UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

EFECTO DE CLADÓCEROS Y COPÉPODOS SOBRE EL FITOPLANCTON DEL LAGO LA PRECIOSA, PUEBLA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MAESTRA EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(LIMNOLOGÍA)

P R E S E N T A

MIRIAM MARTÍNEZ CHÁVEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA

COMITÉ TUTORAL:
DRA. CHRISTINE J. BAND SCHMIDT
DR. JORGE CIROS PÉREZ
DRA. MARTHA A. GUTIÉRREZ AGUIRRE
DRA. MA. ESTHER MEAVE DEL CASTILLO
DRA. NANDINI SARMA

México, D.F. Diciembre, 2010

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

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.

A mis padres y hermanas, por su cariño, respeto, apoyo y confianza infinitos.

A Omar, cuya sola mirada es motivo suficiente para que me levante cada mañana.

A aquellas personas que han dado luz a mi vida y que por azar o destino, hoy sólo habitan en la playa de mi memoria.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, que ha sido mi casa -y no sólo de estudios- desde hace poco más de 10 años.

A mi familia, por manifestarme su apoyo incondicional en cada paso que doy, y a Omar, por su amor, paciencia, tolerancia y divertida presencia en mi vida. Te amo.

A mi tutora Elizabeth Ortega, por haber depositado su confianza en mí, por sus consejos, observaciones y extrema paciencia, por los ratos de risa y de duda, pero sobre todo, por demostrarme con su ejemplo que ¡sí existen los buenos tutores!

A los miembros de mi jurado y comité tutoral: Dra. Christine Band, Dr. Jorge Ciros, Dra. Martha Gutiérrez, Dra. Ma. Esther Meave y Dra. Nandini Sarma, cuyos comentarios y observaciones contribuyeron para mejorar esta tesis.

A las doctoras Carmen Rojo y Maria A. Rodrigo de la Universidad de Valencia, así como a los colegas y amigos: José Luis, Toni, Mati, Jara, Alex, Ma. Mercedes, Cristina, Clara y Andrea, por el apoyo académico que me brindaron y los buenos momentos que pasé a su lado durante mi estancia.

A los compañeros del laboratorio: Osvaldo, Arturo, Norma, Armando, Brenda, Fernando, Lilia, Laura, Luis, Benjamín, Aidée, Miroslav, Jorge, Eli, Dr. Lugo y Dra. Rosario; por brindarme su amistad y mostrar interés hacia mi persona.

A mis amigos: Fabi, Dorit, Paty, Carlos, Miguel y Poncho, porque a pesar de que elegimos caminos distintos, han permanecido a mi lado, escuchándome y dándome ánimos para seguir adelante.

A los proyectos PAPIIT-IN222709 y CONACYT-52387, que hicieron posible la materialización de este proyecto, y al CONACYT, cuya beca otorgada hizo posible que terminara en tiempo y forma esta tesis.

CONTENIDO

Resumen. 1

Abstract. 2

1. Introducción. 3

1.1 Efectos directos de la depredación. 4

1.2 Efectos indirectos de la depredación. 5

2. Hipótesis y objetivos. 7

3. Sitio de estudio. 8

4. Metodología. 10

4.1 Caracterización de la columna de agua. 10

4.2 Experimentos de campo. 11

4.3 Análisis de muestras. 13

5. Resultados. 15

5.1 Condiciones abióticas en la columna de agua. 15

5.2 Fitoplancton y zooplancton. 16

5.3 Resultados experimentales. 22

5.3.1 Efectos sobre la biomasa fitoplanctónica. 22

i) Análisis de especies. 22

ii) Estructura de tamaños. 29

iii) Biomasa total. 34

5.3.2 Efectos sobre la morfología. 37

5.4. Resumen de los efectos del zooplancton sobre el fitoplancton. 41

6. Discusión. 43

6.1 Composición del plancton en La Preciosa. 43

6.2 Efectos del zooplancton sobre el fitoplancton. 44

6.2.1 Análisis de especies. 44

6.2.2 Estructura de tamaños. 46

6.2.3 Biomasa total. 48

6.2.4 Morfología. 48

6.3 Implicaciones ecológicas. 50

6.4 Perspectivas futuras. 52

7. Conclusiones. 53

Literatura citada. 54

Anexo I. 63

Anexo II. 67

Anexo III. 69

Anexo IV. 73

RESUMEN

Los microcrustáceos omnívoros (copépodos calanoides y cladóceros) tienen un impacto directo e indirecto sobre el fitoplancton, a través del consumo y la regeneración de nutrientes. La Preciosa (Puebla) es un lago cráter, monomíctico cálido y oligotrófico, cuya salinidad es de 1.1 g/L, en el que se encuentra el copépodo calanoide *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* y el pequeño cladócero *Ceriodaphnia lacustris*, por ello, resulta adecuado estudiar el efecto que ambos tienen sobre la composición específica, la estructura de tamaños, la biomasa total y la morfología del fitoplancton. Se montaron tres experimentos en campo, en diferentes etapas hidrodinámicas del lago en el año 2009: mezcla (febrero), inicio de la estratificación (mayo) y estratificación plena (octubre). Se realizaron tres tratamientos y un control con 4 réplicas cada uno, en los que se manipuló la presencia de zooplancton de la siguiente manera: 1) sólo copépodos, 2) sólo cladóceros, 3) copépodos y cladóceros, de modo que en cada réplica la concentración de copépodos y/o cladóceros fue de 23 ind/L; y fueron incubados 48 h *in situ*. El fitoplancton se contabilizó y midió con el método de Utermöhl, y se calculó su biomasa a través del biovolumen celular. Los resultados obtenidos muestran que el zooplancton que habita en La Preciosa tiene efectos diferenciales sobre la composición de fitoplancton, en términos de biomasa total (observados en la etapa de estratificación plena), categorías de tamaño y composición de especies. La mayor parte de los efectos por *Leptodiaptomus* sobre la biomasa fitoplanctónica fueron negativos (reducción de la biomasa), mientras que *Ceriodaphnia* indujo cambios positivos (aumento en la biomasa). Ambos microcrustáceos produjeron un aumento en el tamaño (GALD) y en la proporción mucílago/biomasa fotosintética de algunas especies. Estos efectos diferenciales pueden deberse a los diferentes modos de alimentación del zooplancton, así como a la eficiencia de las especies de fitoplancton en la captación de los nutrientes regenerados por los microcrustáceos, o por la remoción de competidores por parte del zooplancton.

ABSTRACT

Omnivorous zooplankton (calanoid copepods and cladocerans) affect phytoplankton populations directly through grazing, and indirectly by altering the nutrient conditions through nutrient regeneration. La Preciosa (Puebla) is a crater-lake, oligotrophic, warm monomictic and athalassohaline (1.1 g/L). The calanoid copepod *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* and the small cladoceran *Ceriodaphnia lacustris* dominate the zooplankton community. In this study the effects of mesozooplankton on individual taxa, size classes, total biomass and phytoplankton morphology were examined. Field experiments were conducted at different hydrodynamic conditions in 2009: mixing (February), onset (May) and full stratification (October) of the water column. Treatments were set as follows: 1) only copepods, 2) only cladocerans, 3) copepods and cladocerans and 4) no zooplankton addition (control), with four replicates each; zooplankton concentration in each experimental unit was 23 ind/L, and were incubated 48 h *in situ*. Phytoplankton was counted with the Utermöhl method; cell biovolumen was calculated and transformed to biomass. Results show differential effects of zooplankton on total biomass, size classes and individual taxa of phytoplankton. Most of the effects of *Leptodiaptomus* were negative (biomass decrease), while *Ceriodaphnia* induced positive changes in the biomass of phytoplankton species (biomass increase). Both microcrustaceans induced an increase in size (GALD) and on the mucilage/photosynthetic biomass proportion on some phytoplankton. Differential effects may be due to different modes of feeding of zooplankton, as well as to the efficiency of phytoplankton in the uptake of nutrients regenerated by microcrustaceans, enhanced by the removal of competitors through grazing.

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos de mayor interés en ecología ha sido, y sigue siendo, el estudio de los factores bióticos y abióticos que regulan la dinámica y estructura de las comunidades naturales. Conocer las interacciones entre estos factores y cuantificar su importancia relativa representa uno de los principales retos a los que se enfrenta esta disciplina (Conde-Porcuna *et al.*, 2004).

Los ecosistemas lénticos son considerados como islas interconectadas (alimentados con agua de río) o desconectadas (alimentados exclusivamente de agua subterránea y precipitación) del ambiente circundante, encerrando una gran diversidad de hábitats que resultan propicios para el establecimiento de una amplia variedad de organismos pelágicos (Padisák, 2004). Las comunidades planctónicas en particular son extremadamente dinámicas, por lo que su composición y abundancia cambia rápidamente en el tiempo (Levitan, 1987).

En el caso del fitoplancton, su abundancia y composición específica cambia estacionalmente de acuerdo a diferencias especie-específicas en las tasas de crecimiento y pérdida como respuesta a cambios temporales bióticos y abióticos (Reynolds, 1980; 1984). Entre los factores que han mostrado tener influencia en la composición específica del fitoplancton se encuentra la duración del día y la intensidad luminosa (Foy *et al*., 1976; Foy, 1983; Wall y Briand, 1979), la temperatura (Agawin *et al*., 2000), la cinética de la captación de nutrientes (Tilman, 1977; Cotner y Wetzel, 1992), la velocidad de hundimiento (Knoechel y Kalff, 1975; Larocque *et al*., 1996), las infecciones por protozoos patógenos y hongos (Canter, 1979; Canter y Jaworski, 1981) y alelopatía (Keating, 1977). Otro de los factores bióticos que determinan la sucesión estacional de las poblaciones de fitoplancton es la depredación por miembros del zooplancton, siendo ésta una de las principales causas de pérdida de fitoplancton (Sommer *et al*., 1986; Padisák, 2004).

1.1 EFECTOS DIRECTOS DE LA DEPREDACIÓN

Los cladóceros y copépodos son dos grupos de mesozooplancton que suelen ser dominantes en los sistemas acuáticos continentales, por lo que se han hecho numerosos estudios para conocer su papel en la redes tróficas pelágicas (Sommer y Stibor, 2002), revelando que ambos grupos de crustáceos son omnívoros en distintos grados (Adrian y Schneider-Olt, 1999; Monakov, 2003). Sin embargo, sus estrategias de alimentación son distintas, por lo que el impacto directo a través del consumo que tienen sobre la comunidad fitoplanctónica es distinto (Sommer y Sommer, 2006; Sommer, 2008).

En lo referente a las estrategias de alimentación, los cladóceros son filtradores, es decir, hacen pasar una corriente de agua a través de un conjunto de apéndices con forma de peine (Brendelberger *et al.*, 1986), reteniendo las partículas que exceden el tamaño de la malla. Respecto al tamaño, los cladóceros de talla grande pueden regular el límite superior de partículas ingeridas (Gliwicz, 1980), y este límite está por debajo de 30 μm para varias especies de cladóceros pelágicos, según los estudios revisados por Monakov (2003). Los copépodos calanoides, en cambio, pueden seleccionar sus partículas alimenticias individualmente de acuerdo al tamaño, movilidad y calidad química de la presa (DeMott, 1986; Butler *et al*., 1989).

Dadas estas diferencias en la biología de su alimentación, cada grupo de microcrustáceos tiene efectos contrastantes sobre los recursos que consume. En algunos estudios se ha demostrado que el zooplancton no tiene un efecto significativo sobre la biomasa total de fitoplancton, pero sí sobre la estructura de tamaños y composición de especies, puesto que los cladóceros del género *Daphnia* disminuyen la abundancia de algas pequeñas y producen un efecto positivo sobre las algas grandes, las cuales aumentan su tasa neta de crecimiento cuando hay abundancia de estos cladóceros. En contraste, los copépodos calanoides del género *Eudiaptomus* eliminan efectivamente la biomasa del fitoplancton grande, lo cual crea el escenario adecuado para que las algas pequeñas proliferen (Sommer *et al*., 2001, 2003; Kagami *et al*., 2002).

En cuanto a selectividad, copépodos de los géneros *Diaptomus* y *Cyclops*, así como los cladóceros del género *Bosmina* y *Eubosmina* muestran una alta capacidad para seleccionar partículas alimenticias de acuerdo al sabor (De Mott, 1986) mientras que especies del género *Daphnia, Ceriodaphnia*, *Chydorus* y *Diaphanosoma* se alimentan de manera no selectiva (Butler *et al*., 1989; De Mott, 1986).

Aunque se ha reconocido que los copépodos calanoides pueden tener un papel importante en la transferencia de materia y energía entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores (Burns y Schallenberg, 1996, 2001; Cotonnec *et al*., 2001), la mayoría de los estudios realizados en ecosistemas acuáticos han utilizado como modelo a algún cladócero del género *Daphnia*, que por mucho tiempo se ha considerado como un miembro dominante en ecosistemas templados (Lampert, 2006). En este último aspecto, cabe señalar que la ocurrencia de *Daphnia* en ambientes tropicales es rara (Fernando *et al*., 1987), lo que reduce la posibilidad de extrapolar los resultados obtenidos de los estudios con este organismo a los cuerpos de agua dulce de otras latitudes (Turner *et al.*, 1998). Por otra parte; a pesar de que cladóceros y copépodos coexisten en muchos cuerpos de agua dulce, las interacciones potenciales entre ellos han recibido poca atención (Becker *et al.*, 2004).

1.2 EFECTOS INDIRECTOS DE LA DEPREDACIÓN

Es importante mencionar que el zooplancton afecta a las poblaciones de fitoplancton no solo directamente mediante la depredación, sino también indirectamente por la alteración de las condiciones de nutrientes existentes en el medio, a través de la regeneración de nutrientes (Lehman y Sandgren, 1985; Sterner, 1986). Los nutrientes que son ingeridos y excretados por el zooplancton son reabsorbidos rápidamente por las algas, y dependiendo de la especie de zooplancton de que se trate, se modificará el ambiente nutricional de éstas, que a su vez, tendrán un efecto en la composición del zooplancton, como producto del cambio en su composición elemental que es incorporado al zooplancton en calidad de alimento (Lehman, 1980, 1988; Urabe, 1993).

Los copépodos calanoides y los cladóceros difieren en su eficiencia de reciclaje de nutrientes (De Mott, 1986; Hessen, 1997), puesto que los copépodos liberan al ambiente mayor cantidad de fósforo que *Daphnia* (Elser y Urabe, 1999), y ésta última regenera más nitrógeno de manera eficiente, y causa limitación por fósforo a las poblaciones de algas (Rothhaupt, 1997).

Otro de los efectos importantes que tienen los crustáceos pelágicos sobre los organismos fitoplanctónicos es el de inducir el desarrollo de defensas, las cuales reducen la probabilidad de ser consumidos (Tollrian y Harvell, 1999). Estas defensas pueden consistir en cambios metabólicos, en los que generalmente las algas producen toxinas que pueden paralizar al zooplancton y eventualmente causar su muerte (Kurmayer y Jüttner, 1999; Bergkvist *et al.*, 2008); así como cambios morfológicos, que por lo regular consisten en un incremento de células de especies formadoras de colonias (Lampert *et al*, 1994; Wiltshire y Lampert, 1999; Lürling y Van Donk, 1997, 2000; Lürling, 2003; Van der Stap *et al.*, 2008; Rojo *et al*., 2009). Hasta el momento, la mayor parte de los estudios sobre este tema se ha realizado con cladóceros, los cuales en la mayoría de los casos inducen cambios en la morfología de las algas (Van Donk *et al.*, 1999), y aunque los estudios con copépodos son escasos se ha encontrado que el efecto sobre las algas es especie-específico para este grupo (Bergkvist, 2008).

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

HIPÓTESIS

Dadas sus distintas estrategias alimenticias, los microcrustáceos que habitan en el lago La Preciosa (Puebla, México) tienen efectos diferenciales sobre la estructura de tamaños, composición específica y morfología del fitoplancton presente en cada una de las etapas hidrodinámicas del lago.

OBJETIVO GENERAL

Analizar los efectos diferenciales de cladóceros y copépodos sobre el fitoplancton en términos de composición, biomasa y morfología, en las principales etapas hidrodinámicas del lago La Preciosa, Puebla.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la composición y abundancia de fitoplancton y zooplancton en etapas representativas del ciclo hidrodinámico del lago.
- Comparar el efecto de la presencia de copépodos y/o cladóceros en la biomasa total, el espectro de tamaños y la composición específica del fitoplancton.
- Analizar los posibles cambios morfológicos en las especies coloniales y filamentosas fitoplanctónicas por efecto del zooplancton.

3. SITIO DE ESTUDIO

La Preciosa, también conocido como Las Minas, en el estado de Puebla, es uno de los seis lagos de tipo maar o axalapascos (del náhuatl "ollas de arena con agua") que se encuentran en la Cuenca Oriental, y cuyo origen se remonta al Pleistoceno tardío mediante explosiones volcánicas que ocasionaron fallas y rupturas en el manto freático de la región y llenaron los cráteres de agua (Reyes, 1979; Gasca, 1981, Armienta *et al.*, 2008). El clima de la zona es variable y está influido notablemente por la altitud, la exposición de los vientos secos y la sombra orográfica que producen los macizos montañosos (Ramírez y Novelo, 1984). Estas montañas detienen los vientos húmedos (alisios) provenientes del Golfo de México, provocando el establecimiento de un clima de tipo semiárido tropical (lluvias en verano) dentro de la cuenca (García, 1988; Vilaclara *et al*., 1993) con una temperatura media anual de 12-16°C y una precipitación total anual de 400-800 mm (García, 1988; Arriaga *et al*., 1998).

El lago La Preciosa se encuentra entre las coordenadas 19° 22' N y 97° 23' W a una altitud promedio de 2 330 msnm, su forma es aproximadamente triangular, debido a una triple explosión freática ocurrida en puntos muy próximos y casi simultáneos (Ordoñez, 1906; Armienta *et al.*, 2008) (Fig.1), su longitud máxima es de 1.34 km con orientación noreste-suroeste, la anchura máxima es de 920 m y tiene una profundidad máxima de 45 m (Arredondo *et al.*, 1983). Presenta un pH predominantemente alcalino y según la clasificación de Margalef (1983) se considera como atalasohalino debido a que su concentración de cloro es mayor que la de carbonatos y sulfatos (Arredondo, 1995). El agua que alimenta al lago es principalmente subterránea y su salinidad es de 1.1 g/L por lo que se encuentra en el límite entre agua dulce y salina, debido a que probablemente se localiza en la zona donde el balance de precipitaciones y evaporación está cerca del equilibrio.

Hasta el momento no se han publicado estudios acerca del plancton que habita este lago, pero de muestreos preliminares a este trabajo se sabe que entre el metazooplancton se encuentran especies de afinidad salobre como el copépodo calanoide *Leptodiaptomus* cf. *sicilis*, y los rotíferos *Brachionus* grupo *plicatilis* y *Hexarthra jenkinae*; así como especies

típicas de aguas dulces, entre las que se encuentra el cladócero *Ceriodaphnia lacustris* y los rotíferos *Brachionus calyciflorus* y *Filinia opoliensis.* En cuanto a la macrofauna, Álvarez (1949) reporta a *Poblana letholepis*, de la familia Atherinidae. La flora acuática está representada por 4 familias: Cyperaceae, con *Scirpus californicus;* Juncaceae, con *Juncus andicola*; Lemnaceae, con *Potamogeton pectinatus* y Ranunculaceae, con *Ranunculus cymbalaria* (Ramírez y Novelo, 1984). También se han llevado a cabo estudios de paleolimnología (Rodríguez, 2002; Juárez, 2005) y química acuática del lugar (Ramírez y Vázquez, 1989; Vilaclara *et al.*, 1993).

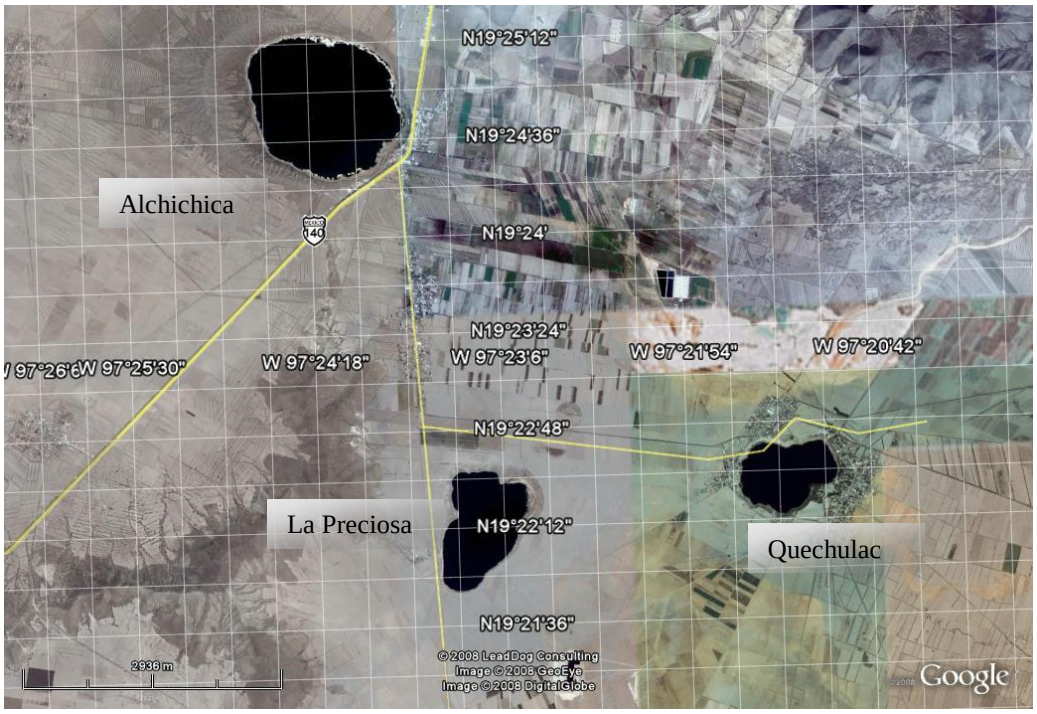

Figura 1. Ubicación del lago La Preciosa, Puebla.

METODOLOGÍA

El presente trabajo se divide en dos fases: 1) la descripción de las condiciones ambientales y del plancton en la columna de agua en tres etapas hidrodinámicas del lago del año 2009 (en febrero, durante la mezcla; en mayo, al inicio de estratificación, y en octubre, durante la estratificación plena); y 2) la realización de experimentos para evaluar el impacto de copépodos y cladóceros sobre el fitoplancton.

4.1 CARACTERIZACIÓN DE LA COLUMNA DE AGUA

Se realizó la caracterización biótica y abiótica de la columna de agua. Para la parte abiótica se registró la temperatura y el oxígeno disuelto a lo largo de la columna de agua con ayuda de una sonda Hydrolab 3.0, con una discretización de 5 m. Estos datos fueron graficados para discernir el estado hidrodinámico del lago.

La caracterización biótica se llevó a cabo mediante el análisis de la composición específica y densidad del fitoplancton y zooplancton. Para el fitoplancton, se realizó un arrastre vertical con una red cónica de 20 μm; una parte del material obtenido se fijó con formol al 2% y la otra se mantuvo *in vivo* para su observación en un microscopio invertido, adicionalmente, cada 5 m de profundidad se tomaron muestras de agua con una botella tipo Niskin, de las que se fijaron 250 mL con solución de lugol ácido.

Para caracterizar el zooplancton, se tomaron muestras con una botella Niskin de 6 L cada 5 m a lo largo de la zona oxigenada columna de agua y se filtraron a través de un tamiz de 40 μm de apertura de malla, fijándose con formol diluido con agua del lago hasta obtener una concentración de 4%. Los procedimientos para la identificación, enumeración y cálculo de la biomasa de fitoplancton y zooplancton se describen más adelante (Sección 4.3 Análisis de muestras).

4.2 EXPERIMENTOS DE CAMPO

Para el montaje de los experimentos se obtuvo agua con una botella Niskin de 6 L a distintas profundidades (5 m, 10 m, 15 m y 20 m en la etapa de mezcla y a 10 m, 15 m, 20 m y 25 m de profundidad en las etapas de estratificación) con el propósito de obtener una muestra representativa y homogénea de la comunidad de fitoplancton existente en la zona de mezcla de la columna de agua en cada una de las etapas hidrodinámicas del lago. El agua obtenida fue mezclada en una cubeta y filtrada con un tamiz de 100 µm de apertura de poro para eliminar los individuos del zooplancton mayores a esa talla. Esta agua filtrada fue distribuida en 16 contenedores transparentes de polietileno de 2.6 L, los cuales fueron colocados en un lugar fresco y a la sombra hasta el inicio de las incubaciones (Fig. 2).

El zooplancton se obtuvo mediante un arrastre vertical realizado con una red cónica de 100 µm de apertura de poro, de ahí se aislaron individuos de *Ceriodaphnia lacustris* y *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* con ayuda de dos microscopios estereoscópicos Leica MZ6 y EZ4 con iluminación fría, eligiendo hembras adultas y de aspecto saludable.

Una vez concluido el aislamiento de los individuos, se montaron tres tratamientos experimentales y un control con 4 repeticiones cada uno, obteniendo un total de 16 unidades experimentales. Para ello, a los contenedores de polietileno con el agua filtrada, se les adicionó zooplancton de la siguiente manera: 1) 60 copépodos (Cope), 2) 60 cladóceros (Clado), 3) 30 copépodos + 30 cladóceros (Mixto), de modo que en cada réplica la concentración de copépodos y/o cladóceros fue de 23 ind/L. El control consistió en el agua filtrada sin adición de consumidores. Los contenedores fueron fijados a un sistema de sujeción compuesto por una cuerda con boya y contrapeso, y sumergidos a una profundidad de entre 10 m y 12 m (dentro de la zona eufótica), por un lapso de 48h, tiempo en que se pueden apreciar los efectos *top-down* por parte de los microcrustáceos (Burns y Schallenberg, 2001). Al término del periodo de incubación, se tomaron muestras de 250 mL de cada réplica y se fijaron con solución de Lugol para ser llevadas al laboratorio.

Figura 2. Imágenes de los experimentos. A. Contenedores con agua antes de ser filtrada y mezclada. B. Contenedores de polietileno con el agua filtrada, a la sombra y en espera de la adición del zooplancton. C. Equipo utilizado en el aislamiento de zooplancton. D. Matraces con el zooplancton aislado. E. Muestras de los tratamientos tomadas al final del experimento.

ANÁLISIS DE MUESTRAS

La identificación de las especies fitoplanctónicas se hizo de acuerdo a su morfología utilizando la obra de Wehr y Sheath (2003) como referencia básica. La cuantificación se realizó en cámaras de sedimentación siguiendo el método de Utermöhl (Rott, 1981), utilizando un microscopio invertido Leica DMIRB con contraste de fases, a 400x y 1000x, dependiendo del tamaño de las algas. El conteo se detuvo cuando se cuantificaron 400 individuos (células solitarias, colonias o filamentos) de la especie más abundante en cada uno de los aumentos (95% del límite de confianza, Lund *et al*., 1958). Para los casos de las especies muy grandes o poco abundantes como *Pediastrum boryanum*, *Cyclotella* sp., *Campylomonas* sp., y *Peridinium* sp., se observó la cámara de sedimentación completa a 100x.

Los cladóceros y copépodos se identificaron siguiendo las metodologías estandarizadas por Dodson y Frey (2001) y Williamson y Reid (2001), respectivamente. Los organismos del zooplancton se cuantificaron con ayuda de cámaras de sedimentación en un microscopio invertido Leica DMIRB con contraste de fases a 100x (Riolobos *et al.*, 2002).

Para analizar el efecto del zooplancton sobre la biomasa fitoplanctónica total y por especie, se calcularon los biovolúmenes de todas las poblaciones algales aproximando sus formas celulares a cuerpos geométricos sólidos siguiendo las recomendaciones de Hillebrand *et al.* (1999) y Sun y Liu (2003), después de medir al menos 20 individuos de cada especie, en cada tratamiento. Los datos de biovolumen fitoplanctónico fueron convertidos a biomasa (µg/L) (asumiendo que las algas tienen una densidad específica de 1), variable que fue utilizada en los análisis estadísticos.

Para hacer el análisis del efecto de copépodos y cladóceros sobre el espectro de tamaños, se tomaron los datos de máxima distancia lineal axial, GALD por sus siglas en inglés (Greatest Axial Linear Dimension) para cada población de fitoplancton, en cada tratamiento. Con esta información las especies se organizaron en categorías de tamaño

separadas aproximadamente cada 5 µm formando 6 grupos (5-10 µm, 11-15 µm, 16-20 µm, 21-25 µm, 26-32 µm y >55 µm).

Finalmente, para comparar el efecto de los distintos microcrustáceos sobre la morfología de las especies coloniales se tomaron en cuenta las siguientes variables: 1) el GALD de la colonia (incluyendo el mucílago si era el caso) y 2) la proporción mucílago/biomasa fotosintética (M/BF). Para esta última proporción se dividió la biomasa de la colonia incluyendo mucílago entre la parte fotosintética de la colonia. Las especies filamentosas se analizaron midiendo el GALD del filamento, tomando en cuenta las espinas, en caso de estar presentes (como en *Chaetoceros* spp.).

El análisis estadístico utilizado para todas las variables mencionadas anteriormente (biomasa total, biomasa por especie, categorías de tamaño, GALD y proporción biomasa algal/mucílago) consistió en pruebas de homogeneidad de varianza, seguidas de ANOVAs de un factor y pruebas *post hoc* de Tukey (Zar, 1996). En el caso de que los datos no cumplieran con la prueba de homogeneidad de varianza, se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. Para todos estos análisis se utilizó el paquete estadístico SPSS 15.0.

5. RESULTADOS

5.1 CONDICIONES ABIÓTICAS EN LA COLUMNA DE AGUA

La temperatura en la columna de agua en el mes de febrero fue homogénea, ya que sólo osciló de14.4°C en la superficie a 13.5°C en el fondo (variación <1°C); en mayo el descenso fue ligeramente mayor, de 18 a 13°C (5°C de variación); y en octubre disminuyó de los 21°C a los 14°C (7°C de variación), con una termoclina entre los 12 y los 20 m. Los valores de oxígeno disuelto en el mes de febrero oscilaron entre 8 y 6 mg/L, en mayo la variación fue entre 5 y 1 mg/L, y para octubre se registraron 7 mg/L en la superficie, una oxiclina muy bien definida entre los 15 y los 19 m y anoxia a partir de los 20 m. De acuerdo a estos datos, los muestreos y experimentos realizados corresponden a tres etapas hidrodinámicas del lago: la mezcla, en febrero; el inicio de estratificación, en mayo y la estratificación plena, en octubre (Fig. 3).

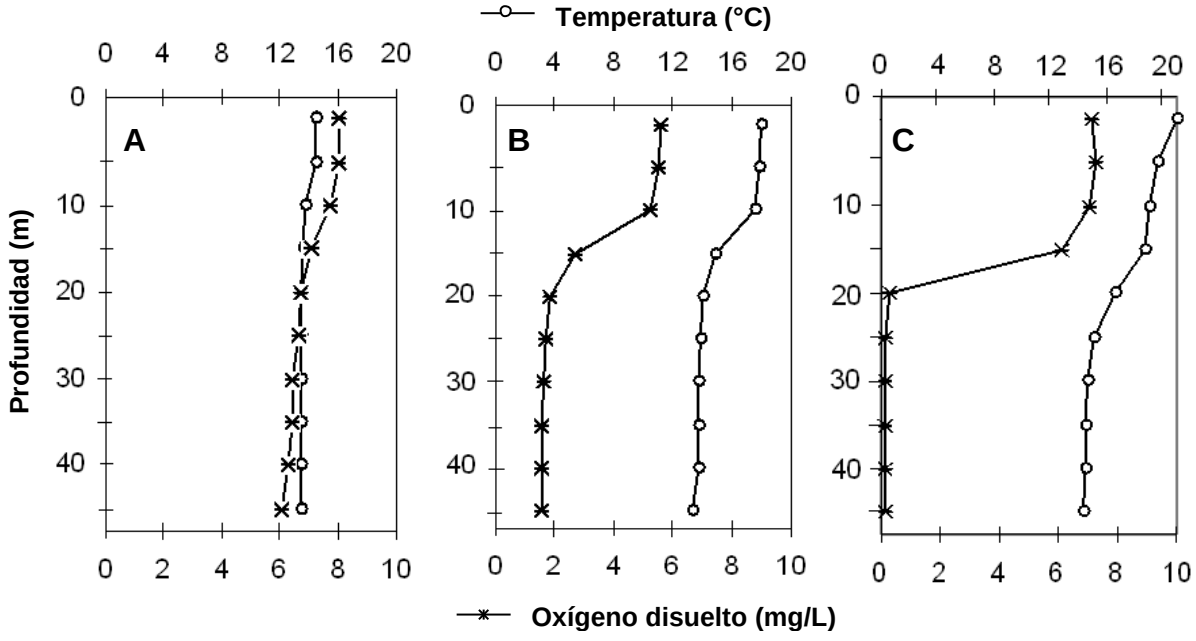

Figura 3. Temperatura y oxígeno disuelto en la columna de agua en La Preciosa durante 2009. A. Mezcla (febrero), B. Inicio de la estratificación (mayo), C. Estratificación plena (octubre).

5.2 FITOPLANCTON Y ZOOPLANCTON

La comunidad de fitoplancton se compuso de 18 especies en total (véase Tabla 1), y corresponden a los grupos Cyanobacteria (1 especie), Bacillariophyceae (2 especies), Cryptophyceae (2 especies); Dynophyceae (1 especie) y Chlorophyta (12 especies).

Dentro del fitoplancton registrado, se encontraron ocho especies unicelulares, ocho coloniales y dos filamentosas. Entre las especies unicelulares se encontró *Cyclotella* sp., *Cosmarium* sp. y *Kirchneriella* sp., también se encontraron especies unicelulares flageladas como *Plagioselmis lacustris, Campylomonas* sp., *Chlamydomonas* sp. 1, *Chlamydomonas* sp. 2 y *Peridinium* sp. Seis de las especies coloniales poseían envolturas mucilaginosas: *Gleococcus* cf. *alsius, Elakatothrix* sp., *Oocystis* spp., *Oocystis parva* y *Oocystis submarina*; por su parte *Tetrastrum* sp., y *Pediastrum boryanum* son especies coloniales que no forman mucílago. Las especies filamentosas que se hallaron fueron *Planktolyngbya tallingii* y *Chaetoceros* spp., cuyas células poseen espinas (Tabla 1).

Todas las especies unicelulares que se registraron, incluyendo las flageladas, poseen un tamaño que las hace potencialmente vulnerables al zooplancton del lago (Tabla 1) en términos de depredación. Las especies con envolturas mucilaginosas, coloniales y filamentosas poseen características que disminuyen potencialmente su vulnerabilidad ante el zooplancton, sin embargo, como se mencionó anteriormente, los rasgos (en este caso nivel de organización, presencia/ausencia de flagelos y mucílago, formación de colonias o filamentos) que lo hacen vulnerable o invulnerable al zooplancton son especie-específicas (Reynolds, 2006).

Las mayoría de las especies mencionadas anteriormente se presentaron en las tres etapas muestreadas, estas especies son: *Chaetoceros* spp., *Plagioselmis lacustris, Campylomonas* sp., *Cosmarium* sp., *Gloeococcus* cf. *alsius, Elakatothrix* sp., *Kirchneriella* sp., *Oocystis* sp.1, *Oocystis* sp.2, *Oocystis parva, Oocystis submarina* y *Tetrastrum* sp. Las demás especies se encontraron solo en una etapa: *Cyclotella* sp. y *Pediastrum boryanum* se presentaron durante la mezcla; se registraron dos especies de *Chlamydomonas* al inicio de la estratificación; por último, se presentaron *Planktolyngbya tallingii* y *Peridinium* sp. sólo

en la estratificación plena. Cabe mencionar que en las etapas de estratificación también se encontraron nanoflagelados heterotróficos (HNF por sus siglas en inglés Heterotrophic NanoFlagellates), aunque en densidades sumamente bajas (0.05-0.4 ind/mL).

Tabla 1. Listado de los taxones fitoplanctónicos encontrados en el lago La Preciosa, con algunas características morfológicas (datos tomados de las muestras procedentes de los experimentos). Se indica la etapa en la que se encontró cada taxón: ♦ mezcla, ♠ inicio de estratificación, ♣ estratificación plena y * todas las etapas.

Taxones	Nivel de organización	Células/colonia o filamento	Volumen promedio ± desv. estándar (μm^3)	GALD (µm)
Cyanobacteria				
Planktolyngbya tallingii♣	Filamento	10 – 60	65 ± 10	85
Bacillariophyceae				
Chaetoceros spp.*	Filamento	1 – 8	595 ± 315	89 - 534
Cyclotella sp.♦	Unicelular		2300 ± 200	13 - 22
Cryptophyceae				
Campylomonas sp.*	Unicelular flagelada		1272 ± 450	22 - 31
*Plagioselmis lacustris**	Unicelular flagelada		100 ± 5	6 - 9
Dynophyceae				
Peridinium sp.♣	Unicelular flagelada		20080 ± 9166	21- 50
Chlorophyta				
Chlamydomonas sp.1♠	Unicelular flagelada		191 ± 67	6 – 9
Chlamydomonas sp.2♠	Unicelular flagelada		40 ± 15	5 - 7
Cosmarium sp.*	Unicelular		245 ± 17	9 - 12
Elakatothrix sp.*	Colonial	1 – 5	1010 ± 175	24 - 42
Gloeococcus cf. *alsius**	Colonial	1 – 4	4060 ± 2250	14 – 35
Kirchneriella sp.*	Unicelular		58 ± 7	9 - 13
Oocystis sp.1*	Colonial	1 – 8	908 ± 210	11 - 20
Oocystis sp.2*	Colonial	1 – 12	750 ± 260	9 – 21
*Oocystis parva**	Colonial	1 – 8	1605 ± 300	12 – 22
*Oocystis submarina**	Colonial	1 – 8	1690 ± 480	12 – 27
Pediastrum boryanum♦	Colonial	8 - 17	7730 ± 4200	54 - 69
Tetrastrum sp.*	Colonial	1 – 16	427 ± 100	9 - 19

La comunidad de fitoplancton en cada una de las etapas estudiadas estuvo compuesta por 14 especies, 12 de las cuales se encontraron de forma permanente aunque aportaron distintas proporciones a la biomasa total en cada etapa y cuya distribución en la columna de agua varió con la profundidad y con la etapa hidrodinámica del lago.

En promedio, la biomasa fitoplanctónica total observada a lo largo de la columna de agua fue similar en las tres etapas estudiadas: 204 ± 38 μg/L durante la mezcla, 223 ± 108 μg/L en la estratificación inicial y 205 ± 121 μg/L en la estratificación tardía (ANOVA P = 0.947). Sin embargo, la distribución vertical cambió: en la etapa de mezcla el fitoplancton se distribuyó homogéneamente en los primeros 20 m de la columna de agua; en las etapas de estratificación la distribución vertical fue heterogénea, de manera que la mayor parte se concentró en los primeros 10 m de profundidad, con máximos de 250 μg/L y 350 μg/L en las etapas temprana y tardía, respectivamente, y comenzó a disminuir a los 15 m, con una reducción drástica a los 20 m, alrededor de las clinas de oxígeno y temperatura (Fig. 4).

En general la mayor parte de la biomasa de fitoplancton estuvo compuesta por especies coloniales mucilaginosas durante la mezcla e inicio de la estratificación, y por especies unicelulares y coloniales mucilaginosas en la etapa de estratificación plena (Fig. 4).

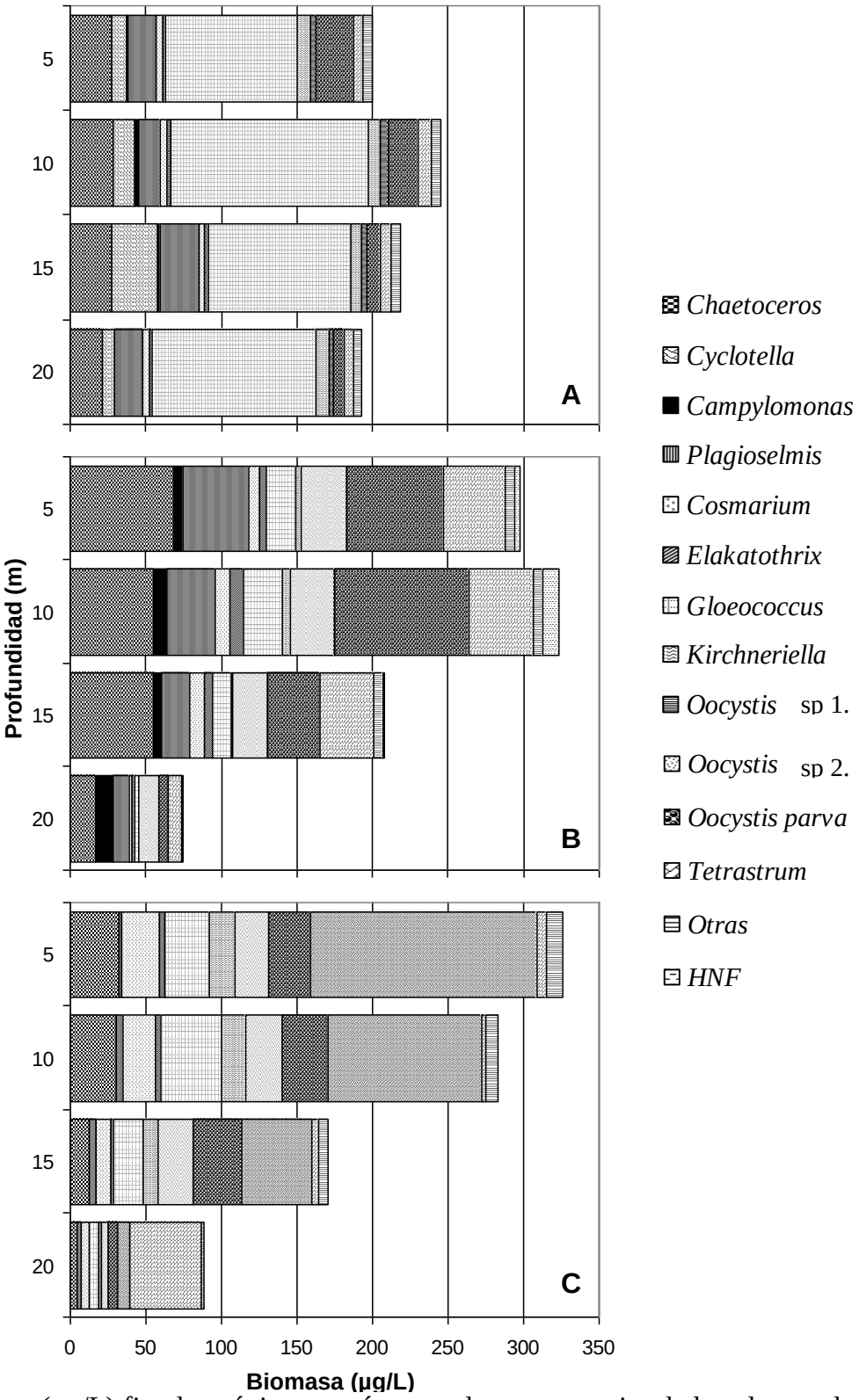

Figura 4. Biomasa (µg/L) fitoplanctónica por género en la parte superior de la columna de agua, zona donde se tomó el plancton para realizar los experimentos A. Etapa de mezcla B. Inicio de la estratificación, C. Estratificación plena. Se incluyen los nanoflagelados heterotróficos (HNF).

La comunidad de zooplancton presente en los muestreos se compuso de 6 especies pertenecientes a tres órdenes: Rotifera, representado por *Brachionus* grupo *plicatilis*, *Brachionus calyciflorus* y *Filinia opoliensis*; Branchiopoda (Anomopoda), en la que se encontró a *Ceriodaphnia lacustris*; y Copepoda, representado por el calanoide *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* y el ciclopoide *Macrocyclops albidus*.

Los crustáceos (cladócero y copépodo calanoide) representaron el principal componente del zooplancton en las etapas muestreadas. La densidad de *Ceriodaphnia lacustris* fue mayor en la etapa de mezcla y al inicio de la estratificación, mientras que *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* fue el microcrustáceo dominante en la estratificación plena. La presencia de *Filinia opoliensis* se registró en las tres etapas, mientras que *Brachionus* grupo *plicatilis* sólo se registró en la etapa de mezcla, *Brachionus calyciflorus* sólo se presentó en la etapa de estratificación plena y el copépodo ciclopoide *Macrocyclops albidus* se encontró en las dos etapas de la estratificación (Tabla 2).

La densidad del zooplancton en la columna de agua generalmente fue mayor en los primeros 20 m de profundidad. La distribución vertical de *Leptodiaptomus* en la etapa de mezcla se da a lo largo de toda la columna de agua, pero la densidad es mayor entre la superficie y los 5 m; en la etapa inicial de estratificación se encontró con mayor densidad de los 5 a los 20 m de profundidad; y en la estratificación plena copepoditos y adultos se distribuyeron de manera homogénea en el epilimnion, mientras que los nauplios aumentaron su densidad de los 15 a los 20 m. *Ceriodaphnia* también se distribuyó en toda la columna de agua en las tres etapas. Durante la mezcla las mayores abundancias se registraron a 1, 10 y 40 m; al inicio de la estratificación los picos se ubicaron a 10, 35 y 40 m; finalmente, en la etapa de estratificación plena la densidad de este cladócero fue muy baja y homogénea en la zona del epilimnion. Los rotíferos y el copépodo ciclopoide se presentaron en densidades muy bajas (Fig. 5).

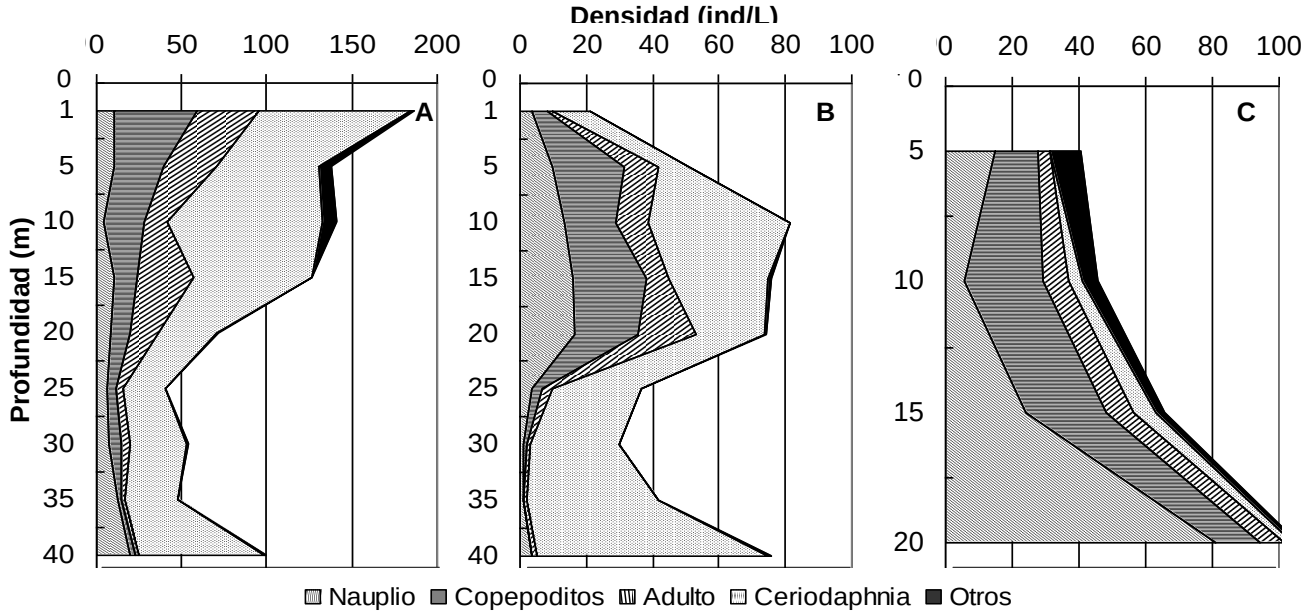

Figura 5. Densidad de los distintos estadios de desarrollo de *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* (nauplios, copepoditos y adultos) y de *Ceriodaphnia lacustris* en la columna de agua. A. Mezcla, B. Inicio de estratificación, C. Estratificación plena, etapa en la que no se tomaron muestras por debajo de los 20 m debido a la anoxia registrada.

Tabla 2. Longitud y abundancia (densidad promedio ± desviación estándar) de las especies de zooplancton presentes en la columna de agua de La Preciosa. Se presentan datos de los estadios juveniles y adultos de copépodos calanoides.

Especie	Longitud promedio (µm)	Abundancia (ind/L)		
		Mezcla	Inicio de la estratificación	Estratificación plena
Rotatoria				
Brachionus gpo. *plicatilis*	248 ± 7	0.6 ± 0.3	0	0
Brachionus calyciflorus	123 ± 8	0	0	3.3 ± 1.8
Filinia opoliensis	154 ± 19	3.3 ± 3	0.2 ± 0.3	0.7 ± 0.3
Branchiopoda				
Ceriodaphnia lacustris	475 ± 91	48.3±	31.0 ± 18.5	3.4 ± 2.8
Copepoda				
Leptodiaptomus cf. *sicilis*				
Nauplios	212 ± 51	7.8 ± 2.7	7.7 ± 6.3	31.4 ± 33.8
Copepoditos 1-3	517 ± 103	5.9 ± 5.0	6.5 ± 6.1	13.9 ± 3.8
Copepoditos 4-5	786 ± 62	9.4 ± 9.1	3.1 ± 2.6	4.7 ± 2.6
Hembras adultas	932 ± 77	9.6 ± 9.2	3.2 ± 2.7	4.1 ± 1.7
Machos adultos	884 ± 36	6.1 ± 5.6	2.6 ± 2.4	2.5 ± 0.7
Total		*38.8*	*23.2*	*56.5*
Macrocyclops albidus	450 ± 68	0	0.1 ± 0.3	0.6 ± 0.2
Total (ind/L)		**91**	**54**	**64**

5.3 RESULTADOS EXPERIMENTALES

A continuación se presenta el análisis estadístico y detallado de las variables sobre las que se esperaba que el zooplancton tuviera un efecto. Dichas variables fueron: biomasa total, estructura de tamaños, biomasa y densidad por especies, GALD y proporción mucílago/ biomasa fotosintética (M/BF). También se presenta en la Figura 6, a manera de resumen, la composición y biomasa de las especies fitoplanctónicas en los diferentes tratamientos correspondientes al término de cada experimento.

5.3.1 Efectos sobre la biomasa fitoplanctónica

i) Análisis por especie

Algunas especies de fitoplancton presentaron cambios en su biomasa y densidad por efecto de la presencia de al menos uno de los microcrustáceos (Tablas 3 y 4). Se consideró que los efectos de un microcrustáceo fueron positivos (o negativos) si la biomasa y/o la densidad de la población algal aumentó (o disminuyó) significativamente con respecto al control o al tratamiento con el otro microcrustáceo.

En dos especies algales, el único efecto observado fue un aumento en la biomasa, así como en la densidad. En el caso de *Oocystis* sp. 1 hubo un incremento ante la presencia de copépodos (Fig. 7a), mientras que *Cyclotella* sp. registró un aumento en presencia de copépodos y/o cladóceros (Fig 7b).

Campylomonas sp. disminuyó su biomasa y densidad en presencia de *Leptodiaptomus*, tanto en la etapa de mezcla como en la estratificación plena, aunque en esta última las diferencias se observaron con respecto al tratamiento con cladóceros y no en relación al control (Fig. 8a y b).

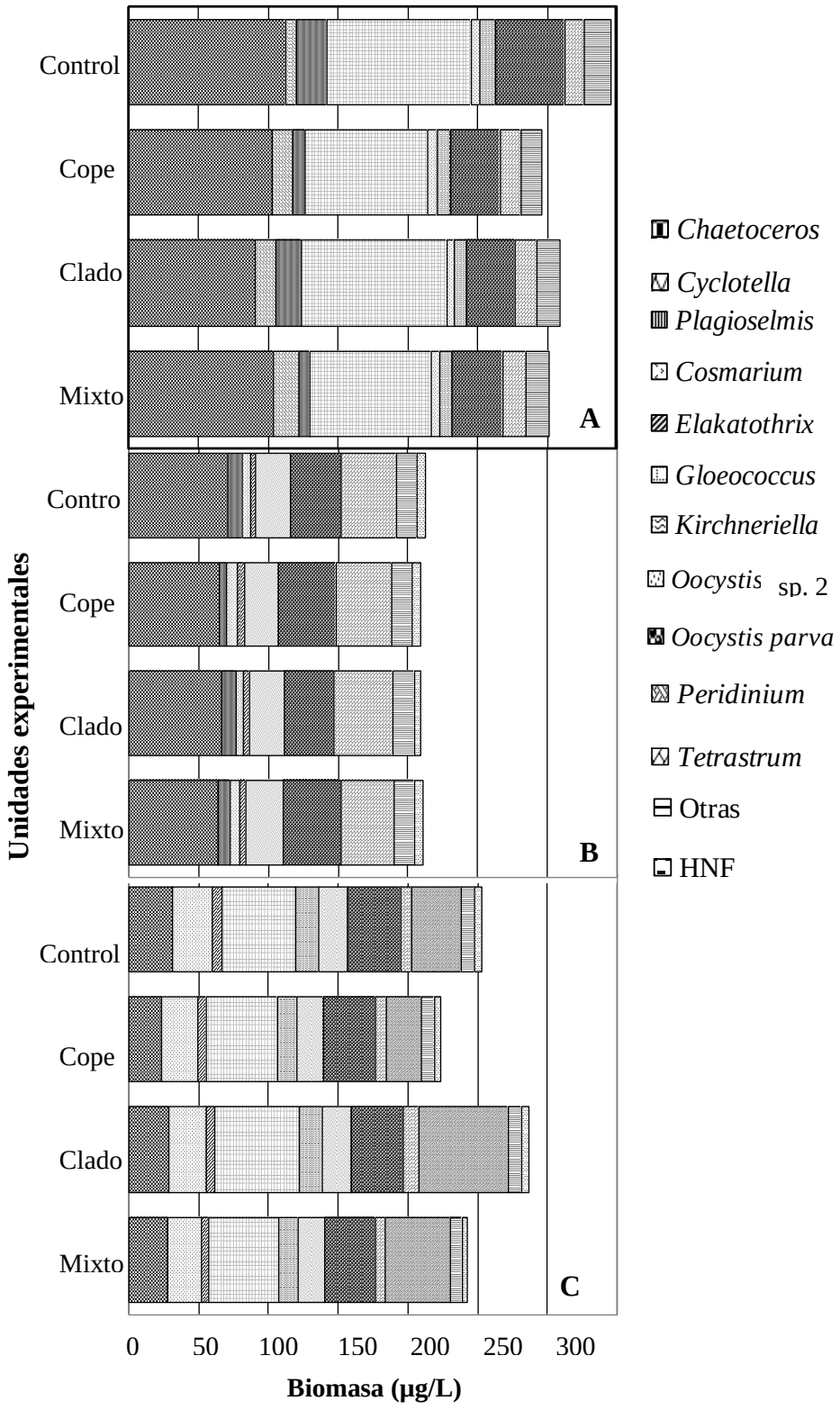

Figura 6. Biomasa promedio de las especies de fitoplancton presentes en las 4 réplicas de cada unidad experimental al final de la incubación. A. Etapa de mezcla, B. Inicio de la estratificación, C. Estratificación plena. Se incluyen nanoflagelados (HNF).

Tabla 3. Especies que presentaron cambios significativos (ANOVA de una vía, P< 0.05) en su biomasa durante los experimentos. Se presentan datos de biomasa promedio (µg/L) con desviación estándar, aporte de la especie a la biomasa total (en porcentaje) y los grupos resultantes (letras en superíndice) a partir de pruebas *post hoc* de Tukey.

Tratamientos	**Biomasa promedio (µg/L), desviación estándar y aporte de cada especie a la población algal (%), para cada etapa experimental**				
Mezcla	*Cyclotella* sp.	*P. lacustris*	*Campylomonas* sp.	*Oocystis parva*	
Control	8 ± 3.9 [a]	21 ± 6.89 [a]	2 ± 0.28 [a]	50 ± 2.4 [a]	
Copépodos	15 ± 4.3 [b]	9 ± 2.29 [b]	1 ± 0.20 [b]	36 ± 1.16 [b]	
Cladóceros	15 ± 1.3 [b]	18 ± 0.01 [a]	2 ± 0.61 [a]	34 ± 6.03 [b]	
Mixto	18 ± 1.0 [b]	8 ± 1.6 [b]	1 ± 0.20 [b]	36 ± 1.38 [b]	
Proporción de la población algal					
	4.5%	4.4%	0.5%	12.5%	
Inicio de la estratificación		*Elakatothrix* sp.	*Oocystis* sp.1		
Control		0.8 ± 0.03 [a, b]	3 ± 1.01 [a]		
Copépodos		0.8 ± 0.03 [a, b]	6 ± 2.40 [b]		
Cladóceros		0.9 ± 0.45 [a]	3 ± 0.49 [a]		
Mixto		0.7 ± 0.36 [b]	3 ± 0.95 [a]		
Proporción de la población algal					
		0.4%	1.6%		
Estratificación plena	*P. tallingii*	*P. lacustris*	*Campylomonas* sp.	*Peridinium* sp.	*O. submarina*
Control	0.06 ± 0.02 [a]	1.1 ± 0.37 [a]	0.2 ± 0.01 [a, b]	36 ± 11.0 [a, b]	1.4 ± 0.8 [a, b]
Copépodos	0.06 ± 0.02 [a]	0.3 ± 0.14 [b]	0.15 ± 0.01 [a]	25 ± 3.0 [a]	1.3 ± 0.9 [a]
Cladóceros	0.06 ± 0.01 [a, b]	0.5 ± 0.44 [a, b]	0.2 ±0.01 [b]	64 ± 19.5 [b]	1.6 ± 0.7 [b]
Mixto	0.05 ± 0.01 [b]	0.5 ± 0.23 [a, b]	0.2 ± 0.02 [a, b]	47 ± 14.6 [a, b]	1.4 ± 0.6 [a, b]
Proporción de la población algal					
	0.03 %	0.3%	0.14%	17%	0.6%
Ver el Anexo I para consultar resultados del resto de las especies.					

Tabla 4. ANOVA de un factor de las especies que presentaron cambios significativos (P<0.05) en su biomasa (µg/L), en los tratamientos experimentales de las etapas de experimentación.

		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Mezcla						
Cyclotella sp.	Inter-grupos	232.11	3	77.37	7.705	0.005
	Intra-grupos	110.45	11	10.04		
	Total	342.57	14			
Plagioselmis lacustris	Inter-grupos	539.87	3	179.95	11.917	0.001
	Intra-grupos	166.11	11	15.10		
	Total	705.98	14			
Campylomonas sp.	Inter-grupos	2.97	3	0.9925	8.742	0.003
	Intra-grupos	1.24	11	0.1135		
	Total	4.22	14			
Oocystis parva	Inter-grupos	586.51	3	5.419		0.016
	Intra-grupos	99.87	11			
	Total	686.39	14			
Inicio de la estratificación						
Oocystis sp.1	Inter-grupos	26.41	3	8.80	4.411	0.026
	Intra-grupos	23.95	12	2.0		
	Total	50.36	15			
Elakatothrix sp.	Inter-grupos	1.03	3	0.343	2.953	0.032
	Intra-grupos	36. 77	12	0.116		
	Total	37. 80	15			
Estratificación plena						
Planktolyngbya tallingii	Inter-grupos	0.006	3	0.0009	0.0004	0.002
	Inter-grupos	0.129	12	0.0037		
	Total	0.135	15			
Campylomonas sp.	Inter-grupos	0.003	3	0.001	3.991	0.035
	Intra-grupos	0.003	12	0.000		
	Total	0.007	15			
Plagioselmis lacustris	Inter-grupos	1.850	3	0.616	5.942	0.010
	Intra-grupos	1.246	12	0.103		
	Total	3.096	15			
Oocystis submarina	Inter-grupos	6.23	3	0.073	3.737	0.013
	Intra-grupos	180.56	12	0.571		
	Total	186.79	15			
Peridinium sp.	Inter-grupos	3270.463	3	1090.15	5.997	0.009
	Intra-grupos	2181.249	12	181.77		
	Total	5451.713	15			
*Véase el Anexo I para consultar resultados del resto de las especies.						

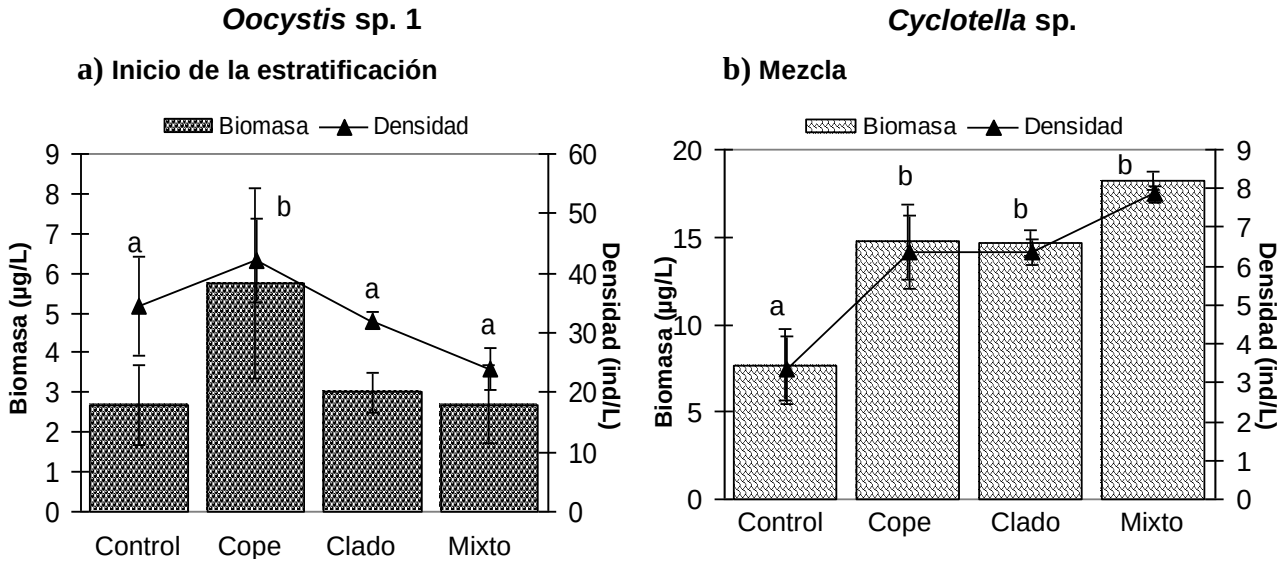

Figura 7. Efectos positivos del zooplancton sobre *Oocystis* sp.1 al inicio de la estratificación (a) y *Cyclotella* sp. en la etapa de mezcla (b). Se presenta la biomasa y densidad promedio por tratamiento. Se indican las barras de error estándar y la agrupación resultado de pruebas *post hoc* de Tukey para las biomasas.

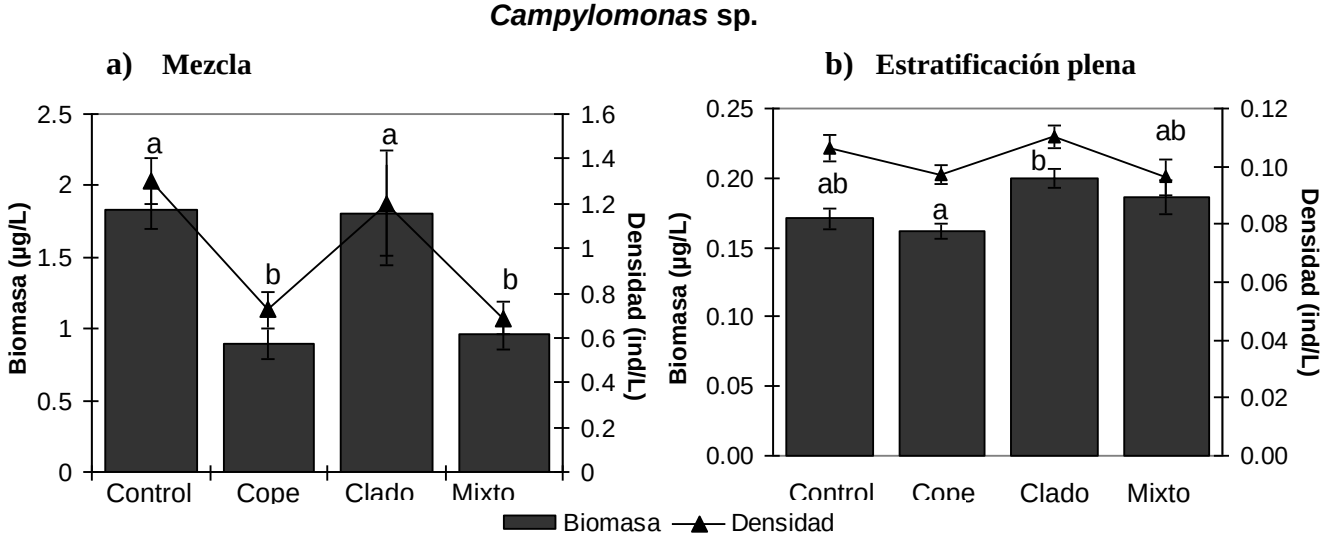

Figura 8. Efectos del zooplancton sobre *Campylomonas* sp. en las etapas de mezcla (a) y estratificación plena (b). Se presenta la biomasa y la densidad promedio por tratamiento. Se indican las barras de error estándar y la agrupación resultado de pruebas *post hoc* de Tukey para las biomasas.

Por otra parte, sólo en tres especies de fitoplancton se observó un efecto neto negativo de los depredadores, éstas fueron: *Plagioselmis lacustris, Oocystis parva* y *Planktolyngbya tallingii. Leptodiaptomus* provocó la disminución de *P. lacustris* (en mezcla y estratificación plena) (Fig. 9a y b) y de *Oocystis parva* (en la etapa de mezcla) Fig. 9c). El único efecto negativo que tuvo *Ceriodaphnia* fue sobre la biomasa y la densidad de *Oocystis parva* (etapa de mezcla) (Fig. 9c). Finalmente, ambos microcrustáceos tuvieron un efecto negativo sobre *Planktolyngbya tallingii* en el tratamiento mixto (Fig. 9d).

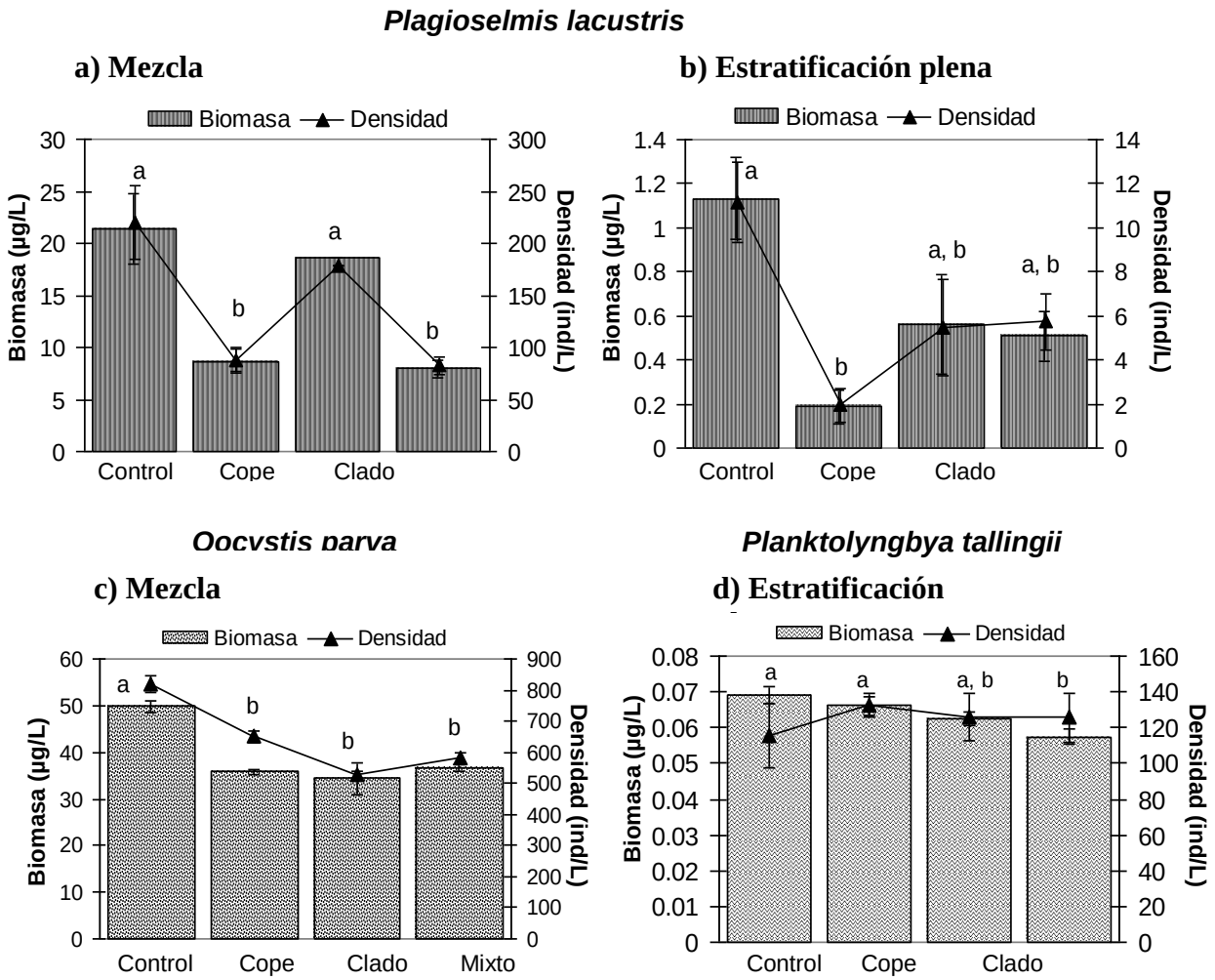

Figura 9. Efectos negativos del zooplancton sobre algunas especies de fitoplancton. Se presenta la biomasa y densidad promedio por tratamiento. Se indican las barras de error estándar y la agrupación resultado de pruebas *post hoc* de Tukey para las biomasas.

Se registraron tres casos en los que se presentaron efectos opuestos de los microcrustáceos.. Estos casos estuvieron representados por *Elakatothrix* sp. al inicio de la estratificación, cuya biomasa y densidad aumentaron en presencia de *Ceriodaphnia* y disminuyeron en el tratamiento mixto (Fig. 10a). *Peridinium* sp. y *Oocystis submarina* en la estratificación plena, presentaron un aumento de biomasa en presencia de *Ceriodaphnia*, y una disminución en el tratamiento con *Leptodiaptomus.* La densidad de *Peridinium* sp. se comportó igual que su biomasa, mientras que la densidad de *Oocystis submarina* no cambió entre los tratamientos (Fig. 10b y c).

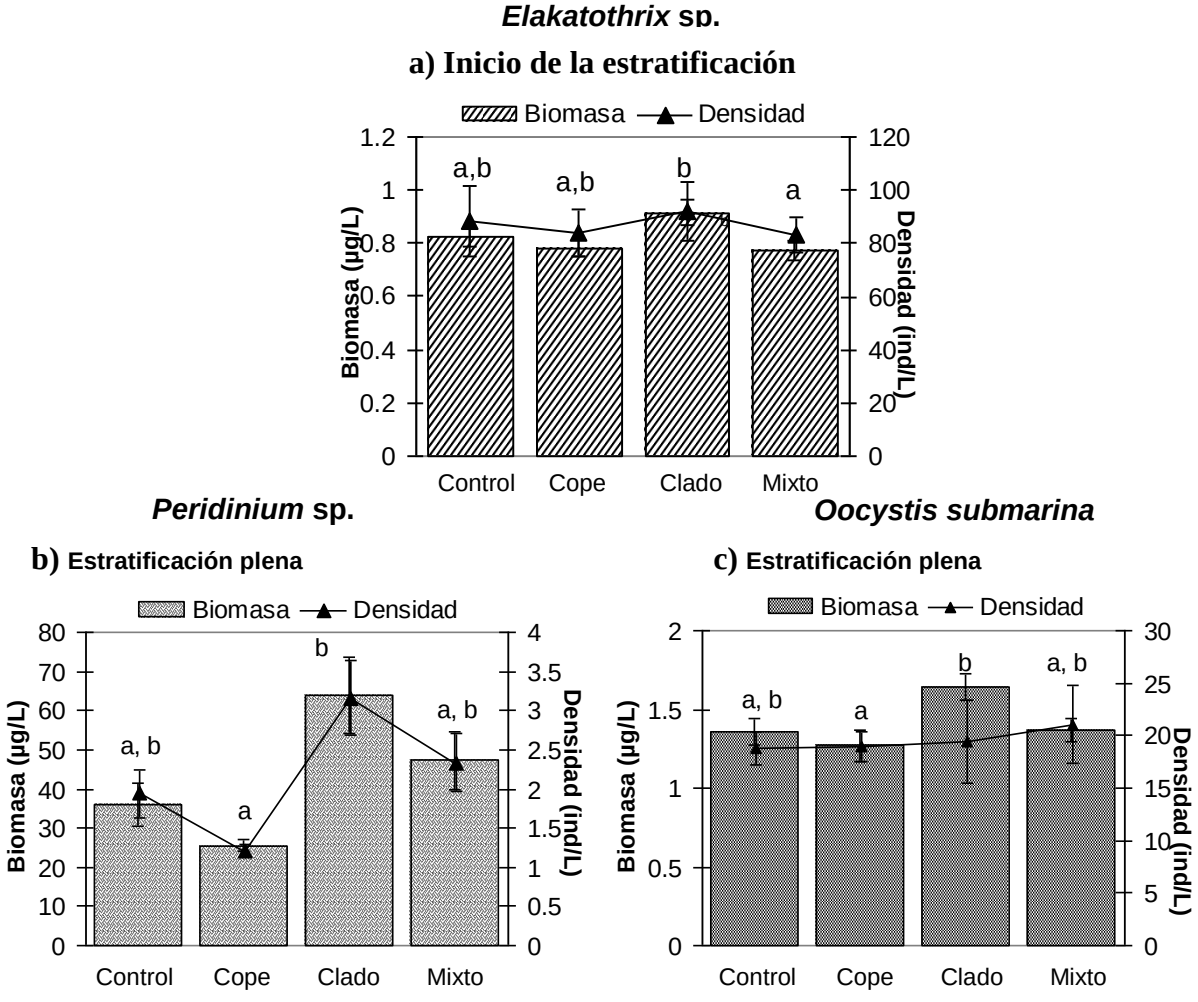

Figura 10. Efectos opuestos del zooplancton sobre *Elakatothrix* sp. (a), *Peridinium* sp. (b) y *O. submarina* (c). Se presenta la biomasa y densidad promedio por tratamiento. Se indican las barras de error estándar y la agrupación resultado de pruebas *post hoc* de Tukey para las biomasas.

ii) Estructura de tamaños

La biomasa fitoplanctónica estimada en las unidades experimentales se dividió en rangos de tamaño de 5 µm, formando seis categorías en las etapas de mezcla e inicio de la estratificación (6-10 µm, 11-15 µm, 16- 20 µm, 21-25 µm, 26-30 µm y >55 µm), y añadiéndose dos categorías más en la etapa de estratificación plena (31-35 µm y 36-41 µm).

Las especies menores a 30 µm -cuyo tamaño las hace potencialmente comestibles por el zooplancton- aportaron alrededor del 60% de la biomasa en cada una de los experimentos realizados (Fig. 11). El resto se compuso de especies cuyo rango de tamaño era >55 µm en las etapas de mezcla e inicio de estratificación (Fig. 11a y b), ya que en la estratificación plena se presentaron categorías intermedias (31-35 µm y 36-41 µm) (Fig. 11c).

Los diferentes microcrustáceos tuvieron efectos significativos sobre la biomasa de las categorías de 6 a 10 µm (GALD) durante la etapa de mezcla y estratificación plena, en la de 21 a 25 µm (GALD) en la etapa de mezcla y en la de 36 a 41 µm (GALD) durante la estratificación plena (Tablas 5 y 6).

La categoría de tamaño de 6 a 10 µm incluyó a *P. lacustris, Cosmarium* sp., *Kirchneriella* sp., *Oocystis* sp. 2 (2 y 4 células) *y Tetrastrum* sp. (1 célula); aportando entre el 10 y el 25% a la biomasa fitoplanctónica total y se vio afectada negativamente por los copépodos, ya que tanto su biomasa como la densidad disminuyeron ante su presencia (solos o combinados con cladóceros) durante las etapas de mezcla (Fig. 12a y b) y estratificación plena (Fig. 12c y d). Por otra parte, esta fracción de tamaño aumentó su biomasa en el tratamiento con cladóceros, comparado con el tratamiento de copépodos durante la estratificación plena (Fig. 12c y d).

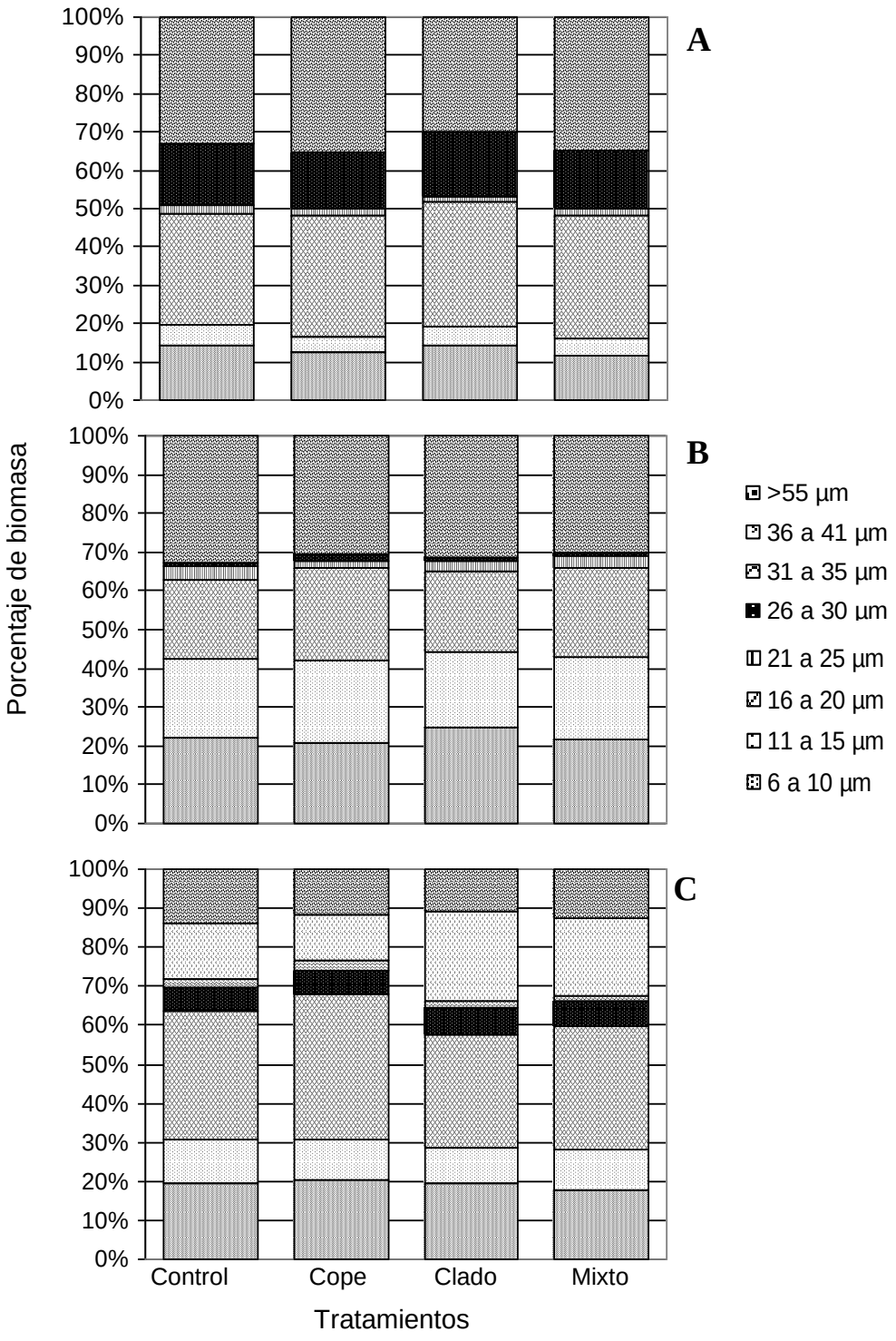

Figura 11. Composición del fitoplancton por estructura de tamaños expresada en porcentaje de biomasa que aporta cada categoría al total. A. Etapa de mezcla, B. Inicio de la estratificación, C. Estratificación plena.

Tabla 5. Efectos de copépodos y cladóceros sobre la biomasa de distintas categorías de tamaño del fitoplancton en los experimentos en que se encontraron diferencias significativas (ANOVAs de una vía, P<0.05). Se indican los grupos resultantes de pruebas *post hoc* de Tukey.

Tratamientos	**Media ± desviación estándar** (µg/L)	
	Mezcla	**Estratificación plena**
	6 a 10µm	***6 a 10µm***
Control	49 ± 8.0 [a]	48 ± 6.1 [a, b]
Cope	37 ± 1.7 [b]	44 ± 1.9 [a]
Clado	44 ± 0.1 [a, b]	54 ± 3.7 [b]
Mixto	35 ± 5.7 [b]	42 ± 6.2 [a]
	21 a 25µm	***36 a 41µm***
Control	7 ± 1.0 [b]	36 ± 11.0 [a]
Cope	6 ± 0.6 [a, b]	25 ± 3.0 [a]
Clado	5 ± 0.9 [a]	64 ± 19.5 [b]
Mixto	5 ± 0.7 [a]	47 ± 14.6 [a, b]
*Véase el Anexo II para consultar los resultados del resto de las categorías de tamaño en cada etapa.		

Tabla 6. ANOVA de una vía (P<0.05) de la biomasa (µg/L) de fitoplancton por categoría de tamaño, en las etapas de mezcla y estratificación plena.

		Suma de cuadrados	**gl**	**Media cuadrática**	**F**	**Sig.**
Mezcla						
	Inter-grupos	509.93	3	169.97	6.334	0.009
6 – 10 µm	Intra-grupos	295.03	11	26.82		
	Total	804.97	14			
	Inter-grupos	12.33	3	4.11	6.040	0.010
21 – 25 µm	Intra-grupos	7.48	11	0.68		
	Total	19.81	14			
Estratificación plena						
	Inter-grupos	355.94	3	118.64	5.081	0.016
6 – 10 µm	Intra-grupos	280.18	12	23.34		
	Total	636.13	15			
	Inter-grupos	3305.97	3	1101.99	6.083	0.009
36 – 41 µm	Intra-grupos	2173.62	12	181.13		
	Total	5479.59	15			
*Véase el Anexo II para consultar los resultados del resto de las categorías de tamaño en cada etapa.						

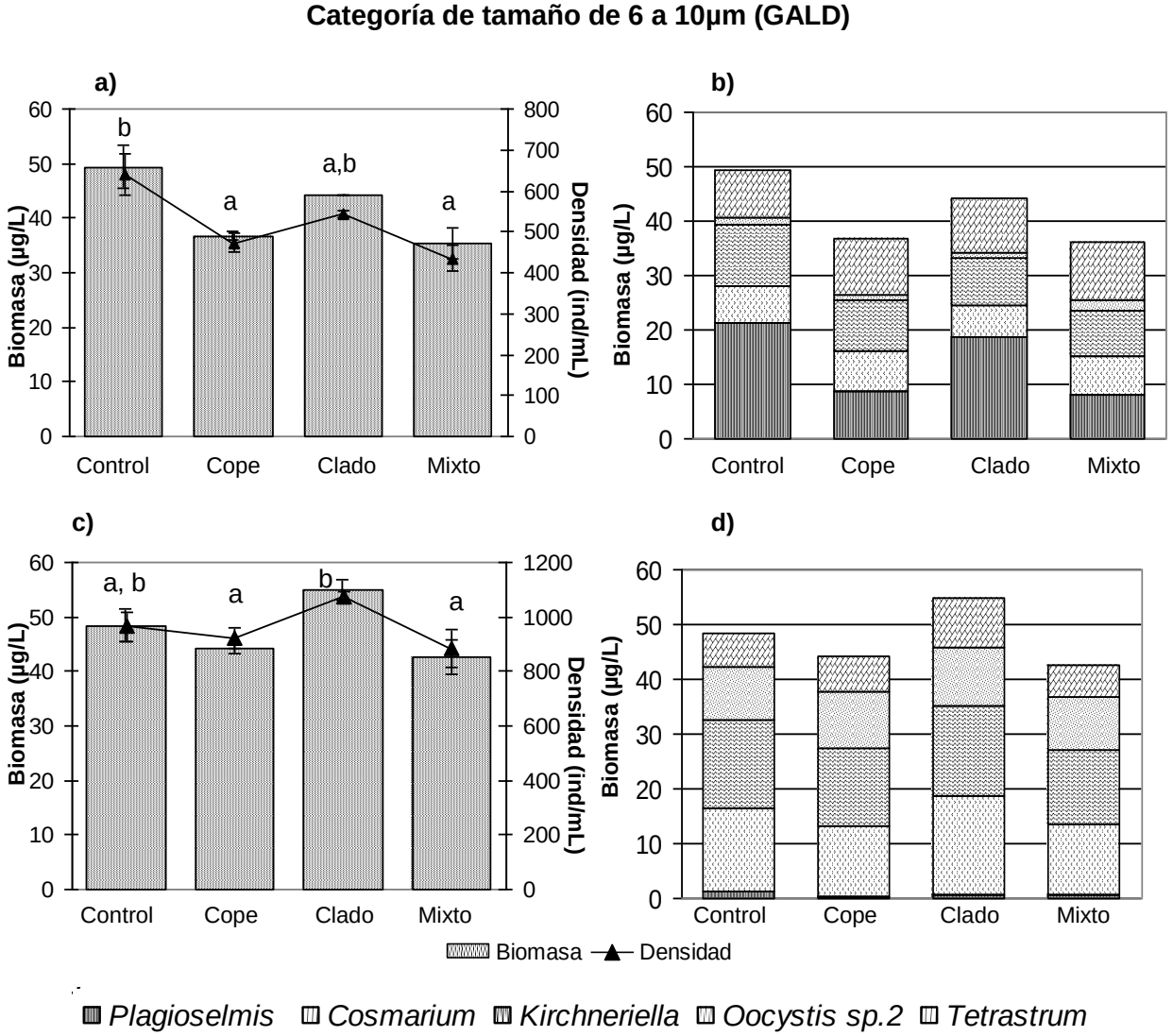

Figura 12. Categoría de tamaño de fitoplancton de 6 a 10 µm (GALD) en las etapas de mezcla y estratificación plena. a) biomasa y densidad durante la mezcla, b) composición específica en la mezcla, c) biomasa y densidad durante la estratificación plena, d) composición específica en la estratificación plena. Se muestran las barras de error estándar, y la agrupación resultado de pruebas *post hoc* de Tukey para las biomasas.

La categoría 21-25 µm (GALD) incluyó a *Campylomonas* sp., *Oocystis parva* (colonias de 8 células) y *Elakatothrix* sp. (1 célula); aportó poca biomasa al total (< 5%) (Fig. 11a) y el efecto más significativo lo produjeron los tratamientos con cladóceros (solos o combinados con copépodos), en los que disminuyó la biomasa y la densidad del fitoplancton de ese tamaño (Fig. 13a y b).

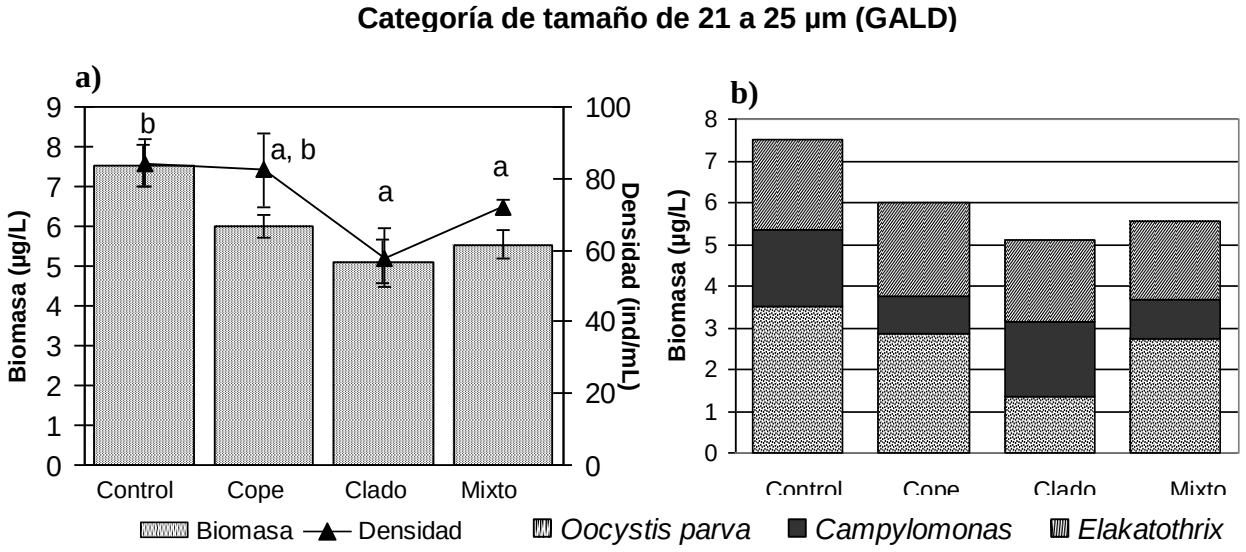

Figura 13. Categoría de tamaño de fitoplancton de 21 a 25 µm (GALD) en la etapa de mezcla. a) biomasa y densidad, b) composición específica. Se muestran las barras de error estándar, y la agrupación resultado de pruebas *post hoc* de Tukey para las biomasas.

Las especies cuyo rango de tamaño va de 36 a 41 µm (GALD) fueron *Peridinium* sp. y *Elakatothrix* sp. (colonias de 6 células) presentaron mayor biomasa y densidad en el tratamiento con *Ceriodaphnia* en comparación con el resto de los tratamientos, incluyendo el control (Fig. 14a y b). Esta fracción de tamaño aportó entre el 10 y el 25% a la biomasa fitoplanctónica total (Fig. 11c).

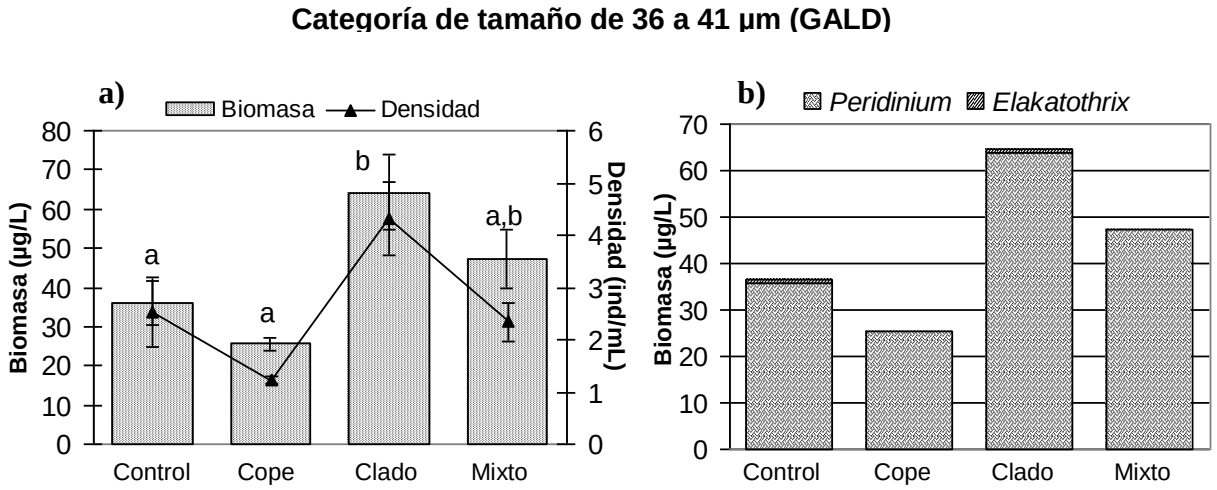

Figura 14. Categoría de tamaño de 36 a 41 µm (GALD) en la estratificación plena. a) biomasa y densidad, b) composición específica. Se muestran las barras de error estándar, y la agrupación resultado de pruebas *post hoc* de Tukey para las biomasas.

iii) Biomasa total

La biomasa total y la densidad del fitoplancton en la etapa de mezcla mostraron una tendencia a disminuir en los tratamientos con zooplancton, pero las diferencias no fueron significativas en relación al control (Fig. 15a), ni en la etapa de inicio de la estratificación (Fig.15b). En cambio, en el experimento realizado durante la etapa de estratificación plena la biomasa total y la densidad fueron más bajas en presencia del copépodo y más altas en el tratamiento con cladóceros, en tanto que el control y el tratamiento mixto se encontraron en un estado intermedio (Fig. 15c, Tablas 7 y 8).

Tabla 7. Efectos de la presencia de distintos consumidores en la biomasa total del fitoplancton. Se indican los grupos resultantes de una prueba *post hoc* de Tukey.

	Promedio y desviación estándar de la biomasa total (µg/L) de fitoplancton		
Tratamientos	**Mezcla**	**Inicio estratificación**	**Estratificación plena**
Control	346 ± 25	222 ± 49	254 ± 15 [a, b]
Copépodos	296 ± 33	217 ± 19	223 ± 5 [a]
Cladóceros	309 ± 36	217 ± 74	287 ± 19 [b]
Mixto	301 ± 27	220 ± 17	244 ± 38 [a, b]

Tabla 8. ANOVA de una vía (P<0.05) de la biomasa total fitoplanctónica (µg/L) por etapa.

	Suma de cuadrados	**gl**	**Media cuadrática**	**F**	**Sig.**
Mezcla					
Inter-grupos	6057.26	3	2019.08	2.246	0.139
Intra-grupos	9885.78	11	898.70		
Total	15943.05	14			
Inicio de estratificación					
Inter-grupos	73.00	3	24.33	0.011	0.998
Intra-grupos	25690.56	12	2140.88		
Total	25763.57	15			
Estratificación plena					
Inter-grupos	8177.70	3	2725.90	5.221	0.015
Intra-grupos	6264.16	12	522.01		
Total	14441.86	15			

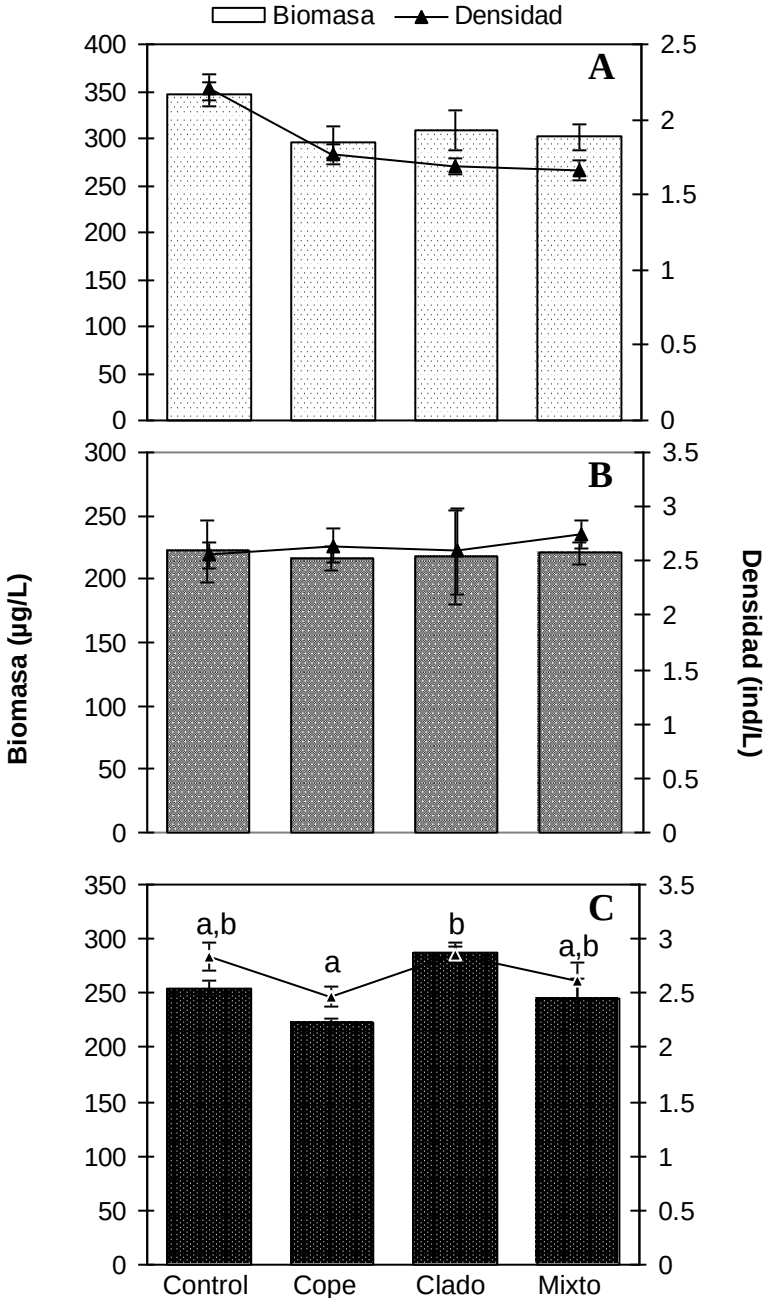

Figura 15. Efecto de copépodos y cladóceros sobre la densidad (ind/L) y la biomasa total promedio (µg/L) de las cuatro réplicas realizadas por tratamiento experimental en las diferentes etapas hidrodinámicas del lago. A. Etapa de mezcla, B. Inicio de la estratificación, C. Estratificación plena. Se muestran las barras de error estándar y la agrupación resultado de una prueba *post hoc* de Tukey para la biomasa total en la etapa de estratificación plena.

5.3.3 Efectos sobre la morfología

Se registraron cambios morfológicos evaluados en el GALD (µm) y en la proporción mucílago/biomasa fotosintética (M/BF), como resultado de la acción de los consumidores (Tablas 9 y 10).

Tabla 9. Cambios morfológicos expresados en GALD y proporción mucílago/biomasa fotosintética (M/BF) de especies fitoplanctónicas que presentaron diferencias significativas (ANOVAs de una vía, $P<0.05$) en los experimentos. Se presenta el promedio y desviación estándar de cada variable y se indican los grupos resultado de pruebas *post hoc* de Tukey.

Variable	**GALD**		**M/BF**		
Etapa	**Mezcla**	**Estratificación plena**	**Mezcla**	**Inicio de la estratificación**	**Estratificación plena**
Especies	*Kirchneriella* sp.	*Chaetoceros* spp.	*Elakatothrix* sp.	*Gloeococcus* cf. *alsius*	*Oocystis* sp.1
Tratamiento					
Control	6 ± 0.97^{a}	106 ± 4.11^{a}	$18 \pm 7.8^{a, b}$	2 ± 0.74^{a}	5 ± 2.15^{a}
Copépodos	6 ± 0.83^{a}	113 ± 1.83^{b}	20 ± 5.6^{a}	1 ± 0.74^{b}	$4.6 \pm 1.54^{a, b}$
Cladóceros	7 ± 0.63^{b}	113 ± 0.88^{b}	17 ± 6.6^{b}	1 ± 0.83^{b}	4.1 ± 1.86^{b}
Mixto	6 ± 0.86^{a}	113 ± 3.36^{b}	21 ± 7.1^{a}	1 ± 0.78^{b}	$4.3 \pm 1.59^{a, b}$
Especies	*Tetrastrum* sp.	*O. submarina*	*Oocystis submarina*	*Oocystis* sp.2	*Oocystis submarina*
Tratamiento					
Control	11 ± 4.24^{a}	16 ± 1.52^{a}	$3 \pm 0.57^{a, b}$	3 ± 0.58^{a}	18 ± 8.54^{a}
Copépodos	$11 \pm 3.86^{a, b}$	16 ± 0.91^{a}	$3 \pm 0.45^{a, b}$	2 ± 0.63^{b}	27 ± 16.71^{b}
Cladóceros	$12 \pm 4.88^{a, b}$	17 ± 0.58^{b}	3 ± 0.55^{a}	$3 \pm 0.53^{a, b}$	27 ± 11.24^{b}
Mixto	13 ± 4.27^{b}	16 ± 0.25^{a}	4 ± 0.61^{b}	2 ± 0.52^{b}	24 ± 13.71^{b}
Véase los Anexos III y IV para consultar resultados del resto de las especies.					

Tabla 10. ANOVA de una vía (P<0.05) de los cambios morfológicos, GALD (µm) y proporción mucílago/biomasa fotosintética en las diferentes etapas de experimentación.

		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
GALD						
Mezcla						
Kirchneriella sp.	Inter-grupos	25.011	3	8.3372	11.574	0.000
	Intra-grupos	216.098	11	0.7203		
	Total	241.110	14			
Tetrastrum sp.	Inter-grupos	173.786	3	57.9287	3.148	0.025
	Intra-grupos	5482.995	11	18.3993		
	Total	5656.780	14			
Estratificación plena						
Chaetoceros	Inter-grupos	140.866	3	46.9555	5.791	0.011
sp.1	Intra-grupos	97.291	12	8.1076		
	Total	238.158	15			
O. submarina	Inter-grupos	92.039	3			
	Intra-grupos	2074.980	12	30.680	4.672	0.003
	Total	2167.020	15	6.566		
Proporción mucílago/biomasa fotosintética						
Mezcla						
Elakatothrix	Inter-grupos	651.03	3	217.01	4.64	0.003
sp.	Intra-grupos	14555.41	311	46.80		
	Total	15206.45	314			
Oocystis	Inter-grupos	2.692	3	0.897	2.98	0.031
submarina	Intra-grupos	93.511	311	0.301		
	Total	96.203	314			
Inicio de estratificación						
Gloeococcus	Inter-grupos	13.549	3	4.516	7.555	0.000
cf. *alsius*	Intra-grupos	188.901	316	0.597		
	Total	202.450	319			
Oocystis	Inter-grupos	3.5153	3	1.1717	3.638	0.013
sp. 2	Intra-grupos	101.7713	316	0.3220		
	Total	105.2866	319			
Estratificación plena						
Oocystis	Inter-grupos	1.6699	3	0.5566	3.416	0.017
sp.1	Intra-grupos	51.4918	316	0.1629		
	Total	53.1618	319			
Oocystis	Inter-grupos	8.0909	3	2.6969	10.496	0.000
submarina	Intra-grupos	81.1920	316	0.2569		
	Total	89.2830	319			

*Véase los Anexos III y IV para consultar resultados del resto de las especies.

En lo que se refiere a la variable de longitud máxima (GALD) alcanzada por los individuos de una especie durante los experimentos, se registró un aumento significativo en cuatro especies (ANOVAs una vía, $P<0.05$). *Kirchneriella* sp. (Fig. 16a) y *Oocystis submarina* (Fig. 16b) aumentaron de tamaño en los tratamientos con *Ceriodaphnia* (de 6 a 7 µm y de 16 a 17 µm, respectivamente). El tamaño promedio de las colonias de *Tetrastrum* sp. aumentó 2 µm en el tratamiento mixto con respecto al control (Fig. 16c), mientras que los filamentos de *Chaetoceros* spp. aumentaron 7 µm en todos los tratamientos con zooplancton (Fig. 16d).

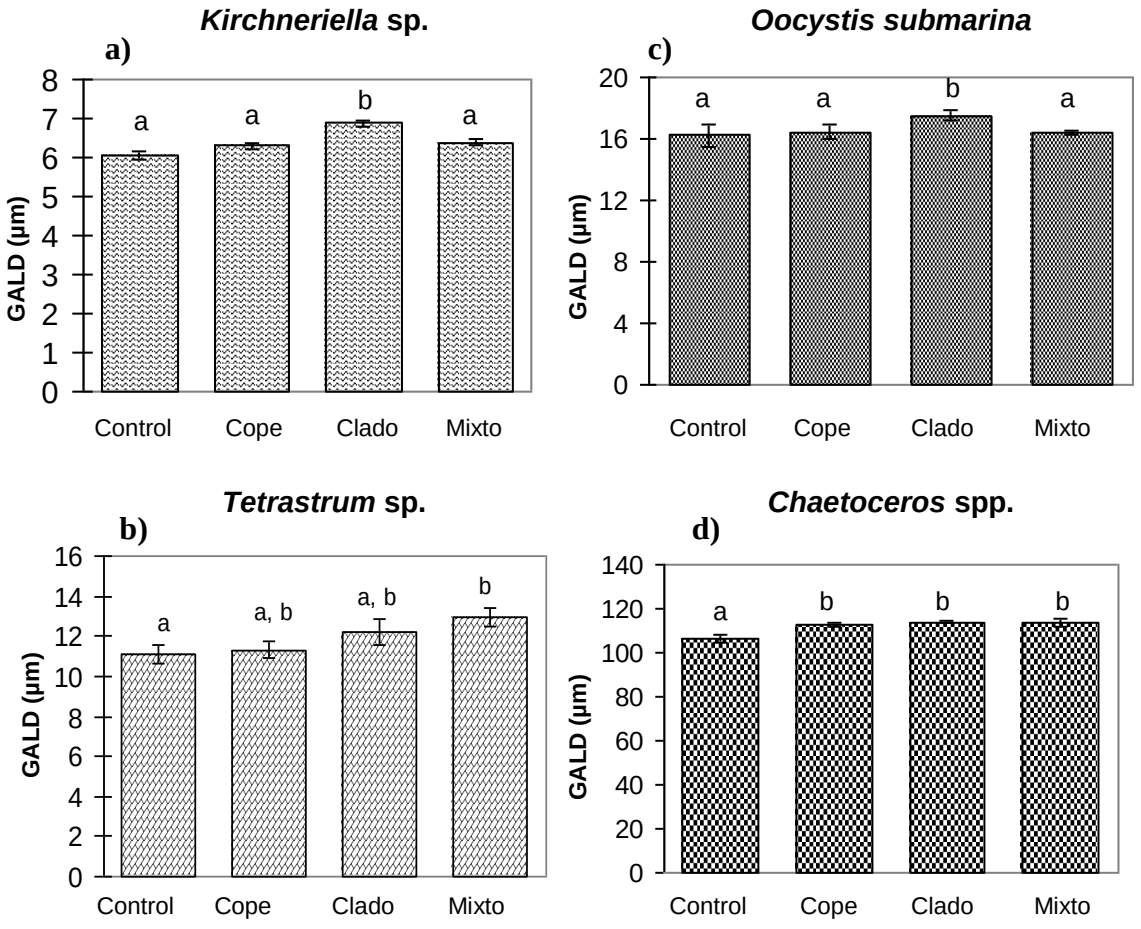

Figura 16. Cambios en el GALD de *Kirchneriella* sp. (a) y de *Tetrastrum* sp. (b) durante la etapa de mezcla, y de *Oocystis submarina* (c) y *Chaetoceros* spp. (d) en la etapa de estratificación plena. Se indica el promedio para cada tratamiento, el error estándar y la agrupación resultado de pruebas *post hoc* de Tukey ($P<0.05$).

En cinco especies coloniales de fitoplancton se encontraron diferencias significativas (ANOVAs una vía, P<0.05) en la proporción mucílago/biomasa fotosintética (M/BF) (Tablas 9 y 10). En la mayoría de las especies se observó una reducción en la proporción M/BF en presencia del zooplancton: en *Oocystis* sp.1 (Fig. 17a) y *Elakatothrix* sp. (Fig. 17b) en presencia de *Ceriodaphnia* (de 4 a 5 y de 21 a 17 unidades, respectivamente); *Oocystis* sp.2 disminuyó (de 2 unidades a una unidad) en los tratamientos con copépodos (Fig. 17c) y *Gloeococcus* disminuyó en todos los tratamientos con zooplancton, en una unidad aproximadamente (Fig. 17d).

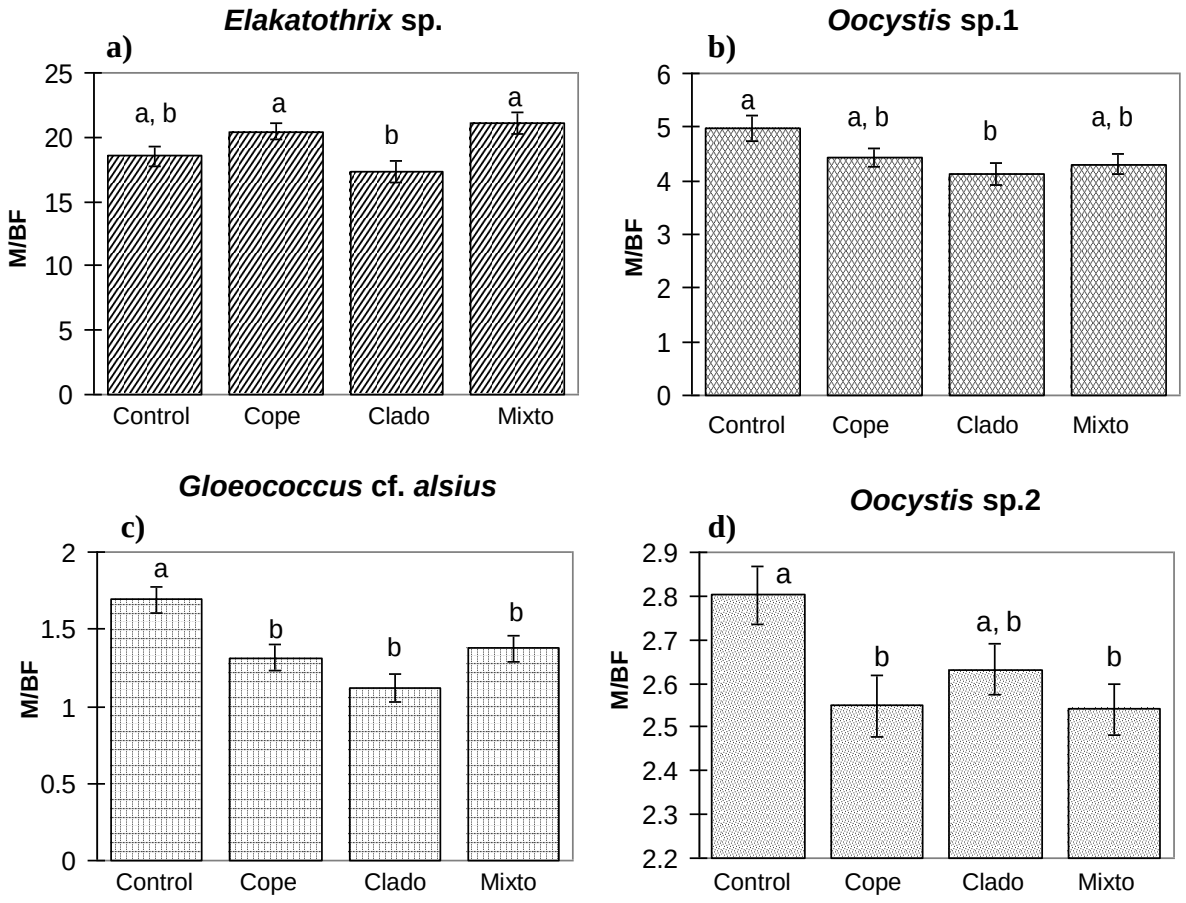

Figura 17. Efecto en la proporción mucílago/biomasa fotosintética (M/BF) de *Elakatothrix* sp. en la etapa de mezcla (a), *Oocystis* sp.1 en la estratificación plena, *Gloeococcus* cf. *alsius* (c) y *Oocystis* sp.2 (d) al inicio de la estratificación. Se indican las barras de error estándar y los grupos formados por la prueba *post hoc* de Tukey (P<0.05).

Un caso diferente fue *Oocystis submarina* que disminuyó su proporción M/BF de 4 a 3 unidades en presencia de *Ceriodaphnia* en la etapa de mezcla y aumentó (de 18 a 20 unidades) ante ambos microcrustáceos durante la estratificación plena (Fig. 18a y b).

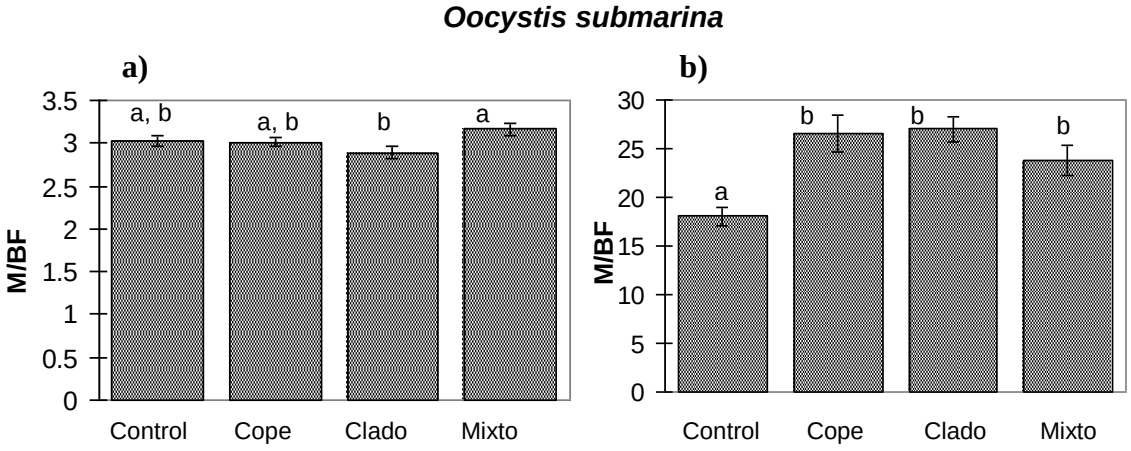

Figura 18. Efecto en la proporción mucílago/biomasa fotosintética (M/BF) de *Oocystis submarina* en las etapas de mezcla (a) y estratificación plena (b). Se indican las barras de error estándar y los grupos formados por la prueba *post hoc* de Tukey ($P<0.05$).

5.4 Resumen de los efectos del zooplancton sobre el fitoplancton

La mayor parte de los efectos que *Leptodiaptomus* tuvo sobre la biomasa de las categorías analizadas (especies, rangos de tamaño y total) fueron negativos, mientras que los de *Ceriodaphnia* fueron por lo general, positivos (Tabla 11). Sólo en tres especies fitoplanctónicas ambos microcrustáceos tuvieron el mismo efecto (positivo en el caso de *Cyclotella* sp. y *Chaetoceros* spp. y negativo en el caso de *Oocystis parva*).

Respecto a la morfología, los dos microcrustáceos tuvieron efectos sobre el GALD y la proporción de mucílago/biomasa fotosintética, aunque *Ceriodaphnia* afectó a un mayor número de especies fitoplanctónicas (13 especies) que *Leptodiaptomus* (11 especies). El tamaño de los individuos aumentó en presencia de ambos grupos de zooplancton, y *Ceriodaphnia* provocó que la proporción M/BF disminuyera en la mayoría de los casos.

La mayor parte de los cambios en el fitoplancton por efecto del zooplancton se observaron en las etapas de mezcla y estratificación plena, mientras que al inicio de la estratificación estos efectos fueron menos observables a través de los análisis realizados en esta investigación.

Tabla 11. Efectos positivos (+) o negativos (-) del zooplancton sobre distintas variables del fitoplancton en cada etapa de estudio (M=Mezcla, EI= Inicio de la estratificación, EP= Estratificación plena). En los casos señalados con (*) no se presentaron diferencias significativas en relación al control, pero sí entre tratamientos.

Variable	Categorías	Etapa	*Leptodiaptomus*	*Ceriodaphnia*	Mixto
Especies	*P. tallingii*	EP			-
	Cyclotella sp.	M	+	+	+
	Campylomona	M	-		-
		EP*	-	+	
	P. lacustris	M	-		-
		EP	-		
	Peridinium sp.	EP*	-	+	
	Elakatothrix	EI		+	-
	Oocystis sp.1	EI	+		
	O. parva	M	-	-	-
	O. submarina	EP*	-	+	
Tamaño	6-10µm	M	-		-
		EP	-	+	-
	21-25µm	M		-	-
	36-41µm	EP		+	
Biomasa total		EP*	-	+	
GALD	*Chaetoceros*	EP	+	+	+
	Kirchneriella	M		+	
	O. submarina	EP		+	
	Tetrastrum	M			+
M/BF	*Elakatothrix*	M*	+	-	+
	G. cf. *alsius*	EI	-	-	-
	Oocystis sp.1	EP		-	
	Oocystis sp.2	EI.	-		-
	O. submarina	M*		-	+
		EP	+	+	+

6. DISCUSIÓN

6.1 Composición del plancton en La Preciosa

La mayoría de las especies registradas de fitoplancton (12 de 18) se encontraron de manera permanente en el lago, por lo que la composición taxonómica de la comunidad es estable a lo largo del tiempo y el principal cambio es en la abundancia de las especies. Esta característica del fitoplancton se ha observado en otros lagos cráter oligotróficos de la Cuenca Oriental como Alchichica (Oliva *et al*., 2001; Ortega-Mayagoitia *et al.,* 2010) y Atexcac (E. Ortega, comunicación personal). Con Alchichica, que es un lago salobre (9 g/L) comparte algunas especies como *Oocystis* sp.1, *Oocystis parva* y *O. submarina*, y la presencia del género *Chaetoceros,* aunque la mayoría de los taxa que se encuentran en La Preciosa son afines a cuerpos de agua dulce.

La mayor parte de la biomasa fitoplanctónica durante las etapas de mezcla e inicio de la estratificación estuvo constituida por especies coloniales mucilaginosas. La presencia de mucílago es una característica común del fitoplancton que habita en sistemas pobres en nutrientes (Margalef, 1997) y se ha sugerido que puede actuar como una estructura de defensa ante el consumo y la digestión por zooplancton, entre otras funciones (Reynolds, 2006). Los dinoflagelados dominaron en la estratificación plena, posiblemente por su capacidad de realizar migraciones verticales a lo largo de la columna de agua, que les permite obtener nutrientes del hipolimnion y fotosintetizar cerca de la superficie (Pollingher, 1988).

El zooplancton de La Preciosa estuvo compuesto por una mezcla de especies típicas de agua dulce y de afinidad salobre, como se señaló anteriormente. Copépodos y cladóceros codominaron en los muestreos correspondientes a las etapas de mezcla e inicio de la estratificación, aunque durante la estratificación plena los cladóceros casi desaparecieron. Los rotíferos fueron tan escasos que se considera que si algún grupo de animales tendrá algún efecto significativo sobre el fitoplancton, será el de los microcrustáceos.

6.2 Efectos del zooplancton sobre el fitoplancton

Se encontraron resultados significativos del zooplancton en todas las variables fitoplanctónicas consideradas. Para interpretar los resultados relativos a las distintas categorías de biomasa fitoplanctónica se utilizó el siguiente criterio: Una población cambia su tamaño cuando las tasas de natalidad y mortalidad no están en equilibrio; por lo tanto, cuando la presencia de zooplancton hace que una población algal incremente su tamaño, se atribuye a que la tasa de natalidad algal es estimulada por el reciclaje de nutrientes (Vanni, 2002) suponiéndose que la tasa de mortalidad dada por el posible consumo, es inferior. De modo complementario, si la población algal disminuye en presencia del zooplancton, se asume que las pérdidas debidas al consumo (incluyendo ingestión o daño mecánico) son mayores que los posibles beneficios obtenidos por las algas del reciclado de nutrientes.

6.2.1 Análisis por especie

Se observó que tanto los cladóceros como los copépodos tuvieron un efecto significativo sobre la biomasa del 50% de las especies fitoplanctónicas presentes en el lago. Las especies sobre las que hubo un efecto positivo abarcan un amplio rango de tamaños y niveles de organización (p. ej. *Cyclotella* sp., *Peridinium* sp. y *Elakatothrix*). Los resultados obtenidos contrastan con la observación de Vanni (2002) acerca de que generalmente son las especies grandes y por lo tanto, relativamente incomestibles las que tienden a aumentar debido al reciclaje de nutrientes. Es probable que en La Preciosa, que es un ambiente oligotrófico, las algas se hayan encontrado fuertemente limitadas por nutrientes, por ello respondieron positivamente al incremento en la disponibilidad de recursos provenientes tanto de los copépodos como de los cladóceros utilizados en este proyecto.

Entre las especies fitoplanctónicas sobre las que hubo un efecto negativo se encontraron tres (*Campylomonas* sp., *P. lacustris* y *Peridinium* sp.) cuyas características de tamaño las hacen susceptibles de ser depredadas eficientemente por el zooplancton, ya que al ser <30 µm se encuentran dentro de las tallas habitualmente reportadas como fácilmente consumibles por cladóceros (Monakov, 2003) y copépodos calanoides (Vanderploeg y Paffenhöfer, 1985; Vanderploeg *et al*., 1988). Además, las criptofíceas han sido reportadas

como un excelente alimento para el zooplancton en general, por su alta calidad nutricional (Klaveness, 1988).

Por lo general, las especies coloniales mucilaginosas no son afectadas negativamente por el zooplancton porque su palatabilidad es reducida y pueden ser muy grandes para ser filtradas e ingeridas por el zooplancton (Reynolds, 2006), o bien, porque aún cuando sean consumidas pueden pasar intactas y viables a través del tracto digestivo de algunos cladóceros como *Daphnia* (Porter, 1976; 1977). Sin embargo, en este estudio se observaron dos especies coloniales mucilaginosas (*Oocystis parva* y *O. submarina*) que disminuyeron significativamente en presencia del zooplancton, posiblemente porque a pesar de la presencia de mucílago, el tamaño de los individuos (GALD de 12 a 27 µm) está dentro del rango de partícula que consumen estos microcrustáceos. Esta idea se sustenta en el estudio de Thompson *et al*. (1982), quienes observaron que *Daphnia* es capaz de consumir eficientemente colonias pequeñas de *Eudorina* y *Microcystis* (<50 µm) aunque mostró gran dificultad frente a las colonias grandes.

Como pudo notarse, algunas especies tuvieron respuestas positivas o negativas, como *Peridinium* y *Oocystis submarina*, dependiendo del microcrustáceo ante el que se expusieron. En ambas especies algales se observó que el mayor efecto de *Leptodiaptomus* fue por consumo (porque disminuyeron su abundancia), mientras que el de *Ceriodaphnia* fue por reciclamiento de nutrientes (porque aumentaron su abundancia). Por lo tanto, los efectos de estos organismos son diferenciales y complementarios, lo cual explicaría el hecho de que cuando ambas especies de zooplancton se encuentran juntas no haya efectos observables.

En resumen, el efecto principal de *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* fue disminuir las poblaciones de fitoplancton a través del consumo, mientras que el de *Ceriodaphnia lacustris* fue el de incrementar la abundancia de las mismas posiblemente mediante el reciclamiento de nutrientes. Es claro que el resultado de una interacción alga-zooplancton depende tanto de las características del alga como de la especie de microcrustáceo de que se trate, es decir, que los efectos del zooplancton sobre las especies del fitoplancton son especie-específicas como señala Kagami *et al.* (2002). Las implicaciones ecológicas en el

plancton de La Preciosa se discutirán más adelante.

6.2.3 Estructura de tamaños

Los microcrustáceos utilizados en los experimentos tuvieron efectos diferenciales sobre las distintas categorías de tamaño de las especies algales presentes en el lago.

El único efecto que tuvieron los copépodos sobre la biomasa de las categorías de tamaño fue disminuir la fracción de 6-10 µm, lo cual es contrario a lo observado en otros estudios en los que se compararon efectos diferenciales de cladóceros y copépodos (Sommer *et al*., 2001, 2006; Kagami *et al.*, 2002). En esos casos, los copépodos (del género *Diaptomus*) tuvieron un efecto negativo sobre las especies grandes de fitoplancton (150 µm de longitud) y positivos sobre las especies pequeñas (<30 µm). Es importante destacar que en los estudios realizados por Sommer *et al.*, (2001) no se descarta la posibilidad de que los copépodos se alimenten de partículas pequeñas, haciendo énfasis en el hecho de que las algas de mayor talla eran más abundantes, de modo que las algas pequeñas estuvieron mal representadas en la dieta. Por lo tanto, en ese estudio el consumo de las algas pequeñas se vio sobrepasado por efectos indirectos positivos, como reciclamiento de nutrientes y eliminación de protozoos, que también son depredadores de las algas de talla pequeña.

Leptodiaptomus sicilis se ha reportado como una especie flexible en la elección de sus partículas alimenticias que son <32 µm (Vanderploeg y Paffenhöfer, 1985), y ocasionalmente se alimenta de especies filamentosas o coloniales de mayor talla (McNaught *et al*., 1980; Vanderploeg *et al*., 1988). Esta flexibilidad se ve reflejada en este trabajo mediante los efectos negativos que tuvo *L*. cf. *sicilis* en dos especies de distinto tamaño: *Plagioselmis lacustris* (6 - 9 µm) y *Peridinium* sp. (21-50 µm).

Los cladóceros tuvieron un impacto negativo sobre la categoría de 21-25 µm, y positivo sobre las fracciones de 6-10 µm y 36 - 41 µm. Según Hessen (1985) el tamaño mínimo de las partículas de alimento para las especies filtradoras de zooplancton está determinado por la distancia que hay entre las setas que usan para filtrar su alimento. En el

caso de los cladóceros, la talla máxima de las partículas que pueden ser ingeridas puede estimarse por la longitud del cuerpo (Burns, 1968). Bajo esa premisa y dado que *Ceriodaphnia lacustris* mide alrededor de 500 µm de longitud, su rango de alimentación esperado sería de partículas <30 µm, por lo que los efectos negativos que tuvo en la biomasa de las especies cuya talla va de 21-25 µm concuerda con el cálculo.

El aumento en la biomasa de la categoría de 6-10 µm por efecto de los cladóceros es contrario a lo esperado según Sommer *et al.* (2001) y Kagami *et al*. (2002), quienes observaron que *Daphnia* suprime a las tallas de fitoplancton menores a 30 µm. Cabe mencionar que *Ceriodaphnia* es un cladócero pequeño en comparación con *Daphnia* (500 µm vs. 1.5 - 2 mm, aproximadamente), por lo que probablemente sus tasas de consumo son menores y no impactaron negativamente a las algas pequeñas. Por otro lado los efectos positivos que se registraron en las categorías de tamaño de 6-10 µm y de 36-41 µm se atribuyen a la regeneración de nutrientes, esperable durante la época de estratificación plena, en la que se presentó.

Se observó un impacto complementario del zooplancton sobre las categorías de tamaño de fitoplancton, si bien no se trató del clásico efecto ejercido por el zooplancton en otros estudios comparativos de copépodos y cladóceros (Sommer *et al.*, 2001; Kagami *et al.*, 2002). En esta investigación se observó que el principal efecto de los cladóceros fue positivo sobre distintas categorías de tamaño y sobre algunas especies de fitoplancton, lo que puede deberse a las condiciones oligotróficas de La Preciosa, que contrastan con la mesotrofía de los sistemas en que se realizaron los estudios citados anteriormente. Puesto que en un ambiente oligotrófico hay limitación de nutrientes durante la mayor parte del año, la regeneración de nutrientes por parte del zooplancton puede tener un efecto importante al actuar como un suministro de recursos aprovechables por el fitoplancton.

Una parte de los efectos positivos del zooplancton hacia el fitoplancton se han atribuido a la eliminación de rotíferos y protozoos que pueden alimentarse de algas pequeñas (Sommer *et al.*, 2001). Sin embargo, tanto *Ceriodaphnia* como *Leptodiaptomus* son microcrustáceos pequeños que difícilmente se alimentarían o dañarían mecánicamente

a los rotíferos que habitan en el lago, que por otro lado son muy escasos. Por otra parte, los protozoos son escasos en la zona oxigenada de la columna de agua y tendrían una tasa muy baja de depredación sobre el fitoplancton.

6.2.2 Biomasa total

La biomasa total de fitoplancton sólo presentó cambios estadísticamente significativos en la etapa de estratificación plena, pero es importante recordar que en la etapa de mezcla se observó una tendencia a la disminución de esta variable en los tratamientos con zooplancton. Estas tendencias y cambios significativos observados no coinciden con el estudio de Sommer *et al.* (2001) en donde el zooplancton no afecta la biomasa total de fitoplancton, pero sí la composición de especies y la estructura de tamaños.

Los efectos sobre la biomasa total observados en este estudio son un reflejo de los pequeños cambios que cada especie de zooplancton tuvo por separado sobre la biomasa en cada especie algal y categorías de tamaño. *Leptodiaptomus* disminuyó significativamente la biomasa de fitoplancton, mientras que *Ceriodaphnia* la aumentó. Este efecto significativo se produjo únicamente durante la estratificación plena, cuando teóricamente los nutrientes son muy escasos en el epilimnion. En esta etapa, la tasa de crecimiento de la mayor parte de las algas estaría limitada por nutrientes; el consumo por parte de *Leptodiaptomus* contribuiría a disminuir el tamaño de las poblaciones algales, las cuales por otra parte recibirían un aporte de recursos por *Ceriodaphnia*.

Por lo tanto, a nivel de la biomasa total, se observaron efectos significativos de los dos microcrustáceos, y que estos son contrarios, lo cual explicaría el hecho de que no se registra un efecto apreciable cuando las dos especies se encuentran juntas

6.2.4 Morfología

Los cambios morfológicos producidos en las especies fitoplanctónicas por la presencia de zooplancton se realizaron analizando dos variables, el tamaño (GALD) y la proporción mucílago/biomasa fotosintética/ (M/BF/) en las especies coloniales.

Se encontraron efectos significativos en el GALD en cuatro especies, dos de ellas coloniales (*O. submarina* y *Tetrastrum* sp.), una unicelular (*Kircheneriella* sp.) y otra que forma filamentos (*Chaetoceros* sp.). Todas ellas aumentaron de tamaño en presencia del zooplancton, tal y como se esperaba.

El zooplancton produce el aumento en el tamaño de las algas mediante dos mecanismos: 1) la alimentación selectiva, en la que el zooplancton suprime a los individuos de menor talla de una población (Lampert y Sommer, 2007); y 2) la producción de defensas inducidas mediante las cuales las algas aumentan su tamaño para reducir la probabilidad de ser consumidas (Tollrian, 1999; Van Donk 1997, 1999).

Si el mecanismo que operó en los experimentos fuera el primero, se esperaría que el tamaño promedio de los individuos aumentara, pero dentro del intervalo de tallas observadas en el control. En cambio, si el aumento en la talla fuera por inducción de defensas, se esperaría que el promedio en los tratamientos con zooplancton quedara desplazado con respecto al intervalo observado en el. Como en los resultados obtenidos la diferencia de tamaño producida por el zooplancton fue pequeña -si bien fue significativa estadísticamente-, se concluye que el aumento en el promedio de la talla observada fue por efecto de la alimentación selectiva, tanto de copépodos como de cladóceros, sin embargo, es posible que de haber destinado más tiempo al periodo de incubación de los experimentos, también se hubiera observado la producción de defensas inducidas

En lo que respecta a la proporción M/BF, se ha manejado la idea de que las cubiertas de mucílago exudadas por las algas planctónicas pueden actuar como: 1) un mecanismo defensa frente a la depredación o bien, 2) un mecanismo desarrollado para optimizar la obtención de nutrientes en ambientes oligotróficos (Reynolds, 2006). En el primer caso, la hipótesis es que ante la presencia de un depredador, se estimularía la producción de este polisacárido, mientras que en el segundo caso la hipótesis sería que la regeneración de nutrientes por parte del zooplancton inhibiría la producción de mucílago. Ambos efectos se observaron en esta investigación, pero fueron especie-específicos.

Se encontraron cinco especies en las que el zooplancton indujo algún cambio. Por lo

general, la presencia de *Ceriodaphnia* hizo que se redujera la producción de mucílago, lo cual, junto con los resultados obtenidos en las otras variables analizadas, permiten ubicar a *Ceriodaphnia* como un organismo eficiente en la regeneración de nutrientes.

O. submarina fue la única especie que mostró simultáneamente cambios en la biomasa poblacional, el GALD y la proporción mucílago/alga, en la estratificación plena. De acuerdo con las líneas de pensamiento mencionadas anteriormente, puede resumirse que *Ceriodaphnia* induce una mayor producción de mucílago en esta alga, aumentando el tamaño de las colonias. Ello incide en una menor tasa de depredación, que reforzada por un eficiente reciclamiento de nutrientes, resulta en el aumento de su biomasa cuando este cladócero está presente.

En cambio, a pesar de que *Leptodiaptomus* también indujo un aumento en la producción de mucílago, sí disminuyó significativamente la biomasa de *O. submarina*. Este resultado resalta los diferentes efectos que los organismos zooplanctónicos tienen dependiendo de sus estrategias alimenticias. En este trabajo se ha demostrado que *Leptodiaptomus* puede regular eficientemente las poblaciones de al menos dos clorofitas coloniales con mucílago.

Se concluye que la producción de mucílago es una característica variable y que puede ser regulada por la presencia de zooplancton.

6.3 Implicaciones ecológicas

La Preciosa es un lago que se encuentra en el límite entre agua dulce y salina, en la que se encuentran especies afines a sistemas salinos representadas por *Leptodiaptomus* cf. *sicilis*, y especies afines a sistemas de agua dulce, representadas por *Ceriodaphnia.* Cada uno de los tratamientos realizados en los experimentos correspondió escenarios distintos: 1) La Preciosa habitada por *Leptodiaptomus* únicamente, 2) habitada solo por *Ceriodaphnia* y 3) copépodos y cladóceros en proporciones iguales dentro del lago.

Los resultados de este experimento nos dan una idea general de lo que ocurriría en la comunidad de fitoplancton en cada uno de los escenarios sugeridos. En caso de que ocurra un incremento en la salinidad del lago, es muy probable que los cladóceros desaparezcan ya que cada especie tiene un reducido intervalo de tolerancia a la salinidad, el cual suele estar por debajo de 2‰ (Grzesiuk y Mikulski, 2006). En ese caso el zooplancton estaría dominado por *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* porque éste tiene un intervalo de tolerancia a la salinidad más amplio (Barrera-Moreno, 2010). A largo plazo esto se traduciría probablemente en un cambio de tallas del fitoplancton hacia la predominancia de especies más grandes, como ocurre en el cercano lago Alchichica, donde el zooplancton está dominado por un copépodo calanoide y la biomasa del nanofitoplancton está compuesta en su mayor parte por fitoplancton > 50µm (Ortega-Mayagoitia *et al.*, 2010).

Este posible aumento en la salinidad del lago no es mero ejercicio intelectual, ya que el lago ha tendido a disminuir su nivel de agua en los últimos años, al igual que los otros lagos de la Cuenca Oriental, decremento que ha ido acompañado del ligero aumento en su salinidad: de acuerdo con los lugareños, hasta hace 40 años aproximadamente La Preciosa era un lago de agua dulce.

Como se mencionó en la primera parte de este trabajo, la dinámica y estructura de la comunidad de fitoplancton está regulada por factores físico-químicos y biológicos, dentro de los cuales se encuentra el efecto directo e indirecto del zooplancton. En este caso, es posible que los cambios en la biomasa de las especies fitoplanctónicas observados a nivel natural sean debidos, al efecto de la presencia del zooplancton, entre otros factores (i.e. en la estratificación plena se observaron hongos en el perímetro del mucílago de varias especies de *Oocystis*).

6.4 Perspectivas futuras

En primera instancia, es necesario seguir con la realización de estudios ecológicos de este tipo en lagos tropicales, para tener una idea general de la dinámica que tienen las comunidades planctónicas en estos sistemas, puesto que el plancton que se encuentra en ellos es diferente al que se encuentra en lagos templados, de donde proviene la mayor parte de la literatura acerca de estos rubros. En los lagos tropicales dominan especies de fitoplancton con envolturas mucilaginosas y el zooplancton es de menor talla (Fernando 1980; Sarma *et al*., 2005) por lo que sus implicaciones ecológicas deben ser diferentes.

Si bien este trabajo da una idea general del efecto que tiene el zooplancton sobre el fitoplancton, es necesario diseñar experimentos que permitan discernir el mecanismo de estos efectos (reciclaje de nutrientes, depredación) así como la dinámica, estrategias adaptativas y efectos selectivos que tiene el ambiente sobre el fitoplancton, y que pueden estar actuando a lo largo de las etapas hidrodinámicas del lago. Así pues, también resulta interesante el desarrollo de experimentos encaminados al estudio del zooplancton del lago La Preciosa como potencial productor de respuestas inducidas en el fitoplancton que habita en él.

Como parte del proyecto general dentro del cual se inserta esta investigación, se tiene planeado realizar un experimento de este tipo en otro lago cercano perteneciente a la Cuenca Oriental (Atexcac), cuya patrón hidrodinámico y estatus trófico es similar, pero que posee características de salinidad y zooplancton diferentes, con el objeto de comparar el efecto que tienen copépodos y cladóceros sobre el fitoplancton en lagos con diferentes gradientes de salinidad. Puesto que se considera que los lagos de la Cuenca Oriental se encuentran en un proceso de salinización, la integración de los resultados de este trabajo con otras investigaciones, permitirán predecir el comportamiento de las comunidades de plancton de estos lagos. Además, dará una idea general del impacto que tienen las especies de zooplancton tropicales (que regularmente son más pequeñas que las especies de sistemas templados) sobre la comunidad fitoplanctónica.

7. CONCLUSIONES

La composición del plancton en La Preciosa es una mezcla de especies de agua dulce y de afinidad salobre. Su composición específica cambia poco a lo largo del año, como se ha observado en otros lagos vecinos.

Leptodiaptomus cf. *sicilis* y *Ceriodaphnia lacustris* tuvieron efectos diferenciales sobre la composición específica, estructura de tamaños y biomasa total del fitoplancton.

El principal efecto de *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* fue reducir la biomasa de las distintas categorías específicas y de tamaño, lo cual se reflejó en un efecto global negativo sobre la biomasa fotosintética. Por lo tanto, el principal mecanismo de acción del copépodo fue a través del consumo de fitoplancton.

El efecto más notorio de *Ceriodaphnia* fue un incremento en la biomasa de especies y fracciones de tamaño, lo cual se atribuye a un fuerte impacto del reciclamiento de nutrientes por parte de este microcrustáceo.

Los efectos de los microcrustáceos sobre la biomasa algal pueden cambiar dependiendo de las condiciones ambientales a lo largo del año.

Ambos microcrustáceos produjeron un aumento en el tamaño promedio de los individuos de algunas especies debido a la alimentación selectiva.

La producción de mucílago por lo general se incrementó en presencia del zooplancton, lo cual demuestra que este puede actuar como un mecanismo de defensa ante la depredación.

LITERATURA CITADA

Adrian, R. y B. Schneider-Olt. 1999. Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake. *J. Plankton Res*. 21:2175–2190.

Agawin, N.S.R., C. M. Duarte y S. Agustí. 2000. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnol. Oceanogr*. 45(3): 591-600.

Álvarez, J. 1949. Contribución al conocimiento de los peces de la región de Los Llanos, Estado de Puebla (México). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol*. 69: 81-107.

Armienta, M.A., G. Vilaclara, S. De la Cruz-Reyna, S. Ramos, N. Ceniceros, O. Cruz, A. Aguayo y F. Arcega-Cabrera. 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes**.** *J. Volcanol. Geoth. Res*. 178: 249- 258

Arredondo, F. J. L., L.E. Borrego, D. R. M. Castillo y L. M. A. Valladolid. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la Cuenca Oriental, Puebla, México. *Biótica* 8: 37-47.

Arredondo, F. J. L. 2002. Los axalapascos de la cuenca Oriental, Puebla. En: De la Lanza Espino, G. y C. J. L. García (eds.) *Lagos y presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo, México D. F. pp 65-87.

Arriaga, C.L., V. Aguilar, J. Alcocer, R. Jiménez, E. Muñoz y E. Vázquez (coords). 1998. Regiones hidrológicas prioritarias: fichas técnicas y mapa (1: 4,000,000). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 142 pp.

Båmstedt, U., D. J. Gifford, X. Irigoien, A. Atkinson y M. Roman. 2000. Feeding. En: Harris, R.P., P.H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal y M. Huntley. (eds.) *Zooplankton methodology manual*. Elsevier Academic Press. pp 297-380.

Barrera-Moreno, O. 2010. Análisis de las poblaciones de los copépodos *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* (Copepoda Calanoida) en los lagos de la Cuenca Oriental, México. Tesis de Maestría. Maestría en Ciencias el Mar y Limnología, UNAM. México. 66 pp.

Becker, C., H. Feuchtmayr, D. Brepohl, B. Santer y M. Boersma. 2004. Differential impacts on copepods and cladocerans on lake seston, and resulting effects on zooplankton growth. *Hydrobiologia* 526: 197- 207.

Bergkvist, J., E. Selander y H. Pavia. 2008. Induction of toxin production in dinoflagellates: the grazer makes a difference. *Oecologia* 156: 147-154.

Brendelberger, H., M. Herbeck, H. Lang y W. Lampert. 1986. Daphnia's filters are not solid walls. *Arch. Hydrobiol*. 107:197–202.

Burns, C. W. 1968. The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr*. 13 (4): 675-678

Burns, C. W. y M. Schallenberg. 1996. Relative impact of copepods, cladocerans and nutrients on the microbial food web of a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.* 18:683-741.

Burns, C. W. y M. Schallenberg. 2001. Calanoid copepods versus cladocerans: consumer effects on protozoa in lakes of different trophic status. *Limnol Oceanogr*. 46(6): 1558- 1565

Butler, N. M., C.A. Suttle y W.E. Neill. 1989. Discrimination by freshwater zooplankton between single algal cells differing in nutritional status. *Oecologia* 78: 368-372.

Canter, H. M. 1979. Fungal and protozoan parasites and their importance in the ecology of phytoplankton. *Rep. Fresh. Biol. Assoc*. 47: 43-50.

Canter, H.M. y G.H.M. Jaworski. 1980. The effect of light and darkness upon infection of *Asterionella formosa* Hassall by the chytrid *Rhizophydium planktonicum* Canter emend. *Ann. Bot.* 84: 515-531.

Conde-Porcuna, J.M.; E. Ramos-Rodríguez y R. Morales Baquero. 2004. El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lénticos. *Ecosistemas* 13(2): 23-29.

Cotner, J. B. y R.G. Wetzel. 1992. Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorous compounds by phytoplankton and bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr*. 37 (2): 232-243.

Cotonnec, G.; C. Brunet, B. Sautor y G. Thoumelin. 2001. Nutritive value and selection of food particles by copepods during a spring bloom of *Phaeocystis* sp. in the English Channel, as determined by pigment and fatty acid analyses. *J. Plankton Res*. 23: 693-703.

DeMott, W.1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia*

69: 334-340.

Dodson, S. y D. G. Frey. 2001. Cladocera and other branchiopoda. En: Thorp J. H. y A. P. Covich (eds.) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates***.** Academic Press. San Diego. pp 849-913.

Elser, J. J. y J. Urabe. 1999. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology* 80:735–751.

Fernando, C.H. 1980. Th especies and size composition of tropical freshwater zooplancton with special referente to the oriental region (South East Asia) *Int. Rev. Ges. Hydrobio.* 65(3): 411- 426.

Fernando, C., J. Paggi y R. Rajapaksa. 1987. *Daphnia* in tropical lowlands. En Peters R. y R. De Bernardi (eds.) *Daphnia. Mem. Ist. Ital. Idrobiol*. 45: 107-141.

Foy, R.H., C.E. Gibson y R.V. Smith. 1976. The influence of daylength, light intensity and temperature on the growth rates of planktonik blue-green algae. *Br. Phycol. J.* 11: 151-163

Foy, R. H. 1983. Interaction of temperature and light on the growth rates of two planktonic *Oscillatoria* species under a short photoperiod regime. *Br. Phycol. J.* 18: 267- 273.

García, M.E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. Larios. México. 252 pp.

Gasca, D. A. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos cráter de la Cuenca Oriental, Puebla-Tlaxcala. INAH, México, *Colección Científica Prehistoria*, num. 98, 57 pp.

Gliwicz, Z.M. 1980. Filtering rates, food size selection, and feeding rates in cladocerans-Another aspect of interespecific competition in filter feeding zooplankton. En: Kerfoot W.C. (ed.) *Evolution and ecology of zooplankton communities*: University Press of New England, Hanover, New Hampshire. pp 282-291

Grzesiuk, M. y A. Mikulski. 2006. The effect of salinity on freshwater crustaceans. *Pol. J. Ecol*. 54: 669-674.

Hessen, D.O. 1985. Filtering structures and particle size selection in coexisting Cladocera. *Oecologia* 66(3): 368-372

Hessen, D.O. 1997. Stoichiometry in food webs: Lotka revisited. *Oikos* 79(1): 195-200

Hillebrand, H., C.D. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollingher y T. Zohary. 1999. Biovolume

calculation for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.*, 35:403-424.

Juárez, B.D. 2005. Registro de cambios paleoambientales en sedimentos del lago La Preciosa, Puebla con base en el estudio de ostrácodos. Tesis de Maestría. Maestría en Ciencias el Mar y Limnología, UNAM. México. 68pp

Kagami, M., T. Yoshida, T. B. Gurung, y J. Urabe. 2002. Direct and indirect effects of zooplankton on algal composition in *in situ* grazing experiments. *Oecologia* 133: 356-363.

Keating, K.I. 1977. Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in eutrophic lake. *Science* 196 :885-887

Klaveness, D. 1988. Ecology of the Cryptomonadida: a first review. En: Sandgren, C. D. *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. pp 105-133.

Knoechel, R. I. y J. Kalff. 1975. Algal sedimentation: the cause of a diatom-blue green succession. *Ver. Int. Ver. Limnol.* 19(2): 745-754.

Kurmayer, R. y F. Jüttner. 1999. Estrategies for the co-existence of zooplankton with the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in Lake Zürich. *J. Plankton Res.* 21(4): 659-683.

Lampert, W., K.O. Rothhaupt y E. Von Elert. 1994. Chemical induction of colony formation in a green alga (*Scendesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*) *Limnol. Oceanogr.* 39(7): 1543- 1550.

Lampert, W. 2006. *Daphnia*: model herbivore, predator and prey. *Pol. J. Ecol.* 54 (4): 607-620.

Lampert, W. y U. Sommer. 2007. *Limnoecology.* Oxford University Press, Oxford. 324 pp.

Larocque, I., A. Mazumder y M. Proulx. 1996. Sedimentation of algae: relationships with biomass and size distribution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*. 53: 1133-1142.

Lehman, J. T. 1980. Nutrient recycling as an interface between algae and grazers in freshwater communities. En Kerfoot W.C. (ed.) *Evolution and ecology of zooplankton communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire. pp 282-291.

Lehman, J. T. y C. D. Sandgren. 1985. Species-specific rates of growth and grazing loss

among freshwater algae. *Limnol. Oceanogr*. 30 (1): 34- 46.

Lehman, J.T. 1988. Selective herbivory and its role in the evolution of phytoplankton growth strategies. En: Sandgren, C.D. (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. pp 369-387.

Levitan, C. 1987. Formal stability analysis of a planktonic freshwater community. En Kerfoot W.C. (ed.). *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire. pp 71-100.

Lund, J.W.G., C. Kipling y E.D. Cren. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11(2):143-170.

Lürling, M. y E. Van Donk. 1997. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by infochemicals released in situ from zooplancton grazers. *Limnol. Oceanogr.* 42(4): 783- 788

Lürling, M., y E. Van Donk. 2000. Grazer-induced colony formation in *Scenedesmus*: are there costs to being colonial? *Oikos* 88: 111- 118.

Lürling, M. 2003. The effect of substances from different zooplankton species and fish on the induction of defensive morphology in the green alga *Scenedesmus obliquus*. *J. Plankton Res*. 25: 979-989.

Margalef, R. 1983. *Limnología.* Omega. Barcelona. 1010 pp.

Margalef, R. 1997. Our Biosphere. En: Kinne, O. (ed.) *Excellence in Ecology Book 10.* Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, XIX 194pp.

McNaught, D.C., D. Griesmer y M. Kennedy. 1980. Resource characteristics modifying selective grazing by copepods. En: Kerfoot W.C. (ed.) *Evolution and ecology of zooplankton communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire. pp 292-298.

Monakov, A. V. 2003. Feeding of freshwater invertebrates. Kenobi productions. Bélgica. 295 pp.

Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M. R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.

Ordoñez, E.1906. Los xalapascos del Estado de Puebla. *Paregones Inst. Geol. Mex*. 1(8):

348-405.

Ortega-Mayagoitia, E., Ciros-Pérez, J. y Sánchez-Martínez, M. 2010. A story of famine in the pelagic realm: temporal and spatial patterns of food limitation in rotifers from an oligotrophic, tropical lake. *J. Plankton Res.* (en revisión).

Padisák, J. 2004. Phytoplankton. En O'Sullivan, P.E. y C.S. Reynolds. *The lakes handbook. Volumen 1, Limnology and Limnetic Ecology.* Malden Massachusetts, Blackwell Science, pp 251- 308.

Pollingher, U. 1988. Freshwater armored dinoflagellates: growth, reproduction strategies and population dynamics. En: Sandgren, C. D. *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press. pp 134-174.

Porter, K.G.1976. Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton. *Science* 192:1332- 1334.

Porter, K.G.1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *Am. Sci.* 65:159-170

Ramírez, G. P y R. A. Novelo. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos cráter del Estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. Mex*. 46: 75-88.

Ramírez-García, P. y F. Vázquez-Gutiérrez. 1989. Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos cráter del estado de puebla. *An. Inst. Cien. Mar Limn*. 22 pp.

Reyes, C.M. 1979. Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. *Inst. Nal. Antrop. Hist. Méx.* 62 pp

Reynolds, C.S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Hol. Ecol.* 3(3): 141- 159.

Reynolds, C.S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge. 384 pp.

Reynolds, C.S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. En: Sandgren, C.D. (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. pp 388-431.

Riolobos, P., M. Álvarez Cobelas, C. Rojo, M.A. Rodrigo, E. Ortega Mayagoitia y S. Cirujano. 2002. *Técnicas habituales de análisis físicos, químicos y biológicos del*

Grupo de Investigación del Agua. Real Jardín Botánico, CSIC; Estudios Europeos del Medio Ambiente, S.L. y Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC. Madrid. 80 pp.

Rodríguez Ramírez A. 2002. Aspectos paleolimnológicos de la historia reciente del lago La Preciosa, Puebla. Tesis de Maestría. Maestría en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México. 75 pp.

Rojo, C., M. Segura, M. A. Rodrigo y G. Salazar. 2009. Factors controlling the colonial structure of *Pediastrum tetras* (Chlorophyceae). *Hydrobiologia* 617:143-155.

Rott, E.1981. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schweiz Z. Hydrol.* 43:34-62.

Sarma, S.S.S., S. Nandini y R.D. Gulati. 2005. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia* 542: 315-333.

Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert y A. Duncan. 1986. The PEG model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Arch. Hydrobiol*. 106: 433-471.

Sommer, U., F. Sommer, B. Santer, C. Jamieson, M. Boersma, C. Becker y T. Hansen. 2001. Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. *Ecol. Lett.* 4:545-550.

Sommer, U. y H. Stibor. 2002. Copepoda, Cladocera, Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecol. Res*. 17:161-174

Sommer, U., F. Sommer, B. Santer, E. Zöllner, K. Jürgens, C. Jamieson, M. Boersma y K. Gocke. 2003. *Daphnia* versus copepod impact on summer phytoplankton: functional compensation at both trophic levels. *Oecologia* 135:639–647

Sommer, U. y F. Sommer. 2006.Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia* 147: 183-194.

Sommer, U. 2008. Trophic cascades in marine and freshwater plankton. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 93: 506-516.

Sterner, R.W. 1986. Herbívores' direct and indirect effects on algal populations. *Science* 231: 605- 607.

Sun, J. y D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J. Plankton Res.* 25: 1331-1346.

Tilman, D. 1977. Resource competition between plankton algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58(2): 338-348.

Tollrian, R. y C.D. Harvell. (eds). 1999. The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press. 383 pp

Turner, J.T., R.R. Hopcroft, J.A. Lincoln, C.S. Huestis, P.A. Tester y J.C. Roff. 1998. Zooplankton feeding ecology: Grazing by marine copepods and cladocerans upon phytoplankton and *Cyanobacteria* from Kingston Harbour, Jamaica. *Mar. Ecol.* 19(3): 195-208

Urabe, J. 1993. N y P cycling coupled by grazers activities: food quality and nutrient release by zooplankton. *Ecology* 74(8): 2337- 2350.

Van der Stap, I., M. Vos, R. Tollrian y W.M. Mooij. 2008. Inducible defenses, competition and shared predation in planktonic food chains. *Oecologia* 157: 697-705.

Vanderploeg, H. y G. Paffenhöfer. 1985. Modes of algal capture by the freshwater copepod *Diaptomus sicilis* and their relation to food size selection. *Limnol. Oceanogr.* 30(4): 871 – 885.

Vanderploeg, H., G. Paffenhöfer y J. R. Liebig. 1988. *Diaptomus* Vs. net phytoplankton: effects of algal size and morphology on selectivity and behaviorally flexible, herbivorous copepod. *Bull. Mar. Sci.* 43(3): 377-394.

Van Donk, E., M. Lurling, D.O. Hessen y G.M. Lokhorst. 1997. Altered cell wall morphology in nutrient-deficient phytoplankton and its impact on grazers. *Limnol. Oceanogr.* 42:357–364

Van Donk, E., M. Lürling y W. Lampert. 1999. Consumer induced changes in phytoplankton: inducibility, costs, benefits, and the impact on grazers. En: Tollrian, R. y C.D. Harvell (eds). *The ecology and evolution on inducible defenses.* Princeton University Press, Princeton. pp 89-103.

Vanni, M. J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 33: 341-370

Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description basic chemistry of crater–lakes in Puebla State, Mexico. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 25:435- 440.

Wall, D. y F. Briand. 1979. Response of lake phytoplankton communities to *in situ* manipulations of light intensity and colour. *J. Plankton Res.* 1(1):103-112.

Wehr, J. y R. Sheath. 2003. *Freshwater algae of North America*. Academic Press. 918 pp

Wetzel, R. 2001. *Limnology, Lake and River Ecosystems.* Academic Press, San Diego. 1006 pp

Williamson, C. E. y Reid, J. W. 2001. Copepoda. En: Thorp J. H. y Covich A. P. (eds.) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates.* Academic Press. San Diego. pp 915-954.

Wiltshire, K. H. y W. Lampert. 1999. Urea excretion by Daphnia: A colony-inducing factor in *Scenedesmus? Limnol. Oceanogr*. 44(8):1894-1903

Zar, J. 1999. Biostatistical analysis. 4a edición. Prentice Hall. New Jersey, EEUU. 663 pp.

ANEXOS

ANEXO I. Biomasa por especies

		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
MEZCLA						
Chaetoceros	Inter-grupos	824.07	3	274.69	0.632	0.609
	Intra-grupos	4774.11	11	434.01		
	Total	5598.19	14			
Cyclotella	Inter-grupos	232.11	3	77.37	7.704	0.004
	Intra-grupos	110.45	11	10.04		
	Total	342.57	14			
P. lacustris	Inter-grupos	539.87	3	179.95	11.917	0.000
	Intra-grupos	166.11	11	15.10		
	Total	705.98	14			
Campylomonas	Inter-grupos	2.977	3	0.99	8.741	0.002
	Intra-grupos	1.248	11	0.11		
	Total	4.22	14			
G. cf. alsius	Inter-grupos	964.98	3	321.66	0.931	0.458
	Intra-grupos	3800.09	11	345.46		
	Total	4765.07	14			
Cosmarium	Inter-grupos	4.47	3	1.492	0.404	0.752
	Intra-grupos	40.56	11	3.687		
	Total	45.04	14			
Elakatothrix	Inter-grupos	2.01	3	0.672	0.857	0.491
	Intra-grupos	8.62	11	0.784		
	Total	10.64	14			
Kirchneriella	Inter-grupos	16.24	3	5.41	3.27	0.062
	Intra-grupos	18.21	11	1.65		
	Total	34.45	14			
Oocystis sp.1	Inter-grupos	5.09	3	1.69	1.20	0.352
	Intra-grupos	15.49	11	1.40		
	Total	20.59	14			
Oocystis sp.2	Inter-grupos	11.27	3	3.75	2.38	0.124
	Intra-grupos	17.32	11	1.57		
	Total	28.59	14			
Oocystis parva	Inter-grupos	586.51	3	195.50	5.41	0.016
	Intra-grupos	99.87	11	9.07		
	Total	686.39	14			
Oocystis submarina	Inter-grupos	2.882	3	0.960	1.993	0.173
	Intra-grupos	5.302	11	0.482		
	Total	8.184	14			
Pediastrum	Inter-grupos	1.846	3	0.615	0.981	0.436
	Intra-grupos	6.89	11	0.626		
	Total	8.74	14			
Tetrastrum	Inter-grupos	15.10	3	5.033	0.483	0.700
	Intra-grupos	114.51	11	10.410		
	Total	129.61	14			

INICIO DE ESTRATIFICACIÓN						
Chaetoceros spp.	Inter-grupos	178.98	3	59.66	0.268	0.848
	Intra-grupos	2676.07	12	223.01		
	Total	2855.05	15			
Cyclotella spp.*	Inter-grupos	1.30	3	0.43	1.108	0.384
	Intra-grupos	4.70	12	0.39		
	Total	6.00	15			
Campylomonas	Inter-grupos	2.93	3	0.98	0.624	0.613
	Intra-grupos	18.81	12	1.57		
	Total	21.75	15			
P. lacustris	Inter-grupos	66.87	3	22.29	1.048	0.407
	Intra-grupos	255.15	12	21.26		
	Total	322.01	15			
Chlamydomonas	Inter-grupos	18.27	3	6.09	0.707	0.566
sp.1	Intra-grupos	103.30	12	8.61		
	Total	121.57	15			
Chlamydomonas	Inter-grupos	1.35	3	0.45	0.519	0.677
sp.1	Intra-grupos	10.38	12	0.87		
	Total	11.73	15			
G. cf. *alsius*	Inter-grupos	8.63	3	2.88	0.157	0.923
	Intra-grupos	220.04	12	18.34		
	Total	228.67	15			
Cosmarium spp	Inter-grupos	12.98	3	4.33	0.465	0.712
	Intra-grupos	111.71	12	9.31		
	Total	124.69	15			
Elakatothrix spp	Inter-grupos	1.03	3	0.343	2.953	0.032
	Intra-grupos	36. 77	12	0.116		
	Total	37. 80	15			
Kirchneriella	Inter-grupos	0.80	3	0.27	0.368	0.778
	Intra-grupos	8.75	12	0.73		
	Total	9.56	15			
Oocystis sp.1	Inter-grupos	26.41	3	8.80	4.411	0.026
	Intra-grupos	23.95	12	2.00		
	Total	50.36	15			
Oocystis sp.2	Inter-grupos	13.11	3	4.37	0.235	0.870
	Intra-grupos	222.85	12	18.57		
	Total	235.97	15			
*Oocystis parva**	Inter-grupos	135.26	3	45.09	0.206	0.890
	Intra-grupos	2626.76	12	218.90		
	Total	2762.02	15			
O. submarina	Inter-grupos	0.12	3	0.04	0.268	0.847
	Intra-grupos	1.73	12	0.14		
	Total	1.85	15			
Tetrastrum	Inter-grupos	27.09	3	9.03	0.039	0.989
	Intra-grupos	2759.92	12	229.99		
	Total	2787.01	15	0.00		
	Intra-grupos	3013979.91	12	251164.99		
	Total	3356201.44	15			

		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
ESTRATIFICACIÓN PLENA						
Planktolyngbya tallingii	Inter-grupos	0.006	3	0.0009	0.002	0.003
	Intra-grupos	0.129	12	0.0037		
	Total	0.135	15			
Chaetoceros spp.	Inter-grupos	137.7939	3	45.9313	1.4348	0.281
	Intra-grupos	384.1365	12	32.0114		
	Total	521.9304	15			
Campylomonas	Inter-grupos	0.4432	3	0.1477	188.327	0.000
	Intra-grupos	0.0094	12	0.0008		
	Total	0.4526	15			
P. lacustris	Inter-grupos	1.8502	3	0.6167	5.9418	0.010
	Intra-grupos	1.2455	12	0.1038		
	Total	3.0957	15			
G. cf. *alsius*	Inter-grupos	253.0103	3	84.3368	0.5504	0.657
	Intra-grupos	1838.7435	12	153.2286		
	Total	2091.7538	15			
Cosmarium	Inter-grupos	39.6071	3	13.2024	0.7496	0.543
	Intra-grupos	211.3537	12	17.6128		
	Total	250.9608	15			
Elakatothrix	Inter-grupos	6.3153	3	2.1051	0.6836	0.579
	Intra-grupos	36.9553	12	3.0796		
	Total	43.2706	15			
Kirchneriella	Inter-grupos	27.4903	3	9.1634	3.3235	0.056
	Intra-grupos	33.0864	12	2.7572		
	Total	60.5767	15			
Oocystis sp.1	Inter-grupos	0.8924	3	0.2975	0.1203	0.946
	Intra-grupos	29.6842	12	2.4737		
	Total	30.5766	15			
Oocystis sp.1	Inter-grupos	10.0887	3	3.3629	0.8571	0.489
	Intra-grupos	47.0846	12	3.9237		
	Total	57.1734	15			
O. parva	Inter-grupos	6.6860	3	2.2287	0.1236	0.944
	Intra-grupos	216.3533	12	18.0294		
	Total	223.0393	15			
O. submarina	Inter-grupos	6.23	3	2.073	3.637	0.013
	Intra-grupos	180.56	12	0.571		
	Total	186.79	15			
Tetrastrum	Inter-grupos	42.6191	3	14.2064	2.8813	0.079
	Intra-grupos	59.1663	12	4.9305		
	Total	101.7855	15			
Peridinium	Inter-grupos	3270.4633	3	1090.1544	5.9974	0.009
	Intra-grupos	2181.2492	12	181.7708		
	Total	5451.7126	15			
* Variables con transformación de datos (ln)						

MEZCLA Promedio y desviación estándar de la biomasa ((µg/L) de las especies por tratamiento experimental en las tres etapas.

Tratamiento /especies	*Cyclotella* sp.	*Chaetoceros* spp.	*Campylomonas*	*P. lacustris*	*Cosmarium*	*Elakatothrix*	*Kirchneriella*
Control	8 ± 4.0	113 ± 23.5	2 ± 0.3	21 ± 6.9	7 ± 1.6	5 ± 1.3	11 ± 1.4
Copépodos	15 ± 4.3	103 ± 25.3	1 ± 0.2	9 ± 2.3	7 ± 2.0	5 ± 0.9	9 ± 1.6
Cladóceros	15 ± 1.3	91 ± 14.5	2 ± 0.6	18 ± 0.1	6 ± 1.2	5 ± 0.4	9 ± 0.9
Mixto	18 ± 1.0	104 ± 16.1	1 ± 0.2	9 ± 1.6	6 ± 2.4	4 ± 0.3	8 ± 0.8
	Gloeococcus	*Oocystis* sp.1	*Oocystis* sp.2	*O. parva*	*O. submarina*	*Pediastrum*	*Tetrastrum*
Control	103 ±24.6	5 ± 0.9	4 ± 1.8	50 ± 2.4	2 ± 1.0	1 ± 1.1	13 ± 4.2
Copépodos	88 ± 8.6	5 ± 1.3	2 ± 0.8	36 ± 1.2	1 ± 0.2	1 ± 0.7	14 ± 1.0
Cladóceros	104 ±21.3	5 ± 1.7	2 ± 1.4	34 ± 6.0	1 ± 0.8	1 ± 0.2	15 ± 2.4
Mixto	87 ± 16.6	6 ± 0.7	2 ± 0.5	37 ± 1.4	1 ± 0.5	2 ± 0.6	16 ± 3.9
INICIO DE ESTRATIFICACIÓN							
	Chaetoceros	*Campylomonas*	*P. lacustris*	*C.*sp.1	*C.* sp.2	*Cosmarium*	*Elakatothrix*
Control	63 ± 23.8	4 ± 2.1	11 ± 5.1	5 ± 3.1	1 ± 0.6	5 ± 3.0	4 ± 1.1
Copépodos	54 ± 10.1	3 ± 0.8	6 ±1.7	2 ± 1.6	1 ± 0.6	7 ± 3.0	5 ± 1.3
Cladóceros	58 ± 12.9	3 ± 0.3	10 ± 6.4	4 ±4.2	2 ± 1.1	6 ± 1.8	4 ± 1.3
Mixto	57 ± 7.4	3 ± 1.2	8 ± 3.9	3 ± 2.1	2 ± 1.3	7 ± 3.9	4 ± 0.8
	Gloeococcu	*Kirchneriella*	*Oocystis* sp.1	*Oocystis* sp.2	*O. parva*	*O. submarina*	*Tetrastrum*
Control	10 ± 6.4	2 ± 0.9	3 ± 1.0	24 ± 6.2	36 ± 16.6	0.2 ± 0.3	40 ± 4.9
Copépodos	8 ± 2.6	2 ± 0.8	6 ± 2.4	24 ± 2.9	42 ± 7.6	0.2 ± 0.3	40 ± 8.8
Cladóceros	8 ± 4.5	2 ± 0.9	3 ± 0.5	25 ± 3.2	35 ±21.9	0.4 ± 0.4	42 ±27.0
Mixto	10 ± 2.4	2 ± 0.7	3 ± 0.9	27 ± 4.1	41 ± 7.7	0.4 ± 0.5	38 ± 9.0
ESTRATIFICACIÓN PLENA							
	P. tallingii	*Chaetoceros*	*Campylomona*	*P. lacustris*	*Cosmarium*	*Elakatothrix*	*G. alsius*
Control	0.06 ± 0.02	31 ± 5.6	0.2 ± 0.01	1 ± 0.4	28 ± 0.4	6 ± 2.4	53 ± 7.4
Copépodos	0.06 ± 0.02	23 ± 2.8	0.5 ± 0.04	0.2 ± 0.2	26 ± 5.3	6 ± 1.6	51 ± 7.9
Cladóceros	0.06 ± 0.02	28 ± 6.2	0.5 ± 0.03	0.6 ± 0.4	27 ± 5.3	6 ± 1.8	60 ± 19.8
Mixto	0.05 ± 0.02	28 ± 7.7	0.2 ± 0.02	0.5 ± 0.2	24 ± 3.7	5 ± 0.9	51 ± 10.1
	Kirchneriella	*Oocystis* sp.1	*Oocystis* sp.2	*O. parva*	*O. submarina*	*Peridinium*	*Tetrastrum*
Control	16 ± 2.0	4 ± 1.9	21 ± 1.8	38 ± 3.1	1 ± 0.7	36 ± 11.0	8 ± 2.3
Copépodos	14 ± 0.7	4 ± 0.7	19 ± 1.6	37 ± 1.4	1 ± 0.9	25 ± 3.0	8 ± 2.6
Cladóceros	16 ± 2.1	5 ± 0.3	20 ± 2.3	37 ± 4.9	2 ± 0.7	64 ± 19.5	11 ± 2.5
Mixto	14 ± 1.3	5 ± 2.3	19 ± 2.2	36 ± 6.1	1 ± 0.6	47 ± 14.6	7 ± 1.3

ANEXO II. Estructura de tamaños

Promedio y desviación estándar de la biomasa (µg/L) de fitoplancton por categorías de tamaño.

MEZCLA							
	6 -10µm	**11 - 15µm**	**16 - 20µm**	**21-25µm**	**26 - 32µm**	**>55µm**	
Control	49 ± 7.9	18 ± 4.3	100 ± 2.8	7 ± 1.2	56 ± 14.8	114 ± 22.5	
Copépodos	37 ± 1.7	12 ± 2.5	93 ± 6.5	6 ± 0.6	43 ± 7.4	104 ± 24.8	
Cladóceros	44 ± 0.1	14 ± 0.1	100 ± 9.0	5 ± 0.9	51 ± 14.3	92 ± 14.5	
Mixto	35 ± 5.7	14 ± 3.1	97 ± 4.7	5 ± 0.7	45 ± 12.6	105 ± 15.8	
INICIO DE ESTRATIFICACIÓN							
	5-10µm	**11 - 15µm**	**16 - 20µm**	**21-25µm**	**26 - 32µm**	**>106µm**	
	48 ± 14.8	44 ± 5.7	47 ± 12.6	6 ± 2.0	3 ± 1.0	67 ± 14.5	
ESTRATIFICACIÓN PLENA							
	6 -10µm	**11 - 15µm**	**16 - 20µm**	**26 -30µm**	**31 – 35µm**	**36 - 41µm**	**>64µm**
Control	48 ± 6.1	28 ± 5.1	82 ± 6.2	14 ± 2.9	5 ± 1.9	36 ± 11.1	34 ± 6.2
podos	44 ± 1.9	23 ± 4.5	82 ±11.3	13 ± 5.1	5 ± 1.3	25 ± 3.0	26 ± 3.8
Cladóceros	55 ± 3.7	25 ± 4.5	82 ±17.9	19 ± 7.4	5 ± 1.7	64 ± 19.5	31 ± 6.7
Mixto	43 ± 6.2	24 ± 5.5	75 ±11.6	15 ± 6.6	4 ± 0.9	47 ± 14.6	30 ± 7.0

Prueba de Kruskal-Wallis, para la estructura de tamaños al inicio de la estratificación, 2009.

	5-10 µm	11-15µm	16-20µm	21-25µm	26-32µm	>106µm
Chi-cuadrado	2.32	1.21	.46	5.69	3.19	.59
gl	3	3	3	3	3	3
Sig. asintótica	.509	.750	.927	.128	.362	.897

ANOVA de una vía de la estructura de tamaños, etapas de mezcla y estratificación plena 2009

Categorías de tamaño		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
MEZCLA						
6-10µm	Inter-grupos	509.939	3	169.979	6.337	0.009
	Intra-grupos	295.033	11	26.821		
	Total	804.972	14			
11-15µm	Inter-grupos	80.929	3	26.976	2.866	0.085
	Intra-grupos	103.516	11	9.410		
	Total	184.445	14			
16-20µm	Inter-grupos	133.538	3	44.512	0.576	0.642
	Intra-grupos	849.034	11	77.184		
	Total	982.573	14			
21-25µm	Inter-grupos	12.333	3	4.111	6.043	0.010
	Intra-grupos	7.482	11	0.680		
	Total	19.815	14			
26-32 µm	Inter-grupos	403.392	3	134.464	0.893	0.475
	Intra-grupos	1656.040	11	150.549		
	Total	2059.433	14			
>55 µm	Inter-grupos	820.608	3	273.536	0.661	0.592
	Intra-grupos	4545.793	11	413.253		
	Total	5366.402	14			
ESTRATIFICACIÓN PLENA						
6-10µm	Inter-grupos	355.94	3	118.645	5.081	0.016
	Intra-grupos	280.18	12	23.340		
	Total	636.13	15			
11-15µm	Inter-grupos	49.73	3	16.577	0.682	0.579
	Intra-grupos	291.33	12	24.278		
	Total	341.07	15			
16-20µm	Inter-grupos	125.44	3	41.814	0.267	0.847
	Intra-grupos	1878.50	12	156.542		
	Total	2003.95	15			
26-30µm	Inter-grupos	72.95	3	24.311	0.726	0.555
	Intra-grupos	401.67	12	33.473		
	Total	474.62	15			
31-35µm	Inter-grupos	4.98	3	1.662	0.712	0.563
	Intra-grupos	28.01	12	2.334		
	Total	33.00	15			
36-41µm	Inter-grupos	3305.97	3	1101.992	6.083	0.009
	Intra-grupos	2173.62	12	181.135		
	Total	5479.59	15			
>64µm	Inter-grupos	130.07	3	43.358	1.179	0.358
	Intra-grupos	441.23	12	36.769		
	Total	571.31	15			

ANEXO III. GALD

MEZCLA	Promedio y desviación estándar del GALD en las etapas de experimentación						
Especies Tratamiento	*Cyclotella* sp.	*Chaetoceros* spp.	*Campylomonas*	*P. lacustris*	*Cosmarium*	*Elakatothrix*	*Kirchneriella*
Control	16 ± 2.0	120 ± 8.7	24 ± 3.2	8 ± 0.8	9 ± 0.8	26 ± 4.7	6 ± 0.97
Copépodos	17 ± 2.1	127 ± 11	24 ± 4.5	7 ± 0.6	10 ± 0.9	27 ± 3.7	6 ± 0.83
Cladóceros	17 ± 3.2	119 ± 9.4	26 ± 3.9	7± 0.8	10 ± 0.8	27 ± 4.2	7 ± 0.63
Mixto	14 ± 5.0	121 ± 8.5	25 ± 3.3	7 ± 0.8	10 ± 0.8	28 ± 4.0	6 ± 0.86
	Gloeococcus	*Oocystis* sp.1	*Oocystis* sp.2	*O. parva*	*O. submarina*	*Tetrastrum*	
Control	22 ± 5	15 ± 3.5	11 ± 2.8	17 ± 3.4	19 ± 3.7	11 ± 4.2	
Copépodos	24 ± 5.3	15 ± 2.6	11 ± 2.7	16 ± 3.0	17 ± 2.8	11 ± 3.8	
Cladóceros	24 ± 6.6	16 ± 2.9	11 ± 2.6	17 ± 3.8	17 ± 5.4	12 ± 4.8	
Mixto	24 ± 6.0	15 ± 3.4	11 ± 2.5	17 ± 3.3	19 ± 4.9	13 ± 4.3	
INICIO DE ESTRATIFICACIÓN							
	Chaetoceros	*Campylomonas*	*P. lacustris*	*C.* sp.1	*C.* sp.2	*Cosmarium*	*Elakatothrix*
Control	129 ± 11.0	24 ± 5.4	7 ± 0.6	17 ± 0.6	5 ± 0.6	10 ± 0.9	27 ± 3.7
Copépodos	131 ± 12.6	25 ± 2.6	8 ± 0.9	18 ± 0.9	5 ± 0.7	10 ± 0.7	27 ± 4.3
Cladóceros	130 ± 11.4	24 ± 2.9	8 ± 0.7	18 ± 0.7	5 ± 0.8	10 ± 0.8	27 ± 4.5
Mixto	132 ± 11.8	24 ± 2.7	8 ± 0.7	18 ± 0.7	6 ± 0.9	10 ± 5.3	26 ± 3.9
	Gloeococcu	*Kirchneriella*	*Oocystis* sp.1	*Oocystis* sp.2	*O. parva*	*O. submarina*	*Tetrastrum*
Control	15 ± 3.1	6 ± 0.9	13 ± 2.03	14 ± 3.9	16 ± 2.7	18 ± 3.8	15 ± 5.0
Copépodos	15 ± 2.9	6 ± 0.9	13 ± 2.03	14 ± 3.9	15 ± 3.0	18 ± 2.9	14 ± 4.5
Cladóceros	14 ± 3.2	6 ± 0.8	14 ± 2.08	14 ± 3.7	15 ± 2.9	16 ± 1.7	15 ± 4.5
Mixto	15 ± 3.1	6 ± 0.7	13 ± 2.24	13 ± 3.1	16 ± 2.3	17 ± 3.2	14 ± 4.3
ESTRATIFICACIÓN PLENA							
	Chaetoceros	*Campylomonas*	*P. lacustris*	*Cosmarium*	*Elakatothrix*	*G. alsius*	
Control	119 ± 9.4	25 ± 3.31	7 ± 0.6	10 ± 0.6	31 ± 4.4	22 ± 5.2	
Copépodos	118 ± 9.8	26 ± 2.26	7 ± 0.4	10 ± 0.6	31 ± 4.2	21 ± 4.9	
Cladóceros	121 ± 10.5	27 ± 3.65	7 ± 0.5	10 ± 0.6	31 ± 4.8	22 ± 5.0	
Mixto	120 ± 9.5	34 ± 6.74	7 ± 0.1	10 ± 0.6	31 ± 4.5	22 ± 5.4	
	Kirchneriella	*Oocystis* sp.1	*Oocystis* sp.2	*O. parva*	*O. submarina*	*Peridinium*	*Tetrastrum*
Control	6 ± 0.74	15 ± 2.8	12 ± 3.27	16 ± 2.1	16 ± 2.6	39 ± 6.5	11 ± 3.4
Copépodos	6 ± 0.63	14 ± 2.4	12 ± 3.11	16 ± 2.5	16 ± 2.9	41 ± 5.5	11 ± 3.7
Cladóceros	6 ± 0.67	14 ± 2.5	12 ± 3.36	16 ± 2.6	17 ± 2.4	39 ± 7.7	12 ± 4.3
Mixto	6 ± 0.72	14 ± 2.7	11 ± 2.94	16 ± 2.5	16 ± 2.2	40 ± 6.3	12 ± 4.1

ANOVA de una vía del GALD en la etapa de mezcla

Especies		**Suma de cuadrados**	**gl**	**Media cuadrática**	**F**	**Sig.**
Oocystis parva	Inter-grupos	33.045	3	11.015	.977	.404
	Intra-grupos	3381.209	300	11.271		
	Total	3414.253	303			
*O. submarina**	Inter-grupos	180.349	3	60.116	3.291	.213
	Intra-grupos	5442.888	298	18.265		
	Total	5623.238	301			
Oocystis sp.1*	Inter-grupos	49.711	3	16.570	1.668	.174
	Intra-grupos	2980.614	300	9.935		
	Total	3030.325	303			
Oocystis sp.2	Inter-grupos	23.568	3	7.856	1.098	.350
	Intra-grupos	2145.451	300	7.152		
	Total	2169.019	303			
Gloeococcus cf.* *alsius*	Inter-grupos	108.994	3	36.331	1.130	.337
	Intra-grupos	9642.672	300	32.142		
	Total	9751.666	303			
Elakatothrix spp.	Inter-grupos	58.716	3	19.572	1.124	.339
	Intra-grupos	5222.759	300	17.409		
	Total	5281.476	303			
Chaetoceros spp.	Inter-grupos	793.259	3	264.420	1.324	.266
	Intra-grupos	59893.104	300	199.644		
	Total	60686.363	303			
Kirchneriella spp.	Inter-grupos	25.012	3	8.337	11.574	.000
	Intra-grupos	216.099	300	0.720		
	Total	241.111	303			
Cosmarium spp.	Inter-grupos	5.250	3	1.750	2.217	.086
	Intra-grupos	236.843	300	0.789		
	Total	242.093	303			
Tetrastrum spp.	Inter-grupos	173.786	3	57.929	3.148	.025
	Intra-grupos	5482.995	298	18.399		
	Total	5656.781	301			
Plagioselmis lacustris	Inter-grupos	4.113	3	1.371	2.333	.074
	Intra-grupos	176.325	300	0.588		
	Total	180.438	303			
Campylomonas spp.*	Inter-grupos	131.604	3	43.868	3.115	.270
	Intra-grupos	4225.066	300	14.084		
	Total	4356.670	303			
Cyclotella spp.*	Inter-grupos	378.457	3	126.152	13.134	.100
	Intra-grupos	2881.429	300	9.605		
	Total	3259.886	303			
* Variables con transformación de datos (ln)						

ANOVA de una vía del GALD al inicio de la estratificación

Especies		**Suma de cuadrados**	**gl**	**Media cuadrática**	**F**	**Sig.**
Oocystis parva	Inter-grupos	25.219	3	8.406	1.077	.359
	Intra-grupos	2467.103	316	7.807		
	Total	2492.321	319			
Oocytis sp.1	Inter-grupos	20.967	3	6.989	1.586	.193
	Intra-grupos	1392.634	316	4.407		
	Total	1413.601	319			
Oocystis sp.2	Inter-grupos	83.209	3	27.736	2.046	.107
	Intra-grupos	4283.771	316	13.556		
	Total	4366.980	319			
Gloeococcus cf. *alsius*	Inter-grupos	50.484	3	16.828	1.743	.158
	Intra-grupos	3051.053	316	9.655		
	Total	3101.537	319			
Elakatothrix spp.	Inter-grupos	26.119	3	8.706	.509	.676
	Intra-grupos	5404.996	316	17.104		
	Total	5431.115	319			
Chaetoceros spp.	Inter-grupos	317.739	3	105.913	.770	.511
	Intra-grupos	43459.826	316	137.531		
	Total	43777.564	319			
Kirchneriella spp.	Inter-grupos	1.460	3	.487	.692	.557
	Intra-grupos	222.064	316	.703		
	Total	223.524	319			
Cosmarium spp.	Inter-grupos	24.042	3	8.014	1.040	.375
	Intra-grupos	2434.221	316	7.703		
	Total	2458.263	319			
Tetrastrum spp.	Inter-grupos	53.101	3	17.700	.842	.472
	Intra-grupos	6640.860	316	21.015		
	Total	6693.961	319			
Chlamydomonas sp1.	Inter-grupos	15.159	3	5.053	9.568	.700
	Intra-grupos	166.882	316	.528		
	Total	182.041	319			
*Oocystis submarina**	Inter-grupos	1.067	3	.356	12.394	.490
	Intra-grupos	9.070	316	.029		
	Total	10.137	319			
Chaetoceros spp.*	Inter-grupos	.043	3	.014	1.476	.221
	Intra-grupos	3.035	316	.010		
	Total	3.078	319			
*Plagioselmis lacustris**	Inter-grupos	.017	3	.006	.598	.617
	Intra-grupos	3.025	316	.010		
	Total	3.042	319			
Campylomonas spp.*	Inter-grupos	58.819	3	19.606	27.329	.400
	Intra-grupos	226.704	316	.717		
	Total	285.524	319			
* Variables con transformación de datos (ln)						

ANOVA de una vía del GALD en la estratificación plena

Especies		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
O. parva	Inter-grupos	21.192	3	7.064	1.171	.321
	Intra-grupos	1906.544	316	6.033		
	Total	1927.736	319			
O. submarina	Inter-grupos	92.039	3	30.680	4.672	.003
	Intra-grupos	2074.980	316	6.566		
	Total	2167.020	319			
Oocystis sp.1	Inter-grupos	52.859	3	17.620	2.586	.053
	Intra-grupos	2153.064	316	6.813		
	Total	2205.923	319			
Oocystis sp.2	Inter-grupos	14.217	3	4.739	.469	.704
	Intra-grupos	3194.573	316	10.109		
	Total	3208.789	319			
Gloeococcus	Inter-grupos	54.233	3	18.078	.675	.568
cf. *alsius*	Intra-grupos	8464.503	316	26.786		
	Total	8518.736	319			
Elakatothrix spp.	Inter-grupos	4.742	3	1.581	.078	.972
	Intra-grupos	6394.775	316	20.237		
	Total	6399.517	319			
Chaetoceros	Inter-grupos	2471.298	3	823.766	15.884	.000
spp.	Intra-grupos	16388.111	316	51.861		
	Total	18859.409	319			
Kirchneriella spp.	Inter-grupos	3.532	3	1.177	2.461	.063
	Intra-grupos	151.152	316	.478		
	Total	154.684	319			
Cosmarium spp.	Inter-grupos	.867	3	.289	.698	.554
	Intra-grupos	130.851	316	.414		
	Total	131.718	319			
Tetrastrum spp.	Inter-grupos	24.534	3	8.178	.531	.661
	Intra-grupos	4866.716	316	15.401		
	Total	4891.250	319			
Plagioselmis	Inter-grupos	.037	3	.012	3.471	.016
*lacustris**	Intra-grupos	1.108	316	.004		
	Total	1.145	319			
Campylomonas spp.*	Inter-grupos	3.526	3	1.175	55.750	.000
	Intra-grupos	6.662	316	.021		
	Total	10.187	319			
Peridinium spp.*	Inter-grupos	.180	3	.060	1.774	.152
	Intra-grupos	10.659	316	.034		
	Total	10.838	319			
* Variables con transformación de datos (ln)						

ANEXO IV. Proporción mucílago/biomasa fotosintética

Promedio y desviación estándar de la proporción mucílago/biomasa fotosintética en cada etapa

Media y Desviación Estándar				
Especies	**Tratamientos**	**Mezcla**	**Inicio de estratificación**	**Estratificación plena**
Elakatothrix spp.	Control	18 ± 8.1	2 ± 0.5	14 ± 4.6
	Copépodos	20 ± 5.6	3 ± 0.3	15 ± 6.3
	Cladóceros	17 ± 6.7	2 ± 0.4	14 ± 5.1
	Mixto	21 ± 7.0	3 ± 0.3	15 ± 4.2
Gloeococcus cf. *alsius*	Control	2 ± 0.5	1 ± 0.7	8 ± 5.2
	Copépodos	2 ± 0.5	1 ± 0.7	7 ± 3.9
	Cladóceros	2 ± 0.6	1 ± 0.8	8 ± 3.5
	Mixto	2 ± 0.6	1 ± 0.8	8 ± 3.4
Oocystis sp.1	Control	2 ± 0.5	1 ± 0.6	1 ± 0.4
	Copépodos	2 ± 0.3	1 ± 0.5	1 ± 0.3
	Cladóceros	2 ± 0.4	2 ± 0.6	1 ± 0.5
	Mixto	1 ± 0.6	1 ± 0.4	1 ± 0.4
Oocystis sp.2	Control	26 ± 25.1	3 ± 0.6	19 ± 6.7
	Copépodos	27 ± 20.5	2 ± 0.6	17 ± 5.8
	Cladóceros	20 ± 10.6	3 ± 0.5	18 ± 6.7
	Mixto	23 ± 19.5	2 ± 0.5	18 ± 6.2
O. parva	Control	3 ± 0.5	32 ± 12.5	3 ± 0.6
	Copépodos	3 ± 0.6	30 ± 12.3	3 ± 0.7
	Cladóceros	3 ± 0.6	35 ± 18.1	3 ± 0.6
	Mixto	3 ± 0.4	35 ± 15.0	3 ± 0.7
O. submarina	Control	3 ± 0.5	25 ± 22.5	3 ± 0.4
	Copépodos	3 ± 0.4	22 ± 13.5	3 ± 0.6
	Cladóceros	2 ± 0.5	21 ± 12.9	3 ± 0.4
	Mixto	3 ± 0.6	20 ± 11.7	3 ± 0.5

ANOVA de una vía de la proporción mucílago/biomasa fotosintética en las etapas experimentales.

Especies		**Suma de cuadrados**	**gl**	**Media cuadrática**	**F**	**Sig.**
Mezcla						
*Oocystis parva**	Inter-grupos	.431	3	.144	.535	.658
	Intra-grupos	83.471	311	.268		
	Total	83.902	314			
*O. submarina**	Inter-grupos	2.692	3	.897	2.985	.031
	Intra-grupos	93.511	311	.301		
	Total	96.203	314			
Oocystis sp.1*	Inter-grupos	2.286	3	.762	3.359	.019
	Intra-grupos	70.550	311	.227		
	Total	72.836	314			
Gloeococcus cf. *alsius**	Inter-grupos	2.381	3	.794	2.387	.069
	Intra-grupos	103.392	311	.332		
	Total	105.773	314			

Oocystis sp.2	Inter-grupos	2473.35	3	824.452	1.989	.116
	Intra-grupos	128892.43	311	414.445		
	Total	131365.79	314			
Elakatothrix spp.	Inter-grupos	651.03	3	217.012	4.637	.003
	Intra-grupos	14555.41	311	46.802		
	Total	15206.45	314			
Inicio de estratificación						
Oocystis sp.1*	Inter-grupos	4.057	3	1.352	5.023	.002
	Intra-grupos	85.083	316	0.269		
	Total	89.140	319			
Oocystis sp.2*	Inter-grupos	3.515	3	1.172	3.638	.013
	Intra-grupos	101.771	316	0.322		
	Total	105.287	319			
G. cf. *alsius**	Inter-grupos	13.550	3	4.517	7.555	.000
	Intra-grupos	188.901	316	0.598		
	Total	202.451	319			
Elakatothrix spp.*	Inter-grupos	1.707	3	0.569	4.170	.006
	Intra-grupos	42.437	311	0.136		
	Total	44.144	314			
O. parva	Inter-grupos	1293.968	3	431.323	2.007	.113
	Intra-grupos	67914.807	316	214.920		
	Total	69208.775	319			
O. submarina	Inter-grupos	1237.269	3	412.423	1.663	.175
	Intra-grupos	78382.963	316	248.047		
	Total	79620.231	319			
Estratificación plena						
*O. parva**	Inter-grupos	3.478	3	1.159	2.558	.055
	Intra-grupos	143.224	316	.453		
	Total	146.702	319			
*O. submarina**	Inter-grupos	8.091	3	2.697	10.497	.000
	Intra-grupos	81.192	316	.257		
	Total	89.283	319			
Oocistis sp.1*	Inter-grupos	1.670	3	.557	3.416	.018
	Intra-grupos	51.492	316	.163		
	Total	53.162	319			
Oocystis sp.2	Inter-grupos	145.884	3	48.628	1.195	.312
	Intra-grupos	12862.221	316	40.703		
	Total	13008.105	319			
G. cf. *alsius*	Inter-grupos	101.690	3	33.897	2.059	.106
	Intra-grupos	5201.700	316	16.461		
	Total	5303.390	319			
Elakatothrix spp.	Inter-grupos	31.552	3	10.517	.400	.753
	Intra-grupos	8299.072	316	26.263		
	Total	8330.624	319			
* Variables con transformación de datos (ln)						