



Caracterización morfológica y ecológica de la especie invasora *Daphnia lumholtzi* (Crustacea: Cladocera) en un embalse tropical en el sur de México

Morphological and ecological characterization of the invasive species *Daphnia lumholtzi* (Crustacea: Cladocera) in a tropical reservoir in southern Mexico

Carlos Alberto Sandoval-Navarrete^{1,2}, Sinuhé Hernández Márquez²,
María Luisa Núñez-Resendiz³, Alma Socorro Sobrino-Figueroa⁴,
Montserrat Murrieta Alarcón^{1,2}, Nelly María López-Ortiz⁵,
Laura Margarita Márquez-Valdelamar⁵,
María Eugenia Zamudio-Resendiz^{2*}

¹ Maestría en Biología Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, 09310, México.

² Laboratorio de Fitoplancton Marino y Salobre, Área de Ficología Comparada, Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, 09310, México.

³ Laboratorio de Macroalgas Marinas y Salobres, Área de Ficología Comparada, Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, 09310, México.

⁴ Laboratorio Alejandro Villalobos, Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, 09310, México.

⁵ Laboratorio de Secuenciación Genómica, LaNaBio, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, México.

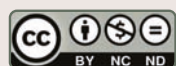
* Autor de correspondencia: <maruzare@xanum.uam.mx>, <maruzare@gmail.com>

Resumen

Las invasiones biológicas de zooplancton dulceacuícola aumentan en regiones tropicales. Se evaluó la presencia, morfología, ecología y distribución potencial de *Daphnia lumholtzi* en el embalse Ángel Albino Corzo "Peñitas". Se muestrearon seis sitios en época seca (2022–2024), registrando temperatura, conductividad, oxígeno disuelto, pH, transparencia y clorofila-a; el zooplancton se recolectó con red de 100 μm .

► Ref. bibliográfica: Sandoval-Navarrete, C. A.; Hernández Márquez, S.; Núñez-Resendiz, M. L.; Sobrino-Figueroa, A. S.; Murrieta Alarcón, M.; López-Ortiz, N. M.; Márquez-Valdelamar, L. M.; Zamudio-Resendiz, M. E. 2026. "Caracterización morfológica y ecológica de la especie invasora *Daphnia lumholtzi* (Crustacea: Cladocera) en un embalse tropical en el sur de México". *Acta Zoológica Lilloana* 70 (1): 347-372. DOI: <https://doi.org/10.30550/j.azl/2370>

► Recibido: 4 de marzo 2026 – Aceptado: 23 de abril 2026.



► URL de la revista: <http://actazoolologica.lillo.org.ar>

► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

Se realizó morfometría (210 organismos por temporada), cartografía fisicoquímica y análisis ecológicos (Kruskal–Wallis, Olmstead–Tukey, Spearman). La distribución potencial se modeló con MaxEnt.

Los parámetros fisicoquímicos no difirieron entre años. La comunidad de cladóceros incluyó nueve especies; *D. lumholtzi* fue dominante y codominó con *Ceriodaphnia lacustris* y *Diaphanosoma fluviatile*. Su abundancia se asoció positivamente con temperatura ($r = 0.69$; $p = 0.011$) y clorofila-a ($r = 0.55$; $p = 0.007$), mientras *C. lacustris* mostró relación inversa con la temperatura ($r = -0.48$; $p = 0.021$) y con la abundancia de *D. lumholtzi* ($r = -0.92$; $p = 0.001$). Los ejemplares presentaron espinas cefálica y caudal desarrolladas, postabdomen bilobulado y tres procesos postabdominales. MaxEnt mostró desempeño excelente (AUC ≈ 0.99) e identificó la temperatura superficial ($\sim 84\%$) y la clorofila-a ($\sim 8\%$) como predictores principales, con probabilidades > 0.7 en zonas lénticas y tramos interpresas.

Se concluye que un régimen térmico-trófico favorable y la plasticidad fenotípica sostienen su dominancia local. La acuicultura en jaulas emerge como vector probable del éxito de la invasión. Se recomienda monitoreo estacional y protocolos de bioseguridad para mitigar riesgos sobre el zooplancton nativo y la ictiofauna de interés comercial o bajo protección especial.

Palabras clave: Especie no nativa, plasticidad fenotípica, zooplancton, régimen térmico-trófico, dispersión antrópica.

Abstract

Biological invasions of freshwater zooplankton are increasing in tropical regions. The presence, morphology, ecology, and potential distribution of *Daphnia lumholtzi* were evaluated in the Ángel Albino Corzo “Peñitas” reservoir. Six sites were sampled during dry seasons (2022–2024), recording temperature, conductivity, dissolved oxygen, pH, transparency, and chlorophyll-a; zooplankton was collected with a 100 μm net. Morphometrics (210 organisms per season), physicochemical mapping, and ecological analyses (Kruskal–Wallis, Olmstead–Tukey, Spearman) were conducted. Potential distribution was modeled using MaxEnt.

Physicochemical parameters did not differ among years. The cladoceran community comprised nine species; *D. lumholtzi* was dominant and codominant with *Ceriodaphnia lacustris* and *Diaphanosoma fluviatile*. Its abundance was positively associated with temperature ($r = 0.69$; $p = 0.011$) and chlorophyll-a ($r = 0.55$; $p = 0.007$), whereas *C. lacustris* showed negative relationships with temperature ($r = -0.48$; $p = 0.021$) and with *D. lumholtzi* ($r = -0.92$; $p = 0.001$). Specimens exhibited well-developed cephalic and caudal spines, a bilobed postabdomen, and three postabdominal processes. MaxEnt showed excellent performance (AUC ≈ 0.99), identifying surface temperature ($\sim 84\%$) and chlorophyll-a ($\sim 8\%$) as main predictors, with probabilities > 0.7 in lentic zones and inter-dam sections.

A favorable thermal–trophic regime and phenotypic plasticity likely sustain its local dominance. Cage aquaculture emerges as a probable introduction vector. Seasonal monitoring and biosecurity protocols are recommended to mitigate risks to native zooplankton and commercially important or protected fish fauna.

Keywords: Non-native species, phenotypic plasticity, zooplankton, thermal–trophic regime, anthropogenic dispersal.

INTRODUCCIÓN

Las especies invasoras se encuentran entre las principales amenazas para la biodiversidad acuática a nivel mundial, a menudo vinculadas a importantes alteraciones ecológicas que incluyen disminución o desplazamiento de especies nativas, modificaciones en la dinámica trófica y cambios en la calidad del hábitat (Aguirre-Muñoz y Mendoza-Alfaro, 2009; Pyšek y Richardson, 2010). Entre los invasores acuáticos, los cladóceros, en particular especies de *Daphnia* O.F. Müller, han mostrado notable capacidad para adaptarse y propagarse más allá de sus áreas nativas (Havel y Hebert, 1993).

Daphnia lumholtzi, descrita originalmente por Sars (1885), a partir de material de Australia, ha emergido como invasora en diversas regiones. Sus rasgos biológicos y morfológicos favorecen la dispersión y el establecimiento en hábitats nuevos (Benzie, 1988; Havel et al., 2000). La especie fue introducida de forma no intencional en Norteamérica en la década de 1990, probablemente mediante la importación de peces exóticos (Havel y Hebert, 1993). Desde entonces, *D. lumholtzi*, colonizó rápidamente numerosos cuerpos de agua en Estados Unidos y, posteriormente, otras partes de América, incluyendo Brasil (Zanata, et al., 2003; Simões, et al., 2009), Argentina (Kotov y Taylor, 2014) y México (Elías-Gutiérrez, et al., 2008a; Silva-Briano, et al., 2010).

En México, los primeros registros aparecieron en la primera década del 2000, inicialmente restringidos a embalses del norte en Sonora y Sinaloa (Elías-Gutiérrez et al., 2008b; Silva-Briano et al., 2010). Su detección reciente en el embalse Ángel Albino Corzo “Peñitas” (Chiapas), amplía su distribución conocida y plantea interrogantes sobre las rutas de dispersión y los impactos ecológicos en regiones tropicales del sureste mexicano.

El éxito de invasión de *D. lumholtzi* se atribuye en gran medida a su alta plasticidad morfológica y ecológica, permitiéndole tolerar una amplia variación ambiental a diferentes niveles de temperatura, nutrientes y depredación (Engel y Tollrian, 2009; Engel, Tollrian y Straile, 2012; Engel, Tollrian y Gabriel, 2014). Estos rasgos facilitan su rápida expansión y establecimiento, aumentando el potencial de afectar a las comunidades acuáticas nativas.

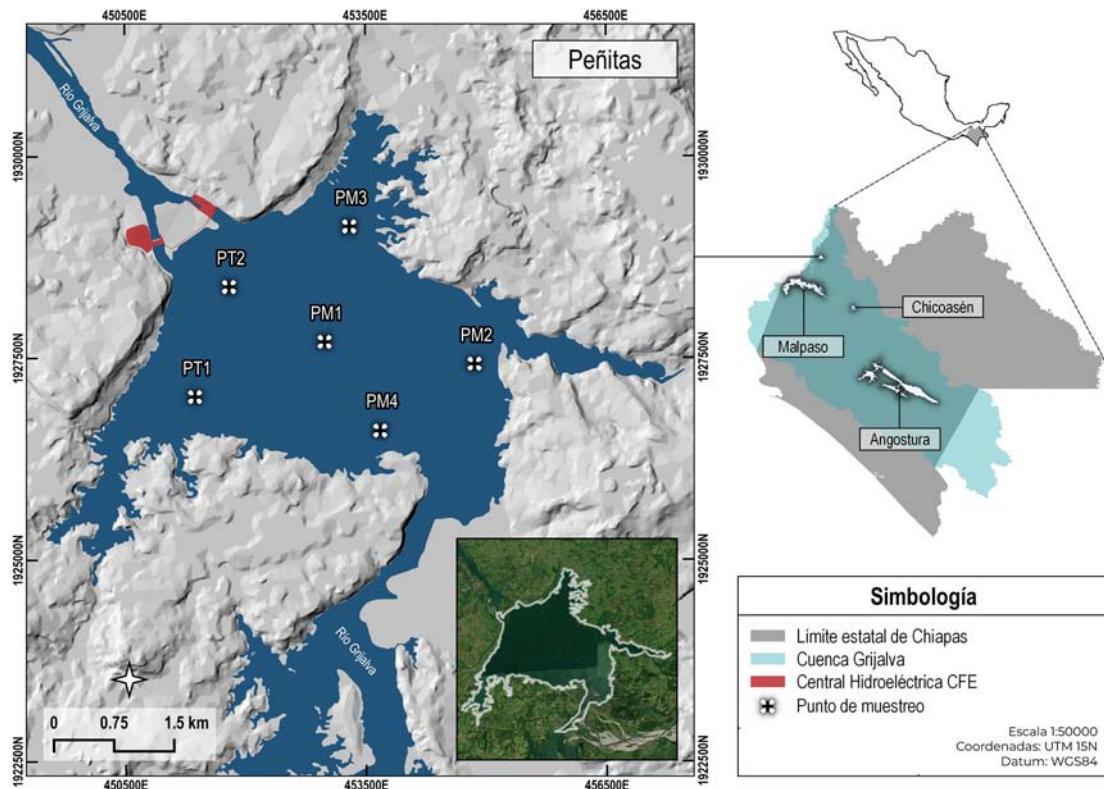


Figura 1. Ubicación del embalse Ángel Albino Corzo “Peñitas” en la cuenca del Grijalva (Chiapas, México) y puntos de muestreo.

Figure 1. Location of the Ángel Albino Corzo “Peñitas” reservoir in the Grijalva basin (Chiapas, México) and sampling points.

Este estudio proporciona una evaluación integral de la morfología, la ecología y la distribución potencial de *D. lumholtzi* en el embalse “Peñitas” (Chiapas). La información generada contribuye a conocer distintos aspectos de esta invasión y respalda el desarrollo de estrategias de manejo y conservación para ecosistemas de agua dulce impactados en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el embalse Ángel Albino Corzo “Peñitas”, Chiapas, México ($17^{\circ}26'6.88''N$, $93^{\circ}26'36.19''O$), una de las principales infraestructuras hidroeléctricas ubicado en el curso bajo de la cuenca del río Grijalva. La región presenta un clima cálido subhúmedo con temperatura media anual de $27^{\circ}C$ y precipitación anual de 3,000 mm a 85 m. s. n. m (CONAGUA, SMN, 2014). Se establecieron seis puntos de muestreo distribuidos a lo largo del embalse, representando un gradiente litoral-pelágico con condiciones limnológicas contrastantes (Figura 1).

Muestreo y análisis fisicoquímicos

Las campañas de campo se realizaron durante la temporada seca de los años 2022, 2023 y 2024. Con una sonda multiparamétrica Hydrolab Series 5, se midieron los parámetros de temperatura, conductividad eléctrica, oxígeno disuelto y pH. La profundidad del agua se registró con una sonda Hondex y la transparencia se estimó con disco de Secchi. Para la clorofila-a, se recolectó 1 L de agua superficial en botellas ámbar, se filtraron en laboratorio y se analizaron espectrofotométricamente con base en Lorenzen (1967). Por las condiciones limnológicas del embalse durante la temporada de lluvias, caracterizadas por una elevada carga de sólidos suspendidos totales (SST), se excluyó dicha temporada del análisis.

Recolección y procesamiento del zooplancton

El zooplancton se recolectó mediante arrastres oblicuos durante 10 minutos a ~50 cm de profundidad utilizando una red cónica de 100 μm de malla, acoplada con un flujómetro General Oceanics. Las muestras se preservaron en formaldehído al 4% amortiguado con solución saturada de borato de sodio con un pH 8 (Sánchez-Rueda y Ponce-Márquez, 1996). En laboratorio, los conteos se realizaron con un microscopio estereoscópico Leica EZ4 y la identificación taxonómica con un microscopio de campo claro Velab VE-B5, utilizando literatura especializada en cladóceros (Brooks, 1959; Elías-Gutiérrez et al., 2008b; Bledzki, 2023).

Análisis morfométrico

Se analizaron 210 ejemplares adultos de *Daphnia lumholtzi*, seleccionados al azar a lo largo de todas las temporadas y sitios de muestreo. Las mediciones siguieron los criterios de Swaffar y O'Brien (1996) y Peterson et al. (2005), e incluyeron longitud total, longitud corporal, longitudes de las espinas cefálica y caudal, así como el ancho del caparazón. Como caracterización adicional, se empleó microscopia electrónica de barrido (MEB); los ejemplares se fijaron en glutaraldehído al 4%, se posfijaron en tetraóxido de osmio al 1%, se deshidrataron en gradientes de etanol (55, 65, 75, 80, 85, 90, 95, 99 y 100 %), se secaron con Hexametildisilazano y se recubrieron con oro. Finalmente, las muestras fueron examinadas con un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-7600F.

Análisis geoespacial

Se generó cartografía de interpolación espacial por distancia inversa ponderada (IDW) en QGIS 3.40 (QGIS Development Team, 2024) para visualizar las distribuciones superficiales (epilimnion) de los parámetros fisicoquímicos.

Análisis ecológico y estadístico

La estructura de la comunidad de cladóceros se evaluó con el diagrama de Olmstead-Tukey, según su abundancia (Log abundancia) y la frecuencia relativa de ocurrencia (%), clasificando los taxones como dominantes, frecuentes, comunes y raros. Las abundancias se correlacionaron entre ellas y con las variables ambientales mediante correlación de Spearman ($p = 0.05$). Las diferencias interanuales se probaron con una prueba Kruskal–Wallis ($p = 0.05$). Los análisis estadísticos se realizaron con NCSS (NCSS, 2020) y RStudio 2024.12.1-563 (Posit Team, 2024) con los paquetes ggplot2, dplyr, tidyr, scales y ggrepel.

Modelación de distribución potencial

El área de estudio se limitó a los principales sistemas lénticos de la cuenca del Grijalva Nezahualcóyotl, “Malpaso” y Manuel Moreno Torres “Chicoasén” (Figura 1). El embalse Belisario Domínguez “La Angostura”, se excluyó por insuficiencia de insumos satelitales confiables durante el periodo de muestreo. La selección de los sitios de muestreo respondió con base en la afinidad de la especie por ambientes lénticos, su capacidad de almacenamiento del embalse, importancia ecológica, comercial y en la conservación de ictiofauna endémica. La selección de variables se orientó por su afinidad ecológica con base en literatura (Lennon, et al., 2001; Pattinson et al., 2003; Fey et al., 2012; Chakir et al. 2020) así como las mediciones *in situ* y de laboratorio, priorizando aquellas que mostraron correlación con la abundancia de *Daphnia lumholtzi*.

Las capas ambientales se derivaron de imágenes Landsat-8 cercanas a las fechas de muestreo con 30 m de resolución, aplicando correcciones radiométricas y atmosféricas. Se estimaron los parámetros de temperatura superficial, oxígeno disuelto y pH mediante los modelos de detección según Perdomo-Vanegas (2015) y la clorofila-a de acuerdo con El-Magd y Ali (2010). La validación de los modelos se realizó por medio de regresión lineal contra los datos *in situ*/laboratorio ($r \geq 0.70$; $p = 0.05$). Se excluyó a la conductividad eléctrica por la ausencia de un modelo satelital fiable.

Dado que los parámetros fisicoquímicos no mostraron diferencias significativas entre temporadas ($p = 0.05$), y las métricas satelitales fueron concordantes con los datos de campo, se integraron las presencias de los años

de cada muestreo (2022-2024) en un único archivo de ocurrencias y un solo stack de predictores para modelar una cartografía final. Esta integración es válida cuando se salvaguarda la coherencia temporal de predictores (Merow, Smith y Silander, 2013).

El modelo se ejecutó en MaxEnt 3.4.1 (Phillips et al., 2006), siguiendo a Ibarra-Montoya et al. (2010); 75% de entrenamiento, 25% de prueba, umbral de convergencia 0.00001, máximo de 1,000 iteraciones, réplicas de validación cruzada, la cartografía final se seleccionó por error de omisión de < 10%. El desempeño se evaluó con Área Bajo la Curva (AUC) y la importancia de variables mediante la prueba Jackknife (Araújo y Guisan, 2006). Las curvas de respuesta identificaron los umbrales ambientales que favorecen la ocurrencia. Dado el tipo de distribución en parches que presenta la especie, se utilizó la salida logística (probabilidad 0-1) (ArcGIS, 2024).

RESULTADOS

Con base en el análisis de Kruskal–Wallis, los parámetros fisicoquímicos no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las temporadas secas 2022-2024 ($p \geq 0.05$). La temperatura osciló entre los 25.3 -29.1°C (media de 27.1°C). La transparencia de Secchi varió de 0.3-0.7 m, indicando una turbidez moderada. La conductividad eléctrica fue de 222-334 $\mu\text{S cm}^{-1}$, el oxígeno disuelto de 4.5–6.8 mg L^{-1} y el pH de 7.2-8.1. La clorofila-a fue de 0.8-1.6 $\mu\text{g L}^{-1}$. La distribución espacial superficial de los parámetros fisicoquímicos se resume en la Figura 2.

La comunidad de cladóceros se conformó por nueve especies (Figura 3), pertenecientes a los órdenes Anomopoda y Ctenopoda, distribuidas en seis familias y ocho géneros (Tabla 1). Durante los muestreos, se observó a *D. lumholtzi* como el taxón dominante del embalse acompañado de la co-dominancia de *C. lacustris* y *D. fluviatile* según el diagrama Olmstead-Tukey (Figura 4).

Por su parte, el análisis de correlación de Spearman (Figura 5), mostró correlaciones positivas moderadas a fuertes y estadísticamente significativas entre la abundancia de *D. lumholtzi* y la temperatura ($r = 0.69$; $p = 0.011$) y la clorofila-a ($r = 0.55$; $p = 0.007$) (Figura 5A). Asimismo, *C. lacustris* mostró correlaciones moderadas a fuertes con la temperatura ($r = -0.48$; $p = 0.044$) (Figura 5A) y la abundancia de *D. lumholtzi* ($r = -0.92$; $p = 0.000$) (Figura 5B). El resto de las correlaciones no mostraron valores de p significativos.

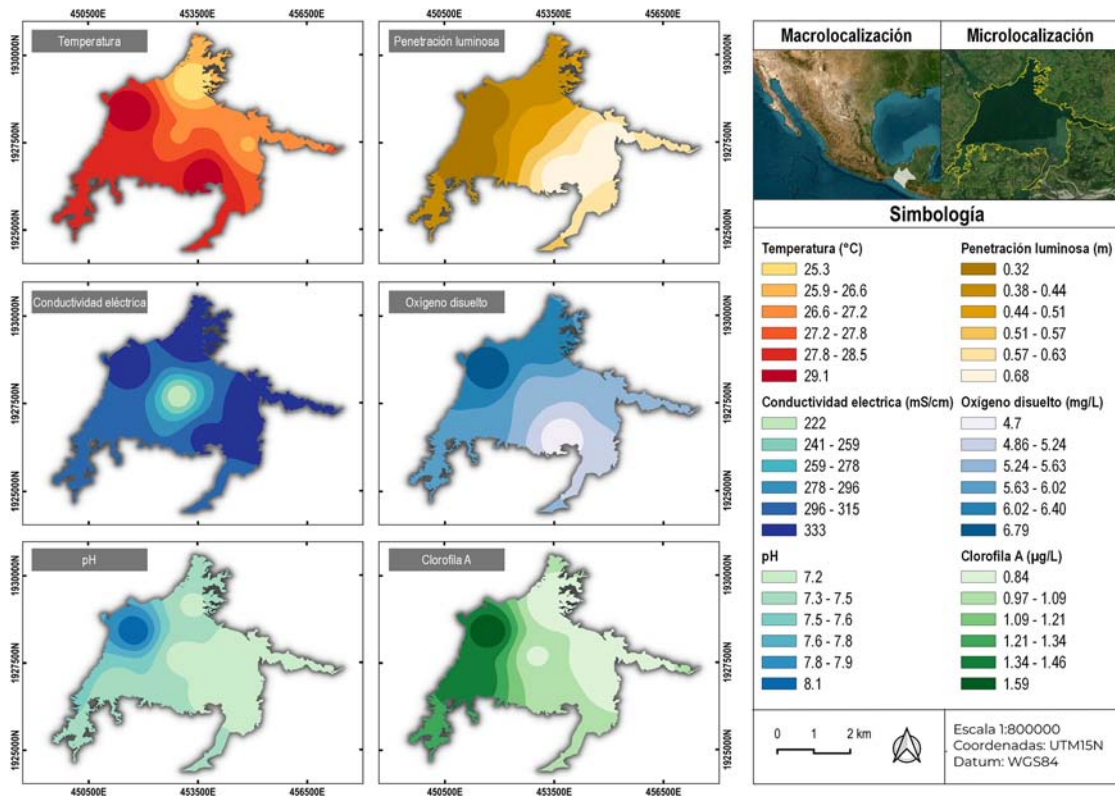


Figura 2. Estimación geostatística de parámetros fisicoquímicos en el epilimnion del embalse Peñitas durante la temporada seca (promedio de los años 2022-2024).

Figure 2. Geostatistical estimation of physicochemical parameters in the epilimnion of the Peñitas reservoir during the dry season (average of the years 2022-2024).

Tabla 1. Listado taxonómico de la comunidad de cladóceros presente en el embalse Peñitas durante la temporada seca de los años 2022 a 2024.

Table 1. Taxonomic list of the cladoceran community present in the Peñitas reservoir during the dry season from 2022 to 2024.

Clase	Orden	Familia	Género	Especie
Branchiopoda	Anomopoda	Chydoridae	<i>Camptocercus</i>	<i>Camptocercus dadayi</i> Stingelin
		Bosminidae	<i>Bosmina</i>	<i>Bosmina longirostris</i> (O.F.Müller)
		Daphniidae	<i>Ceriodaphnia</i>	<i>Ceriodaphnia lacustris</i> Birge
			<i>Daphnia</i>	<i>Daphnia lumholtzi</i> G. O. Sars
			<i>Daphnia</i>	<i>Daphnia parvula</i> Fordyce
			<i>Simocephalus</i>	<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch)
		Macrothricidae	<i>Macrothrix</i>	<i>Macrothrix</i> sp.
		Moinidae	<i>Moina</i>	<i>Moina cf. micrura</i> Kurz
Ctenopoda	Sididae	<i>Diaphanosoma</i>	<i>Diaphanosoma fluviatile</i> Hansen	

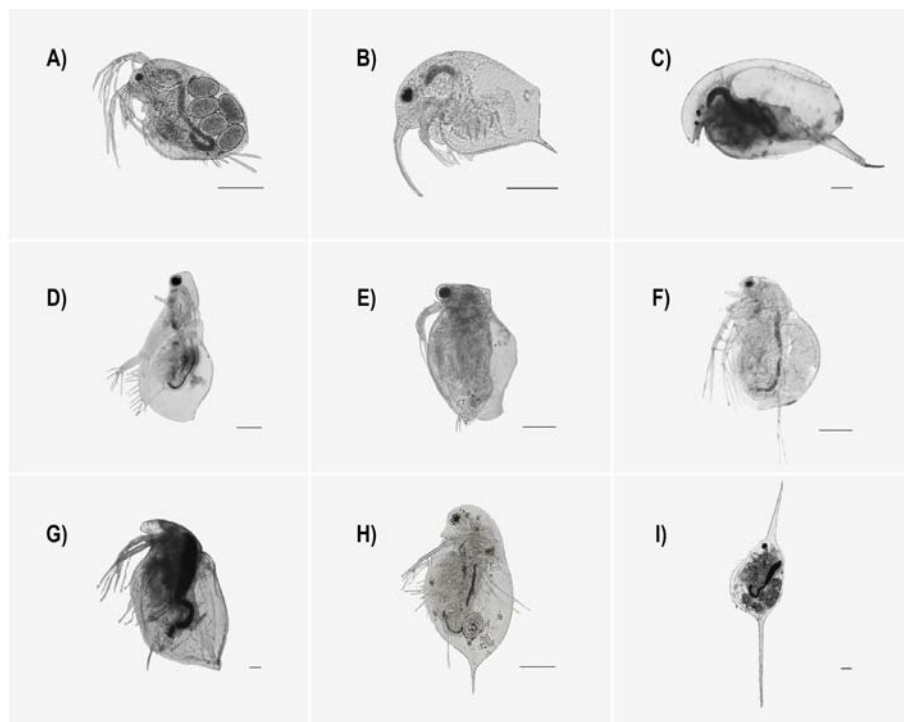


Figura 3. Especies de cladóceros identificados. Escala = 100 μm . A) *Macrothrix* sp. Baird, B) *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), C) *Camptocercus dadayi* Stingelin, D) *Diaphanosoma fluviatile* Hansen, E) *Moina micrura* Kurz, F) *Ceriodaphnia lacustris* Birge, G) *Simocephalus serrulatus* (Koch), H) *Daphnia parvula* Fordyce, I) *Daphnia lumholtzi* G. O. Sars.

Figure 3. Cladoceran species identified. Scale = 100 μm . A) *Macrothrix* sp. Baird, B) *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), C) *Camptocercus dadayi* Stingelin, D) *Diaphanosoma fluviatile* Hansen, E) *Moina micrura* Kurz, F) *Ceriodaphnia lacustris* Birge, G) *Simocephalus serrulatus* (Koch), H) *Daphnia parvula* Fordyce, I) *Daphnia lumholtzi* G. O. Sars.

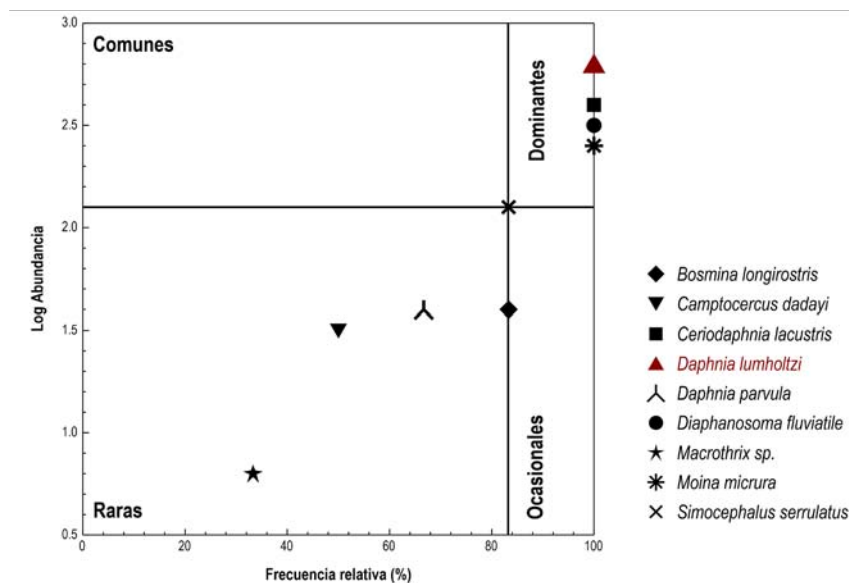


Figura 4. Diagrama Olmstead-Tukey del ensamblaje de cladóceros en el embalse Peñitas durante la temporada seca de los años 2022 a 2024.

Figure 4. Olmstead-Tukey diagram of the cladoceran assembly in the Peñitas reservoir during the dry season from 2022 to 2024.

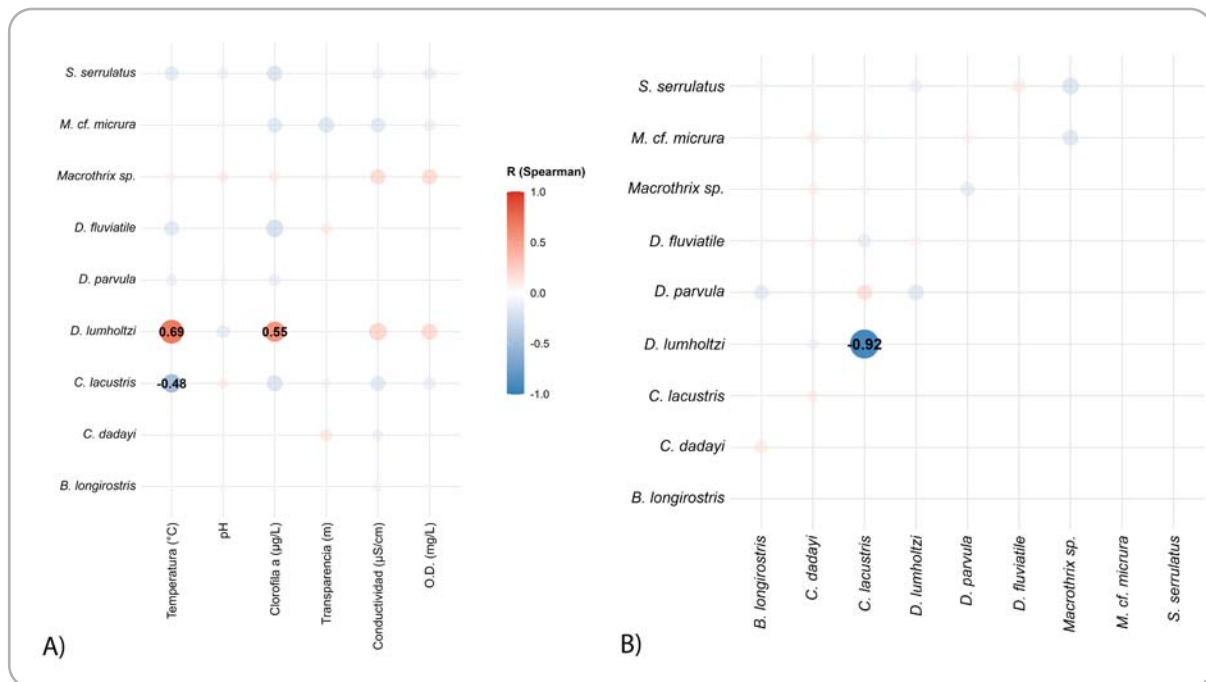


Figura 5. Correlograma del análisis de la correlación de Spearman entre variables bióticas-bióticas y bióticas-abióticas, mostrando solo las asociaciones significativas ($p < 0.05$).

Figure 5. Correlogram of the Spearman correlation analysis between biotic-biotic and biotic-abiotic variables, showing only significant associations ($p < 0.05$).

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA Y MORFOMÉTRICA

Daphnia lumholtzi Sars, 1885 (Figuras 6, 7 y 8)

Sinonimia: *Daphnia (Daphnia) lumholtzi* Sars

Descripción.— La población de Chiapas se conformó exclusivamente de hembras partenogenéticas; no se observaron machos ni efípios. Los individuos presentaron un hábito robusto con espinas cefálicas y caudales muy desarrolladas con terminación en punta aguda (Figuras 6A, B; 7A, B y 8Aa). La espina caudal generalmente excede la longitud corporal y porta numerosos dentículos adpresos en cuatro filas longitudinales. La cabeza (Figuras 6 A, B y 7B) es triangular relativamente pequeña con rostro corto. Los fórnices primarios (Figura 6 A, B; 8Ab) son largos, bien desarrollados y proyectados lateralmente. El ojo compuesto se ubica en la posición habitual con un diminuto ocelo por debajo de este. El caparazón es medianamente ancho con 6 a 10 dentículos ligeramente prominentes en su margen ventral; el margen dorsal puede exhibir dentículos de menor tamaño y número variable, más densamente dispuestos en la porción adyacente a la base de la espina caudal.

Primer par de antenas pequeñas con aestetascos bien desarrollados de corta extensión pero que sobresalen ligeramente más allá del rostro, segundo par de antenas (Figuras 6E y 7C) de aspecto típico del género

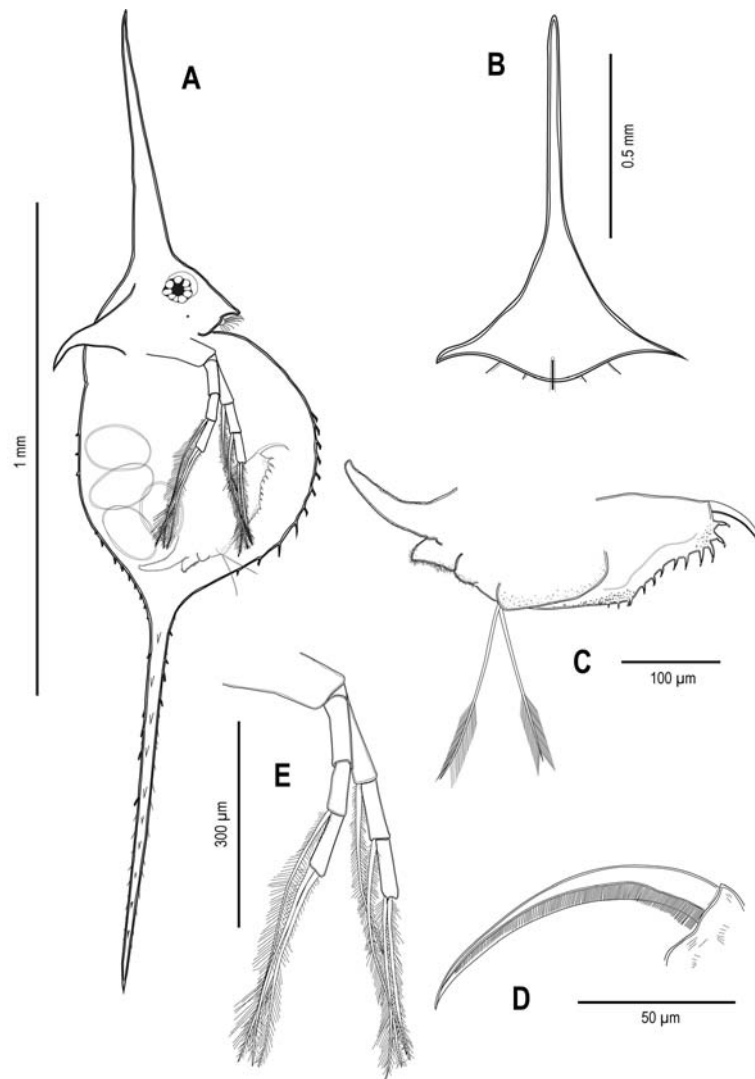


Figura 6. Esquema de *Daphnia lumholtzi* del embalse Peñitas. A) hembra partenogenética (vista lateral); B) región cefálica (vista dorsal); C) postabdomen (vista lateral); D) garra postabdominal (detalle); E) segunda antena (vista lateral).

Figure 6. Diagram of *Daphnia lumholtzi* from the Peñitas reservoir. A) parthenogenetic female (lateral view); B) cephalic region (dorsal view); C) postabdomen (lateral view); D) postabdominal claw (detail); E) second antenna (lateral view).

Daphnia con fórmula (0-0-1-3) / (1-1-3). Postabdomen (Figuras 6C y 7E, F) subrectangular largo y bilobulado (Figura 7E), con margen dorsal recto a ligeramente cóncavo, con tres procesos postabdominales de diferente tamaño, dos de los cuales están bien desarrollados (Figura 7F). Postabdomen con aproximadamente 13 denticulos anales, robustos y alargados, más desarrollados en la porción distal posterior. Garras postabdominales (Figuras 6D; 7D y 8B) presentan un pécten proximal sobresaliente en comparación con el del medio y distal que decrece hacia la punta (Figura 8B h-j). Setas abdominales medianas y plumosas.

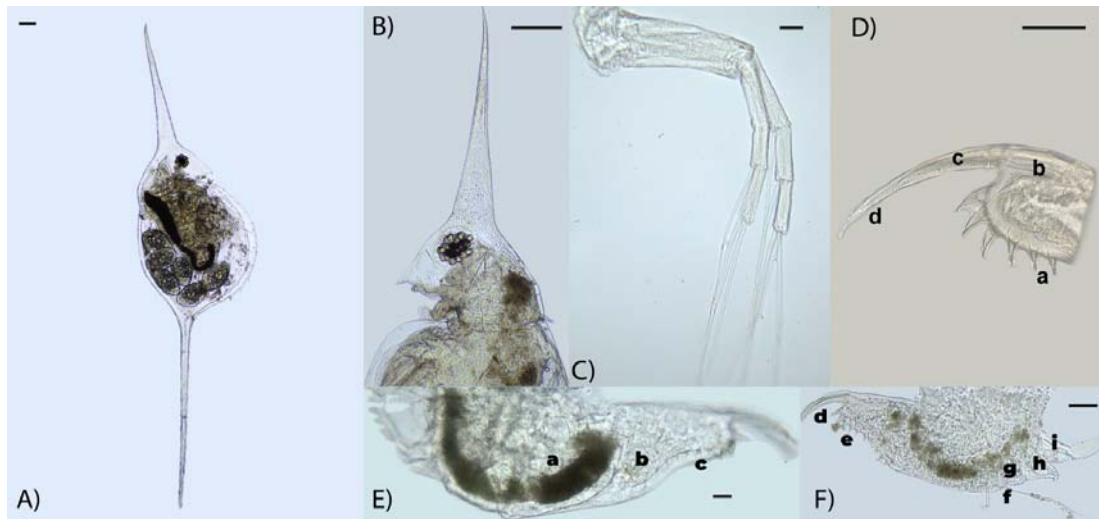


Figura 7. *Daphnia lumholtzi* observado bajo microscopía de campo claro. Escala = 100 μm . A) vista lateral de hembra partenogenética; B) vista lateral de la región cefálica; C) segunda antena; D) Garra postabdominal, a: dentículos anales, b: pecten proximal, c: pecten medio, d: pecten distal; E) vista lateral del postabdomen, a: primer lóbulo, b: segundo lóbulo, c: dentículos anales; F) vista lateral del postabdomen, d: garra postabdominal, e: dentículos anales, f: setas abdominales, g: primer proceso postabdominal, h: segundo proceso postabdominal, i: tercer proceso postabdominal.

Figure 7. *Daphnia lumholtzi* observed under bright-field microscopy. Scale = 100 μm . A) Lateral view of parthenogenetic female; B) Lateral view of the cephalic region; C) Second antenna; D) Postabdominal claw, a: anal denticles, b: proximal pecten, c: middle pecten, d: distal pecten; E) Lateral view of the postabdomen, a: first lobe, b: second lobe, c: anal denticles; F) Lateral view of the postabdomen, d: postabdominal claw, e: anal denticles, f: abdominal setae, g: first postabdominal process, h: second postabdominal process, i: third postabdominal process.

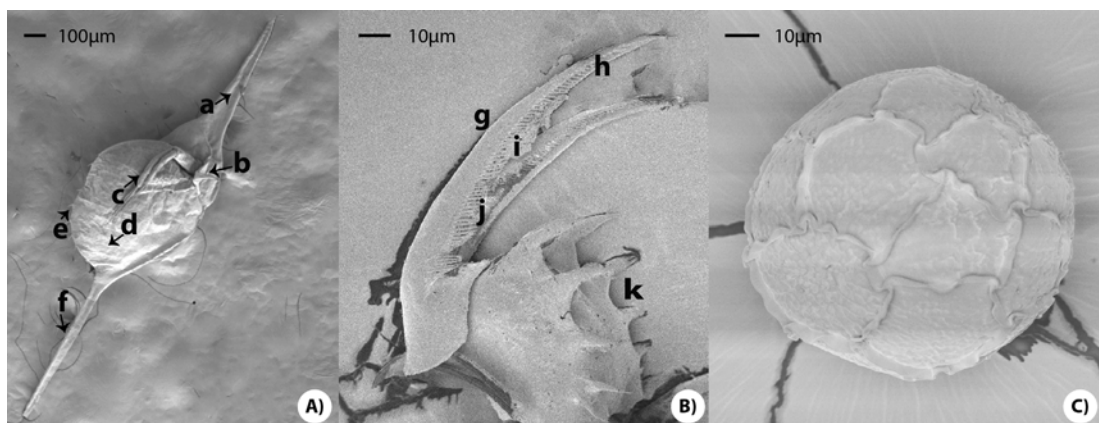


Figura 8. *Daphnia lumholtzi* observado bajo microscopía electrónica de barrido (MEB). A) a) espina cefálica, b) fórnice primario, c) segunda antena, d) caparazón, e) dentículos, f) espina caudal; B) g) garra postabdominal, h) pécten distal, i) pécten medio, j) pécten proximal, k) dentículos anales; C) huevo de hembra partenogenética.

Figure 8. *Daphnia lumholtzi* observed under scanning electron microscopy (SEM). A) a) cephalic spine, b) primary fornix, c) second antenna, d) carapace, e) denticles, f) caudal spine; B) g) postabdominal claw, h) distal pecten, i) middle pecten, j) proximal pecten, k) anal denticles; C) egg of parthenogenetic female.

Tabla 2. Media y desviación estándar (mm) de las medidas corporales de *Daphnia lumholtzi* registradas en este estudio, en comparación con reportes de otras regiones geográficas. LT, longitud total; LC, longitud del caparazón; LECe, longitud de la espina cefálica; LECa, longitud de la espina caudal; AC, ancho del caparazón. (-) Sin datos.

Table 2. Mean and standard deviation (mm) of the body measurements of *Daphnia lumholtzi* recorded in this study, compared with reports from other geographic regions. LT, total length; LC, carapace length; LECe, cephalic spine length; LECa, caudal spine length; AC, carapace width. (-) No data.

País →	México		EUA		Siria	Australia
	Chiapas	Sonora	Kansas	Illinois	Sahl Al-Ghab	Queensland
	Peñitas	El Novillo	Cultivo	Lago Taylorville	Tanque piscicultura	Lago Idamea
n =	70	-	200	67	8	13
LT	2.85 ± 0.95	1.80 ± 0.31	3.63	1.90 ± 0.69	3.84 ± 0.39	2.03 ± 0.35
LC	0.95 ± 0.31	1.62 ± 0.34	1.61	0.62 ± 0.24	1.43 ± 0.19	1.6
LECe	0.74 ± 0.29	-	0.51	0.49 ± 0.17	0.97 ± 0.07	-
LECa	1.16 ± 0.43	-	1.46	0.62 ± 0.17	1.44 ± 0.29	-
AC	0.57 ± 0.22	0.52 ± 0.13	-	-	0.87 ± 0.16	1.11 ± 0.22
Autor	Este estudio	Silva-Briano et al., (2010)	Swaffar y O'Brien (1996)	Schnake (2002)	Zeneib (2008)	Benzie (1988)

Morfometría.— Los ejemplares medidos presentaron una longitud total 2.85 ± 0.95 mm; espina cefálica; 0.74 ± 0.29 mm; espina caudal 1.16 ± 0.43 mm y ancho de caparazón 0.57 ± 0.22 mm. Las medidas resultaron congruentes con las presentadas en otras regiones (Tabla 2).

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL

Los modelos obtuvieron en promedio un AUC de 0.987, con rango de 0.97 a 0.99, (Figura 9A) indicando una excelente precisión de acuerdo con Araújo y Guisan (2006). La prueba Jackknife (Figura 9B) demostró que la variable ambiental con mayor influencia sobre la presencia de la especie fue la temperatura (84.1%), seguido de la clorofila-a (8.1 %), oxígeno (7.8%) y pH (0.1%). De acuerdo con las curvas respuesta (Figura 10), los umbrales ambientales que favorecen la ocurrencia de *D. lumholtzi* son la temperatura superficial de 28-29°C (asintótica alrededor de los 29°C) y clorofila-a de 1-2 $\mu\text{g L}^{-1}$ (con incremento lineal por encima de 2 $\mu\text{g L}^{-1}$). Se descartó del modelo las curvas de las variables conductividad y penetración luminosa debido a su nulo aporte.

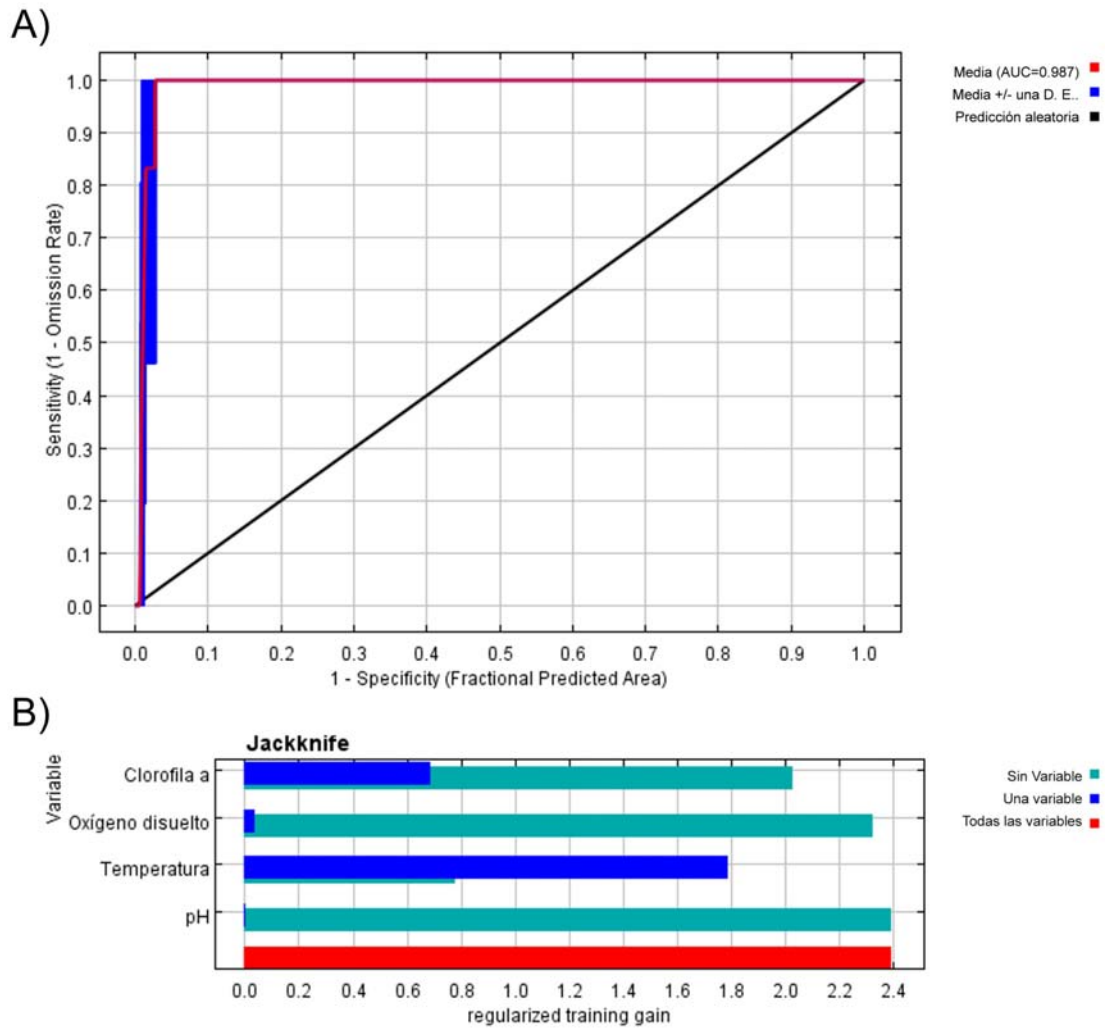


Figura 9. Desempeño del modelo de nicho ecológico de *Daphnia lumholtzi* generado en MaxEnt. A) Curva ROC con valor AUC = 0.987; B) Prueba Jackknife del gain regularizado muestra a la temperatura y clorofila-a como las variables más influyentes.

Figure 9. Performance of the *Daphnia lumholtzi* ecological niche model generated in MaxEnt. A) ROC curve with AUC value = 0.987; B) Jackknife test of the regularized gain shows temperature and chlorophyll-a as the most influential variables.

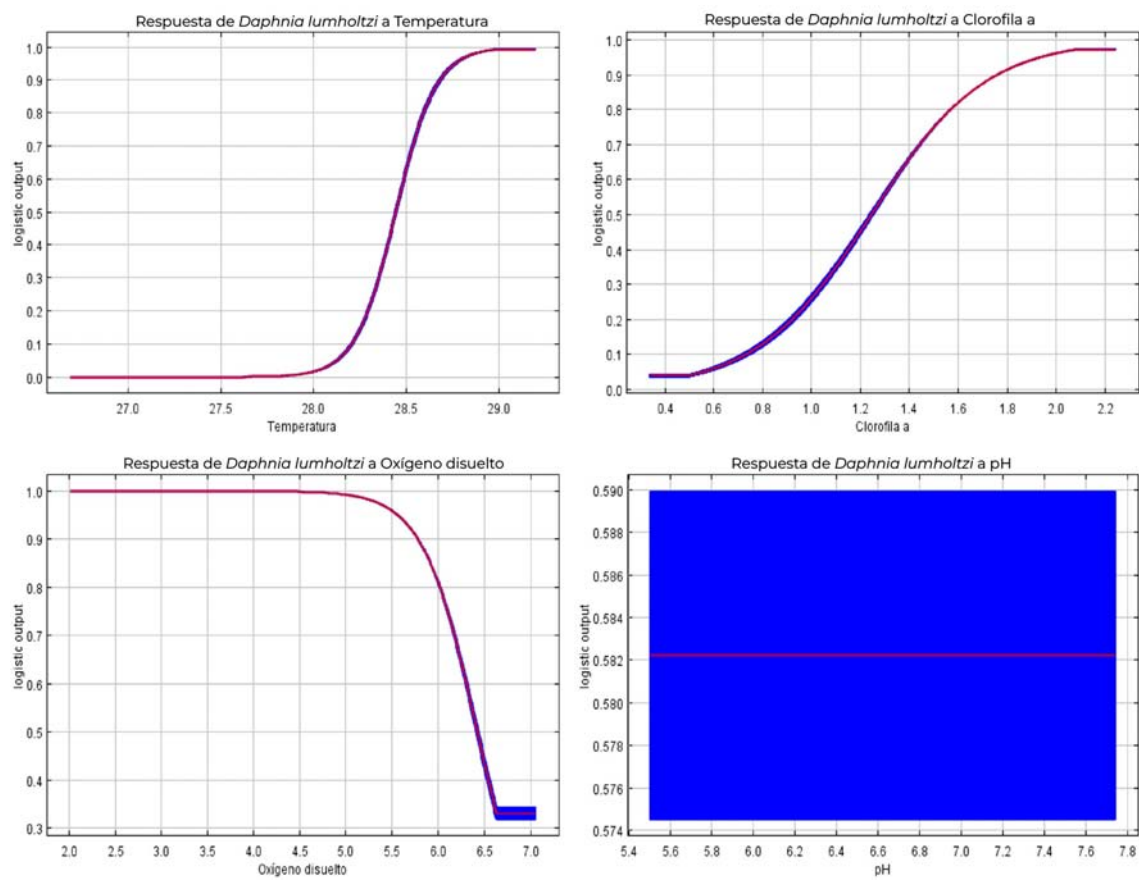


Figura 10. Curvas de respuesta generadas con MaxEnt para las variables temperatura, clorofila a, pH y oxígeno disuelto, empleadas en el modelo de distribución potencial de *Daphnia lumholtzi*.

Figure 10. Response curves generated with MaxEnt for the variables temperature, chlorophyll a, pH and dissolved oxygen, used in the potential distribution model of *Daphnia lumholtzi*.

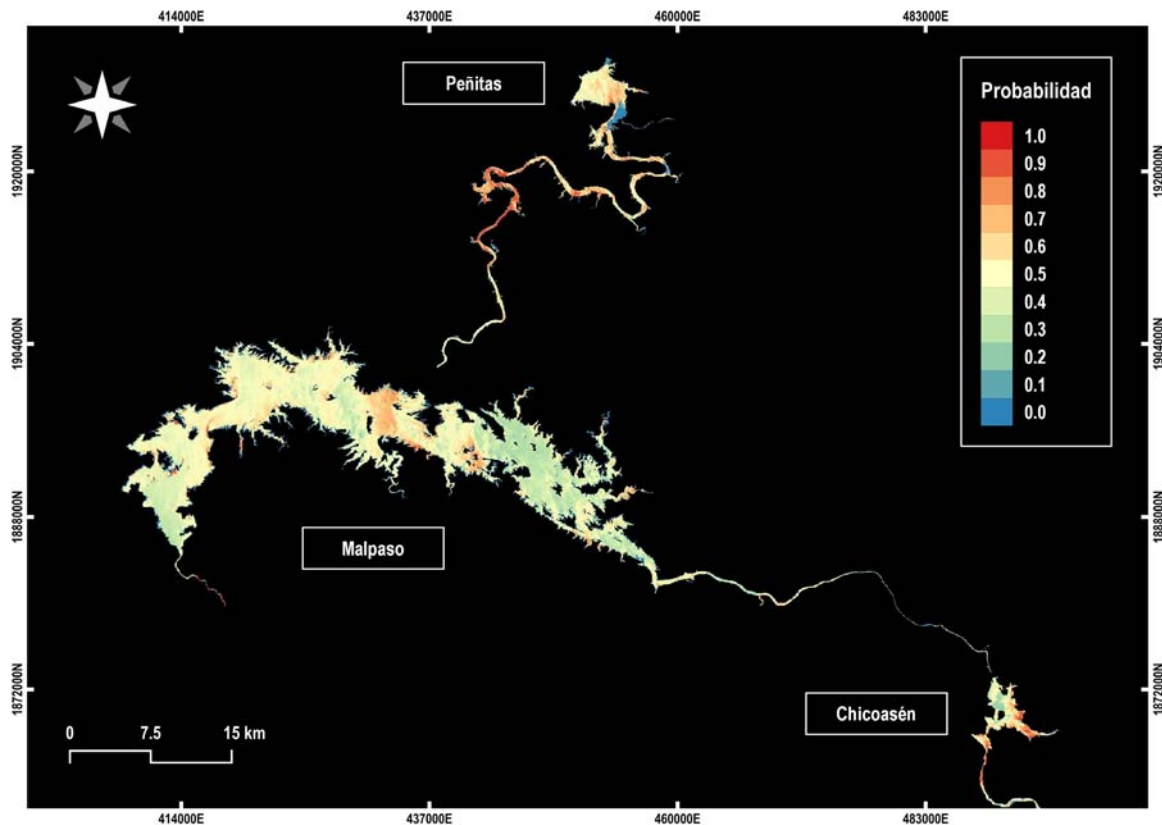


Figura 11. Predicción de la distribución potencial de *Daphnia lumholtzi* en los embalses de la cuenca del Grijalva estimada mediante MaxEnt.

Figure 11. Prediction of the potential distribution of *Daphnia lumholtzi* in the reservoirs of the Grijalva basin estimated using MaxEnt.

La cartografía generada a partir del modelo de distribución potencial (Figura 11), sugiere una alta probabilidad de ocurrencia (0.8 - 1.0) de *D. lumholtzi* dentro de las porciones lénticas y lóxicas de los embalses Malpaso y Chicoasén.

DISCUSIÓN

La ausencia de diferencias interanuales en los parámetros fisicoquímicos durante las temporadas secas de 2022 al 2024, indican un escenario ambiental estable para el rango temporal estudiado, compatible con la persistencia de *Daphnia lumholtzi* en sistemas cálidos y relativamente productivos (Havel y Hebert, 1993; Havel et al., 2000; Fey et al., 2012; Mantovano et al., 2020).

En conjunto, los patrones de dominancia y asociación observados son consistentes con la hipótesis de un mecanismo mixto que favorecería a *D. lumholtzi* bajo el régimen ambiental en el embalse Peñitas. En el componente térmico, *D. lumholtzi* es marcadamente euriterma y mantiene alto desempeño por encima de los 25°C, con supervivencia y reproducción cer-

canos a los 30°C (Kolar, et al., 1997; Lennon, et al., 2001; Yurista, 2004; Havel y Lampert, 2006; Engel, et al., 2012; Fey et al., 2012). En contraste, el género *Ceriodaphnia* tiende a reducir su fitness por arriba de los 22°C, lo cual podría deberse a los mayores costos metabólicos (Gophen, 1976). El gradiente térmico podría sesgar la competencia a favor del invasor. En el componente trófico, *D. lumholtzi* exhibe tasas de alimentación *in situ* más altas que las observadas en especies nativas de *Daphnia*, particularmente bajo condiciones cálidas, aprovechando de mejor manera las microalgas (Pattinson et al., 2003). Bajo condiciones cálidas y moderadamente productivas, la conjugación de tolerancia térmica y eficacia trófica podría conferir a *D. lumholtzi* una ventaja competitiva potencial frente a especies autóctonas más sensibles como *C. lacustris*, coherente con escenarios de desplazamiento y recambio de especies en las comunidades de zooplancton (Sommer, 1989; Abrantes, et al., 2005).

Como tercera posible ventaja competitiva, proponemos que la plasticidad fenotípica de *D. lumholtzi*, en particular el alargamiento de las espinas cefálica y caudal y el desarrollo de fórnicas primarios, responde a la convergencia de dos factores: 1) temperatura superficial elevada propias de Peñitas, en las que la especie mantiene alto desempeño y expresa morfologías adaptativas asociadas con la defensa (Yurista, 2004; Engel et al., 2012) incluso en temperaturas moderadas y amplificándola bajo condiciones más cálidas (Engel y Tollrian, 2009; Engel et al., 2012), y 2) kairomonas de peces que inducen defensas y pueden transmitirse como efectos maternos transgeneracionales (Horstmann, et al., 2021; Graeve, et al., 2021; Hahn y von Elert, 2022). La presencia documentada de peces Cypriniformes y Perciformes zooplanctívoros en la cuenca del Grijalva así como la conservación, a nivel de orden, de la producción de sales biliares que actúan como kairomonas, sustentan la plausibilidad del componente químico (Bueno-Soria y Santiago-Fragoso, 2002; Olmos-Tomasini, 2002; Velázquez-Velázquez, et al., 2014; Anzueto-Calvo, et al., 2016; Hagey, et al., 2010). Esta doble señal ofrece un marco parsimonioso para explicar la plasticidad fenotípica frente a condiciones ambientales y presiones bióticas específicas presentes en Chiapas, comparables a tamaños reportados en otras regiones invadidas (Benzie, 1988; Swaffar y O'Brien, 1996; Schnake, 2002; Zeneib, 2008; Silva-Briano et al., 2010) y junto a mayor tolerancia térmica y el desempeño competitivo previamente discutidos, puede reducir la vulnerabilidad a depredación y sostener la dominancia local y temporal de la especie (Swaffar y O'Brien, 1996; Engel y Tollrian, 2009; Engel et al., 2012).

Además de las diferencias en las espinas caudal y cefálica, en los ejemplares del presente estudio se observó un postabdomen bilobulado, similar al reportado por Silva-Briano et al. (2010) en Sinaloa y coincidente con las poblaciones de Australia (Benzie, 2005), a diferencia de los ejemplares de Nepal (Swar y Fernando, 1979) y Brasil (Simões et al., 2009), donde se describe un postabdomen recto (no bilobulado). De igual forma, aunque la

descripción original de la especie (Sars, 1885) señala la presencia de cuatro procesos postabdominales, en descripciones posteriores de diversas regiones (Swar y Fernando, 1979; Benzie, 1988; 2005; Zeneib, 2008; Simões et al. 2009; Silva-Briano et al. 2010), incluido este trabajo, se reportan exclusivamente tres procesos.

A partir de las diferencias morfológicas, autores como Silva-Briano et al. (2010) plantearon la posibilidad sobre un complejo de especies en *D. lumholtzi*; no obstante, análisis moleculares (Havel et al., 2000; Frisch, et al., 2013; Kotov y Taylor, 2014; Nunes et al., 2018), recuperan exclusivamente dos linajes bien diferenciados a escala global, un afroasiático y otro australiano. En consecuencia, se requiere taxonomía integrativa para clarificar el estatus sistemático y determinar si las diferencias observadas, como las de las poblaciones en Chiapas, reflejan divergencia o son el resultado de la plasticidad fenotípica de la especie.

El registro más antiguo de *Daphnia lumholtzi* en México se remonta a 2002 en la Presa Aurelio Benassini “El Salto”, Sinaloa (Silva-Briano et al. 2010). Lo que indica su presencia hace más de 24 años en el país.

En cuanto a las vías de introducción y expansión en Chiapas, los indicios locales apuntan a mecanismos antrópicos asociados a la acuicultura en jaulas que opera en el embalse, debido a que mecanismos no antrópicos como la zoocoria se consideran de contribución marginal para esta especie (Dzialowski, et al., 2000). En contraste, la acuicultura practicada en el embalse y su tramo fluvial adyacente con alrededor de 27 zonas concesionadas y repoblación de *Oreochromis* spp. (Platas-Rosado et al., 2017; Romero-Beltrán et al., 2020), ofrece un vector verosímil de ingreso de hembras partenogénicas o efípios incorporados a los lotes de siembra. La mencionada vía es congruente con hipótesis propuestas para otras regiones, donde la especie se asocia a la introducción de ictiofauna exótica (Havel y Hebert, 1993; Zanata et al., 2003).

Como ruta secundaria, aunque menos probable, se hipotetiza la adherencia de efípios a cascos o motores de embarcaciones con tránsito en cuerpos de agua de la cuenca, reforzado por la alta producción y rasgos morfológicos de los efípios de *D. lumholtzi* (Allison, et al., 2009). No obstante, su plausibilidad dependería de la existencia de poblaciones no registradas en sistemas o cuencas vecinas y de rutas de navegación compartidas. En suma, la evidencia disponible favorece un escenario de introducción principalmente antrópica vinculado con la acuicultura.

La modelación de la distribución potencial de *Daphnia lumholtzi* en la cuenca del Grijalva, mostró un desempeño alto ($AUC \approx 0.99$) y priorizó a la temperatura superficial y clorofila-a como variables más influyentes, con umbrales óptimos de 28–29 °C y 1–2 $\mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente, en concordancia con las preferencias térmico-tróficas reportadas para la especie (Havel et al., 2000; Yurista, 2004; Engel et al., 2012; Mantovano et al., 2020). Las probabilidades > 0.7 se concentraron en zonas lénticas y litorales de Peñitas y en tramos fluviales interpresas, lo que sugiere explotación de microhábitats

cálidos y productivos, así como una expansión incipiente hacia embalses vecinos. En términos biogeográficos, esta señal local es congruente con proyecciones previas a escala neotropical que anticipaban alta idoneidad para *D. lumholtzi* en el sureste de México (Sousa, et al., 2017) y con enfoques de susceptibilidad por cuenca que aumentan cuando coinciden clima favorable y alta área de embalses (Mantovano et al., 2020). Este encuadre reduce la probabilidad de artefactos locales y sustenta la interpretación de que el régimen térmico-trófico y su plasticidad fenotípica favorece su establecimiento, no obstante, proponemos campañas estacionales de verificación en Malpaso y Chicoasén para confirmar la idoneidad moldeada.

La convergencia entre el patrón modelado y los rasgos ecológicos del taxón apoyan a un escenario en el que las defensas inducibles, plasticidad y ventaja térmico-trófica, contribuyen a su éxito y dominancia frente a congéneres y cladóceros autóctonos (Sommer, 1989; Abrantes et al., 2005; Yurista, 2004; Engel y Tollrian, 2009; Engel et al., 2012).

En conjunto, los mecanismos que favorecen a *Daphnia lumholtzi* podrían implicar riesgos tróficos: menor vulnerabilidad a la depredación y mayor desempeño térmico-trófico podrían desplazar la depredación hacia cladóceros nativos y alterar la dieta de aquellos peces de interés comercial y sujetos a protección (Swaffar y O'Brien, 1996; Engel y Tollrian, 2009; Engel et al., 2014; Diel, et al., 2020); además, episodios de verano inusualmente cálidos podrían reforzar esta dominancia (Engel et al., 2012) y alterar la dinámica trófica del embalse.

CONCLUSIONES

Daphnia lumholtzi se encuentra establecida en el embalse Ángel Albino Corzo "Peñitas" y parece beneficiarse de la convergencia de condiciones térmicas elevadas, disponibilidad trófica moderada, defensas morfológicas inducibles y una alta plasticidad fenotípica, lo que favorece su dominancia dentro de la comunidad de cladóceros. Este escenario, junto con la evidencia de asociaciones positivas con la temperatura y la clorofila-a, sugiere que el régimen térmico-trófico del embalse constituye un marco ambiental altamente propicio para su persistencia y expansión.

La modelación de distribución potencial identifica zonas lénticas, litorales y tramos interpresas de la cuenca del Grijalva como áreas con alta idoneidad ambiental para la especie, lo que indica un riesgo latente de dispersión hacia embalses vecinos. En este contexto, se sugiere implementar programas de monitoreo estacional del zooplankton que permitan detectar tempranamente cambios en la abundancia de *D. lumholtzi* y en la estructura de las comunidades nativas.

Con el objetivo de mitigar la invasión de este cladóceros, se recomienda fortalecer medidas de bioseguridad asociadas a la acuicultura en jaulas, incluyendo la inspección y limpieza de equipos, redes y embarcaciones,

así como el control sanitario de lotes de siembra. Asimismo, se proponen ensayos experimentales de preferencia y tasas de consumo con depredadores locales para evaluar el papel de la depredación como posible mecanismo de regulación poblacional.

En conjunto, este estudio aporta una línea base ecológica y morfológica para *D. lumholtzi* en sistemas tropicales de México y resalta la necesidad de integrar enfoques de monitoreo, prevención y manejo para reducir riesgos sobre el zooplancton nativo, la ictiofauna de interés comercial y los servicios ecosistémicos asociados a los embalses tropicales.

AGRADECIMIENTOS

CASN, SHM y MMA desean agradecer a la Secretaría de Ciencia, Humanidades y Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca de posgrado CVU: 2107292, 1141580, 1332106 respectivamente. Agradecemos a la Ing. Patricia Castillo Ocampo, jefa del Laboratorio Central de Microscopía Electrónica de la UAM-I, por su valioso apoyo y asistencia.

FINANCIAMIENTO

Este trabajo fue apoyado por los proyectos UAMI-CBS2023-2026: sesión 84.22-211222 y UAMI-CA-117. Asimismo, el proyecto Fortalecimiento de Capacidades y Transferencia de Conocimientos para la Detección y Monitoreo de Toxinas Marinas en México y Chile: Una Alianza entre Investigadores, Instituciones Públicas y Pescadores Artesanales (2026) ha sido financiado por el Fondo Conjunto de Cooperación Chile–México, fruto del Acuerdo de Asociación Estratégica firmado entre la República de Chile y los Estados Unidos Mexicanos en el año 2006.

PARTICIPACIÓN

Todos los autores aceptaron la responsabilidad sobre todo el contenido del manuscrito.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores no declaran conflictos de interés entre autores o con terceros.

LITERATURA CITADA

- Abrantes, N., Antunes, S. C., Pereira, M. J., y Gonçalves, F. (2005). Seasonal succession of cladocerans and phytoplankton, and their interactions in a shallow eutrophic lake (Lake Vela, Portugal). *Acta Oecologica*, 29, 54–64. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.07.006>
- Aguirre-Muñoz, A., y Mendoza-Alfaro, R. (2009). Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. En R. Dirzo, R. González y I. March (Eds.), *Capital natural de México: Estado de conservación y tendencias de cambio* (Vol. II, pp. 277–318). CONABIO.
- Allison, S., Acharya, S. K., y Jack, J. (2009). Overcrowding, food and phosphorus limitation effects on ehippia production and population dynamics in the invasive species *Daphnia lumholtzi*. *Hydrobiologia*, 618(1), 47–56. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9546-2>
- Anzuetto-Calvo, M. de J., Velázquez-Velázquez, E., y Gómez-González, A. E. (2016). Peces de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote y presa Nezahualcóyotl (Malpaso), Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 972–979. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.07.002>
- Araújo, M.B. y Guisan A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of Biogeography* 33(10): 1677-1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>
- ArcGis Pro (2024). *Predicción de solo presencia* (MaxEnt) (Estadística espacial). Esri. <https://pro.arcgis.com/es/pro-app/3.1/tool-reference/spatial-statistics/presence-only-prediction.htm>
- Benzie, J. A. H. (1988). The systematics of Australian *Daphnia* (Cladocera: Daphniidae): Species descriptions and keys. *Hydrobiologia*, 166(1), 95–161. <https://doi.org/10.1007/BF00028632>
- Benzie, J. A. H. (2005). *The genus Daphnia (including Daphniopsis) (Anomopoda: Daphniidae)*. Ghent y Backhuys Publishers.
- Bledzki, L. (2023). *Key to the identification and ecology of Daphnia* (Crustacea: Cladocera) of North America (north of Mexico). Mount Holyoke College.
- Brooks, J. (1959). Cladocera. In: Edmonson, W. (Ed.), *Fresh Water Biology*. John Wiley y Sons.
- Bueno-Soria, J., y Santiago-Fragoso, S. (2002). Presa Nezahualcóyotl (Malpaso). En G. de la Lanza-Espino y J. García-Calderón (Comps.), *Lagos y presas de México* (pp. 567-587). AGT Editor.
- Chakir, A., y Saadi, A. (2020). Impact of environmental factors of water on zooplankton diversity and dynamic in Yacoub El Mansour Reservoir, Morocco. In *Proceedings of the 1st International Conference of Computer Science and Renewable Energies (ICCSRE 2018)* (pp. 375–382). SCITEPRESS. <https://doi.org/10.5220/0009774403750382>

- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), Servicio Meteorológico Nacional (SMN), (2014). http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=12&Itemid=77, 30/09/2014
- Diel, P., Kiene, M., Martin-Creuzburg, D., y Laforsch, C. (2020). Knowing the enemy: Inducible defences in freshwater zooplankton. *Diversity*, 12(4), 147. <https://doi.org/10.3390/d12040147>
- Dzialowski, A. R., O'Brien, J. W., y Swaffar, S. M. (2000). Range expansion and potential dispersal mechanisms of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi*. *Journal of Plankton Research*, 22(12), 2205–2223. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.12.2205>
- Elías-Gutiérrez, M., E. Suárez-Morales, M.A. Gutiérrez-Aguirre., M. Silva-Briano, J. G. Granados-Ramírez y T. Garfias-Espejo. (2008a). *Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México, guía ilustrada*. UNAM, CONABIO, ECOSUR, CONACyT, SEMARNAT.
- Elías-Gutiérrez, M., Silva-Briano, M., y Gutiérrez-Aguirre, M. A. (2008b). DNA barcodes for Cladocera and Copepoda from Mexico and Guatemala, highlights and new discoveries. *Zootaxa*, 1839, 1–42. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1839.1.1>
- El-Magd, I. H. y Ali, E. M. (2010). Estimating and Mapping Chlorophyll a Concentration as a Function of Environmental Changes of Manzala Lagoon, Egypt Using. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 36(2), 305–316. <https://expeditiorepositorio.utadeo.edu.co/entities/publication/52666336-f210-4434-aafb-eb53d0f579a6>
- Engel, K., Tollrian, R., y Gabriel, W. (2014). Morphological defences of invasive *Daphnia lumholtzi* protect against vertebrate and invertebrate predators. *Journal of Plankton Research*, 36(5), 1140–1145. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu023>
- Engel, K., Tollrian, R., y Straile, D. (2012). Competitive ability, thermal tolerance and invasion success in exotic *Daphnia lumholtzi*. *Journal of Plankton Research*, 34(1), 92–97. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr083>
- Engel, K., y Tollrian, R. (2009). Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1663), 1865–1873. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1861>
- Fey, S. B., Vasseur, D. A., Hassan, M. A., Caceres, C. E., y Cottingham, K. L. (2012). Minor shifts in climate can dramatically reshape the dynamics and ecosystem impacts of a dominant zooplankton species. *Oecologia*, 168(3), 733–745. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2131-6>
- Frisch, D., Havel, J. E., y Weider, L. J. (2013). The invasion history of the exotic freshwater zooplankter *Daphnia lumholtzi* (Cladocera, Crustacea) in North America: A genetic analysis. *Biological Invasions*, 15(4), 817–828. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0329-3>
- Gophen, M. (1976). Temperature dependence of food intake, ammonia excretion and respiration in *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) (Lake

- Kinneret, Israel). *Freshwater Biology*, 6(5), 451–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1976.tb01634.x>
- Graeve, A., Janßen, M., Villalba-De La Peña, M., Tollrian, R., y Weiss, L. C. (2021). Higher, faster, better: Maternal effects shorten time lags and increase morphological defenses in *Daphnia lumholtzi* offspring generations. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 637421. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.637421>
- Hagey, L. R., Møller, P. R., Hofmann, A. F., y Krasowski, M. D. (2010). Diversity of bile salts in fish and amphibians: Evolution of a complex biochemical pathway. *Physiological and Biochemical Zoology*, 83(2), 308–321. <https://doi.org/10.1086/649966>
- Hahn, M., y von Elert, E. (2022). One kairomone and multiple effects in *Daphnia* species—5 α -cyprinol sulfate induces morphological defenses in the invasive species *Daphnia lumholtzi*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 804521. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.804521>
- Havel, J. E., Colbourne, J. K., y Hebert, P. D. N. (2000). Reconstructing the history of intercontinental dispersal in *Daphnia lumholtzi* by use of genetic markers. *Limnology and Oceanography*, 45(6), 1414–1419. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.6.1414>
- Havel, J. E., y Hebert, P. D. N. (1993). *Daphnia lumholtzi* (Cladocera: Daphniidae): A new exotic zooplankton in North American inland lakes. *Journal of Plankton Research*, 15(7), 813–826. <https://doi.org/10.1093/plankt/15.7.813>
- Havel, J. E., y Lampert, W. (2006). Habitat partitioning of native and exotic *Daphnia* in gradients of temperature and food: mesocosm experiments. *Freshwater Biology*, 51(3), 487–498. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01511.x>
- Horstmann, M., Tollrian, R., y Weiss, L. C. (2021). Thwarting predators? A three-dimensional perspective of morphological alterations in the freshwater crustacean *Daphnia*. *PLOS ONE*, 16(7), e0254263. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254263>
- Ibarra-Montoya, J. L., Rangel-Peraza, G., González-Farías, F. A., De Anda, J., Zamudio-Reséndiz, M. E., Martínez-Meyer, E., y Macías-Cuellar, H. (2010). Modelo de nicho ecológico para predecir la distribución potencial de fitoplancton en la Presa Hidroeléctrica Aguamilpa, Nayarit. México. *Ambiente y Agua - An Interdisciplinary Journal of Applied Science*, 5(3), 60-75. <https://doi.org/10.4136/ambi-agua.154>
- Kolar, C. S., Van Goetham, D., y Havel, J. E. (1997). Potential effect of invasion by an exotic zooplankton, *Daphnia lumholtzi*. *Journal of Freshwater Ecology*, 12(4), 521–530. <https://doi.org/10.1080/02705060.1997.9663566>
- Kotov, A. y Taylor, D. (2014). *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Cladocera: Daphniidae) invades Argentina. *Journal of limnology*, 73(2), 167-172. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.920>

- Lennon, J. T., Smith, V. H., y Williams, K. (2001). Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success. *Journal of Plankton Research*, 23(4), 425–433. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.4.425>
- Lorenzen, C. J. (1967). Determination of chlorophyll and pheo-pigments: Spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 12(2), 343–346. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0343>
- Mantovano, T., Bailly, D., Ferreira, J. H. D., Oliveira da Conceição, E., Cassemiro, F. A. S., Campos, R., Lansac-Tôha, F. A. (2020). A global analysis of the susceptibility of river basins to invasion of a freshwater zooplankton (*Daphnia lumholtzi*). *Freshwater Biology*, 66(4), 683–698. <https://doi.org/10.1111/fwb.13670>
- Merow, C., Smith, M. J., y Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36, 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- NCSS LLC. (2020). *NCSS 2020 Statistical Software*. Kaysville, Utah, USA. <https://www.ncss.com/>
- Nunes, A. H., Miracle, M. R., Dias, J. D., Fabrin, T. M. C., Braghin, L. S. M., y Bonecker, C. C. (2018). First genetic characterization of non-native *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 in Brazil confirms North American origin. *International Review of Hydrobiology*, 103(3–4), 48–53. <https://doi.org/10.1002/iroh.201701914>
- Olmos-Tomasini, E. (2002). Presa La Angostura (Belisario Domínguez). En G. de la Lanza-Espino y J. García-Calderón (Comps.), *Lagos y presas de México* (pp. 589–597). AGT Editor.
- Pattinson, K. R., Havel, J. E., y Rhodes, R. G. (2003). *Invasibility of a reservoir to exotic Daphnia lumholtzi: Experimental assessment of diet selection and life-history responses to cyanobacteria*. *Freshwater Biology*, 48(2), 233–246. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.00987.x>
- Perdomo-Vanegas, A. (2015). *Predicción de parámetros físicos químicos de calidad del agua mediante el uso de sensores remotos: caso de estudio embalse del Neusa*. [Tesis de posgrado, Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano]. <https://expeditiorepositorio.utadeo.edu.co/entities/publication/52666336-f210-4434-aafb-eb53d0f579a6>
- Peterson, B., Nicolas, F., Koupal, K., y Hoback, W. (2005). *Daphnia lumholtzi*, an exotic zooplankton, invading a Nebraska reservoir. *The Prairie Naturalist*, 37, 11–19. https://www.researchgate.net/publication/324041120_Daphnia_lumholtzi_an_Exotic_Zooplankton_Invading_a_Nebraska_Reservoir_The_Prairie_Naturalist_3711-19
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Platas-Rosado, D. E., Hernández-Arzaba, J. C., y González-Reynoso, L. (2017). Importancia económico y social del sector acuícola en México.

- Agroproductividad*, 10(2), 19–24. <https://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/947>
- Posit Team. (2024). *RStudio: Integrated Development Environment for R* (Version 2024.12.1-563). Posit Software, PBC. <https://posit.co/>
- Pyšek, P., y Richardson, D. M. (2010). Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual Review of Environment and Resources*, 35, 25–55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- QGIS Development Team. (2024). *QGIS Geographic Information System* (Version 3.40). QGIS Association. <https://www.qgis.org/>
- Romero-Beltrán, E., Rendón-Martínez, R., Gaspar-Dillanes, M. T., Osuna-Bernal, A., Romero-Correa, A., Mauricio-Payán, A., Medina-Osuna, P. M., Valdés-Ledón, P., Mora-Cervantes, I., y Bect-Valdéz, J. A. (2020). *Capacidad de carga ecológica y física para el desarrollo de proyectos acuícolas en la Presa Ángel Albino Corzo “Peñitas”, Chiapas*. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Social / INAPESCA. <https://n9.cl/2x3gu>
- Sánchez-Rueda, M. P. y Ponce-Márquez, M. E. (1996). *Métodos Hidrobiológicos II. Estudio y colecta de organismos marinos, estuarino-lagunar y de agua dulce*. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa.
- Sars, G. O. (1885). Australian Cladocera, raised from dried mud. *Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet Christiania*, 8, 1–46.
- Schnake, K. (2002). *Cyclomorphosis of Daphnia lumholtzi in response to spatial heterogeneity in Lake Taylorville* [Master's thesis, Eastern Illinois University]. <https://thekeep.eiu.edu/theses/1391>
- Silva-Briano, M. G., Arroyo-Bustos, R., Beltrán-Álvarez, A., Adabache-Ortiz, R., y Galván de la Rosa, R. (2010). *Daphnia Ctenodaphnia lumholtzi* G. O. Sars, 1885 (Crustacea: Cladocera); un cladóceros exótico en México. *Hidrobiológica*, 20(3), 275–280. <https://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/article/view/824>
- Simões, N. R., Robertson, B. A., Lansac-Tôha, F. A., Takahashi, E. M., Bonecker, C. C., Velho, L. F. M., y Joko, C. Y. (2009). Exotic species of zooplankton in the upper Paraná river floodplain, *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Branchiopoda). *Brazilian Journal of Biology*, 69(2), 551–558. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000300010>
- Sommer, U. (1989). *Plankton ecology: Succession in plankton communities*. Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-74890-5>
- Sousa, F. D. R., Palaoro, A. V., Elmoor-Loureiro, L. M. A., y Kotov, A. A. (2017). Predicting the invasive potential of the cladoceran *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Cladocera: Daphniidae) in the Neotropics: Are generalists threatened and relicts protected by their life-history traits? *Journal of Limnology*, 76(2). <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1571>
- Swaffar, S. M., y O'Brien, W. J. (1996). Spines of *Daphnia lumholtzi* create feeding difficulties for juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).

Journal of Plankton Research, 18(6), 1055–1061. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.6.1055>

- Swar, D. B., y Fernando, C. H. (1979). Seasonality and fecundity of *Daphnia lumholtzi* (Sars) (Cladocera: Daphnidae) in Lake Phewa, Nepal. *Hydrobiologia*, 64, 261–268. <https://doi.org/10.1007/BF00020527>
- Velázquez-Velázquez, E., Gómez-González, A. E., Anzueto-Calvo, M., y Villatoro-Álvarez, J. (2014). *Peces del Parque Nacional Cañón del Sumidero, Chiapas, México*. Ediciones De Laurel.
- Yurista, P. M. (2004). Temperature-dependent morphology of *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success. *Hydrobiologia*, 526(1), 231–236. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000041600.22987.38>
- Zanata, L. H., Gaeta-Espindola, E. L., Rocha O y Pereira R. H. G. (2003). First record of *Daphnia lumholtzi* (Sars, 1885), exotic cladoceran, in São Paulo State (Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 63(4), 717-720. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842003000400019>
- Zeneib, A. (2008). *Daphnia lumholtzi* (Sars, 1885) (Cladocera - Daphniidae): A newly recorded species in Syria. *Tishreen University Journal for Research and Scientific Studies - Biological Sciences Series*, 30(3), 80–82.