

37



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

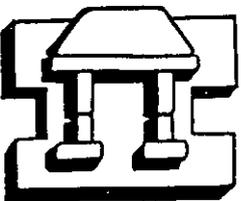
EXPERIMENTOS ECOLOGICOS EN EL LABORATORIO CON ORGANISMOS DEL ZOOPLANCTON DEL LAGO CRATER DE ALCHICHICA, PUEBLA, MEXICO.



297325

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
JERONIMO FLORES VALDES

DIRECTOR: DR. ALFONSO LUGO VAZQUEZ



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEXICO.

2001



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.

JURADO ASIGNADO

PRESIDENTE	Dr. S. SARMA SINGARAJU
VOCAL	Dr. ALFONSO LUGO VASQUEZ
SECRETARIO	Dra. MA. DEL ROSARIO SANCHEZ RODRIGUEZ
1 er. SUPLENTE	BIOL. MARIO CHAVEZ ARTEAGA
2 do. SUPLENTE	M. en C. SERGIO CHAZARO OLVERA

SITIO DONDE SE DESARROLLO EL TEMA:

**EDIFICIO DE LA UIICSE (PROYECTO CYMA, LABORATORIO DE LIMNOLOGIA),
F.E.S IZTACALA. UNAM.**

ASESOR DEL TEMA: Dr. ALFONSO LUGO VAZQUEZ

SUSTENTANTE: JERONIMO FLORES VALDES

**EL SIGUIENTE TRABAJO SE REALIZO EN EL EDIFICIO DE LA U.I.I.C.S.E
LABORATORIO DE LIMNOLOGIA DEL PROYECTO C.Y.M.A F.E.S IZTACALA
U.N.A.M, GRACIAS AL PROYECTO "ACOPLAMIENTO, FISICA LACUSTRE-
PROCESOS BIOGEOQUIMICOS EN UN LAGO TROPICAL PROFUNDO" (Clave
34893-T) APOYADO POR EL CONACYT.**

AGRADECIMIENTOS

A mis padres: Rosa Valdés y Jerónimo Flores quienes me apoyaron en todo momento y que siempre me guiaron por un buen camino a tal grado que he alcanzado esta meta.

A mis hermanos: Vicente, Margarita y Antonio, que siempre estuvieron de mi lado para poder terminar mis estudios.

A mis sobrinos: David, Samantha, María Aurora, Antonio, Susana, Mari, José y Angélica, por compartir conmigo parte de su tiempo y regalarme su alegría.

A mis compañeros y amigos: Por haber compartido conmigo su tiempo, experiencias en la escuela y de la vida. En particular a los biólogos marinos: Juan, Aldo, Luis, Victor, Jesus, Alfredo, Lalo, Ali, Paco-Lalo, Alejandro, Moises, Mario, Alberto y Fransisco; así como también a las biólogas: Adriana, Xochitl, Angélica, Norma, Silvia, Ericka y Jackeline, que naufragaron junto conmigo en la isla más pequeña del mundo y que gracias a ello formamos un grupo muy especial.

A mi gran amiga Miriam Ortiz, por los breves momentos que hemos compartido y por haberme presionado para terminar este trabajo.

A mis maestros: Joséfina, Rafael, Saul Flores y Sergio Chazaro por el apoyo que me otorgaron en las primeras etapas de la carrera.

Al Dr. Javier Alcocer y a todos los profesores que me impartieron clases de limnología, por su apoyo y enseñanzas desde la ultima etapa de la carrera hasta el termino de este trabajo. En general a todos los profesores que contribuyeron en mi formación profesional, simplemente "muchas gracias".

A los compañeros del Proyecto CYMA: Por haber compartido su espacio de trabajo y por sus consejos prácticos.

Al Dr. Alfonso Lugo y a la Dra. Ma. del Rosario Sanchez por
su sencillez, gran calidad humana y académica.

**EN LA NAVE TIERRA NO EXISTEN PASAJEROS, TODOS SOMOS
TRIPULANTES.**

INDICE

	Pag.
I.- RESUMEN	1
II.- INTRODUCCION	2
III.- OBJETIVOS	4
IV.- ANTECEDENTES	5
V.- UBICACIÓN Y CARACTERISTICAS AMBIENTALES DEL LAGO DE ALCHICHICA	7
VI.- MATERIAL Y METODOS	9
Colecta y transporte de los organismos	9
Identificación de las especies del plancton	9
Desarrollo de cultivos de organismos	10
Metodología de la experimentación	12
VII.- RESULTADOS Y DISCUSION	17
Experimentos de consumo sobre un cultivo de algas mixtas del lago Alchichica por el copépodo <i>L. novamexicanus</i>	17
Experimentos de filtración sobre un cultivo mixto de algas del lago Alchichica por el copépodo <i>L. novamexicanus</i>	24
Experimentos de depredación de rotíferos por <i>L. novamexicanus</i>	28
Densidad poblacional de <i>B. rotundiformis</i> alimentado con diferentes concentraciones de <i>Chlorella vulgaris</i>	29
Competencia por el alimento entre las dos especies de rotíferos del lago Alchichica	32
VIII.- IMPORTANCIA ECOLOGICA DE LOS EXPERIMENTOS	36
IX.- CONCLUSIONES	38
X.- REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	40
XI.- ANEXO I (Fotografías de los organismos)	46

RESUMEN

Hasta hace algunos años se pensaba que las cadenas tróficas del plancton, tanto en ambientes epicontinentales como marinos, eran lineales y sencillas. Apartir del surgimiento del concepto de "circuito microbiano" a principios de los 80'S, se enriqueció y complicó el panorama de las redes tróficas planctónicas. En la actualidad se está descubriendo la gran capacidad y amplitud del espectro trófico de ciliados, rotíferos y microcrustáceos, debido a la complejidad existente entre estos grupos y e pico y fitoplancton.

La evaluación del espectro trófico, junto con la medida de tasas de consumo, tasas de filtración, tasa intrínseca de crecimiento y competencia entre los organismos, permite dilucidar algunas de las relaciones tróficas que suceden en un lago. Con el objetivo de cuantificar las tasas de consumo y filtración, así como depredación, competencia e interacciones tróficas, se utilizaron especies planctónicas del lago cráter de Alchichica.

Dentro de los grupos que caracterizan al zooplancton del lago de Alchichica, se encuentra el copépodo diaptomido *Leptodiaptomus novamexicanus*, que en un cultivo mixto de algas del mismo lago, mostró una gran preferencia hacia la clorofita *Monoraphidium minutum*, consumiendo entre 515 y 608 cel ind⁻¹ h⁻¹ y filtrando 3.07 ml ind⁻¹ h⁻¹ en los primeros 15 minutos, disminuyendo la filtración hasta 0.97 ml ind⁻¹ h⁻¹ al termino de 1 h; además, pudo consumir constantemente a una diatomea filamentosa como *Chaetoceros elmorei* (204 cel ind⁻¹ h⁻¹), filtrando en los primeros 15 minutos 3.32 ml ind⁻¹ h⁻¹. No obstante también se observo una disminución en el filtrado hasta 0.82 ml ind⁻¹ h⁻¹ al termino de 1 hora; Se encontró que la diatomea central *Cyclotella choctawhatcheana* fue poco consumida (menos de 25 cel ind⁻¹ h⁻¹) atribuyéndolo a una posible sedimentación de la misma, encontrando tasas de filtración más bajas con respecto a las anteriores, ya que a los 15 minutos filtró 0.61 ml ind⁻¹ h⁻¹ para posteriormente disminuir hasta 0.12 ml ind⁻¹ h⁻¹. Mientras que las colonias de cianobacterias *Microcystis* sp. también fueron consumidas por *L. novamexicanus*, reflejandose el consumo en la disminución del biovolumen ya que a los 15 minutos consumo 2412 µm³ ind⁻¹ h⁻¹, a los 30 minutos consumo 7526 µm³ ind⁻¹ h⁻¹ y despues de una hora consumo 9900 µm³ ind⁻¹ h⁻¹, y debido a qué esta cianobacteria se presentó como organismo colonial, la tasa de filtración no pudo ser calculada.

Mientras que las preferencias alimenticias de esté copépodo no demostraron que sea un organismo depredador de rotíferos, ya que no pudo consumir a *Brachionus rotundiformis* en diferentes lapsos de tiempo, con un periodo máximo de 24 h.

Por otra parte se corroboró la dieta alimentaria del rotífero *B. rotundiformis* sobre la clorofita *Chlorella vulgaris* afirmando que con la concentración de alimento de 2 x 10⁶ cel ml⁻¹ se obtiene una mayor tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r = 1.49). Esta tasa es mayor a la obtenida en otros estudios usando otras especies de *Brachiounus*.

Se encontró que *B. rotundiformis* resultó mejor competidor que *Hexarthra jenkiniae* en el experimento de competencia por la cianobacteria *Synechocystis* sp., aunque la especie de menor crecimiento nunca resultó totalmente eliminada, llegándose a observar que la r calculada para cada especie, siempre fue mayor para *B. rotundiformis*, incluso en los experimentos en que su número inicial fue menor al de *H. jenkiniae*.

INTRODUCCION

Las aguas continentales cubren menos de un 2% de la superficie de la Tierra, constituyendo una porción pequeña con relación a la oceánica, pero con la característica de presentar períodos de renovación mucho más rápidos (Wetzel 1983).

Los cuerpos de agua lénticos epicontinentales, principalmente lagos y embalses, constituyen entidades aptas para el establecimiento de ecosistemas acuáticos complejos en donde habitan diversos grupos de organismos. Los organismos son influenciados por múltiples factores físicos, químicos y geológicos que interactúan con flujos de nutrimentos, metabolismo energético, drenaje y biota entre otros, creándose así condiciones muy particulares en cada uno de ellos (Wetzel 1983; Suárez-Morales et al 1996). En la mayoría de los cuerpos de agua naturales, existe una amplia abundancia y diversidad de fauna acuática, la cual, según su hábitat, se agrupa en asociaciones tales como el necton (organismos que nadan libremente en la columna de agua), bentos (organismos asociados a sustratos) y plancton (organismos flotantes incapaces de contrarrestar a las corrientes).

En los cuerpos de agua, el plancton tiene una gran importancia debido a que los productores primarios que lo constituyen aportan una significativa cantidad de la producción. La otra fracción del plancton está constituida por organismos heterótrofos que consumen fundamentalmente a los productores primarios (Wetzel 1983; Margalef 1983).

El plancton es la comunidad que vive suspendida en el seno del agua. Los organismos planctónicos en general se caracterizan por su pequeño tamaño, que varía desde unos pocos micrómetros hasta unos milímetros (González de Infante 1988; Margalef 1983). El plancton se divide en dos grupos: el fitoplancton y el zooplancton. Este último es un elemento importante en la transmisión de la energía acumulada por el fitoplancton, bacterias y detritus hacia otros niveles tróficos superiores (como los peces) y está representado principalmente por protozoos, rotíferos y crustáceos (también denominados microcrustáceos, de acuerdo con su tamaño); dentro de estos últimos se ubican los cladóceros, ostrácodos y copépodos, por lo que se considera a este grupo como el más representativo del plancton de las aguas dulces (Margalef 1983; González de Infante 1988).

Durante largo tiempo se pensó que las cadenas tróficas del plancton eran muy sencillas y estaban constituidas por productores primarios (fitoplancton), consumidores primarios

(zooplancton) y consumidores secundarios (generalmente peces). Sin embargo, esta visión ha cambiado en los últimos 20 años y ahora se sabe que las relaciones tróficas pláncticas pueden ser muy complejas y que en ellas los microorganismos, como bacterias y protozoos, tienen un papel de gran importancia (Gifford 1991; Azam et al. 1983; Weisse 1990). El concepto de "circuito microbiano" ha modificado notablemente la visión de las relaciones tróficas pláncticas. La capacidad de consumo del mesozooplancton sobre grupos adicionales al fitoplancton también ha sido objeto de estudio en los últimos años. Los cladóceros, copépodos y rotíferos pueden consumir bacterias, algas, flagelados heterótrofos y ciliados en proporciones variables (Laybourn-Parry 1994).

Detrás de cualquier evaluación de la productividad de los animales están su alimento y sus relaciones tróficas con los autótrofos y con los demás animales. Esto se ha visto reflejado en trabajos sobre las actividades alimentarias específicas, productividad secundaria, adaptaciones conductistas y las interacciones biológicas entre los depredadores y sus presas y entre las algas y los herbívoros (Cole 1979; Wetzel 1983).

La complejidad descubierta hasta ahora ha obligado a revisar los criterios de productividad secundaria existentes. Dentro de este contexto, el cálculo de tasas de consumo entre diferentes grupos del plancton es de gran importancia para conocer la magnitud de las transferencias energéticas y cuantificar la producción secundaria (Edmondson y Winberg 1971). Otro tipo de experimentos resultan de utilidad para conocer cómo crece una población con diferentes disponibilidades de alimento o que tan eficientes son dos especies cuando compiten por el mismo recurso alimenticio.

Lo anterior justifica la realización del presente trabajo, que tiene como objetivo el estudio de ciertos aspectos ecológicos (depredación, competencia, crecimiento poblacional) e interacciones tróficas (tasas de consumo, selectividad del consumo) entre algunos de los componentes del plancton de un lago salino. Los lagos salinos, a pesar de ser ampliamente distribuidos en todo el mundo, además de ser muy numerosos e importantes, no han atraído la atención de los limnólogos (Alcocer y Williams 1993). Desde la perspectiva ecológica poseen atributos que los convierten en sitios muy adecuados para la investigación, pues generalmente son ecosistemas con baja riqueza específica, presentan reducida heterogeneidad de hábitat, delimitación precisa del sistema y un sistema de relaciones tróficas simplificado (Williams 1972, 1981). Estas condiciones facilitan la realización e interpretación de investigaciones como la presente.

OBJETIVOS

Objetivo General.

Realización de experimentos ecológicos en el laboratorio, de consumo, depredación y competencia con organismos del plancton de un lago salino.

Objetivos particulares.

-Evaluación del consumo de un cultivo mixto de algas del Lago de Alchichica, por el copépodo *Leptodiptomus novamexicanus*.

-Evaluación del consumo del rotífero *Brachionus rotundiformis* por el copépodo *Leptodiptomus novamexicanus*.

-Evaluación del crecimiento poblacional de *Brachionus rotundiformis*, con cuatro diferentes concentraciones de alimento (la clorofita *Chlorella vulgaris*)

-Evaluación de la competencia por el alimento (la cianobacteria *Synechocystis* sp.) entre los rotíferos *Brachionus rotundiformis* y *Hexarthra jenkinae*.

ANTECEDENTES

Los estudios acerca del consumo que realizan los organismos del zooplancton sobre el fitoplancton y otros grupos acuáticos han sido objeto de interés para los limnólogos desde hace mucho tiempo debido a que son una de las formas en que es posible realizar estimaciones de la producción secundaria de un cuerpo de agua (Edmondson y Winberg 1971).

Entre los estudios más recientes se encuentra el descubrimiento de la capacidad que tienen los cladóceros de gran tamaño para modificar la composición de la comunidad planctónica de un lago mediante su efecto trófico, al filtrar agua por medio de sus apéndices (Knoechel y Holtby 1986).

Para el caso de los rotíferos las investigaciones han confirmado la capacidad de consumo que tienen sobre protistas flagelados y ciliados (Arndt 1993); los copépodos calanoideos, muchos de los cuales se consideraban estrictamente herbívoros, pueden llegar a consumir bacterias, protozoos, e inclusive rotíferos (Williamson y Butler 1986).

Otros trabajos se han realizado respecto a interacciones, depredación y conducta de las presas en el zooplancton, como los de Kerfoot (1977), Li y Li (1979), Williamson (1987), Wooster (1994), quienes estudiaron las interacciones depredador-presa, impacto de los depredadores, así como conductas de escape o defensa por parte de las presas; el de Gliwicz (1994) quién no solo estudio los efectos de los depredadores hacia sus presas, sino también las interacciones, observando además la vulnerabilidad de cada una de las presas en un estanque pequeño. En lo que respecta a las interacciones entre organismos del fitoplancton y del zooplancton Paffenhöfer y Holly (1986) y DeMott (1988) observaron que los copépodos se pueden alimentar tanto de partículas algales grandes o segregaciones de células de las mismas, o que pueden cambiar de alimento cuando este ya no es abundante.

Mayzaud y Poulet (1978) encuentran una relación lineal entre cinco especies de copépodos y la concentración de partículas de alimento, por lo que estas evidencias son el soporte de que la velocidad de alimentación es directamente proporcional a la concentración de alimento. Strickler (1982) observó la preferencia y velocidad de consumo de algas por copépodos calanoideos, encontrando que aumenta la probabilidad de captura al mover la posición de su cuerpo, así como también detectan algas a grandes distancias por medio de quimiorreceptores. DeMott y Desiree (1991) miden la velocidad de consumo de cinco copépodos de agua dulce, demostrando la hipótesis de que éstos organismos utilizan

quimiorreceptores y mecanorreceptores para detectar su alimento, mencionando además que tres copépodos diaptomidos muestran una alta velocidad de consumo en concentraciones bajas de alimento.

Bartram (1980) y Kerfoot y Kirk (1991) observan que copépodos neríticos, diaptomidos y cladóceros muestran una afinidad de selección por partículas de 20 a 80 μm , presentando una discriminación hacia las más pequeñas. Summer y Dodson (1983) proponen un modelo dimensional para demostrar la interacción entre la calidad del alimento y la abundancia en las interacciones competitivas entre copépodos calanoideos y *Daphnia*.

Sheldon et al. (1986) realizaron un experimento de consumo de alimento, con flagelados, ciliados y copépodos durante un tiempo de 12 días en un pequeño ecosistema cerrado, observaron que en un período de cuatro días las poblaciones de los tres organismos se redujeron a la mitad y que durante este tiempo la transferencia de energía de las presas hacia el depredador fue de un 30-40% de eficiencia.

Gilbert (1989a) mostró que la acción de *Daphnia pulex* en una comunidad natural puede reducir rápidamente su abundancia, y por tanto alterar la estructura de las poblaciones de rotíferos y ciliados.

Otros trabajos existentes sobre la alimentación de copépodos son los de Burns y Hegarty (1994), quienes utilizaron copépodos herbívoros y cianobacterias como alimento, valorando la calidad alimenticia de cada una de ellas. Kirsten y Finn (1987) (en DeMott y Moxter 1991), encuentran un elevado consumo de algas mixtas por el copépodo *Eudiaptomus graciloides* en el Lago Esrom. Fulton y Paerl (1987) encuentran que durante el afloramiento de *Microcystis aeruginosa* la población de cladóceros de cuerpo grande disminuye, pero la población de organismos zooplanctónicos más pequeños se mantiene.

En lo referente a los rotíferos, existen varios trabajos sobre la alimentación y depredación de ellos, sin embargo la gran mayoría de los trabajos se enfoca hacia la acuicultura, trabajando principalmente con rotíferos del género *Brachionus*, tal es el caso de *Brachionus plicatilis* especie que ha sido muy estudiada. Por ejemplo, se ha descrito su ciclo de vida por diversos autores (Korstad et al. 1989) y la asociación con parámetros físico-químicos (Miracle y Serra 1989) y la limitación de alimento (Duncan 1989). En acuicultura, esta especie se ha sometido a diferentes dietas con distintos tipos de algas para incrementar su densidad poblacional en lapsos cortos (Hirayama et al. 1989; Routhaupt 1990a, 1990b y 1990c). Cabe mencionar que *Brachionus rotundiformis* era conocido hasta hace algunos años como

Brachionus plicatilis variedad Ch, existiendo algunos trabajos como los de Castellanos-Páez et al.(1999) donde se describe la biología y cultivo de *Brachionus plicatilis* variedades Ch y G.

UBICACIÓN Y CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DEL LAGO DE ALCHICHICA

El lago cráter de Alchichica se encuentra dentro del Estado de Puebla, en la cuenca de oriental, y se localiza entre las coordenadas $97^{\circ} 24' 00''$ de longitud Oeste y $19^{\circ} 24' 13''$ de latitud Norte, a una altitud de 2345 m.s.n.m. Se encuentra ubicado en los Llanos de San Juan, una meseta lacustre al norte de la planicie poblana. Como características generales, el lago presenta una longitud máxima de 1733 m, una profundidad máxima de 64.6 m, un perímetro de 5.06 Km, un área de 1.81 Km^2 . (Arredondo et al. 1983). Los lagos cráter o maars (del alemán maare, embudo explosivo), son formados por explosiones subterráneas que crearon márgenes bajas pero dejaron poca escoria y material de lava (Cole 1979). En cuanto a parámetros físicos y químicos que se han determinado para este lago, destacan: la alcalinidad total de 20.85 mM CaCO_3 , un pH básico de 8.6 a 9.0, una conductividad (K_{25}) de $130000 \mu\text{s cm}^{-1}$ y una salinidad de alrededor de 8.5 gl^{-1} (Vilaclara et al. 1993; Lugo et al. 1999)



Figura 1. Localización geográfica del Lago de Alchichica

MATERIAL Y METODOS

1. Colecta y transporte de los organismos.

Se efectuaron visitas al Lago de Alchichica con el objetivo de coleccionar organismos pláctonicos. Para recolectar fitoplancton y zooplancton, se realizaron arrastres, utilizando una red para zooplancton con una apertura de malla de 112 μm (copépodos y rotíferos) y una red para fitoplancton de 20 μm de apertura. Los arrastres se realizaron en la zona central del lago tal como se muestra en la Figura 1. Para realizar los arrastres, se utilizó una lancha con motor fuera de borda.

Adicionalmente, se obtuvieron organismos más pequeños del zooplancton empleando el filtrado de muestras obtenidas a diferentes profundidades dentro de la zona fótica (3, 5, 10 y 15 m). Estas muestras se extrajeron mediante una botella Niskin de 6 l de capacidad y el agua fue filtrada a través de un tamiz de 54 μm .

Los organismos colectados tanto en los arrastres como con la botella se colocaron en envases de 4 l de capacidad a los cuales se les agregó agua del mismo lago hasta completar $\frac{3}{4}$ de su capacidad para mantener una adecuada concentración de oxígeno (Boltovskoy 1981). Los envases se colocaron a la sombra y a temperatura ambiente y en estas condiciones se transportaron al laboratorio de Limnología de la E.N.E.P. Iztacala.

Una vez en el laboratorio, el recipiente con el arrastre de fitoplancton se destapó y se colocó a temperatura ambiente con luz moderada. El arrastre de zooplancton se dividió en dos partes iguales. Una de ellas se destapó y se colocó en un lugar sombreado y a temperatura ambiente. La otra parte se dejó con el recipiente destapado pero guardado en una cámara fría (4° C) en oscuridad. A partir de los organismos colectados mediante los arrastres de zooplancton se iniciaron y mantuvieron cultivos de rotíferos (2 especies), mientras que los copépodos (1 especie) sólo fueron mantenidos vivos. Todos estos organismos se alimentaron con un cultivo de la clorofita *Chlorella vulgaris* el cual fue preparado previamente.

2. Identificación de las especies

Se llevó a cabo la identificación y corroboración de los organismos del plancton, mediante la ayuda de claves taxonómicas. Para zooplancton: Pennak (1978), Ruttner-Kolisko (1974) y Wilson y Yeatman (1959) y Koste (1978). En este caso se identificaron 3 especies: los rotíferos *Brachionus*

rotundiformis Tschugunoff, 1921 y *Hexarthra jenkiniae* (De Beauchamp, 1932) y el copépodo calanoideo *Leptodiptomus novamexicanus* (Herrick, 1895)

Para el fitoplancton la identificación se basó en las descripciones de Oliva (2001) y adicionalmente se contó con el apoyo de la M. en C. Guadalupe Oliva y la Biól. María de los Ángeles García.

Para el primer objetivo, se identificaron las especies de fitoplancton presentes en el cultivo mixto. Las especies presentes en el cultivo fueron: las diatomeas *Chaetoceros elmorei* y *Cyclotella choctawhatcheeana*, la clorofita *Monoraphidium minutum* y la cianobacteria colonial *Microcystis* sp.

3. Desarrollo de cultivos de organismos

3.1. Cultivo de *Chlorella vulgaris*.

La clorofita unicelular *C. vulgaris* se cultivó con la finalidad de utilizarla como fuente de alimento para lograr el mantenimiento y crecimiento en el laboratorio de los organismos del zooplancton. El cultivo de la microalga se inició mediante la donación de una alícuota de 50 ml del acuario de la E.N.E.P. Iztacala, con una concentración de más de 0.33×10^6 células ml^{-1} . Esta especie fue aislada del aire y tiene el registro CL-V-3 en el CICESE de Ensenada, B.C.N. El inóculo se propagó en medio basal de Bold (Becker 1986), llevando a cabo varios cultivos, colocándolos en frascos transparentes de 500 ml, puestos en una cámara de incubación a una temperatura de 20 ± 5 °C iluminados con luz fluorescente del tipo luz de día con un fotoperíodo de 12 h luz y 12 h oscuridad (Controlador de tiempo marca INTERMATIC TIME ALL, modelo SB111) y con aireación constante (Hirayama et al. 1989; Miracle y Serra 1989; Castellanos-Páez et al. 1999).

Mediante adiciones paulatinas de agua de Alchichica se logró que *C. vulgaris* creciera adecuadamente en estas condiciones hiposalinas. Al inicio de la realización de los experimentos esta alga era cultivada en una mezcla de agua salina de Alchichica y medio basal de Bold de 3:1

Cabe mencionar que durante el cultivo de la clorofita, se realizaron cuantificaciones diarias de la densidad durante un período de 20 días, para establecer las densidades por día, y de ésta manera conocer la concentración óptima de cosecha, considerando las fases medias o finales del crecimiento logarítmico, antes del comienzo de su declinación (Boltovskoy 1981). Las cuentas se realizaron por medio de una cámara de Neubauer para densidades mayores a 1×10^6 células

ml⁻¹ y mediante una cámara de Palmer-Maloney para densidades menores (Wetzel y Likens 1979) con el empleo de un microscopio óptico con contraste de fases (Marca ZEISS, mod. 47 30 11-9901). También se realizaron evaluaciones cualitativas considerando el color del cultivo.

Para cosechar el alga se introdujeron los frascos de cultivo a una cámara fría a 4 °C y en oscuridad para favorecer la sedimentación de las algas. Una vez sedimentadas, se retiró el sobrenadante y las algas cosechadas se extrajeron con una pipeta.

3.2. Cultivo de algas mixtas del fitoplancton del lago Alchichica.

Para desarrollar el cultivo de las algas mixtas del lago de Alchichica, se realizaron tres filtrados (1 l cada uno), del arrastre original de fitoplancton. Para filtrar se utilizó un equipo de filtración Millipore y filtros de membrana (tipo HVLP) de 0.45 µm de apertura de poro; una vez concentradas las algas en los filtros, éstos se enjuagaron en 350 ml de agua del lago previamente filtrada (filtro Millipore tipo GSWP 0.22 µm de apertura), agregando 100 ml de medio basal de Bold (Becker 1986) para favorecer el crecimiento de las algas. La mezcla de agua, algas y medio de cultivo se colocó en frascos transparentes de 500 ml de capacidad los cuales se introdujeron en una cámara de incubación con condiciones de temperatura e iluminación iguales a las mencionadas en el cultivo de *C. vulgaris*. Los cultivos fueron revisados regularmente con un microscopio para observar el crecimiento algal.

3.3. Cultivo de *Synechocystis* sp.

A partir de algunos de los intentos de cultivo de algas mixtas, en realidad se obtuvieron cultivos prácticamente monoxénicos de la cianobacteria unicelular *Synechocystis* sp. A partir de éstos, se realizaron cultivos monoxénicos tomando algunos inóculos y sembrándolos en agua de Alchichica previamente enriquecida con nitrógeno (1.8 g l⁻¹ de NaNO₃) y fósforo (0.45 g l⁻¹ como NaH₂PO₄.H₂O)

3.4. Cultivo de rotíferos.

Los rotíferos *Brachionus rotundiformis* y *Hexarthra jenkiniae*, fueron separados a partir de los arrastres de zooplancton mediante un microscopio estereoscópico y una micropipeta. Entre 50 y 100 individuos de cada especie fueron colocados en frascos transparentes de 1 l, aclimatados a temperatura ambiente, y con un volumen constante de agua (750 ml de agua del lago), siendo alimentados periódicamente (cada tercer día) con *Chlorella vulgaris*; dependiendo de su

concentración, (por ejemplo, de un cultivo de algas con una concentración de 1×10^6 células ml^{-1} , se usaron 3 ml por cada 250 ml de agua en que se encontraban los rotíferos) (Pavón 1993).

3.5. Cultivo de copéodos

Se intentó cultivar a la especie de copéodo calanoideo de Alchichica *Leptodiptomus novamexicanus*. Con este fin se separaron hembras y machos del arrastre y se colocaron en envases de vidrio de 1 l de capacidad, siendo alimentados con *C. vulgaris*. Sin embargo, este método no dió resultado pues los organismos no sobrevivieron más de tres días. En cambio, se observó que esta especie sobrevivía mucho más tiempo cuando se colocaba en una temperatura de 4 °C. Por lo anterior, se decidió buscar al menos la sobrevivencia de los organismos por lo que fueron puestos en una cámara fría y alimentados con *C. vulgaris*. Siguiendo este método se logró que los organismos sobrevivieran hasta 45 días aunque no se reprodujeron.

4. Metodología de la experimentación

4.1. Tasa de consumo y filtración de *L. novamexicanus* sobre el cultivo mixto de algas del lago de Alchichica.

Para evaluar el consumo de un cultivo mixto de algas del fitoplancton de Alchichica por el copéodo *L. novamexicanus* inicialmente se evaluó la concentración (cél ml^{-1}) de cada especie en el cultivo. Considerando lo anterior, se tomaron 16 ml del cultivo de algas mixtas y se agregaron 32 ml de agua del lago previamente filtrada. Los tiempos evaluados de consumo fueron 15, 30, y 60 min; preparándose además una serie control. En cada caso se realizaron tres réplicas. En cada réplica se colocaron 3 hembras adultas (previamente colocadas en agua del lago sin alimento por un período de 2 horas) en 4 ml de agua. Al término de cada tiempo se fijaron las réplicas con dos gotas de acetato de lugol, para posteriormente ser contadas mediante una cámara de Palmer-Maloney y un microscopio óptico con contraste de fases (contando 30 campos) para calcular la concentración remanente de algas por especie.

Inicialmente se calculó la concentración celular de cada especie de fitoplancton del cultivo mixto. La clorofita *M. minutum* presentó la mayor densidad al iniciar el experimento ($864 \text{ cel } \text{ml}^{-1}$), seguida por la diatomea filamentosa colonial *C. elmorei* ($334 \text{ cel } \text{ml}^{-1}$), mientras que la diatomea central *C. choctawhatcheeana*, presentó una densidad inicial de $172 \text{ cél } \text{ml}^{-1}$, ocupando el tercer lugar en densidad inicial dentro del cultivo. Siguiendo con el conteo de células, *Microcystis*

sp. se presentó como un organismo colonial y por ello sólo se obtuvo el número de colonias por ml^{-1} presentando al inicio del experimento 15 colonias ml^{-1} . En este caso se calculó el biovolumen presente de la especie, siendo el valor inicial de $34250 \mu\text{m}^3$.

Las tasas de consumo y filtración se obtuvieron de acuerdo con las formulas que aparecen en Edmonson y Winberg 1971:

$$\text{Tasa de consumo} = \frac{(C_{in} - C_{fin})V}{N}$$

Donde C_{in} es la concentración inicial a un tiempo 0 y C_{fin} es la concentración al final del tiempo x; V es el volumen de agua por animal y N el número de organismos. Los resultados se expresan como células por ind por hora. Mientras que la tasa de filtración (F), se expresa en ml filtrados por individuo por hora.

$$\text{Tasa de Filtración (F)} = V \frac{\log C_0 - \log C_t}{0.4343 \times t}$$

Donde V es el volumen de agua por animal, C_0 es la concentración inicial de alimento y C_t la concentración final a un tiempo x, después de la exposición de los animales hacia el alimento, 0.4343 es un factor constante y t el tiempo que duró el experimento.

Para el caso de *Microcystis* sp. únicamente se calculó el consumo por medio de la variación en el biovolumen, pues no resultó posible cuantificar el número de células individuales por colonia (Edmondson y Wingber 1971). A partir de esta información se obtuvieron la tasa de consumo y la tasa de filtración para el copépodo *Leptodiptomus novamexicanus* sobre algunas de las especies del fitoplancton de Alchichica. Cabe mencionar que el conteo de células fue necesario para evaluar el consumo de algas debido a que es uno de los varios métodos empleados para obtener la tasa de consumo de algas y tasa de filtración (Edmondson y Winberg 1971).

Los resultados obtenidos para cada especie de fitoplancton fueron tratados por separado, haciendo comparaciones entre las especies utilizadas, calculando además el biovolumen consumido de cada especie en cada tiempo (Cuadro 1), mediante el método de aproximación a una forma geométrica (Vollenweider 1969, Strathmann 1967). De esta manera se trató de establecer la posible preferencia del copépodo *L. novamexicanus* por el consumo de alguna especie en particular.

Los métodos aplicados para obtener las tasas de consumo y tasas de filtración son aplicables tanto a mezclas de especies como a una sola especie en una mezcla, o a una especie por separado (Edmondson y Winberg 1971).

4.2. Depredación de *L. novamexicanus* sobre *B. rotundiformis*

Para lograr el segundo objetivo se realizó un experimento enfocado hacia la determinación de la posible depredación de rotíferos por *L. novamexicanus*, basándose en las observaciones de Williamson y Butlert (1986) acerca del consumo de rotíferos por parte de algunos copépodos calanoideos tradicionalmente considerados como filtradores. Se llevó a cabo utilizando como presa a *B. rotundiformis*. Tomando en cuenta las densidades de rotíferos en el lago, se colocaron tres rotíferos en 3 ml de agua del lago, agregando inmediatamente un copépodo. Inicialmente se evaluaron tiempos de contacto muy cortos (0.5, 1 y 1.5 min). Al no observarse consumo, se emplearon paulatinamente tiempos mayores (2, 4, 6 8 y 10 min; 10, 15, 30 y 60 min). Finalmente, se alargó el tiempo de contacto hasta un máximo de 24 h. En todos los casos se realizaron tres réplicas de cada tiempo. Al transcurrir el lapso de contacto de cada réplica, los organismos se fijaron añadiendo dos gotas de formol al 40 % para interrumpir el consumo.

4.3. Crecimiento poblacional de *B. rotundiformis* con 4 diferentes concentraciones de *Chlorella vulgaris*

Un tercer experimento se realizó analizando el efecto de cuatro diferentes concentraciones de alimento (*Chlorella vulgaris*) sobre el crecimiento poblacional del rotífero *Brachionus rotundiformis*.

Las concentraciones de alimento evaluadas fueron 0.5×10^6 , 1×10^6 , 1.5×10^6 , y 2×10^6 células ml^{-1} , en un periodo aproximado de dos semanas. Se realizaron tres réplicas para cada concentración. En frascos de vidrio de boca ancha de 125 ml de capacidad se colocaron 40 ml de agua filtrada del lago y 20 rotíferos. A partir de la evaluación de la densidad del cultivo de *Chlorella vulgaris*, se tomó el volumen necesario para tener las concentraciones establecidas.

La concentración de alimento se mantuvo constante cambiando diariamente el agua del cultivo y sustituyéndola por agua fresca con la concentración de alimento adecuado.

Se realizaron cuentas diarias de los rotíferos vivos, utilizando pipetas de punta y un microscopio estereoscópico. Con los datos obtenidos se calculó la tasa intrínseca de crecimiento de la población o "r", la cual se obtiene mediante la siguiente fórmula.

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

$$r = \ln(N_t) - \ln(N_{t-1})$$

Donde r es la tasa intrínseca de crecimiento de la población por día y N_{t-1} el número de animales en un día consecutivo (Rothhaupt 1990a), para cada uno de los grupos experimentales. A partir de las densidades diarias de las réplicas, se calculó el promedio diario para cada lote y su respectivo error estándar (Hirayama et al. 1989; Castellanos-Páez et al. 1999).

4.4. Competencia por *Synechocystis* sp. entre los rotíferos *B. rotundiformis* y *H. jenkinæ*.

Un cuarto experimento se llevó a cabo, evaluando la competencia por el alimento (la cianobacteria unicelular *Synechocystis* sp.), entre *Brachionus rotundiformis* y *Hexarthra jenkinæ*.

El cultivo monoxénico de esta cianobacteria se obtuvo a partir de muestras de agua del lago de Alchichica a las cuales se les adicionaron nutrimentos (básicamente N y P) y se mantuvieron en condiciones similares a las ya descritas para el cultivo de *Chlorella vulgaris*.

Para la realización del experimento se separaron de los cultivos previos 150 rotíferos de cada especie y se formaron cinco grupos: grupo 1 (5 *B. rotundiformis* más 15 *H. jenkinæ*), grupo 2 (15 *B. rotundiformis* más 5 *H. jenkinæ*), grupo 3 (10 organismos de cada una de las especies mencionadas), así como dos grupos controles (20 organismos de cada especie por separado); cada uno de los grupos contó con tres réplicas (20 rotíferos totales por réplica), alojándolos en frascos transparentes con 20 ml de agua filtrada del lago de Alchichica; estos organismos se mantuvieron a temperatura ambiente y fueron alimentados con una densidad constante de 10 000 cél ml⁻¹ de *Synechocystis*.

La selección de la densidad tomó en cuenta las densidades de esta especie observadas en el lago (Oliva 2001). La duración del experimento fue de aproximadamente 22 días para observar las 4 fases de la curva de crecimiento de la población, como lo mencionan Yúfera y Navarro (1995), así como para poder comparar las tasas máximas de crecimiento de las poblaciones de ambos organismos y de esta forma mostrar si hubo o no, competencia o interacciones por el recurso alimenticio (Rothhaupt 1988; Gilbert 1989b). Se realizaron diariamente cuentas de rotíferos en cada recipiente para observar el crecimiento poblacional y de esta manera calcular la tasa intrínseca de crecimiento poblacional para cada una de las especies; como lo menciona Rothhaupt (1990a), cabe

señalar que la formula empleada para este calculo fue anteriormente descrita en el tercer experimento.

Cabe señalar que en este experimento sólo se calculó la tasa intrínseca de crecimiento a partir del promedio de las réplicas experimentales. Los resultados se obtuvieron a partir de 5 grupos experimentales, modificando el modelo propuesto por Rothhaupt (1988), debido a que en este experimento se pusieron a los organismos tanto en estado de equilibrio como en desequilibrio, en una relación 1:1, 3:1 y 1:3. Estas relaciones fueron necesarias para tener una mejor visión al respecto y poder hacer una mejor inferencia sobre lo que puede ocurrir en un sistema natural y si es que las 2 poblaciones se mantienen dentro de una misma asociación o alguna de ellas desaparece debido a la competencia e interacciones causadas por la alimentación (Rothhaupt 1988, Gilbert 1989a).

Los resultados obtenidos a partir de sus tratamientos estadísticos, fueron graficados mediante el programa Harvard Graphics para Windows 98; los errores estándar fueron calculados con el paquete estadístico Statgraphics Versión 5.0 (1991)

RESULTADOS y DISCUSION

1) Cálculo de tasas de consumo y tasas de filtración de *Leptodiptomus novamexicanus* sobre un cultivo mixto de especies de fitoplancton.

1.1. Tasas de consumo de algas

La clorofita *Monoraphidium minutum* fue la especie que presentó una mayor variación en su densidad durante el experimento, disminuyendo su concentración casi a la mitad en el transcurso de una hora, ya que a los 15 minutos de haber transcurrido el experimento, la densidad disminuyó a 478 cel ml⁻¹, manteniendo densidades semejantes tanto a los 30 minutos como a los 60 minutos en donde se encontró un valor de 408 cel ml⁻¹. Estos resultados parecen señalar una preferencia del copépodo por el consumo de esta clorofita, hecho que pudo verse favorecido, además, por ser la especie con mayor densidad dentro del cultivo.

En la Figura 2a se observa que *L. novamexicanus* consumió 515 cel ind⁻¹ h⁻¹ de la clorofita *M. minutum*, equivalentes a 2593 µm³ a los 15 minutos de iniciado el experimento, siendo la tasa de consumo de algas más alta. También se observó que conforme pasó el tiempo, incrementó levemente su consumo a 533 cél ind⁻¹ h⁻¹ a los 30 minutos lo que equivale a 2688 µm³ de biovolumen, volviendo a indicar su preferencia por esta alga, existiendo además una alta selectividad en comparación con el resto del fitoplancton del cultivo mixto empleado en el experimento ya que al término de una hora siguió aumentando su consumo a 608 cél ind⁻¹ h⁻¹ equivalentes a 3064 µm³ de biovolumen.

En general se puede decir que este copépodo puede llegar a consumir esta alga entre 12000 y 15000 cél ind⁻¹ d⁻¹. Aunque la densidad de esta alga fue la más alta, el biovolumen fue menor en comparación con las demás algas empleadas en el cultivo mixto. Lo anterior se debe al pequeño tamaño de esta especie, que en promedio fue de 5.07 µm³, ya que presentó un biovolumen inicial de 17416 µm³ equivalentes a 3456 células totales calculadas para 4 ml de volumen empleado en el experimento, y conforme pasó cada tiempo experimental se notó una clara disminución a más de la mitad.

Para *C. elmorei*, que presentó la segunda densidad en el cultivo mixto, se observa que después de transcurridos los primeros 15 min la concentración disminuyó a 181 cél ml⁻¹. En los experimentos de 30 y 60 min el consumo de esta especie fue aproximadamente el mismo que a los 15 min, indicando que

el consumo se presentó únicamente durante los minutos iniciales de la exposición, ya que la densidad a los 30 min fue de 204 cél ml⁻¹ y a los 60 min fue de 181 cél ml⁻¹. Las células de *C. elmorei* se encontraron en un intervalo de tamaño de 5.5 a 10.9 µm de ancho, y de 5.7 a 13.6 µm de largo. A partir de las dimensiones celulares se calculó el biovolumen inicial y el consumido en cada uno de los tiempos experimentales. Para el tiempo cero o sin copépodos, el biovolumen total fue de 146772 µm³, siendo el biovolumen más alto dentro del cultivo mixto de algas.

L. novamexicanus consume alrededor de 204 cél ind⁻¹ h⁻¹ de *C. elmorei* (Figura 2b) equivalentes a 22411 µm³ en los primeros 15 min, manteniendo el consumo en el resto del tiempo. Se pensaba que el consumo de esta especie por el copépodo sería muy reducido debido a que el alga presenta filamentos (espinas laterales largas), los cuales sirven como defensa de la misma. Además, según Galat et al. (1981) se trata de una especie no palatable para el zooplancton. Sin embargo el promedio del tamaño encontrado de las células (ancho 8.2 µm y largo 9.65 µm) está dentro del intervalo de consumo de algas (6 a 12 µm) que de manera general han mencionado diversos autores para los copépodos herbívoros (Knoechel y Holtby 1986; DeMott y Watson 1991; Suárez-Morales et al. 1996). Esta alga fue la segunda en preferencia de acuerdo con el consumo medido.

Siguiendo el orden de la concentración inicial de células, la diatomea central *C. choctawhatcheeana* quedó ubicada en el tercer lugar en cuanto a la densidad (172 cél ml⁻¹), y a diferencia de las especies anteriores se observó una densidad constante a lo largo de los 60 minutos, con un consumo pequeño (25 cél ind⁻¹ h⁻¹) durante los primeros 15 minutos; después de 30 min el consumo fue de 13 cél ind⁻¹ h⁻¹ y a los 60 min fue de 20 cél ind⁻¹ h⁻¹. El biovolumen total calculado al inicio fue de 57104 µm³, siendo el segundo valor más alto del cultivo mixto.

En la Figura 2c se muestra la tasa de consumo sobre *C. choctawhatcheeana*, la densidad de esta especie durante el experimento de consumo prácticamente no disminuyó, lo cual puede significar que esta alga no fue consumida por el copépodo. La diatomea presenta un diámetro que varió entre 5 y 13 µm y una altura de 4 a 7.5 µm, por lo que su intervalo de tamaño parece ser adecuado para ser consumida por *L. novamexicanus* de acuerdo con lo señalado para el género *Diaptomus* por Richman et al (1977) y Mayzaud y Poulet (1978).

Se observó que la tasa de consumo fue baja en los primeros 15 minutos (25 cel ind⁻¹ h⁻¹), equivaliendo a un biovolumen de 2075 µm³; posteriormente, el consumo disminuyó a 3 células o 249 µm³ en los 30 minutos del experimento,

primeros 15 minutos ($25 \text{ cel ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$), equivaliendo a un biovolumen de $2075 \mu\text{m}^3$; posteriormente, el consumo disminuyó a 3 células o $249 \mu\text{m}^3$ en los 30 minutos del experimento, manteniéndose el consumo de estas pocas células hasta los 60 minutos.

Una fuente de error en este caso podría haber sido la sedimentación rápida de las células de la diatomea lo que habría dificultado su consumo por parte del copépodo (Edmondson y Winberg 1971). Otra explicación para el bajo consumo sería que el copépodo detectó la presencia de otras células de mayor valor alimenticio a través de quimiorreceptores (Strickler 1982).

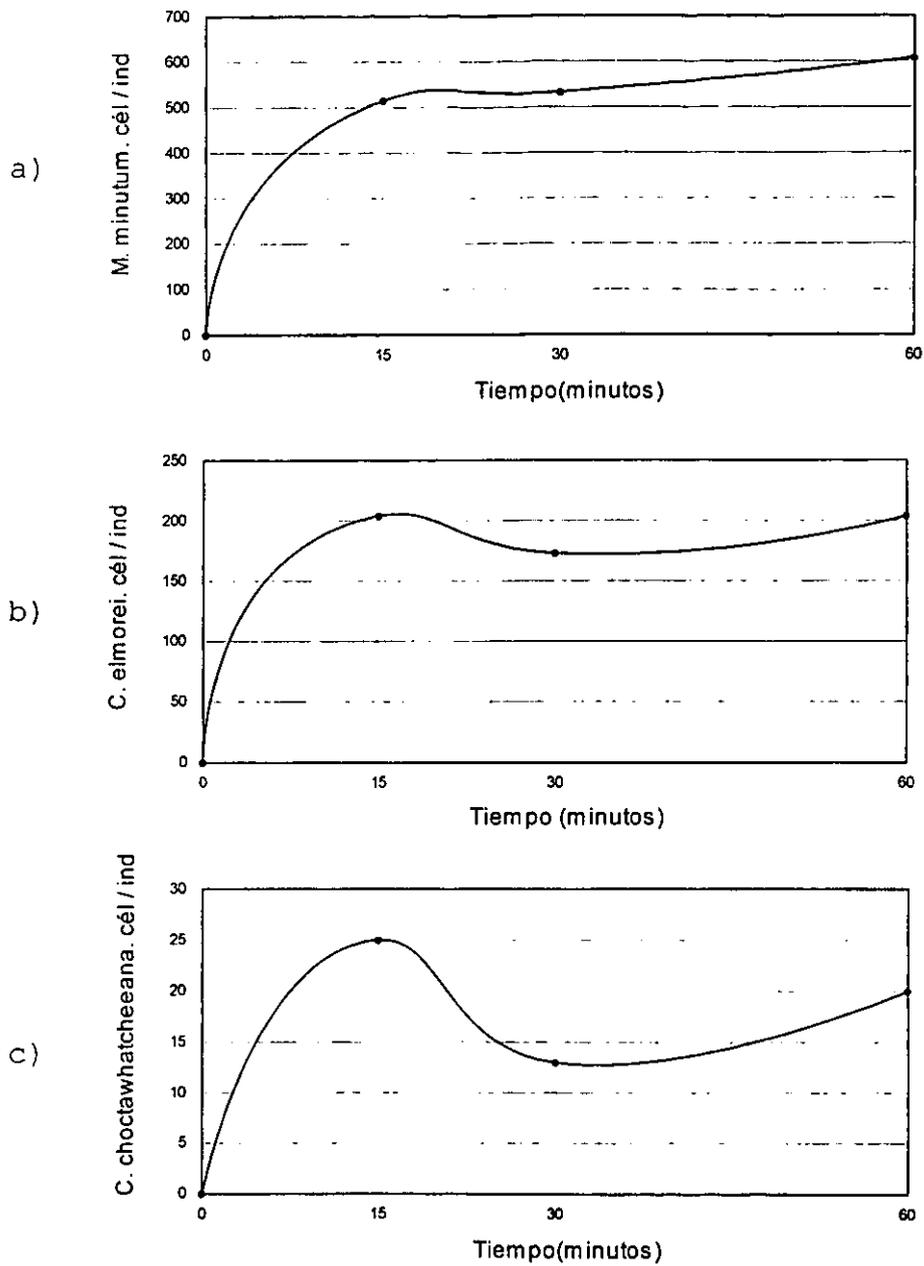


Figura 2. Tasa de consumo de *L. novamexicanus*, sobre tres especies del cultivo mixto de algas del lago Alchichica en los diferentes tiempos de exposición.

Para tener una mejor idea respecto al consumo de algas del cultivo mixto y debido a que una especie se presentó en forma colonial se procedió a calcular el biovolumen por especie fitoplanctonica, tal y como se muestra en el cuadro 1. Se observa que la cianobacteria *Microcystis* sp. presentó una importante disminución en el biovolumen, pues de 34236 μm^3 al inicio del experimento paso a 4528 μm^3 después de 1 hora, observándose un fuerte consumo sobre esta especie, y que de acuerdo a algunos autores como Petipa (1965) y O'Connors et al. 1979 (citados en Deason 1980) que han descrito que algunos copépodos pueden utilizar sus mandíbulas, maxilas y maxilípedos para capturar grandes colonias de fitoplancton. Por ejemplo *Acartia clausii* puede romper grandes colonias de *Thalassiosira gravida* o cortar cadenas de *T. noedenskiöldii*.

Cuadro I. Calculo del biovolumen consumido por *L. novamexicanus* y por especie fitoplanctonica del cultivo mixto presente en 4 ml, en los diferentes tiempos del experimento de tasas de consumo.

Fitoplancton	Biovolumen 0 min.	Biovolumen 15 min.	Biovolumen 30 min.	Biovolumen 60 min.
<i>M. minutum</i>	17416 μm^3	2593 μm^3	2688 μm^3	3064 μm^3
<i>C. elmorei</i>	146772 μm^3	22424 μm^3	19026 μm^3	22424 μm^3
<i>C. choctawhatcheeana</i>	57104 μm^3	2103 μm^3	1106 μm^3	1602 μm^3
<i>Microcystis</i> sp.	34250 μm^3	2400 μm^3	7520 μm^3	9900 μm^3

Aunque no se sabe mucho respecto a la dieta de *L. novamexicanus*, se ha observado un incremento de su densidad cuando están presentes florecimientos de diatomeas y posteriormente de cianobacterias filamentosas en el lago de Alchichica (Lugo et al. 1999). Lo anterior permite suponer que el fitoplancton consituye una parte fundamental de la dieta de esta especie. Algunos experimentos realizados por Wiackowski et al. (1994) demostraron que *L. novamexicanus* (*D. novamexicanus*) es también capaz de consumir diferentes cantidades de ciliados planctónicos.

Algunos otros registros sobre la alimentación de copépodos diaptómidos y calanoideos, mencionan que ellos son capaces de seleccionar su alimento mediante mecanorreceptores y quimiorreceptores (Strickler 1982; DeMott y Watson 1991) y consumir algas seleccionando preferentemente las de tamaño entre 15 y 20 μm (Bartram 1980 y Kerfoot y Kirk 1991) e incluso cianobacterias que resultan tóxicas para otras especies de zooplancton, como rotíferos y cladoceros (Burns y Hegarty 1994).

Lo anterior nos sugiere que probablemente existe una baja calidad nutricional o baja palatibilidad en las dos especies de diatomeas empleadas, debido al poco consumo, y a la buena selección por el alga *Monoraphidium minutum* ya que según Rothhaupt (1988) se trata de una clorofita de buena

palatabilidad y buena calidad nutricional para otros grupos de zooplancton, como los rotíferos.

Contrastando con el consumo de esta clorofita, se observó también un importante consumo de la cianobacteria *Microcystis* sp. descrita como una especie tóxica, pero que algunas especies de copépodos pueden llegar a consumir (DeMott 1988).

El aparente consumo sobre *Microcystis* sp. y las demás algas probablemente ocurrió cuando *M. minutum* disminuyó su concentración, siendo más difícil de ser localizada por el copépodo, de tal forma que éste pudo cambiar de alimento momentáneamente ya que el consumo sobre las diatomeas no fue muy notorio, concordando con Paffenhöfer y Holly (1986) y DeMott (1988), quienes mencionan que los copépodos pueden cambiar de alimento cuando el de su preferencia ya no es abundante. Debe considerarse que debido a las bajas densidades de células en el cultivo mixto ofrecido a los copépodos, el consumo medido fue generalmente bajo. Sin embargo, la intención del estudio fue tener una idea de lo que realmente está pasando en el lago y en las condiciones reales es muy frecuente la presencia de densidades bajas de algas.

Haciendo una comparación entre todas las especies involucradas en este experimento, se puede observar una clara selección sobre el fitoplancton de buena o mala calidad nutricional, además se sabe que los copépodos del género *Diatomus* pueden distinguir y seleccionar el alimento de baja y alta calidad nutricional (DeMott 1988 y 1991; Burns y Hegarty 1994). En relación con esto, en el cultivo mixto hubo especies consideradas como no comestibles y comestibles, ya sea por tamaño, sabor ó toxicidad para el zooplancton; tal es el caso de la cianobacteria *Microcystis* sp. la cual es tóxica para *Diatomus sicilis* (Richman y Dodson 1983; Fulton y Paerl 1987) y *Eudiatomus graciloides* (Hamburger y Boëtius 1987) y para los copépodos calanoideos *Boeckella triaticulata* (Burns y Hegarty 1994). Sin embargo, las cianobacterias pueden llegar a ser consumidas por algunos diatómidos considerando la posibilidad de manejo y fragmentación de las colonias, el aporte nutritivo que puede hacer cada especie de cianobacteria y la posible generación de metabolitos tóxicos (DeMott y Moxter 1993).

Otras algas consideradas como no comestibles son aquéllas que por su forma y estructura son difíciles de ingerir, como las algas filamentosas. Este fue el caso de *Chaetoceros elmorei*. Existen diversas evidencias sobre la capacidad de los copépodos para detectar el alimento de buena palatabilidad como las algas verdes y en particular las diatomeas como *Cyclotella*, *Scenedesmus* y *Chlamydomonas* (DeMott 1988; Burns y Xu 1990, en Burns y Watson 1994).

Sin embargo existe una serie de resultados diversos, sobre la alimentación de los copépodos; por ejemplo de acuerdo a lo anterior, Vanderploeg y Paffenhöfer (1985) mencionan que los copépodos pueden alimentarse de detritus y seston de baja calidad nutricional y que copépodos calanoideos pueden seleccionar su alimento aun cuando la concentración de alimento sea baja o exista una variación en el tamaño de la partícula de alimento, predominando el alimento de tamaño grande; aunque en este caso, Bartram (1980) menciona que el alimento de tamaño pequeño puede ser discriminado por los copépodos, tal y como lo observo DeMott (1988), quien encontró que *Eudiatomus* discrimina a las algas de un tamaño de 6 μm consumiendo sólo las de tamaños mayores a 12 μm .

Ciertamente, se llegó a observar que la alimentación de *L. novamexicanus* puede ser muy variable en cuanto a calidad nutricional, morfología y tamaño; ya que consumió algas tanto de mayor y menor tamaño como *C. elmorei* y *Microcystis* sp. o como *M. minutum* y *Chlorella vulgaris*. Sin embargo, esta variabilidad en cuanto a la selección del alimento, puede verse sustentada con las opiniones respecto al consumo de alimento, hechas por DeMott y Desiree (1991) quienes mencionan que existe una relación entre la concentración y la selección de alimento, ya que a mayor concentración de una especie en particular y en un cultivo mixto, habrá una mayor selección sobre ella. De tal manera que al disminuir la concentración de *M. minutum*, que fue el alga de mayor presencia, *L. novamexicanus* empezó a alimentarse de las otras especies de algas presentes en el cultivo. Como un ejemplo de la capacidad de este genero de copepodos para alimentarse de otras especies de algas, DeMott y Desiree (1991) mencionan que el copépodo diatómico *D. reinhardi* es capaz de alimentarse de una diatomea filamentososa como *Melosira granulata*, mientras que otro calanoideo, *D. sicilis*, consume *Synedia* sp. y que *D. birgei* se alimenta de una cianobacteria filamentososa como *Oscillatoria tenuis* que resulta tóxica para algunas otras especies de zooplancton.

Cuando el alimento es ofrecido en forma de suspensión, y existe una variación en el valor nutricional y la digestibilidad, se puede utilizar un modelo óptimo como el de Lehman's, el cual considera que los copépodos pueden seleccionar y distinguir el alimento de baja y alta calidad nutricional. Cuando el de elevada calidad es abundante, éste resulta preferentemente seleccionado. Pero cuando el buen alimento escasea, existe una clara selección hacia el alimento de baja calidad nutricional. DeMott (1988) realizó experimentos en el laboratorio utilizando varias concentraciones de algas y encontró que los copépodos pueden discriminar más rápidamente al alimento de baja calidad nutricional.

De acuerdo con los trabajos citados anteriormente, tal parece que la calidad y el tamaño del alimento no son obstáculo para la alimentación de los copépodos diaptómidos como *L. novamexicanus* sin embargo, algunos autores que han trabajado con densidades bajas de alimento como DeMott y Moxter (1991), observaron que *Diaptomus birgei* consume cianobacterias, rechazando por completo a otras algas que son de buena calidad nutricional como *Chlamydomonas reinhardi*; encontraron también que este organismo pudo consumir algunas algas filamentosas y coloniales, rechazando algunos géneros que morfológicamente son similares a los consumidos.

Además de que la relación entre la tasa de consumo de alimento de los copépodos y la concentración de alimento disponible es central para una comprensión general de las cadenas de alimentos, ya que las evidencias suponen que la tasa de alimentación es proporcional a la concentración de alimento (Mayzaud y Poulet 1978).

1.2. Tasa de filtración sobre el cultivo de algas mixtas.

Las tasas de filtración se calcularon según la fórmula de Gaulp 1951 (en Edmonson y Winberg 1971), descritas anteriormente. La tasa de filtración se obtuvo por especie fitoplanctónica, con excepción de *Microcystis* sp. que como ya se menciona es un organismo colonial.

Con los resultados de la clorofita *M. minutum* se puede observar (Fig. 3a) que *L. novamexicanus* filtró más cantidad de agua ($3.07 \text{ ml copépodo}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los primeros 15 minutos, con respecto a las demás algas, lo cual indica que el tamaño de estas células algales ($5.51 \mu\text{m}$) influyó en el proceso de filtración y por tanto en la alimentación debido a que el copépodo necesitó filtrar más agua para poder capturar estas células algales, concordando con Bartram (1980) quien menciona que el tamaño pequeño de las partículas hace que sea más difícil de ser capturadas por el paso continuo del agua que pasa a través de las setas las cuales sólo atrapan partículas grandes. Pero que, independientemente del tamaño, la tasa de filtración es la misma para todos los tamaños de fitoplancton y que también depende de las condiciones ambientales y de la concentración de alimento, lo cual quiere decir que el tamaño de esta alga permitió que el proceso se realizara con gran capacidad en comparación con las demás algas ya que se tuvo la tasa de filtración más alta en cualquiera de sus tiempos experimentales. Por ejemplo a los 30 minutos este copépodo filtró $1.65 \text{ ml copépodo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ y a los 60 minutos filtró $0.97 \text{ ml copépodo}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Con estos resultados no se puede hacer una comparación directa con la hipótesis mencionada en los trabajos de Mayzaud y Poulet (1978) y Strickler (1982), donde se dice que la tasa de filtración es inversamente proporcional a la concentración de alimento. En este caso se podría mencionar que la tasa de filtración disminuyó conforme descendió la concentración de alimento. Lo anterior se encontró desde el primer tiempo experimental, y al comparar las tasas de filtración entre los tiempos que duró el experimento, se observó que la tasa de filtración a los 15 min, 30 min y 60 min fue disminuyendo, conforme disminuía la densidad celular. Lo anterior indicaría que estos organismos pudieron seleccionar su alimento por medio de otros mecanismos como (quimiorreceptores y mecanorreceptores) tal y como lo mencionan Mayzaud y Poulet (1978) y DeMott y Desiree (1991).

Las evidencias existentes que demuestran que los calanoideos seleccionan el tamaño de partículas que toman de la columna de agua y que en algunas especies se presenta la alternancia de al menos dos tipos de comportamiento trófico (filtración y depredación), hacen suponer que los diaptomidos presentan la capacidad de explotar distintas fuentes de alimento; esto se traduce en la posibilidad de coexistir en un mismo volumen de agua sin la necesidad de competir (McQueen 1970 en Suarez-Morales 1996).

Para el alga filamentosa *C. elmorei*, se observó que el copépodo *L. novamexicanus* filtró alrededor de 3.32 ml copépodo⁻¹ h⁻¹ en los primeros 15 minutos, cuando la concentración llegó hasta 181 cel ml⁻¹ (fig. 3b), después de este tiempo casi se mantuvo la misma concentración, pero la tasa de filtración disminuyó hasta 1.34 ml copépodo⁻¹ h⁻¹ a los 30 min. y cuando hubo transcurrido 1 hora del experimento, la tasa de filtración continuó bajando hasta 0.82 ml copépodo⁻¹ h⁻¹ por lo que no concuerda con la hipótesis planteada Mayzaud y Poulet (1978) y Strickler (1982) anteriormente mencionada.

La tasa de filtración para la otra diatomea central, *C. choctawhatcheeana*, estuvo por debajo de las demás tasas de filtración calculadas, con un filtrado máximo de 0.6 ml⁻¹ copépodo⁻¹ h⁻¹ en los primeros 15 minutos (fig. 3c); posteriormente disminuyó en los siguientes tiempos, a los 30 min fue de 0.18 ml copépodo⁻¹ h⁻¹ y para los 60 minutos fue de 0.12 ml copépodo⁻¹ h⁻¹, tiempo en el que la filtración fue mínima, observando claramente que el tamaño de ésta influye en el filtrado, además de que la baja concentración que presentó desde el inicio del experimento también pudo haber influido.

En general las tasas de filtración calculadas para cada especie de fitoplancton variaron, ya sea por tamaño de especie o por concentración. Por ejemplo Muck (1980) encontró

que los copépodos cesan la filtración cuando la concentración de alimento es muy alta (más de 800000 mg C/L) o muy baja (1mg a 50 mg C/L). Lampert (1977) observó que los copépodos son favorecidos en la competencia por el alimento con los cladóceros cuando los cuerpos de agua son oligotróficos. Esto parece indicar que los copépodos están mejor adaptados a la sobrevivencia en condiciones de baja concentración de alimento.

Sin embargo, para hacer una comparación más precisa, encontramos que la tasa de filtración de *L. novamexicanus* sobre el cultivo mixto de algas de Alchichica está entre un intervalo de 2.93 a 79.8 ml copépodo⁻¹ d⁻¹ mientras que la tasa de filtración de uno de los copépodos más estudiados como *Acartia clausii* presenta un intervalo de filtrado de 1.2 a 6.24 ml copépodo⁻¹ d⁻¹ (Hargis 1977). A diferencia de este copépodo marino, los copépodos diaptómidos presentan un intervalo de filtrado que va de 19 a 25 ml copépodo⁻¹ d⁻¹ e inclusive puede llegar a ser más alto en otros géneros de copépodos (Suarez-Morales, 1996).

Por otro lado una concentración crítica de alimento como la antes mencionada puede ser un factor importante en cuanto al gasto de energía empleado en los procesos de filtración, al ser más alto que la ganancia de la asimilación obtenida por la colecta de alimento. En este caso los copépodos redujeron la velocidad de filtrado para minimizar la pérdida de energía y en dado caso parar el proceso (Muck 1980). Lo anterior sirve para tener una mejor visión respecto al proceso de filtración de este copépodo, debido a los pocos trabajos donde se haya empleado este organismo.

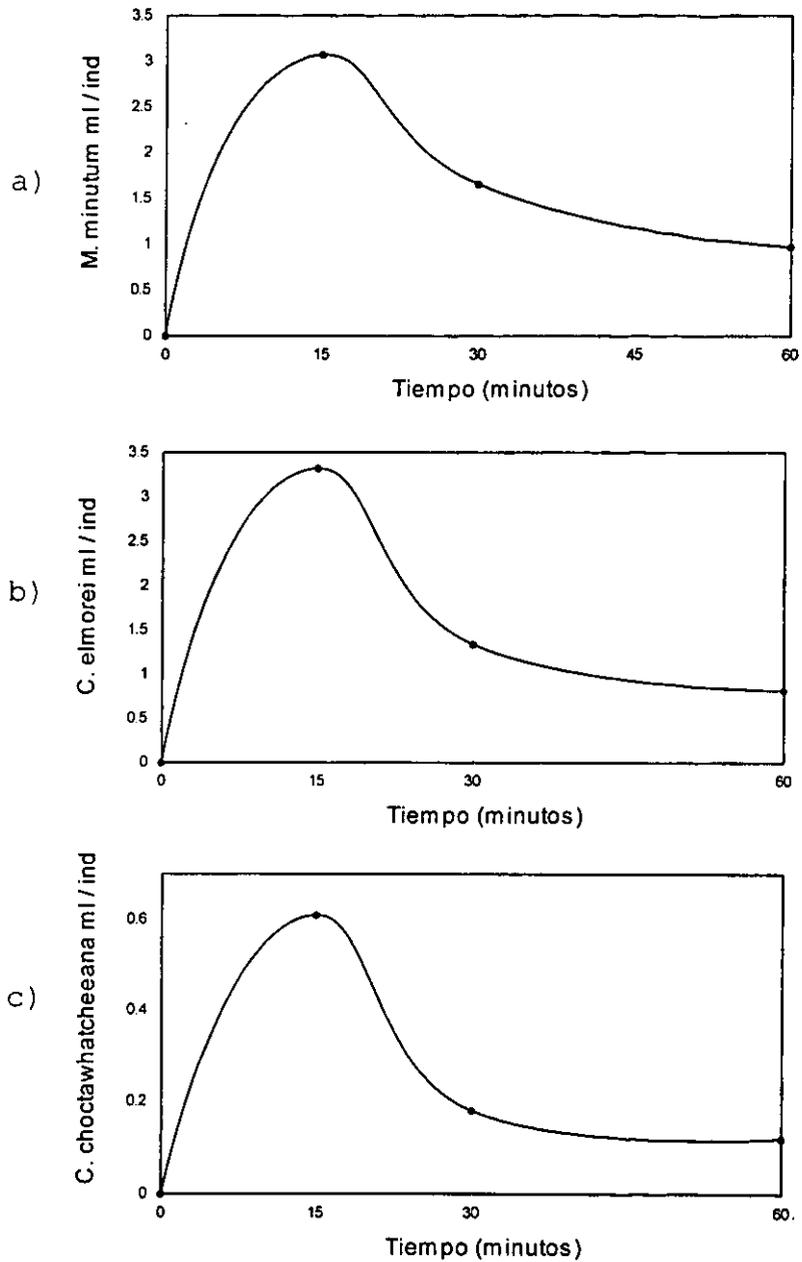


Figura 3. Tasa de filtración de *L. novamexicanus*, sobre tres especies de fitoplancton del cultivo mixto de algas de Alchichica en los diferentes tiempos de exposición.

2) Evaluación de la depredación de rotíferos *Brachionus rotundiformis* por el copépodo *Leptodiptomus novamexicanus*.

De manera general, se encontró que no existió consumo alguno y por lo tanto no hubo depredación alguna, por lo que se considera a este copépodo como organismo herbívoro.

En todos los experimentos realizados, no se observa consumo alguno por depredación, con la diferencia de que los lapsos empleados son más largos. Lo mismo ocurre en tiempos aun más prolongados, por lo que la misma cantidad de rotíferos se conserva a lo largo del tiempo y en presencia del copépodo diáptomido *L. novamexicanus*. Ya para concluir con este experimento, se incrementaron los intervalos de tiempo desde 0 hasta 24 horas, tiempo suficiente para que los copepodos pudieran localizar a su posible presa, no encontrando consumo alguno a lo largo de este lapso.

Lo anterior indica que *L. novamexicanus* es un copépodo principalmente herbívoro y que un cambio en la alimentación preferencial, cuando el alimento favorito ya no está disponible al ser reemplazado por otro tipo de alimento (como los rotíferos), no ocurre, y por lo tanto no se transforma en organismo depredador. Existen indicios de que algunos copépodos calanoideos sí pueden lograr este cambio en su dieta alimenticia. (Cole 1979; Paffenhöfer y Holly 1986).

Tal es el caso de algunas especies del mismo género como *Diptomus pallidus*, ya que se ha visto que ellos pueden consumir rotíferos (Williamson y Butler 1986). Además de que la información que existe hasta el momento, sobre la ecología de este copépodo, no se menciona como un organismo depredador de rotíferos (Elser 1992 y Wiackowski et al. 1994).

Así mismo se demuestran las preferencias de consumo hacia las algas como diatomeas y cianofitas y en algunos casos ellos también consumen cianobacterias, tal y como se observa durante la aparición de los florecimientos de estas mismas en el lago de Alchichica y en donde se ha observado que *L. novamexicanus* es un organismo que vive en la zona limnetica del lago, en donde la competencia interespecifica del zooplancton parece ser baja, ya que no existe una alta densidad de posibles depredadores (peces). Lo anterior podría favorecer una alta competencia entre el zooplancton por los recursos alimenticios (Lugo et al. 1999).

3) Densidad poblacional de *Brachionus rotundiformis* alimentado con cuatro concentraciones de *Chlorella vulgaris*.

Los resultados obtenidos del tercer experimento fueron obtenidos a partir de las cuentas de los rotíferos y haciendo un promedio de las réplicas por cada día que duró el experimento y para cada grupo experimental, así como también se calculó el error estándar de la densidad media poblacional (fig. 4).

Los promedios obtenidos por tiempo experimental fueron empleados para obtener la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) por día y por grupo experimental, como se menciona en material y métodos del apartado del objetivo 3.

Las cuatro concentraciones de alimento empleadas en este experimento presentan una relación similar con el crecimiento de las poblaciones de rotíferos ya que en todos los casos el crecimiento máximo fue a los 14 días, iniciando la disminución a partir del día 15, tiempo en que concluyó el experimento. El número máximo de organismos se obtuvo con la concentración más alta de la clorofita (2×10^6 cél ml⁻¹) ya que se llegaron a obtener 80 ind ml⁻¹; el segundo mejor crecimiento se presentó con la concentración 3 (1.5×10^6 cél ml⁻¹) ya que se obtuvieron hasta 50 ind ml⁻¹; mientras que la concentración 2 (1×10^6 Cel ml⁻¹) fue la menos eficiente, produciendo alrededor de 28 ind ml⁻¹. La concentración 1 (0.5×10^6 cél ml⁻¹), que fue la de menor densidad de células algales, tuvo una tasa de crecimiento de casi 39 ind ml⁻¹.

Algunos datos reportados sobre el crecimiento de rotíferos *Brachionus plicatilis* alimentados con *Chlorella* de agua dulce como los de Hirayama *et al.* (1989) mencionan que esta alga presenta una inhibición sobre el crecimiento poblacional de los rotíferos, siendo la causa principal el bajo valor nutricional del alimento ya que se obtuvo un máximo crecimiento de 180 ind ml⁻¹ a los 4 días de cultivo a partir de 40 ind ml⁻¹; por otro lado el mismo autor menciona que si se enriquece a esta alga con vitamina B₁₂ la cantidad aumenta hasta 340 ind ml⁻¹, aclarando que la concentración empleada en el experimento de estos autores fue de 6.8×10^6 cél ml⁻¹ la cual fue 3 veces mayor a la concentración más alta empleada en este experimento.

Por otra parte según Yúfera y Navarro (1995), la gráfica del crecimiento poblacional de los rotíferos bajo un continuo suplemento de alimento, muestra 4 fases: 1) fase de retraso en el crecimiento, 2) fase de crecimiento exponencial, 3) fase de un crecimiento post exponencial y 4) fase de declinación de la curva de crecimiento. Haciendo referencia a lo anterior, las fases 1, 2 y 4 se llegaron a observar en este experimento, donde la fase 1 se observó entre los días

2 y 3, posteriormente la fase 2 se presentó a partir del día 4, siendo notable una coincidencia en el número de individuos totales para las concentraciones 1, 2 y 4 hasta ese día (45 ind totales). En comparación con los experimentos de Hirayama et al. (1989) el crecimiento de la población fue inferior ya que ellos encontraron que el número inicial de organismos había aumentado más de 4 veces en ese lapso. En el presente estudio, el número de organismos después de los primeros 4 días aproximadamente se duplicó. Sin embargo, hay que mencionar que en el experimento de Hirayama et al. (1989) la densidad inicial de rotíferos fue mucho mayor y también se les proporcionó una cantidad mayor de alimento.

La fase 3 de la curva de crecimiento no se pudo observar debido a que Yúfera y Navarro emplearon tiempos experimentales de 25 días y en comparación a este experimento sólo se emplearon tiempos que cubrieran el ciclo de vida de los organismos (15 días).

Para saber si el alimento tiene un efecto negativo o positivo en el crecimiento poblacional, una de las maneras es calculando la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (Birch 1948 en Hirayama et al. 1989). Por lo que la r se calculó para cada día experimental y para cada concentración obteniendo la r promedio, observando que las concentraciones 3 y 4 presentaron una r de 1.4 día^{-1} y que para las concentraciones 1 y 2 la r fue de 1.3 día^{-1} , mientras que algunos autores como Miracle y Serra (1989) reportan una r en un intervalo de 0.16 a 0.57 día^{-1} bajo condiciones controladas como la T, S y pH, o la compilación de estudios sobre *B. plicatilis* realizado por Castellanos-Páez et al. (1999) donde se menciona una r de 0.64 a 0.95 día^{-1} . Rothhaupt (1990 b) por su parte, encuentra una r de 1.02 día^{-1} para *B. calyciflorus* y de 0.83 día^{-1} para *B. rubens*, siendo mayores los valores obtenidos de la r calculada para cada concentración empleada en este experimento lo cual significa que la tasa de crecimiento por día en el presente trabajo fue mayor en comparación con las observadas por estos autores.

Esto se observa en cada una de las gráficas de la figura 6, ya que ninguna presenta una fase exponencial truncada (con altos y bajos).

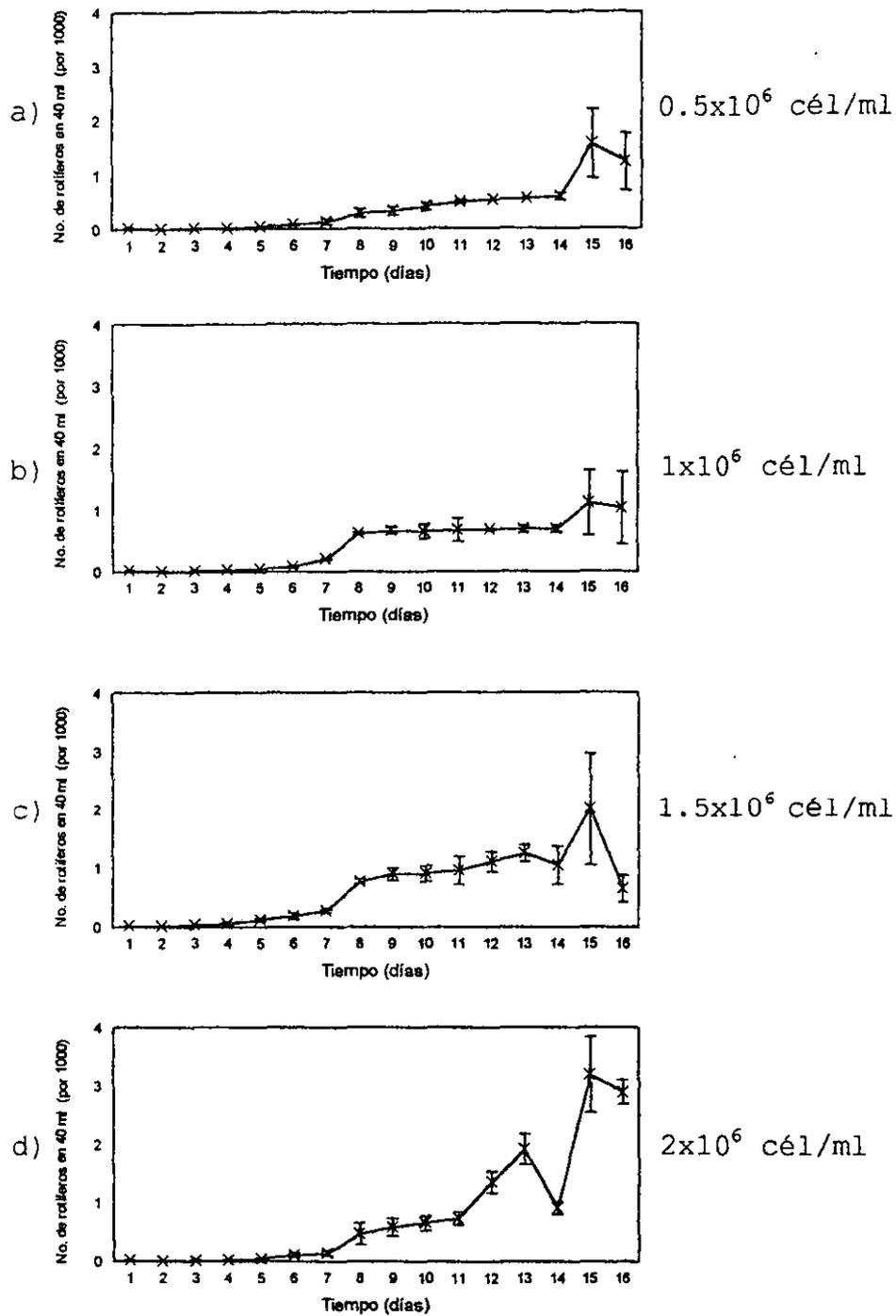


Figura 4. Crecimiento Poblacional de *Brachionus rotundiformis* alimentado con cuatro concentraciones de *C. vulgaris* mostrando el error estandar por día experimental, durante su ciclo de vida.

4) Competencia por el alimento entre dos especies de rotíferos *Brachionus rotundiformis* y *Hexarthra jenkiniae* pertenecientes al lago de Alchichica.

Al igual que en el objetivo anterior, inicialmente se obtuvo el promedio de la densidad poblacional para cada grupo y sus réplicas, a partir de las cuentas de los organismos, obteniendo sus respectivos errores estándar (fig. 5). De esta manera, también se utilizaron los promedios por día para obtener la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) por grupo experimental.

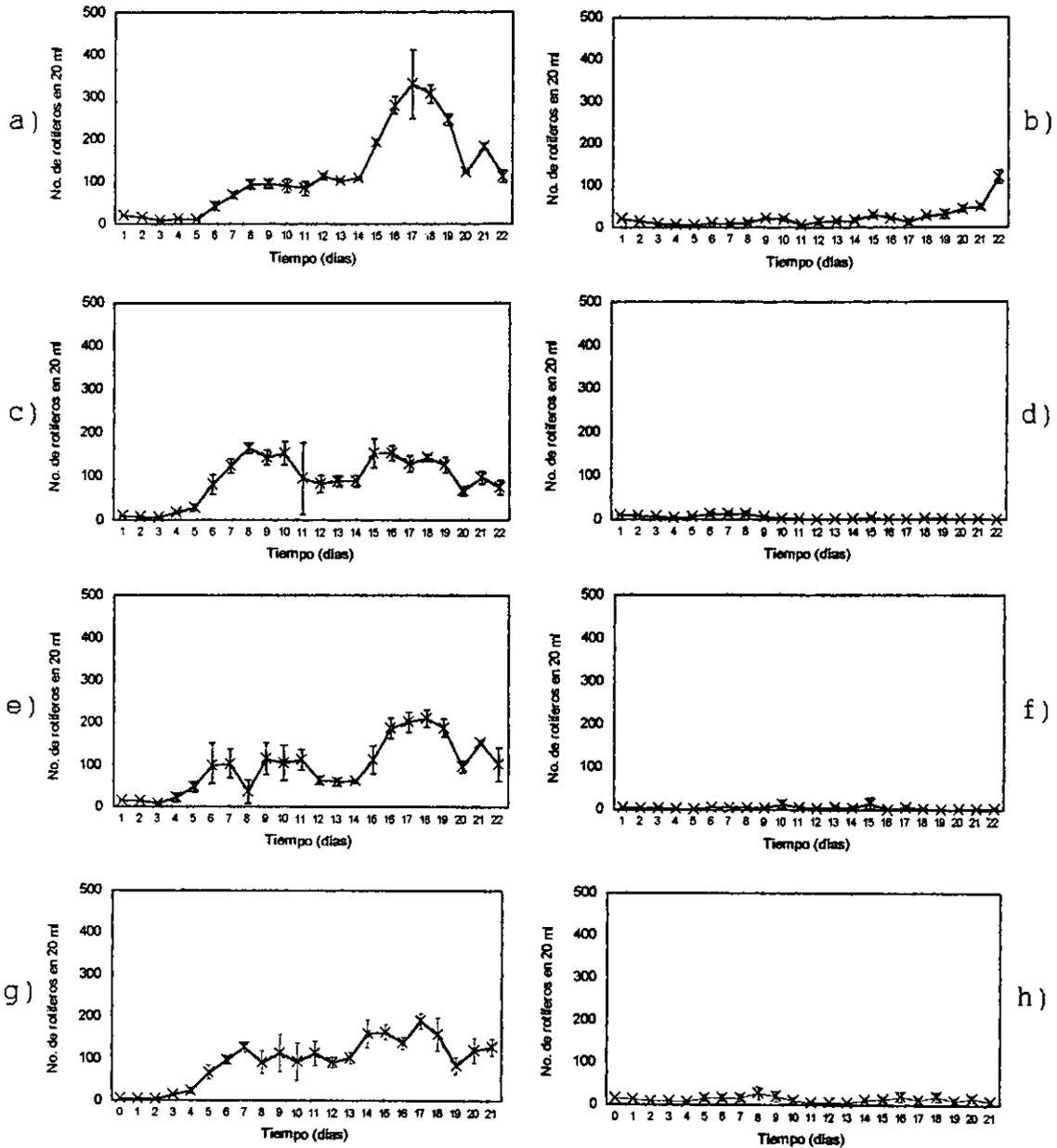
Cabe señalar que el alimento por el cual compitieron fue un cultivo monóxenico de 1×10^4 cel ml^{-1} de una cianobacteria *Synechocystis* sp, la cual también habita en el lago de Alchichica y que fue ofrecida en densidades similares a las encontradas en el lago (Oliva 2001). Por lo que en este caso la pregunta a resolver fue saber qué especie podía llegar a ser la dominante bajo estas condiciones de alimentación.

La densidad máxima para el grupo control del rotífero *B. rotundiformis* (fig. 5a) fue de 320 individuos (16 ind ml^{-1}) hasta el día 17, mientras que el grupo control de *H. jenkiniae* (fig. 5b), alcanzó 120 individuos (6 ind ml^{-1}) hasta el día 22. Cuando compitieron las dos especies de rotíferos de una manera equilibrada o en desigualdad, se observó que *B. rotundiformis* mantuvo una dominancia sobre *H. jenkiniae* en cualquiera de los grupos de competencia (fig. 5c y d, 5e y f; 5g y h).

En el grupo experimental en equilibrio se observó que *B. rotundiformis* alcanzó el máximo crecimiento de 165 individuos (8 ind ml^{-1}) hasta el día 8, mientras que *H. jenkiniae* alcanzó la densidad máxima entre los días 6 y 8 con 13 individuos totales (menos de 1 ind ml^{-1}).

En estado de desequilibrio y en una relación 15 *B. rotundiformis* y 5 *H. jenkiniae*, se observó que el primero fue muy superior, con un total de 210 individuos (10 ind ml^{-1}), en comparación con *H. jenkiniae* que alcanzó una densidad máxima de 15 individuos totales (menos de 1 ind ml^{-1}).

En el grupo contrario al anterior (5 *B. rotundiformis* y 15 *H. jenkiniae*) se siguió observando el mismo comportamiento de crecimiento, ya que el primero alcanzó una tasa máxima de 190 individuos totales (9 ind ml^{-1}), mientras que el segundo alcanzó una máxima densidad de 28 individuos (alrededor de 1 ind ml^{-1}).



B. rotundiformis

H. jenkiniae

Figura 5. Competencia por la cianobacteria *Synechocystis* sp. (1×10^4 cel ml⁻¹), entre *B. rotundiformis* y *H. jenkiniae*, a) y b) grupos control, c) y d) 10 B.r + 10 H.j, e) y f) 15 B.r + 5 H.j, g) y h) 5 B.r + 15 H.j; las barras muestran los respectivos errores estandar calculados para cada día experimental.

Una descripción general de las fases de la curva de crecimiento de cada grupo experimental muestra que, en estado de competencia, *B. rotundiformis* presentó una fase de rezago o fase 1 hasta el día 3, observando una fase 2 o de crecimiento exponencial entre los días 8 y 9, presentando una estabilización irregular hasta los días 13 a 14. Después, se observó una fase de crecimiento post exponencial donde se puede ver el máximo crecimiento, que se dió entre los días 15 a 18, para finalmente caer en una fase 4 o de decremento. A diferencia del braquiónimo, *H. jenkinæ* presento una tasa muy baja de crecimiento, donde la fase 1 se observó entre los días 3 y 4. Una fase 2 que presentó un máximo de densidad entre los días 8 a 10, para posteriormente declinar ligeramente, y más tarde, presentar una fase 3, alcanzando una nueva fase de máxima densidad entre los días 15 a 19, para después pasar a la fase terminal o de declive.

Para sustentar los anteriores resultados, teorías ecológicas afirman que algunas especies consumidoras pueden coexistir en equilibrio como comunidades. Para verificar estas suposiciones Rothhaupt (1988) realizó algunos experimentos de competencia entre dos especies de rotíferos braquiómidos y dos especies de microalgas, encontrando que cualquiera de las dos especies de rotíferos se vuelve dominante dependiendo del tipo de alimento suministrado, demostrando con ello la aplicabilidad de la teoría de Tilman basada en la competencia por recursos alimenticios para poblaciones animales. Menciona además que las dos especies pueden llegar a coexistir ya que presentaron diferencias en la selección de alimento; realizando otros experimentos con las mismas especies de rotíferos, encuentra que cada una de estas especies pueden seleccionar su alimento con base en el tamaño del mismo, aclarando que lo antes mencionado juega un papel muy importante en el ciclo de vida de los organismos (Rothhaupt 1990a, 1990b y 1990c).

Lo anterior nos permite hacer una inferencia sobre los resultados obtenidos en este experimento, ya que si el tamaño del alimento juega un papel muy importante así como la concentración, puede decirse que el dominio de *B. rotundiformis* sobre *H. jenkinæ* está basado en el mecanismo de selección de alimento, de la calidad de la cianobacteria como alimento y de su concentración, así como de los parámetros físicos y químicos implicados en el cultivo.

Diversos autores que anteriormente fueron mencionados, sugieren que a mayor concentración de alimento mayor será la tasa de crecimiento; otros más sugieren que el mecanismo de selección de tamaños de partículas de alimento són el disparo para incrementar la población de los organismos; sin hacer a un lado la importancia de los factores físicos y químicos, como la temperatura, salinidad y el pH; así como el estado trófico del agua. En este caso Miracle y Serra (1989) han

confirmado que comunidades tipo de *Brachionus* pueden verse afectados por factores físicos o químicos, teniendo una relación directa con la tasa intrínseca de crecimiento. Por ejemplo, ellos encontraron que a 20 °C de temperatura algunas variedades de *B. plicatilis* muestran diferencias significativas en la tasa intrínseca de crecimiento (*r*) que van de un valor de 0.16 hasta 0.57 día⁻¹ con un promedio de vida de 6.2 a 26.5 días, mientras que rotíferos de otros géneros como *Hexarthra fennica* bajo las mismas condiciones e incluso de salinidad (10 g l⁻¹), presentan un promedio de vida de 6.2 días y una (*r*) de 0.80 día⁻¹.

Como se mencionó anteriormente, una de las formas de saber si el alimento presenta un efecto positivo o negativo sobre el crecimiento poblacional, consiste en calcular la tasa intrínseca de crecimiento (*r*) (Birch 1948 en Hirayama *et al.* 1989). Por esto, se presentan las *r* promedio por día, para todos los grupos experimentales, separando a las dos especies (cuadro II).

Cuadro II. Promedio de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional por especie y por grupo experimental, calculado a partir de datos generados durante 22 días de interacciones y competencia entre los dos rotíferos de Alchichica.

<i>Brachionus rotundiformis</i>		<i>Hexarthra jenkiniae</i>	
Grupo	(<i>r</i>)	Grupo	(<i>r</i>)
Control	1.07	Control	1.09
10 ind	1	10 ind	0.51
15 ind	1.04	15 ind	0.95
5 ind	1.1	5 ind	0.72

El cuadro anterior nos demuestra que no hubo diferencias significativas entre los grupos controles, pero cuando se juntaron a los organismos para competir por un recurso, *B. rotundiformis* fue la especie dominante. En estado natural se ha informado que ambas especies de rotíferos son características de ambientes salinos y básicos. En el lago Alchichica por ejemplo, se ha encontrado que *B. rotundiformis* presentó densidades entre 3 y 816 ind l⁻¹ teniendo su máxima densidad en el mes de marzo y la mínima en mayo; mientras que *H. jenkiniae* mostró densidades similares (1 a 822 ind l⁻¹), con el máximo en el mes de abril y desapareciendo entre los meses de mayo y julio (Tirado 2001).

Importancia Ecológica de los Experimentos en el Laboratorio

La importancia ecológica de los experimentos realizados, radica en el simple hecho de estructurar las relaciones tróficas plánticas que ocurren en el lago de Alchichica, así como incrementar los conocimientos sobre dicho lago.

Estudios anteriores como los de Lugo et al. (1999), Lugo (2000), Garfias (2000), Oliva (2001), Tirado (2001), manifiestan una red de relaciones tróficas complejas, debido a que cada uno de estos trabajos aporta información para establecer las redes tróficas planctónicas para el lago.

Es preciso señalar que éste cuenta con pocas especies planctónicas (alrededor de 25 especies de fitoplancton y sólo 3 especies de zooplancton), así como la presencia de organismos más pequeños como algunos protozoos y bacterias. El bajo número de especies se atribuye a la salinidad (8.5 g l^{-1}) y a la composición iónica del agua (Lugo et al 1999, Lugo 2000, Oliva 2001)

El enlace entre los resultados obtenidos en los experimentos y lo observado en el lago en cuanto a los aspectos ecológicos mencionados al principio de este trabajo, nos permite visualizar las posibles tasas de transferencia energética que existen entre estos grupos y la importancia de cada uno de ellos cuando están o no presentes en el lago.

Tal es el caso de los florecimientos de algas, los cuales ocurren después de haberse roto la estratificación de la masa de agua del lago por medio de la circulación debida a los vientos y al enfriamiento de la capa superior. La mayoría de las veces este florecimiento ha sido dominado por diatomeas, seguido de un bloom de cianobacterias, tal y como ocurrió entre agosto de 1993 y julio de 1994 (Lugo et al. 1999).

Sin embargo se ha establecido una relación entre la abundancia de fitoplancton y el incremento de la población del zooplancton (principalmente copépodos), cuando el primer grupo hace su aparición de manera explosiva durante la circulación.

Los experimentos en el laboratorio, demuestran ciertas preferencias alimenticias de los organismos del zooplancton. Tal es el caso del copépodo diaptómido *L. novamexicanus*, que consumió algas del lago de buena calidad nutricional, como *M. minutum*, e incluso presentó cierta destreza para consumir a una diatomea *Chaetoceros elmorei* reportada como no comestible, y a una cianobacteria tóxica *Microcystis* sp. Proporcionando datos para fundamentar el crecimiento de la población de este organismo en estado natural.

Considerando el estudio de tasas de crecimiento de la población de rotíferos *B. rotundiformis*, alimentados con diferentes concentraciones de la clorofita *Chlorella vulgaris*, nos permite ampliar los conocimientos sobre sistemas de cultivo no masivo y la cantidad de alimento adecuado bajo ciertas condiciones ambientales. También nos aporta información respecto al crecimiento y posible renovación de la población de este organismo en el plancton del lago.

Viendo además el desplazamiento de una especie por otra al competir por un recurso, como en el caso de las dos especies de rotíferos *B. rotundiformis* y *H. jenkiniae*. Donde la dominancia del primero sobre el segundo nos demuestra que el alimento disponible puede ser muy importante en estado natural y que bajo ciertas condiciones de alimentación, parecidas a las presentes en el lago, *B. rotundiformis* se ve favorecido, como se observó durante 1998 (Tirado 2001). Debido a la variación temporal del fitoplancton en el lago, las condiciones pueden cambiar y entonces la otra especie (*H. jenkiniae*) puede ser llegar a ser la dominante, como se presentó en el año 1999 (Tirado 2001).

Por último, estos resultados proporcionan una primera aproximación a la cuantificación de la producción secundaria en el lago de Alchichica y nos dan una indicación acerca de las relaciones tróficas más importantes entre los organismos del plancton. Adicionalmente, estos datos pueden ser empleados en la predicción de variaciones, o para sugerir hipótesis del comportamiento del zooplancton con base en el consumo sobre el fitoplancton.

Conclusiones

- Se determinó que *L. novamexicanus* mostró preferencias alimentarias respecto a un cultivo mixto de fitoplancton del lago de Alchichica, observándose una máxima preferencia por la clorofita *M. minutum*, debido posiblemente al tamaño de la misma y a su mejor calidad nutricional.
- La tasa de filtración de este copépodo estuvo dentro del intervalo que ha sido medido para otros copépodos dulceacuícolas.
- Se informa que *L. novamexicanus* fue capaz de alimentarse de especies de algas que por su morfología son difíciles de ser consumidas, como la diatomea filamentosa *Chaetoceros elmorei*.
- Se determinó también que la cianobacteria tóxica *Mycrosistis* sp. no fue rechazada como alimento, observándose un consumo por parte del copépodo.
- Por otra parte, se encontró que *L. novamexicanus* es un copépodo fundamentalmente herbívoro, ya que no se vió ninguna depredación sobre el rotífero *B. rotundiformis* cuando ambos organismos estuvieron en convivencia.
- La descripción de la tasa de crecimiento poblacional de *B. rotundiformis* empleando diferentes concentraciones de alimento, corrobora la relación entre la concentración de este y la tasa de intrínseca de crecimiento poblacional.
- La tasa de crecimiento poblacional medida para la cepa de *B. rotundiformis* del lago de Alchichica fue más elevada que la obtenida por otros autores para cepas del mismo genero aisladas de otros lugares. Esto parece indicar la posibilidad de un crecimiento poblacional más rápido que el de otros organismos similares.
- Como punto particular, se observo que la curva de crecimiento poblacional se puede ver en los primeros 15 días que duro el experimento, sin necesidad de prolongar los experimentos a mayor tiempo.
- Por ultimo, se encontró una dominancia de *B. rotundiformis* sobre *H. jenkiniae* en cualquier estado de competencia, aunque el anterior nunca llegó a ser eliminado totalmente; encontrando una relación directa con el recurso alimenticio.

- Se considera que las transferencias energéticas entre el fitoplancton hacia el zooplancton son directamente proporcionales a la concentración de alimento y a la calidad nutricional que presentó cada una de las especies.
- Aunque no se pudieron emplear todas las especies de algas existentes en el lago, se observó que las especies empleadas juegan un papel primordial para el sostenimiento de las especies zooplanctónicas del lago.
- Sin embargo faltaría completar la estructura de las redes tróficas entre estos organismos y el diseño de más experimentos que permitan el establecimiento de un mayor número de relaciones tróficas pláncnicas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcocer J. y Williams, W.D. 1993. Lagos salinos mexicanos. pp 849-865. En: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.) *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO y CIQRO. México.
- Arndt, H. 1993. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) a review. *Hydrobiologia* 255/256, 231-246.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S, Meyer-Riel, L.A. & Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263.
- Bartram, W.C. 1980. Experimental development of a model for the feeding of neritic copepods on phytoplankton. *J. Plankton Res.* 3:25-51.
- Becker, E.W. 1986. Nutritional Properties of microalgae potentials and constraints. En Richmond, A.(ed.). *Handbook of microalgal mass culture*. CRC Pres, Inc. Florida. pp 339-420.
- Boltovskoy, D. 1981. *Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Ed. INIDEP (Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero). Mar del Plata, Argentina. 936 pp.
- Burns, C.W. y Hegarty, B. 1994. Diet selection by copepods in the presence of cyanobacteria. *J. Plankton Res.* 16: 1671-1690.
- Burns, C.W. y Watson, M.D. 1994. Diet selection by copepods in the presence of cyanobacteria. *J. Plankton Res.* 16: 1671-1690.
- Castellanos-Páez, M.E., Garza-Mouriño, G. y Marañón-Herrera S. 1999. *Aislamiento, caracterización, biología y cultivo del rotífero Brachionus plicatilis (O.F. Müller)*. Universidad Autónoma Metropolitana, U.A.M.-Xochimilco. México. 113 pp.
- Cole, G.A. 1979. *Manual de Limnología*. Hemisferio Sur. Argentina. 248pp.
- Deason, E.E. 1980. Potential effect of phytoplankton colony breakage on the calculation of zooplankton filtration rates. *Marine Biology.* 57: 279-286.
- DeMott, W.R. 1988. Discrimination between algae and artificial particles by freshwater and marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* 33: 397-408.

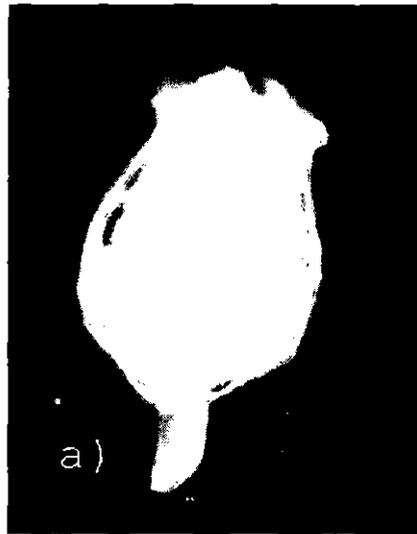
- DeMott, W.R. y Desiree, M.W. 1991. Remote detection of algae by copepods: responses to algal size, odors and motility. *J. Plankton Res.*, 13: 1203-1222.
- DeMott, W.R. y Moxter, F. 1991. Foraging on cyanobacteria by copepods: responses to chemical defenses and resource. *Ecology* 72: 1820-1834
- DeMott, W.R. y Watson, M.D. 1991. Remote detection of algae by copepods: responses to algal size, odors and motility. *J. Plankton Res.* 13: 1203-1222.
- Duncan, A. 1989. Food limitation and body size in the life cycles of planktonic rotifers and cladocerans. *Hydrobiologia* 186/187: 11-28.
- Edmondson, W.T. y Winberg, G.G. (eds.). 1971. *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. Blackwell and Sons, Oxford and Edinburgo. 358pp.
- Elser, J.J. 1992. Phytoplankton dynamics and the role of grazers in Castle lake, California. *Ecology* 73: 887-902.
- Fulton, R.S. y Paerl, H.W. 1987. Toxic and inhibitory effects of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* on herbivorous zooplankton. *J. Plankton Res.* 9: 837-855.
- Galat, D.L., Lider, E.L., Vigg, S., y Robertson, S.R. 1981. Limnology of a large, deep, North American terminal lake, Pyramid Lake, Nevada, U.S.A. *Hydrobiologia* 82:281-317.
- Garfias, T. 2000. *Variación poblacional temporal y vertical del copépodo pláctico Leptodiptomus novamexicanus (Copepoda: Calanoidea) en un lago salino*. Tesis de Licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 57 pp.
- Gifford, D.J. 1991. The Protozoan-Metazoan Trophic Link in Pelagic Ecosystems. *J. Protozool.* 38: 81-86.
- Gilbert, J.J. 1989a. The effect of *Daphnia* interference on a natural rotifer and ciliate community: Short-term bottle experiments. *Limnol. Oceanogr.* 34: 606-617.
- Gilbert, J.J. 1989b. Competitive interactions between the rotifer *Synchaeta oblonga* and the cladoceran *Scapholeberis kingi* Sars. *Hydrobiologia* 186/187: 75-80.
- Gliwicz, Z. M. 1994. Retarded growth of cladoceran zooplankton in the presence of a copepod predator. *Oecologia* 97: 458-461.

- González de Infante, A. 1988. *El Plancton de las aguas Continentales*. Monografías Científicas, Serie de Biología No. 33. Secretaría General de los Estados Americanos, Washington, D.C. 130 pp.
- Hamburger, K. y Boëtius, F. 1987. Ontogeny of growth, respiration and feeding rate of the freshwater calanoid copepod *Eudiaptomus graciloides*. *J. Plankton Res.* 16: 1671-1690.
- Hargis, R.J. 1977. Comparison of techniques for the measurement of zooplankton filtration rates. *Limnol. Oceanogr.* 25: 942-945
- Hirayama, K., Maruyama, I. y Maeda, T. 1989. Nutritional effect of freshwater *Chlorella* on growth of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia* 186/187: 39-42.
- Kerfoot, W.C. 1977. Implications of copepod predation. *Limnol. Oceanogr.* 22:2 316-324.
- Kerfoot, W.C. y Kirk, K.L. 1991. Degree of taste discrimination among suspension-feeding cladocerans and copepods: Implications for detritivory and herbivory. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1107-1123.
- Knoechel, R. y Holtby, L. B. 1986. Cladoceran filtering rate: body length relationships for bacterial and large particles. *Limnol. Oceanogr.* 31: 195-200.
- Koste, W. 1978. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Gebr. Borntraeger, Berlin, Stuttgart. 320pp.
- Korstad, J., Vandstein, O. y Olsen, Y. 1989. Feeding kinetics of *Brachionus plicatilis* fed *Isochrysis galbana*. *Hydrobiologia* 186/187:51-57.
- Lampert, W. 1977. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to experimental conditions. IV. determination of the "threshold" concentration as a factor controlling the abundance of zooplankton species. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 48:361-368.
- Laybourn-Parry, J. 1994. Seasonal successions of protozooplankton in freshwater ecosystems of different latitudes. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 145-162.
- Li, I.L. y Li, H.W. 1979. Species-specific factors affecting predator-prey interactions of the copepod *Acanthocyclops vernalis* with its natural prey. *Limnol. Oceanogr.* 24: 613-626.

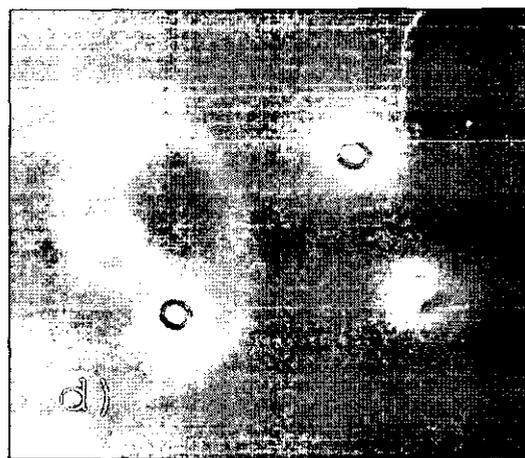
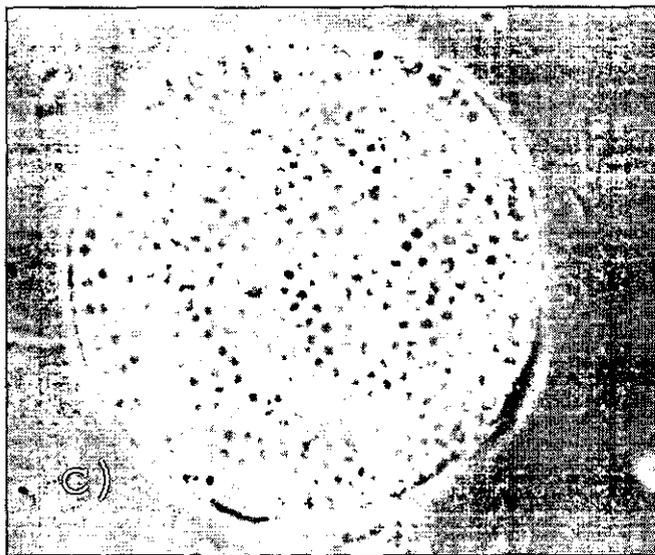
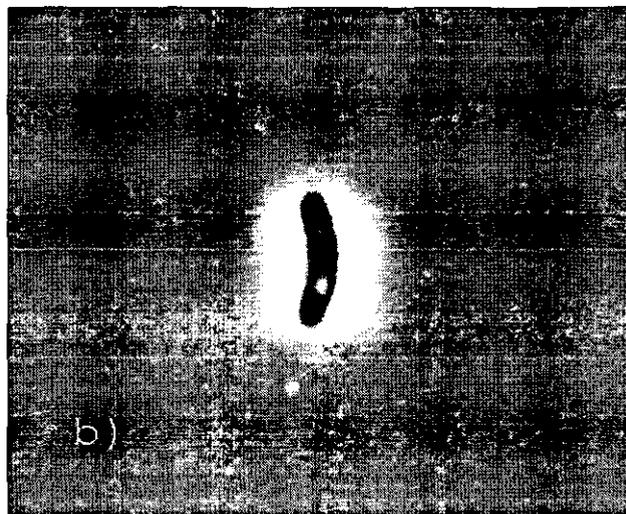
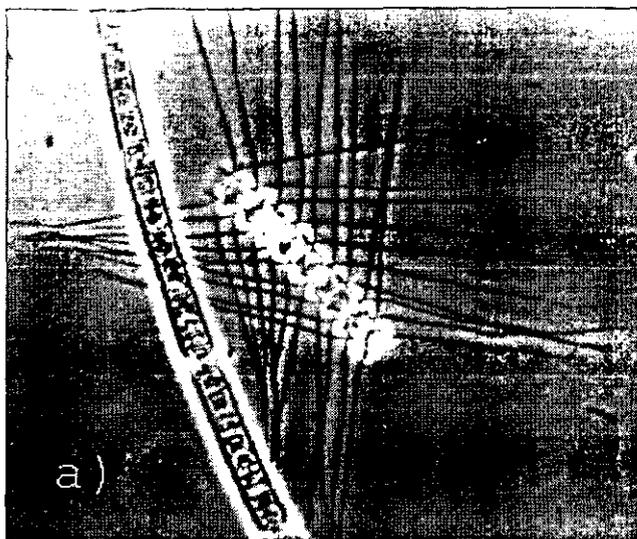
- Lugo, A., González, M.E., Sánchez, M.R. y Alcocer, J. 1999. Distribution of *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoidea) in a Mexican hyposaline lake. *Rev. Biol. Trop.* 47:141-148.
- Lugo, A. 2000. *Variación espacial y temporal de la estructura de la comunidad planctónica del lago Alchichica, Puebla, con algunos aspectos de interacciones tróficas*. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. 98 pp.
- Mayzaud, P. y Poulet, S.A. 1978. The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1144-1154.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1010pp.
- Miracle, M.R. y Serra, M. 1989. Salinity and temperature influence in rotifer life history characteristics. *Hydrobiologia* 186/187: 81-102.
- Muck, P. 1980. Feeding of freshwater filter-feeders at very low food concentration: Poor evidence for "threshold feeding" and "optimal foraging" in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*. *J. Plankton Res.* 2(4).
- Oliva, G. 2001. *Estudio de la variación vertical y temporal de las comunidades fitoplanctónicas durante el florecimiento de cianofíceas en el lago cráter Alchichica Puebla*. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. 133 pp.
- Paffenhöfer, G. y Holly, P.J. 1986. Capture of small particles by the copepod *Eucalanus elongatus*. *Limnol. Oceanogr.* 31: 189-194.
- Pavón, L. 1993. Desarrollo de una técnica de cultivo para la producción masiva del rotífero *Brachionus calyciflorus*. Tesis de Licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 93pp.
- Pennak, R.W. 1978. *Fresh-Water invertebrates of the United States*. John Wiley y Sons, Inc. USA. 803pp.
- Richman, S. y Dodson, S. 1983. The effects of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus*. *Limnol. Oceanogr.* 28: 948-956.
- Richman, S., Heine, D.R. y Huff, R. 1977. Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* 42: 69-84.

- Rothhaupt K.O. 1988. Mechanistic resource competition theory applied to laboratory experiments with zooplankton. *Nature* 333: 660-662.
- Rothhaupt, K.O. 1990a. Population growth rates of two closely related rotifer species: effects of food quantity, particle size, and nutritional quality. *Fresh Water Biol.* 23: 561-570.
- Rothhaupt, K.O. 1990b. Differences in particle size-dependent feeding efficiencies of closely related rotifer species. *Limnol. Oceanogr.* 35: 16-23.
- Rothhaupt, K.O. 1990c. Changes of the functional responses of the rotifers *Brachionus rubens* and *Brachionus calyciflorus* with particle sizes. *Limnol. Oceanogr.* 35: 24-32.
- Ruttner-Kolisko, A. 1974. Plankton rotifers: biology and taxonomy. *Die Binnengewässer (Suplemento)* 26: 1-146.
- Sheldon, R., Nival, P. y Rassoulzadegan, F. 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* 31: 184-188.
- Summer, R. y Dodson, S.I. 1983. The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus*. *Limnol. Oceanogr.* 28: 948-956.
- Suárez-Morales, E., Reid, J. W., Iliffe, T.M. y Fiers, F. 1996. Catálogo de los copépodos (Crustácea) continentales de la península de Yucatán México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO) y El Colegio de la Frontera del Sur. México. 296 pp.
- Strathmann, R.R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12: 411-418.
- Strickler, J.R. 1982. Calanoid copepods, feeding currents, and the role of gravity. *Science* 218: 158-160
- Tirado, R. 2001. *Composición y variación de la asociación de rotíferos plánticos de lago Alchichica, Puebla*. Tesis de Licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 51 pp.
- Vanderploeg, H.A. y Paffenhöfer, G.A. 1985. Model of algal capture by the freshwater copepod *Diaptomus sicilis* and their relation to food-size selection. *Limnol. Oceanogr.* 30: 871-885.

- Vilaclara, G., Chávez, M., Lugo, A. González, H. y Gaytán, M. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 435-440.
- Vollenweider, R. (ed.) 1969. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments.* Blackwell, Oxford. 213 pp.
- Weisse, T. 1990. Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton and bacteria in Lake Constance. *Hydrobiologia* 112: 167-177.
- Wetzel, R.G. 1983. *Limnology.* Saunders. Filadelfia. 743pp.
- Wetzel, R.G. y Likens, G.E. 1979. *Limnological Analyses.* W.B. Saunders Co., Filadelfia. 357 pp.
- Williamson, C.E. y Butler, N.M. 1986. Predation on rotifers by the suspension-feeding calanoid copepod *Diaptomus pallidus*. *Limnol. Oceanogr.* 31: 393-402.
- Williamson, C.E. 1987. Predator-prey interactions between omnivorous diaptomid copepods and rotifers: the role of prey morphology and behaviour. *Limnol. Oceanogr.* 32: 167-177.
- Williams, W.D. 1972. *The uniqueness of salt lake ecosystems.* pp 349-361 In Z. Kajak y A. Hillbricht-Ilkowska. Productivity problems in freshwaters. IBP-UNESCO. Varsovia.
- Williams, W.D. 1981. Inland salt lakes: an introduction. *Hydrobiologia* 81:1-14.
- Wilson M.S. y Yeatman, H.C. 1959. Free-Living Copepoda. En Edmondson, W.T. (ed.). *Fresh water biology.* John Wiley and Sons. Nueva York. pp. 735-861.
- Wiackowski, K., Brett, M. y Goldman, C. 1994. Differential effects of zooplankton species on ciliate community structure. *Limnol. Oceanogr.* 39: 486-492.
- Wooster, D. 1994. Predator impacts on stream benthic prey. *Oecologia* 99: 7-15.
- Yúfera, M. y Navarro, N. 1995. Population growth dynamic of the rotifer *Brachionus plicatilis* cultured in non-limiting food condition. *Hydrobiologia* 313/314: 399-405.



Fotografías de los organismos del zooplancton del lago de Alchichica; a) *Brachionus rotundiformis* (Campo oscuro 200X), b) *Hexarthra jenkiniae* (Contraste de fases 256X) y c) *Leptodiptomus novamexicanus* hembra (Campo oscuro 78X).



Fotografías de algunas especies de fitoplancton del lago Alchichica, a) *Chaetoceros elmorei* (Contraste de fases 500X) vista conectiva mostrando las setas (lado derecho), b) *Monoraphidium minutum* (Contraste de fases 1260X) célula aislada, c) *Microcystis* sp. (Contraste de fases 500X) organismo colonial y d) *Synechocystis* sp. (Contraste de fases 1260X) células solitarias.