

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE
MÉXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTUDIO DE LA ACTIVIDAD DEPREDADORA
DE PROTOZOOS PLANCTÓNICOS
BACTERIVOROS SOBRE EL CONTROL Y
ABUNDANCIA DEL PICOFITOPLANCTON EN
EL EMBALSE VALLE DE BRAVO, MÉXICO**

**TESIS:
PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:
BIOL. LOURDES NAYELI MURUETA
FIGUEROA**

**ASESOR:
MACEK LITOCHEVOVA MIROSLAV**



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.

ÍNDICE

ABSTRACT

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Picoplancton.....	1
1.2. El papel del picoplancton autotrófico (PPA) en el circuito microbiano	2
1.3. El papel de los protozoos heterótrofos en el circuito microbiano.....	2
1.3.1 Los protozoos como picoplanctívoros.....	3
1.4. Justificación.....	5

2. ANTECEDENTES

2.1. Picoplancton autotrófico (PPA).....	6
2.2. Factores que regulan la abundancia y distribución del PPA.....	6
2.2.1. Luz.....	6
2.2.2. Nutrientes.....	7
2.3. PPA como formador de colonias	7
2.4. Ciliados.....	8
2.5. Tipos de alimentación en los ciliados.....	9

3. HIPÓTESIS..... 11

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivos Generales.....	12
4.2. Objetivos Particulares.....	12

5. MATERIAL Y MÉTODO

5.1. Zona de estudio.....	13
5.2. Logística de muestreo.....	14
5.3. Conteo de microorganismos.....	15
5.3.1. Preparación de picocianobacterias marcadas con fluorescencia (FLC).....	15
5.3.2. Cuantificación del número directo de PPA, ciliados y conteo	

de FLC	16
5.4. Tasa de alimentación de ciliados.....	17
5.4.1. Tasa de filtración (TF).....	17
5.4.2. Tasa de alimentación (TU).....	17
5.4.3. Tasa de pastoreo (TG).....	17
5.4.4. Tasa o porcentaje de eliminación (TE).....	18
5.5. Determinación de nutrientes.....	18
5.6. Análisis de resultados.....	18
5.7. Caracterización morfológica del PPA y de los ciliados	18
6. RESULTADOS	
6.1. Factores fisicoquímicos.....	20
6.2. Distribución y abundancia de PPA.....	25
6.3. Caracterización morfológica del PPA.....	32
6.4. Distribución y abundancia de ciliados.....	34
6.5. Tasas de filtración (TF), alimentación (TU), pastoreo (TG) y eliminación (TE).....	36
6.6. Tasas de filtración (TF) y alimentación individual (TU).....	37
6.7. TU y TF de las principales especies de ciliados en VB.....	48
7. DISCUSIÓN	
7.1. Picoplancton autotrófico (PPA).....	61
7.2. Distribución y abundancia de ciliados.....	69
7.3. Composición de ciliados en VB.....	71
7.4. Tasas de filtración (TF), alimentación (TU), pastoreo (TG) y eliminación (TE).....	73
8. CONCLUSIONES	80
9. LITERATURA CITADA	82

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Circuito microbiano.....	3
Fig. 2. Mapa Estado de México, mostrando la ubicación de Valle de Bravo y la dirección del flujo del viento (Monroy <i>et al.</i> 2004).....	14
Fig. 3. Esquema de la presa Valle de Bravo, indicando las estaciones de muestreo y los ríos que desembocan en el embalse (Ramírez – Zierold en proceso).....	15
Fig. 4. Promedio mensual de pH, noviembre 03- junio 05.....	20
Fig. 5. Promedio mensual de NT, noviembre 03- junio 05.....	21
Fig. 6. Promedio mensual de PT, noviembre 03- junio 05.....	21
Fig. 7. Promedio mensual de OD, noviembre 03- junio 05.....	22
Fig. 8. Promedio mensual de temperatura, noviembre 03- junio 05.....	22
Fig. 9. Perfiles de oxígeno disuelto (OD) del periodo noviembre 03 a junio de 2005.....	23
Fig. 10. Perfil de temperatura del periodo noviembre 03 a junio de 2005....	24
Fig. 11. Células de picoplancton autotrófico (PPA) con contenido en ficoeritrina (FE), ficocianina (FC); forma colonial (CO), filamentos de cianobacterias (F) y <i>Cyanodictyon cf. imperfectum</i> (Cy); microscopio de epifluorescencia 100x, filtro CY3; 1-3 noviembre 03; 4-6 noviembre 04; 7-9 y 11 agosto 04; 10 marzo 05; 12 octubre 2004.....	26
Fig. 12. Distribución y abundancia de PPA; nov 2003 - junio 2004; burbujas amarillas representa PPA con abundante contenido de ficoeritrina (FE); burbujas rojas con contenido de ficocianina (FC); burbuja azul claro repetición en la E8; burbuja rosa, escala de abundancia de PPA de 10 ⁴ cél. mL ⁻¹ ; burbuja gris escala de 10 ³ cél. mL ⁻¹	27
Fig. 13. Distribución y abundancia de PPA; julio a noviembre 2004; burbujas amarillas representa PPA con abundante contenido de ficoeritrina (FE); burbujas rojas con contenido de ficocianina (FC); burbuja azul claro repetición en la E8; burbuja gris escala de abundancia de PPA de 10 ³ cél. mL ⁻¹ ; burbuja rosa escala de 10 ⁴ cél. mL ⁻¹ ; burbuja azul oscuro escala 10 ⁵ cél. mL ⁻¹	28
Fig. 14. Distribución y abundancia de PPA en la columna de agua ; marzo-junio 2005; burbujas amarillas representa PPA con abundante contenido de ficoeritrina (FE), rojas con contenido de ficocianina (FC); burbuja rosa, escala de abundancia de PPA de 10 ⁴ cél. mL ⁻¹ ; burbuja gris, escala 10 ³ cél. mL ⁻¹	29

Fig. 15. Promedios mensual general y a 4 m de PPA; de noviembre de 2003 a junio de 2005.....	30
Fig. 16. Promedios de abundancia de PPA durante noviembre 2003- julio 2004 y enero a junio 2005.....	31
Fig. 17. Promedio de abundancia de PPA agosto a noviembre 2004.....	32
Fig. 18. Microfotografías del morfotipo de <i>Cyanodictyon</i> cf. <i>imperfectum</i> . a) materia orgánica (MO); b) <i>Anabaena</i> spp. rodeada por MO; c) posible inicio de formación de una colonia; d), e) y f) colonias de <i>C. imperfectum</i> (Cy).....	33
Fig. 19. Abundancia mensual de los ciliados en epilimnion e hipolimnion.....	34
Fig. 20. Distribución y abundancia de ciliados en la columna de agua en Valle de Bravo, abril a noviembre de 2004.....	35
Fig. 21. Promedio general de tasa de alimentación y tasa de filtración de los ciliados localizadas de abril a noviembre de 2004.....	38
Fig. 22. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) durante abril de 2004.....	39
Fig. 23. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) durante mayo.....	40
Fig. 24. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) durante junio.....	41
Fig. 25. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) en julio 2004.....	42
Fig. 26. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) en agosto 2004.....	43
Fig. 27. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) 02 septiembre de 2004.....	44
Fig. 28. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) 30 septiembre de 2004.....	45
Fig. 29. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) octubre 2004.....	46
Fig. 30. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) noviembre 2004.....	47
Fig. 31. Promedios mensuales de abundancia de PPA y eliminación, general y a 4 m.....	48
Fig. 32. Promedio general de TU y TF de las principales especies localizadas en el epilimnion de Valle de Bravo, de abril a noviembre de 2004.....	48
Fig. 33. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de <i>Halteria</i> spp., abril a noviembre de 2004.....	49
Fig. 34. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de <i>Halteria</i> spp., de abril a noviembre de 2004.....	50

Fig. 35. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de <i>Vorticella</i> spp. (A); abril – noviembre 2004.....	50
Fig. 36. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de <i>Vorticella</i> spp. (A) abril a noviembre de 2004.....	51
Fig. 37. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de <i>Vorticella</i> spp. (B), de abril a noviembre de 2004.....	52
Fig. 38. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de <i>Vorticella</i> spp. (B) abril a noviembre 2004.....	53
Fig. 39. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de Scuticociliado (A), abril a noviembre de 2004.....	53
Fig. 40. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de Scuticociliado (A), abril a noviembre de 2004.....	54
Fig. 41. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de <i>Rimostrombidium</i> spp., de abril a noviembre de 2004.....	55
Fig. 42. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de <i>Rimostrombidium</i> spp., abril a noviembre de 2004.....	56
Fig. 43. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de <i>Pelagostrombidium</i> spp., abril a noviembre 2004.....	56
Fig. 44. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de <i>Pelagostrombidium</i> spp., abril a noviembre 2004.....	57
Fig. 45. Microfotografías en microscopio de epifluorescencia de ciliados con tinción DAPI y FLC; 1-4 <i>Halteria</i> sp.; 5-6 <i>Lagynophrya</i> sp; 7-9 <i>Rimostrombidium</i> sp.; 10-12 <i>Pelagostrombidium</i> sp.; N (núcleo), AM (algas mixotróficas).....	58
Fig. 46. Ciliados con tinción DAPI y FLC; 1-2 <i>Vorticella</i> sp. epífita de <i>Microcystis</i> sp.; 3-4 <i>Vorticella</i> sp. (B); 5-6 scuticociliado; 1, 3, 5 tinción con DAPI; N (núcleo), P (pedúnculo), MC (<i>Microcystis</i>).....	59
Fig. 47. Ciliados con tinción DAPI y FLC; 1-3 peritríco sobre filamento de cianobacteria; 4- 6 <i>Rimostrombidium velox</i> (mixotrófico); 7-9 <i>Trichodina</i> sp.; 10-12 <i>Epistylis</i> sp.; N (núcleo) FLC ingeridas.....	60
Fig. 48. a) Fenómeno de levantamiento (en la estación E8) y hundimiento de termoclina (en la estación E2) observados como efecto del viento durante la estratificación (modificado de Monroy 2004). b) Modelo de celda propuesto para la circulación de agua a lo largo del eje principal de viento en el embalse Valle de Bravo (modificado de Monroy 2004).....	66

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies y números de ciliados (cél mL ⁻¹) localizados en el epilimnion de abril a noviembre 2004.....	36
Tabla 2. Promedio mensual de ciliados Tabla 2. Promedio mensual de ciliados, tasas de filtración (TF), alimentación (TU), pastoreo (TG) y eliminación (TE) en epilimnion.....	37
Tabla 3. Promedio mensual del número de ciliados y Chl <i>a</i> en el epilimnion del embalse de Valle de Bravo, México.....	71

LISTA DE ABREVIATURAS

DAPI	(4',6-diamidino-2-fenilindol)
FC	Ficocianina
FE	Ficoeritrina
FLC	Fluorescently Labelled Cyanobacteria (cianobacterias marcadas con fluorescencia)
FT	Fósforo total
NFH	Nanoflagelados heterotróficos
NT	Nitrógeno total
PP	Picoplancton
PPA	Picoplancton autótrofo
PPH	Picoplancton heterótrofo
TE (%E)	Porcentaje de eliminación
TU	Tasa de alimentación individual (Uptake rate)
TF	Tasa de filtración (Clearance rate)
TG	Tasa de pastoreo poblacional (Grazing rate)
VB	Valle de Bravo

ABSTRACT

The annual development and distribution of autotrophic picoplankton (APP) in a tropical monomictic reservoir, Valle de Bravo, Mexico (VB), was studied. Possible impact of ciliates grazing activity on the APP was estimated by analyzing the protozoan assemblage structure and calculating possible APP elimination by it. The Reservoir was monitored monthly from november 2003 to june 2005 at 4 stations distributed along its two main arms. Water samples were collected from 0, 4, 8 and 20 meters depth. Epifluorescence methods based on chlorophylls' autofluorescence and DAPI staining were employed to count APP, and ciliates, respectively. Identification of ciliates was performed using the Quantitative Protargol Staining. The feeding activity was estimated by means of the Fluorescently Labelled Cyanobacteria (FLC) method. VB was thermally stratified between March and late November, with the thermocline between 8 and 12 m depth. During this period ciliates and APP were widely concentrated above the thermocline (0 to 4 m). We found 13 species of ciliates during the stratification period in the epilimnetic layer. Oligotrichs, (*Halteria* spp. and *Rimostrombidium* sp) peritrichs, (particularly vorticellids) and the scuticociliates (like *Cyclidium* spp.) were the most important ciliate groups. A minor abundance was found at 8 m (metalimnion), and at the hypolimnion their concentration was insignificant. Phycoerythrin (PE) rich APP was preponderant. The average abundance of APP was 1.9×10^4 cel. cel^{-1} , similar with others eutrophic environments. Abundance of APP increased gradually, from 2×10^2 cel. cel^{-1} to a maximum of 1.75×10^5 cel. cel^{-1} . The highest values of APP coincided with the end of stratification. During the mixing period the APP abundance decreased and was uniformly distributed in the water column. The ciliates abundance in the epilimnion was constant through the entire stratification period with 12 cel. mL^{-1} . We observed a conspicuous ciliates peak in june 2004, that could be related with a chlorophyll (Chl *a*) maximum. At the end of stratification, large bodied ciliates are progressively replaced by smaller bodied ciliates mainly scuticociliates. This phenomenon has been observed in others eutrophic systems. During the stratification period, the uptake rates (TU) and clearance rates (TF) of the ciliates showed different values with average of 39 cel. $\text{cel}^{-1} \text{h}^{-1}$ and 560 nl $\text{cel}^{-1} \text{h}^{-1}$ for TU and TF, respectively. The average grazing rate (TG) was 6.14×10^3 cel. $\text{mL}^{-1} \text{d}^{-1}$ and the average elimination rate (TE) was 13.3 % d^{-1} , these values are low in comparison to other grazing-elimination studies of bacteria's in eutrophic environments. Hence, the picoplanktivory ciliates did not affect the dynamics and the abundance of APP in VB.

RESUMEN

Se estudió la distribución del picoplancton autotrófico (PPA) y la actividad de los ciliados picoplanctívoros sobre el desarrollo del PPA en el embalse monomítico con hipolimnion mayormente anóxico, Valle de Bravo (VB), México. Se realizaron 19 muestreos mensuales en cuatro estaciones del embalse, a cuatro profundidades en la columna de agua. Basado en la autofluorescencia de pigmentos y la tinción con DAPI, se contabilizaron el PPA y ciliados, y se estimó la influencia de los protozoos sobre la estructura y distribución del PPA mediante métodos de microscopía de epifluorescencia durante 9 meses. La identificación del PPA no pudo realizarse, a excepción de algunas colonias de *Cyanodictyon imperfectum* por observación en contraste de fases y tinción con azul de anciano y hematoxilina. La identificación de ciliados se realizó por la técnica de Tinción de Protargol, y la actividad de alimentación se estimó por el método de cianobacterias marcadas con fluorescencia. Se encontraron 13 especies de ciliados durante el periodo de estratificación, que ya han sido reportadas en diversos ambientes eutróficos: los ciliados más representativos fueron los **oligotricos**, principalmente *Halteria* spp., **peritricos**, *Vorticella* spp. y **scuticociliados**, como *Cyclidium* spp. En VB se observó la formación de una termoclina bien definida, al principio de la estratificación entre los 6 y 12m con posterior hundimiento a 8 a 12 m. La distribución del PPA y los protozoos estuvieron relacionados con la posición de la termoclina: la mayoría se concentraron por encima de ésta, entre los primeros 0 y 4 metros de la columna de agua; la abundancia disminuyó a 8 m, zona de inicio de termoclina (o metalimnion), mientras que los números quedaron en el límite de detección (principalmente para los protozoos) en el hipolimnion. El PPA fue rico en ficoeritrina y tuvo una concentración promedio de 1.9×10^4 cél. cél.⁻¹, común en diversos ambientes eutróficos. A lo largo de la estratificación se observó un aumento en la abundancia del PPA: durante los primeros meses, la concentración promedio fue 2×10^2 cél. cél.⁻¹; al final, se registró su máximo valor de 1.75×10^5 cél. cél.⁻¹. En VB se detectó que la mezcla es un factor que rompió con el patrón de distribución y abundancia del PPA, y generó la menor abundancia y la mayor homogeneidad registradas durante el periodo de investigación (principalmente en enero y febrero). A pesar de ello, la abundancia de los ciliados se mantuvo relativamente constante, pues su concentración promedio en el epilimnion fue de 12 cél. mL⁻¹, con sólo un pico de abundancia en junio de 33 cél. mL⁻¹ relacionado aparentemente con pico de clorofila *a* (Chl *a*). Se observó un reemplazo de formas de mayor a menor tamaño (principalmente scuticociliados) hacia el final del periodo de estratificación, fenómeno mencionado en otros embalses eutróficos. A lo largo de la estratificación se observaron discrepancias entre los valores de las tasas de alimentación (TU) y tasas de filtración (TF), éstas aumentaron en agosto, lo que coincidió con un incremento de un orden de magnitud en la concentración del PPA; como promedio general, tuvieron una TU de 39 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y TF de 560 nl cél.⁻¹ h⁻¹; respecto a la tasa de pastoreo poblacional (TG) fue de 6.14×10^3 cél. mL⁻¹ d⁻¹, un orden de magnitud menor a la abundancia del PPA; la tasa de eliminación (TE) general en VB fue de 13.3 % d⁻¹, número bajo si se confrontan con otros estudios de pastoreo-eliminación de bacterias en ambientes eutróficos. Por tanto, los ciliados picoplanctívoros no determinaron la dinámica y la abundancia del PPA en VB.

1. INTRODUCCIÓN

Por mucho tiempo, los microorganismos de tamaño muy pequeño (generalmente inferiores a 2-3 μm , compuesto tanto de procariontes como de eucariontes), lo que se conoce como picoplancton, no se tomaron en cuenta en los estudios de la red trófica del plancton. Actualmente, se entiende como red trófica la interacción *nutrientes - productor primario* y *depredador - presa*, es decir, los controles "bottom-up" y "top-down"; el posible papel que se otorgaba al entonces llamado bacterioplancton se limitaba al de degradación / mineralización de detritos. Sin embargo, después de la introducción de la técnica de cuantificación por microscopio de epifluorescencia y del concepto de circuito microbiano ("microbial loop", Azam *et al.* 1983); en los últimos años, estos estudios han recibido una atención progresivamente mayor.

1.1. El picoplancton

Una manera operativa de clasificar los organismos planctónicos es por medio de su tamaño: microplancton (20 - 200 μm), nanoplancton, (2.0 - 20 μm) y picoplancton (0.2 - 2.0 μm) (Lampert y Sommer 1997, Sieburth *et al.* 1978). El término picoplancton se propuso para nombrar organismos celulares planctónicos sencillos, principalmente bacterias y cianobacterias unicelulares, con un intervalo de tamaño de 0.2 - 2.0 μm de diámetro (Sieburth *et al.* 1978) o de 0.5 a 4 μm (Larsson *et al.* 1978). Debido a su pequeño tamaño, el picoplancton permaneció sin ser visto o reconocido por varias décadas (Jonson y Sieburth 1979, Waterbury *et al.* 1979). Se establecieron dos categorías funcionales de picoplancton: picoplancton autotrófico, PPA y picoplancton heterótrofo, PPH (Sieburth *et al.* 1978). Stockner y Shortreed (1994) clasificaron el PPA en 4 categorías con base en el tipo de fluorescencia y, además, por la ausencia (las tres primeras) o presencia (la última categoría) de cloroplastos: 1.- USYN, picoplancton unicelular con fluorescencia naranja por el contenido de ficoeritrina. 2.- CSYN, la misma categoría, pero ahora formando grupos o colonias. 3.- RCYN, muy pequeñas (< 1 μm) y fluorescencia roja por la presencia de ficocianina. 4.- REUK, células más grandes, 1-2 μm , con fluorescencia roja y eucariontes, o cloroplasto visible.

1.2. El papel del PPA en el circuito microbiano

En diversos sistemas acuáticos, el PPA es responsable de la captación de gran cantidad de energía que ingresa en la trama trófica a través del proceso de fotosíntesis (Paerl 2000). En los ciclos del nitrógeno y el carbono, el PPA –a través de la asimilación de nutrientes- cumple con la función fundamental de reingresar nutrientes a la rama trófica (Raven 1998, Weisse 1993). En los ambientes epicontinentales, el PPA tiene una contribución importante en la biomasa del fitoplancton y la producción primaria primordialmente en ambientes oligotróficos, mientras que -en condiciones eutróficas (Kalff y Watson 1986, Munawar y Munawar 1986, Petrova 1986, Stockner y Antia 1986) e incluso hipereutróficas (Vörös *et al.* 1991)- el mayor porcentaje de biomasa autotrófica y de la producción primaria estará dada por el nano y microfitoplancton. En México, Rosiles (2005) encontró una abundancia de PPA 1.9×10^5 cél mL⁻¹ en el lago de oligo-mesotrófico Alchichica, con una biomasa del PPA no significativa (excepto en abril), por tanto, no encontró una relación directa entre la concentración de PPA y el estado trófico como lo postula el modelo de Stockner.

Los modelos del circuito microbiano consideran también a los protozoos heterótrofos por ser los principales consumidores de picoplancton.

1.3. El papel de los protozoos heterótrofos en el circuito microbiano

El crecimiento de los microorganismos heterótrofos en los cuerpos de agua está limitado por fuentes de nutrientes, principalmente carbono orgánico. El carbón fijado durante la producción primaria (autóctono) puede continuar transmitiéndose por la cadena alimenticia hasta los niveles tróficos superiores, en el circuito microbiano. Este carbono es reciclado por los *microheterótrofos* (particularmente protistas), es decir, circula en este nivel (Azam *et al.* 1983). Por tanto, el carbono orgánico no sólo es transportado en un único sentido hacia los niveles tróficos superiores, sino que también circula dentro del citado microcircuito, en donde las bacterias son capaces de utilizar un alto porcentaje de exudados del fitoplancton y de reciclar materia particulada o disuelta producida por otros microorganismos (Tamminen *et al.* 1984) (Fig. 1). La mayor parte de la materia orgánica derivada de los productores primarios no puede ser

utilizada por los heterótrofos saprótrofos. Los organismos holozoicos pueden ingerir la materia orgánica particulada de las células, tanto de bacterias y de productores primarios, como de cianobacterias y algas (Fenchel 1987; Šimek *et al.* 1990, 1995; Weisse 1990), o de productores secundarios, como protozoos y/o metazoos (Sherr *et al.* 1986).

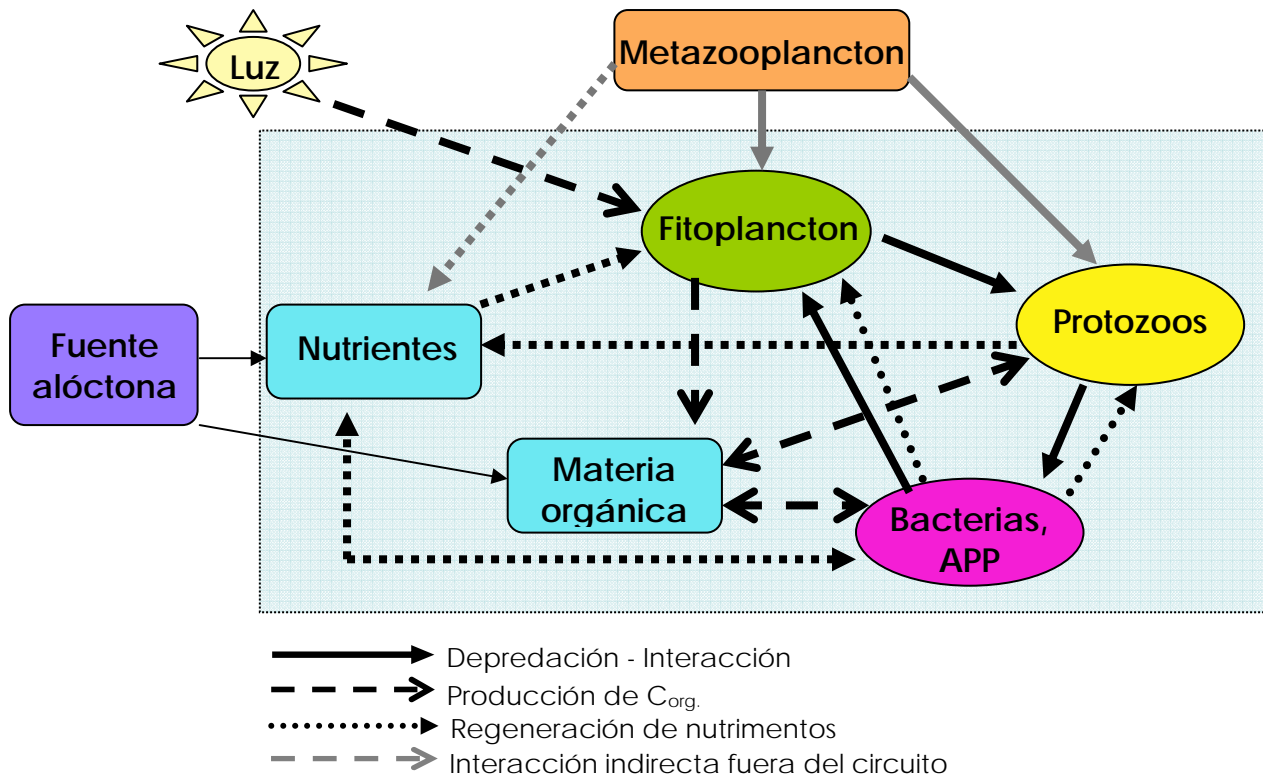


Fig. 1. Circuito microbiano.

Así, los protozoos desempeñan un papel clave como picoplanctívoros, participan en el proceso de transferencia de carbono orgánico desde el nivel de picoplancton hacia niveles tróficos más altos, sirven a su vez como presas de otros microorganismos, constituyendo de esta manera un eslabón importante en la cadena alimenticia acuática (Jack y Gilbert 1997).

1.3.1. Los protozoos como picoplanctívoros

En el circuito microbiano, algunos protozoos pueden satisfacer todos sus requerimientos de carbono de una dieta exclusiva de picoplancton (Šimek *et al.* 1996). Se ha

observado que una manera de controlar la abundancia de las poblaciones de picoplancton en ambientes acuáticos es mediante el papel de algunos protozoos bacterívoros. En diversos estudios se ha determinado que la ausencia o presencia de depredadores puede provocar diversos cambios en la composición del plancton (Weisse 1991). Se tienen reportes que esta bacterivoría o picoplactivoría es un fuerte control sobre la biomasa del picoplancton (Weisse 1988). Los protozoos del nanoplancton (principalmente ciliados) aparentemente son los mayores consumidores del bacterioplancton en el ambiente dulceacuícola (Šimek *et al.* 1990, 1995). Sin embargo, experimentalmente se ha mostrado que algunos ciliados y nanoflagelados heterótrofos manifiestan una preferencia por consumir más picocianobacterias que bacterias (Christoffersen 1994).

Se han investigado las tasas de alimentación de organismos bacterívoros y picoplanctívoros en una amplia variedad de ambientes planctónicos y bajo diferentes condiciones (Callieri *et al.* 2002; Comerma *et al.* 2003; Fenchel 1986; Macek 1994; Macek *et al.* 1994, 1996, 2000, 2001; Sherr y Sherr 1993, 2002; Šimek *et al.* 1990, 1994, 1995, 1996, 1998, 1999, 2000, 2001, 2002; Straškrabová *et al.* 1999, 2000). Los primeros resultados obtenidos por técnicas directas señalan que los protozoos verifican una alimentación efectiva sólo cuando pueden explorar espacios donde se concentra alimento en la columna de agua, tales como la termoclina y/o oxiclina. La capacidad de explorar estos espacios por parte de los ciliados fue considerada, por mucho tiempo, como la única estrategia que facilitaba su permanencia en tales ambientes (Fenchel 1987). Sin embargo, mediante el empleo de bacterias marcadas con fluorescencia (FLB), se ha confirmado (Sherr *et al.* 1986, 1987) que los ciliados se pueden alimentar de un espectro amplio de partículas, lo cual les permite su subsistencia en la zona pelágica. Se supone que algunos ciliados logran desarrollarse en concentraciones de picoplancton desde 5×10^5 cél ml⁻¹, común en ambientes del mar y dulceacuícolas (Sherr *et al.* 1987, Šimek *et al.* 1995). Entre ellos, hay que mencionar los oligotricos de géneros como *Rimostrombidium* y *Halteria* (Šimek *et al.*, 1995, 1996).

1.4. Justificación

Este estudio es parte del proyecto de investigación SEMANART- CONACyT "Estudio integral de la eutrofización en el embalse de Valle de Bravo, México: Generación de los elementos necesarios para la explotación sustentable de éste y otros cuerpos eutroficados del país". La tesis se dirige a comprender la influencia del circuito microbiano en el funcionamiento de un sistema eutrófico artificial. En el circuito microbiano, como se menciona anteriormente, destaca la participación del picoplancton y los ciliados, en general observados como importantes picoplanctívoros en embalses (Jezbera 2003; Šimek 1995, 1999, 2000). Por medio de este estudio, se pretende generar información para comenzar entender la dinámica del circuito microbiano en Valle de Bravo (VB), ubicado en el trópico a elevada altura, por lo que se espera presente algunas diferencias interesantes en comparación con los de zona templada.

Por otro lado, en México han sido poco investigadas la distribución y abundancia del picofitoplancton, a pesar de que estos datos pueden proveer de información acerca de los cambios que probablemente ocurran en la estructura de la comunidad pelágica debido al calentamiento global (Mann 1993, Stockner 1998). Adicionalmente, diversos estudios denotan que el PPA, por su alta sensibilidad, puede ser utilizado como un buen bioindicador de contaminación, primordialmente para detectar enriquecimiento temprano de nutrientes en lagos (Munawar *et al.* 1986, Schallenberg *et al.* 2001, Weisse y Kenter 1991). Tampoco se tienen estudios del posible control del picofitoplancton por parte de los demás microorganismos planctónicos, principalmente los ciliados, pues en México se desconoce su papel como picoplanctívoros de embalses eutróficos.

El estudio se realizó en el embalse Valle de Bravo, actualmente considerado en estado eutrófico (Olvera 1992). Valle de Bravo constituye uno de los embalses que integra el Sistema Cutzamala, su importancia radica en que es considerado un suministro substancial de abastecimiento de agua potable para la Ciudad de México (alrededor de un 30%). Además, es un centro turístico e importante fuente de trabajo.

2. ANTECEDENTES

2.1. Picoplancton autotrófico (PPA)

El picoplancton autotrófico (PPA) está conformado por picocianobacterias (picoprocariontes), unicelulares, cocoides, asignadas al orden Chroococcales, estas se dividen por fisión binaria en uno o más planos (Komárek y Anagnostidis 1996, Stanier *et al.* 1971). *Synechococcus* spp. y *Synechocystis* spp. son las picocianobacterias más comunes en el PPA (Chang 1980). Éstas pueden manifestar diferentes estados fisiológicos y morfológicos en una misma especie (Rippka *et al.* 1979). Desde el punto de vista microbiológico, son eubacterias gram negativas, poseen tilacoides y una pared celular de lipopolisacáridos (Komárková 2002).

Los principales componentes fotosintéticos del PPA son la clorofila (particularmente la clorofila *a* - chl *a*) y los pigmentos accesorios ficobilinas, carotenos (β -caroteno), zeaxantina y caloxantina. Las ficobilinas funcionan como antenas, es decir, capturan la luz en regiones del espectro de 500 – 650 nm, donde la absorción de luz por las clorofilas es pobre. Así, la energía atrapada por los ficobilinas es transmitida hacia la chl *a*. Las ficobilinas, proporcionan una fluorescencia característica al PPA, existen tres tipos: aloficocianina, ficoeritrina (FE) y ficocianina (FC). La FE produce una autofluorescencia de amarilla a anaranjado en el microscopio de epifluorescencia (Caron *et al.* 1985); mientras que la FC una autofluorescencia roja (Murphy y Haugen 1985).

2.2. Factores que regulan la abundancia y distribución del PPA

2.2.1. Luz

El PPA es un grupo eurifóticos, es decir, organismos capaces de adaptarse y crecer en un amplio rango de intensidades de luz (Joint 1990, Kana y Glibert 1987). Se ha visto que el PPA tiene la capacidad de modificar la cantidad de sus pigmentos accesorios, esto le permite adaptarse a diversas condiciones lumínicas y que su eficiencia fotosintética no se vea afectada (Olson *et al.* 1990, Paerl 2000, Ting *et al.* 2002). En condiciones bajas de luz se ha observado un incremento en los pigmentos accesorios

(Falkowski y LaRoche 1991, Wyman y Fay 1986). Un factor que puede regular la distribución vertical del PPA son los niveles de irradiación de luz (Weisse 1993).

2.2.2. Nutrientes

Además de la luz, los nutrientes, en especial nitrógeno y fósforo, son el factor limitante para la producción del PPA. El nitrógeno se encuentra en el agua en diferentes formas y esta especificidad hace suponer que su asimilación sea diferencial, es decir, que las formas más reducidas sean las más favorables energéticamente. El PPA muestra una preferencia por formas reducidas de nitrógeno como el amonio (Mastala *et al.* 1996, Probyn 1985). Los compuestos de nitrógeno son en su mayor parte solubles y desde ese punto de vista, más accesibles para los organismos, en cambio el fósforo forma compuestos poco solubles y mantiene un equilibrio con los sedimentos (Margalef 1983). EL PPA es favorecido en concentraciones relativamente bajas de nutrientes en comparación con el microfitoplancton (Hirose *et al.* 2003, Watson y MacCauley 1988, Weisse 1988). Esto se debe a que el PPA, posee una elevada eficiencia en la toma de nutrientes respecto a los demás organismos del plancton, se ha observado que el PPA está menos limitado por la difusión molecular de nutrientes (Chisholm 1992), esto como consecuencia del tamaño pequeño de sus células (Raven 1986).

En ciertos ambientes existe una mayor limitante del PPA hacia el fósforo (Callieri *et al.* 2002, Gaedke y Weisse 1998, Hirose *et al.* 2003, Schallenberg y Burns 2001). Aunque en algunos lagos la abundancia de PPA está más limitada por nitrógeno (Hirose *et al.* 2003, Schallenberg y Burns 2001, Stockner y Shortreed 1988, Suttle *et al.* 1991, Weisse 1993). Estas diferencias pueden ir relacionadas con otros factores como los abióticos y bióticos, así como con diferencias en la estructura de la comunidad pelágica.

2.3. PPA como formador de colonias

Se ha observado que el PPA puede llegar a formar pequeños agregados hasta llegar a la formación de colonias, las cuales presentan diversas morfologías (Komárková 2002). Las colonias del PPA están conformadas por células que poseen tamaños entre 0.5 a 3.0 μm , es decir, pertenecen a la clasificación de picoplancton. Sin embargo, el tamaño de las colonias, que habitualmente alcanzan un rango entre los 20 y 200 μm ,

se le considera como microplancton. Las colonias del PPA, se les denomina como colonias no formadoras de florecimientos (Stockner *et al.* 2000). Estas colonias tienden a aparecer en lagos meso- eutróficos generalmente durante el verano, localizadas habitualmente en la superficie (Cronberg 1988). Muchas colonias acontecen con florecimientos de cianobacterias como *Anabaena* spp. y *Microcystis* spp. (Cronberg 1988, 2003; Cronberg *et al.* 1981; Komárková-Legnerová y Cronberg 1994). La presencia del PPA colonial puede tener un significado adaptativo, quizá, como una estrategia de reciclaje de nutrientes o como un mecanismo de defensa ante la depredación (Klut y Stockner 1991). Sin embargo, no se conoce en su totalidad el proceso de formación de colonias del PPA (Callieri y Stockner 2000, 2002; Komárková 2002; Stockner 1991; Weisse 1993).

2.4. Ciliados

La mayoría de los ciliados, se clasifican dentro del nano y microplancton, (2- 20- 200 μm). Son organismos unicelulares, rodeados por una corteza de cilios, los cuales desempeñan una función importante en los procesos de locomoción y alimentación. La mayoría de los ciliados exhiben un dimorfismo nuclear, esto es, la presencia de macro y micronúcleo (Laybourn-Parry 1992).

Los ciliados mejor representados en la mayoría de las comunidades planctónicas son principalmente, los scuticuciliados como *Cyclidium* spp.; los peritricos principalmente *Vorticella* spp. y *Epistylis* spp.; los oligotricos *Pelagostrombidium* spp., *Limnostrombidium* spp., *Halteria* spp. y *Pelagohalteria* spp. (Foissner *et al.* 1999, Laybourn-Parry 1992). Se han visto cambios significativos en la abundancia y composición de las especies de ciliados en diversos ambientes a lo largo de la estratificación (Callieri 2002, Macek *et al.* 1994, Šimek *et al.* 1995).

Se ha observado que la abundancia y biomasa de los ciliados planctónicos esta relacionada con el grado trófico del lago (Beaver y Crisman 1989, Müller 1989, Šimek *et al.* 2000). Existe evidencia que en ambientes epicontinentales con limitación de nutrientes u oligotróficos, los taxa mixotróficos son dominantes (Beaver y Crisman 1989, Fenchel 1987, Müller 1989, Macek *et al.* 1994). En ambientes eutróficos y mesoeutróficos

la comunidad de ciliados está dominada generalmente por especies del tamaño de 20 - 35 μm (Beaver y Crisman 1989, Šimek *et al.* 1996). Conforme aumenta la eutrofización, se ha observado que los ciliados de mayor tamaño son remplazados progresivamente por especies de talla pequeña como los scuticociliados (Beaver y Crisman 1989).

Los ciliados poseen un tamaño pequeño, altas tasas metabólicas, altas tasas de alimentación y reproducción, esto proporciona al medio un importante flujo de energía y materia, principalmente en la forma de fósforo, nitrógeno y carbono. Los ciliados pueden liberar sustancias al ambiente como materia orgánica particulada o disuelta (Nagata 2000). Johannes (1965) demostró que los organismos del nanoplancton tienen mayores tasas específicas de excreción que los del microplancton. Algunas de las sustancias excretadas en la depredación de los ciliados están los nutrientes inorgánicos disueltos, particularmente amonio (NH_4^+) y fosfato (PO_4^{3-}), además de pequeñas cantidades de aminoácidos, y otros compuestos orgánicos (Caron y Goldman 1990, Dolan 1997).

2.5. Tipos de alimentación en los ciliados

Los ciliados presentan diversos tipos de alimentación (Fenchel 1986, Foissner *et al.* 1999). Se puede llevar a cabo por: a) saprotrofia; en donde los nutrientes necesarios pueden ser obtenidos a través de la materia orgánica disuelta en forma de moléculas o complejos, pasando a través de la membrana celular, b) alimentación holozóica; es decir, ingestión directa de partículas. Las especies poseen mecanismos especializados para la búsqueda, captura e ingestión de un tipo específico de alimento, o bien, por medio de diversos sistemas de "pesca" que tiene como resultado la colecta de una mezcla de partículas de entre las cuales, pueden seleccionar las de su preferencia. Uno de los métodos de captura puede ser por filtración activa, una corriente de agua es producida por los cilios o flagelos, como un posible mecanismo de concentración y selección de partículas (Fenchel 1986, Sleight 1979); el cual, es utilizado por la mayoría de los ciliados bacterívoros y a su vez, constituye la forma principal de alimentación de los organismos de vida libre.

Algunos estudios han demostrado que los ciliados sólo seleccionan partículas alimenticias por sus características físicas como tamaño, forma y superficie (Fenchel 1980, 1986; Macek *et al.* 1993; Sanders 1988; Šimek *et al.* 1994). Aunque, investigaciones recientes sugieren que, los flagelados, pueden discriminar mejor el tipo de alimento (Balczon y Pratt 1995).

Entre los ciliados también se ha observado la alimentación mixotrófica, es decir, combinación de alimentación heterotrófica y autotrófica en varios grados. La mixotrofia se lleva a cabo mediante el secuestro de cloroplastos (principalmente) o enzimas de las presas ingeridas, las cuales utilizan para su beneficio (Laybourn-Parry 1992). Así, los protozoos pueden llegar a registrar considerables tasas de fotosíntesis, favorables para sustituir una porción substancial de sus necesidades de carbono (Anderson *et al.* 1983, Stockner *et al.* 1987). La mixotrofia, permite enfrentar exitosamente condiciones de carestía de alimento (Jones 1994).

Como resultado del reciente interés en las redes alimenticias microbianas en ecosistemas acuáticos, se han usado una gran variedad de técnicas para estimar *in situ*, la alimentación holozóica de protozoos. Para estimar las tasas de alimentación se puede evaluar la disminución en la concentración de una presa análoga (Salat y Marrasé 1994, Straškrabová *et al.* 1999), o bien, cuantificar el número de partículas análogas marcadas con fluorescencia dentro de los bacterívoros. En este último método, se han utilizado una gran variedad de partículas alimenticias, naturales o artificiales (Fenchel 1980, 1986), partículas fluorescentes (Børsheim 1984, Šimek *et al.* 1990). Posteriormente se han utilizado organismos teñidos con fluorescencia como bacterias, picocianobacterias y algas (Balczon y Pratt 1995, Lee y Soldo 1992, Sherr *et al.* 1987, Sherr y Sherr 1993). Entre los fluorocromos más usados en la tinción de estos microorganismos se encuentra DTAF [5-(4, 6-dichlorotriazin-2-yl-aminofluorescein)] (Sherr *et al.* 1987).

3. HIPÓTESIS

1. El picoplancton autotrófico (PPA) y los ciliados del embalse Valle de Bravo se ubicarán heterogéneamente a lo largo de la columna de agua estratificada.
 - 1a. El PPA se encontrará principalmente por arriba de la termoclina.
 - 1b. El PPA se localizará en menor medida en el hipolimnion (porque la luz no necesariamente llega a dicha zona en cantidad suficiente para que se lleve a cabo la fotosíntesis aerobia).
 - 1c. La distribución de los ciliados picoplanctívoros se localizará principalmente en la zona del epilimnion y en menor medida en el metalimnion.

2. La alimentación de los ciliados será uno de los procesos más importantes en la eliminación del PPA en el embalse Valle de Bravo.
 - 2a. La actividad de pastoreo de los ciliados sobre el PPA se concentrará principalmente por arriba de la termoclina.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivos generales

1. Evaluar la distribución y abundancia del picoplancton autotrófico (PPA) en un cuerpo de agua estratificado con hipolimnion anóxico, el embalse Valle de Bravo, durante un ciclo de 19 meses.
2. Estimar el impacto del pastoreo por parte de los ciliados como un mecanismo de control sobre la abundancia del PPA a diferentes profundidades del embalse de Valle de Bravo, México.

4.2 Objetivos particulares

1. Cuantificar el PPA en diversas profundidades de la columna de agua durante un ciclo de 19 meses mediante microscopía de epifluorescencia.
2. Determinar los cambios en la composición y abundancia de los ciliados durante un periodo de estratificación dentro del ciclo de PPA analizado.
3. Evaluar la posible tasa de eliminación del PPA durante un periodo de estratificación, utilizando picofitoplancton marcado con fluorescencia.

5. MATERIAL Y MÉTODO

5.1. Zona de estudio

La presa Valle de Bravo se localiza en el municipio del mismo nombre, en el Estado de México, a 19°21'30" N y 100°11'00" W y a 1830 m s.n.m. Capta el agua en una cuenca hidrográfica de 546.9 km². Presenta un clima templado subhúmedo y semicálido, con lluvias en verano; el clima de las zonas altas de la cuenca (>2000 m s.n.m.) es predominantemente templado subhúmedo, con una temperatura media anual entre 12 y 18 °C, lluvias en verano; en las zonas bajas (< 2000 m s.n.m.), el clima es semicálido subhúmedo (temperatura media anual mayor a 18°C). La precipitación pluvial en la cuenca oscila entre los 1,000 y los 1,300 mm anuales. Geológicamente se constituye por rocas ígneas del periodo Terciario y Cuaternario de la era Cenozoica. El tipo de suelo es Andosol Húmico y Acrisol Órtico, y en menor proporción Luvisol, Cambisol, Vertisol y Litosol. El uso del suelo en la zona es de agricultura y bosque. La vegetación consiste en bosques de pino-encino, vegetación secundaria y agricultura de temporal (INEGI 2000).

El incremento de la demanda de agua potable en la ciudad de México originó la elaboración del proyecto de abastecimiento de agua potable denominado Sistema Cutzamala, el cual, se conformó con la infraestructura de presas y vasos reguladores del Sistema Hidroeléctrico Miguel Alemán. Valle de Bravo es uno de los embalses que integra el Sistema Cutzamala. Se conforma por los ríos Amanalco, El Molino, Santa Mónica, González y Carrizal. Éstos, a su vez, forman parte de la cuenca media y baja del río Balsas, uno de los más importantes de México. Según Olvera (1992), Valle de Bravo pasó de ser un sistema oligotrófico en 1980 a mesotrófico en 1987 y a eutrófico desde 1992. Esto se dio como consecuencia de las múltiples y crecientes descargas de nitrógeno y fósforo de las aguas residuales locales y las provenientes de la cuenca del Río Amanalco (IDECA 1999). Además, la inyección de agua de la Presa Colorines también representa un aporte significativo de nutrientes, aunque éstos aún no han sido cuantificados (Ramírez Zierold com. pers.). La presa Valle de Bravo se clasifica como un cuerpo de agua cálido monomictico, con termoclina bien definida (entre 8 y 12 m). El embalse presenta una estratificación térmica en los meses de marzo-noviembre. (Monroy 2004).

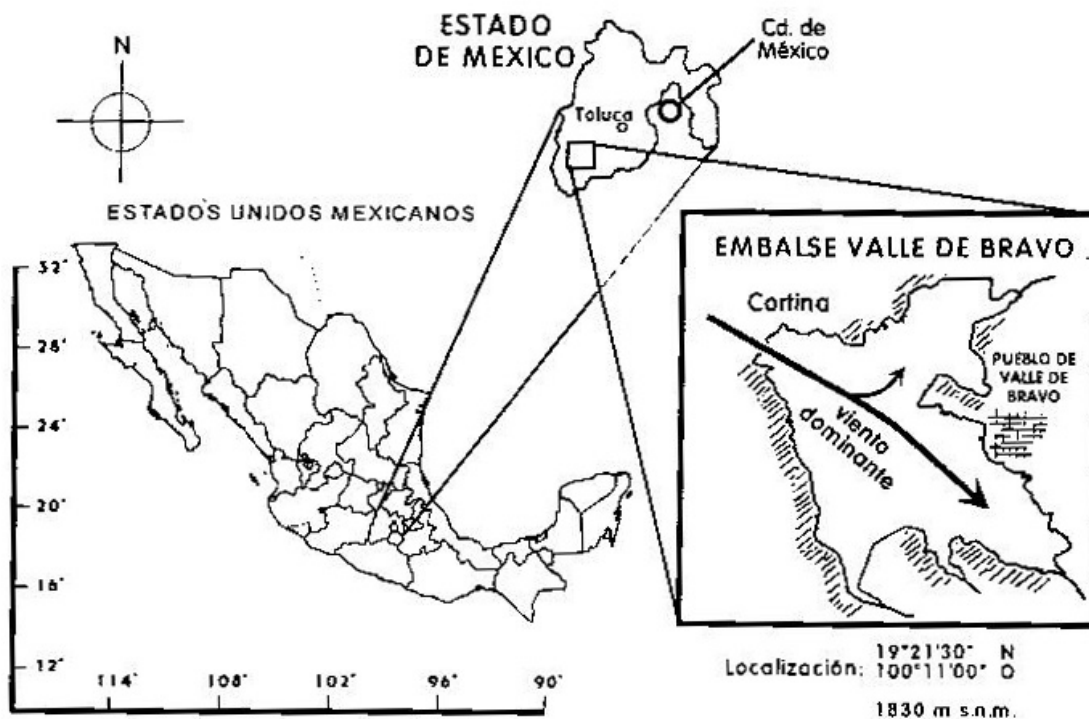


Fig. 2. Mapa del Estado de México, mostrando la ubicación de Valle de Bravo y la dirección predominante del flujo del viento (tomado de Monroy 2004).

5.2 Logística de muestreo

El proyecto abarcó de noviembre 2003 a junio 2005, con una frecuencia de cada 4 semanas. Los muestreos se realizaron en 4 estaciones, denominadas E2, E5, E8 y E12 (Fig. 4). El criterio de selección para las estaciones E2, E12 se basó en su cercanía a la desembocadura de los ríos Molinos y Amanalco, respectivamente; la E5 se escogió por encontrarse aproximadamente en el centro del embalse, y la E8 por su cercanía a la cortina. Las profundidades estudiadas fueron 0m o superficie, 4m, 8m y fondo (profundidad variable que quedaba entre 1 y 4 m por encima de los sedimentos). Esta selección se hizo con la finalidad de tener una adecuada representación de la columna de agua y, con ello, del embalse. En cada estación se tomaron muestras de la columna de agua con una botella tipo IHE. Se registraron datos generales como: fecha y hora (de llegada y de partida), velocidad y dirección del viento, profundidad del fondo y profundidad del disco Secchi. Asimismo, se realizaron registros verticales

cada metro que abarcaron de la superficie al fondo, mediante una sonda multiparámetro (en 2003 y parte de 2004, con un sistema Hydrolab, el resto del tiempo con un sistema YSI) equipadas con sensores de temperatura, conductividad, oxígeno disuelto, potencial redox (Eh) y potencial de hidrógeno (pH). La determinación de la actividad de pastoreo de los ciliados se llevó a cabo en las profundidades de 4m, 8m y fondo.

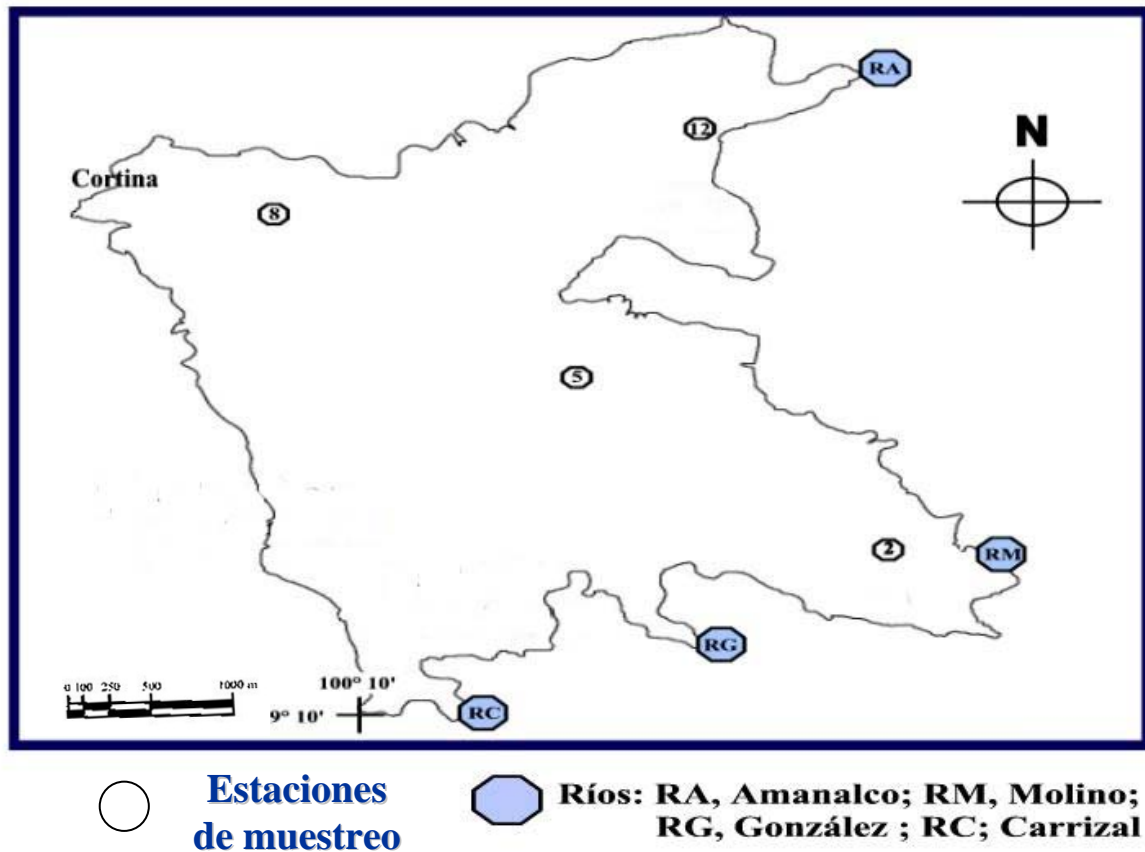


Fig. 3. Esquema de la presa Valle de Bravo, indicando las estaciones de muestreo y los ríos que desembocan en el embalse (Ramírez – Zierold en proceso).

5.3 Conteo de microorganismos

5.3.1 Preparación de picocianobacterias marcadas con fluorescencia (FLC)

En el laboratorio, las picocianobacterias se marcaron con fluorescencia (Fluorescently

Labelled Cianobacteria, FLC) y se tiñeron con 5-(4,6-dichlorotriazin-2-yl) aminofluoresceína (DTAF; Sigma Chemical Co. USA) de acuerdo a la técnica de Sherr *et al.* (1987). Las picocianobacterias se concentraron por centrifugación (10,000 g por 10 minutos). EL pellet se suspendió en 10 mL de una solución de 0.05 mol l⁻¹ de Na₂HPO₄ en 0.85 % NaCl (pH 9), se adicionaron 2mg de DTAF y se incubó en un baño de agua a 60 °C por 2 h. La incubación fue seguida por mínimo por 3 lavados con centrifugación en la misma solución salina amortiguadora-fosfatada, y resuspendida en una solución de pirofosfato de tetrasodio (0.02 mol l⁻¹ Na₄P₂O₇- NaCl 0.85%). Las alícuotas del picofitoplancton teñido (FLC) se congelaron a -18 °C en viales de plástico para ser utilizadas posteriormente en campo, en concentraciones finales de 1-10% de la concentración del PPA total.

5.3.2. Cuantificación del número directo de PPA, ciliados y conteo de FLC

Los números de PPA totales y ciliados se cuantificaron como número directo. En el laboratorio, las picocianobacterias se concentraron por filtración de la muestra en membranas de policarbonato con tamaño de poro de 0.2 µm. Se contó un mínimo de 400 células. Cada muestra se observó en un microscopio de epifluorescencia marca Leica, modelo DMLB. El juego de filtros ("cubos") para la excitación del PPA fue el CY3 - luz de excitación verde, luz de observación amarilla y rojo-naranjada.

Para evaluar la tasa de pastoreo *in situ* en campo se colocaron 500 mL de agua en botellas especiales que impidieron el paso de luz. Posteriormente, se añadieron FLC en una proporción aproximada entre el 1% - 10% de la concentración del picofitoplancton total. Se incubaron durante 6 minutos. 150 mL de muestra se fijó con 1.2 mL de solución de Lugol. Se adicionaron aproximadamente 400 µL de tiosulfato para eliminar la coloración por lugol y, finalmente, 7 mL de formalina (Lee y Soldo 1992; Sherr *et al.* 1987, Sherr y Sherr 1993).

En el laboratorio, los ciliados se filtraron sobre membranas de policarbonato con diámetro de poro de 2.0 µm. Posteriormente se tiñeron con DAPI (4',6-diamidino-2 fenilindol) de Sigma Chemical Co, USA. Los ciliados se reconocieron por la forma y fluorescencia del núcleo, posteriormente se enumeraron las picocianobacterias teñidas

(FLC) ingeridas en todos los de ciliados encontrados, usando el microscopio de epifluorescencia (Sherr *et al.* 1987, Šimek *et al.* 1995). Los juegos de filtros (“cubos”) utilizados para la excitación de los ciliados fue, UV para resaltar los núcleos teñidos con DAPI y el filtro FITC para conteo del FLC.

A partir del conteo de FLC en cada ciliado se realizaron los siguientes cálculos:

5.4. Tasa de alimentación de ciliados

5.4.1. Tasa de filtración (TF) (*clearance rate*) F [$nl\ cel^{-1}h^{-1}$]. Es el volumen filtrado por una célula por unidad de tiempo (Fenchel 1986). Se calcula de acuerdo al número promedio de picocianobacterias teñidas (FLC) ingeridas por los ciliados n_{FLC} [$cel. cel^{-1}$], concentración de FLC N_{FLC} [$cel. nl^{-1}$] y el tiempo de exposición t [h].

$$F = \frac{n_{FLC}}{N_{FLC} \times t} [nl\ cel^{-1}h^{-1}]$$

5.4.2. Tasa de alimentación (TU), (alimentación individual o *uptake rate*) U , ($cel. cel^{-1}h^{-1}$). Número de células ingeridas por un protozoo, por unidad de tiempo. Se calcula usando la tasa de filtración F [$nl\ cel^{-1}h^{-1}$] y el número de bacterias totales N [$cel. nl^{-1}$].

$$U = F \times N [cel\ cel^{-1}h^{-1}]$$

5.4.3. Tasa de pastoreo poblacional (TG) (*grazing rate*) . Se utilizó la ecuación de Salat y Marrasé (1994):

$$G = \frac{N_{FLC,0} - N_{FLC,t}}{t} \times \frac{N_0 + N_t}{N_{FLC,0} + N_{FLC,t}} [cel\ ml^{-1}d^{-1}]$$

La tasa de pastoreo poblacional, (TG) [$cel. mL^{-1} d^{-1}$], son las picocianobacterias eliminadas por unidad de tiempo; t [d] es el tiempo de incubación; N_0 y N_t [$cel. mL^{-1}$] son números totales de las picocianobacterias en tiempo 0 (inicial) y tiempo t (final); $N_{FLC, 0}$ y $N_{FLC, t}$ son los números de las picocianobacterias marcadas en tiempo 0 y tiempo t , respectivamente.

5.4.4. Tasa o porcentaje de eliminación E [d⁻¹]

$$E = \frac{G}{N_0} [d^{-1}]$$

G [cél. mL⁻¹d⁻¹] representa las picocianobacterias eliminadas durante la unidad del tiempo y N₀ [cél. mL⁻¹] es el número total de las picocianobacterias en tiempo cero (0).

5.5. Determinación de nutrientes

La determinación de nutrientes se realizó en un analizador de flujo segmentado (marca Skalar Sanplus System) en el laboratorio de Biogeoquímica Acuática del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Los nutrientes que se evaluaron fueron: fósforo reactivo soluble (FRS o P-PO₄³⁻), a través del método de reducción del ácido molibdosfosfórico a fosfomolibdeno azul (0.05 - 4 μM de intervalo de concentración). Nitrógeno como nitritos (N-NO₂⁻) por medio del método de diazotización con sulfamilamida (0.1 - 2.0 μM L⁻¹ de intervalo de concentración). Nitrógeno como nitratos (N-NO₃⁻) por el método de reducción de cadmio y analizando nitritos (0.1 - 20 μM de intervalo de concentración). Nitrógeno como amonio (N- NH₄⁺) por la reacción de Berthelot (azul de endofenol, para 0.2 - 20 μM L⁻¹ de intervalo de concentración). (APHA- AWWA- WPCF 1980).

También se determinaron el NT y el PT mediante el protocolo de Valderrama (1981).

5.6. Análisis de resultados

Los valores de temperatura, OD, pH, NT, PT, P-PO₄³⁻, N-NH₄⁺, N-NO₃⁻ nitritos se correlacionaron con la abundancia total de PPA y con el número de ciliados en el programa InStat y Prism 4 (GraphPad Software, USA; Motulsky 1999). Los parámetros fisicoquímicos. También se graficaron en el programa Excel para ver su distribución en las profundidades y meses de muestreo.

5.7. Caracterización morfológica del PPA y de los ciliados

La especie colonial del PPA localizada en VB se identificó, de acuerdo con la propuesta taxonómica más reciente (Komárek y Anagnostidis 1998). Se emplearon las

técnicas de Azul de Anciano (Sheath y Cole 1990) y Hematoxilina de Wittmann (Necchi y Sheath 1992, Sheath y Cole 1990) para resaltar el mucílago extracelular y el material genético. Se observaron las principales características morfológicas del picofitoplancton al formar agregados o pequeñas colonias con un microscopio óptico Olympus DP12 con contraste de fases.

Para la identificación de ciliados se utilizó la técnica de Tinción de Protargol (Montagnes y Lynn 1987, modificado por Skibbe´s 1994). La propuesta taxonómica se basó en Foissner *et al.* (1999).

6. RESULTADOS

6.1. Factores fisicoquímicos

Los principales factores fisicoquímicos registrados en Valle de Bravo fueron temperatura, oxígeno disuelto (OD), pH y nutrientes (de los cuales sólo se graficaron NT y PT para dar una idea acerca del comportamiento general de los mismos).

El embalse presentó un promedio anual de pH de 8.1, con variaciones de un máximo 9.6 en el epilimnion, 8.5 en metalimnion y un mínimo de 7.0 en hipolimnion (Fig. 4).

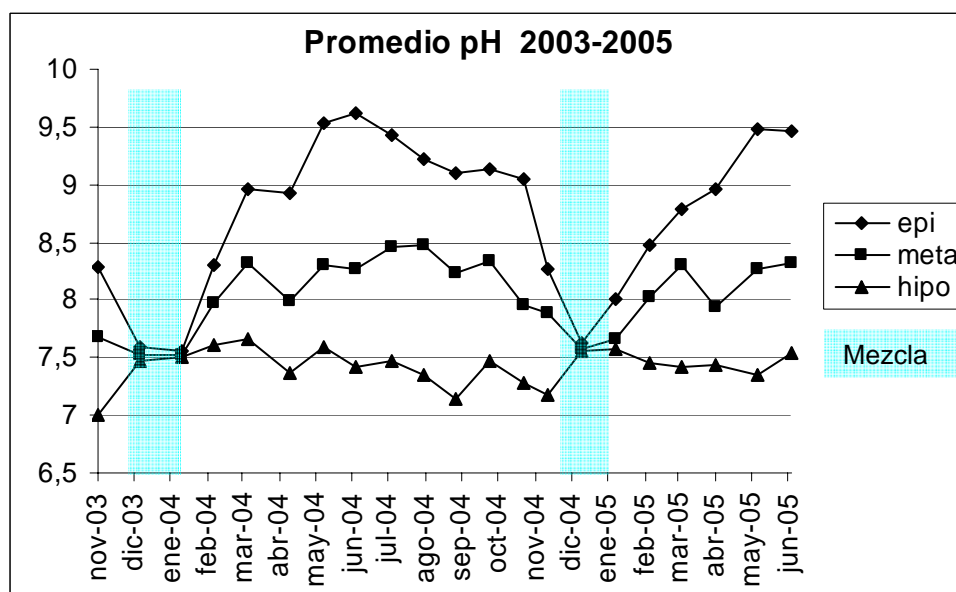


Fig. 4. Promedio mensual de pH, noviembre 03- junio 05.

En relación con los nutrientes, se observaron concentraciones de nitrógeno total (NT) de 50- 220 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Fig. 5). El fósforo total (PT) se mantuvo de 1 a 7 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Fig. 6).

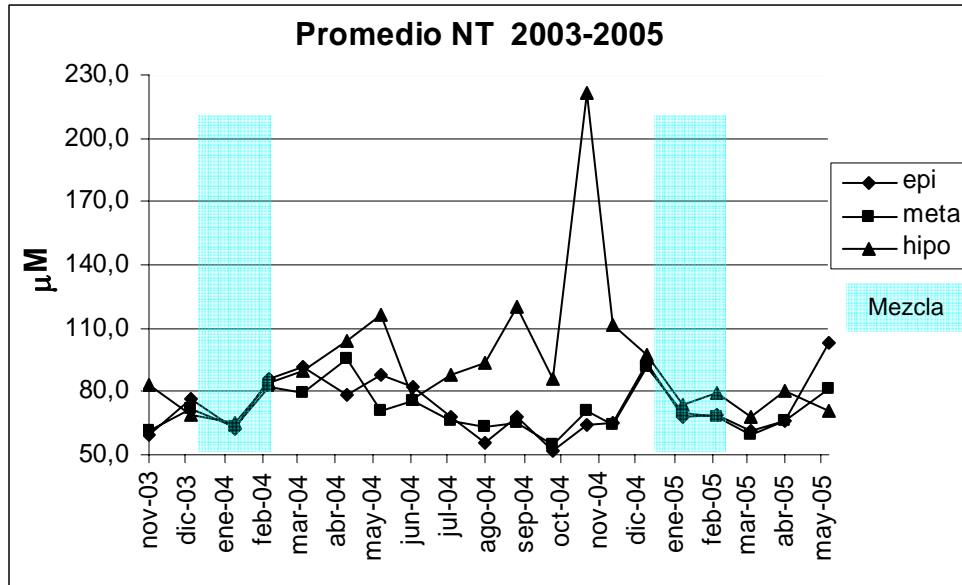


Fig. 5. Promedio mensual de NT, noviembre 03- junio 05.

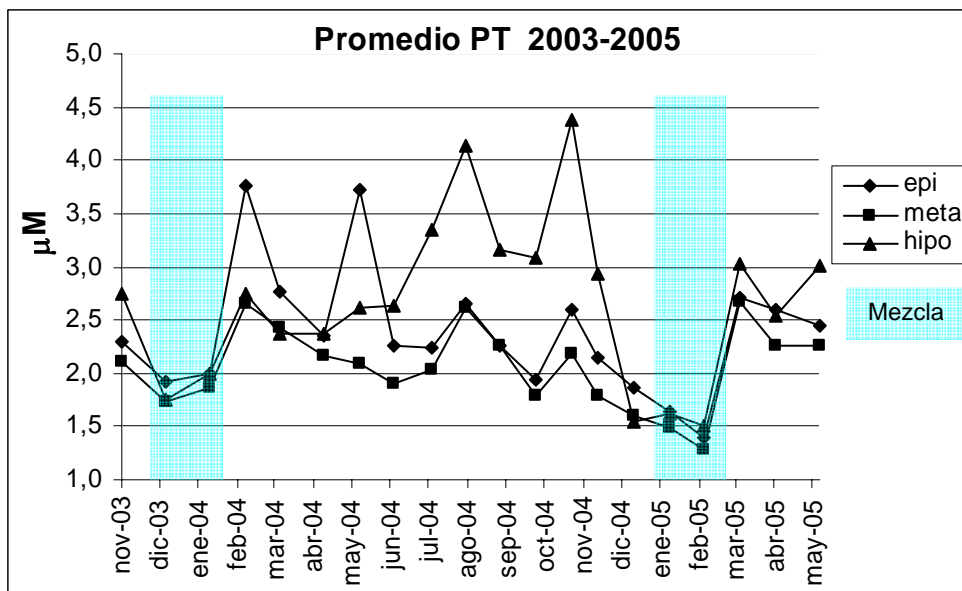


Fig. 6. Promedio mensual de PT, noviembre 03- junio 05.

El oxígeno disuelto (OD), se observó un promedio general de 3.9 mg L⁻¹, con promedios por capas durante la estratificación de 7.0, 3.3, y 1.4 mg L⁻¹ en epilimnion, metalimnion e hipolimnion respectivamente (Fig. 7).

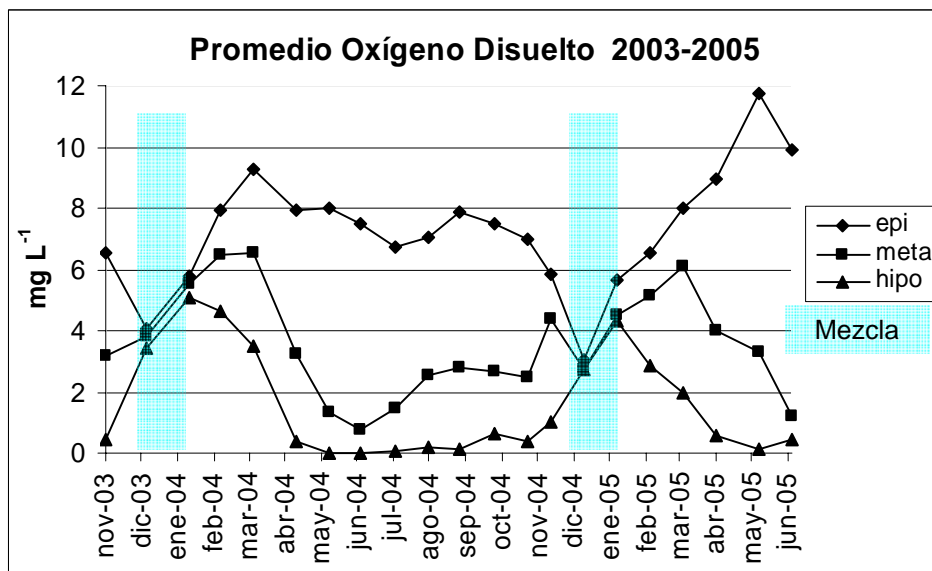


Fig. 7. Promedio mensual de OD, noviembre 03- junio 05.

En general, el promedio anual de temperatura fue de 20° C, con oscilaciones entre 17 y 23° C (Fig. 8).

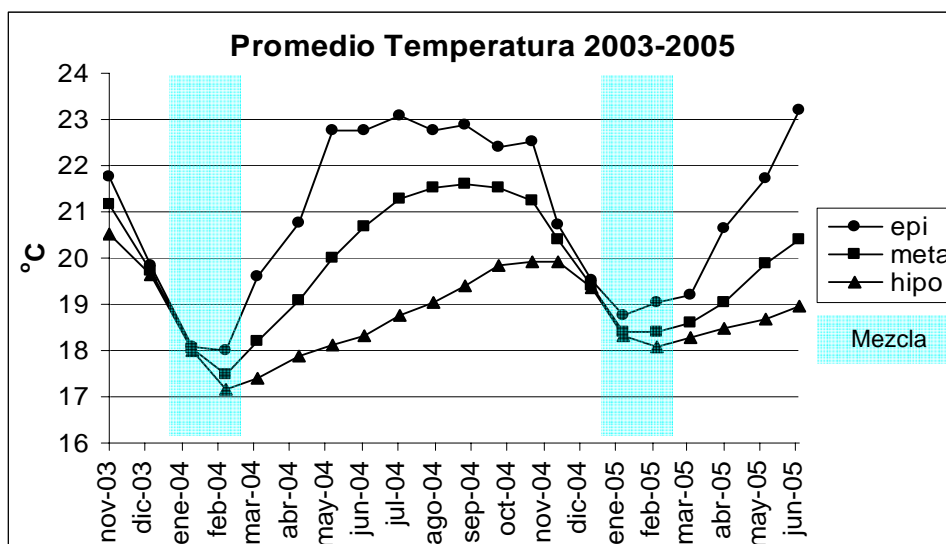


Fig. 8. Promedio mensual de temperatura, noviembre 03- junio 05.

Considerando la distribución de la temperatura y oxígeno en la columna de agua, en Valle de Bravo (VB) se observó la formación de una termoclina y oxiclina bien definida durante el periodo de estratificación, de marzo a abril entre los 6 y 12 m y posteriormente de mayo a octubre entre los 8 y 12 m el fondo, con un hipolimnion que pronto se vuelve anóxico y perdura así durante todo el periodo de estratificación; se detectó el periodo de mezcla de diciembre a enero (Figs. 9 y 10).

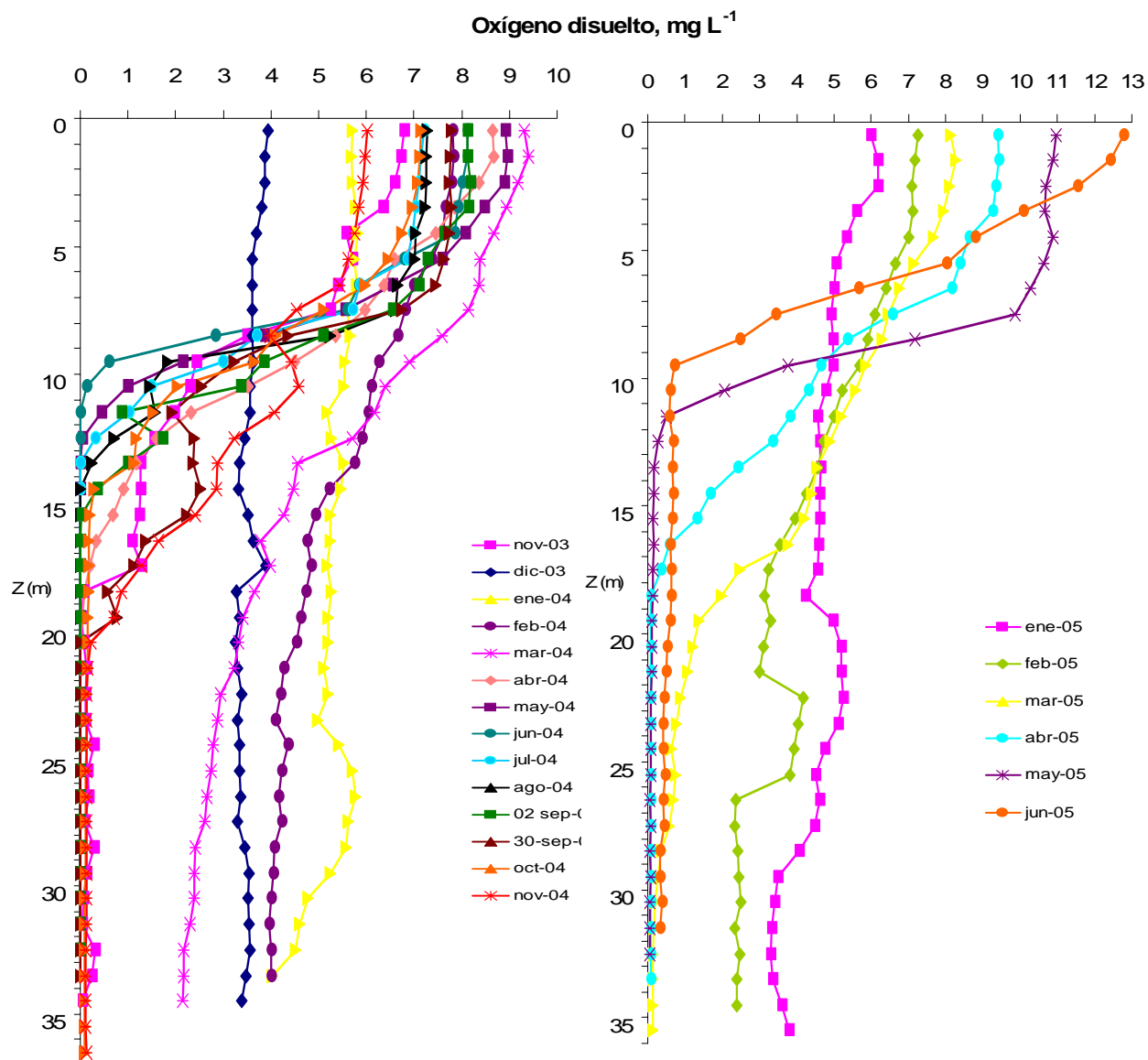


Fig. 9. Perfiles de oxígeno disuelto (OD) del periodo noviembre 03 a junio de 2005.

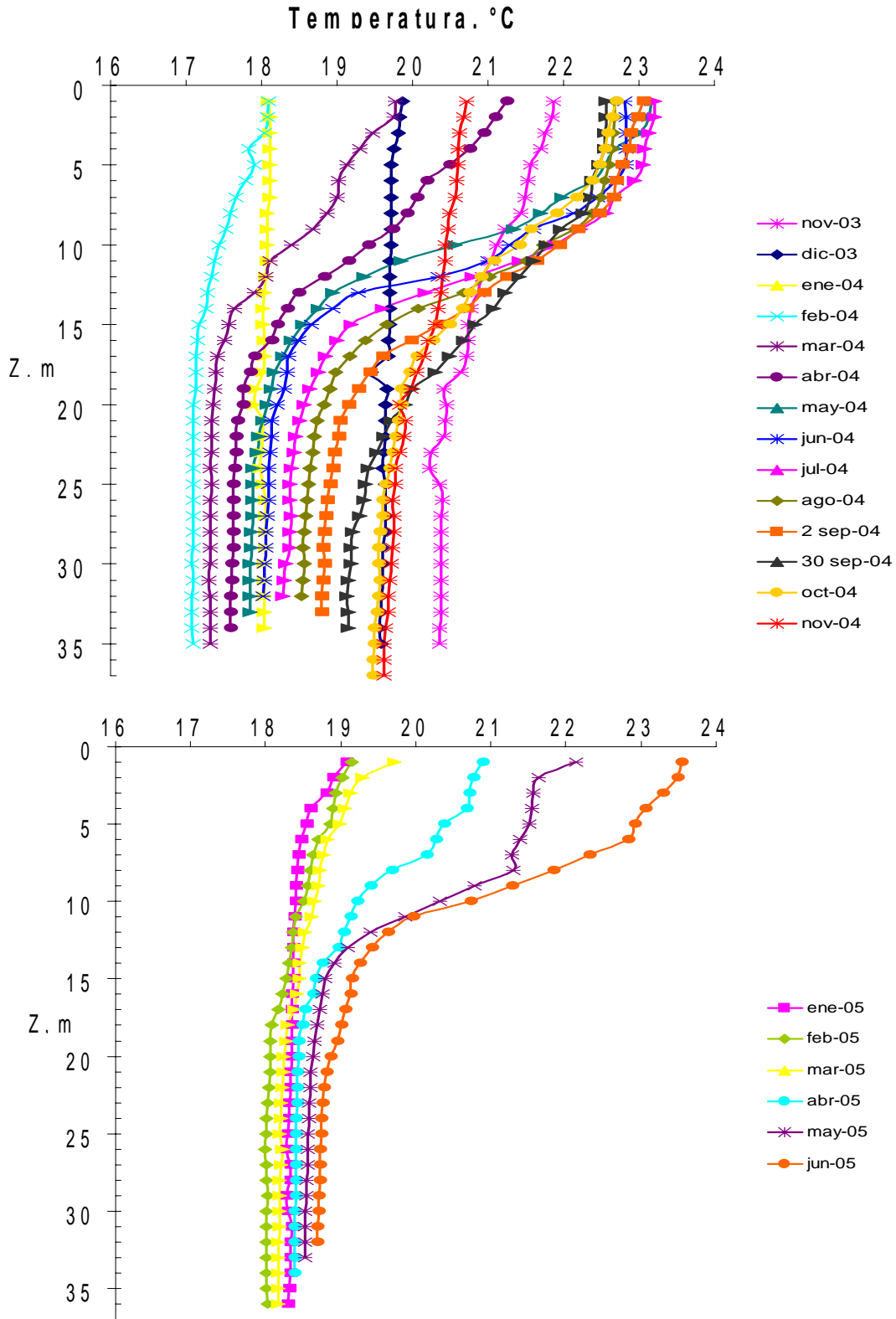


Fig. 10. Perfil de temperatura del periodo noviembre 03 a junio de 2005.

6.2. Distribución y abundancia del PPA

El estudio abarcó 19 meses. A lo largo del periodo de estratificación se reconocieron células solitarias similares al morfotipo de *Synechococcus* spp. El picoplacton autotrófico (PPA) presentó en su mayoría fluorescencia amarilla-anaranjada, lo que significa con abundante ficoeritrina (FE) a lo largo de todos los meses (Fig. 11). En la estratificación se observó que el PPA mantuvo un patrón de distribución similar y constante. El epilimnion (0y 4m) concentró los mayores números de abundancia y se observó un decremento en la abundancia a mayor profundidad (8 m, termoclina). En el fondo del embalse o hipolimnion, la abundancia de PPA se localizó en el límite de detección (10^2 cél. mL⁻¹, Figs. 12-14).

El promedio de abundancia del PPA en VB fue de 1.9×10^4 cél. mL⁻¹ y 2.52×10^4 cél. mL⁻¹ en el epilimnion. Al inicio de la estratificación se observaron concentraciones bajas de PPA en toda la columna de agua, éstas fueron en aumento conforme avanzaron los meses (Fig. 15). La mayor abundancia se registró al final de este periodo, con 1.75×10^5 cél. mL⁻¹ en octubre, 1.07×10^5 cél. mL⁻¹ en septiembre 02 y 9.92×10^4 cél. mL⁻¹ en noviembre (Figs. 15 y 17). Durante un mismo muestreo, los valores del PPA fueron semejantes en las diferentes estaciones a la misma profundidad (Figs. 12-14). En los periodos de mezcla (2003 y 2004) se presentó una considerable disminución en su concentración. En enero de 2004 se registraron 1.67×10^2 cél. mL⁻¹, mientras que en enero de 2005 fueron 1.37×10^3 cél. mL⁻¹. Durante la mezcla, la distribución y abundancia de PPA fue homogénea a todo lo largo de la columna de agua (Figs. 12, 14). Al comparar el desarrollo de la estratificación durante 2004 y parte del 2005, se observó un comportamiento similar, es decir, un aumento paulatino en su abundancia (Fig. 15). Este aumento se mantuvo constante conforme avanzó la estratificación, aunque en abril de 2004 hubo una baja que se recuperó en mayo. En junio de 2005 se manifestó una considerable disminución en la abundancia de PPA, con 1.47×10^3 cél. mL⁻¹, en comparación con mayo, 5.24×10^3 cél. mL⁻¹ (Figs. 14-16).

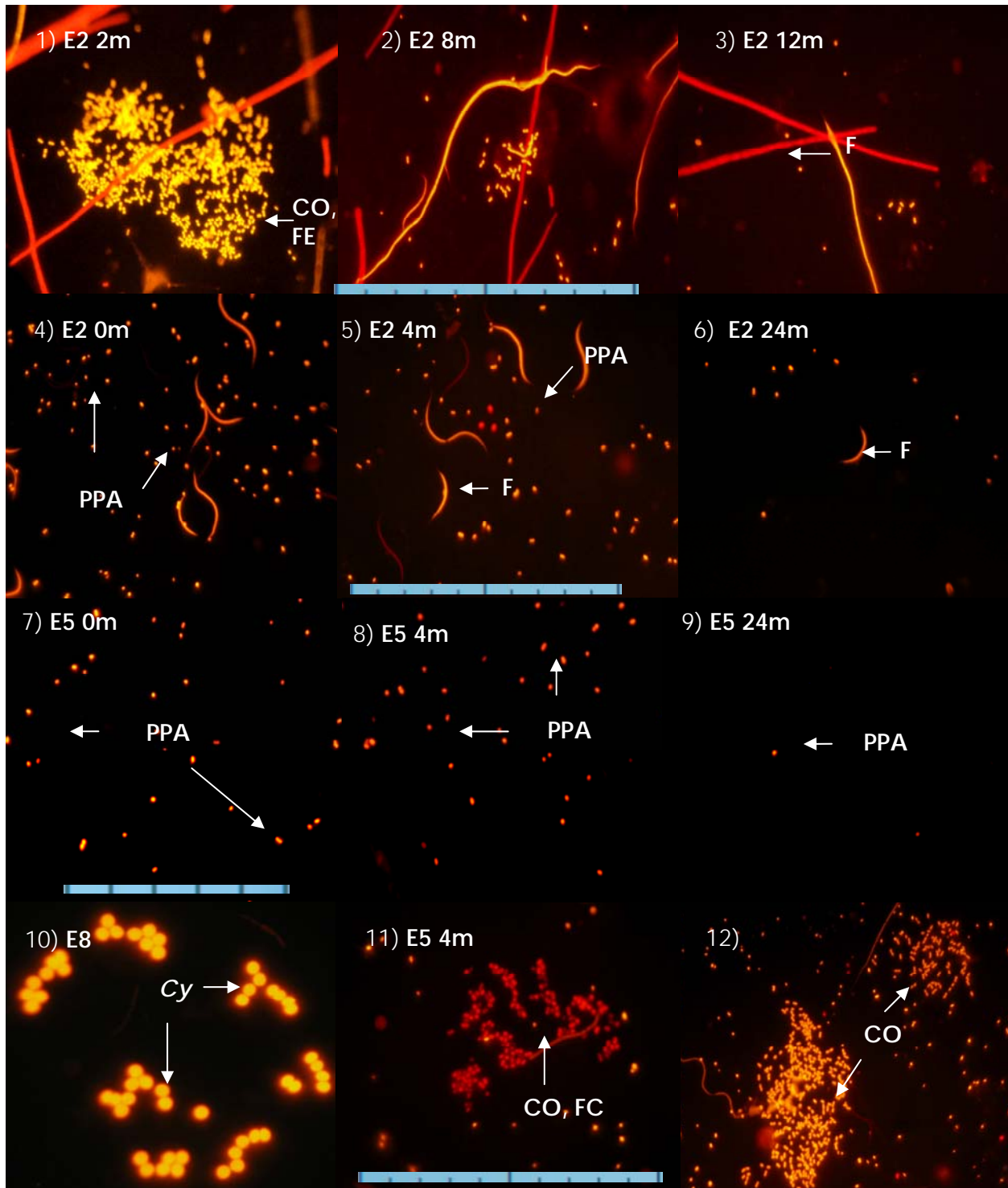
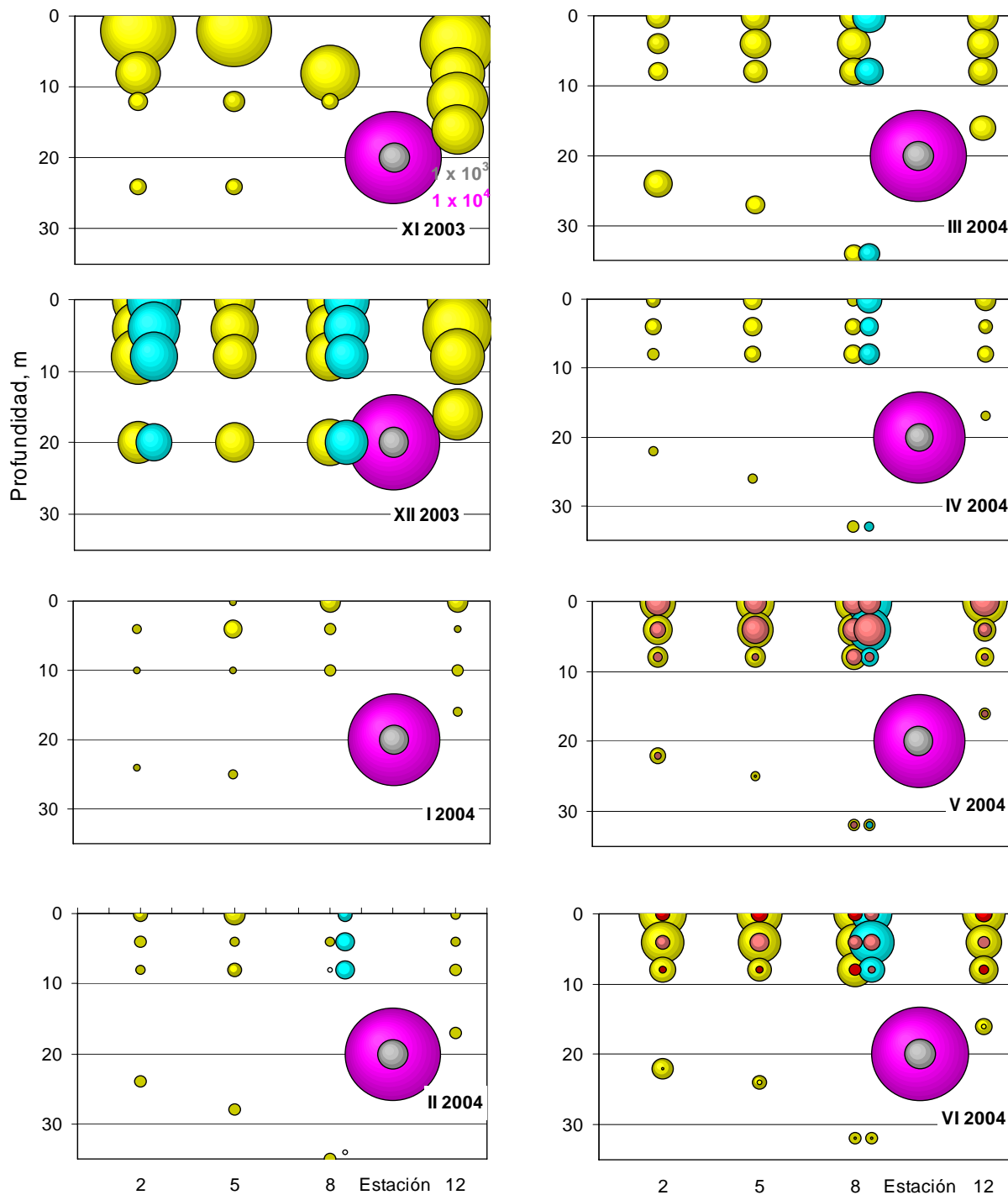


Fig. 11. Células de picoplancton autotrófico (PPA) con contenido en ficoeritrina (FE), ficocianina (FC); forma colonial (CO), filamentos de cianobacterias (F) y *Cyanodictyon* cf. *imperfectum* (Cy); microscopio de epifluorescencia 100x, filtro CY3; 1-3 noviembre 03; 4-6 noviembre 04; 7-9 y 11 agosto 04; 10 marzo 05; 12 octubre 2004.



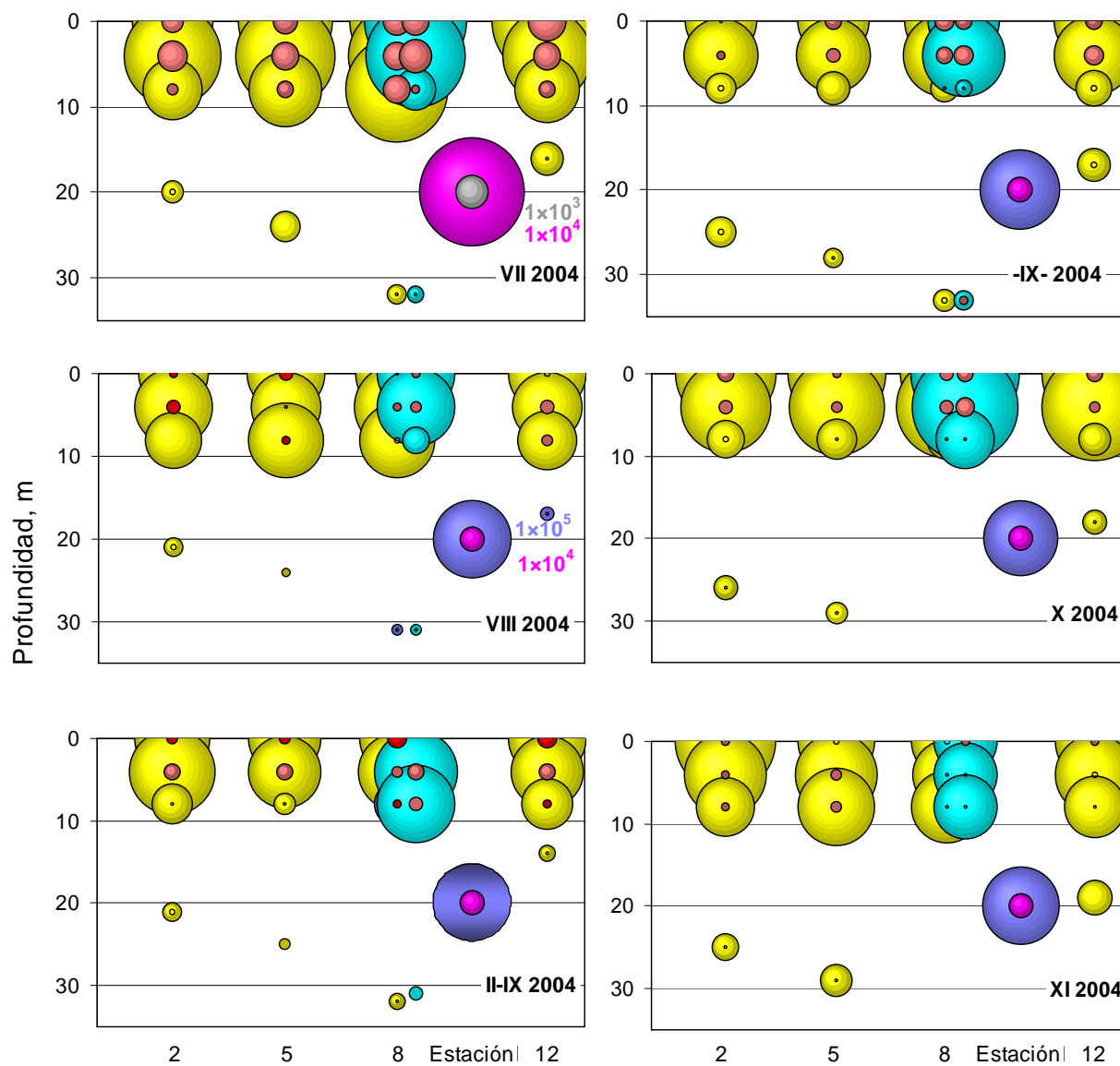


Fig. 13. Distribución y abundancia de PPA; julio a noviembre 2004; burbujas amarillas representa PPA con abundante contenido de ficoeritrina (FE); burbujas rojas con contenido de ficocianina (FC); burbuja azul claro repetición en E8; burbuja gris escala de abundancia de PPA de 10^3 cél. mL⁻¹; burbuja rosa escala de 10^4 cél. mL⁻¹; burbuja azul oscuro escala 10^5 cél. mL⁻¹.

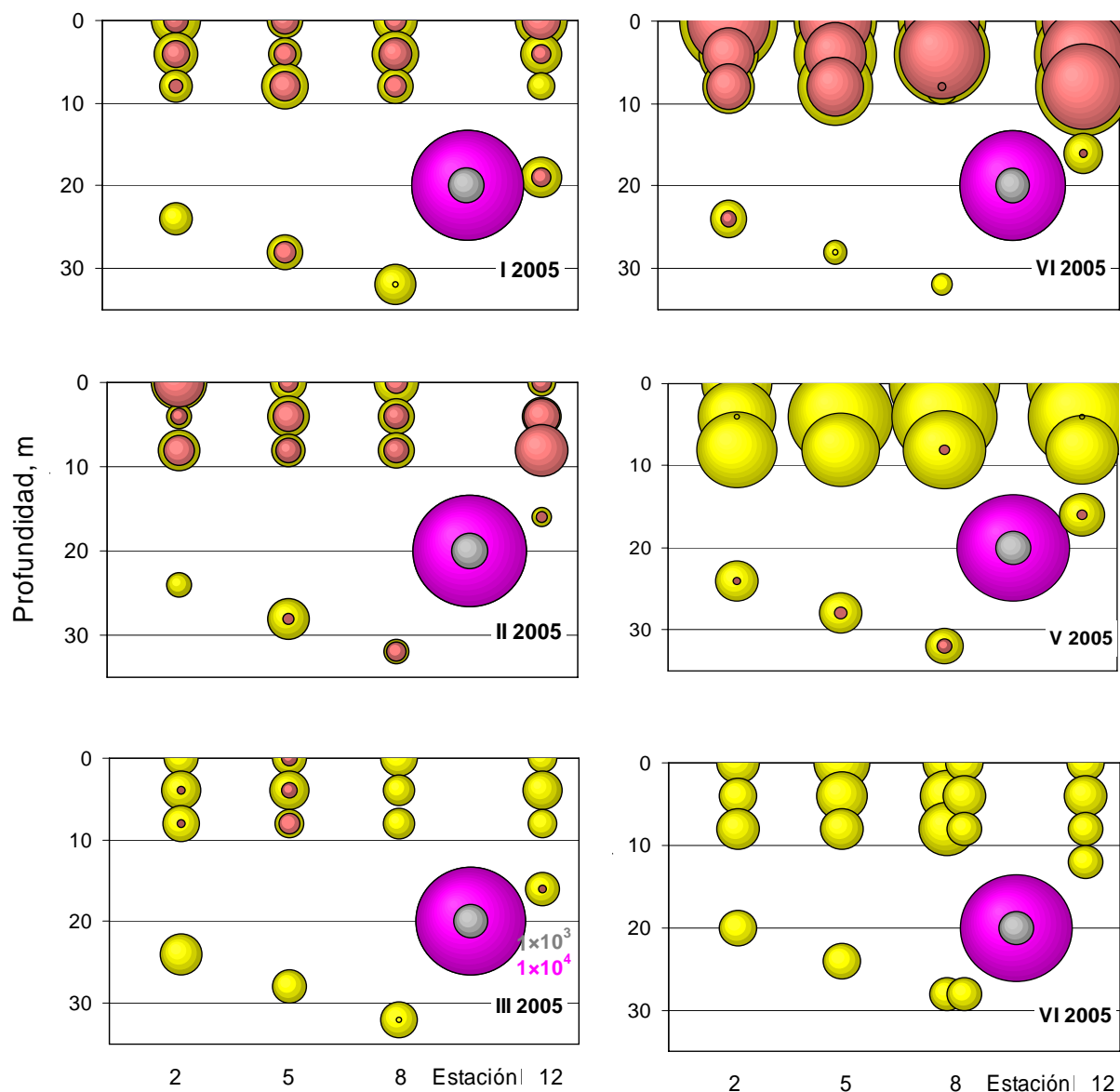


Fig. 14. Distribución y abundancia de PPA en la columna de agua; marzo- junio 2005; burbujas amarillas representa PPA con abundante contenido de ficoeritrina (FE), rojas con contenido de ficocianina (FC); burbuja rosa, escala de abundancia de PPA de 10^4 cél. mL⁻¹; burbuja gris escala 10^3 cél. mL⁻¹.

En el 2004, la mayor abundancia se localizó habitualmente en la E8 (cercana a la cortina), seguida de la E12. Por otro lado, los valores en la abundancia del PPA entre la E8 y su repetición (V2E8) fueron en ocasiones similares (Figs. 16-17). EL PPA con FE o fluorescencia amarilla-naranja fue el más constante y abundante, y estuvo mejor representado a lo largo de la columna de agua durante todos los muestreos; los números de células con FC fueron menores o incluso no se presentaron (Figs. 11-14). En abril de 2005 se observó un considerable aumento de PPA rico en FC en el epilimnion (Fig. 14). La máxima concentración de PPA se localizó en E8 4 m, en el mes de octubre, con 2.01×10^5 cél. mL⁻¹. Durante la mayor parte del tiempo, la concentración de PPA en VB se mantuvo entre los órdenes de magnitud de 10^2 y 10^4 cél. mL⁻¹, principalmente en 10^3 cél. mL⁻¹. De agosto a noviembre de 2004 se observó los máximos valores registrados durante el periodo de estudio, hasta 10^5 cél. mL⁻¹ (Figs. 15-17).

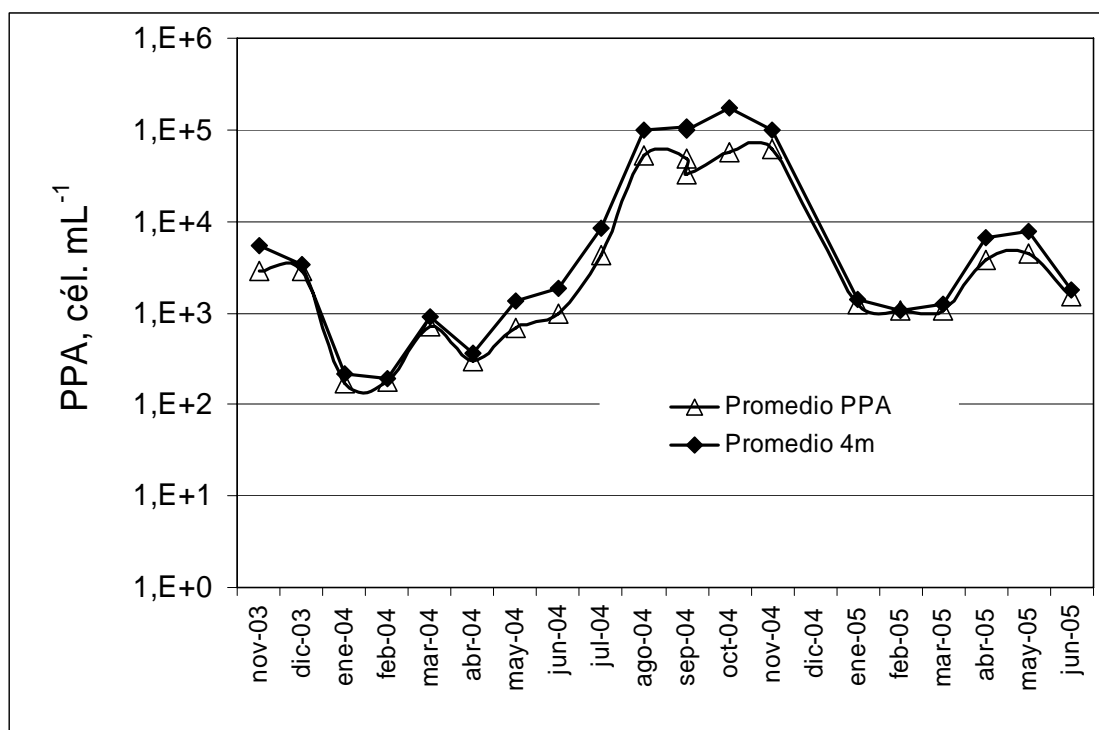


Fig. 15. Promedios mensual general y a 4 m de PPA; de noviembre de 2003 a junio de 2005.

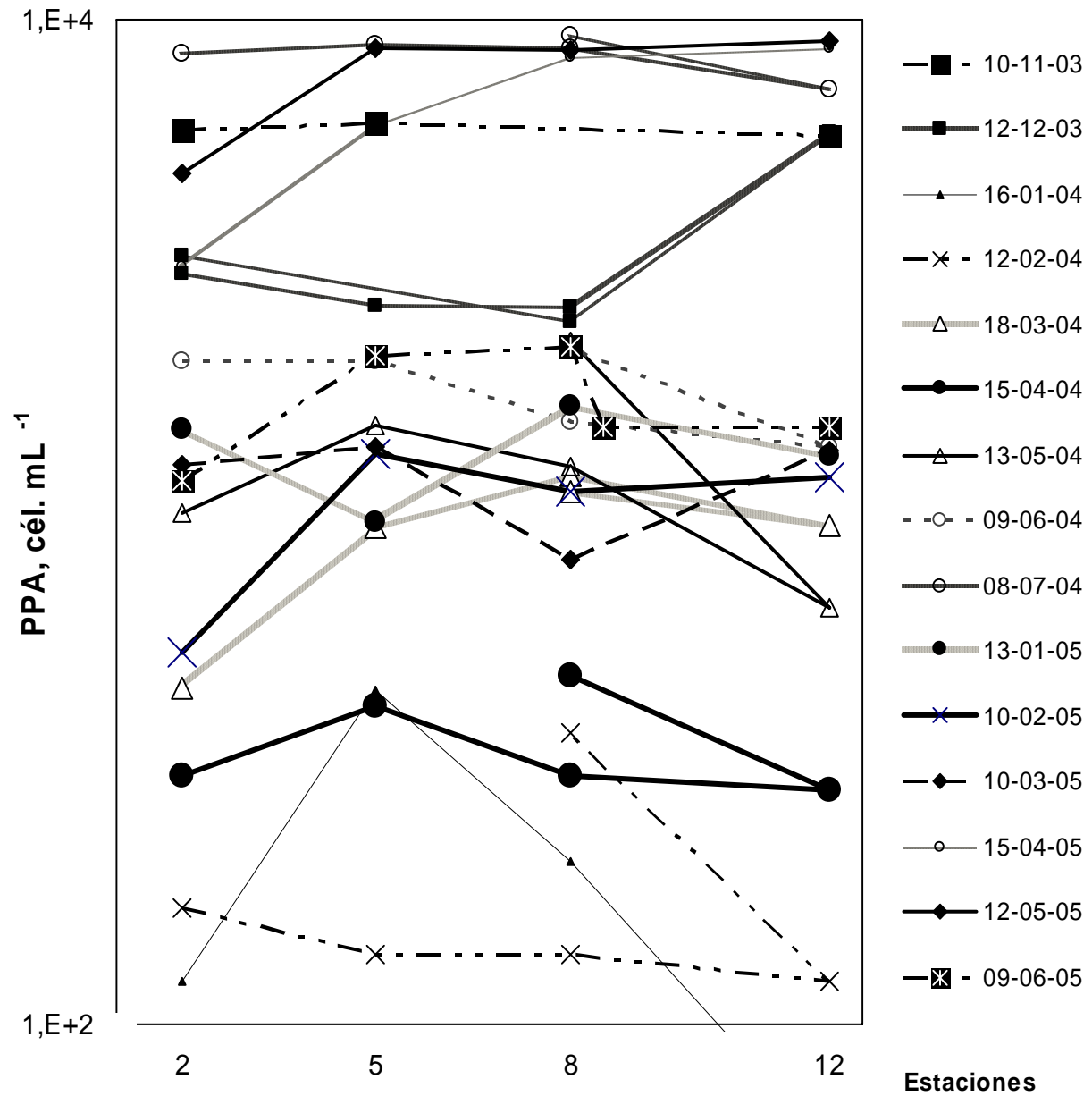


Fig. 16. Promedios de abundancia de PPA durante noviembre 2003- julio 2004 y de enero a junio 2005.

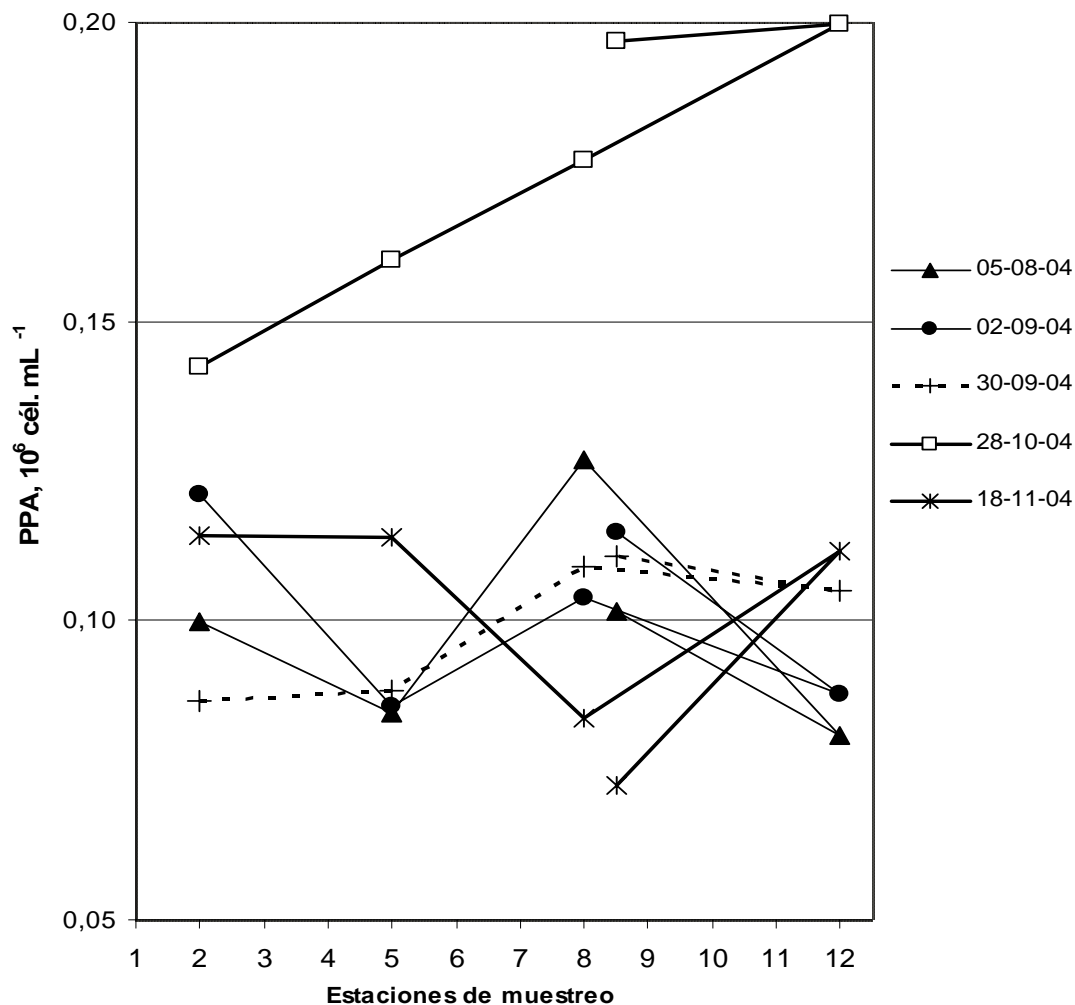


Fig. 17. Promedio de abundancia de PPA agosto a noviembre 2004.

6.3. Caracterización morfológica del PPA

En Valle de Bravo, en diferentes estaciones de muestreo y a diferentes profundidades, se observó un organismo que por sus particularidades morfológicas podría ser clasificada como *Cyanodictyon* cf. *Imperfectum* (Conberg 1981). Las colonias presentaron un desarrollo paulatino a través del tiempo de estudio, aunque no alcanzaron formas definidas, se observó un agregado pequeño y tenue; al parecer, presentó un crecimiento gradual hasta formar una colonia.

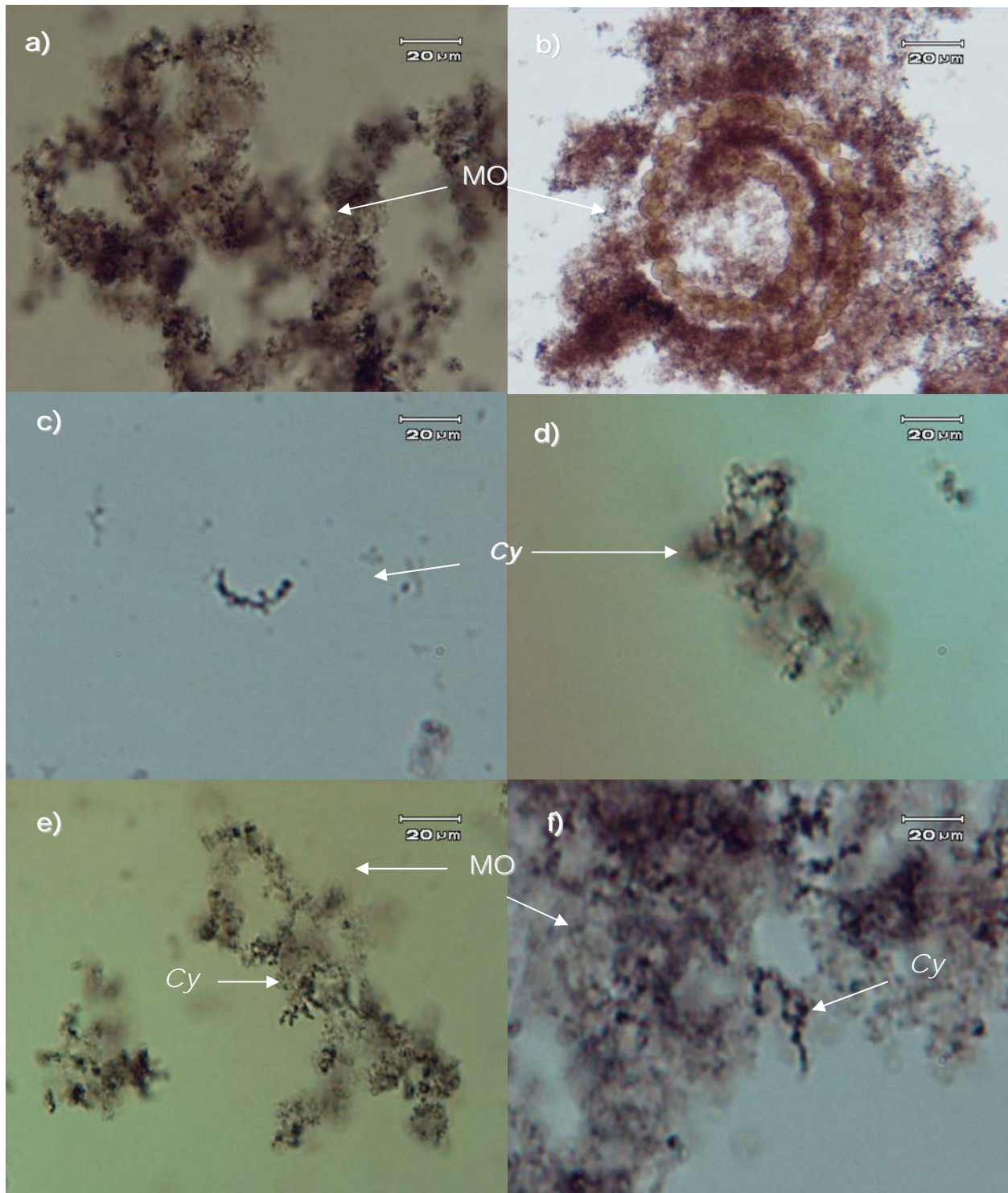


Fig. 18. Microfotografías del morfotipo de *Cyanodictyon* cf. *imperfectum*. a) materia orgánica (MO); b) *Anabaena* spp. rodeada por MO; c) posible inicio de formación de una colonia; d), e) y f) colonias de *C. imperfectum* (Cy).

La colonia fue irregular (no alcanzaron formas definidas) y libre flotante, las cuales se caracterizaron por poseer mucilago difluente no homogéneo, el tamaño de sus células fluctuó alrededor de 1 μm . (Fig. 18).

6.4. Distribución y abundancia de ciliados

En todo el periodo de estudio se registraron 17 géneros de ciliados en el embalse (Tabla 1). La abundancia en el hipolimnion fue casi nula, se restringió principalmente a *Halteria* spp. y *Vorticella* spp. (Fig. 20). Sin embargo, la E2 comúnmente registró presencia de ciliados en el hipolimnion del embalse. En general, la presencia de los ciliados fue constante a lo largo de los meses de estudio, aunque en concentraciones relativamente bajas. En promedio se contaron 10 cél. mL^{-1} en el epilimnion, con excepción de junio con un pico máximo de 40 cél. mL^{-1} , seguido de octubre y septiembre 02, es decir, al final de la estratificación (Fig. 19). El estudio de la picoplactivoría de PPA por los ciliados en Valle de Bravo comprendió el periodo de abril a noviembre de 2004. Prácticamente su distribución se restringió al epilimnion. La E8 registró constantemente el mayor número de individuos. La abundancia más elevada se localizó generalmente a 4 m, seguida de 8 m; sin embargo, en agosto en E8, noviembre en E2 y E8, se observó una mayor abundancia en 8m.

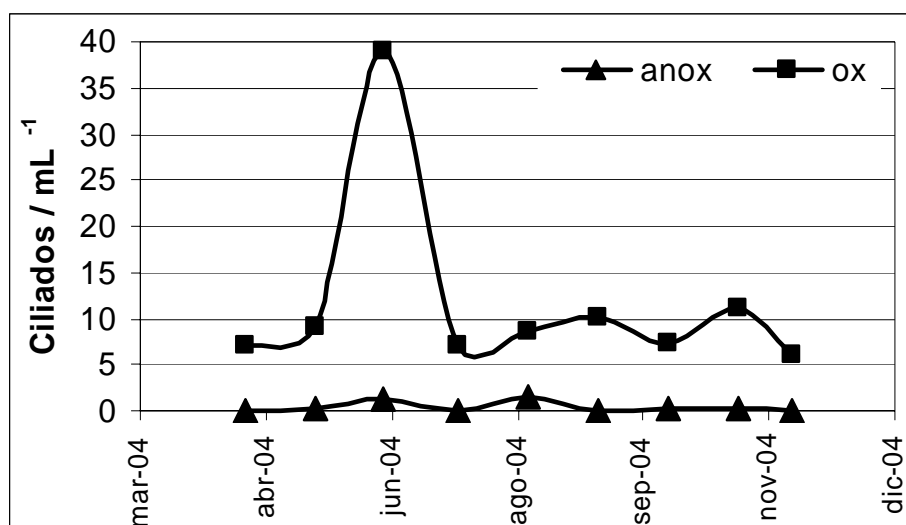


Fig. 19. Abundancia mensual de los ciliados en epilimnion e hipolimnion.

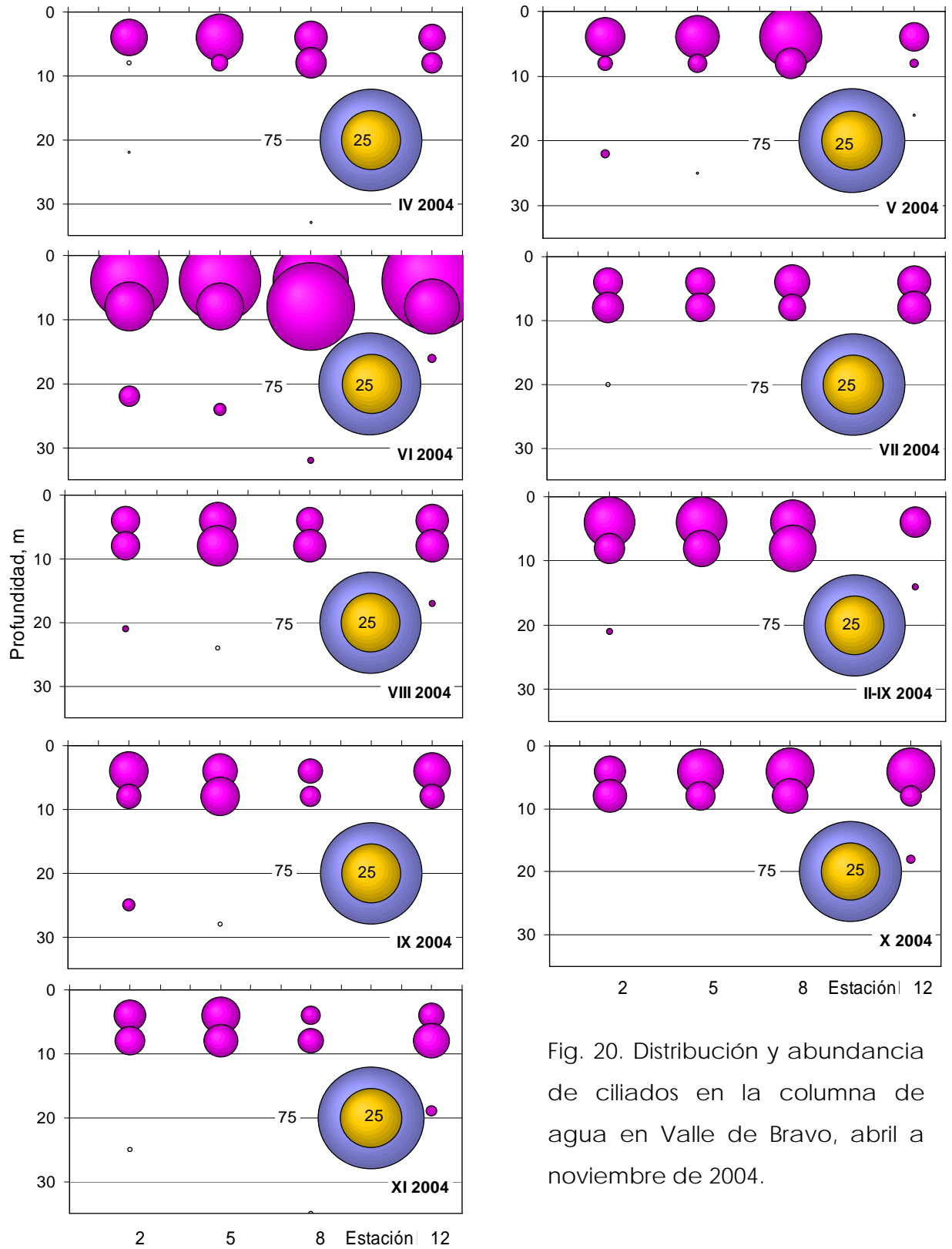


Fig. 20. Distribución y abundancia de ciliados en la columna de agua en Valle de Bravo, abril a noviembre de 2004.

Tabla 1. Especies y números de ciliados (cél. mL⁻¹) localizados en el epilimnion de abril a noviembre 2004.

	A	M	J	J	A	02 S	30 S	O	N	Total
Gymnostomata										
<i>Askenasia</i> spp.					2	1			3	6
<i>Dileptus</i> spp.			140	59						199
<i>Lagynophrya</i> spp.		10 *	11 *		47	21*	18*	35*	1*	143
Oligotrico										
<i>Halteria</i> spp.	93	95	198	102	105	154	118	100	164	1129
<i>Rimostrombidium</i> spp.		13			33	131	253	695	19	1114
<i>Pelagostrombidium</i> spp.		51	15	12*	56	82	101	44	5	366
Peritrico										
<i>Epistylis</i> spp.		12	2		26					40
<i>Trichodina</i> sp.		4		2						6
<i>Vorticella</i> spp. (A) chica	119	104	158	56	98	138	130	139	39	981
<i>Vorticella</i> spp. (B) grande	2	9	21	32	1	19	37	30	10	161
Pleurostomatida										
<i>Enchelys</i> spp.		1*			3*	3			10*	17
<i>Lacrymaria</i> spp.				12	26					38
<i>Litonotus</i> spp.		3*			20*					23
Scuticociliados										
<i>Cyclidium</i> spp.							9	14		23
Scuticociliado A	12	90	125	87	100	38	72	27	230	781
Scuticociliado B			135	19			12	46		212
Scuticociliado C						280	36	3		319
Scuticociliado D									38	38

* No se alimentó

6.5. Tasas de filtración (TF), alimentación (TU), pastoreo (TG) y eliminación (TE).

A lo largo de los meses de estratificación se encontró que la mayoría de los ciliados tuvieron TU y TF similares, en un intervalo menor de 500 células. célula⁻¹ h⁻¹ de TU y 500 nL célula⁻¹ h⁻¹. Algunas especies estuvieron presentes sólo en ciertas épocas y otras en una o dos ocasiones (Fig. 21, Tabla 1). Se observaron discrepancias entre los valores de tasas de alimentación (TU) y tasa de filtración (TF) en un mismo género a lo largo de la estratificación, aunque en el mismo mes los valores de éstas se mantuvieron análogos

entre las diferentes estaciones de muestreo. Ocasionalmente, la E8 presentó un ligero aumento en los números de TF y TU (Figs. 22-30). En promedio, los ciliados tuvieron una TF $560 \text{ nL cél.}^{-1} \text{ h}^{-1}$, TU, $39 \text{ cél. cél.}^{-1} \text{ h}^{-1}$, G, $6.14 \times 10^3 \text{ cél. mL}^{-1} \text{ d}^{-1}$ y TE, 13.28% (Tabla 2).

Tabla 2. Promedio mensual de ciliados, tasas de filtración (TF), alimentación (TU), pastoreo (TG) y eliminación (TE) en epilimnion.

Mes	Ciliados cél. mL ⁻¹	TF nL cél. ⁻¹ h ⁻¹	TU cél. cél. ⁻¹ h ⁻¹	TG cél. mL ⁻¹ d ⁻¹	TE % d ⁻¹
Abril	6.17	140	17	1.06×10^1	2.4%
Mayo	7.11	672	11	1.78×10^2	13.9%
Junio	39.91	241	10	3.17×10^2	20.3%
Julio	5.75	419	8	4.70×10^2	5.9%
Agosto	7.45	816	68	1.20×10^4	14.3%
Septiembre 02	10.42	727	71	1.56×10^4	19.5%
Septiembre 30	6.43	797	54	7.11×10^3	10.5%
Octubre	9.21	553	62	1.41×10^4	12.3%
Noviembre	5.78	311	34	4.08×10^3	4.7%

A lo largo de la investigación se comparó el promedio de PPA y el promedio de pastoreo a 4 m. Durante todos los meses se observó que ésta se conservó alrededor de un orden de magnitud menor a la abundancia de PPA (Fig. 31).

6.6. Tasas de filtración (TF) y alimentación individual (TU)

Las especies con mayor frecuencia registradas durante todo el periodo de estudio fueron *Halteria* spp., *Vorticella* spp. (A), *Vorticella* spp. (B) (*grande*), *Pelagostrombidium* spp., *Rimostrombidium* spp., y scuticociliados (Tabla 1). *Halteria* spp. su TU fue 60 cél. cél.⁻¹h⁻¹ y TF de 680 nL cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 33 y 34). *Vorticella* spp. (A) tuvo en promedio de TU de 50 cél. cél.⁻¹h⁻¹ de PPA y TF de 610 nL cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 35 y 36). *Vorticella* spp. (B) tuvo una TF de 3351 nL cél.⁻¹ h⁻¹ y TU de 222 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 37 y 38). El Scuticociliado (A) obtuvo en promedio con una TF de 150 nL cél.⁻¹ h⁻¹ y TU de 12 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 39 y 40). *Rimostrombidium* spp. registró una TU de 54 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y 540 nL cél.⁻¹ h⁻¹ de TF (Figs. 41 y 42). *Pelagostrombidium* spp., presentó una TU de 32 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y TF de 320 nL cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 43 y 44).

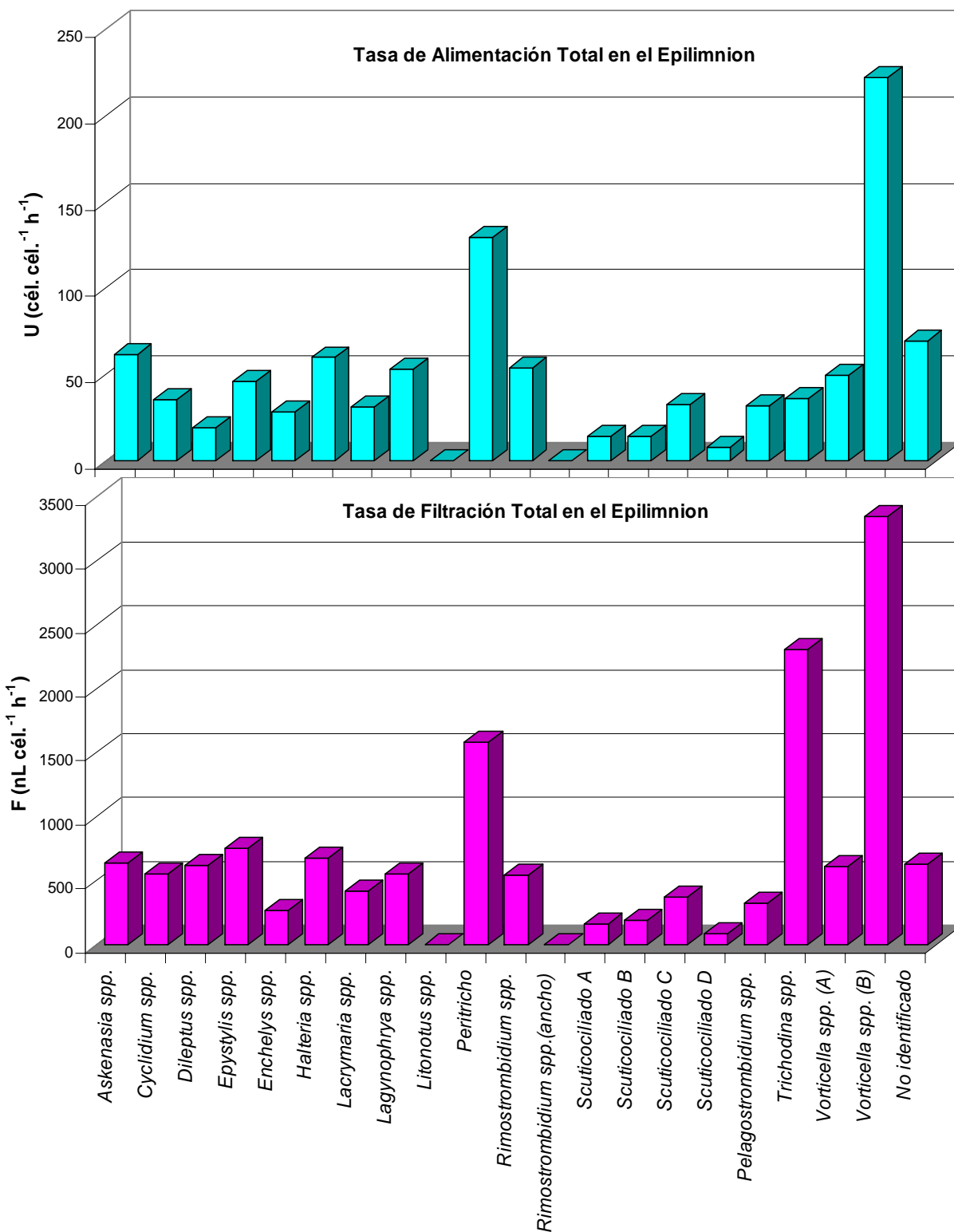
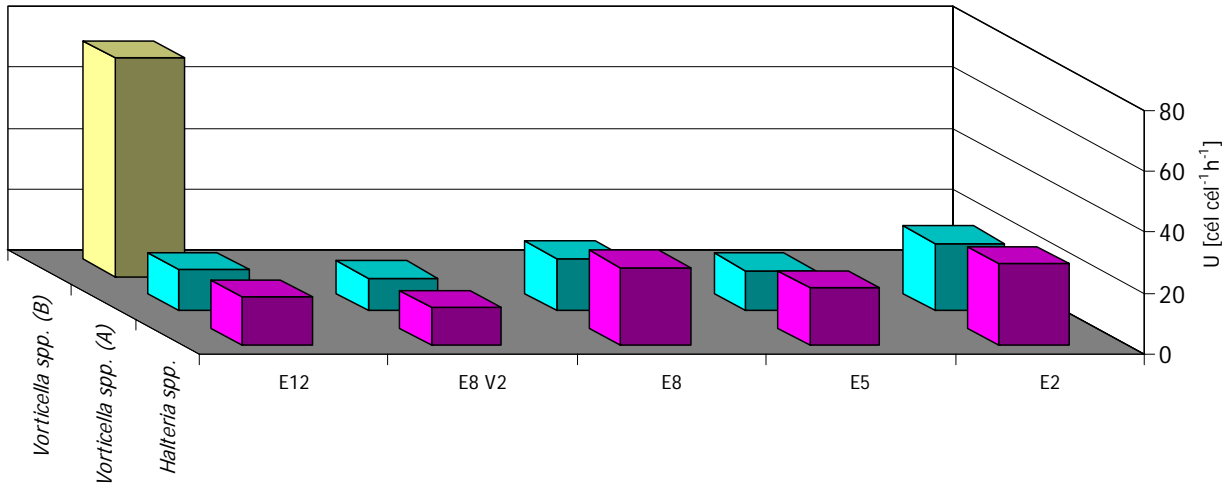


Fig. 21. Promedio general de tasa de alimentación (TU) y tasa de filtración (TF) de los ciliados localizadas de abril a noviembre de 2004.

Tasa de Alimentación (TU) Abril



Tasa de Filtración (TF) Abril

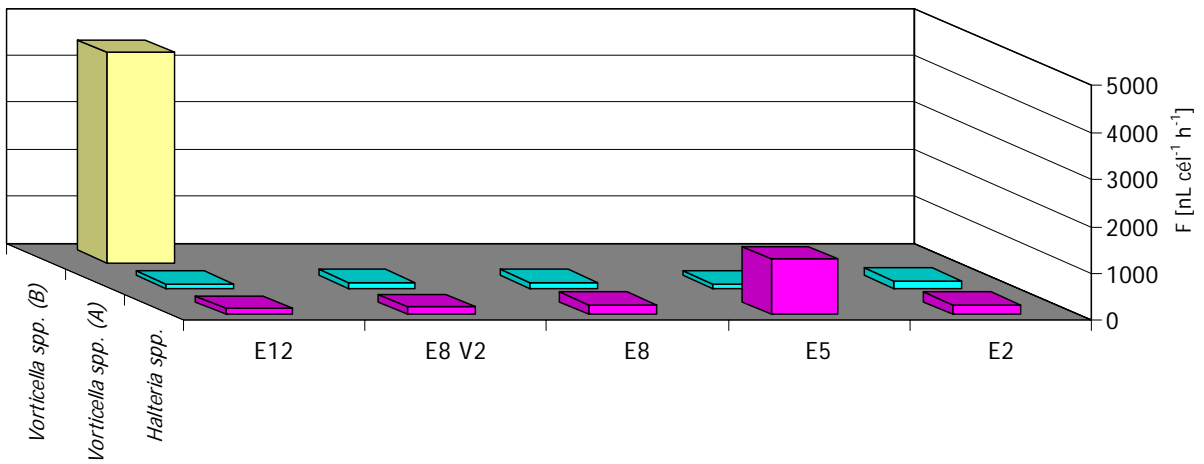


Fig. 22. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) durante abril de 2004.

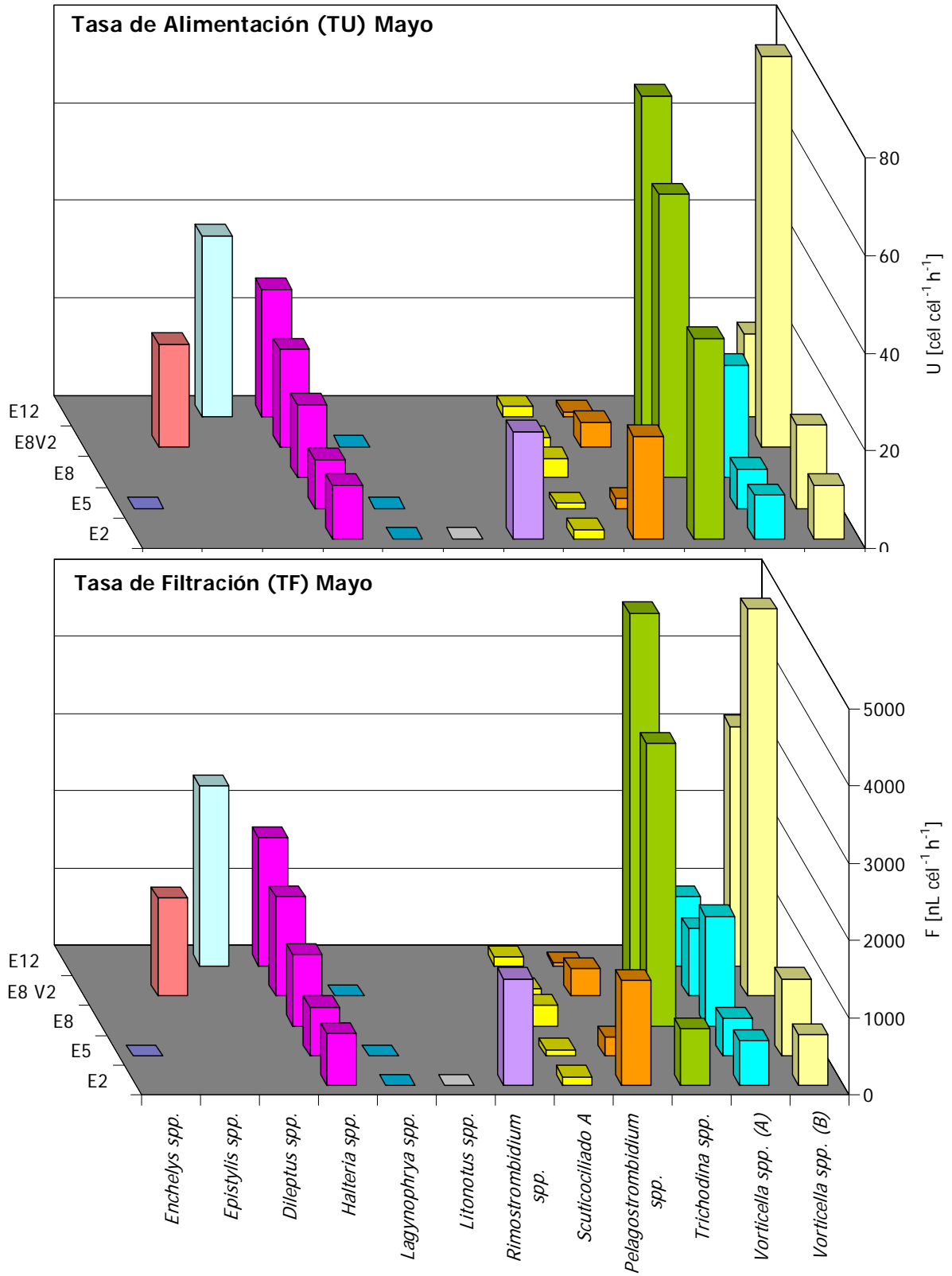


Fig. 23. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) durante mayo.

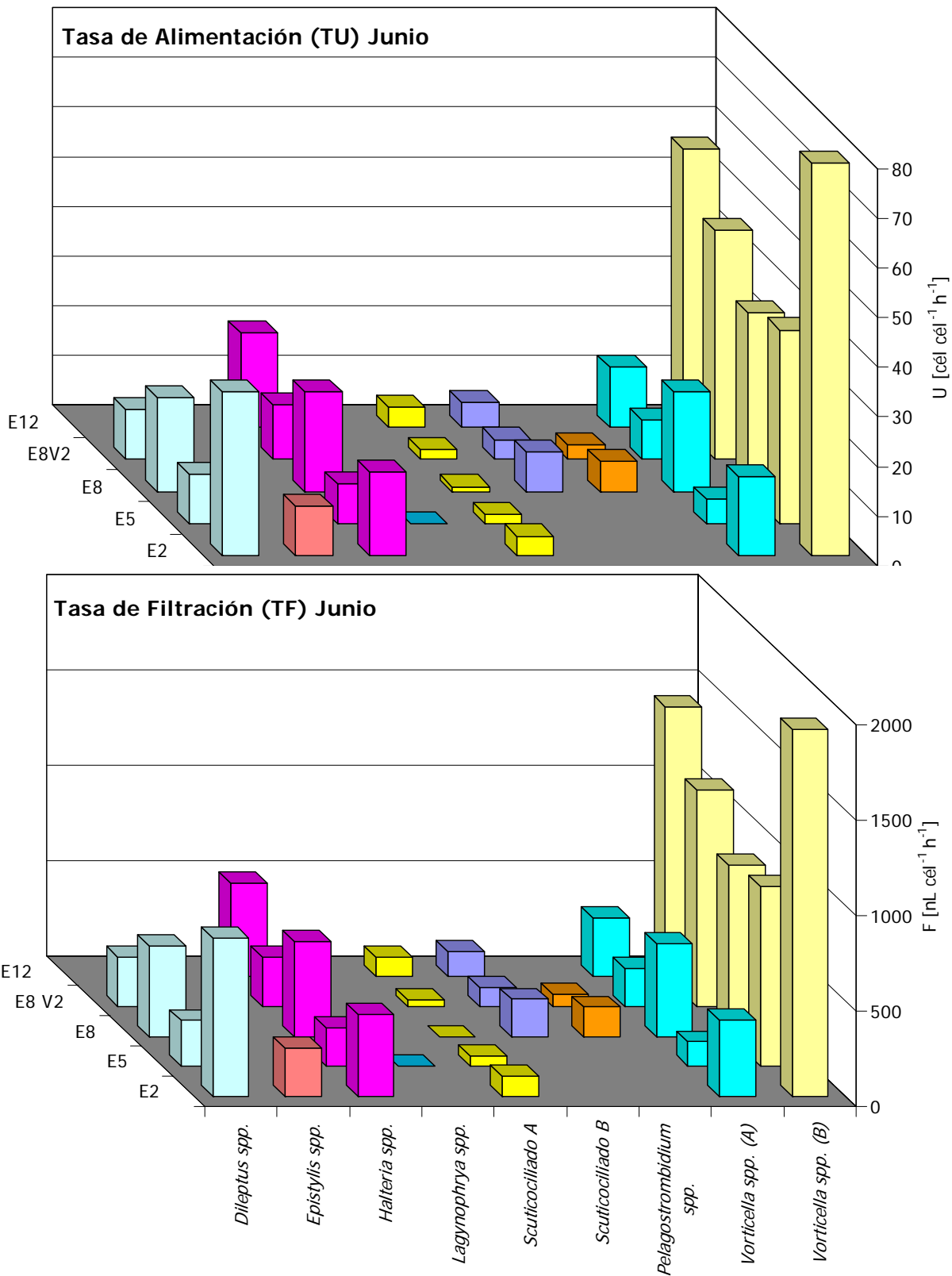


Fig. 24. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) durante junio.

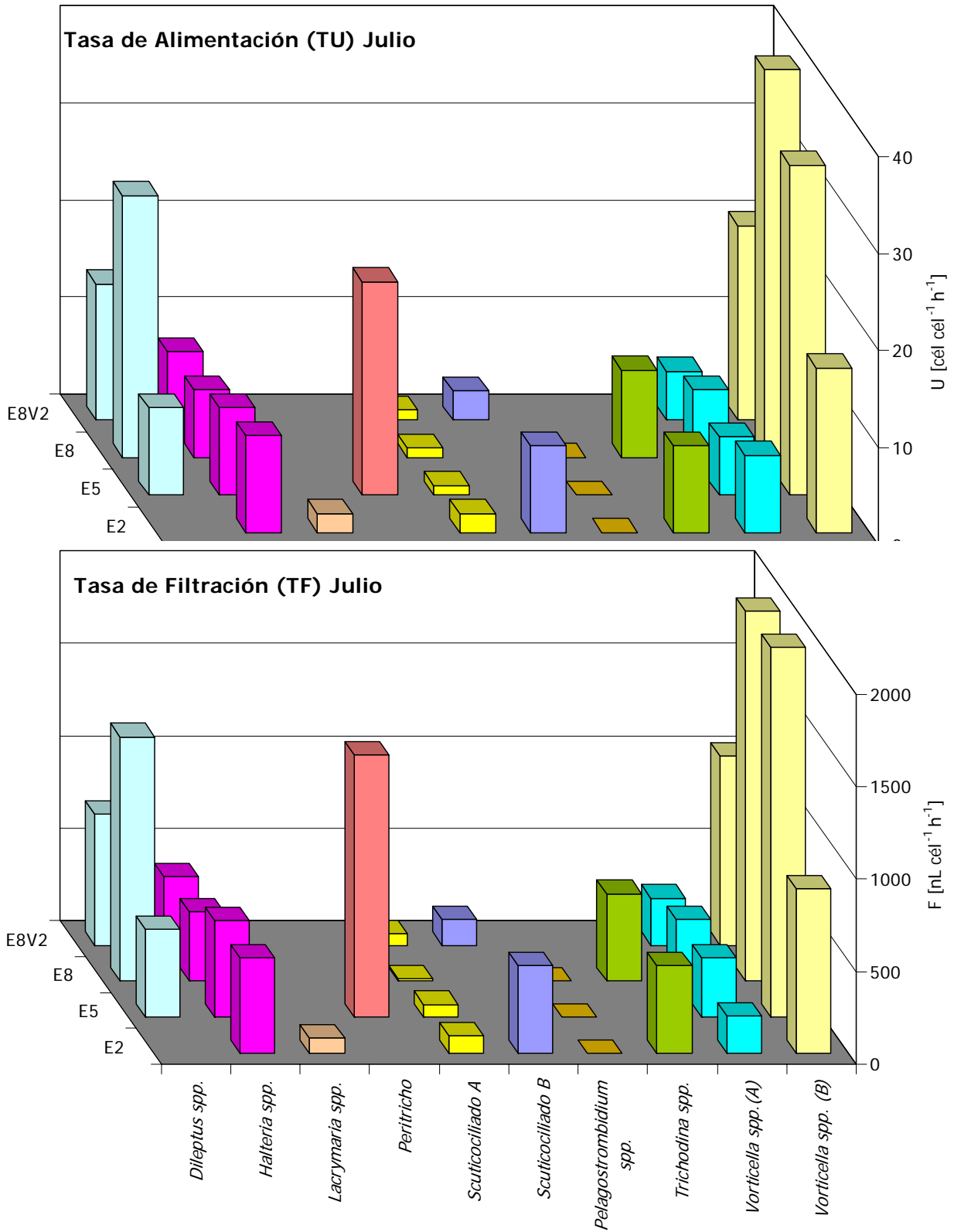


Fig. 25. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) en julio 2004.

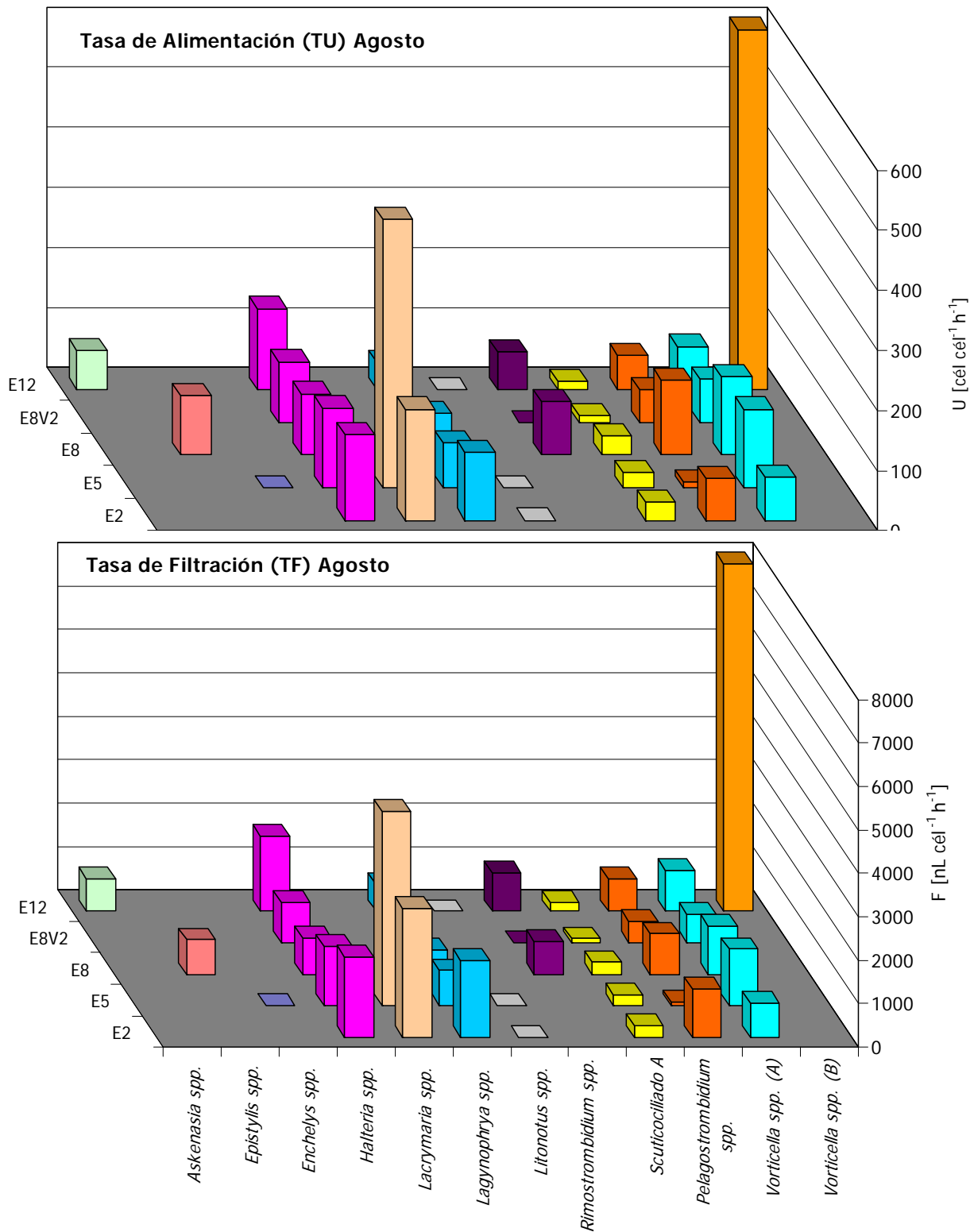


Fig. 26. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) en agosto 2004.

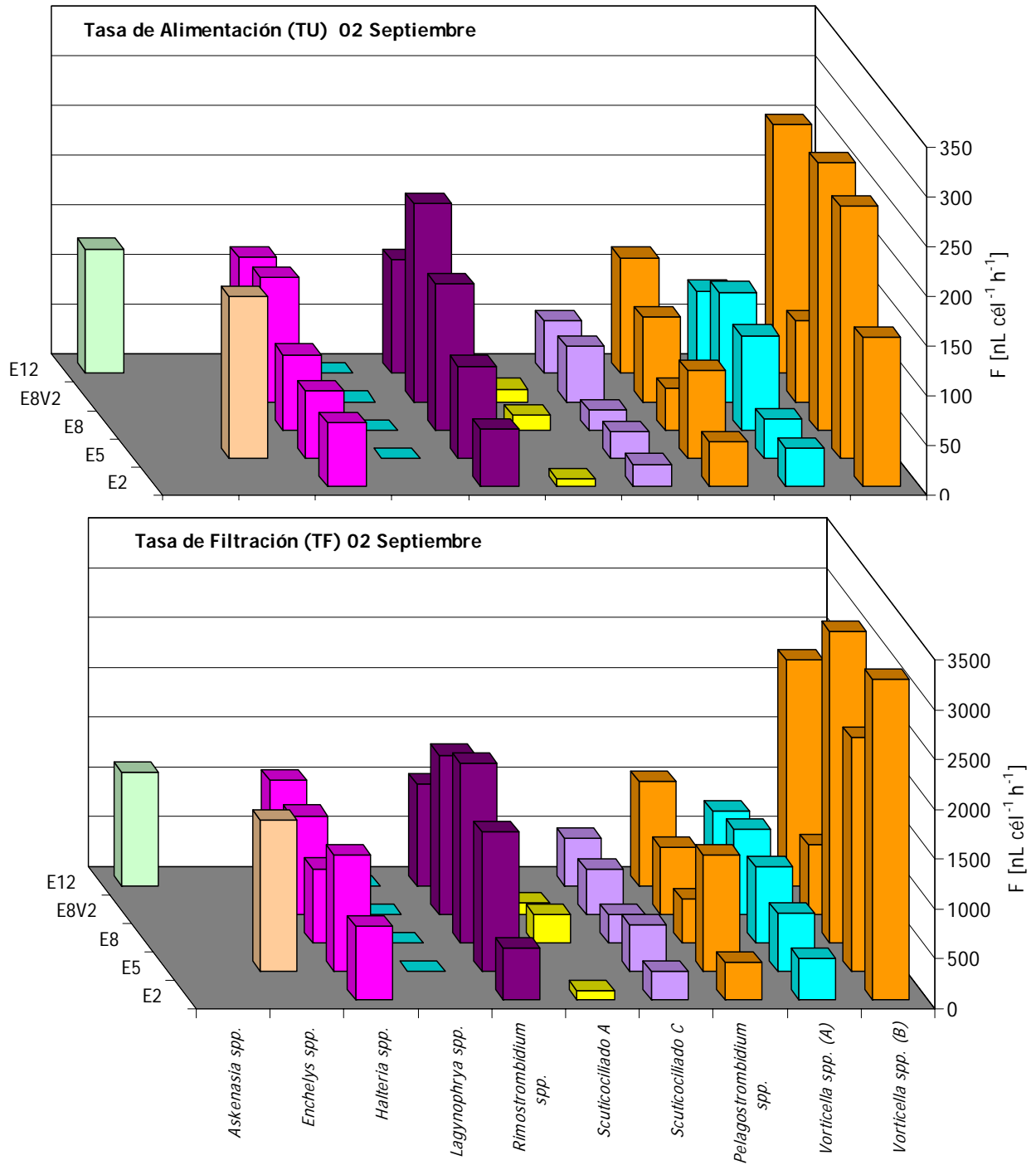


Fig. 27. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) 02 septiembre de 2004.

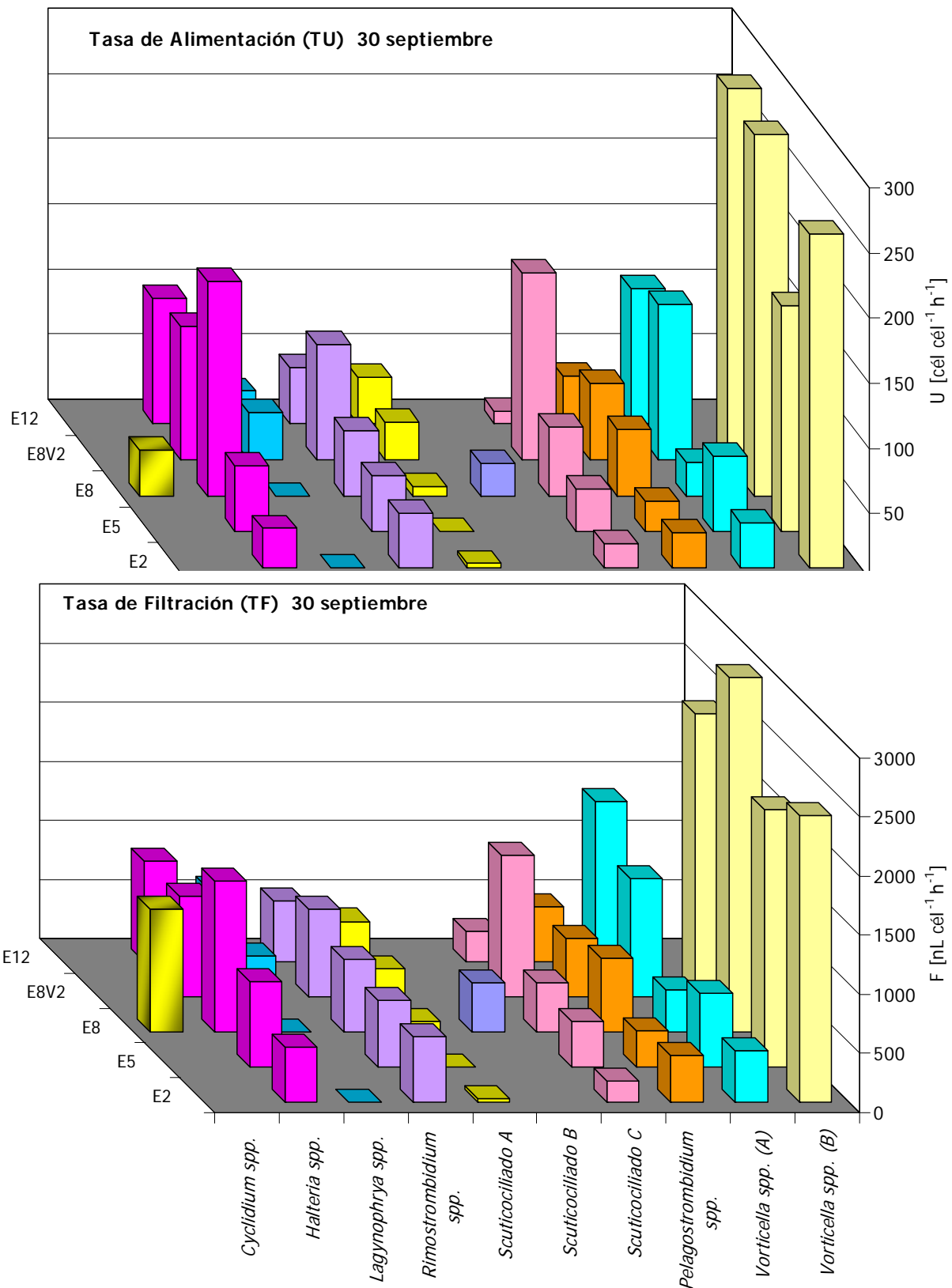


Fig. 28. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) 30 septiembre de 2004.

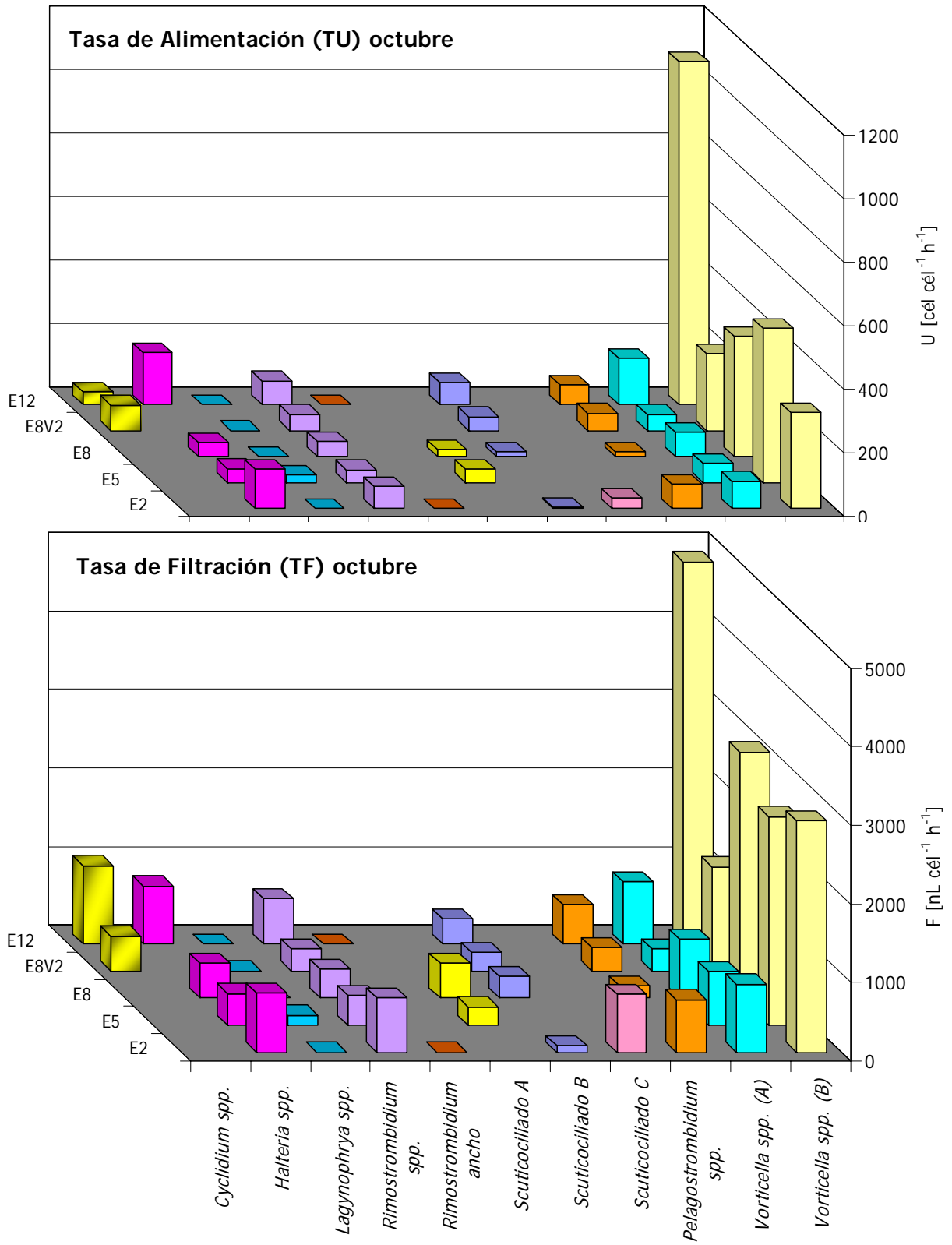


Fig. 29. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) octubre 2004.

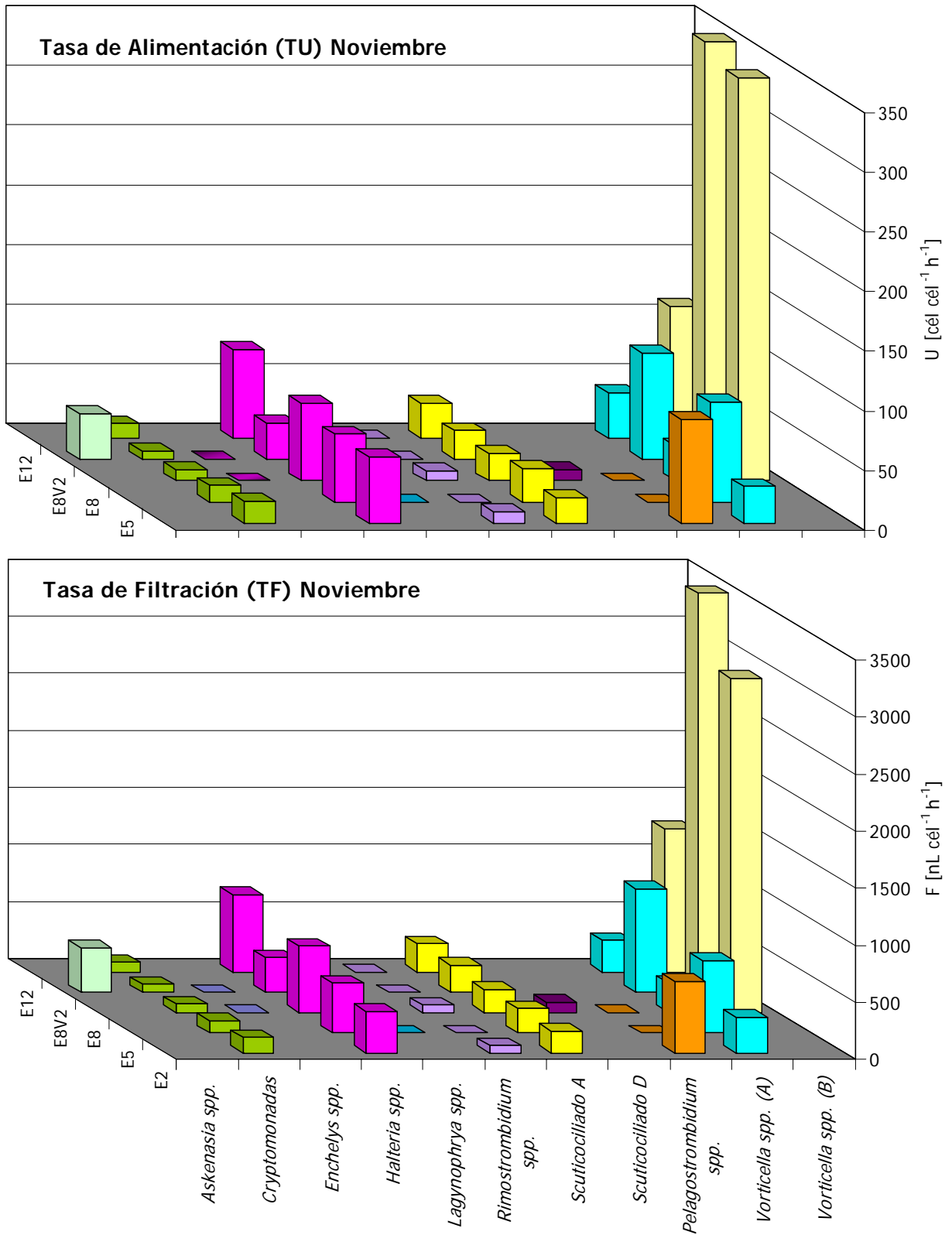


Fig. 30. Tasa de alimentación (TU) y filtración (TF) noviembre 2004.

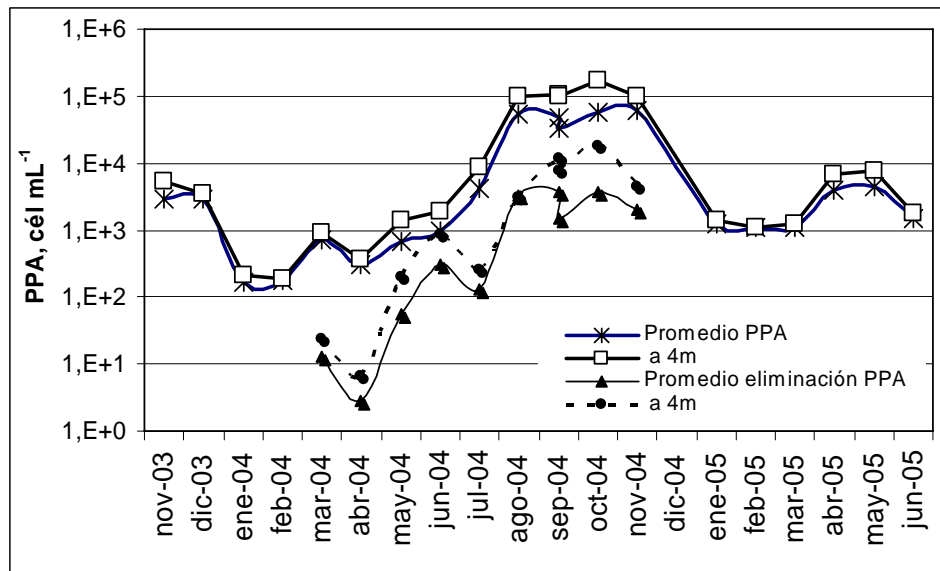


Fig. 31. Promedios mensuales de abundancia de PPA y eliminación, general y a 4 m.

6.7. TU y TF de las principales especies de ciliados en VB

Los promedios generales indican que la mayor tasa de alimentación y filtración la obtuvo *Vorticella* spp. (B), seguida de *Halteria* spp. Los Scuticociliados presentaron las menores TU y TF (Fig. 32).

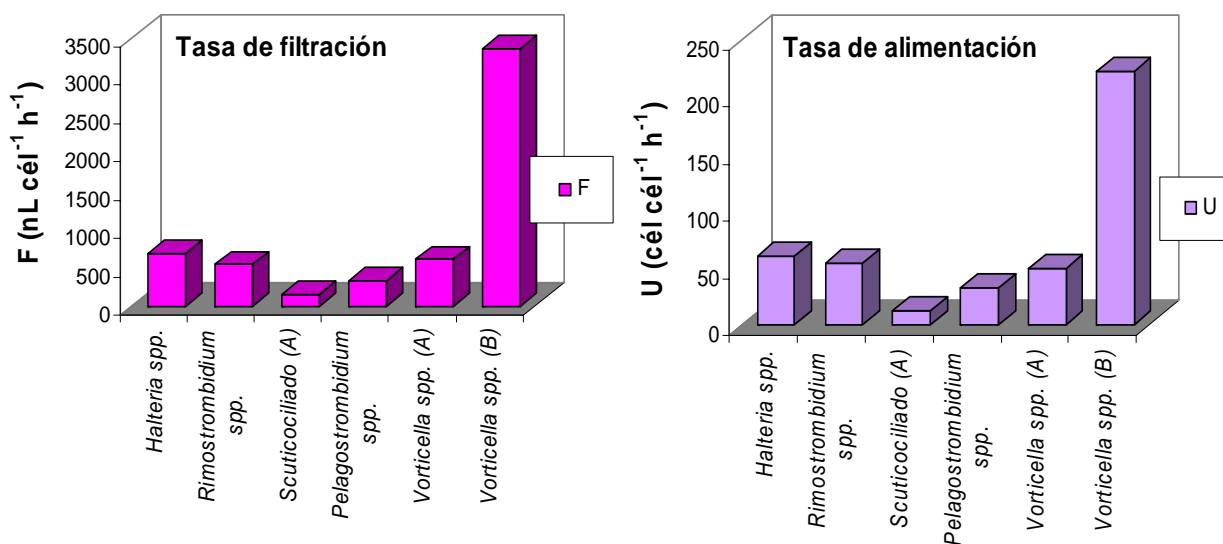


Fig. 32. Promedio general de TU y TF de las principales especies localizadas en el epilimnion de Valle de Bravo, de abril a noviembre de 2004.

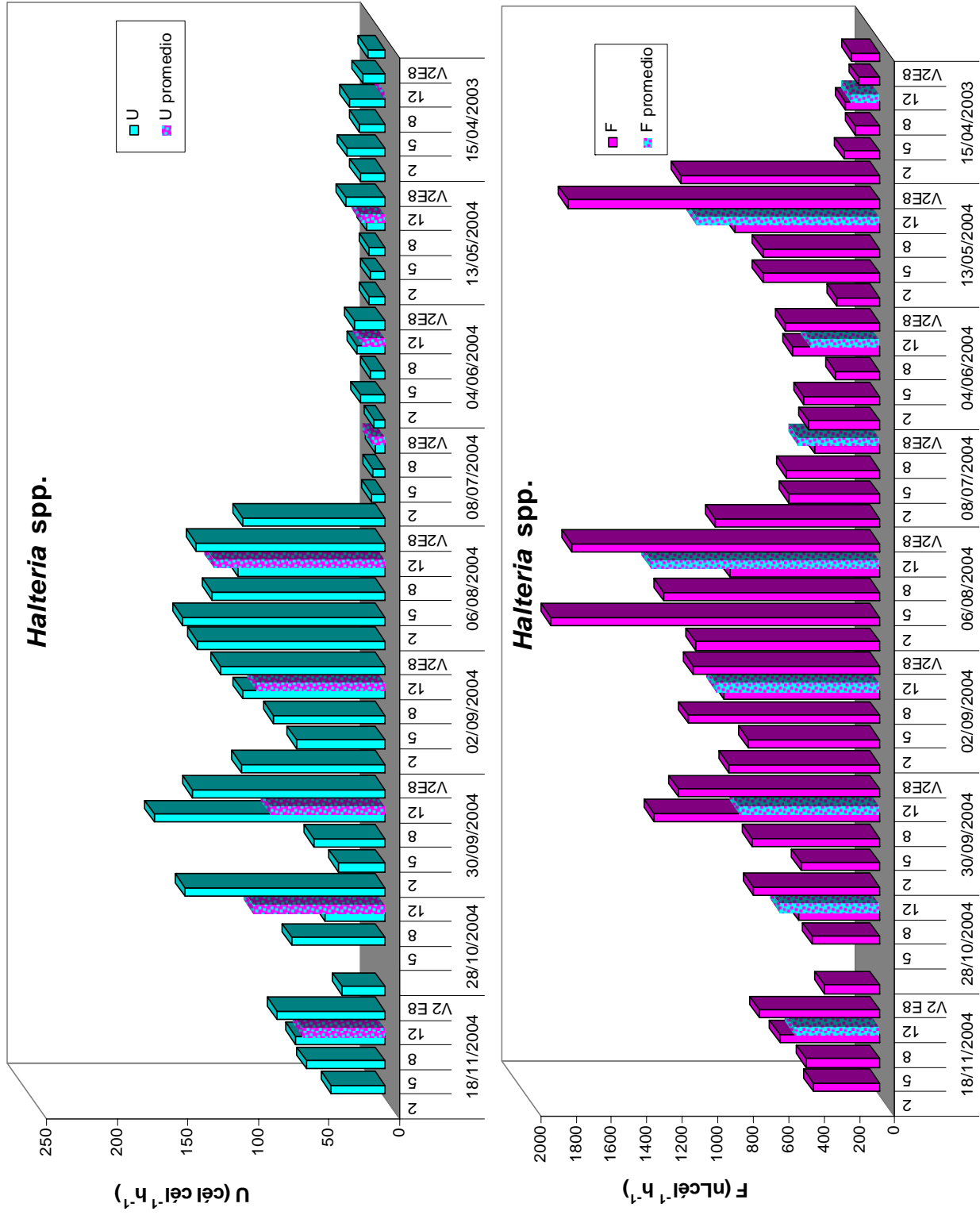


Fig. 33. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de *Halteria* spp., abril a noviembre de 2004.

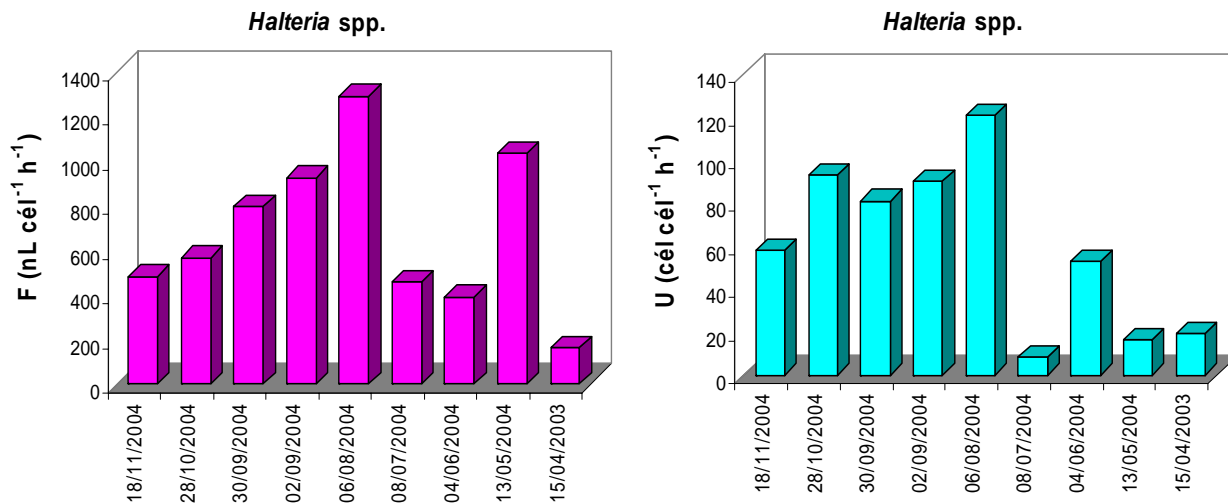


Fig. 34. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de *Halteria* spp., de abril a noviembre de 2004.

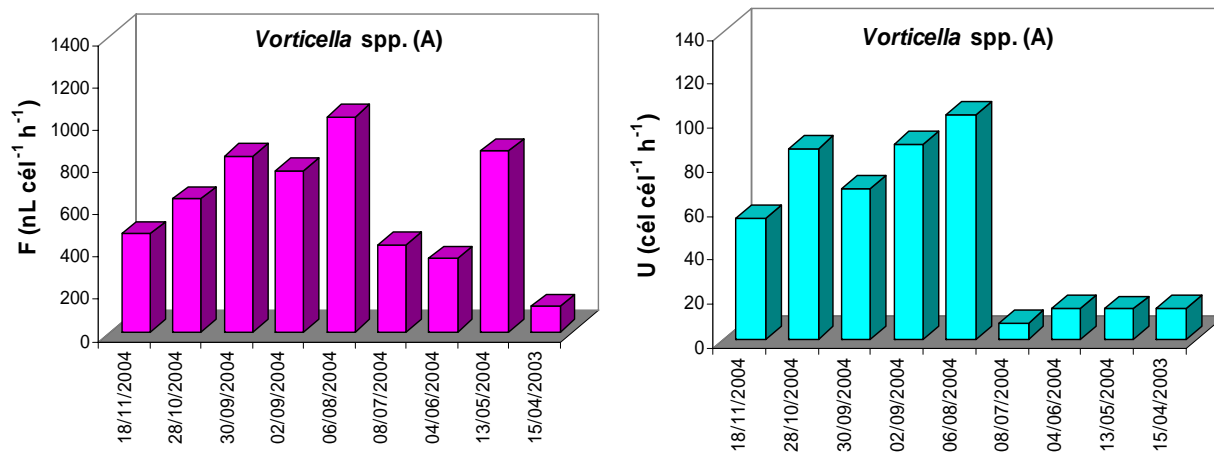


Fig. 35. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de *Vorticella* spp. (A); abril - noviembre 2004.

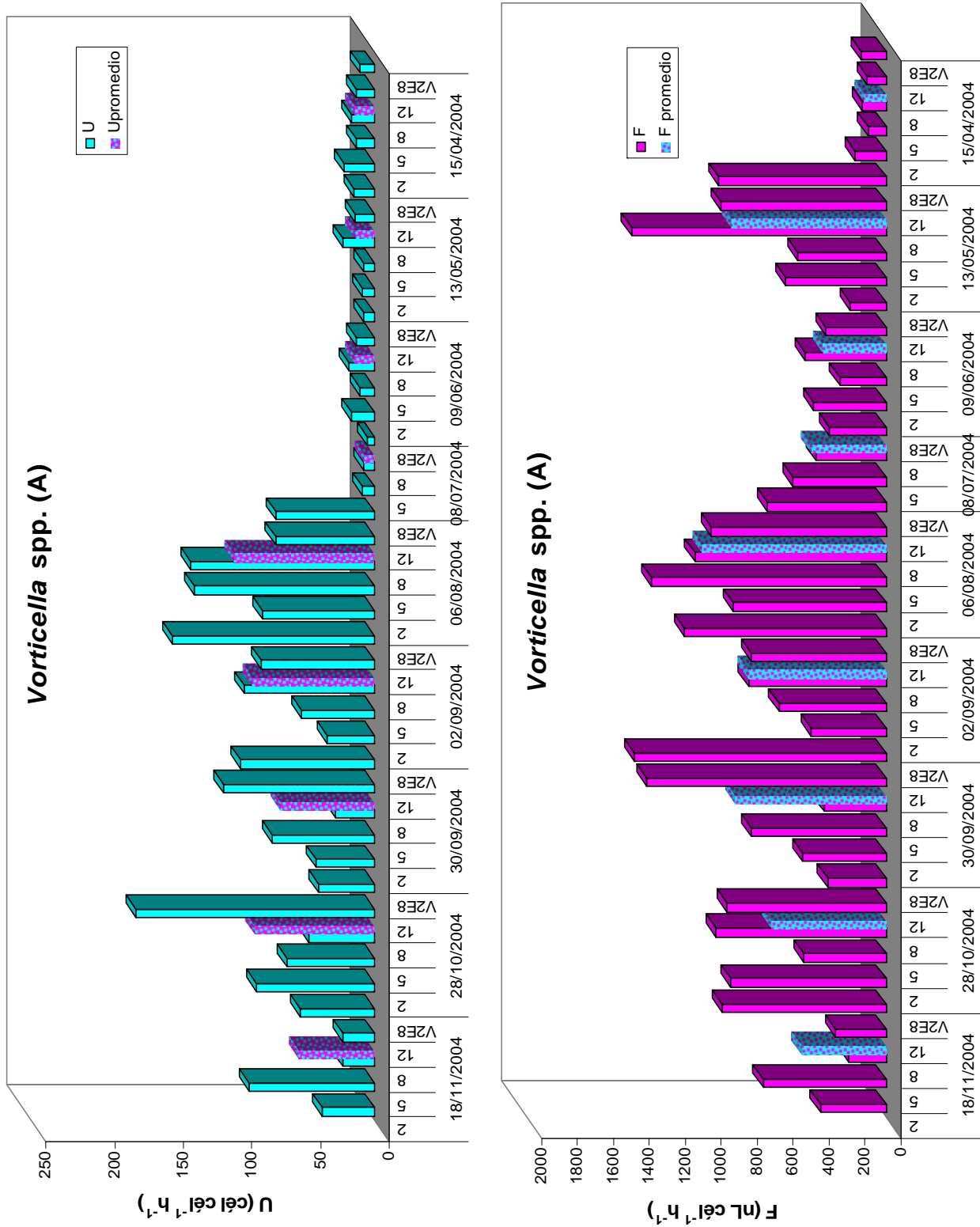


Fig. 36. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de *Vorticella* spp.

(A) abril a noviembre de 2004.

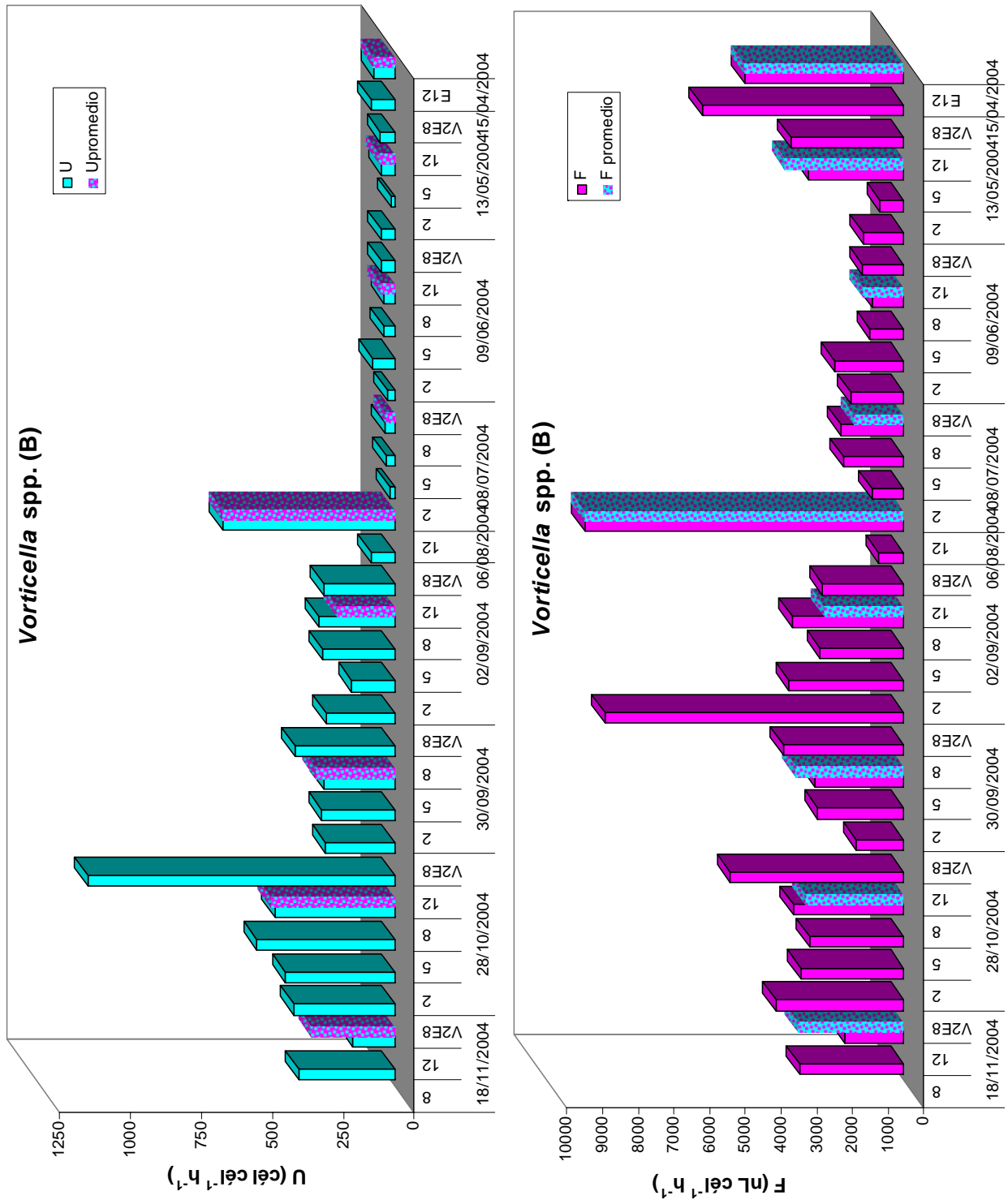


Fig. 37. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de *Vorticella* spp. (B), de abril a noviembre de 2004.

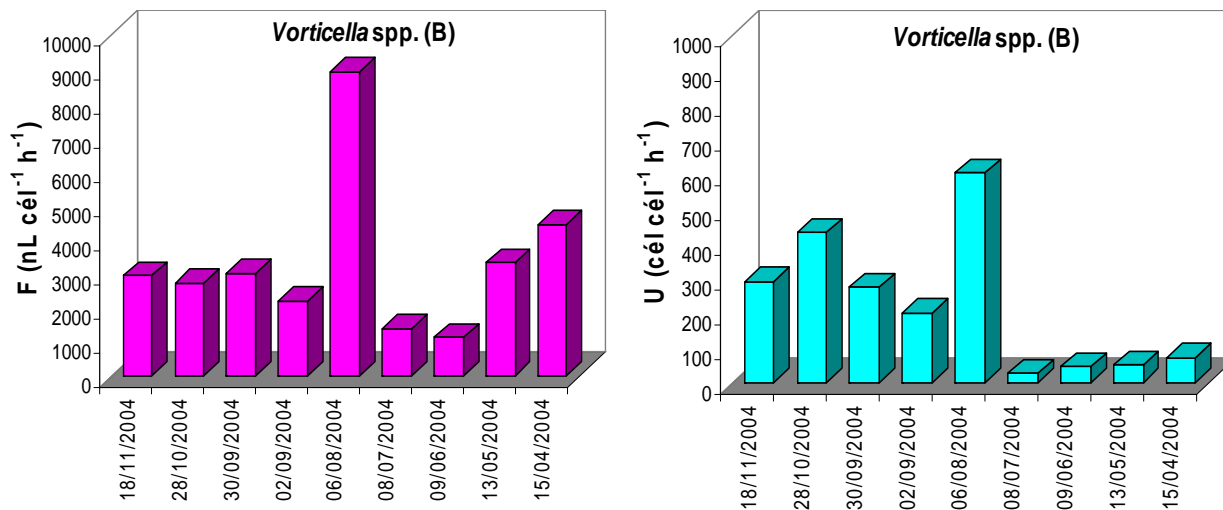


Fig. 38. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de *Vorticella* spp. (B) abril a noviembre 2004.

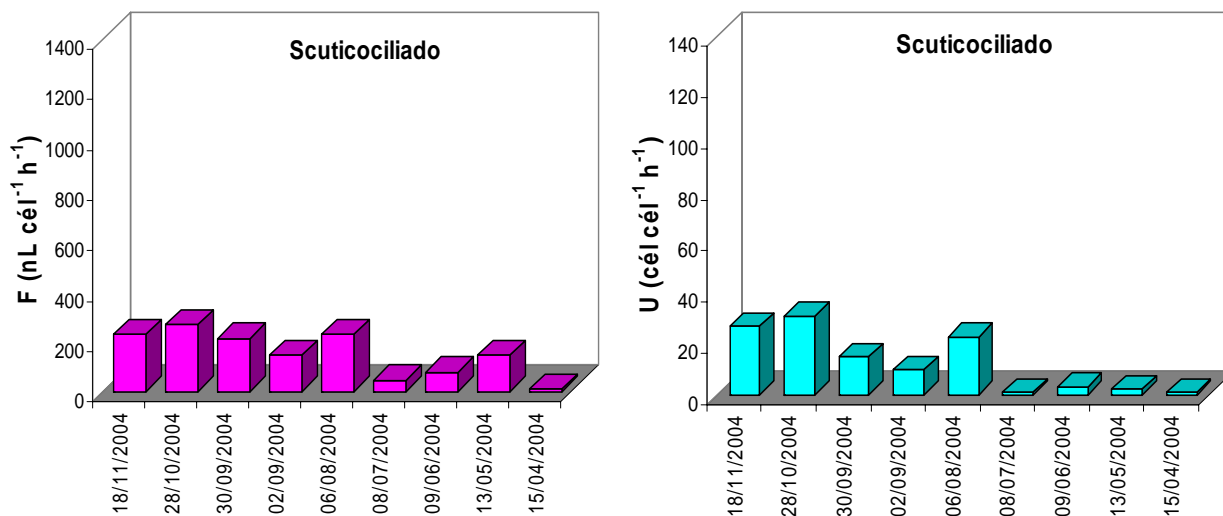


Fig. 39. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de Scuticociliado (A), abril a noviembre de 2004.

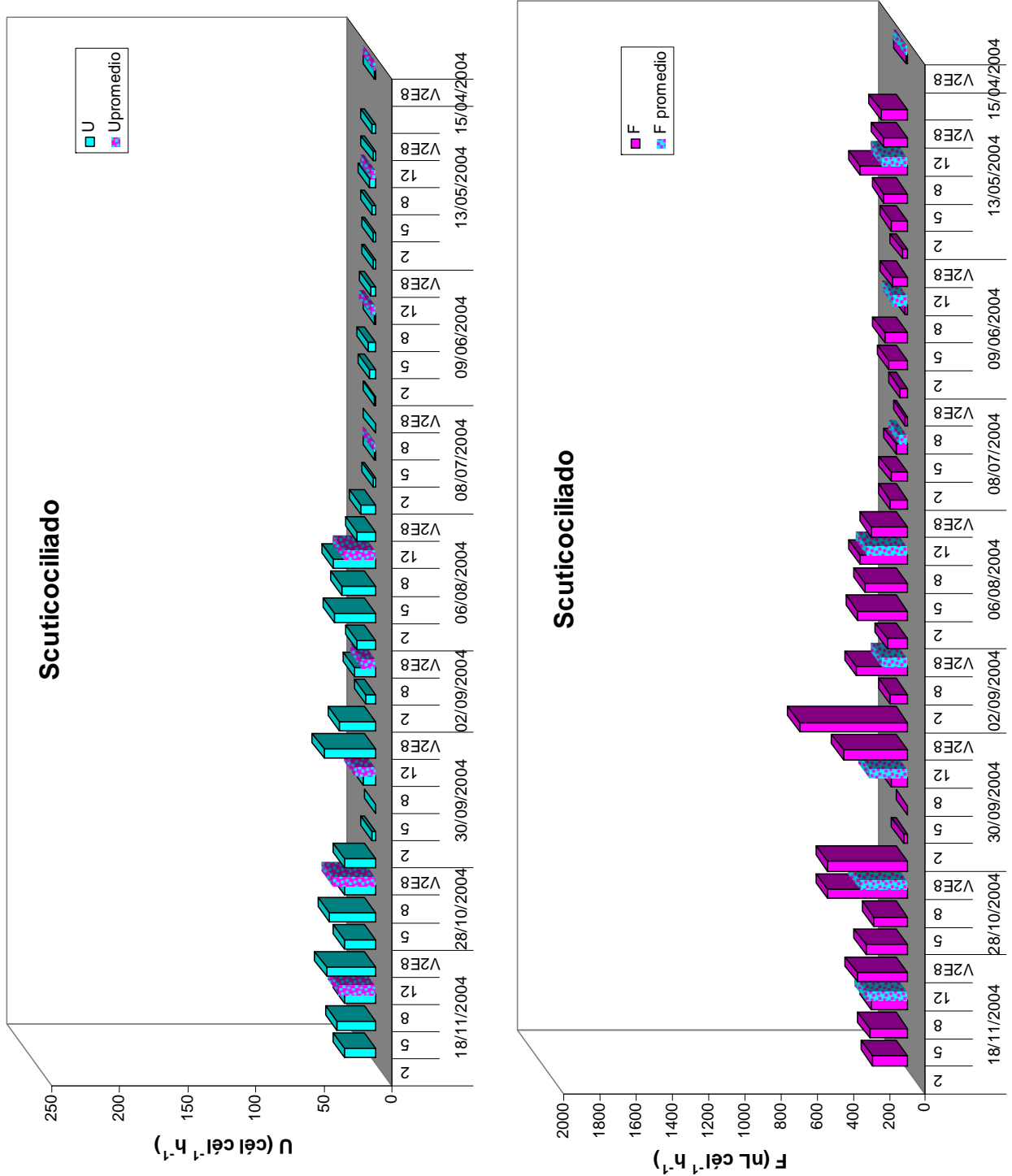


Fig. 40. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de Scuticociliado (A), abril a noviembre de 2004.

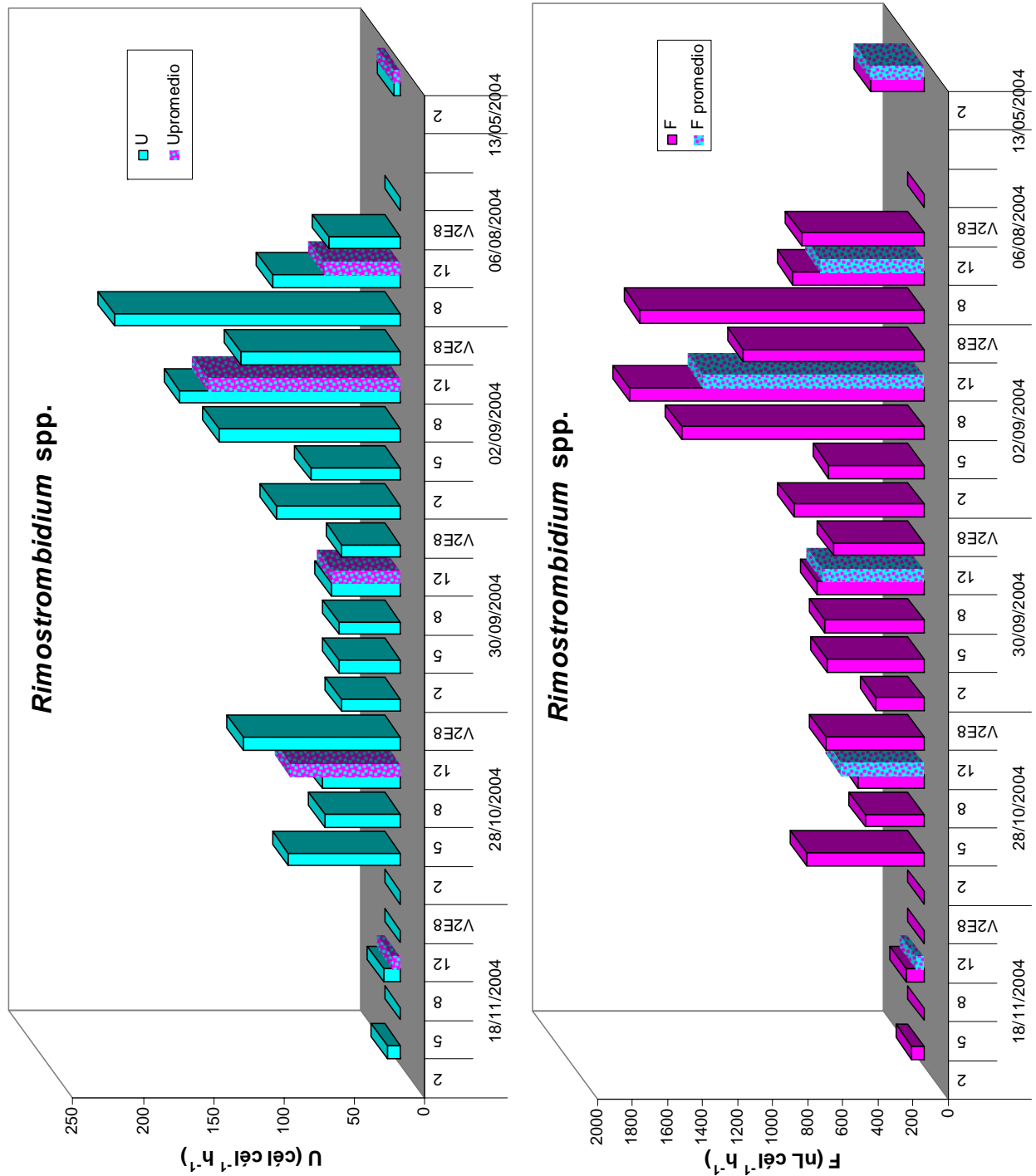


Fig. 41. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de *Rimostrombidium* spp., de abril a noviembre de 2004.

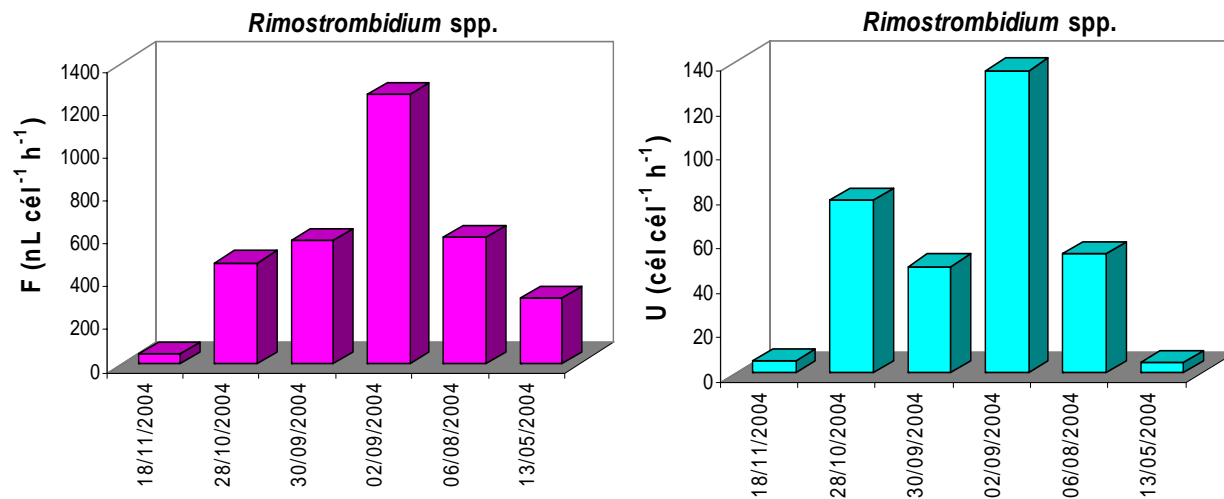


Fig. 42. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de *Rimostrombidium* spp., abril a noviembre de 2004.

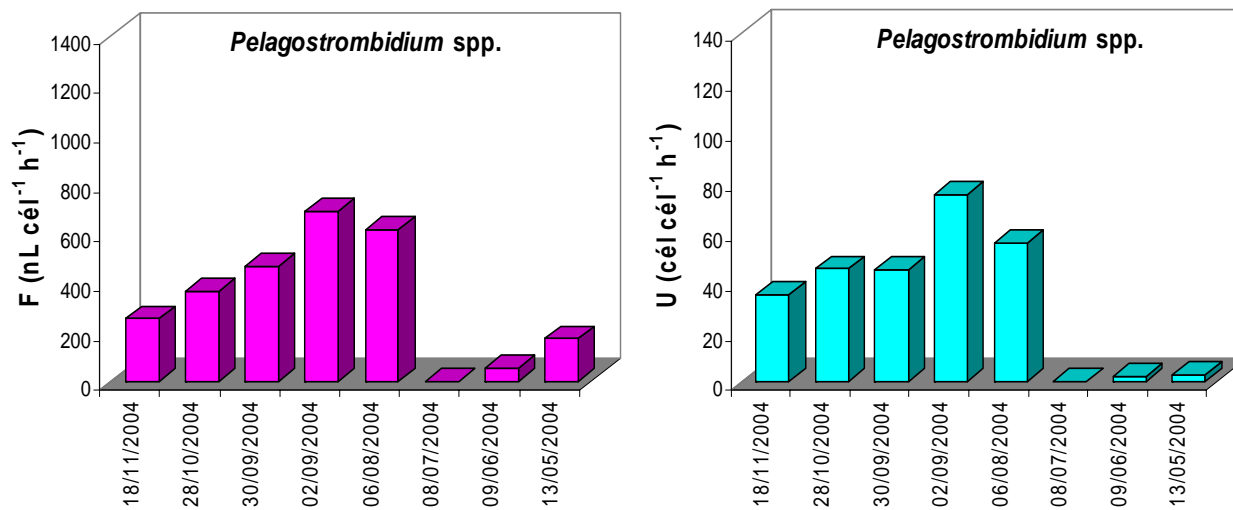


Fig. 43. Promedios por estación de tasa de alimentación y filtración de *Pelagostrombidium* spp., abril a noviembre 2004.

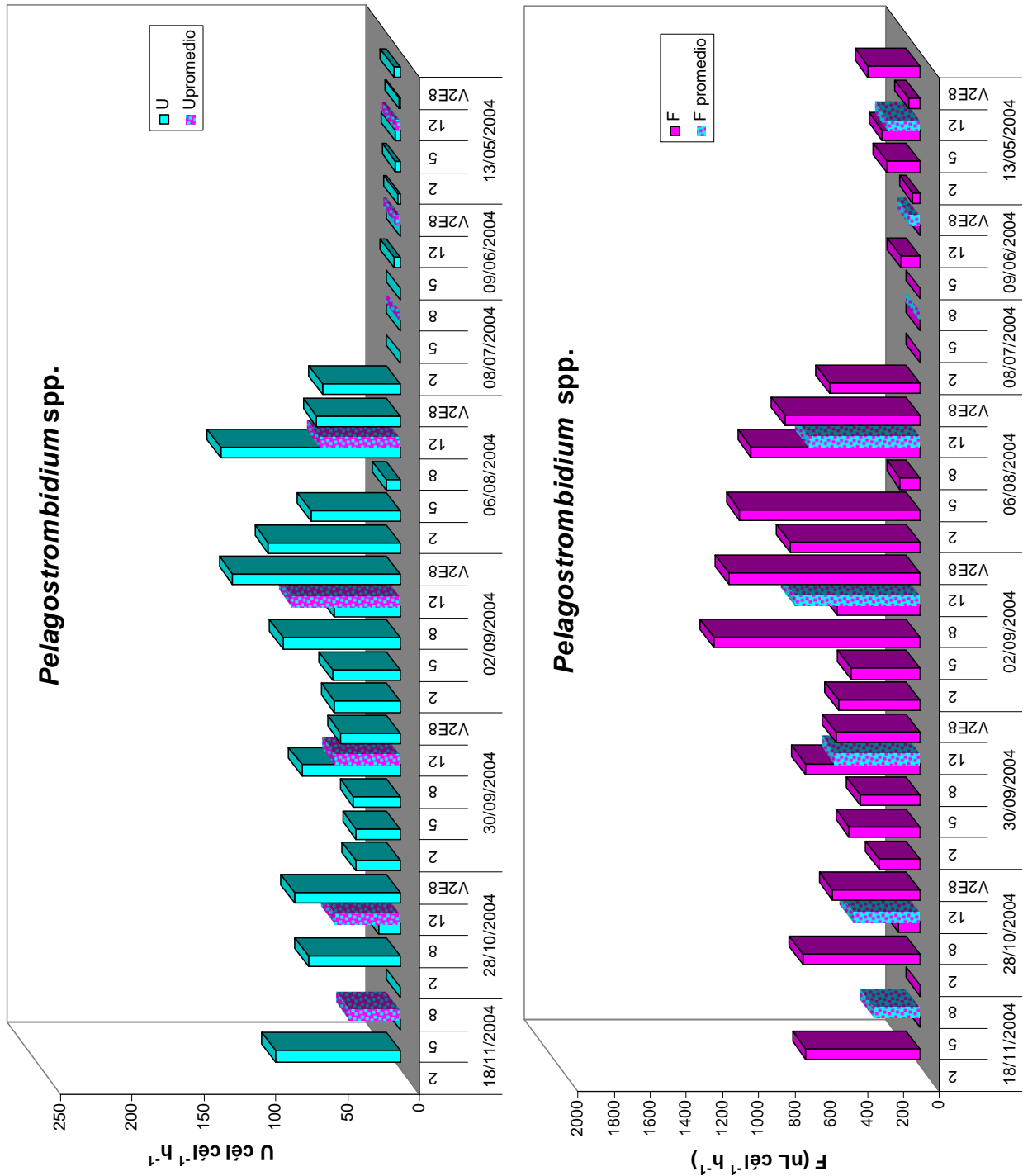


Fig. 44. Promedios mensuales de tasa de alimentación y filtración de *Pelagostrombidium* spp., abril a noviembre 2004.

7. DISCUSIÓN

7.1. Picoplancton autotrófico (PPA)

En Valle de Bravo (VB), se observó un patrón de distribución del PPA relacionado con la posición de la termoclina durante todo el periodo de estratificación a lo largo de la columna de agua (Fig. 10). Así, la mayor abundancia de PPA se localizó en el epilimnion -en la zona entre 0 y 4 m, con concentración promedio de 10^4 cél. mL⁻¹-, seguida del metalimnion - 8m, 10^3 cél. mL⁻¹- y, por último, en el límite de detección - en el hipolimnion o fondo del embalse, con 10^1 y 10^2 cél. mL⁻¹ (Figs. 11 - 14)-. Por tanto, el PPA se ubicó heterogéneamente a lo largo de la columna estratificada en VB, confirmando la hipótesis uno de este trabajo. Esta distribución concuerda con diversos estudios, donde las mayores concentraciones de PPA se limitan a la zona del epilimnion y, en algunos casos, al metalimnion (Drakare *et al.* 2003; Eguchi *et al.* 1996; Fahnenstiel *et al.* 1986; Gaedke y Weisse 1998; Hirose *et al.* 2003; Komárková 2002; Nakano *et al.* 2004; Rosiles 2005; Sorokin *et al.* 2004; Stockner y Shortreed 1994; Szelag-Wasielewska 1997, 1999; Vörös *et al.* 1991; Wakabayashi e Ichise 2004; Weisse 1988).

En el caso de VB, el hipolimnion permaneció anóxico durante gran parte de la estratificación (Fig. 10), de abril a noviembre; los números de PPA se mantuvieron muy bajos en esta zona (Figs. 12-14), con lo que verifica la hipótesis 1b del trabajo. Estos resultados coinciden con los trabajos de Stockner y Shortreed (1994) y Weisse (1988). Es posible que la presencia del PPA en esta zona se deba a su sedimentación; por las condiciones de oscuridad que prevalecen en dicha zona, probablemente este PPA no sea fotosintéticamente activo.

Durante los primeros meses de estratificación, en VB se observó poca abundancia de PPA, pero la densidad mostró un aumento paulatino (Figs. 15-16). Éste coincidió con un incremento en la temperatura ambiental (Fig. 8), la cual induce el establecimiento de la termoclina (Fig. 10). Se tienen reportes de que la estabilización de la termoclina tiende a influenciar significativamente la dinámica del PPA (Callieri *et al.* 2002). En VB, la máxima abundancia de PPA se localizó al final de los periodos de estratificación, de agosto a noviembre de 2004 (10^4 y 10^5 cél. mL⁻¹) (Figs. 15 y 17). La máxima abundancia

de PPA a lo largo de los muestreos se restringió generalmente a la zona superior de la termoclina y oxiclina, con lo que se cumple la hipótesis 1a. Aunque hay trabajos que claramente relacionan las variaciones de temperatura con el PPA (Callieri y Pinollini 1995, Caron *et al.* 1985, Nagata 1988, Wakabayashi e Ichise 2004), no parece ser éste el caso de VB, pues aunque el incremento de temperatura es suficiente para generar la termoclina, dicho aumento es de sólo 4°C, mientras que el efecto sobre el PPA se basa en variaciones de al menos 16°C (Wakabayashi e Ichise 2004). Como en el caso de VB, existen otros estudios donde la temperatura tampoco resultó un factor determinante en la dinámica del PPA (Stockner y Shortreed 1991, 1994; Szlag-Wasielewska 1999; Weisse 1993).

En VB se observó que la mezcla es un factor que rompió con el patrón de distribución y abundancia del PPA y generó la menor abundancia registrada durante el periodo de investigación (principalmente en enero y febrero). En este periodo, la distribución y abundancia de PPA fue menor y homogénea en toda la columna de agua (Figs. 12 y 14). La disminución en las concentraciones de PPA durante la mezcla puede ser resultado de la concentración de fósforo, pues durante esta fase se observó una deficiencia relativa en la columna de agua, en comparación con el epilimnion durante la estratificación (Fig. 6), (Ramírez-Zierold en proceso). Este comportamiento se ha observado en algunos medios con deficiencia de P inorgánico, en los cuales se manifestó una reducción en la tasa de crecimiento de PPA (Albertano y Viaggiu 1999).

En particular y a pesar de tener orígenes y latitudes tan diferentes, un buen ejemplo de comparación del patrón de distribución del PPA es el Lago Biwa, Japón, durante su temporada de estratificación, con temperaturas que oscilan de 10°C a 27°C. Éste un lago monomíctico que permanece estratificado durante lapsos parecidos a los de VB, de abril a diciembre. Aunque el número de PPA osciló entre los 10^5 y 10^6 cél. mL⁻¹, cantidades superiores a las de VB, se observó un comportamiento semejante por el incremento gradual durante el verano (aunque en VB no se observó el pico en agosto característico del estudio en el Biwa). Asimismo, la distribución del PPA durante la estratificación se restringió principalmente a zonas cercanas a la superficie. En temporada de mezcla, el PPA estuvo distribuido a lo largo de la columna de agua y sus

concentraciones llegaron 10^2 y 10^3 cél. mL⁻¹, cuando la temperatura osciló por 10° C (Wakabayashi e Ichise 2004).

Cabe aclarar que se tienen un mayor número referencias de los picos de abundancia de PPA y patrones de estacionalidad respecto a cuerpos de agua templados dimícticos. En éstos se observan dos picos de abundancia de PPA, uno en primavera (es decir, después de la mezcla) y otro hacia finales de verano o principios de otoño (durante el hundimiento del metalimnion) (Callieri y Pinollini 1995, Komárková 2002, Weisse 1988); en general, el declive de la población de PPA está relacionado con el rompimiento de la estratificación en la columna de agua (Callieri y Pinollini 1995, Komárková 2002). Al igual que en VB, la abundancia del PPA disminuye considerablemente durante la mezcla. Dicho patrón se mantiene también durante la mezcla en el Lago Constance (Alemania) y en el lago Alchichica (México), aunque en éstos y a diferencia de VB, el máximo de PPA se observa al principio de la estratificación (Gaedke y Weisse 1998, Rosiles 2005, Weisse 1993). Comúnmente, tanto en VB como en la mayoría de lagos y embalses estudiados, se observa que la mezcla disminuye la abundancia de PPA, mientras que se observa un pico máximo al final de la estratificación.

La abundancia del PPA en VB en el transcurso del estudio se estableció entre 2×10^2 y 9.9×10^4 cél. mL⁻¹, con una mediana de 2×10^3 cél. mL⁻¹ y un promedio de 1.9×10^4 cél. mL⁻¹ (Figs. 15-17). Su variación fue similar a la de una amplia muestra de ecosistemas acuáticos: desde el epilimnion del Mar Negro (eutrófico con baja salinidad), de 9×10^2 a 1.45×10^5 cél. mL⁻¹ (Uysal 2001), al embalse meso-eutrófico dimíctico Římov, en donde el número promedio fue de 10^4 cél. mL⁻¹; éste último sistema, también artificial, resultó más comparable con VB, pues en ciertas épocas del año mantuvo abundancias de PPA similares (Komárková 2002, Šimek *et al.* 1995). A pesar de ello, la concentración promedio de PPA en VB es relativamente baja para un ambiente típicamente eutrófico, en comparación con las de otros muchos estudios: Se tienen reportes que la concentración de PPA los lagos eutróficos e hipertróficos pueden exceder 10^6 cél. mL⁻¹ (Vörös *et al.* 1998); por ejemplo, los números de PPA fueron altos en un lago mesotrófico como Majcz (2.2×10^5 cél. mL⁻¹) y eutrófico como Mikolajskie (6.9×10^5 cél. mL⁻¹) (Jasser 1997); sin embargo, estos picos de abundancia sólo se alcanzan cuando la

abundancia de nano- y microfitoplancton disminuye. La presencia del fitoplancton fue constante en VB a lo largo de la estratificación, lo que podría explicar esta diferencia en abundancia del PPA. Cabe mencionar que en junio de 2005 hubo una considerable disminución en la abundancia de PPA (Figs. 14-15); así mismo, se registró una disminución en los valores de profundidad del disco de Secchi de mayo (1.5 m) a junio (0.5 m), debido a un florecimiento de cianobacterias. En otros sistemas existe la evidencia de que el PPA disminuye cuando las cianobacterias filamentosas aumentan, lo cual podría ser el caso en VB, donde hay florecimientos de *Lyngbia birgei*, *Anabaena* spp., *Aphanizomenon* spp. y *Cylindrospermopsis raciborskii* (Vilaclara com. pers.). A ese respecto, Callieri y Pinollini (1995) observaron un decremento de PPA en verano coincidente con un florecimiento de *Oscillatoria rubescens*. En VB también se observó un decremento en la población de PPA en junio, a la par de los florecimientos de *Anabaena* spp. y *Aphanizomenon* spp. lo que concuerda con Jasser (1997). Por tanto, en VB -donde frecuentemente se observaron filamentos de *Anabaena* aff. *circinalis* durante los conteos con epifluorescencia- podemos relacionar la baja en la abundancia de PPA con florecimientos de cianobacterias.

Por otro lado, el factor lluvia pudo tener un efecto negativo en la abundancia del PPA en VB, ya que ésta puede provocar un hundimiento temporal de la termoclina o incluso una ruptura de la misma, lo cual puede disminuir el número de PPA cercano a la superficie por efecto de mezcla de la columna; la lluvia también puede provocar aumento de turbidez y, por tanto, disminución en la intensidad de la luz (Weisse 1993). Además de los dos factores mencionados como posible explicación para VB, se ha de considerar un tercero, asimismo no comprobado, que es la disminución en el PPA o su eliminación del sistema por la aparición de virus, los cuales pueden llegar a controlar la población de PPA en ciertas épocas del año (Suttle *et al.* 1990, 1991; Klut y Stockner 1990).

Stockner y Shortreed (1991) encontraron un patrón relacionado con el trofismo y los números de PPA, aplicando el cual se podría esperar un número de alrededor de 6×10^5 cél. mL⁻¹ en VB. El modelo de Stockner postuló, tanto en ecosistemas marinos como de agua dulce, un incremento en la abundancia y biomasa del PPA individual cuando las concentraciones de fósforo aumentan; a pesar de ello, algunas

observaciones más bien tiende a confirmar lo contrario, es decir, que la contribución del PPA a la biomasa fitoplanctónica total declina. Por ello, el modelo no ha sido comprobado como general (Vörös *et al.* 1998, Callieri y Stockner 2000), pues no se encuentra una relación simple entre el estado trófico y la abundancia de PPA. En VB, la concentración promedio se mantuvo entre 10^3 y 10^4 cél. mL⁻¹ y no se observó un comportamiento que confirme el modelo propuesto, excepto en casos puntuales al final del periodo de estratificación (octubre–noviembre de 2004, cuando las concentraciones fueron máximas, 10^5 cél. mL⁻¹).

Respecto a las estaciones estudiadas, se observó que las mayores concentraciones de PPA se localizaron principalmente a la, E8 (vueltas 1 y 2), seguida de la E12. La E8 es la zona por donde el viento entra al embalse en dirección (NW – SE) es decir, hacia la E2, lo cual provoca un patrón neto de ascenso de agua en la E8 y, por tanto, de la termoclina; por lo contrario, en la E2 se observa un hundimiento (Fig. 48) (Monroy, 2005, Ramírez-Zierold en proceso). Este levantamiento de la termoclina podría conllevar pulsos diarios de nutrientes regenerados por introducción de la zona superficial del hipolimnion en la región iluminada o fótica (desde el hipolimnion hacia la zona fótica del epilimnion) (Ramírez-Zierold com. pers.), lo que podría explicar la relativa mayor abundancia del PPA en esta zona (Fig. 48a); así mismo, si incluimos la “hipótesis de la circulación en celda” para Valle (Monroy 2004), la supuesta rotura de la termoclina muy cerca de la cortina permitiría la entrada directa de nutrientes del hipolimnion hacia el epilimnion, y su distribución a la E8 (Fig. 48b); por último, la E8 recibe inyecciones de agua (aprox. a 24m de la cortina) de la presa cercana a VB, llamada Colorines, aunque este aporte no sucede regularmente durante el año, podría proporcionar una cantidad importante de nutrientes, aunados a los acumulados en el hipolimnion durante la estratificación; así mismo, se ha observado que el agua de Colorines posee mayor concentración de nutrientes que VB. (Ramírez-Zierold com. pers.) Por otro lado, las concentraciones altas de PPA en la E12 podrían estar influidas por la presencia del río Amanalco, principal suministro de nitrógeno y fósforo total de VB.

Las pulsaciones de nutrientes provocadas por el patrón del viento podrían explicar la considerable abundancia del PPA hacia el final de la estratificación (principalmente

octubre y noviembre). Estos meses se caracterizan por un hundimiento y debilitamiento de la termoclina, lo cual permite que los pulsos de nutrientes hacia el epilimnion sean mayores (Ramírez-Zierold com. pers.).

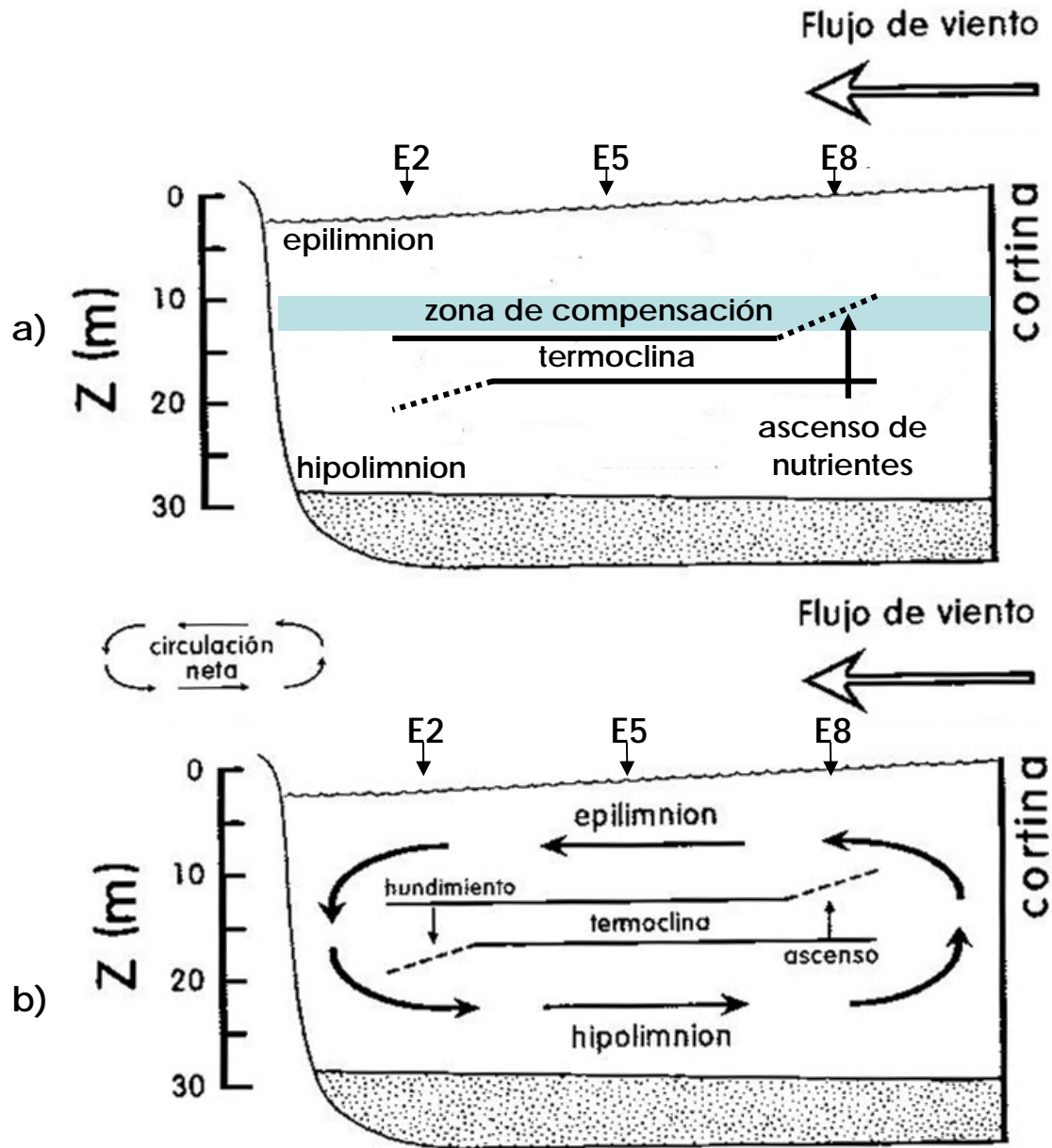


Fig48. a) Fenómeno de levantamiento (en la estación E8) y hundimiento de termoclina (en la estación E2) observados como efecto del viento durante la estratificación (modificado de Monroy 2004). b) Modelo de celda propuesto para la circulación de

agua a lo largo del eje principal de viento en el embalse Valle de Bravo (modificado de Monroy 2004).

Se esperaría que los cambios estacionales en la dinámica del PPA se puedan entender con base en los factores abióticos y bióticos; pero no es tan simple: debido a que la complejidad de los sistemas pelágicos está relacionada con la diversidad de la estructura de la comunidad, modulada por factores intrínsecos como la estratificación térmica y el clima, así como por las influencias humanas, tal como la variación en el suministro de nutrientes (Callieri y Stockner 2000, Harris 1980), es posible que la combinación particular de estos factores incida en la inesperadamente baja densidad del PPA en VB.

Se tienen reportes de que el PPA no parece estar tan limitado por concentraciones comúnmente encontradas de nutrientes, lo cual se ha demostrado experimentalmente (Stockner y Shortreed 1994). En VB, la correlación puntual entre la abundancia del PPA y la disponibilidad de nutrimentos tampoco fue estadísticamente significativa. Tal situación coincide con lo observado por otros autores (Gaedke y Weisse 1998, Postius y Ernst 1999, Søndergaard 1991, Takamura y Nojiri 1994, Uysal 2001, Wehr 1991). Sin embargo, los nutrientes, a pesar de no ser el factor determinante en la dinámica del PPA, posiblemente sí tengan una influencia indirecta, pues se ha detectado una limitación relativa por nitrógeno en el epilimnion según el cálculo de Redfield (Monroy 2004.) durante gran parte del periodo de la estratificación. En 2004 se cuantificó una mayor cantidad de PPA que en 2005, lo cual coincide con el hecho de que en 2004 se detectó un incremento considerable en el aporte de NT en comparación con el 2005 (Ramírez-Zierold en proceso), lo cual también han observado diversos autores (Hirose *et al.* 2003; Schallenberg y Burns 2001; Stockner y Shortreed 1988, 1991; Wehr 1991; Weisse 1993). Tomando en cuenta esta relación tan general, es posible que el PPA pudiera ser utilizado como bioindicador de niveles altos de NT en VB, ya que en concentraciones entre los 80 y 100 μM , las abundancias promedio de PPA fueron de 10^4 cél. mL^{-1} .

Con base en las observaciones en microscopio de epifluorescencia, VB registró que el pigmento dominante fue la ficoeritrina (FE) y, en mucha menor medida, la ficocianina (FC), las cuales se vieron a lo largo de todos los meses y en todas las profundidades

(Figs. 11-14). Se tienen reportes que la presencia de algún tipo de pigmento accesorio está relacionado indirectamente con el estado trófico del ecosistema (Postius y Ernst 1999). Vörös *et al.* (1998) mencionan que prevalece la luz verde en lagos oligotróficos poco turbios y en estos ambientes, es característico el PPA rico en FE; mientras que en ambientes eutróficos (donde puede convenir mantenerse cerca de la superficie para evitar el sombreado de los florecimientos algales), predominan células con FC, adaptadas a aprovechar longitudes de onda hacia el rojo, que son las que se extinguen primero en la columna de agua. En base a lo anterior, al parecer el estado eutrófico de VB no determinó el tipo de pigmento accesorio del PPA, si bien parece indicar que las FE confieren al PPA de VB la capacidad de medrar todavía a las menores intensidades de luz, por más que su crecimiento óptimo se haya observado a 0 y 4 m. Sin embargo, debería de considerarse que la calidad de luz sea posiblemente diferente aun entre sistemas eutróficos, aunque en el presente análisis no se han obtenido datos al respecto.

Hacia finales de la estratificación, en VB se observó que las células del PPA fueron alargándose hasta formar pequeños agregados y colonias (Fig. 11). Estas formas coloniales se han visto frecuentemente en sistemas eutróficos (Agawin *et al.* 2000, Cronberg 1981, Komárková 2002, Nakano *et al.* 2004) y oligo-mesotróficos (como en Alchichica, Rosiles 2005). Las colonias de PPA proveen de microzonas o sitios de reciclaje rápido de nutrientes y posiblemente sea una defensa contra la depredación (Stockner y Shortreed 1994). En VB, la aparición de colonias de PPA no coinciden con la máxima abundancia de ciliados, pues ésta se da hacia final del periodo de estratificación, lo que sugiere que su formación podría estar relacionada con la pastoreo del metazooplancton, así como con cambios en la disponibilidad de nutrientes y con la competencia con otras especies de fitoplancton.

El sistema de análisis y conteo de PPA por epifluorescencia no permite realizar un trabajo taxonómico fino, pero -gracias a las observaciones con microscopía óptica de contraste de fases, así como por las tinciones *ad hoc* (azul de anciano y hematoxilina) que permitieron aplicar los criterios de Komárek y Anagnostidis (1998) se pudo determinar una especie de PPA colonial. En VB se encontró la formación de colonias

parecidas a *Cyanodictyon imperfectum* Cronberg 1981 (Fig. 18), pues se observó un patrón de desarrollo de *C. cf. imperfectum* concuerda bien con la descripción original (Cronberg 1981); asimismo, la forma solitaria de *Cyanodictyon* spp. correspondería a *Cyanobium* spp. (con base en Komárková 2002). En VB se observaron células en el microscopio de epifluorescencia del mismo morfotipo de *Cyanobium* spp., así como de *C. imperfectum* (Fig. 11), por tanto, es posible que se presenten ambas especies, las cuales podrían tratarse de fases diferentes en el ciclo de vida de una misma especie. Éstas han sido comúnmente descritas en ambientes eutróficos (Cronberg 1981, Komárková 2002).

7.2. Distribución y abundancia de ciliados

Los ciliados poseen patrones similares de distribución y abundancias en VB durante el transcurso de la estratificación (Fig 19). La mayor abundancia se localizó a 4 m, en el epilimnion, seguido de 8 m, confirmándose la hipótesis 1c de este trabajo, la cual menciona que los ciliados se distribuirán en mayor medida en la zona del epilimnion. Su distribución coincidió con las zonas de mayor abundancia de PPA (Fig. 20). En diversos estudios se observó que la máxima abundancia de ciliados coincide con la posición del epilimnion (Macek *et al.* 1994, 1996; Zingel e Ingmar 2000) y/o en el metalimnion (Šimek *et al.* 1995).

La concentración promedio de ciliados en el epilimnion de VB fue de 12 cél. mL⁻¹ (Fig. 19); estos resultan altos al cotejar con los números obtenidos por Macek *et al.* (1994) en el lago monomíctico oligotrófico y salino Atexcac, donde las máximas concentraciones correspondieron a *Strombidium* spp. y scuticociliados, con 6 cél. mL⁻¹. Sin embargo, la concentración de VB resulta baja en ciertas épocas del año cuando se compara con otros ambientes eutróficos, como el embalse dimíctico Řimov, donde la abundancia de los ciliados fue de 6 - 55 mL⁻¹ en epi- y 13 - 70 mL⁻¹ en metalimnion (de agosto a septiembre, Šimek *et al.* 1995). También en relación con un lago oligotrófico de Estonia, con 39.9 cél. mL⁻¹ en epilimnion y 31.1 cél. mL⁻¹ en metalimnion (Zingel e Ingmar 2000). En el lago eutrófico Võrtsjärv, la abundancia de ciliados fluctuó entre 55 y 180 cél. mL⁻¹ (Kisand y Zingel 2000). Se sabe que la distribución de protozoos coincide con la presencia de la fuente de alimento en capas de agua particulares, como son la

termoclina y oxiclina (Fenchel *et al.* 1990, Laybourn-Parry 1990, Macek *et al.* 1994), y/o con los picos de fitoplancton (Macek *et al.* 1994, Šimek *et al.* 1995); sin embargo en VB, su presencia se ve disminuida en el metalimnion (8 m, Fig. 20), con lo que se confirma la hipótesis 2a, la cual menciona que la actividad depredadora de los ciliados sobre el PPA se concentrará principalmente por encima de la termoclina (Fig. 20). Aparentemente, en VB el fitoplancton y el PPA influyen en buena medida en la distribución de los ciliados en la columna de agua, además de la posición de la termoclina.

En el hipolimnion de VB, la presencia de los ciliados fue casi imperceptible durante la mayor parte de la estratificación, con $0.33 \text{ cél. mL}^{-1}$ (Figs. 19 y 20). En esta zona se localizaron sobre todo peritricos, oligotricos y scuticociliados. La presencia de los dos últimos se ha registrado cuando el hipolimnion se vuelve anóxico (ejem., Macek *et al.* 2000).

En VB, los ciliados no registraron un aumento paulatino en su abundancia a través de la estratificación, a diferencia del PPA, cuya máxima abundancia coincidió a final de ésta (Fig. 31). Por tanto, en VB la abundancia de los ciliados no se vio influida directamente por el aumento en la cantidad de PPA. En junio se observó un pico considerable de abundancia de ciliados de 33 cél. mL^{-1} (Fig. 19); esto coincidió con el valor más alto de clorofila *a* (Chl *a*) durante la estratificación, de $17.9 \mu\text{g L}^{-1}$ (Olson en proceso) en el epilimnion (Tabla 3). La abundancia de los ciliados se ha relacionado positivamente con niveles de Chl *a*, a su vez relacionado con materia orgánica disponible y, por ende, con el crecimiento de bacterias (Porter *et al.* 1985, Macek *et al.* 1994, Więckowski *et al.* 2001, Zingel e Ingmar 2000). Al parecer, los cambios en la composición del fitoplancton son el principal factor que determina la sucesión y abundancia de las especies de ciliados (Šimek *et al.* 1995), lo cual va relacionado con reemplazos en la composición de picoplancton, particularmente del heterótrofo, el cual constituye una de las principales fuente de alimento para los ciliados. El aumento en la abundancia de los ciliados posiblemente se puede conectar con los procesos de crecimiento de los productores primarios en VB.

En noviembre se observó una disminución notable respecto a la abundancia de los ciliados, 6 cél. mL⁻¹, provocada posiblemente por depredación y/o competencia por parte del metazooplancton. Ramírez *et al.* (2002) reportó que durante noviembre de 1998 hubo un aumento de *Ceriodaphnia lacustris* en VB; posiblemente su aparición se haya repetido hacia al final de la estratificación. Se han observado relaciones negativas entre ciliados y la presencia de *Daphnia* spp. (Christoffersen *et al.* 1990), por ejemplo de *Cyclidium* spp., *Rimostrombidium* spp. (Wiłckowski *et al.* 2001) y generalmente de los ciliados epilimnéticos (Šimek *et al.* 1995, 2002).

Tabla 3. Promedio mensual del número de ciliados y Chl *a* en el epilimnion del embalse de Valle de Bravo, México.

Mes	Ciliados, (cél. mL ⁻¹)	Chl <i>a</i> , (µg L ⁻¹)
15 Abril	6.17	2.4
13 Mayo	7.11	3.9
09 Junio	39.8	17.9
08 Julio	5.75	3.8
05 Agosto	7.45	2.9
02 Septiembre	10.42	3.9
30 Septiembre	6.43	7.3
28 Octubre	9.21	7.1
18 Noviembre	5.78	10.3

7.3. Composición de ciliados en VB

Los principales grupos de ciliados localizados en VB durante el periodo de estratificación fueron **oligotricos**, **peritricos** y **scuticociliados** (Tabla 1; Figs. 45-47). Estos grupos se consideran como los más representativos en diferentes ambientes acuáticos (Callieri *et al.* 2002, Kisand y Zingel 2000, Macek *et al.* 2000, Šimek *et al.* 1995, Szelag-Wasielewska 1999). La composición de ciliados en VB fue muy similar a la de otros ambientes eutróficos, como el embalse Řimov, donde se menciona (Šimek *et al.* 1995, 2000) que los grupos más importantes de ciliados pelágicos picoplanctívoros son oligotricos (*Halteria* spp., *Pelagostrombidium* spp., *Rimostrombidium* spp.), peritricos

(*Vorticella* spp. *Epistylis* spp.) y scuticociliados (*Cyclidium* spp.). No obstante, en México se tienen pocos reportes al respecto; en el lago atalasohalino Atexcac las muestras fueron un poco diferentes, también dominadas por peritricos, oligotricos, y scuticociliados, pero con predominio de especies consumidoras de bacterias (Macek *et al.* 2000); Alchichica, a pesar de ser también un lago atalasohalino, posee ciertas especies picoplanctívoras similares a VB, como *Halteria* spp., *Vorticella* spp., *Cyclidium* spp. y otros scuticociliados, además de *Phialina* spp., *Lacrymaria* (*Pelagolacrymaria*) spp. y *Euplotes* spp., entre otros (Peštová, en proceso).

Halteria spp. y *Vorticella* spp. fueron los ciliados más comunes a lo largo de la estratificación en VB (Figs. 22-30; Tabla 1). El éxito de estas especies se debe probablemente a ciertas ventajas adaptativas. Por ejemplo, *Halteria* spp. es un ciliado ampliamente difundido, lo que explica que se encuentre frecuente y abundantemente en diversos tipos de lagos y reservorios (Šimek *et al.* 2000), incluido VB (Figs. 22-30; 33-34). En general, se conoce que los oligotricos omnívoros de talla pequeña (principalmente *H. grandinella*) son los bacterívoros dominantes en aguas meso- y eutróficas (Nakano *et al.* 1998, Šimek *et al.* 2000); se ha comprobado que *Halteria* spp. posee altas tasas de filtración, su intervalo de alimentación es amplio y su toma de partículas es eficiente en un espectro amplio de tamaño de organismos ingeridos (0.4 a 5.0 μm) - ya que come PPA, PPH, nanoplacton y detritus (Jürgens y Šimek 2000)-; además de su alta abundancia, *Halteria* spp. posee una gran tasa de crecimiento en respuesta a la depredación de rotíferos y del metazooplancton, lo cual le provee de menor vulnerabilidad como presa en comparación con otras especies de ciliados (Šimek *et al.*, 2000). Por último, su alta tasa de filtración le permite competir bien con nanoflagelados heterotóficos (NFH), dado que se ingieren las mismas fuentes de alimento (Cleven 1996, Jürgens *et al.* 1996).

Los peritricos, específicamente *Vorticella* spp., han sido reportados frecuentemente en ambientes eutróficos (Foissner *et al.* 1999). Los vorticélicos son en su mayoría epífitos de varios componentes del fitoplancton, por tanto, su distribución está determinada en gran medida por la disposición de sus hospederos, particularmente las cianobacterias *Microcystis* spp. y *Anabaena* spp. (Kerr 1983, Laybourn-Parry 1990). En VB, las

poblaciones de estas cianobacterias se observaron durante la mayor parte del año, lo da una idea de como *Vorticella* spp. pudo mantenerse presente en toda la estratificación (Figs. 22- 30, 35-36). Este fenómeno también fue observado en trabajos de Wiqckowski *et al.* (2001) y Zingel e Ingmar (2000).

Epistylis spp. es un ciliado colonial, libre-nadador de talla grande (alrededor de 80 μm) que se localizó exclusivamente en el periodo de mayo a agosto (Figs. 23 – 26, Tabla 1). También se constató la presencia de algunos ciliados de talla pequeña (alrededor de 20 μm) a partir de septiembre y hacia el final de la estratificación, como los scuticociliados *Cyclidium* spp., scuticociliado C y D., así como de *Rimostrombidium* spp., todos presentaron un considerable aumento a partir de agosto-septiembre. (Figs. 26-30, 41; Tabla 1), es decir, se observó una sucesión estacional de especies de mayor a menor tamaño. A ese respecto y como explicación para la tendencia observada en VB, se ha comprobado en otros lugares que la abundancia y biomasa de los ciliados planctónicos está relacionada con el grado trófico del lago (Beaver y Crisman 1989, Müller 1989, Šimek *et al.* 2000): Mientras se incrementa la eutrofización, se llevan acabo reemplazos taxonómicos, es decir, las formas de talla grande son substituidos por especies de tamaño pequeño, principalmente scuticociliados (Beaver y Crisman 1989, Jezbera *et al.* 2003); así, en lagos y reservorios tanto eutróficos, como mesoeutróficos, la comunidad de ciliados está dominada generalmente por especies de tamaño entre 20 y 35 μm (Beaver y Crisman 1989, Müller *et al.* 1991, Šimek *et al.* 1996).

7.4. Tasas de filtración (TF), alimentación (TU), pastoreo (TG) y porcentaje de eliminación (TE)

Los ciliados de VB mostraron diferentes valores entre sus TF, TU, TG y TE en el transcurso de los muestreos (Figs. 22-30; Tabla 1). No obstante, hacia finales de la estratificación presentaron sus valores más altos. Como promedio general, los ciliados tuvieron una TU de 39 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y TF de 560 nL cél.⁻¹ h⁻¹ en VB (Tabla 2). Los valores de la alimentación por PPA resultaron bajos cuando se confrontan con la alimentación por bacterias en otros ambientes eutróficos, donde es común que las mayores tasas de pastoreo se registren en el metalimnion (Jezbera *et al.* 2003; Šimek *et al.* 1994, 1995, 2000); sin

embargo, los valores de TF son muy similares. La eficiencia de eliminación del PPA de TG 6.14×10^3 y TE $13.3 \% d^{-1}$ es baja, aunque no se encontraron trabajos con los que comparar.

En agosto y el 30 de septiembre se registraron las mayores TF (Figs. 29 y 31). Callieri *et al.* (2002) mencionan que los ciliados tienen las mayores tasas de filtración cuando la comunidad está dominada por especies picoplanctívoras. La elevada TF en septiembre 30 pudo ser influida por la existencia de *Cyclidium* spp., (Fig. 30), género característico de tasas F altas o moderadas (Šimek *et al.* 1995). En general, en VB se observaron tasas de filtración elevadas a lo largo de la estratificación (Figs. 22 – 30), probablemente porque durante toda la investigación se observó la presencia de picoplanctívoros importantes, principalmente *Rimostrombidium* spp., *Vorticella* spp. y *Halteria* spp.

Las mayores TU y TG se observaron el 2 de septiembre (Fig. 30), con $71 \text{ cél. cél.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ y $1.56 \times 10^4 \text{ cél. mL}^{-1} \text{ d}^{-1}$ respectivamente. Durante octubre se obtuvo el segundo valor en TG, es decir, $4.1 \times 10^5 \text{ cél. mL}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Se observa que estos meses coinciden con la mayor abundancia de PPA (Fig. 31). En VB, las TU y TG fueron lógicamente influenciadas por la disponibilidad de alimento. La TG general fue de 6.14×10^3 ; al compararse con el promedio de PPA en el epilimnion, de 5.24×10^4 , se observa que TG se mantuvo un orden de magnitud menor a la concentración de PPA, lo que concuerda con Šimek *et al.* (1995). Esto habla de la existencia de un equilibrio entre el pastoreo de los ciliados y la abundancia de PPA.

El mayor TE se presentó en junio, con $20.3 \% d^{-1}$ y septiembre 02, con $19.5 \% d^{-1}$. Los porcentajes concuerdan con los meses de mayor número de ciliados, 40 cél. mL^{-1} y $10.4 \text{ cél. mL}^{-1}$ respectivamente. Esto hace suponer que, en VB, TE estará influida por la abundancia de los ciliados, aunque la eliminación de octubre también parecer estar influida por la considerable abundancia de PPA.

En VB la TE promedio fue de $13.3 \% d^{-1}$. Al comparar la TE con la obtenida en otros cuerpos de agua mexicanos, observamos que la TE de VB es alta en comparación con

el lago atalasoalino Atexcac, con 0.6 % d⁻¹ (Macek *et al.* 1994). Sin embargo, la TE en VB es baja al confrontarla con la Laguna de Mecoacán y el lago atalasoalino Alchichica (calculadas a partir de células de *Vibrio cholerae* marcadas con fluorescencia); en el primero, la TE fue de 17- 48 % d⁻¹, con un máximo en abril 91 % d⁻¹ al día, mientras que la TE fue 16–56 % d⁻¹ en Alchichica. Estos aumentos se relacionan con un incremento de flagelados en Mecoacan y de *Rhabdostyla* sp. y *Cyclidium* spp. en Alchichica (Martínez-Pérez *et al.* 2004). Comparando con ambientes templados, la TE en VB estuvo por debajo de la obtenida en el embalse eutrófico Římov, 54 - 85 % d⁻¹ (Šimek *et al.* 1994) y 40 % d⁻¹ (Šimek *et al.* 1999). La abundancia de ciliados en Římov también alcanza valores superiores. Estas diferencias plausiblemente se atribuyen a la abundancia y tipo de picoplancton (PP): en Atexcac la abundancia del PP estuvo en el límite de detección (Macek *et al.* 1994), mientras que en Mecoacán y Alchichica el picoplancton heterotrófico (PPH) alcanzó 10⁶ cél. mL⁻¹, en tanto que en Římov, la concentración de PPA fluctuó entre 2 x 10³ y 4 x 10⁵ cél. mL⁻¹ (Šimek *et al.* 1995).

En VB se observó que la alimentación de los ciliados no es uno de los procesos más importantes en la eliminación del PPA, por lo que se rechaza la hipótesis 2 de este trabajo.

Respecto a las estaciones de muestreo se puede decir que durante el periodo de abril a noviembre de 2004 (Figs. 22-30), la estación cercana a la cortina del embalse (E8) y su repetición (V2 E8) manifestaron generalmente el mayor número de ciliados y TF y TU más altas, probablemente gracias al desplazamiento vertical de la termoclina provocado por el viento, fenómeno mencionado anteriormente (Monroy 2004; Ramírez-Zierold en proceso).

Las especies localizadas en VB (a excepción de *Litonotus* spp.) exhibieron TF y TU constantes (Fig. 21). En promedio, los números máximos en TF y TU corresponden *Vorticella* spp. (B, de tamaño más grande, ~ 80 µm de longitud). Muchas de los ciliados en VB se localizaron de manera ocasional (Tabla 1), no obstante, los ciliados que poseyeron TF y TU constantes a lo largo del periodo de estratificación corresponden a *Halteria* spp., *Vorticella* spp., *Vorticella* spp.(B), *Pelagostrombidium* spp.,

Rimostrombidium spp. y scuticociliados. Por tanto, factiblemente sean los picoplanctívoros más relevantes en el circuito microbiano de VB (Figs. 21 y 32).

Halteria spp. consumió en promedio 60 cél. cél.⁻¹h⁻¹ y filtró 680 nL cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 33-34), valor por debajo de lo encontrado por Jürgens y Šimek (2000), donde *H. grandinella* consumió en una hora 181 FBL y 183 PPA. La TU de *Halteria* spp. es menor en VB a la obtenida en diversos lugares, e incluso en ambientes eutróficos como Římov, con 750 cil⁻¹ h⁻¹ y Orlik 1050 bacterias cil⁻¹ h⁻¹ (Jezbera *et al.* 2003). En VB se observó que *Halteria* spp. generalmente consumía de 2 a 4 FLC en 6 minutos de incubación; esta TU se reporta como un valor óptimo para dicho tipo de estudios (Šimek *et al.* 2000). En VB, *Halteria* spp. tuvo un consumo de FLC a lo largo de la estratificación, siendo el oligotrico con mayor valor de TU. Debe considerarse que las diferencias mencionadas se pueden deber al tipo de PP, ya que aunque *Halteria* spp. consume de buena manera PPA, no siempre es su alimento dominante.

Vorticella spp. (A, de tamaño más pequeño que B, ~ 40 µm) consumió en promedio 50 cél. cél.⁻¹h⁻¹ y filtró 610 nL cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 38 y 39). La TF resulta alta al cotejar con Macek *et al.* (2001), con 360 nL cél.⁻¹ h⁻¹ al utilizar PPH como alimento. Empero, su tasa de alimentación fue de 600 bacterias cél.⁻¹ h⁻¹, cuantiosamente mayor a la TU de VB. En cambio, la cantidad de TF y TU en VB resulta baja al compararla con la obtenida por Šimek *et al.* (1996) en el embalse eutrófico Římov, con 3150 nL cél.⁻¹ h⁻¹ y 560 PPA cél.⁻¹ h⁻¹ respectivamente. Estas diferencias en TU se puede explicar porque la concentración de alimento (PPH) en Římov fluctuó en el orden de 10⁶ cél. mL⁻¹, un orden de magnitud mayor a la concentración de PPA en VB. Comparando también con otras condiciones experimentales (semejantes a las del lago oligotrófico Maggiore) y durante el periodo de mayo a septiembre, se observaron diferencias dependiendo la temporada del año y la hora del día, reportando TF 36 - 924 nL cél.⁻¹ h⁻¹. y TU 2 - 223 PPA cél.⁻¹ h⁻¹ (Callieri *et al.* 2002), lo cual podría explicar las diferentes TF y TU en cierta época del año.

Vorticella sp. (B) filtró en promedio 4000 cél. cél.⁻¹ h⁻¹, con tasa U de 222 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 37-38). Como ya se ha mencionado, ésta es una especie de tamaño grande

(entre 80 -100 μm), que tuvo un registro máximo de TU individual de 1100 $\text{cél.} \cdot \text{cél.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ en concordancia con los meses de mayor abundancia de alimento en VB. A nivel de promedio mensual, U y F llegaron a sus valores máximos en agosto, con 610 $\text{cél.} \cdot \text{cél.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ y 8900 $\text{nL} \cdot \text{cél.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ respectivamente (Fig. 38). A lo largo de los meses se observó que fue el ciliado que más consumió FLC; así las mayores TF y TU fueron realizadas por *Vorticella* spp. (B) (Figs. 22-30); los valores altos de TF y TU en esta especie responden a la necesidad energética de su tamaño. Esta especie se localiza en números bajos en los muestreos, por lo que probablemente, no llega a ejercer una fuerte competencia con los otros ciliados a pesar de su gran tamaño y elevadas tasas de filtración, aunque sí tiene una influencia importante como picoplanctívoro en VB. En general, las especies de *Vorticella* spp. (A y B) desempeñaron un papel relevante como filtradoras.

El Scuticociliado A filtró en promedio 150 $\text{nL} \cdot \text{cél.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ y obtuvo una tasa U de 12 $\text{cél.} \cdot \text{cél.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (Figs. 40 y 41). Respecto al promedio mensual, las principales TF y TU se observaron durante octubre, (260 $\text{nL} \cdot \text{cél.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ y 31 $\text{cél.} \cdot \text{cél.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), mes con la mayor abundancia de PPA. De manera global, los scuticociliados se caracterizaron por niveles bajos en TU y TF en VB, condición común en otros trabajos (Callieri *et al.* 2002, Jezbera *et al.* 2003, Kisand y Zingel 2000, Šimek *et al.* 1995). Se ha observado que los ciliados bacterívoros tuvieron tasas de filtración moderada, en promedio 30 $\text{nL} \cdot \text{h}^{-1}$, probablemente por cuestiones ambientales, principalmente bajas temperaturas (Kisand y Zingel 2000). Este comportamiento puede explicarse cuando se considera que los scuticociliados son típicamente filtradores *bacterívoros* (Fenchel 1986, Macek *et al.* 1996). La literatura menciona que es el tamaño del organismo ingerido el factor de mayor importancia para la alimentación en scuticociliados, principalmente en *Cyclidium* spp, pues se ha observado que este grupo de ciliados seleccionan partículas pequeñas de alimento (Fenchel 1986, Šimek *et al.* 1994). Así y en VB, es posible que los scuticociliados prefieran el consumo de PPH que de PPA en su dieta, debido a que el PPH es de menor tamaño que el PPA (Callieri y Pinolini 1995). Las bajas TU y TF de los scuticociliados en VB indican el bajo control de éstos sobre el PPA.

Rimostrombidium spp. Es una especie de talla pequeña similar a *Rimostrombidium brachykinetum*; fue el segundo ciliado más abundante después de *Halteria* spp. Como

promedio registró TU de 54 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y TF 540 nL cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 41 y 42). *Rimostrombidium* spp. registró su pico de abundancia en octubre (700 cél. mL⁻¹). En VB se observó el desarrollo de *Rimostrombidium* spp. cuando la abundancia de PPA fue mayor a 10⁴, y su pico máximo coincidió con la mayor abundancia de PPA. Los valores más grandes de TU y TF se determinaron en septiembre 02, con TU 200 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y TF 1700 nL cél.⁻¹ h⁻¹. Las tasas obtenidas para *Rimostrombidium* spp. quedan en el intervalo de las logradas en condiciones experimentales similares al lago oligotrófico Maggiore, con TUs de 4 a 100 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y TFs de 34 a 2270 nL cél.⁻¹ h⁻¹ (Callieri *et al.* 2002), lo que indica que es un ciliado característico de ambientes eutróficos y oligotróficos con un amplio intervalo en TF y de fuentes de alimentación. *Rimostrombidium* spp. mostró una buena eficiencia para alimentarse de FLC en VB.

Pelagostrombidium spp. consumió de manera general 32 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y filtró 320 nL cél.⁻¹ h⁻¹ (Figs. 43 y 44). Al igual que *Rimostrombidium* spp., en septiembre 02 registró las más altas TUs y TFs, con 75 cél. cél.⁻¹ h⁻¹ y 690 nL cél.⁻¹ h⁻¹. Sin embargo, fue el oligotrófico con menores TUs y TFs, lo cual puede relacionarse con el hecho que es un ciliado mixotrófico (Beaver y Crisman 1989, Sherr *et al.* 1988). Por otro lado, este tipo de ciliados se ven beneficiados principalmente en ambientes oligotróficos (Fenchel 1987, Macek 1994). *Pelagostrombidium* spp. no utiliza en VB el PPA como principal fuente de alimento, lo que puede explicar la abundancia y el control sobre el PPA relativamente bajos.

En VB hubo mucha heterogeneidad en la cantidad de TFs y TUs (Figs. 21 – 30; Tabla 1) durante el transcurso de la estratificación, lo cual se ha observado también en diversos ambientes (Callieri *et al.* 2002; Jürgens y Šimek 2000; Macek *et al.* 1994; Šimek *et al.* 1995, 1996). En la naturaleza, se ha notado que los protistas fagotróficos pueden cambiar sus tasas de ingestión continuamente; el tamaño, tipo de la presa, tipo de protozoo, abundancia bacteriana, temperatura y el estado de crecimiento son factores que interfieren en su alimentación (Šimek *et al.* 1994). También pueden influir cambios estacionales en la morfología y tamaño del PPA. Callieri *et al.* (2002) reportaron una disminución en la tasa de filtración relacionada con el alargamiento del tamaño del PPA. Por otro lado, se ha informado que las partículas marcadas con

fluorescencia FLB pueden subestimar la tasa de pastoreo, ya que algunos ciliados diferencian entre células vivas y muertas, incluyendo FLB (Choi 1994).

Cabe resaltar que se observó de manera general en VB que las TFs y TUs de los ciliados aumentaron en agosto de manera considerable; esto concuerda con el incremento en la abundancia del PPA en un orden de magnitud de 10^3 en julio a 10^4 en agosto (Fig. 31).

Los menores valores de TUs, TGs, TFs, y TEs (Figs. 22 - 25) de las especies *Halteria* spp., *Vorticella* spp., *Vorticella* spp. (B), *Pelagostrombidium* spp. y *Rimostrombidium* spp. ocurrieron de abril a julio, meses caracterizados por una baja abundancia de ciliados y de PPA. Aunque durante noviembre, a pesar de la baja abundancia en el número de ciliados, los valores en TF y TU no fueron tan bajas como abril y julio, debido a que la cantidad de PPA disponible era considerable mayor.

Se observaron semejanzas entre VB y el embalse mesoeutrófico de Římov. En ambos lugares la mayor tasa de filtración fue la de los vorticelidos (Šimek *et al.* 2000). La especie de mayor TU fue *Halteria* spp. (en Římov *H. grandinella*, Šimek *et al.* 1995 y 1996). En Římov, los ciliados oligotricos, principalmente *Halteria grandinella* y *Rimostrombidium* spp., dominaron la ingesta de bacterias (Jezbera *et al.* 2003). En VB, estas dos especies -además de *Vorticella* spp.- fueron los principales consumidores de PPA. En ambos lugares los scuticociliados, a pesar de su alta abundancia, presentaron una tasa de alimentación anual baja. Así mismo, la distribución de los ciliados en la columna de agua está aparentemente afectada por la posición del epilimnion (Macek *et al.* 1994). Tanto en Římov como en VB, las tasas de pastoreo presentan fluctuaciones considerables a lo largo del año. (Jezbera *et al.* 2003; Šimek *et al.* 1994, 1995).

8. CONCLUSIONES

1. En el embalse de Valle de Bravo (VB), la distribución y abundancia del picoplancton autótrofo (PPA) y los ciliados se concentró en el epilimnion, principalmente en los primeros 4 m de la columna de agua. La abundancia disminuyó a los 8 m, zona relacionada con el metalimnion o región de establecimiento de la termoclina, mientras que en el hipolimnion fue casi nula.
2. La concentración promedio de PPA en el epilimnion fue 2.52×10^4 cél. mL⁻¹, aunque sus concentraciones variaron de 2.2×10^2 a 1.29×10^5 cél. mL⁻¹ a lo largo de los muestreos.
3. El PPA fue rico en ficoeritrina (FE), lo que parece indicar una adaptación a aprovechar bajas intensidades de luz, a pesar de que las máximas abundancias se observaron a los 0 y 4 m.
4. La abundancia del PPA fue en aumento conforme avanzó la estratificación. Se observó que la mezcla fue un factor que disminuyó la abundancia y homogenizó el PPA en la columna de agua.
5. La abundancia de protozoos no se vio influida por el incremento en la cantidad de PPA, dado que se mantuvo relativamente constante, pues su concentración promedio fue de 12 cél. mL⁻¹ con un único pico de abundancia en junio de 33 cél. mL⁻¹.
6. Los ciliados registraron, en promedio, tasas de alimentación (TUs) de 39 cél. cél.⁻¹ h⁻¹, relativamente menor a otros ambientes eutróficos, y tasas de filtración (TFs) de 560 nl cél.⁻¹ h⁻¹, similares a otros cuerpos de agua eutróficos.
7. Se observó un aumento en las TFs y TUs de los ciliados durante agosto, lo cual coincidió con el incremento del PPA en un orden de magnitud (10^4 cél. mL⁻¹).

8. La tasa promedio de pastoreo poblacional (TG) fue de 6.14×10^3 y la tasa o porcentaje promedio de eliminación (TE) fue de 13.28 % d⁻¹, valores bajos cuando se comparan con otros estudios de pastoreo-eliminación de bacterias en ambientes eutróficos. Por tanto, los ciliados picoplanctívoros en VB no determinaron la dinámica y abundancia de PPA.
9. En VB y en general, las TUs y TGs se ven influenciadas por la disponibilidad de alimento, en cambio las TE, por la abundancia de los ciliados.
10. Los ciliados con las TF y TU más constantes a lo largo del periodo de estratificación fueron el grupo de **oligotricos** -principalmente *Halteria* spp., *Pelagostrombidium* spp. y *Rimostrombidium* spp.-, **peritricos** -*Vorticella* spp., *Vorticella* spp. (B)- y **scuticociliados**. Por tanto, éstos fueron los picoplanctívoros más relevantes en el circuito microbiano de VB.
11. Los valores de TF y TU de *Halteria* spp., *Vorticella* spp (A) y *Rimostrombidium* spp. se mantuvieron semejantes, y su desempeño fue muy importante en la picoplanctivoría de VB. *Vorticella* spp. (B), a pesar de su baja abundancia, tiene una influencia considerable como picoplanctívora y filtradora. Las bajas TUs y TFs de los scuticociliados indican el bajo control de éstos sobre el PPA en VB.
12. La mayor abundancia de PPA y de ciliados se registro en la E8, zona de ascenso de la termoclina.

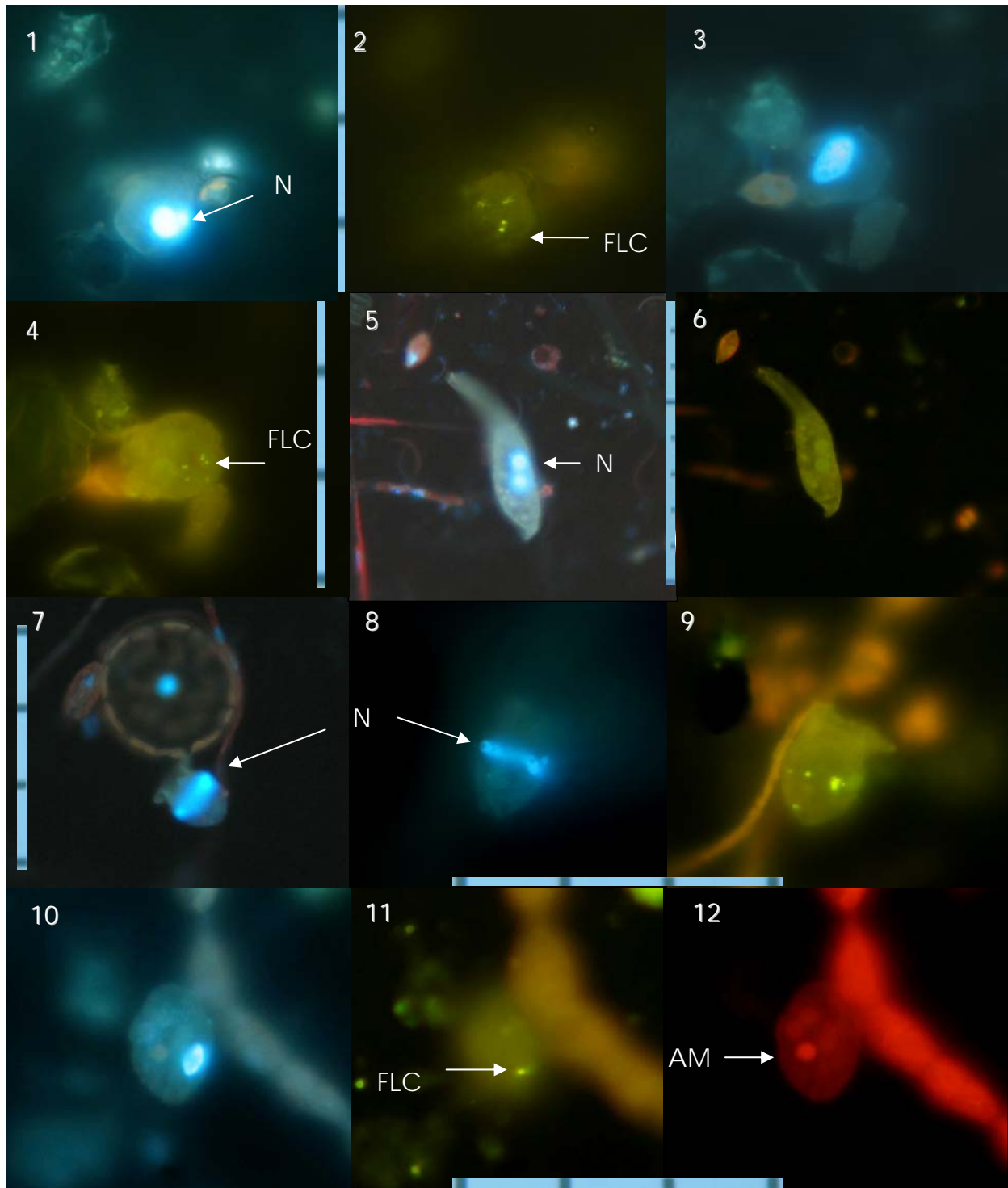


Fig. 45. Microfotografías en microscopio de epifluorescencia de ciliados con tinción DAPI y FLC; 1-4 *Halteria* sp.; 5-6 *Lagynophrya* sp.; 7-9 *Rimostrombidium* sp.; 10-12 *Pelagostrombidium* sp.; N (núcleo), AM (algas mixotróficas).

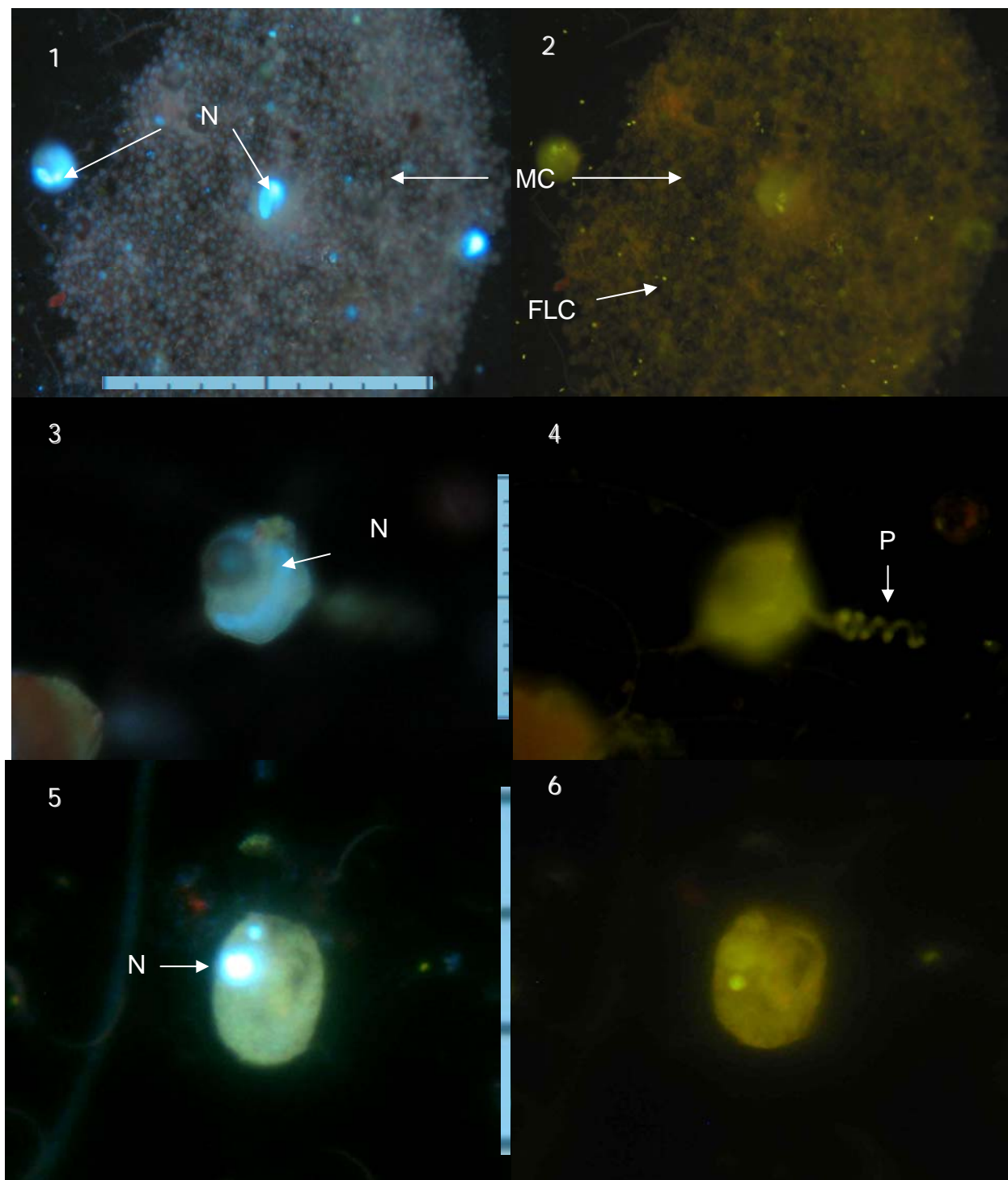


Fig. 46. Ciliados con tinción DAPI y FLC; 1-2 *Vorticella* sp. epifita de *Microcystis* sp.; 3-4 *Vorticella* sp. (B); 5-6 scuticociliado; 1, 3, 5 tinción con DAPI; N (núcleo), P (pedúnculo), MC (*Microcystis*).

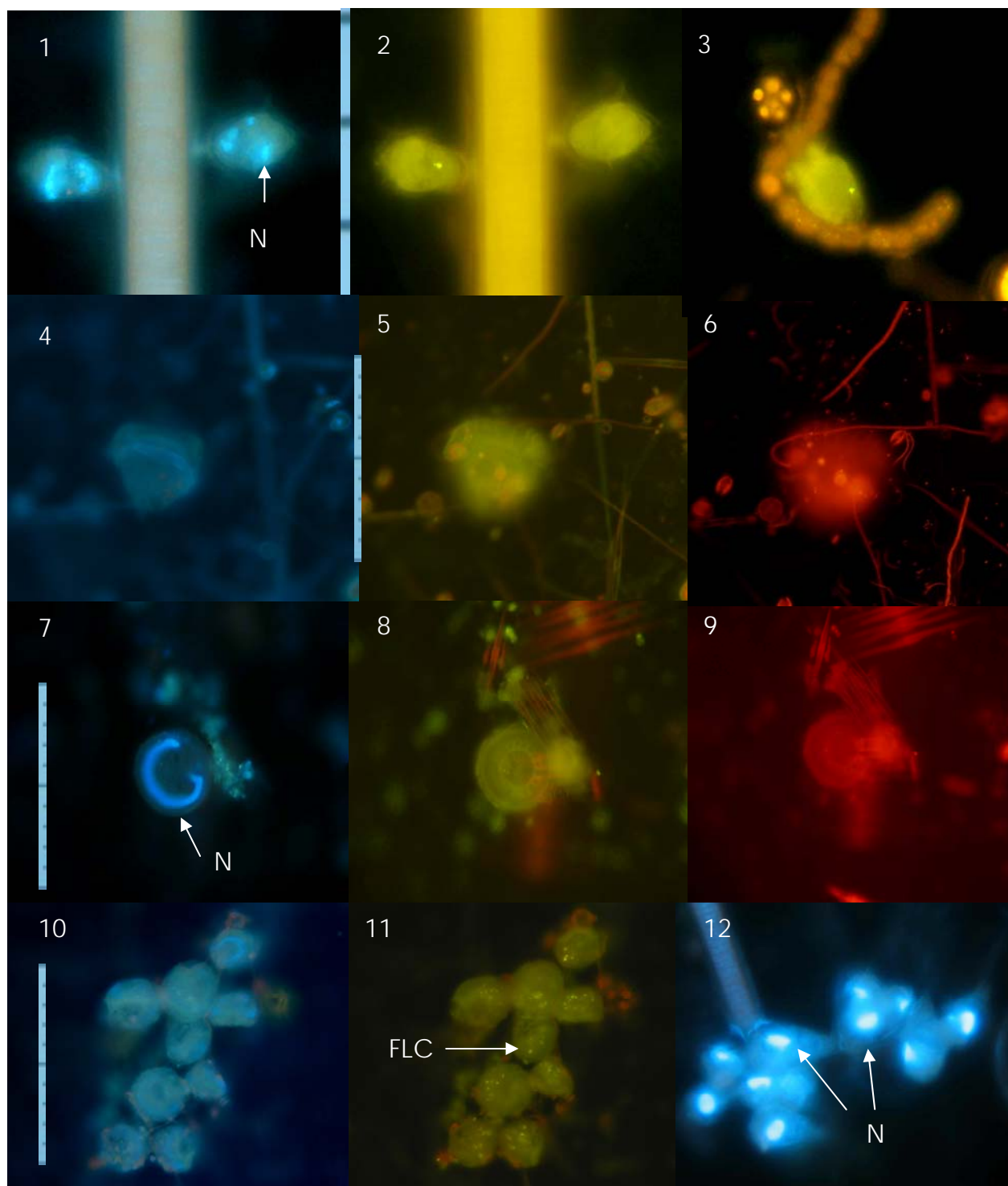


Fig. 47. Ciliados con tinción DAPI y FLC; 1-3 peritrico sobre filamento de cianobacteria; 4- 6 *Rimostrombidium velox* (mixotrófico); 7-9 *Trichodina* sp.; 10-12 *Epistylis* sp.; N (núcleo) FLC ingeridas.

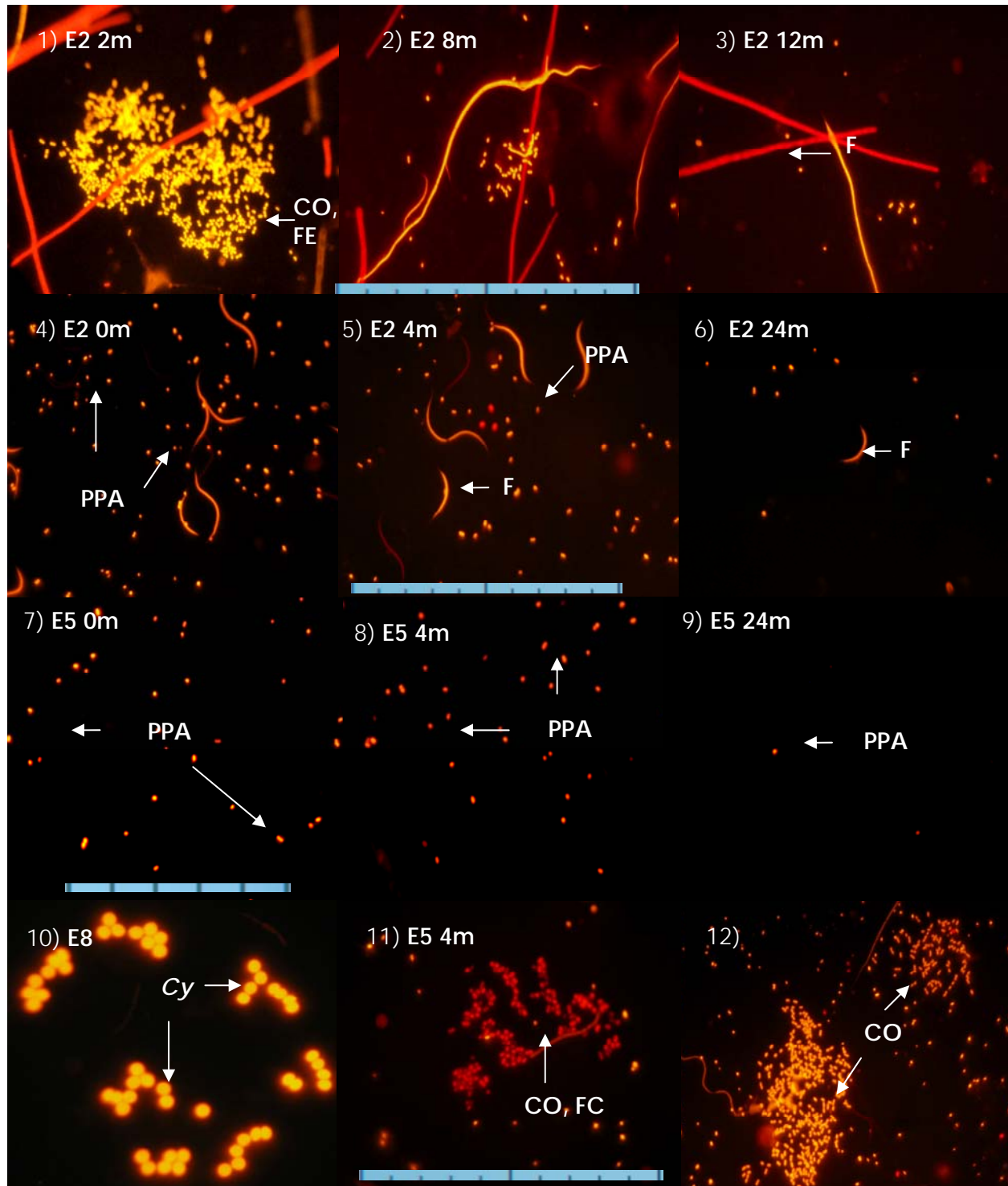


Fig. 11. Células de picoplancton autotrófico (PPA) con ficoeritrina (FE), ficocianina (FC); forma colonial (CO), filamentos de cianobacterias (F) y *Cyanodictyon cf. imperfectum* (Cy); microscopio de epifluorescencia 100x, filtro CY3; 1-3 noviembre 03; 4-6 noviembre 04; 7-9 y 11 agosto 04; 10 marzo 05; 12 octubre 2004.

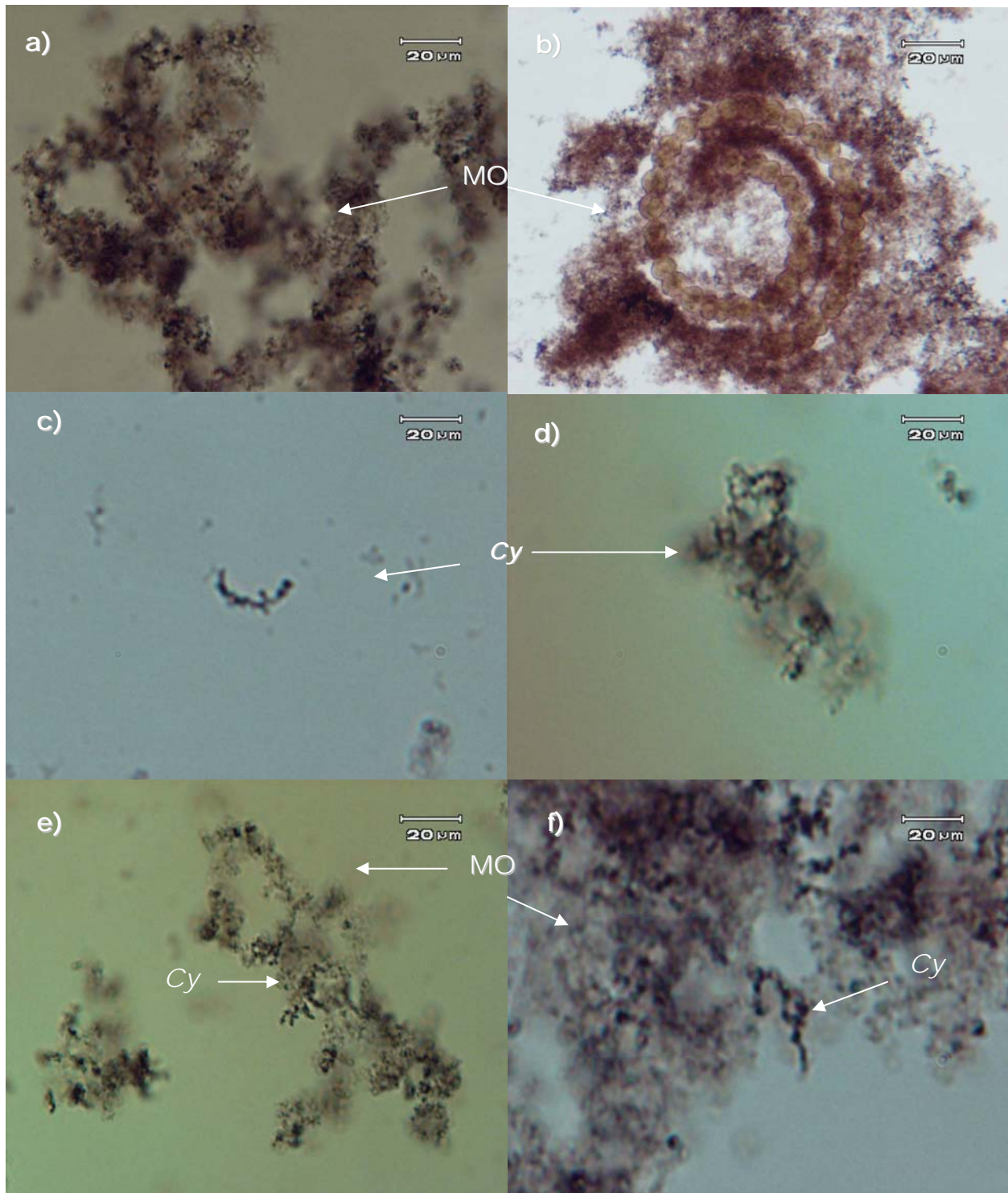


Fig. 18. Microfotografías del morfotipo de *Cyanodictyon* cf. *imperfectum*. a) materia orgánica (MO); b) *Anabaena* spp. rodeada por MO; c) posible inicio de formación de una colonia; d), e) y f) colonias de *C. imperfectum* (Cy).

9. LITERATURA CITADA

- Agawin R., M. Duarte y S. Agustí. 2000. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 591-600.
- Albertano P. y E. Viaggiu. 1999. Physiological responses of two Baltic picocyanobacteria in P_{inorg} limited cultures. *Arch. Hydrobiol. Suppl/ Algolog. Stud.* **94**: 25-33.
- Anderson O. R. 1983. Radiolarian symbiosis. En: Goff L. T. (Ed), *Algal Symbiosis*. Cambridge University Press, Cambridge. 69-89 pp.
- APHA- AWWA- WPCF. 1980. Métodos normalizados para el análisis de agua potables y residuales. 17ª Edición, Ediciones Díaz de Santos, Madrid España. 221 pp.
- Azam F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil. y F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 257-263.
- Balczon J. M. y J. R. Pratt. 1995. A comparison of methods for estimating short-term feeding rates of algivorous ciliated protozoa. *Arch. Protistenkd.* **146**: 49-58.
- Beaver J. R. y T. L. Crisman. 1982. The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 246-253.
- Beaver J. R. y T. L. Crisman. 1989. The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microb. Ecol.* **17**: 111- 136.
- Børsheim K. Y. 1984. Clearance rates of bacteria-sized particles by freshwater ciliates, measured with monodispersed fluorescent latex beads. *Oecologia* (Berlin). **63**: 286-288.
- Callieri C. y M. L. Pinolini. 1995. Picoplankton in Lake Maggiore, Italy. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* **80**: 491-501.
- Callieri C. y J. Stockner. 2000. Picocyanobacteria, success in oligotrophic lakes: fact or fiction? *J. Limnol.* **59**: 72-76.
- Callieri C. y J. Stockner. 2002. Freshwater autotrophic picoplankton: a review *J. Limnol.* **61**: 1-14.
- Callieri C. y R. Piscia. 2002. Photosynthetic efficiency and seasonality of autotrophic picoplankton in Lago Maggiore after its recovery. *Freshwat. Biol.* **47**: 941-956.
- Callieri C., S. M. Karjalainen, S. Passoni. 2002. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy. *J. Plankton Res.* **24**: 785-796.

- Caron D. A., F. R. Pick y D. R. S. Lean. 1985. Chroococcoid cyanobacteria in Lake Ontario: vertical and seasonal distribution during 1982. *J. Phycol.* **21**: 171-175.
- Caron D. A. y J. C. Goldman. 1990. Protozoan nutrient regeneration En: Capriulo G. M. (Ed), *Ecology of Marine Protozoa*. Oxford University Press. New York. 283- 306.
- Chang V. T. 1980. Zwei neue *Synechococcus* - Arten aus dem Zurichsee. *Schweiz. Z. Hydrol.* **42**: 247-254.
- Chisholm S. W. 1992. Phytoplankton size. En: Falkowski P. G. y A. D. Woodhead (Eds.). *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*. Plenum Press, N. Y. 213-237 pp.
- Choi J. W. 1994. The dynamic nature of protistan ingestion response to prey abundance. *J. Euk. Microbiol.* **41**: 137-146.
- Christoffersen K., B. Riemann, L. R. Hansen, A. Klysner y H. B. Sorensen. 1990. Qualitative importance of the microbial loop and plankton community, and ecosystems structure in a eutrophic lake during a bloom of cyanobacteria. *Microbiol. Ecol.* **20**: 253-272.
- Christoffersen K. 1994. Variation of feeding activities of heterotrophic nanoflagellates on picoplankton. *Mar. Microb. Food Webs.* **8**: 111-123.
- Cleven E. J. 1996. Indirectly fluorescently labelled flagellates (IFLF): a tool to estimate the predation on the free living heterotrophic flagellates. *J. Plankton Res.* **18**: 429-442.
- Comerma M., J. C. García, M. Romero, J. Armengol y K. Šimek. 2003. Carbon flow dynamics in the pelagic community of the Sau reservoir (Catalonia, NE Spain). *Hydrobiologia* **504**: 87-98.
- Cronberg G. y C. Weibull. 1981. *Cyanodictyon imperfectum*, a new chroococcal alga from lake Trummen, Sweden. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 60. *Algological Studies* **27**: 101-110.
- Cronberg G. 1988. *Cyanodictyum tubiforme*, a new chroococcal blue-green alga from Lake Börringesjön, Scania, Sweden. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 80. *Algological Studies* **50-53**: 191-194.
- Cronberg G. 2003. New and interesting cyanoprokaryotes from temperate, brackish ponds and the Baltic Sea. *Algological Studies* 109: *Cyanobacterial Res.* **4**: 197-211.
- Doland J. R. 1997. Phosphorus and ammonia excretion by planktonic protists. *Mar. Geol.* **139**: 109-122.

- Drakare S., P. Blomqvist, A. Bergström y M. Jansson. 2003. Relationships between picophytoplankton and environmental variables in lakes along a gradient of water colour and nutrient content. *Freshwat. Biol.* **48**: 729-740.
- Eguchi M., T. Oketa, N. Miyamoto, H. Maeda y A. Hawaii. 1996. Occurrence of viable photoautotrophic picoplankton in the aphotic zone of Lake Biwa, Japan. *J. Plankton Res.* **18**: 539-550.
- Fahnenstiel G., L. Sicko-Goad, D. Scavia y E. Stoermer. 1986. Importance of picoplankton in Lake Superior. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 235-240.
- Falkowski P y J. LaRoche. 1991. Acclimation to spectral growth irradiance in algae. *J. Phycol.* **25**: 8-14.
- Fenchel T. 1980. Suspension feeding in ciliated protozoa I. Feeding rates and their ecological significance. *Microb. Ecol.* **6**: 13-25.
- Fenchel T. 1986. Protozoan filter feeding. *Progr. Protistol.* **1**: 65-113.
- Fenchel T. 1987. Ecology of protozoa. The biology of free-living phagotrophic protists. Science Technical Publishers, Madison, Wisconsin. 197 pp.
- Fenchel T., L. D. Kristensen y L. Rasmussen. 1990. Water column anoxia: vertical zonation of planktonic protozoa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **62**: 1-10.
- Foissner W., H. Berger y J. Schaumburg. 1999. Identification and ecology of limnetic plankton ciliates. Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft **3/99**, 793 pp.
- Gaedke U. y T. Weisse. 1998. Seasonal and interannual variability of picocyanobacteria in Lake Constance (1987-1997). *Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Advanc. Limnol.* **53**: 143-158.
- Harris G. P. 1980. Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms methods, models and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 877-900.
- Hirose M., Y. Nishibe, M. Ueki, S. Nakano. 2003. Seasonal changes in the abundance of autotrophic picoplankton and some environmental factors in hypereutrophic Furuike pond. *Aquat. Eco.* **37**: 37-43.
- INEGI 2000. Síntesis de información geográfica del Estado de México. Instituto Nacional de Geografía e Informática. México
- IDECA, 1999. Estudio Limnológico de la presa de Valle de Bravo, México. Informe para GRAVAMEX (Gerencia Regional de Aguas del Valle de México). CNA.

- Jack J. D. y J. J. Gilbert. 1997. Effects of metazoans predators on ciliates in freshwater plankton communities. *J. Euk. Microbiol.* **44**: 194-199.
- Jasser I. 1997. The dynamics and importance of picoplankton in shallow, dystrophic lake in comparison with surface waters of two deep lake in comparison with surface waters of two deep lakes with contrasting trophic status. *Hydrobiologia* **342/343**: 87-93.
- Jezbera J., J. Nedoma y K. Šimek. 2003. Longitudinal changes in protistan bacterivory and bacterial production in two canyon shaped reservoirs of different trophic status. *Hydrobiologia* **504**: 115-130.
- Johannes R. E. 1965. Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.* **10**: 434-442.
- Johnson P. y J. Sieburth. 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.* **24**: 928-935.
- Joint I. R. 1990. The response of picophytoplankton to light. En: Herring P. J., A. K. Campbell, M. Whitfield y L. Maddock (Eds.). Light and life in the sea. Cambridge University Press, U. K. 105-115 pp.
- Jones R. 1994. Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. *Mar. Microb. Food. Webs.* **8**: 87-96.
- Jürgens K., S. A. Wickham, K. O. Rothhaupt y B. Santer. 1996. Feeding Rates of macro- and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 1833-1839.
- Jürgens K. y K. Šimek. 2000. Functional response and particle size selection of *Halteria* cf. *grandinella*, a common freshwater oligotrichous ciliate. *Aquat. Microb. Ecol.* **22**: 57-68.
- Kalff J. y W. Watson. 1986. Phytoplankton and its dynamics in two tropical lakes: tropical and temperate zone comparison. En: Munawar M. y J. F. Talling (Eds.). Seasonality of freshwater phytoplankton. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. The Netherlands. 161-176 pp.
- Kana T. M. y P. M. Gilbert. 1987. Effect of irradiances up to 2000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ on marine *Synechococcus* WH7803- 1. Growth, pigmentation and cell composition. *Deep Sea Res.* **34**: 479-516.
- Kerr S. J. 1983. Colonization of blue green algae by *Vorticella* (Ciliata, Peritrichida). *Trans. Am. Micros. Soc.* **102**: 38-47.
- Kisand V. y P. Zingel. 2000. Dominance of ciliate grazing on bacteria during spring in a shallow eutrophic lake. *Aquat. Microb. Eco.* **22**: 135-142.

- Klut M. E. y J. G. Stockner. 1991. Picoplankton associations in an ultra-oligotrophic lake on Vancouver Island, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 1092-1099.
- Komárek J. y Anagnostidis K. (Eds.) 1998. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Gustav Fischer Jena Stuttgart Lübeck Ulm. Germany. 57-60.
- Komárková-Legnerová J. y G. Cronberg. 1994. Planktic blue-green algae from lakes in South Scania Sweden Part I: Chroococcales. *Algological Studies* **72**: 13-51.
- Komárková J. 2002. Cyanobacterial picoplankton and its colonial formations in two eutrophic canyon reservoir (Czech Republic). *Arch. Hydrobiol.* **154**: 605-623.
- Lampert W. y U. Sommer 1997. Limnoecology : the ecology of lakes and streams. Oxford Univ. Press, USA. 382 pp.
- Larsson K., C. Weibull y G. Cronberg. 1978. Comparison of light and electron microscopio determinations of the number of bacteria and algae in lake water. *Appl. Environ. Microbiol.* **35**: 397-404.
- Laybourn-Parry J. 1992. Protozoan plankton ecology. Chapman & Hall ed. London. 231 pp.
- Lee J. J. y A. T. Soldo. 1992. Protocols in protozoology. Soc. Protozoologists y Allen Press Inc. Lawrence. USA.
- Macek M., P. Hartman e I. Škopová. 1993. Participation of specific substrate degrading strain in the mixed bacteria culture as the result of ciliate grazing . *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* **78**: 557-574.
- Macek M. 1994. Distribution of ciliates in the Řimov reservoir. *Arch. Hydrobiol. Beih.* **40**: 131-141.
- Macek M., G. Vilaclara y A. Lugo. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar. Microb. Food Webs.* **8**: 235-249.
- Macek M., K. Šimek, J. Pernthaler, V. Vyhnálek, R. Psenner. 1996. Growth rates of dominant planktonic ciliates in two freshwater bodies of different trophic degree. *J. Plankton Res.* **18**: 463-481.
- Macek M., A. Lugo y G. Vilaclara. 2000. Pelagic ciliate assemblage of high-altitude lake Atexcac (Puebla, México): Comparison with similar lakes in other regions. En: Munawar M., S. G. Lawrence, I. F. Munawar y D. F. Malley (Eds.). Aquatic Ecosystems of Mexico, status and scope. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 45-59 pp.
- Macek M., K. Šimek y T. Bittl. 2001. Conspicuous peak of oligotrichous ciliates following winter stratification in a bog lake. *J. Plankton Res.* **23**: 353-363.

- Mann K. H. 1993. Physical oceanography, food chains and fish stocks: a review. *ICES. J. Mar Sci.* **50**: 105-119.
- Margalef R. 1983. *Limnología*. Ed. Omega. Barcelona. 1010 pp.
- Martínez-Pérez M. E. 2002. Reducción de la presencia de *Vibrio cholerae* por bacterivoría de protozoo-plancton en el medio acuático. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias (Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos). UNAM. México. 87 pp.
- Martínez-Pérez M. E., M. Macek y M. T. Castro. 2004. *In situ* measured elimination of *Vibrio cholerae* from brackish water. *Tropical Medicine & International Health* **9**: 1-8.
- Mastala Z., S. Herodek, k. V-Balogh, G. Borbély, H. M. Shafik y L. Vörös. 1996. Nutrient requirement and growth of a *Synechococcus* species isolated from Lake Balaton. *Int. Revue ges Hydrobiol.* **81**: 503-512.
- Merino M., E. Monroy, S. Castillo, J. Ramírez, M. Gallegos, J. Alcocer. 2003. Wind-driven upwelling indicated by hydrological variability in a tropical eutrophised reservoir, Valle de Bravo, Mexico. En: 4th International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality: 228-231. Institute of Hydrobiology. Academy of Sciences of the Czech Republic, České Budějovice, 389 p.
- Monroy E. 2004. Hidrología del embalse Valle de Bravo, México. Tesis de Maestría. (Química acuática). Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México. 98 pp.
- Montagnes. D. J. S. y D. H. Lynn. 1987. A quantitative protargol staining (QPS) for ciliates: method description and test of its quantitative nature. *Mar. Microb. Food Webs.* **2**: 83-93.
- Müller H. 1989. The relative importance of different ciliate taxa in the pelagic food web of Lake Constance. *Microb. Ecol.* **18**: 261- 274.
- Müller H., A. Schöne, R. M. Pinto-Coelho, A. Schweizer y T. Weisse. 1991. Seasonal succession of ciliates in Lake Constance. *Microb. Ecol.* **21**: 119-138.
- Munawar M. y I. F. Munawar. 1986. The seasonality of phytoplankton in the North American Great Lakes, a comparative synthesis. En: Munawar M. y J. F. Talling (Eds.). Seasonality of freshwater phytoplankton. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. The Netherlands. 85-115 pp.
- Murphy L. S. y E. M. Haugen. 1985. The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* **30**. 47-58.
- Nagata T. 1988. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 504-517.

- Nagata T. 2000. Production mechanisms of dissolved organic matter. En: Kirchman D.L. (Ed.). *Microbial ecology of the oceans*. Wiley-Liss. New York. 121-151.
- Nakano S., N. Ishii, P. M. Manage y Z. Kawabata. 1998. Trophic roles of heterotrophic nanoflagellates and ciliates among planktonic organisms in a hypertrophic pond. *Aquat. Microb. Ecol.* **16**: 153-161.
- Nakano S., Y. Tomaru, T. Katano, A. Kaneda, W. Makino, Y. Nishibe, M. Hirose, M. Onji. 2004. The dynamics of microbial and herbivorous food webs in a coastal sea with special reference to intermittent nutrient supply from bottom intrusion. *Aquat. Eco.* **38**: 485-493.
- Necchi O. Jr. y R. G. Sheath 1992. Karyology of brazilian species of *Batrachos permum* (Rhodophyta Batrachospermales) *Br. Phycol. J.* **27**: 423- 427.
- Olson M. Evaluación de la variabilidad espacio – temporal de Clorofila *a* en un embalse en eutrofización, Valle de Bravo, México, mediante percepción remota. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México (en proceso).
- Olson R. J., S. W. Chisholm, E. R. Zettler, M. A. Altabet y J. A. Dusenberry. 1990. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.* **37**: 1033-1051.
- Olvera V. 1992. Estudio de la eutrofización de la presa Valle de Bravo, México. *Ingeniería Hidráulica*. Mayo-Diciembre: 148-162.
- Paerl H. W. 2000. Marine Plankton. En: Whitton B. y M. Pott (Eds.). *The ecology of cyanobacteria, their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers. 121-144 pp.
- Petrova N. A. 1986. Seasonality of *Melosira*-plankton of the great northern lakes. En: Munawar M. y J. F. Talling (Eds.). *Seasonality of freshwater phytoplankton*. Dr. W. Junk Publishers. The Netherlands. 65-73 pp.
- Porter K. G. e Y. S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 943-948.
- Porter K. G., E. B. Sherr, B. F. Sherr, M. Pace y R. W. Sanders. 1985. Protozoa in planktonic food webs. *J. Protozool.* **32**: 409-415.
- Postius C. y A. Ernst. 1999. Mechanisms of dominance: coexistence of Picocyanobacteria genotypes in freshwater ecosystems. *Arch. Microbiol.* **172**: 69-75.
- Probyn T. A. 1985. Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in the southern Benguela upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **22**: 249-258.

- Ramírez G. P., S. Nandini, S. S. S. Sarma, E. Robles, I. Cuesta y M. D. Hurtado. 2002. Seasonal variations of zooplankton abundance in the freshwater reservoir Valle de Bravo (Mexico). *Hydrobiologia* **467**: 99-108.
- Ramírez Zierold J. A. Dinámica biogeoquímica de un embalse tropical eutroficado, Valle de Bravo, Estado de México. Tesis Doctoral. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México (en proceso de elaboración).
- Raven J. A. 1986. Physiological consequences of extremely small size for autotrophic organisms in the sea. En: Platt T. y W.K. Li (Eds.) Photosynthetic picoplankton. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 1-70 pp.
- Raven J. A. 1998. The twelfth transley lecture. Small is beautiful: the picophytoplankton functional ecology. **12**: 503-513.
- Rippka R., J. Deruelles, J. B. Waterbury, M. Herdman y R. Y. Stanier. 1979. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *J. Gen. Microbiol.* **111**: 1-61.
- Rosiles G. 2005. Estudio comparativo del picofitoplancton y fitoplancton de talla mayor en el Lago Alchichica. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (Limnología). UNAM. México. 103 pp.
- Salat J. y C. Marrase. 1994. Exponential and linear estimations of grazing on bacteria: Effects of changes in the production of marked cells. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **104**: 205-209.
- Sanders R. W. 1988. Feeding by *Cyclidium* sp. (Ciliophora, Scuticociliatida) on particles of different size and surface properties. *Bull. Marine. Sci.* **43**: 446-457
- Schallenberg M. y C. Burns. 2001. Tests of autotrophic picoplankton as early indicators of nutrient enrichment in an ultra-oligotrophic lake. *Freshwat. Biol.* **46**: 27-37.
- Sheath R. G. y K. M. Cole. 1990. Differential alcian blue staining in freshwater Rhodophyta. *British Phycol. J.* **25**: 281-285.
- Sherr B. F., E. B. Sherr, R. D. Fallon, y S. Newell. 1986. Small aloricate ciliates as a mayor component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 177-183.
- Sherr B. F., E. B. Sherr y R. D. Fallon. 1987. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate *in situ* bacterivory. *Appl. Environ. Microbiol.* **53**: 958-965.
- Sherr B. F., E. B. Sherr y C. S. Hopkinson. 1988. Trophic interactions within pelagic microbial communities; indications of feed-back regulation of carbon flow. *Hydrobiologia* **159**: 19-26.

- Sherr E. B. y B. F. Sherr. 1993. Protistan grazing rates via uptake of fluorescently labeled prey. En: Kemp P., E. Sherr y J. Cole (Eds.). Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Lewis Publishers. Boca Raton. 695-701 pp.
- Sherr E. B. y B. F. Sherr. 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie van Leeuwenhoek* **81**: 293-308.
- Sieburth J. M., N., V. Smetacek y J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* **23**:1256-1263.
- Šimek K., M. Macek, J. Sedá y V. Vyhnálek. 1990. Possible food chain relationships between bacterioplankton protozoans and cladocerans in a reservoir. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **75**: 583-596.
- Šimek K., J. Vrba y P. Hartman. 1994. Size-selective feeding by *Cyclidium* sp. on bacterioplankton and various sizes of cultured bacteria. *FEMS Microbiol. Ecol.* **14**: 157-168.
- Šimek K., J. Bobková, M. Macek, J. Nedoma y R. Psenner. 1995. Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: A study at the species and community level. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 1077-1090.
- Šimek K., M. Macek, J. Pernthaler, V. Straškrabová y R. Psenner. 1996. Can freshwater planktonic ciliates survive on a diet of picoplankton? *J. Plankton Res.* **18**: 597-613.
- Šimek K., D. Babenzien, T. Bittl, R. Koschel, M. Macek, J. Nedoma y J. Vrba. 1998. Microbial food webs in an artificially divided acid bog lake. *Internat. Rev. Hydrobiol.* **83**: 3-18.
- Šimek K., J. Armengol, M. Comerma, J. C. Garcia, T. Chrzanowski, P. Kojecká, M. Macek, J. Nedoma y V. Straškrabová. 1999. Impacts of protistan grazing on bacteria dynamics and composition in reservoir of different trophic. En: J. G. Tundisi y M. Straškraba (Eds.). Theoretical Reservoir Ecology and its Applications. Internat. Inst. Ecol. Brazilian Acad. Sci. and Backhuys Publishers b.v., The Netherlands. 267-282 pp.
- Šimek K., K. Jürgens, J. Nedoma, M. Comerma y J. Armengol. 2000. Ecological role and bacterial grazing of *Halteria* spp.: small freshwater oligotrichs as dominant pelagic ciliate bacterivores. *Aquatic Microb. Eco.* **22**: 43-56.
- Šimek K., J. Pernthaler, M. G. Weinbauer, K. Horňák, J. R. Dolan, J. Nedoma, M. Mašín y R. Amann. 2001. Changes in bacterial community composition and dynamics and viral mortality rates associated with enhanced flagellate grazing in a mesoeutrophic reservoir. *Appl. Environ. Microbiol.* **67**(6): 2723-2733.

- Šimek K., J. Nedoma, J. Pernthaler, T. Posch y J. Dolan. 2002. Altering the balance between bacterial production and protistan bacterivory triggers shifts in freshwater bacterial community composition. *Antonie van Leeuwenhoek*. **81**: 453-463.
- Skibbe's O. 1994. An improved quantitative protargol stain for ciliates and other planktonic protists. *Arch. Hydrobiol.* **130**: 339-347.
- Sleigh M. 1979. *Biología de los protozoos*. H. Blume Ediciones. 2ª Edición. 399 pp.
- Sorokin P. Y., Y. I. Sorokin, R. Boscolo y O. Giovanardi. 2004. Bloom of picocyanobacteria in the Venice Lagoon during summer-autumn 2001: ecological sequences. *Hydrobiologia*. **523**: 71-85.
- Søndergaard M. 1991. Phototrophic picoplankton in temperate lakes: seasonal abundance and importance along a trophic gradient. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* **76**: 505-522.
- Stanier R. Y., R. Kuniswawa, R. Mandel y G. Cohen-Bazire. 1971. Purification and properties of unicellular blue-green algae (Order Chroococcales). *Bacteriol. Rev.* **35**: 171-205.
- Stockner J. G. y J. N. Antia. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 2472-2503.
- Stockner J. G., A. E. Michaels y L. H. Davis. 1987. Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature (London)*, **326**: 790-792.
- Stockner J. G. y K. S. Shortreed. 1988. Response of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen: phosphorus ratios in a lake fertilization experiment. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 1348-1361.
- Stockner J. G. 1991. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* **76**: 483-492.
- Stockner J. G y K. S. Shortreed. 1991. Phototrophic picoplankton: community composition abundance and distribution across a gradient of oligotrophic British Columbia and Yukon territory lakes. *Int. Revue. Hydrobiol.* **76**: 581-601.
- Stockner J. G y K. S. Shortreed. 1994. Autotrophic picoplankton community dynamics in pre-alpine lake in British Columbia, Canada. *Hydrobiologia*. **274**: 133-142.
- Stockner J. G. 1998. Global warming, picocyanobacteria and fisheries decline: is there a connection? Proc 12th AIOL Congress. Vol 2. Picazzo M (Ed.): 29-37.
- Stockner J. G., C. Callieri, G. Cronberg. 2000. Picoplankton and other non-bloom-forming cyanobacteria in lakes. En: **The ecology of cyanobacteria**. Kluwer Academic Publishers. Whitton B.A. y M. Potts (Eds). The Netherlands. 195-231 pp.

- Straškrabová V., C. Callieri, P. Carrillo, L. Cruz-Pizarro, J. Fott, P. Hartman, M. Macek, J. M. Medina-Sánchez, J. Nedoma y K. Šimek. 1999. Investigations on pelagic food webs in mountain lakes- aims and methods. *J. Limnol.* **58**: 77-87.
- Straškrabová V., J. Fott, P. Harman, M. Macek, J. Nedoma, K. Šimek y J. Vrba. 2000. Structure of pelagic food webs in low-alkalinity lakes forested and alpine catchments. *Silva Gabreta* **4**: 199-212.
- Suttle C. A., A. M. Chan y M. T. Cottrell. 1990. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature.* **347**. 467-469.
- Suttle C. A., W. P. Cochlan, J. G. Stockner. 1991. Size-dependent ammonium and phosphate uptake and N:P supply ratios in an oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 1226-1234.
- Szelag-Wasielewska E. 1997. Picoplankton and other size groups of phytoplankton in various shallow lakes. *Hydrobiologia* **342/343**: 79-85.
- Szelag-Wasielewska E. 1999. Autotrophic picoplankton dynamics in a small shallow lake. *Hydrobiologia* **408/ 409**: 301-306.
- Takamura N. y Y. Nojiri. 1994. Picophytoplankton biomass in relation to lake trophic state and the TN: TP ratio of lake water in Japan. *J. Phycol.* **30**: 439-444.
- Tamminen T., J. Kuparinen y R. Lignell. 1984. Diurnal cycles of phytoplankton exudation and bacterial uptake of organic substrates. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **19**: 267-279.
- Ting C. S., G. Rocap, J. King y S. W. Chisholm. 2002. Cyanobacterial photosynthesis in the oceans. *Trends Microbiol.* **10**: 134-142.
- Uysal Z. 2001. Chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus* spp. In the Black Sea: pigments, size, distribution, growth and diurnal variability. *J. Plankton Res.* **23**: 175-189.
- Valderrama J. C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Mar. Chem.* **10**:109-122.
- Vörös L., P. Gulyás y J. Németh. 1991. Occurrence, dynamics and production of picoplankton in Hungarian shallow lakes. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **76**: 617-629.
- Vörös L., C. Callieri, K. V. Balogh y R. Bertoni. 1998. Freshwater picocyanobacteria along trophic gradient and light quality range. *Hydrobiologia* **369/ 370**: 117-125.
- Wakabayashi T. e I. Satoshi. 2004. Seasonal variations of phototrophic picoplankton in Lake Biwa (1994- 1998). *Hydrobiologia* **528**: 1-16.

- Waterbury J. B., S. W. Watson, R. L. Guillard y L. E. Brand. 1979. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic cyanobacterium. *Nature (London)* **277**: 293-294.
- Watson S. y E. MacCauley. 1988. Contrasting patterns of net and nanoplankton production and biomass among lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 915-920.
- Wehr J. D. 1991. Nutrient and grazer-mediated effects on picoplankton communities. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* **76**: 643-656.
- Weisse T. 1988. Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance. *J. Plankton Res.* **10**: 1179-1188.
- Weisse T., H. Müller, R. M. Pinto-Coelho, A. Schweizer, D. Springmann y G. Baldringer. 1990. Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 781-794.
- Weisse T. y U. Kenter. 1991. Ecological characteristics of autotrophic picoplankton in a prealpine lake. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **76**: 493:504.
- Weisse T. 1993. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and fresh water ecosystems. *Adv. Microb. Ecol.* **13**: 327-370.
- Weisse T. y J. G. Stockner 1993. Eutrophication: the role a microbial food webs. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* **52**: 133-150.
- Wetzel R. 2001. Limnology. Lake and river ecosystems. Academic Press, San Diego. 1006 pp.
- Więckowski K., A. M. Ventelä, M. Moilanen, V. Saarikari, K. Vuorio y J. Sarvala. 2001. What factors control planktonic ciliates during summer in a highly eutrophic lake? *Hydrobiologia* **443**: 43-57.
- Wyman M. y P. Fay. 1986. Underwater light climate and the growth and pigmentation of planktonic blue-green algae (Cyanobacteria) I. the influence of light quality. *Proc. R. Soc. London* **227**: 381-393.
- Zingel P. y O. Ingmar. 2000. Vertical distribution of planktonic ciliates in strongly stratified temperate lakes. *Hydrobiologia* **435**: 19-26.