir los valores de PT.

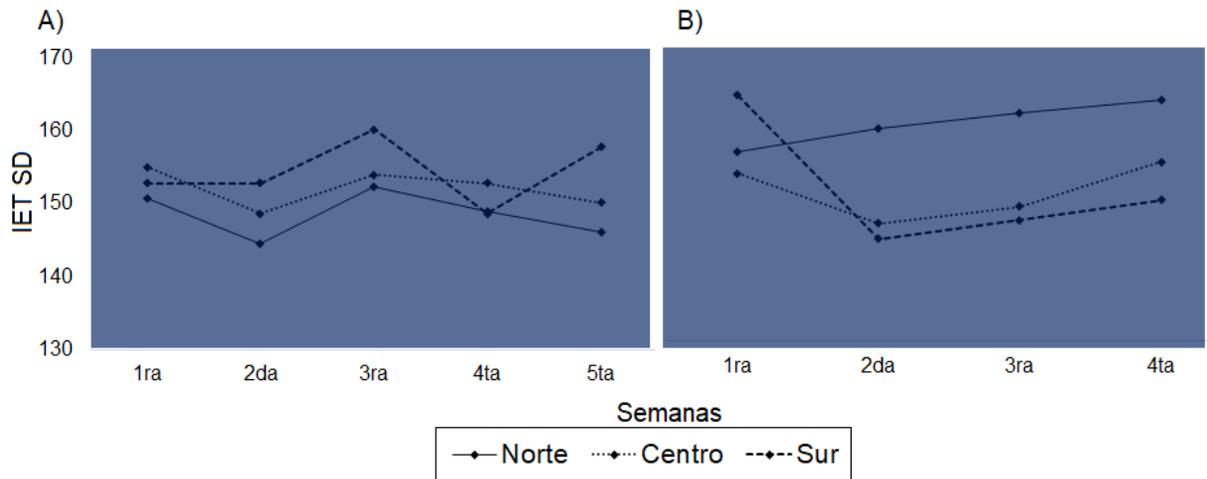
SEMANAS	IET PRIMER EXPERIMENTO	IET SEGUNDO EXPERIMENTO
<b>NORTE</b>		
1	50	68
2	48	74
3	43	70
4	42	68
5	43	N/A
<b>CENTRO</b>		
1	70	70
2	70	66
3	63	60
4	63	64
5	73	N/A
<b>SUR</b>		
1	78	77
2	80	70
3	87	82
4	82	79
5	70	N/A



**Figura 15.** IET de Carlson & Simpson (1996) basado en Cla, durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento.



**Figura 16.** IET de Carlson & Simpson (1996) basado en la transparencia del DS, durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento.



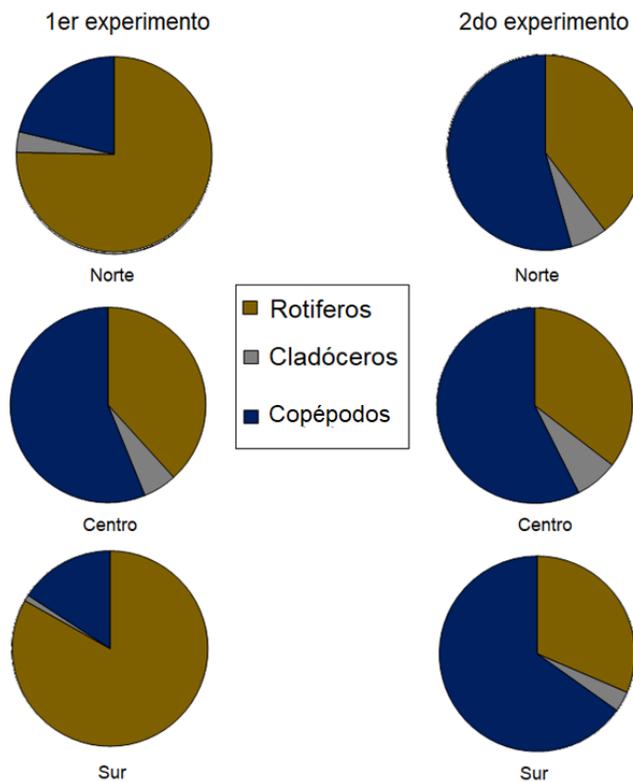
**Figura 17.** IET de Carlson & Simpson (1996) basado en PT, durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento.

## Comunidades biológicas

### Zooplankton:

Para el zooplankton en general durante el **primer experimento** —entre rotíferos, cladóceros y copépodos— se encontró un total de 50 taxa. El grupo de los rotíferos presentó la mayor diversidad y abundancia (Figura 18), con un total de 15 géneros, pertenecientes a 12 familias, siendo los géneros *Brachionus*, *Keratella* y *Lecane* quienes registraron un mayor número de especies (Tabla 11). El grupo de los cladóceros registro 6 géneros pertenecientes a 4 familias (Tabla 12), siendo los géneros con mayor número de especies *Daphnia* y *Chydorus* (Figura 19). Por su parte, el grupo de los copépodos registro una dominancia de la fase larval de Ciclopoides sobre las fases adultas en los tres lagos (Figura 20).

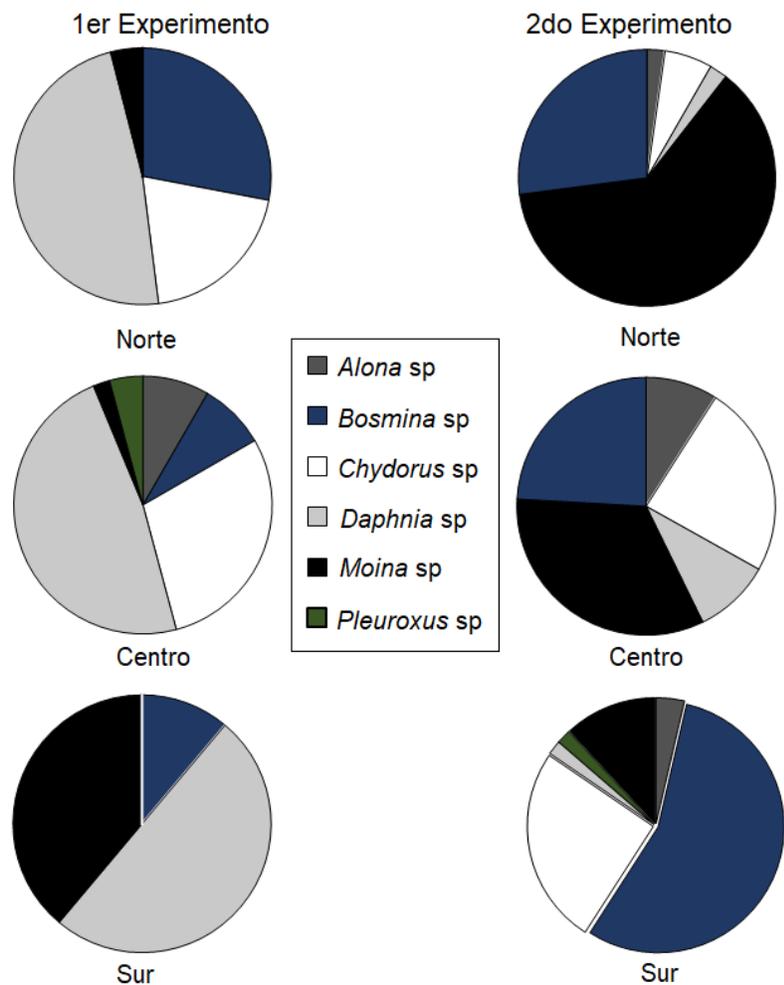
Los individuos de Ciclopoida encontrados corresponden con las descripciones aportadas por Mercado-Salas & Álvarez-Silva (2013) en el área de estudio, por lo cual consideramos que se trata de la especie *Acanthocyclops eduardoi*, especie emparentada con *Acanthocyclops americanus*, también reportada en los lagos de la región (Enríquez-García *et al.* 2011; Enríquez-García *et al.* 2013). Por lo tanto, podríamos afirmar que, aunque no todos los individuos de este grupo correspondan a *A. eduardoi*, si pertenecen al género *Acanthocyclops*.



**Figura 18.** Porcentaje de la abundancia de los diferentes grupos de zooplankton en los mesocosmos durante los dos experimentos en los tres lagos.

Con el ANOSIM de una vía, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las comunidades de rotíferos ( $R= 0.003 - p= 0.44$ , ver Anexo 8) ni copépodos ( $R= 0.03 - p=0.28$ , ver Anexo 10) en los tres lagos; pero sí entre los cladóceros ( $R= 0.15 - p= 0.01$ , ver Anexo 12-a), siendo la comunidad de cladóceros del lago Sur la que se diferenció del resto de los lagos ( $p > 0.05$ , Anexo 12-b).

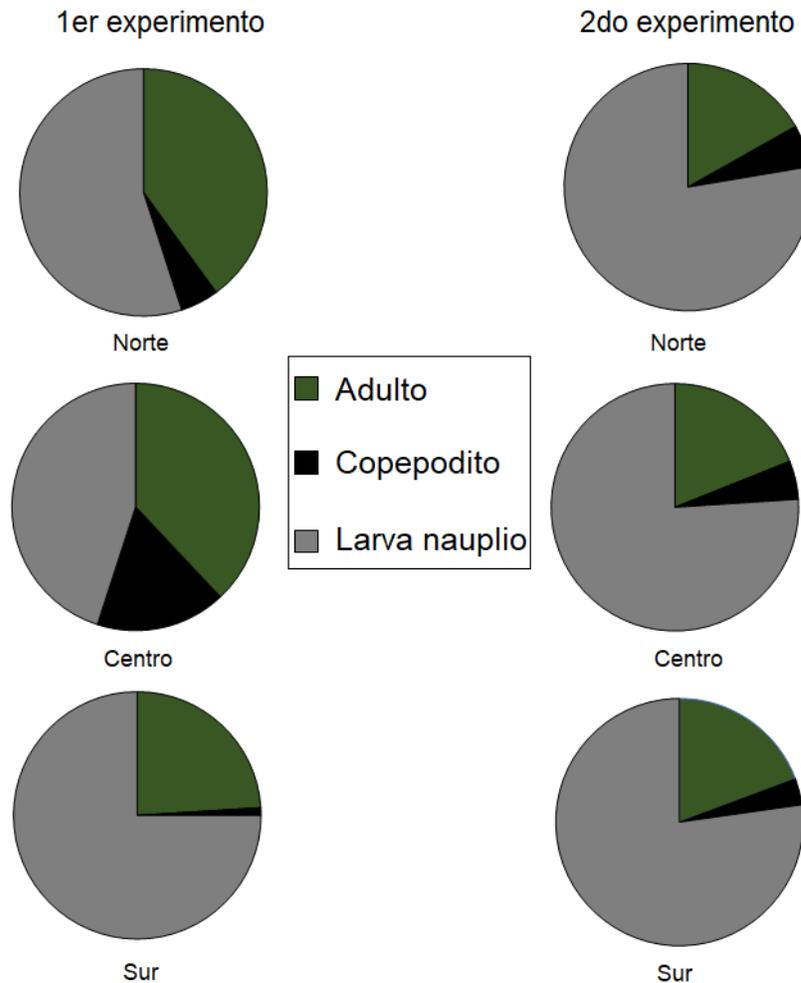
En el caso específico de *Daphnia*, las mayores densidades de *D. obtusa* se presentaron en el lago Centro con un promedio de  $134 \text{ Ind L}^{-1}$ , seguido del lago Norte con  $67 \text{ Ind L}^{-1}$  en promedio, y finalmente, el lago Sur con un promedio de  $60 \text{ Ind L}^{-1}$ . A lo largo del experimento, estos valores presentaron variaciones, y se reportaron diferencias estadísticamente significativas entre semanas ( $K = 20.03 - p < 0.05$ , ver Anexo 4-a), donde las densidades de *D. obtusa* de la primera semana difirieron significativamente de las densidades reportadas en las otras semanas ( $p < 0.05$ ), excepto de la segunda ( $p > 0.05$ , ver Anexo 4-b).



**Figura 19.** Porcentaje de la abundancia de los cladóceros en los mesocosmos, excluyendo a *D. obtusa*, durante: los dos experimentos en los tres lagos.

Por su parte, el aumento de las densidades de *D. obtusa* en cada par de mesocosmos fue similar, sin diferencias estadísticamente significativas ( $K = 3.16 - p = 0.67$ , ver Anexo 5); lo cual nos indica que los mesocosmos se comportaron como réplicas. Cabe resaltar que los picos de mayor densidad fueron diferentes para cada lago: Norte alcanzó sus mayores valores en la tercera semana, el Centro en la cuarta y el lago Sur en la quinta (Figura 21-a).

Finalmente, se reportó una correlación inversa ( $\sigma > -0.5$ ,  $p < 0.05$ ) entre las densidades de *D. obtusa* y de rotíferos en los tres lagos (Figura 22-a). Demostrando que mientras las densidades de *D. obtusa* aumentaban, las de los rotíferos —dominantes durante las primeras semanas— disminuían.

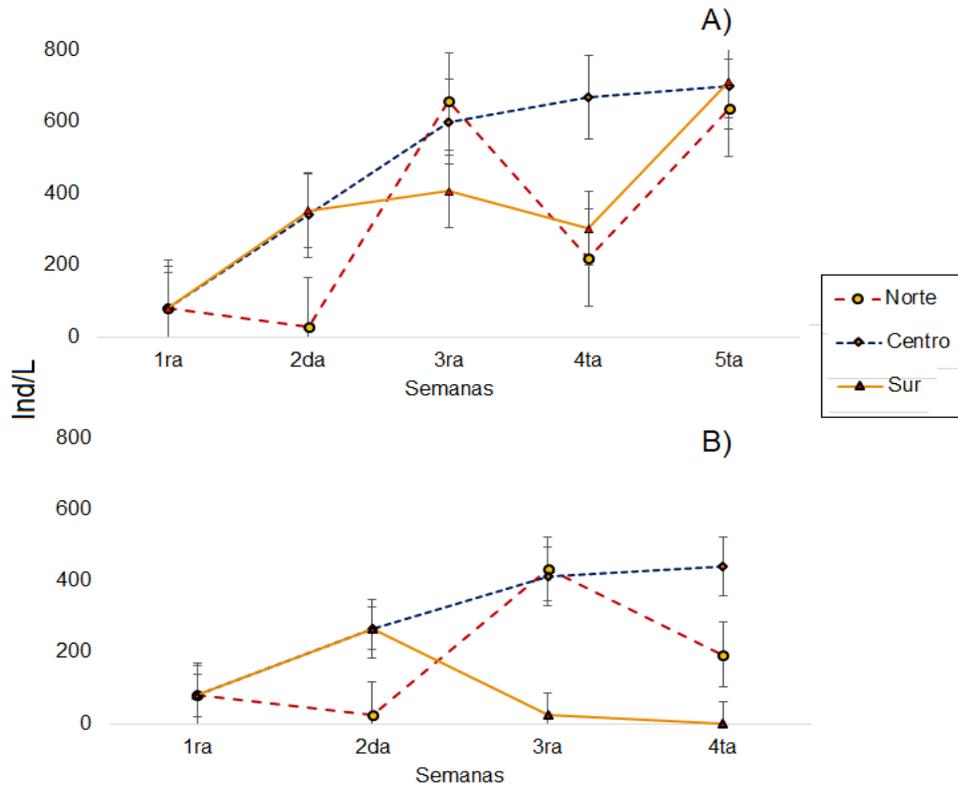


**Figura 20.** Porcentaje de la abundancia de los estadios de vida de *A. eduardoi* en los mesocosmos durante los dos experimentos en los tres lagos.

Especies de los géneros *Brachionus*, *Keratella*, *Polyarthra*, *Synchaeta* y *Trichocerca*, encontradas en los cuerpos de agua, concuerdan con los reportes de Santiago *et al.* (2016), y González-Gutiérrez *et al.* (2017) para la zona.

Para el zooplancton en general durante el segundo experimento —entre rotíferos, cladóceros y copépodos— se encontraron un total de 27 taxa. El grupo de los rotíferos presentó la mayor riqueza, pero no la mayor abundancia (Figura 18), con un total de 7 géneros divididos en 6 familias, siendo los géneros *Keratella*, *Trichocerca* y *Brachionus* quienes registraron un mayor número de especies (Tabla 11). El grupo de los cladóceros registró 6 géneros pertenecientes a 4 familias (Tabla 12), a diferencia del primer experimento, los géneros con mayor número de especies fueron *Moina* y *Bosmina* (Figura 19). El grupo de los copépodos fue el más abundante durante el segundo muestreo y estuvo compuesto por el orden Cyclopoida (*Acanthocyclops eduardoi*) (Figura 20), siendo la larva nauplio más abundante que la fase adulta en los tres lagos.

Al igual que en el primer muestreo, no se reportaron diferencias estadísticamente significativas entre las comunidades de rotíferos ( $R = -0.09 - p = 0.86$ , ver Anexo 9) ni copépodos ( $R = -0.09 - p = 0.85$ , ver Anexo 11); pero si entre la comunidad de los cladóceros ( $R = 0.20 - p = 0.013$ , ver Anexo 13-a), siendo la comunidad de cladóceros del lago Sur la que se diferenció del resto de los lagos ( $q > 0.05$ , Anexo 13-b).



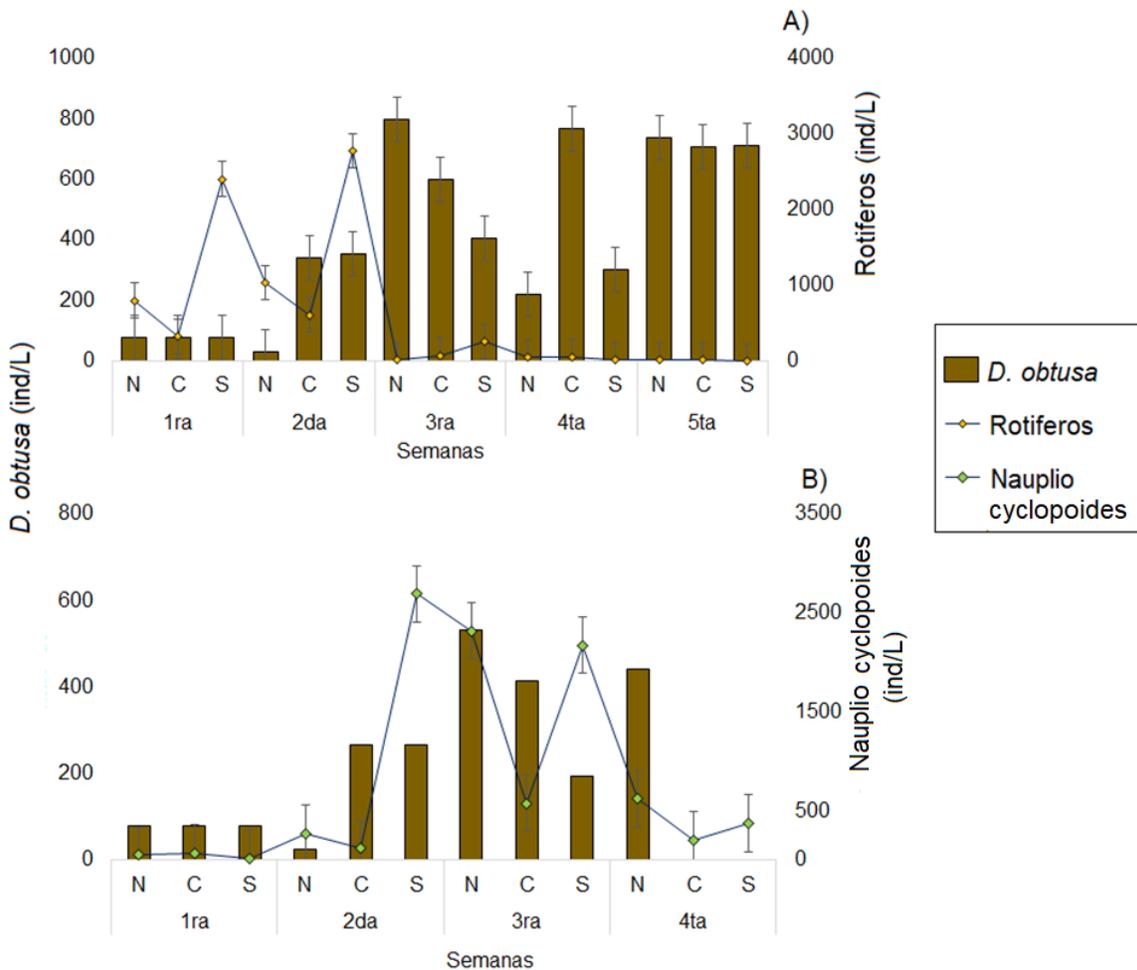
**Figura 21.** Variación de las densidades de *D. obtusa* dentro de los mesocosmos en los tres cuerpos de agua de la Cantera Oriente, durante: A) primer experimento. B) segundo experimento (*barras de error: error típico*).

En el caso específico de *Daphnia*, las mayores densidades de *D. obtusa* se presentaron en el lago Centro con un promedio de 83 Ind L<sup>-1</sup>, seguido del lago Norte con 58 Ind L<sup>-1</sup>, finalmente, el lago Sur fue el que menores densidades presentó con un promedio de 25 Ind

L<sup>-1</sup>. Las densidades de *D. obtusa* presentaron variaciones a lo largo del experimento, pero sin diferencias significativas entre semanas (K = 7.54 – p > 0.05, ver Anexo 6), ni entre los mesocosmos de cada lago (K = 0.22 – p > 0.05, ver Anexo 7), lo cual nos indica que los mesocosmos se comportaron como réplicas.

No obstante, al igual que en el primer experimento, los picos de mayor densidad difirieron entre lagos: el lago Norte alcanzó sus mayores valores en la tercera semana, el lago centro en la quinta semana y en el lago Sur hacia la segunda semana (Figura 21-b). En los tres lagos, después de alcanzar sus mayores densidades, estas disminuyeron significativamente a la siguiente semana.

Se reportó una correlación positiva ( $\sigma > 0.53$ , p < 0.07) entre las densidades de *D. obtusa* y de nauplios ciclopoideos en los tres lagos (Figura 22-b), demostrando que mientras las densidades de *D. obtusa* aumentaban, los nauplios —dominantes durante las primeras semanas— también lo hacían.



**Figura 22.** Relación entre las densidades de *D. obtusa* y los grupos más abundantes del zooplancton en los mesocosmos de los tres cuerpos de agua durante: A) Primer experimento - B) Segundo experimento. N: lago Norte – C: lago Centro- S: lago Sur. Valores promedio (barras de error: error típico).

**Tabla 11.** Composición de las especies de rotíferos encontrados en los cuerpos de agua de la Cantera Oriente.

SUB CLASE	ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE		
Bdelloidea	Bdelloidea	Bdelloidea	<i>Bdelloidea</i>	<i>Bdelloidea</i> sp. Hudson, 1884 <sup>c</sup>		
			Asplanchnidae	<i>Asplanchna</i>	<i>Asplanchna brightwellii</i> Gosse, 1850 <sup>a</sup>	
					<i>A. priodonta</i> Gosse, 1850 <sup>a</sup>	
					<i>A. sieboldii</i> (Leydig, 1854) <sup>a</sup>	
					<i>Asplanchna</i> sp. Gosse, 1850 <sup>a</sup>	
			Brachionidae	<i>Brachionus</i>	<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851 <sup>a</sup>	
					<i>B. bidentatus</i> Anderson, 1889 <sup>a</sup>	
					<i>B. budapestinensis</i> Daday, 1885 <sup>a</sup>	
					<i>B. calyciflorus</i> Pallas, 1766 <sup>c</sup>	
					<i>B. caudatus</i> Ahlstrom, 1940 <sup>c</sup>	
					<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783 <sup>a</sup>	
					<i>Keratella</i>	<i>Keratella americana</i> Carlin, 1943 <sup>c</sup>
						<i>K. cochlearis</i> (Gosse, 1851) <sup>c</sup>
			<i>Plationus</i>	<i>Plationus patulus</i> (Müller, 1786) <sup>a</sup>		
			Dicranophoridae	<i>Dicranophorus</i>	<i>Dicranophorus</i> sp. Nitzsch, 1827 <sup>a</sup>	
			Epiphanidae	<i>Epiphanes</i>	<i>Epiphanes macroura</i> (Barrois & Daday, 1894) <sup>a</sup>	
			Euchlanidae	<i>Euchlanis</i>	<i>Euchlanis dilata</i> Ehrenberg, 1832 <sup>a</sup>	
					<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851) <sup>c</sup>	
					<i>L. cornuta</i> (Müller, 1786) <sup>a</sup>	
					<i>L. closterocerca</i> (Schmarda, 1859) <sup>b</sup>	
<i>L. hamata</i> (Stokes, 1896) <sup>a</sup>						
<i>L. luna</i> (Müller, 1776) <sup>a</sup>						
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832) <sup>c</sup>						
<i>L. nana</i> (Murray, 1913) <sup>a</sup>						
<i>L. pyriformis</i> (Daday, 1905) <sup>c</sup>						
Lepadellidae	<i>Colurella</i>	<i>Colurella uncinata</i> (Müller, 1773) <sup>a</sup>				
	<i>Lepadella</i>	<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg, 1834) <sup>c</sup>				
		<i>L. patella</i> (Müller, 1773) <sup>a</sup>				
Mytilinidae	<i>Mytilina</i>	<i>Lepadella</i> sp. Bory de St. Vincent, 1826 <sup>c</sup>				
		<i>Mytilina ventralis</i> Wulfert, 1965 <sup>a</sup>				
Notommatidae	<i>Cephalodella</i>	<i>Cephalodella catellina</i> (Müller, 1786) <sup>c</sup>				
		<i>Cephalodella</i> sp. Bory de St. Vincent, 1826 <sup>c</sup>				
Synchaetidae	<i>Mytilina</i>	<i>C. ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901) <sup>c</sup>				
		<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925 <sup>b</sup>				
	<i>Synchaeta</i>	<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943 <sup>c</sup>				
		<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832 <sup>a</sup>				
Trichocercidae	<i>Trichocerca</i>	<i>Synchaeta</i> sp. Ehrenberg, 1832 <sup>a</sup>				
		<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886) <sup>a</sup>				
		<i>T. porcellus</i> (Gosse, 1851) <sup>a</sup>				
		<i>T. pusilla</i> (Jennings, 1903) <sup>c</sup>				
		<i>T. tenuior</i> (Gosse, 1886) <sup>b</sup>				
<i>Trichocerca</i> sp. Lamarck, 1801 <sup>a</sup>						

**a:** presente sólo en el primer experimento. **b:** presente sólo en el segundo experimento. **c:** presente en ambos experimentos

**Tabla 12.** Composición de los cladóceros encontrados en los cuerpos de agua de la Cantera Oriente.

CLASE	SUBORDEN	FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE
Branchiopoda	Cladóceras	Bosminidae	<i>Bosmina</i>	<i>Bosmina</i> sp. (O.F. Müller, 1785)
			<i>Alona</i>	<i>Alona</i> sp. (Sars, 1862)
		Chydoridae	<i>Chydorus</i>	<i>Chydorus</i> sp. (O.F. Müller, 1785)
			<i>Pleuroxus</i>	<i>Pleuroxus</i> sp. (Birge, 1879)
		Daphniidae	<i>Daphnia</i>	<i>Daphnia</i> sp. (Linnaeus, 1758)
				<i>Daphnia obtusa</i> (Linnaeus, 1758)
		Monidae	<i>Moina</i>	<i>Moina</i> sp. (Kurz, 1874)

### Fitoplancton:

Durante el **primer experimento**, se encontraron representantes de las divisiones: Bacillariophyta, Chlorophyta, Cryptophyta, Cyanobacteria, Euglenophyta y Heterokontophyta (Tabla 13), la mayoría de los organismos encontrados y contados fueron del Phyla Chlorophyta. El fitoplancton en los lagos del Norte y del Centro estaba dominado por los géneros *Desmodemus*, *Scenedesmus*, *Actinastrum* y *Pseudanabaena*, y en el Sur por *Microcystis*, *Pseudanabaena* y *Pseudopediastrum*; Sin embargo, esta composición del fitoplancton varió a medida que las concentraciones de Cla disminuían (Tabla 14).

**Tabla 13.** Lista taxonómica de los géneros de fitoplancton encontrados en los cuerpos de agua de la Cantera Oriente.

ORDEN	CLASE	GÉNERO
Bacillariophyta	Bacillariophyceae	<i>Amphora</i> sp. (Ehrenberg, 1844) <sup>c</sup>
		<i>Cyclotella</i> sp. (Brébisson, 1838) <sup>c</sup>
		<i>Cocconeis</i> sp. (Ehrenberg, 1837) <sup>a</sup>
		<i>Gomphonema</i> sp. (Ehrenberg, 1832) <sup>a</sup>
		<i>Navicula</i> sp. (Bory de Saint-Vincent, 1822) <sup>c</sup>
		<i>Synedra</i> sp. (Ehrenberg, 1832) <sup>b</sup>
		Coscinodiscophyceae
	Mediophyceae	<i>Achnanthes</i> sp. (Agardh, 1824) <sup>a</sup>
Chlorophyta	Chlorophyceae	<i>Acutodesmus</i> sp. ((Hegewald) Tsarenko, 2001) <sup>c</sup>
		<i>Coelastrum</i> sp. (Nägeli, 1849) <sup>a</sup>
		<i>Desmodemus</i> sp. ((Kirchner) Hegewald, 2000) <sup>c</sup>
		<i>Pseudopediastrum</i> sp. (Meyen, 1829) <sup>c</sup>
		<i>Pteromonas</i> sp. (Seligo, 1887) <sup>a</sup>
		<i>Scenedesmus</i> sp. (Meyen, 1829) <sup>c</sup>
	Trebouxiophyceae	<i>Actinastrum</i> sp. (Lagerheim, 1882) <sup>c</sup>
Cryptophyta	Cryptophyceae	<i>Cryptomonas</i> sp. (Ehrenberg, 1831) <sup>a</sup>
Cyanobacteria	Cyanophyceae	<i>Microcystis</i> sp. (Kützing, 1833) <sup>c</sup>
		<i>Pseudanabaena</i> sp. (Lauterborn, 1915) <sup>c</sup>
Euglenozoa	Euglenoidea	<i>Euglena</i> sp. (Ehrenberg, 1830) <sup>a</sup>
Heterokontophyta	Bacillariophyceae	<i>Cymbella</i> sp. (Agardh, 1830) <sup>c</sup>
		<i>Pinnularia</i> sp. (Ehrenberg, 1843) <sup>a</sup>

**a:** presente sólo en el primer experimento. **b:** presente sólo en el segundo experimento. **c:** presente en ambos experimentos

Durante el **segundo experimento**, se encontraron representantes de los ordenes: Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria y Heterokontophyta (Tabla 13). La mayoría de los organismos encontrados y contados fueron de los Phyla Bacillariophyta y Chlorophyta. El fitoplancton en los lagos del Norte y del Centro estaba dominado por el género *Cyclotella*, *Actinastrum* y *Scenedesmus*, y en el Sur por *Microcystis* y *Pseudanabaena*; Sin embargo, esta composición del fitoplancton varió a medida que las concentraciones de Cla disminuían (Tabla 14).

**Tabla 14.** Variación de la composición del fitoplancton. Listado de los géneros más abundantes por lago (5 y 4 en la escala cualitativa). Durante: E1: experimento 1 – E2: experimento 2. N: lago Norte – C: lago Centro – S: lago Sur.

	INICIO DEL EXPERIMENTO	FINAL DEL EXPERIMENTO
<b>N E1</b>	<i>Desmodesmus</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Desmodesmus</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Pseudanabaena</i> sp. <sup>b</sup>	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Actinastrum</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Cyclotella</i> sp. <sup>c</sup>
	<i>Microcystis</i> sp. <sup>b</sup>	<i>Pseudanabaena</i> sp. <sup>b</sup>
	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>	
<b>N E2</b>	<i>Cyclotella</i> sp. <sup>c</sup>	<i>Synedra</i> sp. <sup>c</sup>
	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Cyclotella</i> sp. <sup>c</sup>
	<i>Actinastrum</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Acutodesmus</i> sp. <sup>a</sup>	
<b>C E1</b>	<i>Desmodesmus</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Actinastrum</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Microcystis</i> sp. <sup>b</sup>	<i>Pseudanabaena</i> sp. <sup>b</sup>
	<i>Actinastrum</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Cyclotella</i> sp. <sup>c</sup>
	<i>Pseudanabaena</i> sp. <sup>b</sup>	
<b>C E2</b>	<i>Cyclotella</i> sp. <sup>c</sup>	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Actinastrum</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Cyclotella</i> sp. <sup>c</sup>
	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Pseudopediastrum</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Pseudopediastrum</i> sp. <sup>a</sup>	
	<i>Pseudanabaena</i> sp. <sup>b</sup>	
<b>S E1</b>	<i>Microcystis</i> sp. <sup>b</sup>	<i>Pseudopediastrum</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Pseudanabaena</i> sp. <sup>b</sup>	<i>Microcystis</i> sp. <sup>b</sup>
	<i>Desmodesmus</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Pseudanabaena</i> sp. <sup>b</sup>
	<i>Coelastrum</i> sp. <sup>a</sup>	<i>Desmodesmus</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Pseudopediastrum</i> sp. <sup>a</sup>	
<b>S E2</b>	<i>Microcystis</i> sp. <sup>b</sup>	<i>Microcystis</i> sp. <sup>b</sup>
	<i>Pseudanabaena</i> sp. <sup>b</sup>	<i>Pseudopediastrum</i> sp. <sup>a</sup>
	<i>Scenedesmus</i> sp. <sup>a</sup>	
	<i>Acutodesmus</i> sp. <sup>a</sup>	
	<i>Cyclotella</i> sp. <sup>c</sup>	

**a** Phylum Chlorophyta – **b**: Phylum Cyanobacteria – **c**: Phylum Bacillariophyta.

### Eficiencia en el control de fitoplancton

Durante el **primer experimento**, la Cla tuvo una disminución de 66 a 5  $\mu\text{g L}^{-1}$  con una eficiencia en el control de fitoplancton (ECF) de 84% para el lago Norte (Figura 23-a), para

el lago Centro la disminución fue de 133 a 11  $\mu\text{g L}^{-1}$  con una ECF del 86% (Figura 24-a), y para el lago Sur la disminución en la Cla fue 250 a 37  $\mu\text{g L}^{-1}$  con una ECF de 76% (Figura 25-a). De la Figura 23-a a la Figura 25-a, se evidencia una relación inversa significativa entre las densidades de *D. obtusa* y la CI ( $r = -0.05$ ,  $p = 0.77$ ).

Durante el **segundo experimento**, la Cla tuvo una disminución de 196 a 46  $\mu\text{g L}^{-1}$  con una ECF de fitoplancton del 65% para el lago Norte (Figura 23-b), para el lago Centro la disminución fue de 94 a 14  $\mu\text{g L}^{-1}$  con una ECF de 85% (Figura 24-b) y para el lago Sur la disminución en la Cla fue 181 a 61  $\mu\text{g L}^{-1}$  con una ECF de 66% (Figura 25-b). En los tres lagos las ECF fueron menores durante el segundo experimento que en el primero.

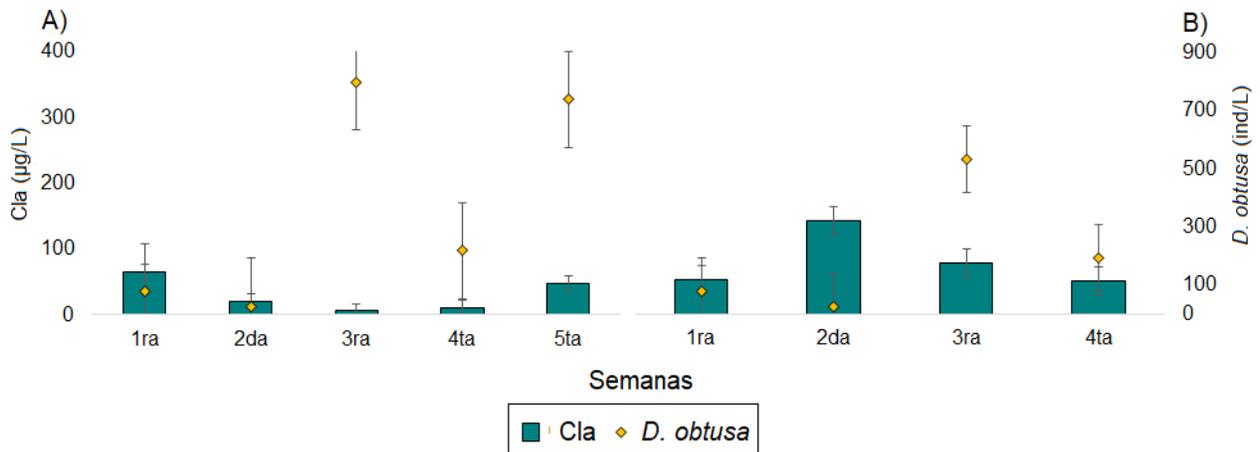
Al igual que en el primer experimento, de la Figura 23-b - Figura 25-b, se evidencia una relación entre las densidades de *D. obtusa* y la Cla; estadísticamente la correlación entre estos valores en los tres lagos no fue significativa ( $r = 0.03$ ,  $p = 0.43$ ). A pesar de que los estadísticos no muestran una correlación, en las gráficas se observa cómo mientras las densidades de *D. obtusa* aumentaban, las concentraciones de Cla disminuían.

En conjunto con una disminución en la concentración de Cla, pudimos evidenciar un cambio en la composición del fitoplancton a medida que avanzaban los experimentos (Tabla 14). Las Cyanobacterias dominantes fueron colonias de células envueltas en mucílago de *Microcystis* sp., y tricomas de *Pseudanabaena* sp. A pesar de que estas cianobacterias estuvieron presentes en los tres lagos sólo fueron dominantes en el lago Sur, especialmente al inicio del experimento, ya que hacia la etapa final *Pseudopediastrum* sp. también fue dominante.

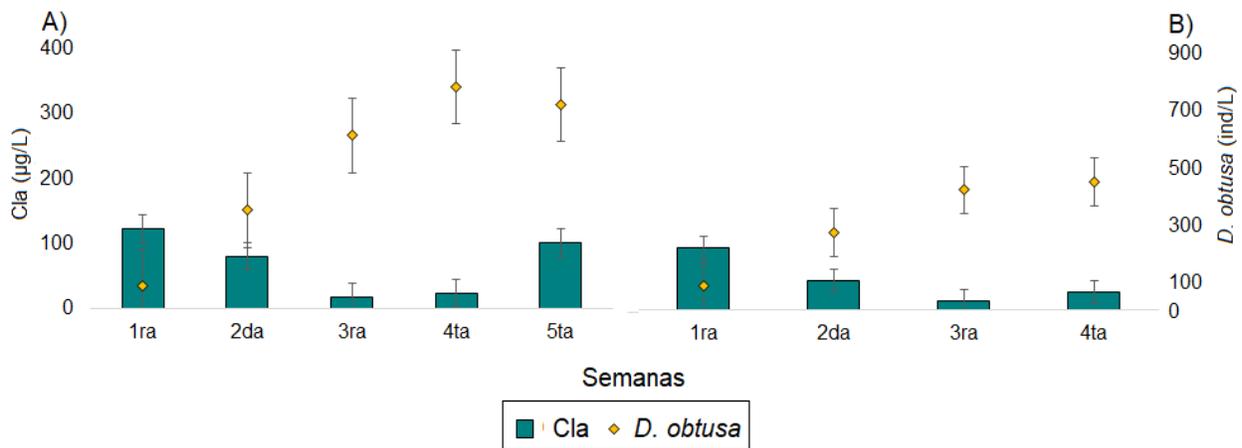
En los lagos Norte y Centro, las cianobacterias nunca fueron dominante, a diferencia de las chlorophytas y bacillariophytas. En ambos lagos las chlorophytas de mayor tamaño (Tabla 15) y que forman grupos de 4 – 8 células: *Desmodesmus* sp., *Actinastrum* sp., *Scenedesmus* sp., *Acutodesmus* sp., *Pseudopediastrum* sp. fueron dominantes al inicio de los experimentos, mientras que las bacillariophytas individuales como *Synedra* sp. y *Cyclotella* sp. llegaron incluso a dominar la comunidad fitoplanctónica cuando las concentraciones de Cla eran menores.

**Tabla 15.** Rango de las medidas de las especies dominantes de fitoplancton en los tres lagos (*datos tomado de: Mejía-Farfán, 2016*)

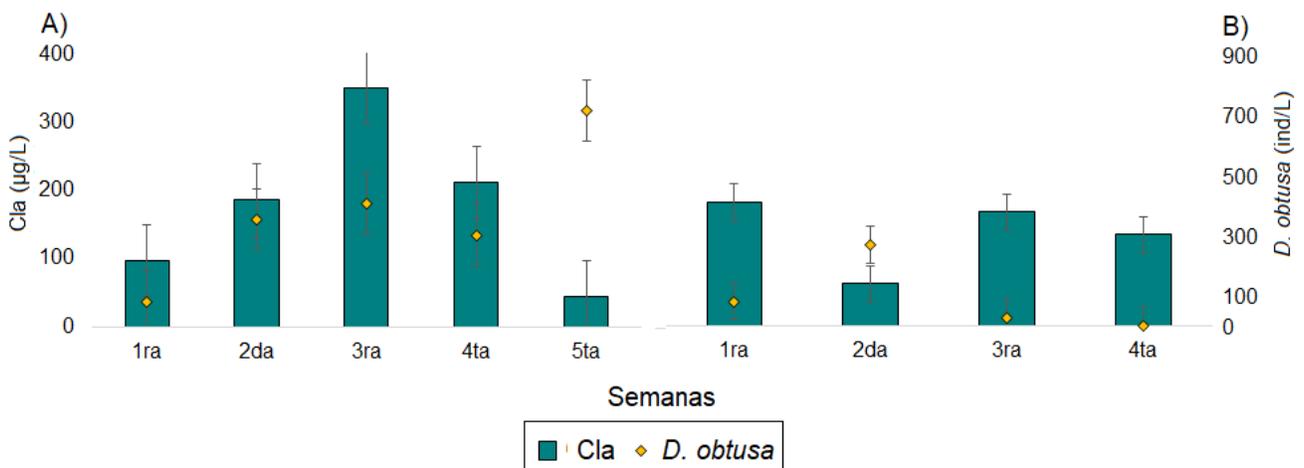
Phylum	Especie	Ancho ( $\mu\text{m}$ )	Largo ( $\mu\text{m}$ )	Diámetro ( $\mu\text{m}$ )	Organización
Chlorophyta	<i>Actinastrum</i> sp.	2 – 4	18 – 33	-	Grupo 4 – 8 células
	<i>Acutodesmus</i> sp.	3 – 6	29 – 39	-	Grupo 4 – 8 células
	<i>Coelastrum</i> sp.	-	-	12 – 22	Individual
	<i>Desmodesmus</i> sp.	6 – 12	22 – 34	-	Grupo 4 – 8 células
	<i>Pseudopediastrum</i> sp.	-	-	30 – 70	Individual
	<i>Scenedesmus</i> sp.	2 – 9	4 – 25	-	Grupo 4 – 8 células
Cyanobacteria	<i>Microcystis</i> sp.	-	-	300 – 200	Colonial
	<i>Pseudanabaena</i> sp.	1 – 4	4 – 12	-	Tricomas en grupos
Bacillariophyta	<i>Synedra</i> sp.	4 – 8	164 – 185	-	Individual
	<i>Cyclotella</i> sp.	-	-	8.3 – 17.8	Individual



**Figura 23.** Relación entre la Cla y las densidades de *D. obtusa* en el lago Norte durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. Valores promedio (barras de error: error típico).



**Figura 24.** Relación entre la Cla y las densidades de *D. obtusa* en el lago Centro durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. Valores promedio (barras de error: error típico).



**Figura 25.** Relación entre la Cla y las densidades de *D. obtusa* en el lago Sur durante: A) Primer experimento – B) Segundo experimento. Valores promedio (barras de error: error típico).

## DISCUSIÓN

### Variables físico-químicas

Las variables físico-químicas son cruciales para caracterizar los cuerpos de agua, lo cual es de gran relevancia al momento de comprender su dinámica en pro de buscar mejorías en su estado. Con la profundidad y temperatura podemos concluir que los tres lagos son polimícticos-cálidos; es decir, que la columna de agua se mezcla casi continuamente a lo largo del año (Wetzel, 2001). Este tipo de lagos, al igual que los lagos de la Cantera Oriente, son a menudo pequeños, someros (1 - 3 m) y se ubican en climas subtropicales, en donde los cambios de temperatura a menudo se ven más influenciados por el enfriamiento de la superficie durante la noche y el calentamiento durante el día (Wetzel, 2001; Downing, 2014).

La información que nos aporta la temperatura es crucial para determinar el comportamiento de un cuerpo de agua. Con respecto a nuestro trabajo, entre la época de secas-frías (primer experimento) y la época lluvias-cálidas (segundo experimento) se registró un aumento de 5°C en el promedio de la temperatura de los lagos (de 14°C a 19°C); lo cual, en conjunto con otras perturbaciones antropogénicas pudo acrecentar la susceptibilidad de las comunidades bióticas a los efectos de la cascada trófica y la eutrofización (Sala *et al.* 2000; Kratina *et al.* 2012).

Los cuerpos de agua de la Cantera Oriente son lagos adyacentes alimentados por agua de lluvia, y algunos manantiales subterráneos, por lo cual se considera que manejan niveles altos de nutrientes durante gran parte del año (Lugo-Vázquez *et al.* 2017). Además, el escurrimiento pluvial y de riego al lavar los fertilizantes con los que es tratada la vegetación asociada a los cuerpos de agua —principalmente fresnos *Fraxinus uhdei* (Wenzig) Lingelsh y liquidámbar *Liquidambar styraciflua* Linnaeus (Lot, 2007)— proporcionan un aporte adicional de nutrientes al medio (Bermúdez, 2010; Maceda *et al.* 2017); las diferencias de concentraciones evidenciadas entre lagos pueden ser consecuencia de: **i)** el aporte de nutrientes provenientes principalmente del agua de los manantiales que aflora del manto freático (Lugo-Vázquez *et al.* 2017), **ii)** el tiempo de retención de agua diferencial en cada lago, mayor en el lago Sur que en el resto de lagos (Lot, 2007), **iii)** el tiempo de exposición a luz solar mediado por las paredes de la Cantera, mayor en el lago Sur (Ortiz-Pérez *et al.* 2007).

El aumento en estos nutrientes tiende a incrementar la concentración de la Cla y como consecuencia el dióxido de carbono es requerido en elevadas proporciones por los organismos fotosintéticos, disminuyendo así los protones del medio, y modificando el pH de los cuerpos de agua (Dumont, 1977; Roldan & Ramírez, 2008). Las aguas del manantial que alimenta a los lagos son ligeramente ácidas, por lo cual el pH del lago Norte se encuentra ligeramente por arriba de la neutralidad; sin embargo, al tener una baja reserva alcalina, el pH registra un fuerte incremento cuando la fotosíntesis en el medio es intensa, situación que se refleja más claramente en el lago Sur (Wetzel, 2001).

Durante el primer experimento, los mayores registros de pH, Cla y OD, indican la alta actividad fotosintética realizada en el medio (Bermúdez, 2010), al contrario de la temporada de lluvias-cálidas, donde se tienen los menores registros de estas variables (especialmente OD, claro indicador de la actividad fotosintética). Consideramos que los menores registros de OD son una posible consecuencia del aumento del aporte pluvial, factor que pudo acrecentar la re-suspensión de la materia orgánica, la cual demanda mayores concentraciones de oxígeno para su degradación (Margalef, 1983). Este incremento de la materia orgánica —en conjunto con un aumento en la temperatura y nutrientes— tuvo repercusiones en los procesos internos de los lagos y en las interacciones del plancton (Meneses, 1997; Ejsmont-Karabin, 2012). Cuando este escenario se combina con la eutrofización, se promueve un aumento en los valores de Cla, con efectos en el resto de las variables incluyendo el ET (Li *et al.* 2016).

El uso de mesocosmos semicerrados ayudó a evitar la transferencia de nutrientes y mantener las variables físico-químicas cerca de las condiciones naturales de los lagos, reduciendo así el número de variables que podrían interferir en los resultados (Silveira *et al.* 2010). Las oscilaciones registradas en las variables físico-químicas de los lagos durante los experimentos se observaron tanto en los mesocosmos como en el control y mostraron valores considerados normales para estos cuerpos de agua, como los reportados por González-Gutiérrez *et al.* (2017) con promedios de temperatura, OD, pH, y Cla de 18.8°C, 10.2 mg L<sup>-1</sup>, 7.3 unidades y 15 µg L<sup>-1</sup> para el lago Norte; 19.7°C, 13.7 mgL<sup>-1</sup>, 8.8 unidades y 70 µg L<sup>-1</sup> para el lago Centro; y 19.2°C, 15 mgL<sup>-1</sup>, 10 unidades y 105 µg L<sup>-1</sup> para el lago Sur. Al igual que diversos lagos de México, con particularidades subtropicales y templadas reportados en esta región como los trabajos de Nandini *et al.* (2005), Jiménez (2007) en Xochimilco, Guzmán (2012) en el lago del parque Tezozomoc, y Gómez-Márquez *et al.* (2013) en un microreservorio en el estado de Morelos.

## Estado trófico

Los resultados obtenidos en el índice de Carlson & Simpson (1996) con los datos de Cla y transparencia clasificaron a los lagos entre mesotróficos e hipertrófico; Sin embargo, los datos de PT clasificaron a los tres lagos únicamente como hipertrófico, esto puede deberse a que los valores de PT registrados en los tres cuerpos de agua (0.21 – 0.43 mg/L) exceden ampliamente los rangos del índice estipulados por Carlson (1977): < 0.012 mg/L para lagos oligotróficos, 0.013 - 0.024 mg/L para mesotróficos, 0.025 - 0.096 para eutrófico, y >0.097 hipertrófico. Motivo por el cual nuestros resultados indican que la aplicación del índice de Carlson usando los datos de concentración de PT no reflejan adecuadamente el estado trófico de los lagos de la Cantera Oriente.

Los reportes sobre las variaciones del ET de los lagos (Novelo *et al.* 2007; Santiago, 2016; González-Gutiérrez *et al.* 2017) son consistentes con las variaciones reportadas en este trabajo, indicando que el ET de estos lagos varía espacial y temporalmente. Estas oscilaciones temporales pueden estar asociadas a su baja profundidad (< 1m), lo cual los

hace particularmente vulnerables a la constante mezcla de la columna de agua por la acción del viento, creando un ambiente vulnerable a la perturbación (Hansson *et al.* 1998; De la Lanza-Espino & García-Calderón, 2002). Por otro lado, los lagos tropicales son particularmente sensibles a los cambios hidrológicos, que afectan fuertemente su estructura y funcionamiento. En Cochabamba (Bolivia), los cambios en la biomasa fitoplanctónica en el lago Alalay se han asociado a un aumento en el nivel de agua (Navarro & Rejas, 2009). Estos dos escenarios pueden representar un papel determinante en el ET.

Sin embargo, no sólo las oscilaciones de las variables físico-químicas de la columna de agua tienen efectos sobre el funcionamiento del lago, también las modificaciones en la red trófica (Moore & Folt, 1993; Gophen, 2003; Urrutia-Cordero *et al.* 2013). En nuestro estudio, a pesar de la disminución en la Cla mediada por el control que el zooplancton ejerció sobre el fitoplancton, las floraciones de cianobacterias persistieron durante la biomanipulación en los dos experimentos; dicho comportamiento contribuyó a que la disminución observada en el ET no se mantuviera, y se regresara rápidamente a las condiciones pre-biomanipulación. Aunque las causas subyacentes de esta situación —reportada en otros trabajos— aún no se comprenden completamente (Gliwicz, 1900a; Hansson *et al.* 1998; Jeppesen *et al.* 2012), pueden deberse a una reducción insuficiente de la carga de nutrientes, la ausencia de comunidades de macrófitas sumergidas que estabilicen el estado de aguas claras o una resistencia por parte del fitoplancton a ser depredado (Søndergaard *et al.* 2003; Jeppesen *et al.* 2007; Hansson *et al.* 2007; Nam *et al.* 2016).

En zonas (sub) tropicales, lo primordial es **reducir el aporte de nutrientes** al lago Jeppesen *et al.* (2007), el lago Paranoá en Brasil es un claro ejemplo: desde su creación en 1959 esta represa somera aumento su productividad rápidamente, pero después de la construcción de dos plantas de tratamiento complementarias en 1994, sólo pasaron 5 años para que sus condiciones mejoraran sin otro tipo de tratamiento (Burnett *et al.* 2001), al igual que en Lago Washington (*ver antecedentes*). Por su parte, los pequeños peces omnívoros explotan los lechos de **macrófitas**, haciendo que este sea un refugio pobre para el zooplancton (Shapiro, 1990; Hopper, 1997); por lo tanto, no suele reportarse efecto positivo de las macrófitas sobre la calidad del agua en estos lagos, a menos que se acompañen de reducción de los peces (>80%) (Meneses, 1997). Experimentos previos de biomanipulación con mesocosmos semicerrados (Zambrano *et al.* 1999; Nam *et al.* 2016; Wang *et al.* 2018) proporcionan pruebas concretas que los **rasgos defensivos en la interacción zooplancton-cianobacterias** se han acelerado en climas más cálidos y han resultado en cambios notables en el estado trófico de los cuerpos de agua (Divakara & Pillai, 2002; Catalan & Donado-Rondón, 2016).

Entender la dinámica de estos factores es importante porque nos da indicios de lo que nos espera en el ámbito del tratamiento y mejora en la calidad de agua de los lagos someros (Shapiro, 1990; Hansson *et al.* 2007). De tal forma, tomando en cuenta su condición eutrófica, y en un escenario de aumento de temperaturas, los lagos someros de la Cantera Oriente posiblemente experimentarían floraciones cada vez más permanentes (Jeppesen *et al.*

2000; Jeppesen *et al.* 2007); sin embargo, debido a la particular dinámica de nutrientes, las características propias de cada lago, y sus diferentes grados de eutrofización, cada uno tendrá una respuesta diferencial al aumento en la productividad y a los tratamientos necesarios para controlarlas.

Por lo tanto, consideramos que la determinación del estado trófico es crucial para implementar planes de tratamiento ideales basándonos en las particularidades de cada lago; en el caso de los lagos de la Cantera Oriente esta tarea es difícil debido a sus características tropicales (por latitud) y templadas (por altitud), a su heterogeneidad a través del tiempo y el espacio en relación con sus parámetros físico-químicos y biológicos (Alcocer & Bernal-Brooks, 2010; Van Colen *et al.* 2017).

A pesar de que el índice de Carlson y Simpson funcionó para determinar el estado trófico de estos cuerpos de agua, demostrando sus diferencias —más claras en el primer experimento— estos resultados deben ser tomados sólo como referencia, ya que hasta el momento no existe un índice que pueda ser aplicado de forma general a la gran variedad de cuerpos de agua mexicanos (Alcocer & Bernal-Brooks, 2010; Muñoz-Colmenares *et al.* 2017).

### **Comunidades biológicas**

Durante la época de secas frías, la comunidad del zooplancton de los tres lagos estuvo dominada numéricamente por los rotíferos al inicio del experimento; sin embargo, estos también fueron abundantes en la temporada de lluvias-cálidas, pero sin una clara estacionalidad de las especies, probablemente porque la mayoría de ellas son tolerantes a amplios rangos de temperatura, OD y pH (Dumont, 1977). Sus altas densidades en esta época indican la ausencia de fuertes capacidades supresoras por parte de los cladóceros, posiblemente mediado por: **i)** organismos más pequeños son más eficientes para alimentarse de las partículas de menor tamaño (Dumont, 1977) **ii)** la baja abundancia de cladóceros de gran tamaño al inicio del experimento, ya que la presión se intensifica sólo en alta densidad de crustáceos (DeMott *et al.* 1982, Gliwicz, 1990b); por lo que cuando las densidades de *D. obtusa* aumentan, la de rotíferos disminuyen.

Por su parte, en la época de lluvias-cálidas, cuando las cianobacterias dominaron el fitoplancton, fueron los nauplios de ciclopoida los más abundantes. Como en la mayoría de los ciclopoideos, los nauplios de *Acanthocyclops* se alimentan principalmente de fitoplancton, llegando incluso a ser fuertes competidores con los neonatos de cladóceros (Enríquez-García, 2013); mientras que los copépodos adultos, son depredadores voraces que consumen sus propios nauplios, rotíferos y cladóceros (Monakov, 2003). La supervivencia de *Acanthocyclops* está marcada por la calidad y no la cantidad del alimento (Enríquez-García *et al.* 2011), lo cual puede explicar la alta tasa de mortalidad antes de llegar a la edad adulta, y el bajo porcentaje de adultos en los tres lagos.

En los lagos eutróficos, la mayoría del fitoplancton consiste principalmente de cianobacterias filamentosas y coloniales, no comestibles para la mayoría del zooplancton, especialmente para los cladóceros de mayor tamaño (DeMott *et al.* 1991), favoreciendo a las especies de cuerpos pequeños (Gliwicz, 1990b). Además, la eutrofización generalmente implica un aumento en la proporción de peces planctívoros y omnívoros, lo que resulta en una mayor presión por depredación sobre el zooplancton (Jeppesen *et al.* 2007). Tanto la inhibición de la alimentación mediada por *Microcystis* y *Pseudanabaena*, y la presencia de juveniles de *C. carpio* y en menor medida de adultos de *G. multiradiatus*—con reproducción más de una vez al año y pequeño tamaño (Espinosa-Pérez, 2007)— pueden explicar las bajas densidades de cladóceros que se presentaron de forma natural en los lagos durante los dos experimentos.

El aumento de la temperatura entre experimentos pudo ser una fuerza impulsora de las variaciones en la composición de la comunidad del fitoplancton (Moore & Folt, 1993; Domis *et al.* 2013). Esta suposición es consistente con el modelo sobre el efecto de los cambios estacionales en el crecimiento del fitoplancton de Chen *et al.* (2017), ya que concluye que la diversidad de este grupo oscila en conjunto con los cambios estacionales de la temperatura. Del mismo modo, Rasconi *et al.* (2016) concluyen que la temperatura es crucial, ya que aguas más cálidas disminuyen la diversidad del fitoplancton, con dominio de sólo unos pocos taxones (principalmente cianobacterias). Por su parte, Onandia *et al.* (2015) concuerda con que estas variaciones también se ven afectadas por la hidrodinámica de la cuenca, y no sólo por la temperatura. Durante nuestros experimentos los bajos aportes de lluvias en la época de secas-frías favorecieron el aumento de clorofitas y bacilarofitas que son comestibles para *Daphnia*, a diferencia de la época de lluvias-cálidas, donde el aumento del aporte de lluvias, incremento la perturbación del medio, y promovió la dominancia de Cyanobacterias.

Este cambio en la comunidad fitoplanctónica fue acompañado por un cambio en la zooplanctónica, pasando de una dominancia por *Daphnia* en la temporada de secas-frías en los tres lagos a una dominancia de géneros de menor tamaño como *Bosmina*, *Moina* y *Chydorus* en la temporada de lluvias-cálidas. Estos géneros, coexisten con floraciones prolongadas o permanentes debido a sus hábitos selectivos (Lacerot *et al.* 2013; Iglesias *et al.* 2011), a diferencia de *Daphnia*, cuyos hábitos generalistas, hacen que rechace todas las partículas de alimentos en presencia de floraciones de cianobacterias tóxicas (Leflaive & Ten-hage, 2007; Lacerot *et al.* 2013). Por lo tanto, en un escenario de dominación prolongada de cianobacterias, su efectividad puede verse reducida por una menor ingesta de energía (Elser & Goldman, 1991; Vanni *et al.* 2009), y a su baja resistencia a los aumentos en la Cla y la temperatura, a diferencia de géneros más pequeños de cladóceros (Onandia *et al.* 2015).

Las especies del género *Bosmina* tiene un nado continuo (Gliwicz, 1990b), este comportamiento puede ser un mecanismo adaptativo que le permite encontrar más partículas de alimento adecuado, incluso en un medio dominado por cianobacterias (DeMott *et al.* 1982); por su parte, *Moina* es un género asociado a altas condiciones de eutrofización, especialmente bajo OD (Elías-Gutiérrez *et al.* 2008), por lo que es abundante en los ambientes limitantes de la Cantera Oriente, y está más asociado con el lago Norte. Debido

a sus hábitos de nado puede pasar desapercibido por las larvas de odonatos *Enallagma praevarum*, *Ischnura denticollis* y *Sympetrum illotum*, reportadas para el área de estudio (González-Soriano & Barba-Medina, 2007).

Dentro de los mesocosmos semicerrados, la adición de *D. obtusa* a la comunidad zooplanctónica propia de cada lago pudo desencadenar interacciones que favorecieron su establecimiento, como competencia por interferencia dependiente del tamaño y por recursos (Gliwicz, 1990a; Gliwicz, 1990b; Gulati, 1995). Adicionalmente, el estar aislados de la comunidad de peces, redujo la depredación sobre *D. obtusa* y, por lo tanto, aumento su capacidad competitiva y de herbivoría.

En la competencia por interferencia dependiente del tamaño, *Daphnia* es capaz de capturar rotíferos accidentalmente mientras se alimenta y en el proceso estos pueden ser incluso ingeridos. En el caso de *D. obtusa* vs nauplios ciclopoideos, durante el segundo experimento estos presentaron una correlación positiva, debido a que no comparten el mismo recurso; adicionalmente, las temperaturas cercanas a los 20°C disminuyen la tasa de ingestión de los ciclopoideos (Monakov, 2003), haciéndolos competidores menos efectivos, y permitiendo la coexistencia dentro de los mesocosmos.

Cuando *Daphnia* alcanza densidades adecuadas, el efecto combinado de los cladóceros y copépodos, como el nauplio herbívoro de *A. eduardoi*, puede reducir la biomasa del fitoplancton en situaciones en las que el efecto individual de uno u otro no lo haría (Jeppesen *et al.* 2005a). En nuestros experimentos no pudimos determinar si la presión del zooplancton sobre el fitoplancton fue una acción conjunta entre cladóceros y nauplios ciclopoideos. Sin embargo, cuando la Cla alcanzó sus menores registros dentro de los mesocosmos, las densidades de cladóceros adultos fueron superiores con respecto a los nauplios ciclopoideos, estos últimos con menor tasa de ingestión que la de los adultos (Enríquez-García *et al.* 2013). Esto refuerza la idea de que el efecto top-down del zooplancton sobre el fitoplancton es producido principalmente por cladóceros (Navarro & Rejas, 2009; Ofir *et al.* 2017). Cabe mencionar que cuando *D. obtusa* superaba los 400 ind/L se logró una mayor herbivoría sobre el fitoplancton, sin importar su tamaño, pero si fue determinante el tipo de agrupación que los diferentes géneros presentaban.

A pesar de la presencia de este efecto top-down, se presentaron marcadas fluctuaciones en las densidades de *D. obtusa* a medida que avanzaban los experimentos. Esto puede deberse a una interacción interespecífica con las cianobacterias, y a los mecanismos de resistencia que ambos han desarrollado (Dos Santos-Severiano *et al.* 2018). En escenarios de intensa herbivoría por parte del zooplancton de gran tamaño, las cianobacterias aumentan la producción de cianotoxinas (Hansson *et al.* 2007); no obstante, estudios recientes de laboratorio han demostrado que las poblaciones de *Daphnia* pueden desarrollar tolerancias a las cianotoxinas después de una exposición prolongada, debido a sus cortos ciclos de vida (Wilson *et al.* 2006; Sarnelle, 2007; Vanni *et al.* 2009). El crecimiento y supervivencia de clones de *Daphnia* extraídos de lagos altamente productivos son mayores incluso con una dieta 100% de cianobacterias, con respecto a aquellos aislados de ambientes menos productivos (Chislock *et al.* 2013, Ger *et al.* 2016). Con esto podemos conjeturar que la dominancia de cianobacterias en los lagos puede no ser un

factor limitante para la supervivencia o los efectos supresores de *D. obtusa*. A pesar de estos hallazgos, en el lago Sur *D. obtusa* no logro sobrevivir a las condiciones propias del lago, lo cual nos indica que en este caso el proceso de adaptación a las cianobacterias no se ha desarrollado completamente.

### **Eficiencia en el control del fitoplancton**

La disminución de la Cla dentro de los mesocosmos semicerrados alcanzó sus menores valores en presencia de las mayores densidades de *D. obtusa* (más de 400 ind/L), lo cual indica que la introducción de este cladóceros fue un método eficaz para controlar el fitoplancton y mejorar la claridad del agua (Jeppesen *et al.* 2007; Iglesias *et al.* 2011). Del mismo modo, la dominancia de cianobacterias mostró una tendencia decreciente desde el inicio de la biomanipulación hasta cuando las densidades de *D. obtusa* descendieron dentro de los mesocosmos, incluyendo los dos taxas cianobacterianos dominantes: *Microcystis* y *Pseudanabaena*.

Estudios anteriores en campo han mostrado la capacidad de *Daphnia* para depredar a las cianobacterias, interferir en los procesos de sucesión (Wilson *et al.* 2006; Vanni *et al.* 2009; Chislock *et al.* 2013) e incluso reducir la biomasa de estas (Sarnelle, 2007). En nuestro estudio, aunque no medimos la biomasa de *Microcystis* y *Pseudanabaena*, se pudo evidenciar un cambio en la composición de fitoplancton, lo cual puede revelar la habilidad de *D. obtusa* para controlar la biomasa total del fitoplancton en escenarios de altas concentraciones de cianobacterias tóxicas, bajo cualquier ET y con diferente composición planctónica, lo cual en conjunto con las condiciones ambientales de cada lago, pudieron ser los factores decisivos que determinaron el grado de éxito de la biomanipulación.

Interacciones en cadena como las reportadas en nuestros experimentos, que involucran esencialmente peces-cladóceros-copépodos-fitoplancton, son comunes en lagos de climas templados (Lampert & Sommer, 1997), pero son poco conocidas en lagos subtropicales, donde los trabajos in situ son escasos y con resultados muchas veces inesperados. En un estudio del lago Kinneret en Israel, Gophen (2003) reporto que 12 años después de biomanipulación enfocada a la comunidad de peces, esta falló debido a un "triángulo de la red alimentaria" entre el pez Lavnun (*Acanthobrama, terrae-sanctae*), el zooplancton-depredador y el zooplancton-herbívoro. Del mismo modo, Ofir *et al.* (2017) reportan que, en este lago el Lavnun y el zooplancton-depredador compiten por el zooplancton-herbívoro, y este último compite con el Lavnun por el fitoplancton; por lo tanto, una disminución en las densidades de Lavnun conlleva a altas densidades de zooplancton-depredador, disminuyendo las del zooplancton-herbívoro y aumentando las del fitoplancton; este tipo de interacción fue inesperada y llevo a suspender los programas de biomanipulación en este lago. Nuestros hallazgos ofrecen una importante contribución para comprender las principales fuerzas que existen en las redes tróficas de los lagos de la Cantera Oriente, aunque siguen siendo necesarios estudios más extensos que puedan diferenciar el efecto individual de cladóceros y copépodos sobre el fitoplancton, y el efecto claro de las especies de peces.

En nuestros experimentos, las disminuciones en la Cla nos indican que la herbivoría directa contribuyó significativamente a la disminución de la Cla reportada: 84% para el lago Norte, 86% para el lago Centro y 76% para el lago Sur; mediado por un aumento del 84% en las densidades de *D. obtusa* para el lago Norte durante la biomanipulación, 93% para el lago Centro y 76% para el lago Sur. En el lago Norte se obtuvieron los mayores porcentajes de ECF, esto es consistente con el trabajo de Ger *et al.* (2016), donde se predice que la presión por herbivoría del zooplancton sobre el fitoplancton es más intensa en los sistemas de productividad intermedia; por su parte en el lago Centro, los efectos de la herbivoría sobre el conjunto algal con predominio de cianobacterias confirman la opinión de que la presión por herbivoría tiende a debilitarse en los sistemas eutróficos e hipertróficos (Hansson *et al.* 2007; Urrutia-Cordero *et al.* 2016). Finalmente, en el lago Sur la respuesta al tratamiento fue débil, esto sugiere que los genotipos de *Daphnia* son más sensibles a la comunidad de fitoplancton del lago Sur, dominada por cianobacterias, en comparación con la del lago Centro con dominancia de Bacillariophytas y Chlorophytas (*Desmodesmus* sp., *Cyclotella* sp., *Actinastrum* sp. y *Scenedesmus* sp.) los cuales son menos tóxicas y representan una fuente de alimento más adecuada (Glibert, 2017; Liu *et al.* 2018).

Si bien hay numerosos casos de éxito de la biomanipulación (Hansson *et al.* 1998; Meijer *et al.* 1999; Jeppesen *et al.* 2005b; Ter Heerd & Hootsmans, 2007; Triest *et al.* 2016; Van Colen *et al.* 2017), en los lagos subtropicales, el efecto puede no mantenerse en el tiempo y el espacio sino se combinan diferentes técnicas de biomanipulación (Jeppesen *et al.* 2012), como las ya mencionadas anteriormente. Por lo cual podemos concluir que las prácticas de restauración de lagos basadas únicamente en el aumento de *Daphnia* pueden ser eficaces, pero no suficientes para controlar el crecimiento excesivo de toda la diversidad de cianobacterias en presencia de altos grados de productividad (Ha *et al.* 2013). Por lo tanto, existe la necesidad de una evaluación rigurosa de las prácticas de gestión en los lagos subtropicales, que consideren no sólo las interacciones del plancton (competencia-depredación), sino también a las interacciones entre cada componente de las redes alimentarias, asociado con su rol en el tiempo y el espacio (Gulati, 1995), en conjunto con un monitoreo simultáneo de los componentes físico-químicos y morfológicos de cada lago.

En conclusión, aquí mostramos tanto la capacidad de *D. obtusa* para depredar en una amplia gama de especies de cianobacterias formadoras de la floración en un escenario de biomanipulación ideal; es decir, aislando a *D. obtusa* de los peces, para mejorar su abundancia. Sin embargo, también identificamos cómo *Microcystis* fue relativamente resistente a la herbivoría en nuestros experimentos, lo que indica que, en un escenario de biomanipulación deseado, el aumento de las densidades de *D. obtusa* puede no ser suficiente para controlar el crecimiento excesivo de toda la diversidad cianobacteriana, y sean necesarias medidas más integrales que involucren el manejo simultáneo de la cuenca.

## CONCLUSIONES

- Los parámetros físico-químicos de cada lago —como temperatura, concentración de Cla y nutrientes— difirieron sustancialmente entre los dos experimentos, lo cual vino acompañado de un cambio en la comunidad planctónica, especialmente del fitoplancton. Estas variaciones influyeron en la abundancia y supervivencia de *D. obtusa* dentro de los mesocosmos durante los experimentos, debido a tolerancias a las condiciones y preferencia de alimento. Por lo que se podría considerar que, en un escenario de aumento continuo de las temperaturas, agravado por los procesos de eutrofización de los lagos, serían *Bosmina* y *Moina*, y no *Daphnia*, los géneros dominantes en el ensamblaje de zooplancton.
- A pesar de la dominancia de cianobacterias en ambos experimentos, *D. obtusa* incremento notoriamente dentro de los mesocosmos, al punto que fue capaz de disminuir las concentraciones de Cla medias en los distintos niveles de productividad de los lagos de la Cantera Oriente, cuando alcanzó densidades de 400 ind/L. Dada esta habilidad de aumentar sus densidades bajo las condiciones del experimento, consideramos que la relación negativa entre las condiciones de los lagos y la abundancia de *D. obtusa* está mediada por el grado de productividad de cada cuerpo de agua.
- La presión por herbivoría que ejerció *D. obtusa* sobre la comunidad fitoplanctónica, fue diferente en cada lago y dependió en gran medida del ET; debido a que las interacciones con los diferentes niveles de la red trófica tienden a debilitarse en los sistemas eutróficos e hipertróficos, donde los taxones coloniales pueden dominar, disminuyendo así la capacidad depredadora de *D. obtusa*.
- La limitación de la herbivoría del fitoplancton por parte de *D. obtusa* de forma natural en los lagos puede estar mediada por una fuerte presión por depredación sobre el zooplancton por la presencia de juveniles de *C. carpio*, y en menor medida por adultos de *G. multiradiatus*.
- Nuestros resultados diferenciales en el éxito de la biomanipulación bajo los diferentes estados tróficos son consistentes con la idea de que en condiciones de fuerte eutrofización el control de la productividad se podría asegurar de manera más efectiva cuando diferentes técnicas de biomanipulación se aplican en el lago, en conjunto con un manejo simultáneo de la cuenca.

## BIBLIOGRAFIA

- Alcocer, J. & Bernal-Brooks, F. (2010).** Limnology in Mexico. *Hydrobiologia*, 644 (1): 1 – 54.
- Allan, R. J. (1997).** What is aquatic ecosystem restoration? *Water Quality*, 32 (2): 229–234.
- APHA (2005).** Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater 20th ed. American Public Health Association: Washington, DC, USA
- Arar, E. & Collins, G. (1997).** Method 445.0 In Vitro Determination of Chlorophyll a and Pheophytin in Marine and Freshwater Algae by Fluorescence. U.S. Environmental Protection Agency. Washington. DC.
- Benndorf, J. (1980).** Conditions for effective biomanipulation, conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia*, 200: 187 - 203.
- Benndorf, J. (1987).** Food web manipulation without nutrient control: a useful strategy in lake restoration? *Schweiz. Zeitschrift für Hydrologie*, 49: 237-248.
- Benzie, J. A. H. (2005).** Cladocera: The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*). In: Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental waters of the world. Coordinating editor, H. J. F Dumont. Kenobi Productions. Ghent. 376 p.
- Bermúdez, J. (2010).** Diversidad del orden Cladóceras (Crustacea: Branchiopoda: Phyllopoða) de las pozas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad Universitaria. México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma De México. Facultad De Estudios Superiores Iztacala. 78 p.
- Brown, T. & Simpson, J. (2001).** Determining the trophic state of your lake, *Watershed Protection Techniques. Urban lake management*, 3 (4): 771 – 781.
- Burnett, J. A. B., Mattos, S. P. & Azzolin, N. M. P. (2001).** Intervenção es da Companhia de Saneamento. In *Olhares sobre o Lago Paranoá*. Secretaria de Medio Ambiente e Recursos Hidricos do DF, Brasília, Capitulo IX: 199–211.
- Burns, C. (1968).** The relationship between body size of filter-feeding cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography*, 13: 675 - 678.
- Carlson, R. (1977).** A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography*, 22 (2): 361 – 369.
- Carlson, R. & Simpson, J. (1996).** A Coordinator's guide to volunteer lake monitoring methods. North American Lake Management Society. 96 p.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. & Hodgson, J. R. (1985)** Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35: 634 – 639.
- Catalan, J. & Donato-Rondón, J. C. (2016).** Perspectives for an integrated understanding of tropical and temperate high-mountain lakes. *Journal of Limnology*, 75: 215 – 234.
- Chen, M., Fan, M., Yuan, X. & Zhu, H. (2017).** Effect of seasonal changing temperature on the growth of phytoplankton. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 14: 1091 – 1117.
- Chislock, M. F., Sarnelle, O., Jernigan, L. M. & Wilson, A. E. (2013).** Do high concentrations of microcystin prevent *Daphnia* control of phytoplankton?. *Water Research*, 47: 1961 – 1970.

- CONAGUA (2017).** Reporte del clima México: reporte anual 2017. México: Servicio Meteorológico Nacional. Recuperado de: <http://smn.conagua.gob.mx>.
- CONAGUA (2018).** Reporte del clima México: reporte anual 2018. México: Servicio Meteorológico Nacional. Recuperado de: <http://smn.conagua.gob.mx>.
- Cooke, G. D., Heath, R. D., Kennedy, R. H. & McComas, M. R. (1982)** Change in trophic lake state and internal phosphorus release after aluminum sulfate application. *Water Resources*, 18: 699 – 705.
- Cooke, G. D., Welch, E. B., Martin, A. B., Fulmer, D. G., Hyde, J. B. & Schriever, G. D. (1993)** Effectiveness of Al, Ca, and Fe salts for control of internal phosphorus loading in shallow and deep lakes. *Hydrobiology*, 253: 323 – 335.
- Cunha, D. G. F., Calijuri, M. C. & Lamperelli, M. C. (2013).** A trophic state index for tropical/subtropical reservoirs (TSI<sub>tr</sub>). *Ecological Engineering*, 60: 126 – 134.
- De la Lanza-Espino, E. & García-Calderón, C. (2002).** Lagos y presas de México. AGT Editor S.A. México city, México.
- DeMott, W. R., Zhang, Q. X. & Carmichael, W. (1982).** Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnology and Oceanography*, 27(3): 518 – 527.
- DeMott, W. R., Zhang, Q. X. & Carmichael, W. (1991).** Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the Survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 36: 1346 – 1357.
- Divakara, R. & Pillai, V. (2002).** Flocculation of algae using chitosan. *Journal of Apply Phycology*, 14(5): 419 – 422.
- Domis, L. N. D., Elser, J. J., Gsell, A. S., Huszar, V. L., Ibelings, B.W. & Jeppesen, E. (2013).** Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology*, 58: 463 – 482.
- Dos Santos-Severiano, J., Dos Santos Almeida-Melo V. L., Bittencourt-Oliveira, M. D. C., Chia, M. A. & Do Nascimento Moura, A. (2018).** Effects of increased zooplankton biomass on phytoplankton and cyanotoxins: A tropical mesocosm study. *Harmful Algae*, 71: 10 – 18.
- Downing, J. (2014).** *Limnology and Oceanography: two estranged twins reunited by global change.* *Inland Waters*, 4: 215 – 232.
- Dumont, H. J. (1977).** Biotic factors in the population dynamics of rotifers. *Hydrobiology*, 8: 98 – 112.
- Edmondson, W. T., Anderson, G. C. & Peterson, D. R. (1991).** Artificial Eutrophication of Lake Washington. *Limnology and Oceanography*, 1(1): 47 – 53.
- Edmondson, W. T. (1991).** *The uses of Ecology: Lake Washington and Beyond.* University of Washington Press.
- Ekvall, M., Urrutia-Cordero, P. & Hansson, L. (2014).** Linking cascading effects of fish predation and zooplankton grazing to reduced cyanobacterial biomass and toxin levels following biomanipulation. *PLoS ONE*, 9: 129 – 156.

- Elías-Gutiérrez, M., Suárez, E., Gutiérrez, M., Silva, M., Granados, J. & Garfias, T. (2008).** Cladóceros y copépodos de las aguas continentales de México. Comisión Nacional Para La Biodiversidad Y Escuela Nacional De Estudios Profesionales Iztacala. UNAM. 322 p.
- Elías-Gutiérrez, M., Juračka, P. J., Montoliu-Elena, L., Miracle, M. R., Petrusek, A. & Kořínek, V. (2019).** Who is *Moina micrura*? Redescription of one of the most confusing cladocerans from terra typica, based on integrative taxonomy. *Limnetica*, 38(1): 227 – 252.
- Elser, J. & Goldman, C. (1991).** Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnology and Oceanography*, 36: 64 – 90.
- Ejsmont-Karabin, J. (2012).** The usefulness of zooplankton as lake ecosystem indicators: rotifer trophic state index. *Polish Journal of Ecology*, 60: 339 – 350.
- Enríquez-García, C., Nandini, S. & Sarma, S. S. S. (2011).** Demographic characteristics of the copepod *Acanthocyclops americanus* (Sars, 1863) (Copepoda: Cyclopoida) fed mixed algal (*Scenedesmus acutus*) rotifer (*Brachionus havanaensis*) diet. *Hydrobiologia*, 666:59 – 69.
- Enríquez-García, C., Nandini, S. & Sarma, S. S. S. (2013).** Feeding behaviour of *Acanthocyclops americanus* (Marsh) (Copepoda: Cyclopoida), *Journal of Natural History*, 47:5-12, 853-862, DOI: 10.1080/00222933.2012.747637.
- Espinoza-Pérez, H. (2007).** Peces. En Lot, A. (ed.) Guía ilustrada de la Cantera Oriente. Caracterización ambiental e inventario biológico. Coordinación de la Investigación Científica. Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. UNAM. México. pp. 193 – 202.
- Esteves, F. A. (1988).** Considerações sobre aplicação da tipologia de lagos temperados a lagos tropicais. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 2: 3 – 28.
- Ger, K. A., Hansson, L. A. & Lurling, M. (2014).** Understanding cyanobacteria-zooplankton interactions in a more eutrophic world. *Freshwater Biology*, 59: 1783 – 1798.
- Ger, K. A., Pablo Urrutia-Cordero, P., Frost, P. C., Hansson, L. A., Sarnelle, O., Wilson, A. E. & Lurling, M. (2016).** The interaction between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world. *Harmful algae*, 54: 128 – 144.
- Glibert, P. (2017).** Eutrophication, harmful algae and biodiversity — Challenging paradigms in a world of complex nutrient changes. *Marine Pollution Bulletin*, 124: 591 – 606
- Gliwicz, Z. M. (1990a).** Why do cladocerans fail to control algal blooms? *Hydrobiology*, 200: 83 – 97.
- Gliwicz, Z. M. (1990b).** Food thresholds and body size in Cladocerans. *Nature*, 343: 638 – 640.
- Gómez-Márquez, J. L., Peña-Mendoza, B., Guzmán-Santiago, J. L. & Gallardo-Pineda, V. (2013).** Composición, abundancia del zooplancton y calidad de agua en un microreservorio en el estado de Morelos. *Hidrobiológica*, 23(2): 227 – 240.
- 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: 387 – 1397.
- González-Soriano, E. & Barba-Medina, H. C. P. (2007).** Libélulas. En Lot, A. (ed.) Guía ilustrada de la Cantera Oriente. Caracterización ambiental e inventario biológico. Coordinación de la

Investigación Científica. Secretaria Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. UNAM. México. pp. 133-160.

- Gophen, M. (2003).** Water quality management in Lake Kinneret (Israel): hydrological and food web perspectives. Residence time in lakes: Science, Management, Education. *Journal of Limnology*, 62 (Suppl. 1): 91 – 101
- Gulati, R. D. (1995).** Food-chain manipulation as a tool in management of small lakes in the Netherlands: The Lake Zwemlust example. *Guidelines of Lake Management*. 147 –161 p.
- Guzmán, T. O. (2012).** Efecto de los nutrientes sobre el crecimiento y composición de los rotíferos planctónicos del lago Tezozomoc, México, D.F. Tesis licenciatura. Universidad Nacional Autónoma De México. Facultad De Estudios Superiores Iztacala.. 67 p.
- Ha, J., Saneyoshi, M., Park, H., Toda, H., Kitano, S., Homma, T., Shiina, T., Moriyama, Y., Chang, K. & Hanazato, T. (2013).** Lake restoration by biomanipulation using piscivore and *Daphnia* stocking; results of the biomanipulation in Japan. *Limnology*, 14:19 – 30.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001).** PAST: Paleontological Software Package for education and data análisis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.
- Hammer, Ø. (2015).** PAST Paleontological Statistics. Version 3.11. Reference Manual. Natural History Museum, University of Oslo. 249 pp.
- Hansson, L. A., Annadotter, H., Bergman, E., Hamrin, S. F., Jeppesen, E. & Kairesalo, T. (1998).** Biomanipulation as an application of food-chain theory: Constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems*, 1:558 – 574.
- Hansson, L., Gustafsson, S., Rengefors, K. & Bomark, L (2007).** Cyanobacterial chemical warfare affects zooplankton community composition. *Freshwater Biology*, 52: 1290 – 1301.
- Hernández, M., Quiroz, A., Ramirez-Garcia, P. & Lot, A. (2007).** Paisaje Lacustre ecología de la Vegetación Acuática. En Lot, A. (ed.) Guía ilustrada de la Cantera Oriente. Caracterización ambiental e inventario biológico. Coordinación de la Investigación Científica. Secretaria Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. UNAM. México. pp. 45 – 59.
- Hosper, H. (1997).** Clearing lakes: an ecosystem approach to the restoration and management of shallow lakes in the Netherlands. Ministry of Transport. Public Works. and Water Management. Institute for Inland Water Management and Waste Water Treatment. Lelystad.
- Iglesias, C., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Lacerot, G., Clemente, J. M., Scasso, F., Kruk, C., Goyenola, G., García-Alonso, J., Amsinck, S. L., Paggi, J. C., De Paggi, S. J. & Jeppesen, E. (2011).** High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments. *Hydrobiology*, 667: 133 – 147.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., Lauridsen, T. & Landkildehus, F. (2000).** Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: Changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, 45:201 – 218.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J., Havens, K., Anneville, O., Carvalho, L., Coveney, M., Deneke, R., Dokulil, M. & Foy, B. (2005a).** Lake responses to reduced nutrient

loading—an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50:1747 – 1771.

- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Branco, C. C., Huszar, V. & Scasso, F. (2005b).** Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. En: Reddy, M.V. (ed.). *Restoration And Management Of Tropical Eutrophic Lakes*. CRC Press, E.U.A.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Jacobsen, B., Hansen, R., Søndergaard, M., Jensen, J., Lauridsen, T., Mazzeo, N. & Branco, C. (2007).** Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiology*, 581(1):269 – 285.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Davidson, T. A., Liu, Z., Mazzeo, N. & Meerhoff, M. (2012).** Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication: recent advances and future challenges. *Advances in Ecological Research*, 47: 41 – 49.
- Jiménez, J. C. (2007).** Diversidad y densidad de rotíferos Monogonontos en algunos canales del lago de Xochimilco. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma De México. Facultad De Estudios Superiores Iztacala. 80 p.
- Koste, W. (1978).** Rotatoria. Die rädertiere mitteleuropas. Ein bestimmungswerk begründet von Max Voigt. Bornträger. Stuttgart.
- Kratina, P., Greig, H. S., Thompson, P. L., Carvalho-Pereira, T. S. & Shurin, J. B. (2012).** Warming modifies trophic cascades and eutrophication in experimental freshwater communities. *Ecology*, 93:1421 – 1430.
- Krebs, J. R. (1989).** *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers, New York.
- Lacerot, G., Kruk, C., Lürling, M. & Scheffer, M. (2013).** The role of subtropical zooplankton as grazers of phytoplankton under different predation levels. *Freshwater Biology*, 58: 494 – 503.
- Lamparelli, M. (2004).** Graus de trofia em corpos d'água do estado de São Paulo: avaliação dos métodos de monitoramento. Tesis de Doctorado, Universidad de Sao Pablo.
- Lampert, W. & Sommer, U. (1997).** *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, New York. 382 p.
- Leflaive J. & Ten-Hage L. (2007).** Algal and cyanobacterial secondary metabolites in freshwaters: a comparison of allelopathic compounds and toxins. *Freshwater Biology*, 52: 199 – 214.
- Lewis, W. (1996).** *Tropical Lakes: How latitude make a difference. Perspectives in tropical limnology*. SPB academic publishing. pp. 43 – 64 p.
- Li, Y., Xie, P., Zhao, D., Zhu, T., Guo, L. & Zhang, J. (2016).** Eutrophication strengthens the response of zooplankton to temperature changes in a high-altitude lake. *Ecology and Evolution*, 6: 6690 – 6701.
- Liu, Z., Hu, J., Zhong, P., Zhang, X., Ning, J., Larsen, S. E., Chen, D., Gao, Y., He, H. & Jeppesen, E. (2018).** Successful restoration of a tropical shallow eutrophic lake: Strong bottom-up but weak top-down effects recorded. *Water Research*, 146: 88 – 97.

- Lot, A. (ed.) (2007).** Guía ilustrada de la Cantera Oriente: caracterización ambiental e Inventario Biológico. Coordinación de la Investigación Científica. Secretaria Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. UNAM. México. Universidad Nacional Autónoma de México. 253 p.
- Lugo-Vázquez, A., Sánchez-Rodríguez, M., Morlán-Mejía, J., Peralta-Soriano, L., Arellanes-Jiménez, E., Escobar-Oliva, M. & Oliva-Martínez, M. (2017).** Ciliates and trophic state: A study in five adjacent urban ponds in Mexico City. *Journal of Environmental Biology*, 38: 1161 – 1169.
- Maceda, R., Tavera R. & Novelo, E. (2017).** Ecología de cianoprocariontes epífitas que habitan ambientes lóticos de la Cantera Oriente, Ciudad de México. *Hidrobiológica*, 27 (3): 327 – 336.
- Matisoff, G. & Wang, X. (1998)** Solute transport in sediments by freshwater infaunal bioirrigators. *Limnology and Oceanography*, 43:1487 – 1499.
- Margalef, R. (1983).** *Limnología*. Ed. Omega. España. 1010 p.
- Meijer, M., De Boois, I., Scheffer, M., Portielje, R. & Houser, H. (1999).** Biomanipulation in shallow lakes in the Netherlands: an evaluation of 18 case studies. *Hydrobiology*, 409: 13 – 30.
- Mejía-Farfán, M. (2016).** Atlas ilustrado de las microalgas de los ambientes acuáticos de la Cantera Oriente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma De México. Facultad De Estudios Superiores Iztacala.76 p.
- Meneses, L. (1997).** Estructura de la comunidad de cladóceros en la Laguna Alay (Cochabamba, Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 3: 47 – 59.
- Mercado-Salas, N. F. & Álvarez-Silva, C. (2013).** A new Acanthocyclops Kiefer, 1927 (Ciclopoida: Cyclopinae) from an ecological reserve in Mexico City. *Journal of Natural History*, 47: 5 – 12.
- Monakov, A. B. (2003).** Feeding of freshwater invertebrates. Ghent, Belgium: Kenobi Productions. 173 – 198 pp.
- Moore, M. & Folt, C. (1993).** Zooplankton body size and community structure- effects of thermal and toxicant stress. *Trends in Ecological Evolution*, 8:178 – 183.
- Müller-Navarra, D. C., Brett, M. T., Liston, A. M. & Goldman, C. R. (2000).** A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers. *Nature*, 403, 74 – 77.
- Muñoz-Colmenares, M. E., Sarma, S.S.S. & Nandini, S. (2017).** Seasonal variations of rotifers from the high-altitude Llano reservoir (State of Mexico, Mexico). *Journal of Environmental Biology*, 38: 1171 – 1181.
- Nam, G. S., Lee, E. & Chang, K. H. (2016).** Application of an algal bloom control technique using large zooplankton predators in a eutrophic agricultural reservoir: a preliminary study. *Irrigation and Drainage*, 65: 230 – 238.
- Nandini, S., Ramírez-García, P. & Sarma, S.S.S. (2005).** Seasonal variations in the species diversity of planktonic rotifers in Lake Xochimilco. Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, 20 (2): 287 – 294.

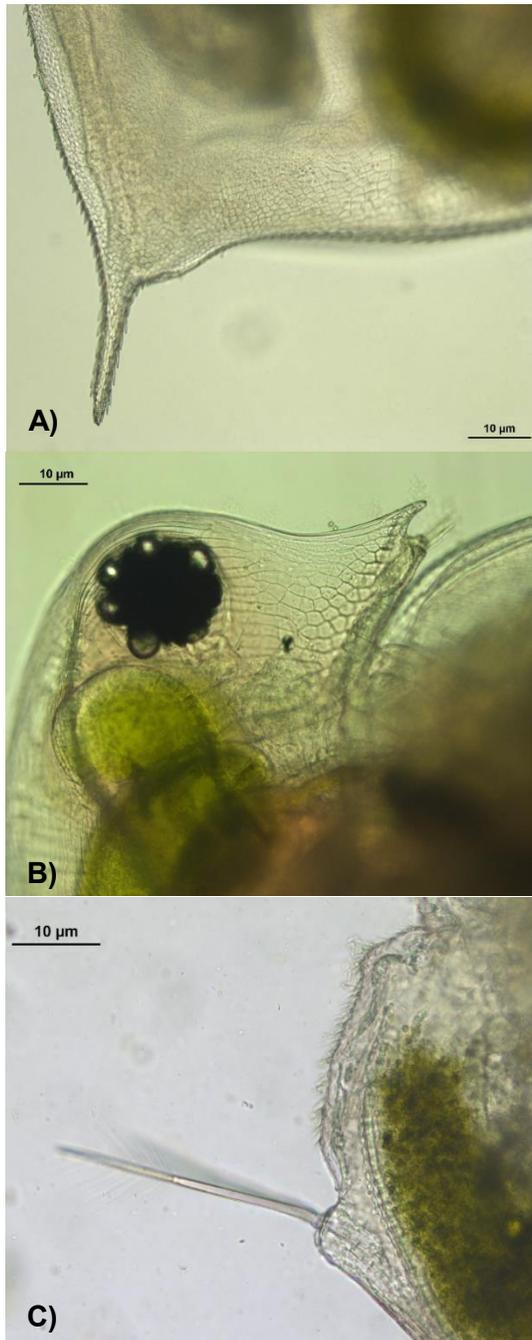
- Navarro, L. & Rejas, D. (2009).** Potencial de 4 especies nativas de zooplancton para la biomanipulación de lagunas eutróficas del valle de Cochabamba, Bolivia. *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental*, 25: 01-09.
- Novelo, E., Ponce, E., Ramírez, R. & Ramírez, M. (2007).** Algas. En: Lot, A. (ed.) *Guía ilustrada de la Cantera Oriente: caracterización ambiental e Inventario Biológico* Coordinación de la Investigación Científica. Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. UNAM. México. pp. 63 – 96.
- OECD (ORGANIZATION FOR ECONOMIC COOPERATION AND DEVELOPMENT) (1982).** *Eutrophication of water: monitoring, assessment, and control*. Paris. 154 p.
- Ofir, E., Heymas, J. J., Shapiro, J., Goren, M., Spanier, E. & Gal, G. (2017).** Predicting the impact of Lake Biomanipulation based on food-web modeling—Lake Kinneret as a case study. *Ecological Modelling*, 348 (2017): 14 – 24.
- Olin, M., Rask, M., Ruuhijarvi, J., Keskitalo, J., Horppila, J., Tallberg, P., Taponen, T., Lehtovaara, A. & Sammalkorpi, I. (2006).** Effects of biomanipulation on fish and plankton communities in ten eutrophic lakes of Southern Finland. *Hydrobiologia*, 560 (1): 434 – 434.
- Olszewski, P. & Sikorowa, A. (1973).** Drawing off of hypolimnion waters as a method for improving the quality of lake waters. *Symp. Eutrophierung und Gewässerschutz Reinhardbrunn DDR, Abstracts*: 136–141.
- Onandina, G., Dias, J. D. & Miracle, M. R. (2015).** Zooplankton grazing on natural algae and bacteria under hypertrophic conditions. *Limnetica*, 34 (2): 541 – 560.
- Ortiz-Pérez, M., Figueroa-Mah, E., Salazar-Enciso, M., Parada, G. & Castillo-Téllez, L. (2007).** *Unidades Ambientales*. En: Lot, A. (ed.) *Guía ilustrada de la Cantera Oriente. Caracterización ambiental e inventario biológico* Coordinación de la Investigación Científica. Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. UNAM. México. pp.15 – 44.
- Ponce-Márquez N. & León-Tejera, H. (2011).** *Listado Florístico de las Algas Presentes en la Cantera Oriente*. Optativa Ficología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Prepas, E. E., Murphy, T. P., Dinsmore, W. P., Burke, J. M., Chambers, P. A. & Reedyk, S. (1997).** Lake management based on lime application and hypolimnetic oxygenation: the experience in eutrophic hardwater lakes in Alberta. *Water Quality*, 32(2): 273 – 293.
- Rasconi, S., Winter, K. & Kaintz, M. (2016).** Temperature increase and fluctuation induce phytoplankton biodiversity loss – Evidence from a multi-seasonal mesocosm experiment. *Ecology and Evolution*, 7: 2936 – 2946
- Roldan, G. & Ramírez, J. (2008).** *Fundamentos de limnología neotropical*, 2<sup>da</sup> edición. Antioquia, Colombia. Editorial Universidad de Antioquia. 31 – 32 p.
- Ruttner-Kolisko, A. (1972).** Rotatoria. *Die Binnengewasser*. 26(3): 99 – 233.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E. & Bloomfield, J. (2000).** Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287:1770 – 1774.

- Salas, H. J. & Martino, P. (2001).** Metodologías simplificadas para evaluación de eutrofización en lagos cálidos tropicales. Relatorio CEPIS. 60 p.
- Santiago, 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. Universidad Nacional Autónoma De México. Facultad De Estudios Superiores Iztacala. 67 p.
- Santiago, M., Lugo-Vázquez, A. & Sánchez-Rodríguez, M (2016).** Catalogo ilustrado de zooplancton de los cuerpos de la cantera oriente, REPSA. D.F. Universidad Nacional Autónoma De México. Facultad De Estudios Superiores Iztacala. 53 p.
- Sarnelle, O. (2007).** Initial conditions mediate the interaction between *Daphnia* and bloom-forming cyanobacteria. *Limnology and Oceanography*, 52: 2120-2127.
- SEREPSA (Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel) (2017).** Portal oficial de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel. Coordinación de la Investigación Científica. UNAM. Ciudad Universitaria. México. D.F. Fecha de creación: 4-sep-2013. Disponible en Internet: <http://www.repsa.unam.mx>. Fecha de acceso: 16-11 – 2017.
- Shapiro, J., Lamarra, V. & Lynch, M. (1975).** Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. Fox JL. editors. Proceedings of a symposium on water quality management through biological control. Gainesville: University of Florida. 85 – 96 p.
- Shapiro, J. & Wright, D. (1984).** Lake Restoration by Biomanipulation – Round Lake. Minnesota, the 1st 2 Years. *Freshwater Biology*, 14: 371 – 383.
- Shapiro, J. (1990).** Biomanipulation: the next phase- making it stable. *Hydrobiology*, 200: 13 – 27.
- Silveira, de Moraes Lima R., Ribeiro de Paiva, Leide Laura Almeida & Carvalho Camargo, J. (2010).** Top-down control in a tropical shallow lake of Northern Pantanal, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(4): 455-465.
- Søndergaard, M., Jensen, J. & Jeppesen, E. (2003).** Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiology*, 506:135 – 145.
- Ter Heerdt, G. & Hootsmans, M. (2007).** Why biomanipulation can be effective in peaty lakes. *Hydrobiologia*, 584(1):305 – 316.
- Triest, L., Stiers, I. & Van Onsem, S. (2016).** Biomanipulation as a nature-based solution to reduce cyanobacterial blooms. *Aquatic Ecology*, 50:461 – 483.
- Urrutia-Cordero, P., Agha, R., Cires, S., Angeles-Lezcano, M., Sanchez-Contreras, M., Waara, K. O., Utkilen, H. & Quesada, A. (2013).** Effects of harmful cyanobacteria on the freshwater pathogenic free-living amoeba *Acanthamoeba bacastellanii*. *Aquatic Toxicology*, 130: 9 – 17.
- Urrutia-Cordero, P., Ekvall, M. & Hansson, L.-A. (2015).** Responses of cyanobacteria to herbivorous zooplankton across predator regimes: who mows the bloom?. *Freshwater Biology*, 60: 960 – 972.
- Urrutia-Cordero, P., Ekvall, M. & Hansson, L. (2016).** Controlling Harmful Cyanobacteria: Taxa Specific Responses of Cyanobacteria to Grazing by Large-Bodied *Daphnia* in a Biomanipulation Scenario. *Plos One* 11 (4): e0153032.

- U.S. (UNITED STATES OF AMERICA) (1996).** The national water quality inventory: Report to congress – executive summary. <http://www.epa.gov/owow/305b/96report/> Acceso 07/02/2019.
- Valderrama, J. (1981).** The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorous in natural waters. *Marine Chemistry*, 10: 109 – 122.
- Van Colen, W., Portillab, K., Oñab, T., Wyseurec, G., Goethalsd, P., Velardeb, E. & Muylaerta, K. (2017).** Limnology of the neotropical high elevation shallow lake Yahuarcocha (Ecuador) and challenges for managing eutrophication using biomanipulation. *Limnology*, 67: 37 – 44.
- Vanni, M. J., Duncan, J. M., González, M. J. & Horgan, M. J. (2009).** Competition Among Aquatic Organisms. En: *Biological Integration* (Ed.). Miami University. 395 - 404 p.
- Wang, L., He, F., Sun, J., Hu, Y., Huang, T., Zhang, Y. & Zenbing, W. (2017).** Effects of three biological control approaches and their combination on the restoration of eutrophicated waterbodies. *Limnology*, 18:3 01–313.
- Wang, L., Sun, J., Zheng, W., Huang, T., Zhang, Y., Wu, Z. & He, F. (2018).** Effects of a Combined Biological Restoration Technology on Nitrogen and Phosphorus Removal from Eutrophic Water. *Polish Journal of Environmental Studies*, 27(5): 2293 – 2301.
- Wetzel, R. G. & Likens, G. E. (2000).** Composition and Biomass of Phytoplankton. *Limnological Analyses*, 3rd Edition, Springer, New York, 147 - 154 p.
- Wetzel, R. (2001).** *Limnology. Lake and River Ecosystem*. 3<sup>ra</sup>. Ed. Academic Press. Nueva York.
- Wilson, A. E., Sarnelle, O. & Tillmanns, A. R. (2006).** Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: Meta-analyses of laboratory experiments. *Limnology and Oceanography*, 51:1915 – 1924.
- Zambrano, L., Perrow, M., Aguirre-Hidalgo, V. & Macías-García, C. (1999).** Impact of Introduced Carp (*Cyprinus carpio*) in Subtropical Shallow Ponds in Central Mexico. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 6: 281 – 288.
- Zhang, S., Zhou, Q., Xu, D., Lin, X., Chen, S. & Wu, Z. (2010).** Effects of sediment dredging on water quality and zooplankton structure community in a shallow eutrophic lake. *Journal of Environmental Sciences*, 22: 218 – 224.

## ANEXOS

**Anexo 1.** Características morfológicas de *D. obtusa* que corresponde a la clave de Elías-Gutiérrez *et al.* (2008).  
A) Espina del caparazón – B) Ocelo presente – C) serie de setas largas, plumosas u originadas submarginalmente hacia la parte media de la región ventral de las valvas.



**Anexo 2.** Valores estadísticos para las variables físico-químicas durante el primer experimento. A) Análisis PERMANOVA de una vía – B) Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2

A)

PERMANOVA	
Permutation N:	9999
Total sum of squares:	1,15E <sup>+05</sup>
Within-group sum of squares:	5,60E <sup>+04</sup>
F:	3,96
p (same):	0,0001

B)

	NM1	NM2	NC	CM1	CM2	CC	SM1	SM2	SC
NM1		0,9488	0,7129	0,5518	0,3859	0,1248	0,0079	0,0084	0,0514
NM2	0,9488		0,0745	0,1957	0,0824	0,0158	0,0071	0,0094	0,0184
NC	0,7129	0,0745		0,7982	0,3912	0,1006	0,019	0,0178	0,0977
CM1	0,5518	0,1957	0,7982		0,9925	0,3334	0,0086	0,0091	0,1058
CM2	0,3859	0,0824	0,3912	0,9925		0,2508	0,0067	0,0083	0,0186
CC	0,1248	0,0158	0,1006	0,3334	0,2508		0,0178	0,0181	0,2983
SM1	0,0079	0,0071	0,019	0,0086	0,0067	0,0178		0,7771	0,0386
SM2	0,0084	0,0094	0,0178	0,0091	0,0083	0,0181	0,7771		0,018
SC	0,0514	0,0184	0,0977	0,1058	0,0186	0,2983	0,0386	0,018	

**Anexo 3.** Valores estadísticos PERMANOVA de una vía para las variables físico-químicas durante el segundo experimento. A) Análisis. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2.

PERMANOVA	
Permutation N:	9999
Total sum of squares:	4,14E <sup>+05</sup>
Within-group sum of squares:	2,99E <sup>+05</sup>
F:	1,31
p (same):	0,1795

**Anexo 4.** Valores estadísticos para las densidades de *D. obtusa* durante las 5 semanas del primer experimento.  
 A) Kruskal-Wallis – B) Análisis post-hoc de Tukey.

A)

KRUSKAL-WALLIS TEST FOR EQUAL MEDIANS	
H (chi2):	19,77
Hc (tie corrected):	20,03
p (same):	0,0005

*No hay una diferencia significativa entre las medias de las muestras.*

B)

	1ra	2da	3ra	4ta	5ta
1ra		0,1169	0,009124	0,002528	2,77E-05
2da	0,1169		0,2985	0,1464	0,008693
3ra	0,009124	0,2985		0,6799	0,1131
4ta	0,002528	0,1464	0,6799		0,2413
5ta	2,77E-05	0,008693	0,1131	0,2413	

**Anexo 5.** Valores estadísticos de Kruskal-Wallis con las densidades de *D. obtusa* durante el primer experimento entre cada par de mesocosmos.

KRUSKAL-WALLIS TEST FOR EQUAL MEDIANS	
H (chi2):	3,124
Hc (tie corrected):	3,165
p (same):	0,675

*No hay una diferencia significativa entre las medias de las muestras.*

**Anexo 6.** Valores estadísticos de Kruskal-Wallis con las densidades de *D. obtusa* durante las 4 semanas del segundo experimento.

KRUSKAL-WALLIS TEST FOR EQUAL MEDIANS	
H (chi2):	7,41
Hc (tie corrected):	7,54
p (same):	0,18

*No hay una diferencia significativa entre las medias de las muestras.*

**Anexo 7.** Valores estadísticos de Kruskal-Wallis con las densidades de *D. obtusa* durante el segundo experimento entre cada par de mesocosmos.

KRUSKAL-WALLIS TEST FOR EQUAL MEDIANS	
H (chi2):	0,2217
Hc (tie corrected):	0,22
p (same):	0,97

*No hay una diferencia significativa entre las medias de las muestras.*

**Anexo 8.** Valores estadísticos para las densidades de rotíferos durante el primer experimento. A) Análisis ANOSIM de una vía – B: Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2.

A)

ANOSIM	
Permutation N:	9999
Mean rank within:	217,5
Mean rank between:	218,1
R:	0,003
p (same):	0,441

B)

	NM1	NM2	CM1	CM2	SM1	SM2
NM1		0,5766	0,5396	0,1497	0,0241	0,0157
NM2	0,5766		1	0,741	0,4419	0,4492
CM1	0,5396	1		0,9451	0,6137	0,8
CM2	0,1497	0,741	0,9451		0,4615	0,2701
SM1	0,0241	0,4419	0,6137	0,4615		0,8512
SM2	0,0157	0,4492	0,8	0,2701	0,8512	

**Anexo 9.** Valores estadísticos para las densidades de rotíferos durante el segundo experimento. A) Análisis ANOSIM de una vía – B: Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2.

A)

ANOSIM	
Permutation N:	9999
Mean rank within:	148,8
Mean rank between:	136,9
R:	-0,086
p (same):	0,860

B)

	NM1	NM2	CM1	CM2	SM1	SM2
NM1		0,5167	0,2253	0,2566	0,7117	0,5732
NM2	0,5167		0,8319	0,4941	0,9123	0,8266
CM1	0,2253	0,8319		0,7752	0,6282	0,9394
CM2	0,2566	0,4941	0,7752		0,3404	0,8825
SM1	0,7117	0,9123	0,6282	0,3404		0,9696
SM2	0,5732	0,8266	0,9394	0,8825	0,9696	

**Anexo 10.** Valores estadísticos del análisis ANOSIM de una vía para las densidades de copépodos durante el primer experimento. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2.

ANOSIM	
Permutation N:	9999
Mean rank within:	212,5
Mean rank between:	218,9
R:	0,029
p (same):	0,284

**Anexo 11.** Valores estadísticos del análisis ANOSIM de una vía para las densidades de copépodos durante el segundo experimento. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2.

ANOSIM	
Permutation N:	9999
Mean rank within:	149,8
Mean rank between:	136,8
R:	-0,094
p (same):	0,854

**Anexo 12.** Valores estadísticos para las densidades de cladóceros durante el primer experimento. A) Análisis ANOSIM de una vía – B) Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2.

A)

ANOSIM	
Permutation N:	9999
Mean rank within:	189,6
Mean rank between:	222,5
R:	0,151
p (same):	0,011

B)

	NM1	NM2	CM1	CM2	SM1	SM2
NM1		0,5544	0,5335	0,7474	0,0225	0,0226
NM2	0,5544		0,1021	0,8055	0,0348	0,0422
CM1	0,5335	0,1021		0,2666	0,0095	0,0085
CM2	0,7474	0,8055	0,2666		0,0073	0,0154
SM1	0,0225	0,0348	0,0095	0,0073		0,6597
SM2	0,0226	0,0422	0,0085	0,0154	0,6597	

**Anexo 13.** Valores estadísticos para las densidades de cladóceros durante el segundo experimento. A) Análisis ANOSIM de una vía – B: Análisis post-hoc de Tukey. N: Norte, C: Centro, S: Sur, M1: mesocosmos 1, M2: mesocosmos 2.

A)

ANOSIM	
Permutation N:	9999
Mean rank within:	113,9
Mean rank between:	142,2
R:	0,205
p (same):	0,013

B)

	NM1	NM2	CM1	CM2	SM1	SM2
NM1		0,3664	0,0871	0,4888	0,0281	0,0576
NM2	0,3664		0,5758	0,7106	0,0573	0,332
CM1	0,0871	0,5758		0,8616	0,0293	0,0298
CM2	0,4888	0,7106	0,8616		0,0524	0,0574
SM1	0,0281	0,0573	0,0293	0,0524		0,7118
SM2	0,0576	0,332	0,0298	0,0574	0,7118	