

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO



FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Análisis de la composición de los ciliados en
la interfase termoclina y/o oxiclina en lagos cráter
de la Cuenca Oriental, Puebla**

TESIS

Que para obtener el título de

Bióloga

P R E S E N T A:

Ximena Sánchez Medina

Director:

Dr. Miroslav Macek

Los Reyes Iztacala, Estado de México, 2013.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ÍNDICE

TABLA DE FIGURAS.....	IV
LISTA DE TABLAS.....	VIII
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. JUSTIFICACIÓN.....	7
3. HIPÓTESIS.....	7
4. OBJETIVOS.....	8
4.1. OBJETIVO GENERAL.....	8
4.2. OBJETIVOS PARTICULARES.....	8
5. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	9
5.1. LAGO ALCHICHICA.....	10
5.2. LAGO LA PRECIOSA.....	13
6. MATERIAL Y MÉTODOS.....	15
6.1. MUESTREO.....	15
6.2. ANÁLISIS <i>IN SITU</i>	15
6.3. TOMA DE MUESTRAS.....	16
6.4. TINCIÓN.....	16
6.5. TOMA DE IMÁGENES.....	16
6.6. CUANTIFICACIÓN.....	17
6.7. ANÁLISIS DE DATOS.....	17
7. RESULTADOS.....	19
7.1. VARIABLES FISICOQUÍMICAS.....	19
7.2. DETERMINACIÓN TAXONÓMICA.....	24
7.3. BIOMASA DE CILIADOS: MÁXIMOS DE BIOMASA DEL ENSAMBLAJE.....	36
7.4. BOMASA DE CILIADOS: AMBIENTES CON BAJOS NIVELES DE OD.....	42

7.5. PRESAS DE CILIADOS.....	44
7.6. POSIBLES DEPREDADORES DE CILIADOS.....	48
7.7. TRATAMIENTO ESTADÍSTICO.....	48
8. DISCUSIÓN.....	52
8.1. FACTORES ABIÓTICOS: FISICOQUÍMICOS.....	52
8.1.1. FISICOQUÍMICOS RELACIONADOS AL OD Y A LA OXICLINA.....	52
8.2. FACTORES BIÓTICOS.....	53
8.2.1. EL OD EN EL METALIMNION INFLUYE EN LOS CILIADOS HETERÓTROFOS.....	53
8.2.2. EFECTO DE LA ESTRATIFICACIÓN Y EL GRADIENTE DE PARÁMETROS AMBIENTALES EN LA COLUMNA DE AGUA.....	55
8.2.3. LA PAR EN EL METALIMNION CONTROLA A LOS CILIADOS MIXÓTROFOS.....	55
8.2.4. RELACIONES ENTRE LAS POSIBLES PRESAS DE CILIADOS Y LOS CILIADOS.....	57
8.2.5. TRATAMIENTO ESTADÍSTICO.....	58
9. CONCLUSIONES.....	59
10. ANEXO.....	60
10.1.1. REACTIVOS.....	60
10.1.2. TINCIÓN CUANTITATIVA DE PROTARGOL (QPS).....	60
10.1.3. LISTADO TAXONÓMICO.....	61
11. LITERATURA CITADA.....	64

INTRODUCCIÓN

LISTA DE FIGURAS

	p.
Figura 1 Diagrama esquemático del circuito microbiano	4
Figura 2 Batimetría del lago Alchichica (según Filonov <i>et al.</i> , 2006).	15
Figura 3 Batimetría del lago La Preciosa (según Arredondo-Figueroa <i>et al.</i> , 1983).	15
Figura 4 Perfil de porcentaje de PAR menor al 1%. Alchichica. Noviembre 2010.	18
Figura 5 Perfiles de los parámetros fisicoquímicos del Lago Alchichica.	19
Figura 6 Perfiles de los parámetros fisicoquímicos del Lago La Preciosa.	21
Figura 7 Conjunto de parámetros fisicoquímicos correspondientes a cada muestreo en el lago Alchichica.	22
Figura 8 Conjunto de parámetros fisicoquímicos correspondientes a cada muestreo en el lago La Preciosa.	22
Figura 9 Abundancia relativa de los taxa presentes en toda la columna de agua. Alchichica. Noviembre 2010.	24
Figura 10 Abundancia relativa de los taxa presentes en el epilimnion. Alchichica. Noviembre 2010.	24
Figura 11 Abundancia relativa de los taxa presentes en el metalimnion. Alchichica. Noviembre 2010.	25
Figura 12 Abundancia relativa de los taxa presentes en el hipolimnion. Alchichica. Noviembre 2010.	25
Figura 13 Abundancia relativa de los taxa presentes en toda la columna de agua. Alchichica. Diciembre 2007.	25
Figura 14 Abundancia relativa de los taxa presentes en el epilimnion. Alchichica. Diciembre 2007.	26
Figura 15 Abundancia relativa de los taxa presentes en el metalimnion. Alchichica. Diciembre 2007.	26
Figura 16 Abundancia relativa de los taxa presentes en el hipolimnion. Alchichica. Diciembre 2007.	26
Figura 17 <i>Euplotopsis</i> sp. 20/11/2010 30m.	27
Figura 18 <i>Holophrya</i> sp. 20/11/2010 40m.	27
Figura 19 <i>Phialina</i> sp. 20/11/2010 62m.	27
Figura 20 <i>Holophrya</i> sp. 20/11/2010 8.5 m.	27
Figura 21 <i>Actinobolina</i> sp. 20/11/2010 20m.	27
Figura 22 <i>Belonophrya</i> sp. 20/11/2010 31 m.	27
Figura 23 <i>Halteria</i> sp. 20/11/2010 20 m.	28
Figura 24 <i>Cristigera</i> sp. 19/11/2010 20 m.	28
Figura 25 <i>Cyclidium</i> sp. 19/11/2010 32 m.	28

INTRODUCCIÓN

Figura 26	Escuticociliado sp. 2 19/11/2010 33 m.	28
Figura 27	Abundancia relativa de los taxa presentes en toda la columna de agua. La Preciosa. Septiembre 2007.	29
Figura 28	Abundancia relativa de los taxa presentes en el epilimnion. La Preciosa. Septiembre 2007.	29
Figura 29	Abundancia relativa de los taxa presentes en el metalimnion. La Preciosa. Septiembre 2007.	30
Figura 30	Abundancia relativa de los taxa presentes en el hipolimnion. La Preciosa. Septiembre 2007.	30
Figura 31	Abundancia relativa de los taxa presentes en toda la columna de agua. La Preciosa. Noviembre 2007.	30
Figura 32	Abundancia relativa de los taxa presentes en la capa superior de la columna de agua. La Preciosa. Noviembre 2007.	31
Figura 33	Abundancia relativa de los taxa presentes en el hipolimnion. La Preciosa. Noviembre 2007.	31
Figura 34	<i>Euplotes</i> sp. 01/09/2010 19.5 m.	32
Figura 35	<i>Caenomorpha</i> sp. 01/09/2010 23 m.	32
Figura 36	<i>Urotricha</i> sp. 01/09/2010 20.5 m	32
Figura 37	<i>Urotricha</i> sp. 01/09/2010 20.5 m.	32
Figura 38	<i>Cristigera</i> sp. 01/09/2010 24.5 m.	32
Figura 39	<i>Cristigera</i> sp. 01/09/2010 24.5 m.	32
Figura 40	<i>Pelagovorticella natans</i> 19/11/2010 30m.	33
Figura 41	<i>Spirostomum teres</i> 20/11/2010 40m.	33
Figura 42	Escuticociliado sp. 2 19/11/2010 30 m.	33
Figura 43	<i>Cyclidium</i> sp. 19/11/2010 35 m.	33
Figura 44	Escuticociliado sp. 1 19/11/2010 36 m.	34
Figura 45	Escuticociliado sp. 2 19/11/2010 31 m.	34
Figura 46	Escuticociliado sp. 3 01/09/2010 25.5 m.	34
Figura 47	Ciliado sp. 4 20/11/2010 37 m.	34
Figura 48	Escuticociliado sp. 5 01/09/2010 21.5 m.	35
Figura 49	Escuticociliado sp. 6 01/09/2010 8 m.	35
Figura 50	Escuticociliado sp. 7 19/11/2010 37 m.	35
Figura 51	Biomasa total de ciliados y de dos especies depredadoras. Alchichica. Noviembre 2010.	36
Figura 52	Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo. Alchichica. Noviembre 2010.	36

INTRODUCCIÓN

Figura 53	Abundancia de ciliados mixótrofos en relación a la PAR. Alchichica. Noviembre 2010.	37
Figura 54	Abundancia de escuticociliados en relación a la PAR. Alchichica. Noviembre 2010.	37
Figura 55	Aporte a la biomasa total de los ciliados más abundantes (gráfica principal) con acercamiento a la zona cercana a la termoclina (gráfica anidada). Alchichica. Diciembre 2007.	38
Figura 56	Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo. Alchichica. Diciembre 2007.	38
Figura 57	Abundancia de ciliados mixótrofos en relación a la PAR. Alchichica. Diciembre 2007.	38
Figura 58	Aporte a la biomasa total de los taxa importantes en abundancia. La Preciosa. Septiembre 2010.	39
Figura 59	Abundancia de los ciliados más importantes en relación a la PAR. La Preciosa. Septiembre.	39
Figura 60	Aporte a la biomasa total de los grupos importantes en abundancia. La Preciosa. Noviembre 2010.	40
Figura 61	Biomasa de escuticociliados y sus especies. La Preciosa. Noviembre 2010.	40
Figura 62	Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo, en la zona hipóxica (gráfica principal), y subóxica (gráfica anidada). Alchichica. Noviembre 2010.	41
Figura 63	Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo, en la zona hipóxica (gráfica principal), y subóxica (gráfica anidada). Alchichica. Diciembre 2007.	41
Figura 64	Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa total, en la zona hipóxica (gráfica principal), y subóxica (gráfica anidada). La Preciosa. Septiembre 2010.	42
Figura 65	Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo, en la zona hipóxica (gráfica principal), y subóxica (gráfica anidada). La Preciosa. Noviembre 2010.	42
Figura 66	PAR y número de posibles presas de ciliados. Alchichica. Noviembre 2010.	44
Figura 67	Presas potenciales de ciliados y su posible depredador <i>Phialina</i> sp. Alchichica. Noviembre 2010.	44
Figura 68	PAR y número de APP como posible presa de ciliados. Alchichica. Diciembre 2007.	45
Figura 69	Número de APP como posible presa de ciliados y sus posibles depredadores mixótrofos. Alchichica. Diciembre 2007.	45
Figura 70	PAR y número de posibles presas de ciliados. La Preciosa. Noviembre 2010.	46
Figura 71	Presas potenciales de ciliados y depredadores. La Preciosa. Noviembre 2010.	46

INTRODUCCIÓN

LISTA DE TABLAS

Tabla 1	Características morfométricas, físicas y químicas de los lagos Alchichica y La Preciosa	10
Tabla 2	Composición iónica (mg L^{-1}) de los lagos Alchichica y La Preciosa	10
Tabla 3	Ciliados de Alchichica con posición taxonómica, estatus ecológico, y notas sobre su abundancia	12
Tabla 4	Definición de los términos relativos a la cantidad de oxígeno disuelto en la columna de agua	16
Tabla 5	Especies identificadas en los lagos.	23
Tabla 6	Muestreos y zonas donde los escuticociliados fueron el grupo más importante en biomasa (aporte mayor al 55% a la biomasa total de ciliados).	43
Tabla 7	Máximos de biomasa de escuticociliados en zonas con bajos niveles de OD.	43
Tabla 8	Similitud de Bray-Curtis en cada capa y en total en cada lago.	49
Tabla 9	Similitud de Bray-Curtis de escuticociliados en cada capa y en total en cada lago.	50
Tabla 10	Profundidades (metros) a las que se realizaron los distintos muestreos.	63

INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

El objeto de estudio de la limnología son las aguas continentales, entre ellas los ríos y lagos. Estos últimos ostentan un número estimado de 1.25 millones y llegan a cubrir un área de $2.6 \times 10^6 \text{ km}^2$ (Meybeck, 1995). Casi la mitad de los lagos, en número y en volumen, son salinos. Esta diferencia resulta importante debido a que la salinidad afecta a muchos factores en un cuerpo de agua, los cuales forman un gradiente conforme a la profundidad. Algunos se debilitan (mezcla, temperatura), mientras que otros aumentan (densidad, viscosidad), influyendo en la mezcla de la columna de agua y finalmente en el patrón térmico del lago (Wetzel, 2001).

Un lago puede clasificarse según el patrón térmico que lo rige. Una clasificación apropiada para los cuerpos de agua tropicales es la de Lewis (1983 y 1996) que se basa en la temperatura media y su patrón de mezcla. Este último factor tiene implicaciones ecológicas dado que si la estratificación permanece durante días o semanas llega a ser un intervalo de tiempo mayor al del tiempo generacional de la mayoría de los organismos del plancton, mientras que si la estratificación es momentánea (durante el día) es igual o menor al tiempo generacional de estos organismos.

En general existen tres zonas definidas en un lago estratificado térmicamente: el epilimnion, que es la capa superior o de mezcla donde la temperatura es prácticamente uniforme; el hipolimnion, que es la capa inferior y de máxima densidad (fría por lo general); y el metalimnion, capa intermedia situada en una profundidad donde existe una marcada discontinuidad térmica y de densidad (termoclina y pycnoclina, respectivamente), separando las dos capas anteriormente mencionadas al producir una interfase (Hutchinson, 1957), sirviendo así como una barrera física importante para la distribución de sustancias disueltas (p.ej., oxígeno) y partículas en la columna de agua.

Al principio de la estratificación la oxiclina (gradiente vertical de oxígeno que presenta una pendiente muy pronunciada) está muy por debajo de la termoclina, posteriormente pueden coincidir cuando el hipolimnion se vuelve totalmente anóxico.

Otro factor importante en los sistemas acuáticos es la salinidad, equivalente a los sólidos disueltos totales (SDT) en el agua (total de sales y residuos orgánicos en solución) originados entre otros procesos por la erosión del suelo, la evaporación y la precipitación del agua y del polvo (Reynolds, 2004). La salinidad puede ser medida en distintas unidades, casi todas relacionadas a la conductividad, entre las que se encuentran las Unidades Prácticas de Salinidad (UPS) así como las partes por mil (‰). Entre las distintas propuestas para distinguir el agua dulce de la salada se encuentra la de Williams (1966) que define un lago salino como un cuerpo de agua que contiene

INTRODUCCIÓN

$\geq 3 \text{ g L}^{-1}$ de SDT a $25 \text{ }^\circ\text{C}$ (Kalff, 2002). Los lagos que se encuentran entre los límites presentan dificultades para definir si su comunidad pertenece es más afín al agua dulce o salada.

Un efecto de la salinización es la disminución de la concentración de saturación y del contenido total de oxígeno en los cuerpos de agua, favoreciendo la formación de estratos anóxicos temporales, lo que es frecuente en lagos salinos profundos (Lewis, 1983; Alcocer *et al.*, 2000). En los lagos salinos se favorece la dominancia de unos pocos grupos taxonómicos de especialistas, disminuyendo no solo la diversidad biológica sino incluso las funciones metabólicas del ecosistema acuático (Oren, 2001).

El oxígeno disuelto (OD) refleja procesos biológicos importantes como la fotosíntesis oxigénica y la respiración. La dominancia de la fotosíntesis caracteriza a la zona trofógena de un lago, la cual es la zona superior que recibe radiación fotosintéticamente activa (PAR; longitud de onda de 400 a 700 nm), necesaria para la producción primaria por parte del fitoplancton y de mixótrofos, como algunos ciliados (Jones, 2000; Tittel *et al.*, 2002). Al atenuarse la PAR, la fotosíntesis oxigénica disminuye y por ende el OD, dominando así el consumo de oxígeno para la respiración lo que caracteriza a la zona trofólítica (Lampert y Sommer, 2007). Entre estas dos zonas se encuentra la profundidad de compensación, donde la fotosíntesis y la respiración se encuentran en balance (con menos del 1% de PAR).

Entonces, los procesos biológicos de consumo o liberación de oxígeno pueden afectar la profundidad a la que se encuentra la oxiclina en un lago. Por ejemplo, durante la estratificación en la zona afótica el consumo de oxígeno forma un déficit en el hipolimnion ya que la ventilación es impedida por la presencia de la termoclina (Yoshimizu *et al.*, 2010).

Respecto al oxígeno presente en la columna de agua, las definiciones de las distintas zonas no están estrictamente formuladas debido que dependen del objeto de estudio, lugar e investigadores (Wishner *et al.*, 2000). En el caso de los microbiólogos, según Fenchel y Finlay (1995), las condiciones anóxicas son menores a las detectables por la mayoría de los aparatos de medición, menores al $0.1\%_{\text{SAT}}$ o $0.2 \mu\text{mol L}^{-1}$, ya que los organismos objeto de su estudio son sensibles a estas concentraciones tan bajas. Adicionalmente, estos mismos autores definen al ambiente microaerobio dentro del rango $0.1\%_{\text{SAT}} < \text{OD} < 5\%_{\text{SAT}}$, y un organismo es considerado anaerobio si obtiene energía metabólica independiente al oxígeno y si puede completar su ciclo de vida sin éste.

Además hay que tener en cuenta que tipo oxígeno disponible, ya que en ausencia del OD los microorganismos pueden utilizar la respiración anaeróbica de nitratos o de sulfatos, sin embargo en los ciliados sólo se ha podido comprobar la respiración de nitratos en *Loxodes* sp. (Fenchel y Finlay, 1995).

INTRODUCCIÓN

Por otro lado, la comprensión de la estructura y función de los ecosistemas acuáticos pelágicos ha cambiado mucho durante las últimas décadas. Hasta principios de los años 70s se sostenía que el plancton tenía una estructura piramidal simple, siendo el fitoplancton explotado por el zooplancton (principalmente microcrustáceos), que a su vez proveía de una fuente de energía a peces y mamíferos, siendo el zooplancton primordial en la transferencia de energía a través de la cadena trófica. Sin embargo, desde la década de los 60s, nuevas ideas impulsaron una inquietud sobre la cadena trófica clásica; así Johannes (1964) sugirió que los protistas microheterótrofos eran más importantes que los copépodos en la remineralización del fósforo; Steele (1974) planteó la teoría de que la producción primaria marina estimada hasta entonces era demasiado pequeña para sostener los niveles de captura de peces registrados; Pomeroy (1974) fue el primero en sugerir con fundamentos que las bacterias deberían incluirse en la red alimenticia marina; y Sorokin (1971 y 1981) argumentó que los microorganismos debían desempeñar un papel dinámico y central en las redes tróficas. Todas estas opiniones y las de varios especialistas se sintetizaron finalmente en el concepto del “circuito microbiano” (*microbial loop*; Figura 1) dentro de la red de alimentación planctónica (Azam *et al.*, 1983).

Las bacterias debido a su pequeño tamaño no pueden ser consumidas eficientemente por la mayoría del metazooplancton (Sanders y Wickham, 1993) pero sí por el nano- y microzooplancton (flagelados holozóicos, ciliados, rotíferos y estadios juveniles de otros metazoos (Sanders *et al.*, 1992; Stabell, 1996) que a su vez son alimento del metazooplancton e incluso de pequeños peces, siendo los nanoflagelados y nanociliados los más importantes en la depredación bacteriana (Fenchel, 1986b; Sherr y Sherr, 1987, 1988; Šimek *et al.*, 1995; Montagnes *et al.*, 2008).

Es así como el nano- y microzooplancton pueden convertir la materia orgánica disuelta en partículas de tamaño accesible para su consumo por niveles tróficos superiores, formando así un nivel intermedio importante en las redes tróficas acuáticas. Este proceso es conocido como re-empaquetamiento trófico (Gifford, 1988 y 1991; Sherr y Sherr, 1988).

INTRODUCCIÓN

Por otro lado, considerando los distintos estratos en un lago, se puede mencionar que el hipolimnion es un ambiente donde se llevan a cabo generalmente los procesos heterotróficos con bajos niveles o ausencia de oxígeno y que depende del transporte de la materia orgánica desde los estratos superiores o de su sedimentación (exportación). En el hipolimnion la mayor parte de la energía circula a través de las vías anaerobias como la fermentación o la respiración anaerobia realizada por muchos microorganismos que continúan su metabolismo aerobio utilizando en lugar de oxígeno disuelto en el agua, las sales oxigenadas como un aceptor final de electrones, donde los nitratos y sulfatos son las sales más importantes (Dudel y Kohl, 1992; Windol *et al.*, 1996).

En el piso del metalimnion y/o en el techo del hipolimnion puede ejercerse la producción primaria por bacterias fototróficas a muy bajas intensidades luminosas, la fotosíntesis anoxigénica frecuentemente ligada al ciclo del azufre, o bien la producción primaria por bacterias quimiolitótrofas. Estos tipos de producción primaria pueden llegar a ser la fuente mayoritaria de carbono para la zona aerobia, mediada por la depredación efectuada por los distintos componentes del circuito microbiano hasta alcanzar el eslabón trófico del metazooplancton e incluso organismos de mayor tamaño, característicos del epilimnion (Fenchel y Bernard, 1996; Camacho y Vicente, 1998; Camacho *et al.*, 2001). Este carbono es utilizado por microorganismos heterótrofos (arqueas, bacterias, hongos, protistas; Azam *et al.*, 1983) entre los que se encuentran los ciliados, un grupo de protistas con gran diversidad de tipos de alimentación, formas y tamaños.

Los ciliados se caracterizan por la presencia de cilios que forman cinetosomas, dimorfismo nuclear (macronúcleo y micronúcleo) y conjugación como proceso sexual (exceptuando algunos taxa). Lynn (2008) propone su división en dos subfilos y 11 clases con base en características de división nuclear y al patrón de asociados fibrilares de sus cinetias somáticas. Los ciliados se encuentran en una gran variedad de microhábitats siendo cosmopolitas la mayoría de las especies. Sin embargo el endemismo parece ser una característica de tal vez, hasta un 30% de las especies (Lynn, 2008; compare Foissner, 1999 y Finlay *et al.*, 2001).

Los ciliados son importantes consumidores de bacterias en los ambientes acuáticos, llegando a consumir más del 70% del “standing stock” diario (densidad poblacional instantánea, esto es, el número de organismos disponibles en un momento dado (Šimek *et al.*, 1995; Martínez-Pérez, *et al.*, 2004) y forman una parte significativa de la biomasa total (Massana y Pedrós-Alió, 1994; Yamada *et al.*, 1994).

INTRODUCCIÓN

Se han reportado gradientes importantes en la diversidad y abundancia de los ciliados, que parecen estar relacionados a la distribución de sus presas y por variables fisicoquímicas como la concentración del OD y la PAR (Fenchel, 1986b; Beaver y Crisman, 1989; Pérez *et al.*, 2002; Balseiro *et al.*, 2004; Jacquet *et al.*, 2005). En la columna de agua se presentan por lo general dos máximos de abundancia de ciliados: uno en el metalimnion, ya que las partículas alimenticias quedan atrapadas en el gradiente de densidad, y otro cerca del fondo, donde también se acumula el alimento (Berninger *et al.*, 1986; Finlay *et al.*, 1996; Macek *et al.*, 2001).

Algunos ciliados, los mixótrofos, muestran poblaciones abundantes a intensidades de luz óptimas (Modenutti *et al.*, 2004, 2008). Los ciliados mixótrofos facultativos ingieren microorganismos con cloroplastos y pueden utilizarlos como fuente de alimento (glucosa) o bien de oxígeno (en bajas presiones de OD); les digieren parcialmente para obtener sus plastos y esclavizarlos (utilizarlos). En este caso, si su abundancia aumenta, la producción de OD por la fotosíntesis también, lo que modificaría la ubicación de la oxiclina (Finlay *et al.* 1996). De hecho, existen ciliados que habitan estrictamente en el límite óxico-anóxico, gracias a sus simbioses, tal es el caso de *Pelagothrix* sp. (*Prorodon* según Finlay *et al.* 1996; *Pelagothrix* según Foissner *et al.*, 1999).

Los ciliados ubicados desde la termoclina hasta el fondo forman un ensamblaje, palabra que designa a un grupo de organismos con un hábitat y filogenia comunes (Fauth *et al.*, 1996). Estos suelen exponerse a hipoxia y suboxia, llegando a la anoxia, por lo que algunas especies con el metabolismo estrictamente anaerobio pueden desarrollar simbiosis con bacterias y/o arqueas, particularmente las fotosintéticas y las del ciclo de hidrógeno/metano, y que al paso del tiempo evolutivo, dieron lugar al hidrogenosoma, organelo de metabolismo anaerobio y doble membrana (van Hoek *et al.*, 2000; Embley y Martin, 1998).

Es así que la composición y abundancia del ensamblaje de ciliados estarán determinadas por las relaciones ambientales y las interacciones bióticas. Con base en lo anterior, el presente trabajo busca aportar información detallada sobre el comportamiento de los ciliados durante la estratificación en dos lagos monomícticos cálidos con características similares pero de diferente salinidad.

2. JUSTIFICACIÓN

El estudiar un solo ensamblaje de organismos no es suficiente para comprender la ecología de un cuerpo de agua, por lo que integrar los patrones y procesos que le conforman así como compararlos con otros sistemas, resulta imprescindible. Es así que el presente estudio busca una visión integral de las dinámicas de los ciliados al comparar los lagos monomícticos cálidos Alchichica y La Preciosa, en especial desde la interfase termoclina y/o oxiclina hasta el hipolimnion.

3. HIPÓTESIS

Los lagos Alchichica y La Preciosa son monomícticos cálidos y desarrollan un hipolimnion anóxico, pero son distintos en cuanto a la salinidad, por lo que la ubicación de los máximos de abundancia del ensamblaje de ciliados será similar aunque la composición específica será distinta. En el hipolimnion anóxico, menos influenciado por el ambiente externo, se espera que haya una mayor similitud en cuanto a la composición específica.

1. La salinidad y la temperatura del agua modifican la concentración a la que se alcanza la saturación de oxígeno, generando diferentes concentraciones de OD y grosores de la oxiclina.
2. La concentración de OD a lo largo del metalimnion influye en la distribución de ciliados heterótrofos.
3. Debido a que un cuerpo de agua es influenciado desde la superficie por el ambiente externo (PAR, temperatura, OD), el epilimnion y en menor medida el metalimnion, tendrán una composición de ciliados distinta, mientras que en el hipolimnion anóxico será similar.
4. La profundidad del metalimnion y la cantidad de PAR que en él se encuentra influyen en la composición y abundancia de los ciliados mixótrofos en la zona.
5. La abundancia de las posibles presas de ciliados (picoplancton autótrofo (APP) y los flagelados) se relaciona negativamente con algunas especies de ciliados, ya sea por una relación depredador-presa o bien por competencia.
6. La abundancia del picoplancton heterótrofo (HPP) en el metalimnion se relaciona con algunas especies de ciliados.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Estudiar la composición y abundancia del ensamblaje de ciliados en los lagos Alchichica y La Preciosa para determinar si están correlacionados con las variables físicas y químicas: temperatura, OD, PAR y salinidad, y/o con la abundancia de presas potenciales: APP, flagelados y HPP.

4.2. OBJETIVOS PARTICULARES

1. Describir la abundancia numérica y la biomasa de los ciliados a lo largo de la columna de agua, especialmente en los ambientes con bajos niveles de OD.
2. Conocer la composición taxonómica de los ciliados.
3. Describir la distribución de los gremios (tipos de alimentación) de ciliados, especialmente de los mixótrofos.
4. Determinar las relaciones con las variables fisicoquímicas.
5. Conocer la abundancia y distribución vertical de las presas potenciales de ciliados y del HPP.

5. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

En el extremo SE del Altiplano Mexicano (18°56'51" a 19°43'25" N y 97°07'10" a 98°03'04" O (Alcocer *et al.*, 2001) se encuentra la Cuenca Oriental (estados de Tlaxcala, Puebla, Veracruz), región perteneciente a la subprovincia orográfica de "Lagos y volcanes del Anáhuac", dentro del Eje Neovolcánico Transversal y está delimitada por cuatro de los volcanes más grandes de México: la Malinche hacia el oeste, el Nahcampaquépetl (Cofre de Perote), el Citlaltépetl (Pico de Orizaba) y el volcán Atlitzin (Sierra Negra) por el oeste (INEGI, 2011). Esta región se originó hace aproximadamente un millón de años durante el Cuaternario (Gasca, 1981). Es una cuenca endorreica, esto es sin salida fluvial: los escurrimientos de agua captada por precipitación no fluyen al mar ni a otra cuenca, sino que por un lado se acumulan en el manto freático y por otro se evaporan.

A pesar de encontrarse en una latitud tropical el clima de la región es seco y templado (temperatura media de 14.4°C) al atemperarse por su elevada altitud (altitud media de 2,312 m.s.n.m.). En la zona de Alchichica la precipitación anual es < 500 mm y la evapotranspiración de 1,690 mm (Adame *et al.*, 2008). Tanto por su balance de precipitación y evaporación, como por sus temperaturas, la zona (llamada Los Llanos de San Juan) puede ser considerada como un semidesierto frío (Alcocer *et al.*, 2001).

Las estaciones en la región varían respecto del esquema clásico de las regiones templadas, distinguiéndose claramente la estación de lluvias caracterizada por temperaturas relativamente altas para la región (promedio diario de 14.5°C a 15.4°C) y la estación de secas, prácticamente sin precipitaciones, durante la cual cambia gradualmente la temperatura, de la más fría (9.2 a 13°C) a la más cálida del año (Adame *et al.*, 2008).

Los lagos estudiados pertenecen a un conjunto de 6 cuerpos de agua conocidos localmente como "axalapazcos" (del náhuatl "vasija de barro con agua" (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983). Varios de ellos son oligotróficos, en comparación con aquellos ubicados en tierras bajas (Sigee, 2005). Al ser lagos tropicales, el gradiente térmico entre la superficie y el fondo de la columna de agua suele ser pequeño (Lewis, 1996), pero como a mayores temperaturas el cambio en la densidad del agua es relativamente grande se facilita la estratificación de estos lagos (Kalff, 2002).

De acuerdo a la U.S. Geological Survey (2008), estos cuerpos de agua son lagos cráter de tipo *maar*, definidos como lagos en un cráter volcánico profundo y ancho, producidos por una erupción volcánica o freática causada por el agua subterránea en contacto con lava caliente o magma. Su estudio brinda la oportunidad de comparar diferentes cuerpos de agua del mismo origen y edad geológica que a

ÁREA DE ESTUDIO

pesar ser cercanos geográficamente difieren en características físicas, químicas y biológicas. Estos lagos son un lugar excepcional para los estudios macroscópicos comparativos de cambios temporales y de complejidad (Margalef, 1978).

Tabla 1. Características morfométricas, físicas y químicas de los lagos estudiados (Armienta *et al.*, 2008).

Lago	Z _m (m)	Z media (m)	Superficie km ²	Temperatura °C	Salinidad g L ⁻¹	pH	Patrón térmico
Alchichica	62	40.9	2.3	14 a 22	8.5	8.2 a 9.2*	Monomítico cálido
La Preciosa	45.50	20.72	0.78	16 a 23	1.5	8.3 a 9	

Tabla 2. Composición iónica (mg L⁻¹) de los lagos estudiados (Vilaclara *et al.*, 1993; Armienta *et al.*, 2008).

Lago	Na ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	HCO ₃ ⁻	B	CO ₃ ²⁻	TDS
Alchichica	2.005	217	12	331	1.025	3.022	920	41	462	8500
La Preciosa	153	15	16	16	136	309	407	0	52	1300

Los lagos Alchichica y La Preciosa presentan una oxiclina marcada durante la mayor parte del año (Filonov y Alcocer, 2002) y un ambiente hipóxico e incluso anóxico en las zonas más profundas durante el periodo de estratificación.

Entre estos dos lagos existe una diferencia notable de salinidad (Tabla 2) ya que Alchichica es hiposalino mientras que La Preciosa se encuentra en el límite entre el agua salada y el agua dulce (según Williams, 1966). Este conjunto de similitudes y contrastes, nos permite compararlos y proponer que las posibles diferencias entre los ensamblajes de ciliados estarán relacionadas con la salinidad y las diferencias derivadas en los parámetros fisicoquímicos y biológicos.

5.1. LAGO ALCHICHICA

Es el mayor de los lagos cráter que se localizan en esta zona (Arredondo *et al.*, 1984), pertenece a los estados de Puebla y Veracruz (19°24' N, 97°24' O, 2350 m.s.n.m.) es uno de los lagos más profundos en México con una profundidad máxima cercana a los 62 m y una profundidad media de 40.9 m; tiene forma circular con abruptas pendientes desde la orilla y un diámetro de 1.8 km, un área de 2.3 km², un volumen de 9.4×10⁷m³ y un perímetro de 5.06 km; la zona litoral tiene un área aproximada del 1% del área superficial del lago (Tabla 1 y Figura 2; Filonov *et al.*, 2006).

Sus aguas provienen principalmente del manto freático y en menor proporción de la escorrentía de lluvia hacia el agua superficial o subsuperficial. Alchichica presenta aguas hiposalinas (8.5 g L⁻¹), un pH básico con cationes predominantes de sodio > magnesio y aniones de cloruros > carbonatos > bicarbonatos > sulfatos (Tabla 1 y 2; Vilaclara *et al.*, 1993; Armienta *et al.*, 2008).

Este lago sigue el típico patrón estacional de un cuerpo monimíctico cálido, mezclándose completamente a una temperatura entre 14.2 °C y 15 °C aproximadamente, a partir de finales de diciembre o principios de enero y finalizando en marzo. La estratificación se extiende al resto del año (Macek *et al.*, 2009).

Durante los períodos de estratificación el OD en los primeros 20 m es bastante estable. La sobresaturación se alcanza durante la estratificación temprana. En la estratificación bien establecida, el OD disminuye rápidamente en la zona superior de la termoclina llegando a valores $\leq 0,2 \text{ mg L}^{-1}$ a pocos metros por debajo de la metalimnion. El hipolimnion es completamente anóxico de mayo a diciembre (Macek *et al.*, 2009).

De acuerdo con la PAR, la zona eufótica ($\geq 1\%$ PAR) varía de 15 m a 20 m durante la mixis y hasta los 35 m durante la estratificación, encontrado frecuentemente sus límites en el metalimnion (Macek *et al.*, 2009).

Este lago se clasifica como oligo-mesotrófico con concentraciones promedio de clorofila *a* en la columna de agua de $5 \mu\text{g L}^{-1}$ aproximadamente. Las mayores concentraciones ($> 10 \mu\text{g L}^{-1}$) se alcanzan en enero, coincidiendo con la mixis (Macek *et al.*, 2009).

En el lago Alchichica se ha reportado la presencia de peritricos como los ciliados más abundantes (*Vorticella* complejo *octava* y complejo *aquadulcis*; *Pelagovorticella natans*, *Rhabdostyla* sp.), además de escuticociliados (*Cyclidium glaucoma*, *Uronema* sp. entre otros; Lugo, 2000; Peštová *et al.*, 2008). El ensamblaje de ciliados no es muy diverso y está dominado numéricamente por ciliados picoplantívoros. De acuerdo con su biomasa, el ensamblaje del lago está dominado por gimnostomátidos (particularmente *Phialina* sp.) y al final de la estratificación por *Euplotopsis* sp., posible mixótrofo (Bautista-Reyes y Macek, 2012). Además aparecen regularmente los prostomátidos grandes (*Holophrya* sp.). Generalmente la abundancia máxima (numérica y de biomasa) se encuentra debajo del metalimnion, en el piso de la oxiclina y por arriba del fondo (Tabla 3; Macek *et al.*, 2006, 2008; Peštová *et al.*, 2008; Bautista-Reyes y Macek, 2012.).

Durante el ciclo anual las mayores densidades de ciliados (particularmente peritricos) se encuentran en la superficie debido al florecimiento del fitoplancton (especialmente la cianobacteria filamentosa *Nodularia* cf. *spumigena*) y al final de la estratificación cerca de la oxiclina, debido a la concentración de posibles presas en esa zona. Los espirotricos pequeños (particularmente *Halteria grandinella*) y los haptóridos como *Belonophrya pelagica* llegan a dominar ocasionalmente el metalimnion. Los ciliados alcanzan un segundo máximo en la oxiclina y/o cerca del fondo, siendo los escuticociliados

ÁREA DE ESTUDIO

Cyclidium glaucoma, *Uronema nigricans* y los ciliados anaerobios *Isocyclidium globosum* y *Caenomorpha* sp. los que dominan numéricamente el hipolimnion (Tabla 3; Macek *et al.*, 2006, 2008; Peštová *et al.*, 2008). Muchas de estas especies son consumidoras de partículas finas en suspensión (Sherr y Sherr, 1987; Šimek *et al.*, 1995; Foissner *et al.*, 1999) tal es el caso de los peritricos, escuticociliados y espirotricos. Existen depredadores en menor cantidad (ej. haptóridos) y pocas especies alguívoras (Tabla 3; Peštová *et al.*, 2008).

Tabla 3. Ciliados de Alchichica con posición taxonómica, estatus ecológico, y notas sobre su abundancia (según Peštová *et al.*, 2008; taxa superiores según Lynn, 2008).

Taxón	Taxonomía	Ecología	Presencia
<i>Askenasia</i> sp.	Haptoria	R, M	
<i>Belonophrya pelagica</i> André, 1914	Haptoria	R	
<i>Caenomorphasp.</i>	Armophorida	Anox., F*	
<i>Chaetospira</i> sp.	Stichotrichia	Anox., F*	
<i>Cinetochilum margaritaceum</i> Perty, 1849	Scuticociliatia	F	•
<i>Cyclidium glaucoma</i> Müller, 1773	Scuticociliatia	F	•
<i>Euplotes daidaleos</i> Diller, Kounaris, 1966	Hypotrichia	R, M	•
<i>Epalxella</i> sp.	Odontostomatida	Anox., F*	
<i>Halteria grandinella</i> Dujardin, 1841	Stichotrichia	F	++
<i>Halteria</i> sp.	Stichotrichia	F	
<i>Holosticha kessleri</i> Wrzesniowski, 1877	Stichotrichia	F	
<i>Hymenostomata</i> g. sp.	Hymenostomatia	F	
<i>Isocyclidium globosum</i> Esteban, Finlay, 1994	Scuticociliatia	F	•
<i>Lagynophrya</i> sp.	Haptoria	R	
<i>Limnostrombidium</i> sp.	Oligotrichia	F, M	
<i>Litonotus</i> sp.	Haptoria	R	
<i>Mesodinium</i> sp.	Haptoria	R	
<i>Monodinium</i> sp.(chico)	Haptoria	R	
<i>Pelagolacrymaria</i> sp.	Haptoria	R	
<i>Pelagostrombidium</i> sp.	Oligotrichia	F, M	
<i>Pelagothrix</i> sp.	Prostomatea	A, M	
<i>Pelagovorticella natans</i> (Fauré-Fremiet, 1924) Jankowski, 1985	Peritrichia	F	•
<i>Phialina</i> sp.	Haptoria	R	•
<i>Prorodon</i> sp.	Prostomatea	A	
<i>Rhabdostyla</i> sp.	Peritrichia	F	•
<i>Rimostrombidium</i> spp.	Oligotrichia	F	
<i>Rimostrombidium velox</i> Jankowski, 1978	Oligotrichia	F, M	
<i>Scuticociliatida</i> (chico)	Scuticociliatia	F	++
<i>Tintinnidium</i> sp.	Choreotrichia	F	
<i>Trimyema</i> sp.	Plagiopylea	Anox., F*	
<i>Uronema nigricans</i> Müller, 1786	Scuticociliatia	F	•
<i>Uroleptus ratulus</i> Stein, 1859	Haptoria	R	
<i>Urotricha</i> sp.($< 10 \mu\text{m}$)	Prostomatea	A	
<i>Vorticella aquadulcis</i> complex	Peritrichia	F	++
<i>Vorticella</i> sp.	Peritrichia	F	

++ presencia abundante; – temporalmente importante; Anox., especie anóxica. Modo alimenticio: A, alguívoro (de interceptación directa); F, filtrador (F*- según el presente estudio); M, mixótrofos; R, raptoriales no alguívoros. (modificado según Peštová *et al.*, 2008).

En el litoral se ha reportado la presencia de flagelados como crisomonadas heterotróficas (*Spumella* spp.), kinetoplástidos (*Bodo* spp.), *Rhynchomonas* y *Pleuromonas* y también coanoflagelados (*Monosiga* sp.; Lugo *et al.*, 1998; Lugo, 2000).

Forman parte del zooplancton dos especies de rotíferos (*Brachionus* grupo *plicatilis* y *Hexarthra jenkiniae*), una especie de copépodo (*Leptodiaptomus garciai*) cuya distribución temporal varía durante el año siendo más abundante después de los florecimientos de diatomeas y cianofíceas (Lugo *et al.*, 1999; Montiel-Martínez *et al.*, 2008; Alcántara-Rodríguez *et al.*, 2012).

5.2. LAGO LA PRECIOSA

La Preciosa, ocupa el segundo lugar entre los “axalapazcos” en cuanto superficie con 0.78 km² y un volumen de 1.8×10⁷m³ (Tabla 1). Presenta una forma aproximadamente triangular y una longitud máxima es de 1 344 m y una profundidad media de 20.72 m (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983; Arredondo-Figueroa, 2002). Tiene dos depresiones, una alcanza a los 45.5 m de profundidad (máxima del lago) mientras que en la segunda las pendientes son menos inclinadas y alcanzan los 40 m de profundidad (Figura 2). Sus aguas son alcalinas con un pH entre 8.8 y 9.

Es un lago oligotrófico con una concentración promedio de clorofila *a* en la columna de agua <4 µg L⁻¹ y una concentración media anual aproximada de 2 µg L⁻¹ (Macek *et al.*, datos preliminares). La temperatura media del agua en la zona epilimnética se encuentra entre 17.4 y 24.5 °C (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983; Arredondo-Figueroa, 2002; Peralta *et al.*, 2002). Su temperatura es mayor en la superficie y casi homogénea a lo largo de la columna de agua. Cabe recordar que los lagos tropicales suelen mezclarse con un gradiente de temperatura menor en comparación a los templados, por lo que se mezcla de los 13 a 14°C. Presenta temperaturas más bajas en la estación seca, resultado de su menor volumen y su superficie más abierta a los vientos fuertes (Macek *et al.*, y Ciro *et al.*, no publicado).

Tiene una salinidad que la ubica en el límite entre el agua dulce y la salada. Entre 2002 y 2011 subió de 1.0 a 1.5 g L⁻¹ (Tabla 1; Peralta *et al.*, 2002; Macek *et al.*, resultados preliminares) reflejándose en una mezcla de especies similares a las encontradas en los otros dos lagos de afinidad salobre de la Cuenca Oriental (Alchichica y Atexcac): un copépodo del grupo *L. novamexicanus-siciloides* y dos especies de rotíferos *Brachionus* grupo *plicatilis* y *H. jenkiniae*), acompañadas de un cladóceros (*Ceriodaphnia* sp.) y otros rotíferos (*B. calyciflorus* y *Filinia opoliensis*) típicas de aguas dulces (Ciros-Pérez, comunicación personal).

ÁREA DE ESTUDIO

Al compararse con Alchichica, existen pocas publicaciones sobre el lago La Preciosa siendo prácticamente inexistentes aquellas destinadas a los protistas que en él habitan. Entre los temas publicados se encuentran la morfometría del lago (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983), sus variables físicas y composición iónica (Vilaclara *et al.*, 1993), así como la diversidad de plantas vasculares acuáticas (Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez, 1989), y la de metazoos microscópicos (Alcántara-Rodríguez *et al.*, 2012).

6. MATERIAL Y METODOS

6.1. MUESTREO

Las muestras se tomaron de la zona profunda y central entre las 12:00 y 15:00 horas durante el periodo de estratificación: diciembre 2007 (Alchichica), septiembre del 2010 (La Preciosa), y noviembre del 2010 (ambos lagos).

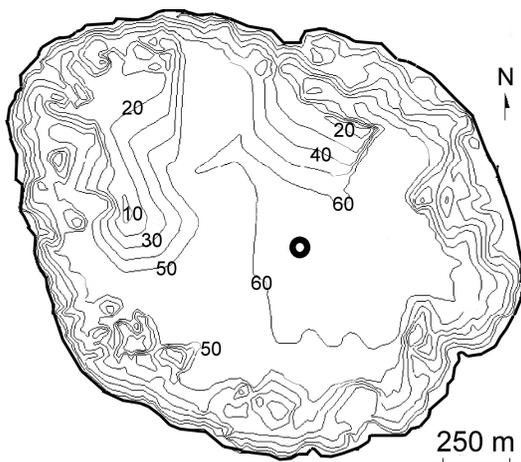


Figura 2. Batimetría del lago Alchichica (según Filonov *et al.*, 2006). Se ha marcado con un círculo el lugar de muestreo.



Figura 3. Batimetría del lago La Preciosa (según Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983). Se ha marcado con un círculo el lugar de muestreo.

6.2. ANÁLISIS *IN SITU*

Se realizaron perfiles de temperatura y OD mediante un sistema de monitoreo de calidad de agua Hydrolab DS4/SVR, y la irradiación fotosintéticamente activa PAR ($\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se midió con un equipo LI-COR 1400 equipado con un sensor Quantum LI-192.

Como muestra control se tomó la de 8 m ya que a esta profundidad no suelen presentarse ciliados además de que el contenido de partículas y fitoplancton, que suele generar una tinción deficiente, es poco en comparación a la superficie. A partir de dicha profundidad se muestreó el epilimnion, en la zona de descenso del OD y temperatura. Una vez detectado el metalimnion, se muestreó cada metro hasta que la concentración de OD fue menor a 0.2 mg L^{-1} , incluyendo parte del hipolimnion. Por debajo de esta concentración de OD se tomaron muestras del hipolimnion anóxico. Finalmente se tomó una muestra a 0.5 m del fondo (para mayor detalle ver la Tabla 8 en el anexo).

MATERIAL Y MÉTODOS

Los términos referentes a la concentración de oxígeno en el agua se tomaron aquellos establecidos por el grupo de investigación de la Universidad de Basel, cuyo interés se centra en entender y cuantificar los procesos biogeoquímicos que conducen a un severo agotamiento del oxígeno en estuarios y lagos. Estas zonas con poco oxígeno coinciden con las presentes en los lagos Alchichica y La Preciosa.

Tabla 4. Definición de los términos relativos a la cantidad de oxígeno disuelto en la columna de agua (Departement Umweltwissenschaften, 2008).

Término	Definición	Concentración
Hipoxia	El oxígeno desciende a concentraciones consideradas como mínimas para el requerimiento de la vida animal.	~65 $\mu\text{mol L}^{-1}$ o 20% de saturación de O_2
Suboxia	Continúa decayendo el nivel de oxígeno.	OD <5 $\mu\text{mol L}^{-1}$
Anoxia	Falta de oxígeno por completo.	

6.3. TOMA DE MUESTRAS

Para el recuento e identificación de ciliados se tomaron las muestras con una botella IHE (Rep. Checa) con capacidad de 2 L, con el contenido de ésta se llenó una botella de PET de 160 mL y se fijó con la solución de Bouin al 7% (Lee *et al.*, 1985; Montagnes y Lynn, 1993, Sherr y Sherr, 1993). Se hizo una repetición por cada profundidad muestreada.

6.4. TINCIÓN

Los ciliados se identificaron y contaron utilizando la tinción cuantitativa de protargol (QPS) sobre membranas de ésteres de celulosa marca Millipore (Irlanda) con un diámetro de poro de 1.2 μm o 3 μm , siguiendo el método modificado de Montagnes y Lynn (1987, 1993) y Skibbe (1994). Se utilizó el proteinato de plata - protargol (Fluka, Alemania, antes de año 2006) para teñir la muestra (ver el anexo).

6.5. TOMA DE IMÁGENES

Para la identificación en detalle y la medición de biomasa se tomaron fotografías con la cámara Canon Power Shot S45 conectada a una computadora Sony-Vaio con el software Canon Zoom Browser. Se utilizó el microscopio Leica DMLB (Alemania) equipado con objetivos apocromáticos de inmersión 40x y 100x y contraste diferencial de interferencia (DIC o Nomarski).

La identificación de los organismos se realizó siguiendo los criterios de Foissner *et al.* (1991, 1992, 1994, 1995, 1999) y de artículos especializados (Esteban *et al.*, 1993a, 1993b; Borrer y Hill, 1995). En

caso de no contar con esta información o de que fuera muy poca, se comparó con fotografías de sitios de internet tales como microscope*, EOL, Google scholar.

Las dimensiones de las células (largo y ancho) se evaluaron analizando las fotografías en la computadora. La biomasa se calculó según el modelo volumétrico (elipsoide y medio elipsoide según la forma de especie) y considerando un contenido del carbono orgánico de $0.368 \text{ pg } \mu\text{m}^{-3}$ (Jerome *et al.*, 1993).

6.6. CUANTIFICACIÓN

Los ciliados fueron contados recorriendo toda la membrana utilizando el objetivo de inmersión 40x, a excepción de los escuticociliados que se contaron por campo con un objetivo de 100x. Se contaron 50 campos por lo general y en casos de una densidad muy baja se contaron >100 campos (Weisse *et al.* 2009).

Los datos sobre APP, HPP y flagelados fueron obtenidos al filtrar la muestra sobre membranas de policarbonato para observarlo en el microscopio Leica DMLB de epifluorescencia (datos de tesis; Perz, 2011). A continuación se detalla la metodología.

- APP: Se contaron al menos 300 células por muestra, utilizando su autofluorescencia, sobre una membrana con tamaño de poro de $0.2 \mu\text{m}$.
- HPP: Se contaron al menos 300 células por muestra, tiñéndola con de DAPI, sobre una membrana con tamaño de poro de $0.2 \mu\text{m}$ (Porter y Feig, 1980).
- Flagelados: Para Alchichica se usó la muestra para HPP, mientras que para La Preciosa se concentraron 10 mL en 1 o 2 mL al filtrarla por una membrana de $1 \mu\text{m}$ (Porter y Feig, 1980).

6.7. ANÁLISIS DE DATOS

Todos los conteos y datos de biomásas incluidos los tomados de Perz (2011), se integraron a una base de datos (Microsoft Office Excel 2007) junto con los datos fisicoquímicos (temperatura, OD, PAR, salinidad) con el fin de evaluar gráficamente el patrón de estratificación de ciliados. Para graficar los datos de los ciliados y sus presas se calculó en cada caso, el promedio ponderado a lo largo de la columna de agua.

Finalmente para determinar la similitud entre los distintos muestreos y sus capas (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) se empleó el programa Primer 5, versión 5.2.8 para Windows, calculándose el índice de Bray-Curtis.

RESULTADOS

7. RESULTADOS

7.1. VARIABLES FISICOQUÍMICAS

ALCHICHICA

Primeramente hay que aclarar que en el caso del lago Alchichica el muestreo de diciembre del 2007 a pesar de ser cronológicamente anterior al de noviembre del 2010 se comporta como subsecuente al pertenecer al estadio inmediato anterior en la estratificación del lago (Figuras 4, 5 y 7).

Al comparar los muestreos puede observarse que las clinas de temperatura y oxígeno se encuentran claramente marcadas en noviembre del 2010, descendiendo $0.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ en 3 m, mientras que en diciembre del 2007 la termoclina comenzaba su deterioro formando una pseudotermoclina, esto es un cambio menos brusco, descendiendo $0.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ en 4 m. Sin embargo puede asegurarse que en ambos muestreos se presentó una oxiclina marcada, desarrollándose un hipolimnion anóxico.

La PAR, en ambos muestreos, presentó una ligera estabilización en su tendencia en el metalimnion, coincidiendo con la termoclina, debido a la gran cantidad de partículas atrapadas en esta zona. Mediante la tinción de QPS pudo apreciarse la variada naturaleza de estas partículas, incluyendo detrito, fitoplancton y ciliados.

La conductividad específica promedio fue de 1.3 mS cm^{-1} .

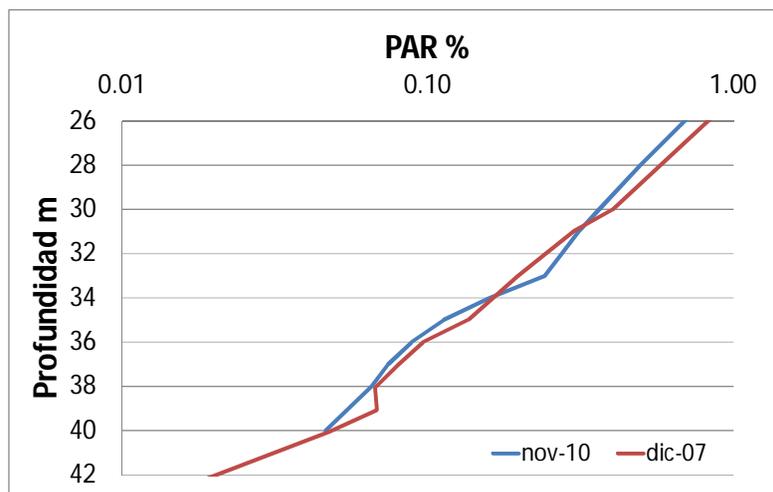


Figura 4. Perfil de porcentaje de PAR menor al 1%. Alchichica. Noviembre 2010.

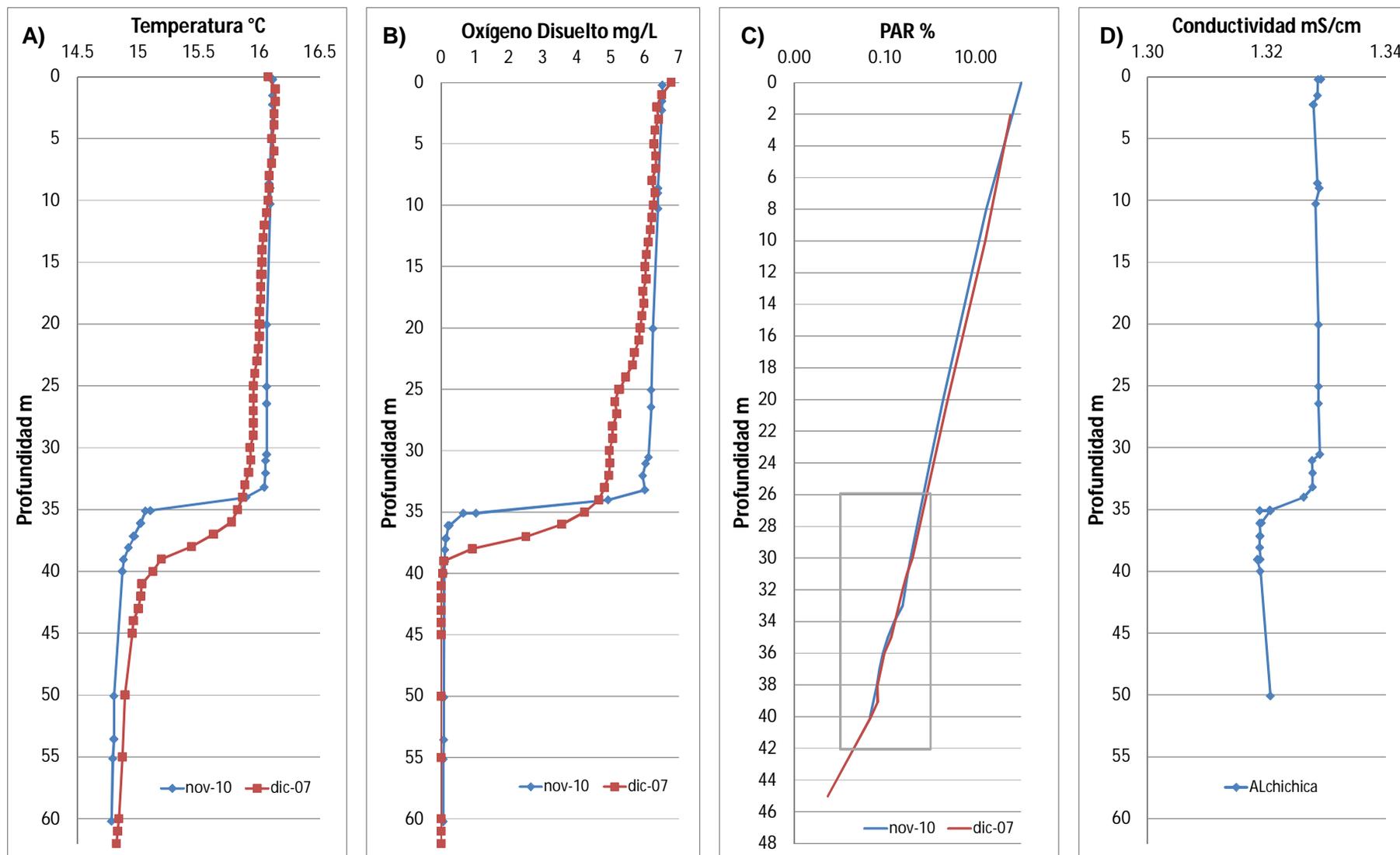


Figura 5. Perfiles de los parámetros fisicoquímicos del Lago Alchichica.

A) Temperatura. B) Oxígeno disuelto. C) Porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (el rectángulo gris marca un acercamiento presentado en la Figura 4). D) Conductividad.

RESULTADOS

LA PRECIOSA

Durante el muestreo de septiembre del 2010 las clinas de temperatura y oxígeno permanecieron marcadas, mientras que en noviembre del 2010 la estratificación térmica se perdió y el OD descendió lentamente ya que estaba homogeneizado el lago (Figuras 6 y 7). En ambos muestreos se desarrolló un hipolimnion anóxico. En noviembre del 2010 la alta temperatura registrada en la superficie que se debió a una mayor radiación solar.

Respecto a la medición de la PAR realizada en septiembre del 2010 cabe mencionar que se realizó únicamente con un sensor, sin otro sensor como referencia, por lo que resultó ser poco confiable debido al constante cambio en la nubosidad en el sitio de muestreo. Cerca de los 24 m se llegó al 0.01%.

La conductividad específica promedio fue de 2.1 mS cm^{-1} .

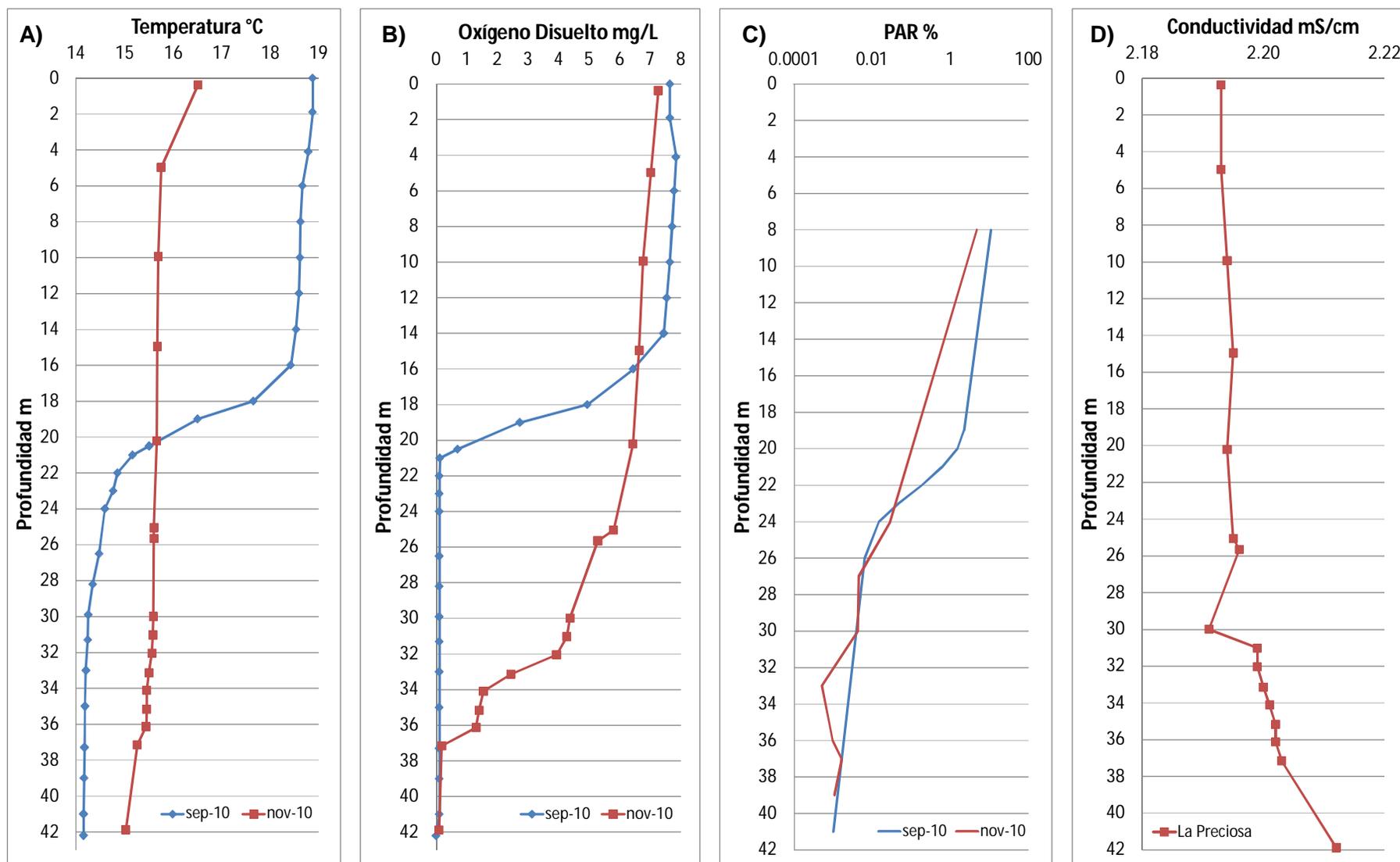


Figura 6. Perfiles de los parámetros fisicoquímicos del Lago La Preciosa.

A) Temperatura. B) Oxígeno disuelto. C) Porcentaje de radiación fotosintéticamente activa. D) Conductividad.

RESULTADOS

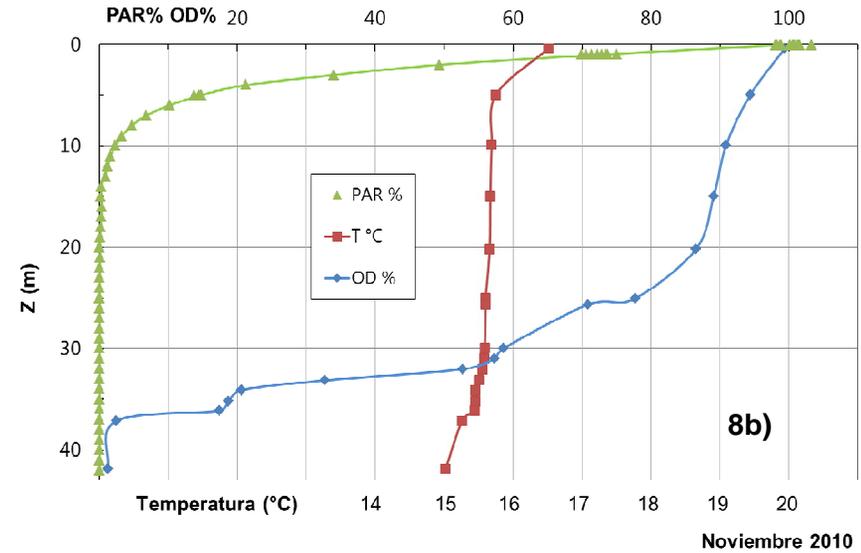
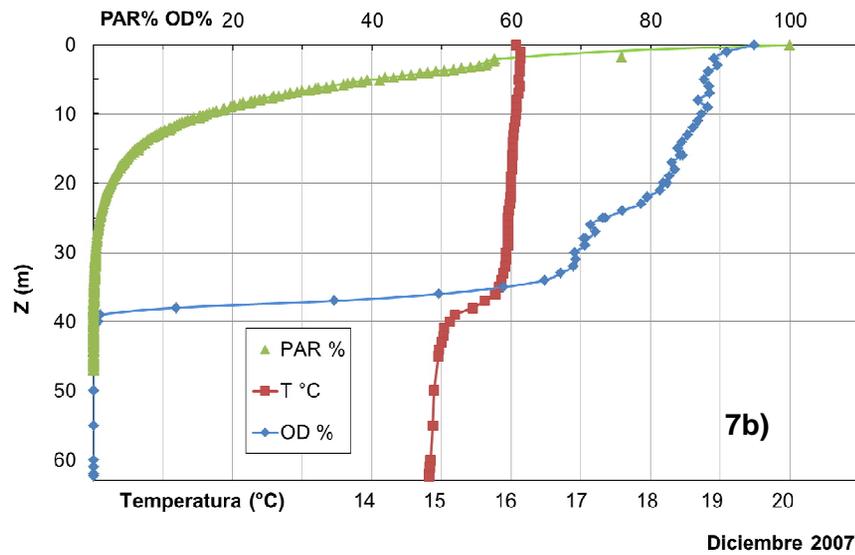
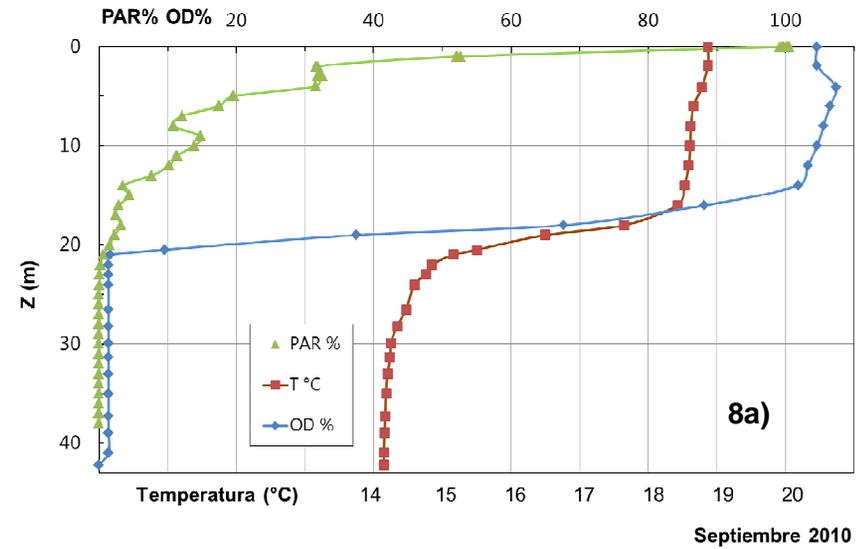
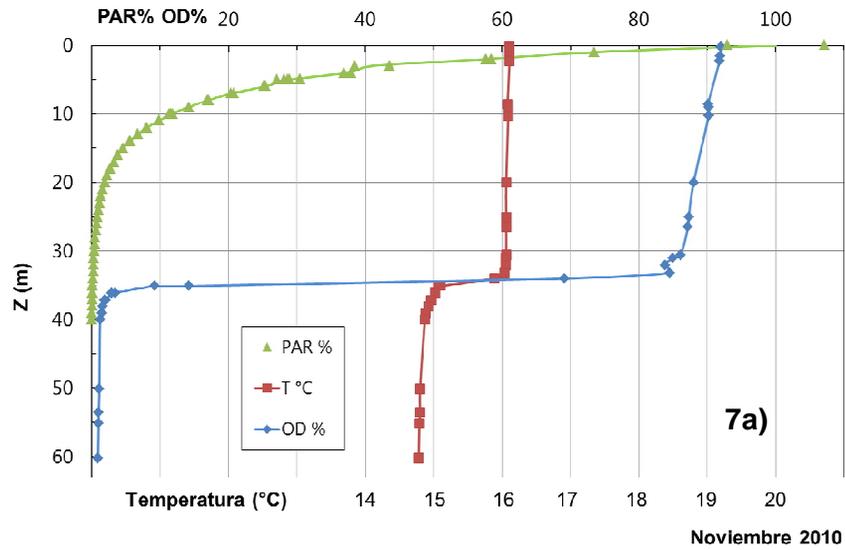


Figura 7. Conjunto de parámetros fisicoquímicos correspondientes a cada muestreo en el lago Alchichica.

Figura 8. Conjunto de parámetros fisicoquímicos correspondientes a cada muestreo en el lago La Preciosa.

7.2. DETERMINACIÓN TAXONÓMICA Y ABUNDANCIA RELATIVA

Tabla 5. Especies de ciliados identificadas en los lagos.

	Mixótrofos	Alchichica Noviembre 2010	Alchichica Diciembre 2007	La Preciosa Septiembre 2010	La Preciosa Noviembre 2010
<i>Actinobolina</i> sp.		•	•		
<i>Astylozoon</i> sp.		•			
<i>Belonophrya</i> sp.	•	•	•		
<i>Caenomorphia</i> sp.		•	•		
Ciliado sp. 4					•
<i>Cristigera</i> sp.		•	•	•	•
<i>Cyclidium</i> sp.		•	•	•	•
<i>Dexiotricha</i> sp.					
Escuticociliado sp. 1		•	•	•	•
Escuticociliado sp. 2		•		•	•
Escuticociliado sp. 5				•	
Escuticociliado sp. 6				•	•
Escuticociliado sp. 7		•		•	
Escuticociliados			•	•	•
<i>Euplotes/Euplotopsis</i> sp.	•	•	•		•
<i>Halteria</i> sp.		•	•	•	•
<i>Holophrya</i> sp.	•	•	•	•	•
<i>Lacrymaria</i> sp.					•
<i>Litonotus</i> sp.		•	•		•
<i>Mesodinium</i> sp.		•	•		
<i>Monodinium</i> sp.		•			
<i>Pelagovorticella</i> sp.					•
<i>Phialina</i> sp.	•	•	•	•	•
<i>Spirostomum teres</i>	•		•	•	•
<i>Uroleptus</i> sp.		•	•		
<i>Uronema</i> sp.		•	•		•
<i>Urotricha</i> sp.				•	
<i>Vorticella aquadulcis</i>			•		
<i>Vorticella</i> sp.		•	•	•	•

ALCHICHICA (Tabla 5 y Figuras 9-26)

Se identificaron un total de 22 taxa distintos de ciliados, 19 en ambos muestreos.

- Noviembre 2010: los taxa más importantes en cuanto biomasa fueron los escuticociliados *Cyclidium* spp., *Cristigera* sp., escuticociliado sp.1 y sp. 2 que dominaron en el piso del epilimnion. *Phialina* sp. dominó en el metalimnion. En el hipolimnion las géneros con mayor biomasa fueron escuticociliados: *Cyclidium* spp., *Cristigera* sp. y escuticociliado sp. 1 y sp. 2. Cerca del fondo tuvieron importancia *Holophrya* sp. y *Phialina* sp.
- Diciembre 2007: Los 2 géneros con mayor biomasa fueron *S. teres* y el aparente mixótrofo *Euplotopsis* sp. que dominaron en la pseudotermoclina. Este último dominó o co-dominó en las

RESULTADOS

tres capas del lago: en el epilimnion junto a *Holophrya* sp. y *Vorticella aquadulcis*, en el hipolimnion junto a al escuticociliado *Cristigera* sp.

- ❖ Los géneros que se identificaron únicamente en Alchichica fueron los haptóridos *Actinobolina*, *Belonophrya*, *Mesodinium* y *Monodinium*; el escuticociliado sp. 7, similar a *Satrophilus* sp., los peritricos *Vorticella aquadulcis* y *Astylozoon* sp. que se presentó raramente al igual que *Uroleptus* sp. y *Caenomorpha* sp.

Nota: Cabe mencionar que ni *Astylozoon* sp. ni escuticociliado sp. 7 se presentaron en la gráfica de Noviembre 2010 ya que el cálculo de su biomasa es muy inexacto debido a su rara presencia (menos de 5 organismos registrados), y en el caso del peritrico, por su aplastamiento en la preparación de QPS.

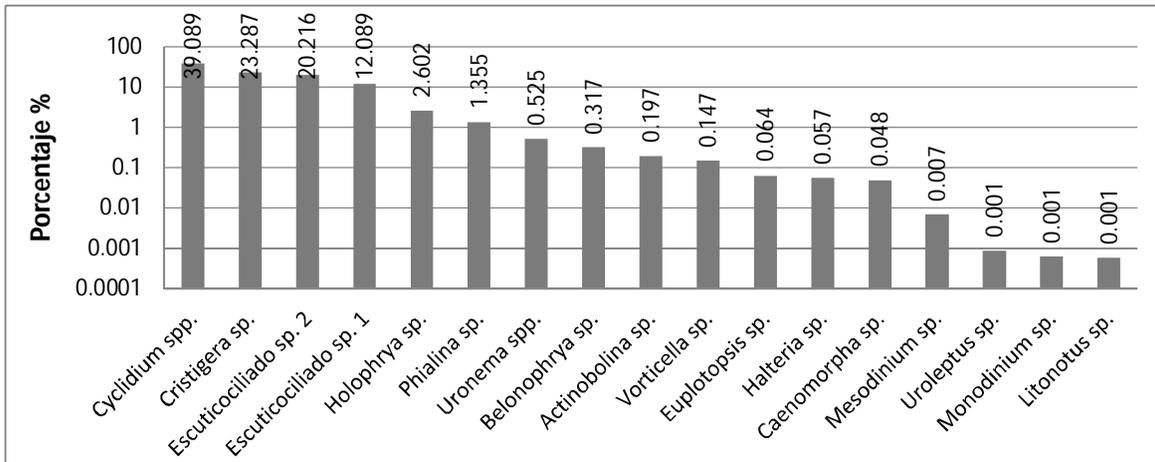


Figura 9. Abundancia relativa de los taxa presentes en toda la columna de agua. Alchichica. Noviembre 2010.

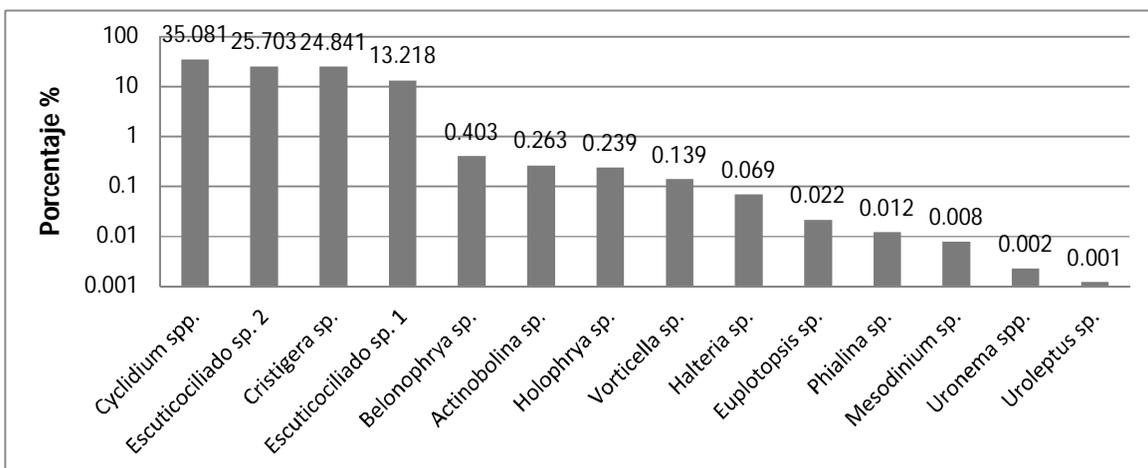


Figura 10. Abundancia relativa de los taxa presentes en el epilimnion. Alchichica. Noviembre 2010.

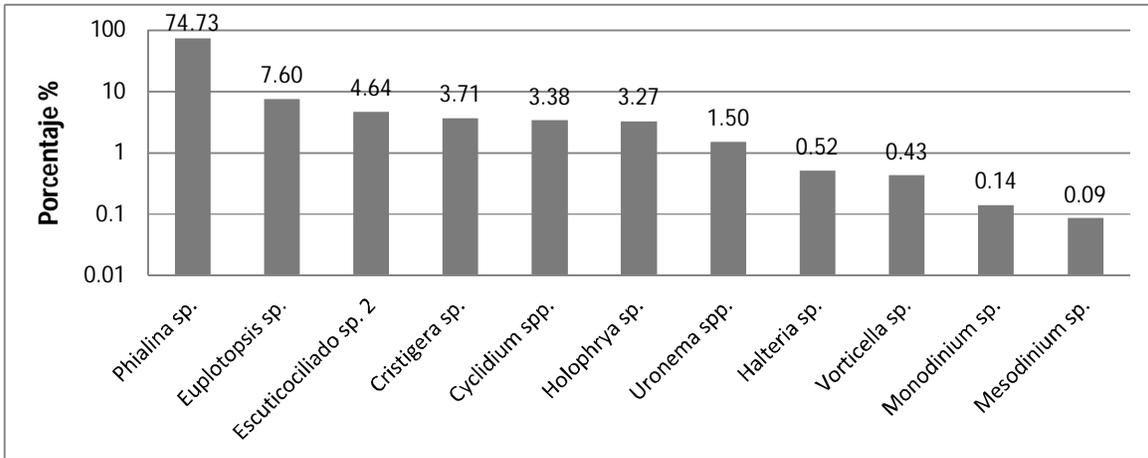


Figura 11. Abundancia relativa de los taxa presentes en el metalimnion. Alchichica. Noviembre 2010.

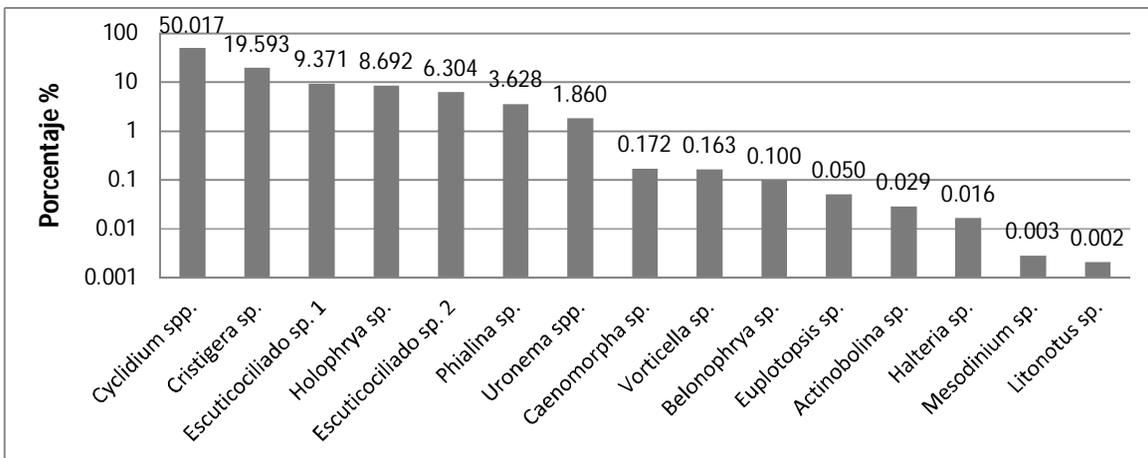


Figura 12. Abundancia relativa de los taxa presentes en el hipolimnion. Alchichica. Noviembre 2010.

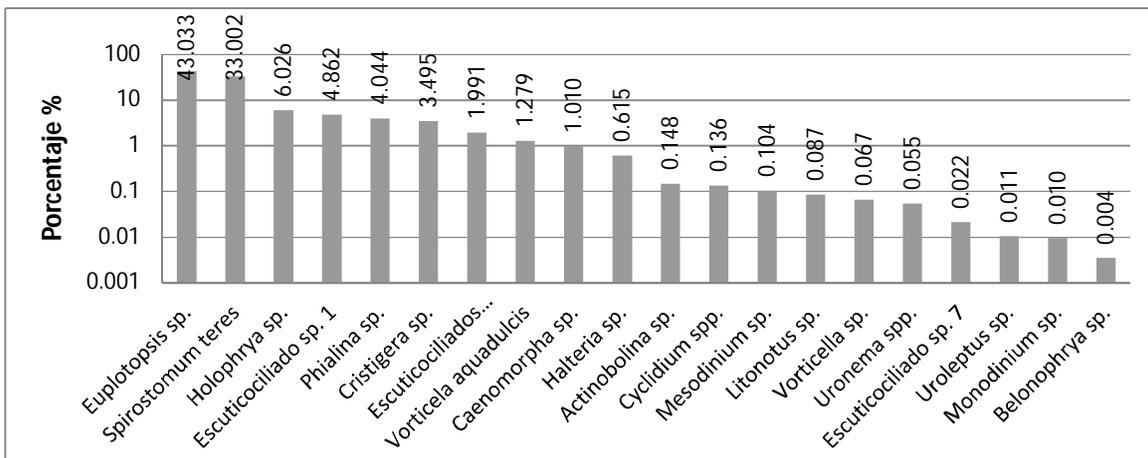


Figura 13. Abundancia relativa de los taxa presentes en toda la columna de agua. Alchichica. Diciembre 2007.

RESULTADOS

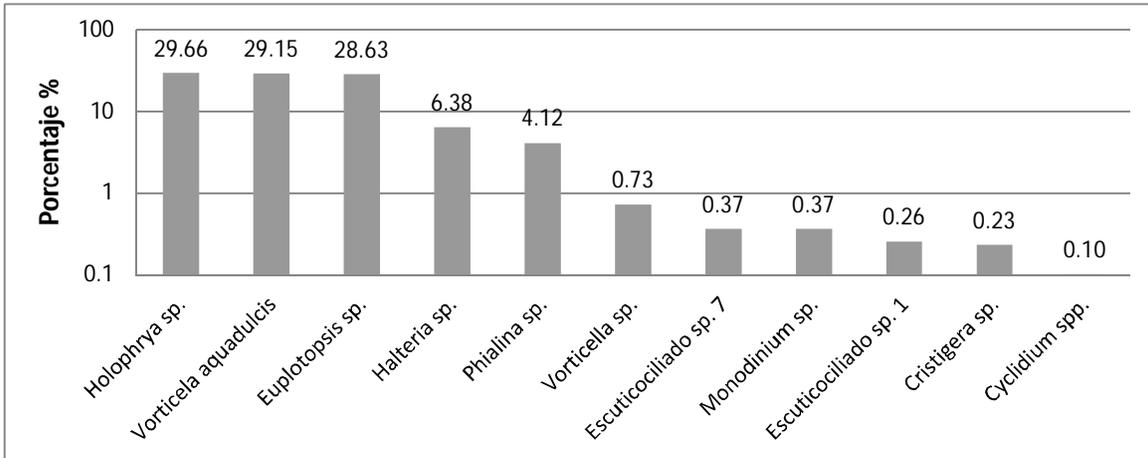


Figura 14. Abundancia relativa de los taxa presentes en el epilimnion. Alchichica. Diciembre 2007.

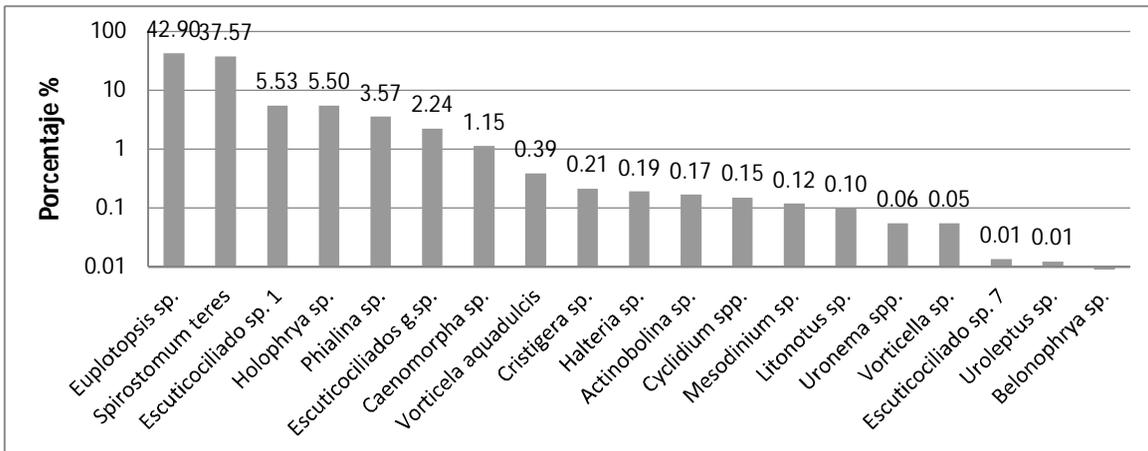


Figura 15. Abundancia relativa de los taxa presentes en el metalimnion. Alchichica. Diciembre 2007.

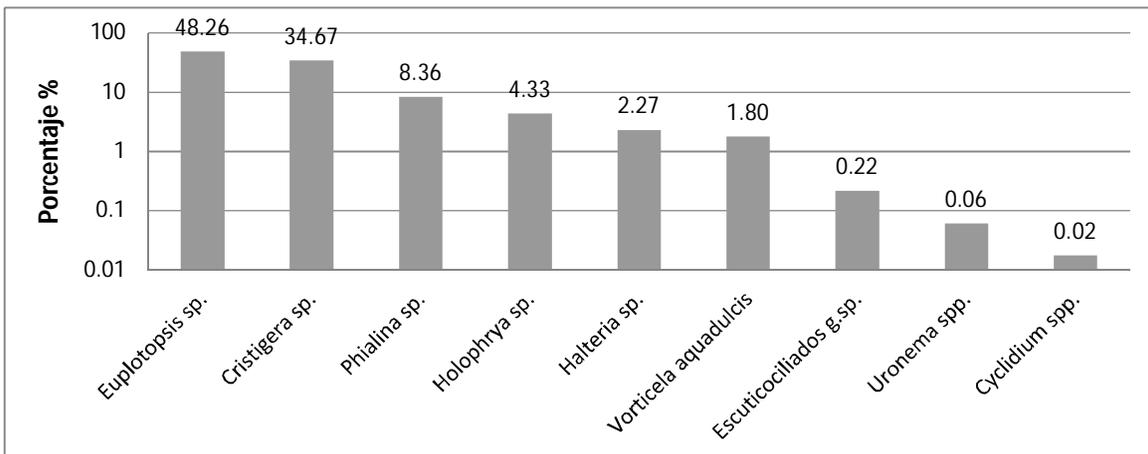


Figura 16. Abundancia relativa de los taxa presentes en el hipolimnion. Alchichica. Diciembre 2007.

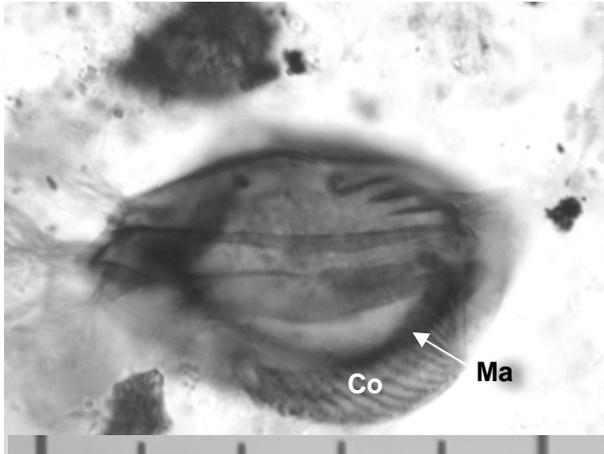


Figura 17. *Euplotopsis* sp. 20/11/2010 30m.
Co=Ciliatura oral, Ma=Macronúcleo. Barra=10 µm.

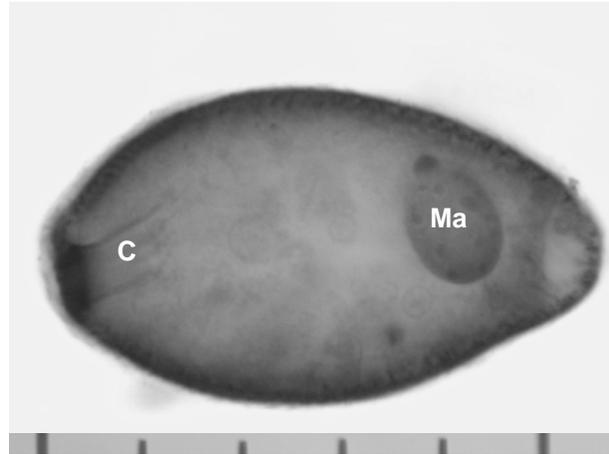


Figura 18. *Holophrya* sp. 20/11/2010 40m.
C=Citostoma, Ma=Macronúcleo.

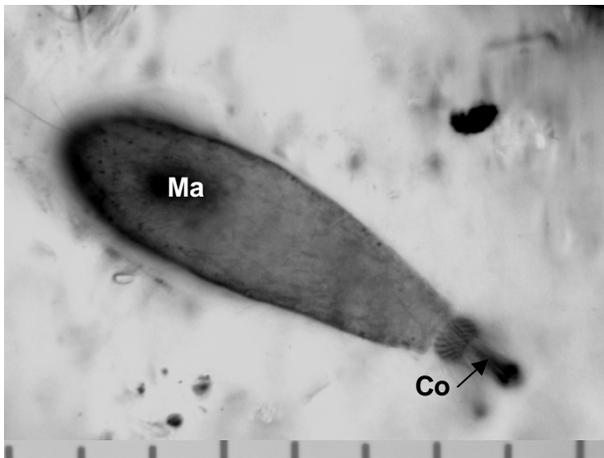


Figura 19. *Phialina* sp. 20/11/2010 62m.
Ma=Macronúcleo, Co=Ciliatura oral.



Figura 20. *Holophrya* sp. 20/11/2010 8.5 m.
Punta de flecha: Posibles endosimbiontes,
C=Citostoma, Ma=Macronúcleo.

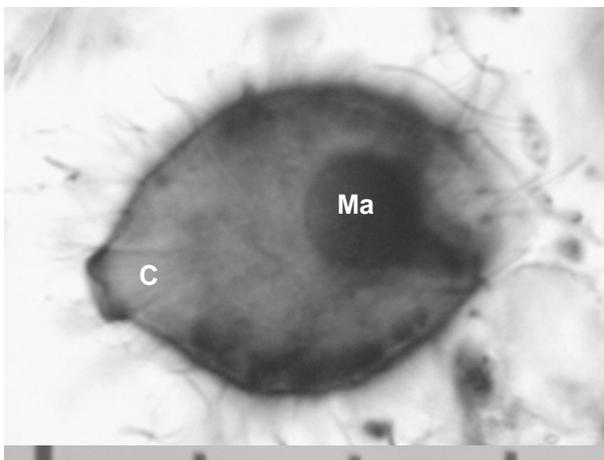


Figura 21. *Actinobolina* sp. 20/11/2010 20m.
C=Citostoma, M=Macronúcleo.

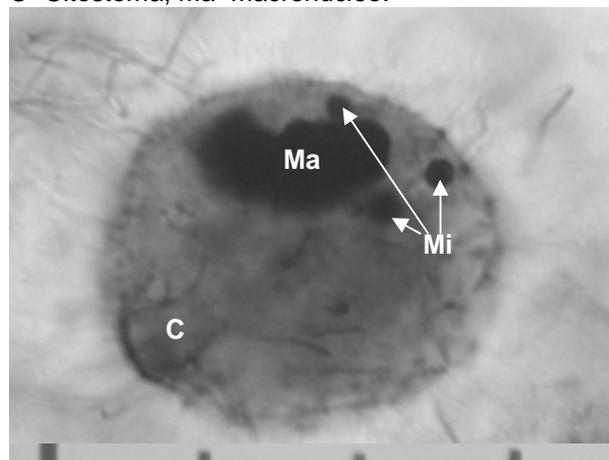


Figura 22. *Belonophrya* sp. 20/11/2010 31 m.
C=Citostoma, Ma=Macronúcleo, Mi=micronúcleos.

RESULTADOS

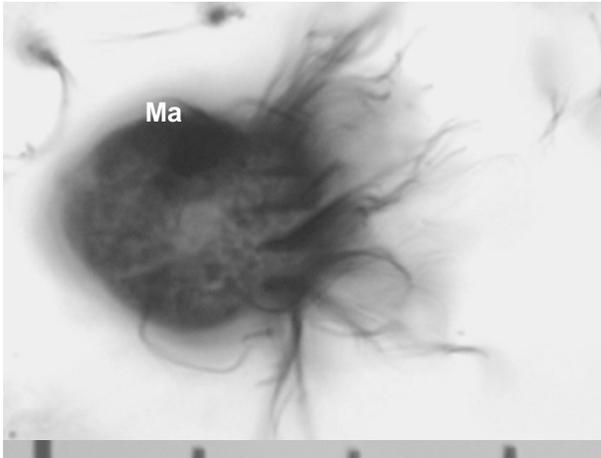


Figura 23. *Halteria* sp. 20/11/2010 20 m.
Ma=Macronúcleo.

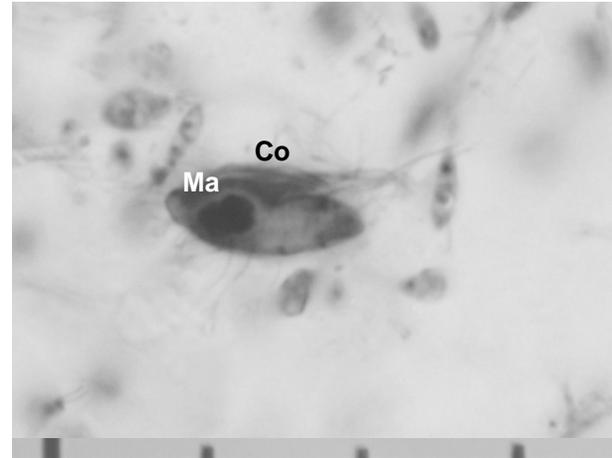


Figura 24. *Cristigera* sp. 19/11/2010 20 m.
Ma=Macronúcleo, Co=Ciliatura oral.

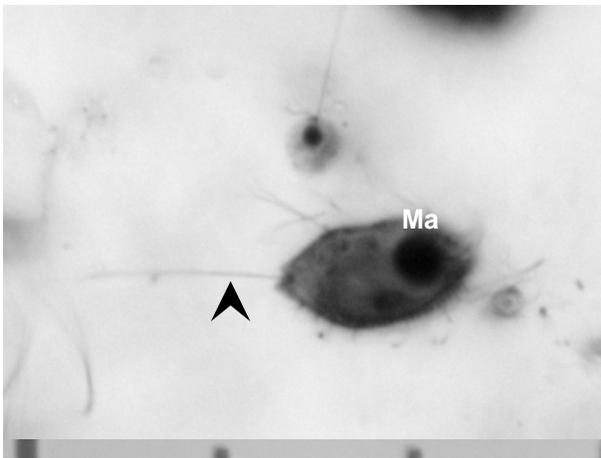


Figura 25. *Cyclidium* sp. 19/11/2010 32 m.
Punta de flecha: Cilio caudal, Ma=Macronúcleo.



Figura 26. Escuticociliado sp. 2 19/11/2010 33 m.
Ma=Macronúcleo.

LA PRECIOSA

En La Preciosa se presentaron un total de 21 taxa, 15 en noviembre del 2010 y 18 en septiembre del 2010 (Tabla 5 y Figuras 27-43).

- Septiembre 2010: Casi toda la biomasa del ensamblaje se debió a *S. teres*, siendo la especie más importante. A este le siguieron *Cyclidium* sp. y *Holophrya* sp. A los 8 m *Phialina* sp. fue el ciliado más importante en biomasa. En el metalimnion se generó el máximo de biomasa más grande del ensamblaje producido por *S. teres*, y en menor medida por *Holophrya* sp. En hipolimnion, cerca del fondo, *Cyclidium* sp. dominó y presentó su mayor abundancia en la columna de agua.

- Noviembre 2010: Debido a la deteriorada estratificación no existió una separación entre epilimnion y metalimnion, por lo que se toma a esta zona como una sola capa, donde dominaron los escuticociliados sp. 1 y sp. 2, y en menor medida el peritrico *Pelagovorticella* sp. y el escuticociliado *Cyclidium* spp. En el hipolimnion los ciliados más importantes fueron *S. teres*, el escuticociliado sp. 1 y sp. 2.
- ❖ Los géneros identificados sólo en este lago fueron el abundante peritrico *Pelagovorticella*; los escuticociliados *Dexiotricha* sp., escuticociliados sp. 5 y sp. 6; el haptórido *Lacrymaria* sp.; el protostomátido *Urotricha* de afinidad dulceacuícola, y el ciliado sp. 4.

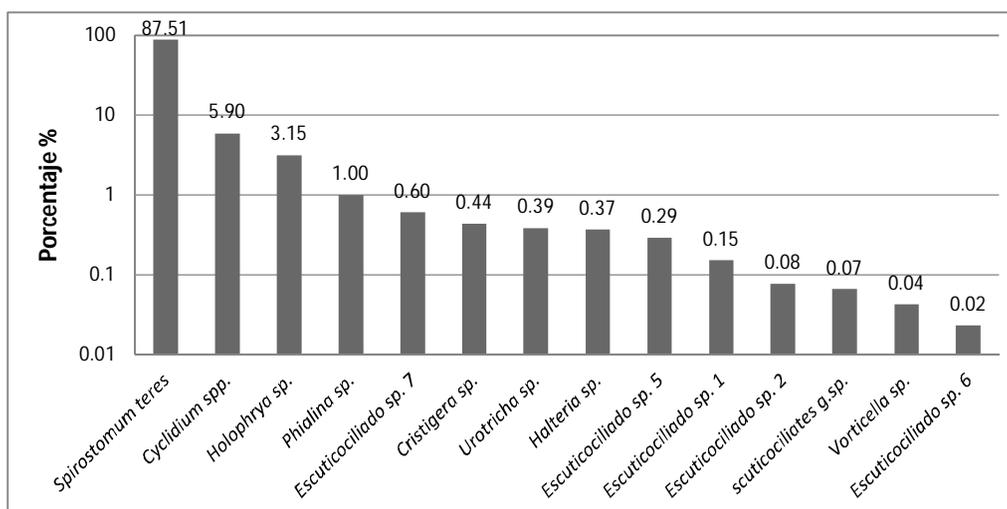


Figura 27. Abundancia relativa de los taxa presentes en toda la columna de agua. La Preciosa. Septiembre 2007.

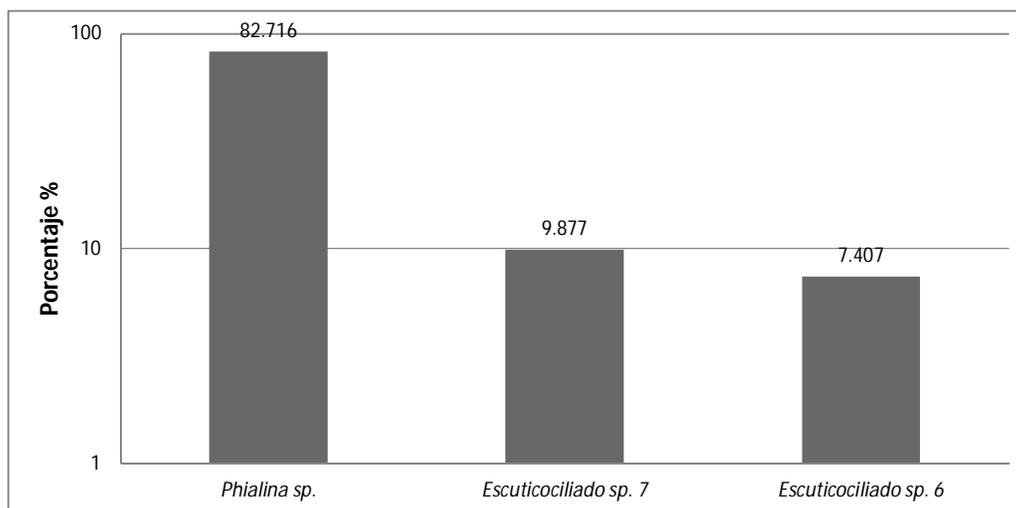


Figura 28. Abundancia relativa de los taxa presentes en el epilimnion. La Preciosa. Septiembre 2007.

RESULTADOS

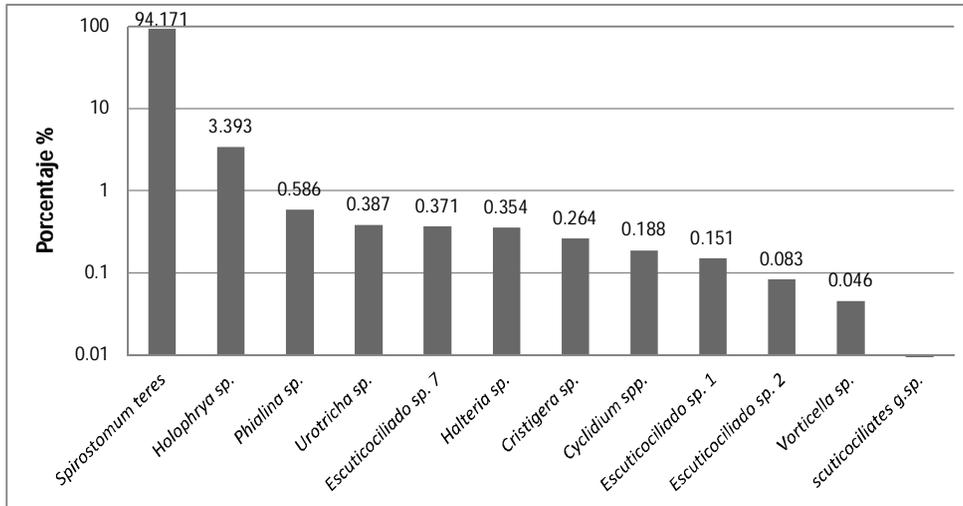


Figura 29. Abundancia relativa de los taxa presentes en el metalimnion. La Preciosa. Septiembre 2007.

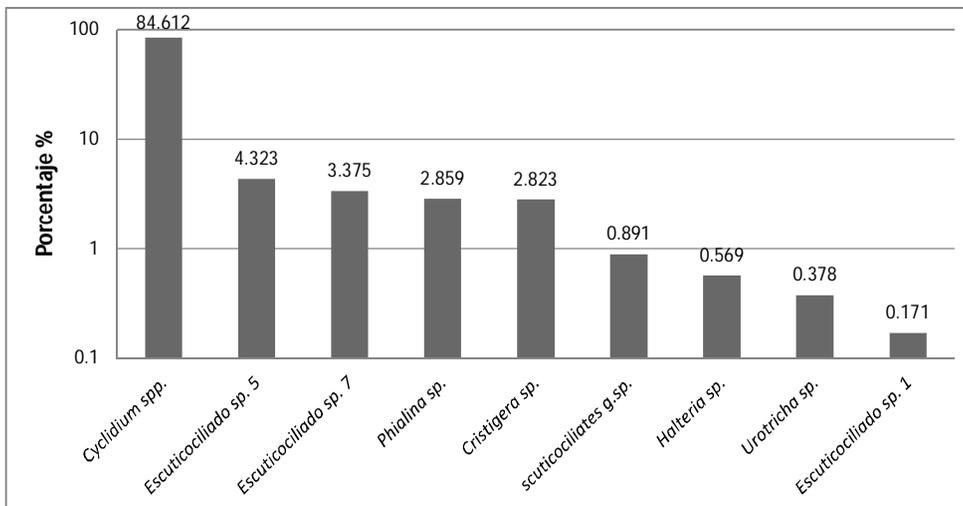


Figura 30. Abundancia relativa de los taxa presentes en el hipolimnion. La Preciosa. Septiembre 2007.

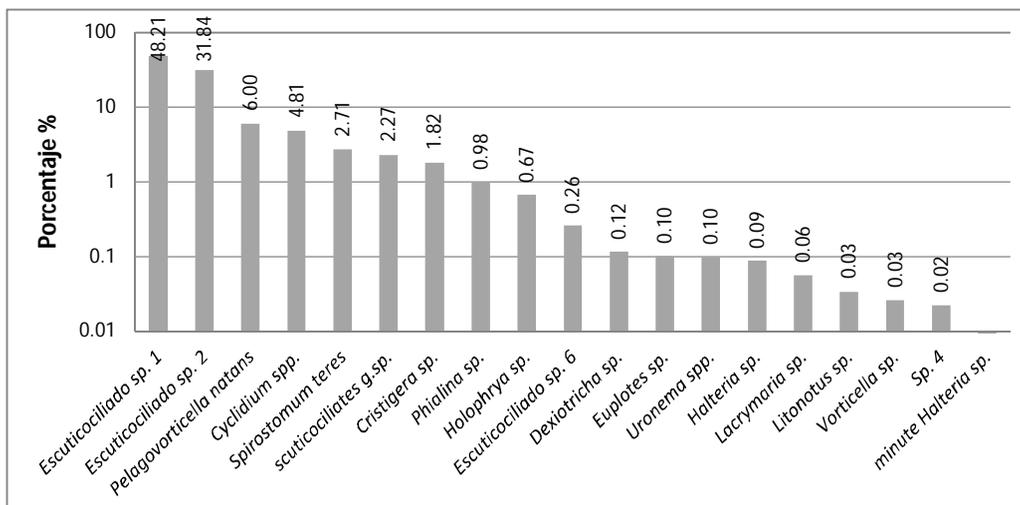


Figura 31. Abundancia relativa de los taxa presentes en toda la columna de agua. La Preciosa. Noviembre 2007.

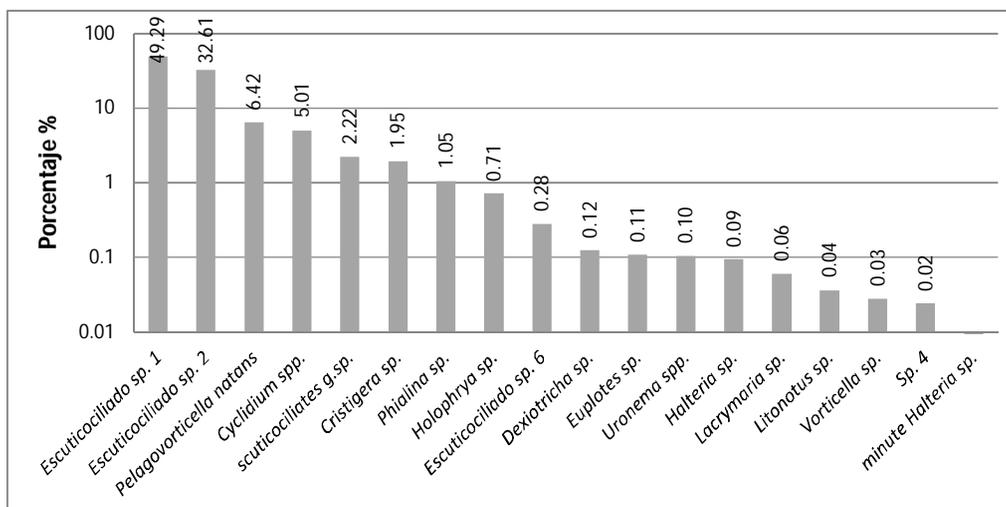


Figura 32. Abundancia relativa de los taxa presentes en la capa superior de la columna de agua. La Preciosa. Noviembre 2007.

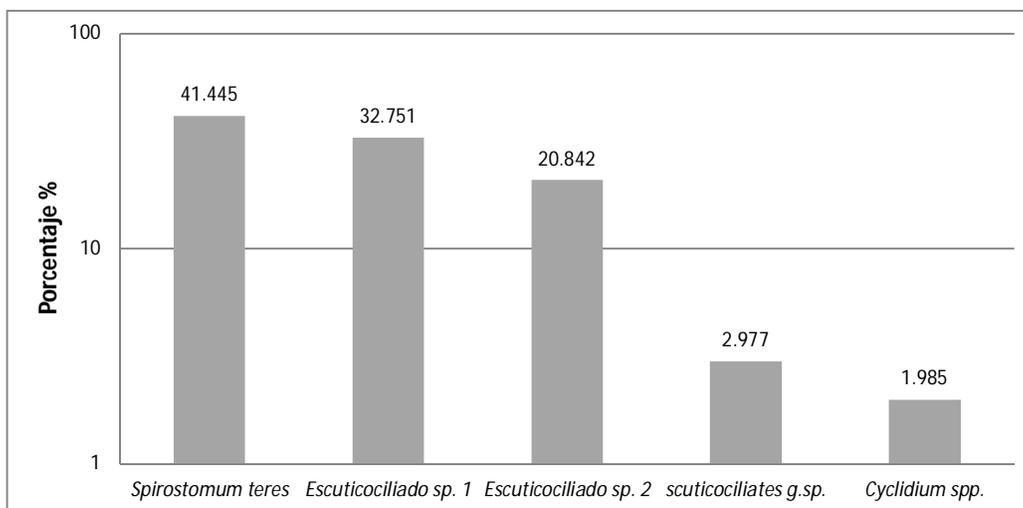


Figura 33. Abundancia relativa de los taxa presentes en el hipolimnion. La Preciosa. Noviembre 2007.

RESULTADOS

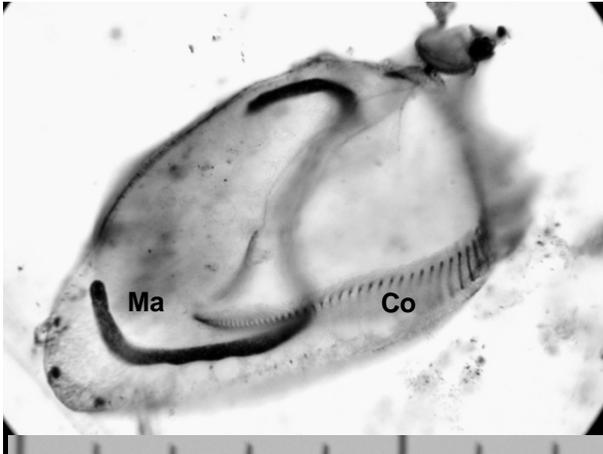


Figura 34. *Euplotes* sp. 01/09/2010 19.5 m.
Ma=Macronúcleo, Co=Ciliatura oral.

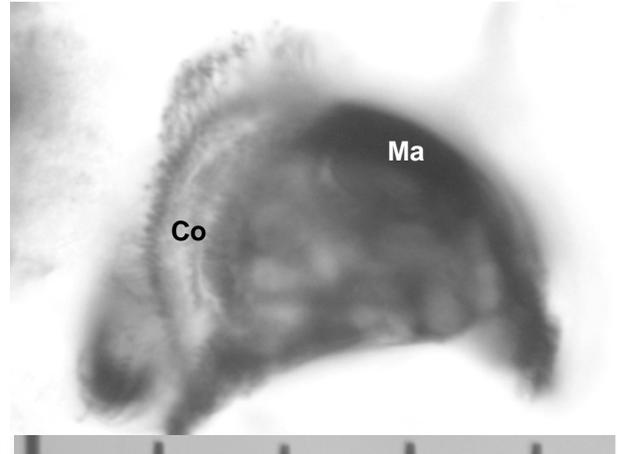


Figura 35. *Caenomorpha* sp. 01/09/2010 23 m.
Ma=Macronúcleo, Co=Ciliatura oral.

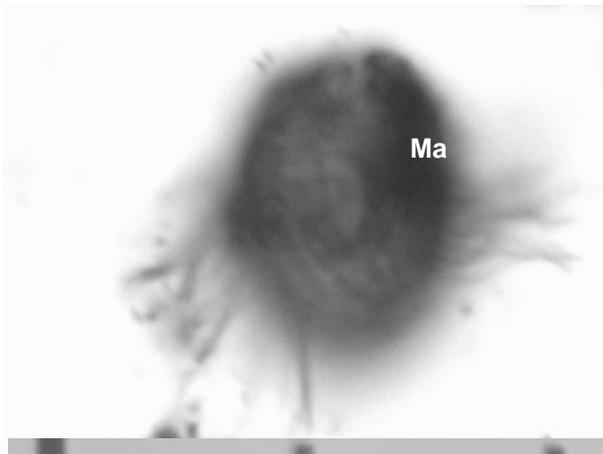


Figura 36. *Urotricha* sp. 01/09/2010 20.5 m.
Ma=Macronúcleo.



Figura 37. *Urotricha* sp. 01/09/2010 20.5 m.
Ma=Macronúcleo



Figura 38. *Cristigera* sp. 01/09/2010 24.5 m.
Ma=Macronúcleo, Punta de flecha: Cilios caudales.

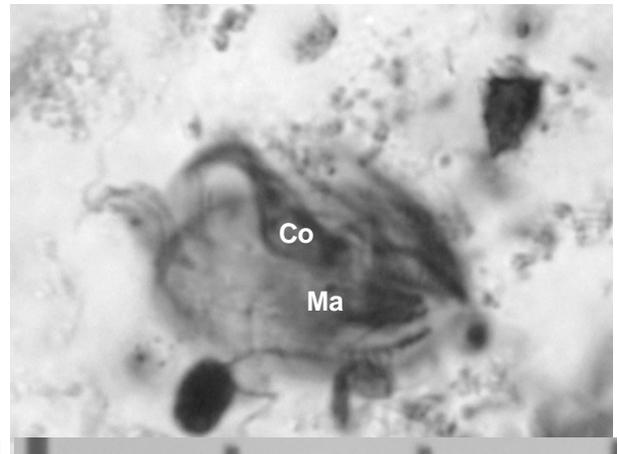


Figura 39. *Cristigera* sp. 01/09/2010 24.5 m.
Ma=Macronúcleo, Co=Ciliatura oral.

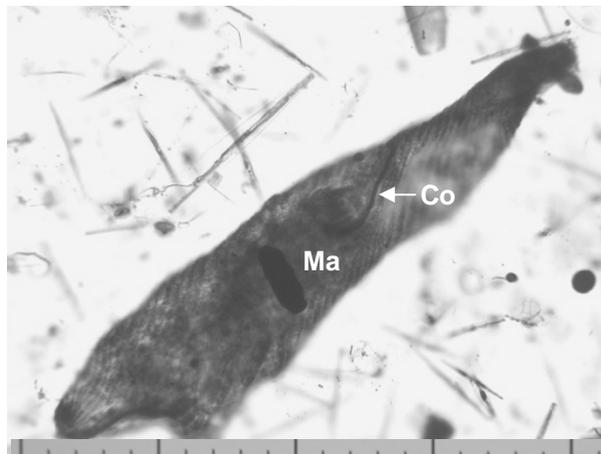
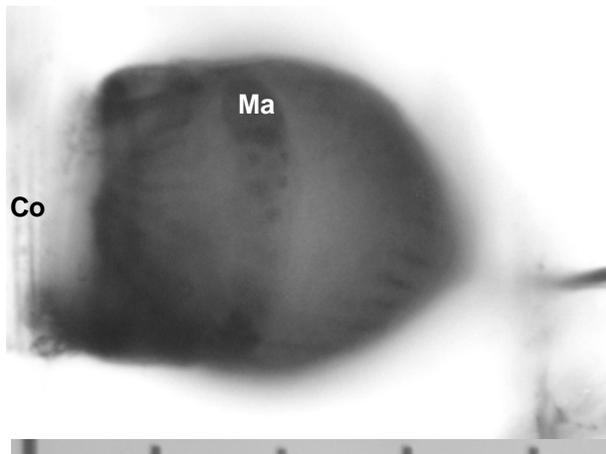


Figura 40. *Pelagovorticella natans* 19/11/2010 30m. Figura 41. *Spirostomum teres* 20/11/2010 40m.
Co=Ciliatura oral, Ma=Macronúcleo. Ma=Macronúcleo, Co=Ciliatura oral.

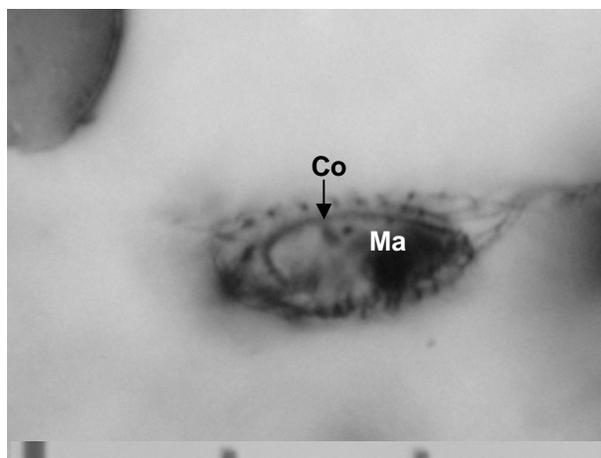
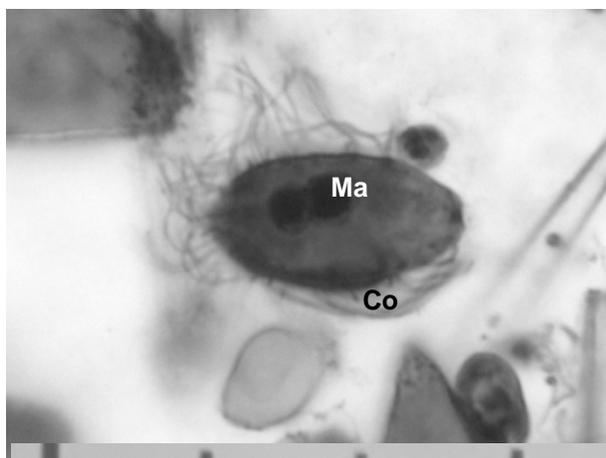


Figura 42. Escuticociliado sp. 2 19/11/2010 30 m. Figura 43. *Cyclidium* sp. 19/11/2010 35 m.
Ma=Macronúcleo, Co=Ciliatura oral. Co=Ciliatura oral, Ma=Macronúcleo.

Los taxa presentes tanto en Alchichica como en La Preciosa fueron *Euplotes* sp., *Halteria* sp., *Holophrya* sp., *Litonotus* sp., *Phialina* sp., *S. teres* sp. y *Vorticella* sp.; y los escuticociliados, *Cristigera* sp., *Cyclidium* sp., escuticociliados sp. 1 y sp. 2 y *Uronema* sp.

Todas las especies que no pudieron ser identificadas, excepto ciliado sp. 4, pertenecen al grupo de los escuticociliados (Figuras 44-50).

RESULTADOS

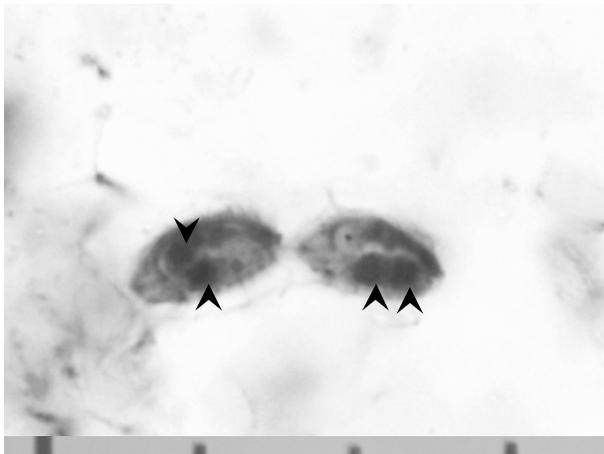


Figura 44. Escuticociliado sp.1 19/11/2010 36 m. Similar a *Cyclidium* con dos macronúcleos separados (Punta de flecha).

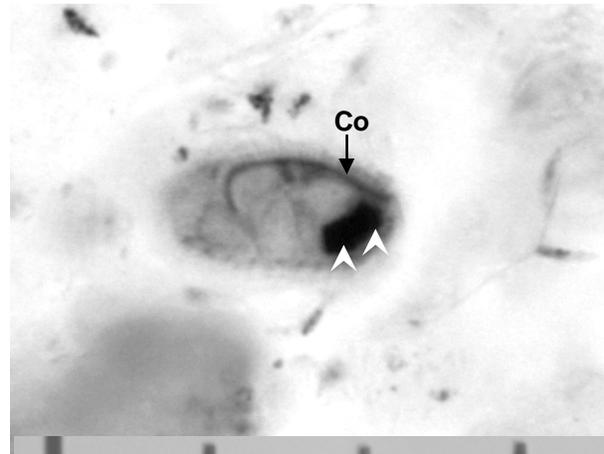


Figura 45. Escuticociliado sp. 219/11/2010 31 m. Similar a *Cyclidium* con dos macronúcleos juntos. (Punta de flecha).



Figura 46. Escuticociliado sp. 3 01/09/2010 25.5 m. Similar a *Cristigera* con ciliatura somática (Cs) en zona anterior. M=Macronúcleo.

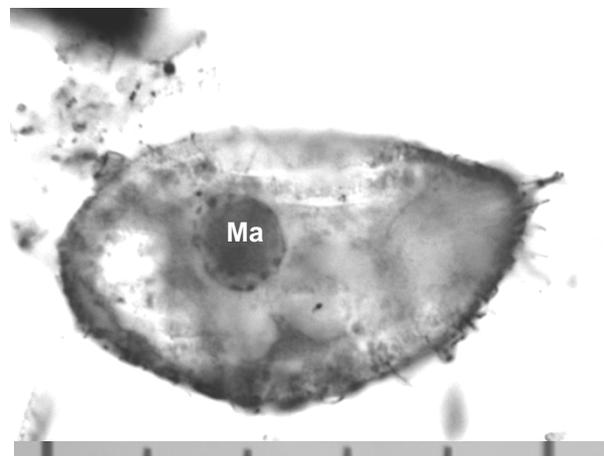


Figura 47. Ciliado sp. 4 20/11/2010 37 m. Posiblemente con placas

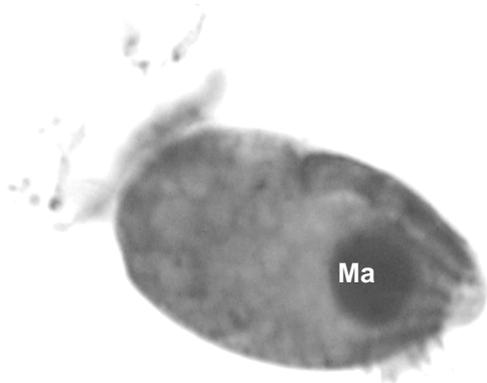


Figura 48.
Escuticociliado sp. 5 01/09/2010 21.5 m.
Similar a *Cristigera* con cinétidas en zona posterior.

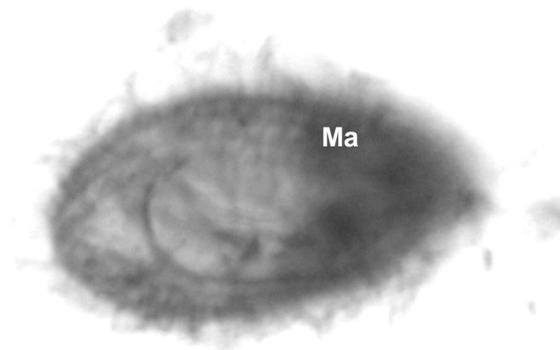


Figura 49. Escuticociliado sp. 6 01/09/2010 8 m.
Similar a *Cyclidium* con 3 macronúcleos (Ma).

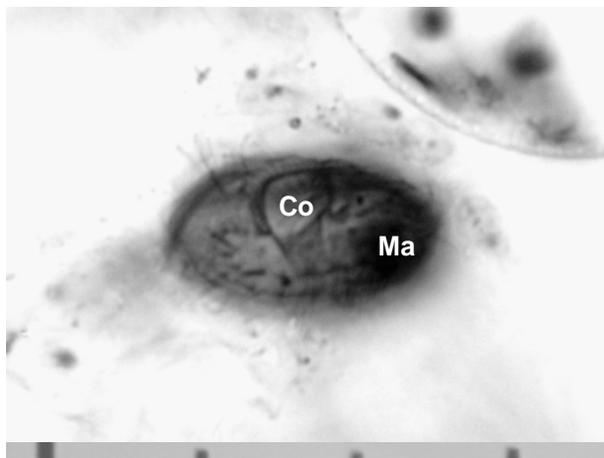


Figura 50. Escuticociliado sp. 7 19/11/2010 37 m.
Escuticociliado similar a *Satrophilus* sp.

7.3. BIOMASA DE CILIADOS: MÁXIMOS DE BIOMASA DEL ENSAMBLAJE

ALCHICHICA

En ambos muestreos se presentó un máximo de biomasa cerca del piso del metalimnion y de la oxiclina, coincidiendo con el 0.1% de PAR. En noviembre del 2010 se presentó otro por encima de la termoclina alrededor del 1% de PAR.

RESULTADOS

Noviembre 2010 (Figuras 51-54).

Se presentaron dos máximos de biomasa total conformados principalmente por escuticociliados. El primero por encima de la termoclina generado por *Cristigera* sp. en mayor parte. El otro máximo, formado mayoritariamente por *Cyclidium* sp. que se presentó cerca de la base de la termoclina y oxiclina coincidiendo con el 0.1% de PAR (Figuras 51, 52 y 54). En esta profundidad *Holophrya* sp. presentó posibles algas secuestradas y generó su segundo valor máximo de abundancia (Figura 20). Cerca del fondo *Phialina* sp. y *Holophrya* sp. aportaron casi toda la biomasa (Figuras 51 y 53).

Nota: en las Figuras 53 y 54 no se muestran los datos de fondo (62 m) debido a que no se cuenta con el dato de PAR debido a que sobrepasa el límite inferior de los medidores.

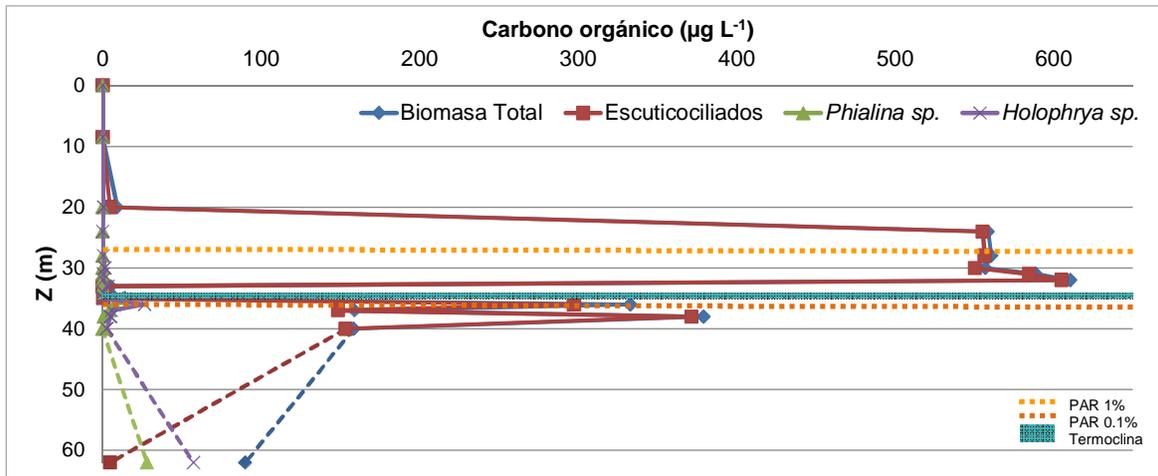


Figura 51. Biomasa total de ciliados y de dos especies depredadoras. Alchichica. Noviembre 2010.

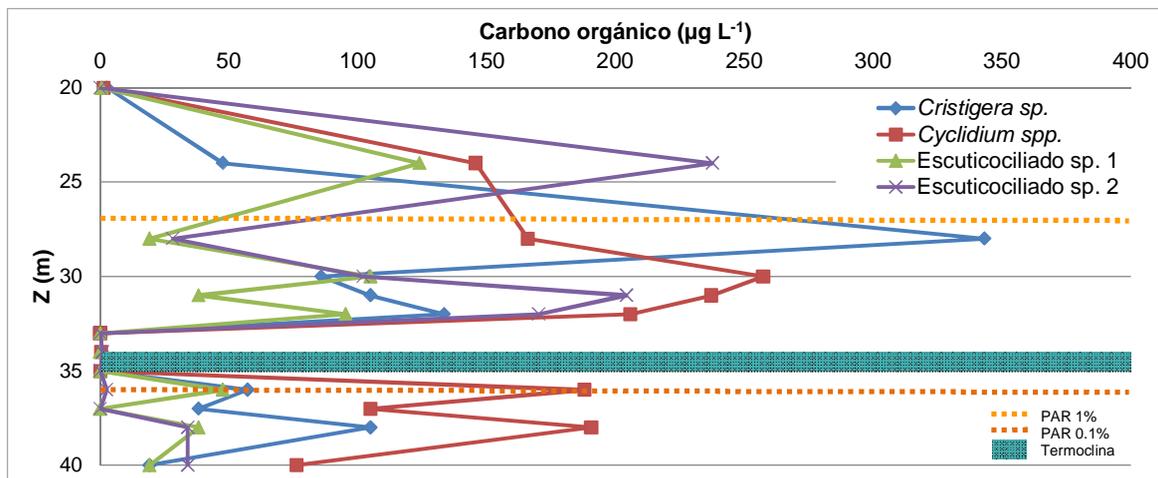


Figura 52. Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo. Alchichica. Noviembre 2010.

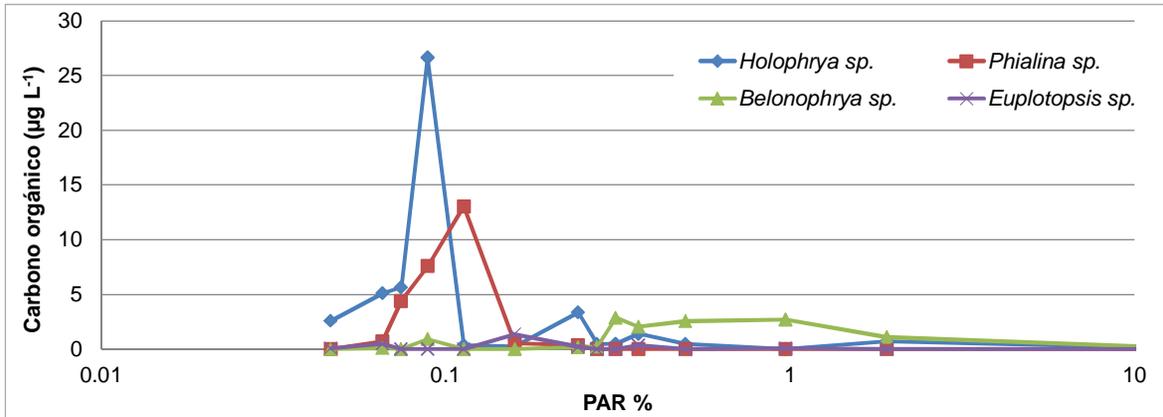


Figura 53. Biomasa de ciliados mixótrofos en relación a la PAR. Alchichica. Noviembre 2010.

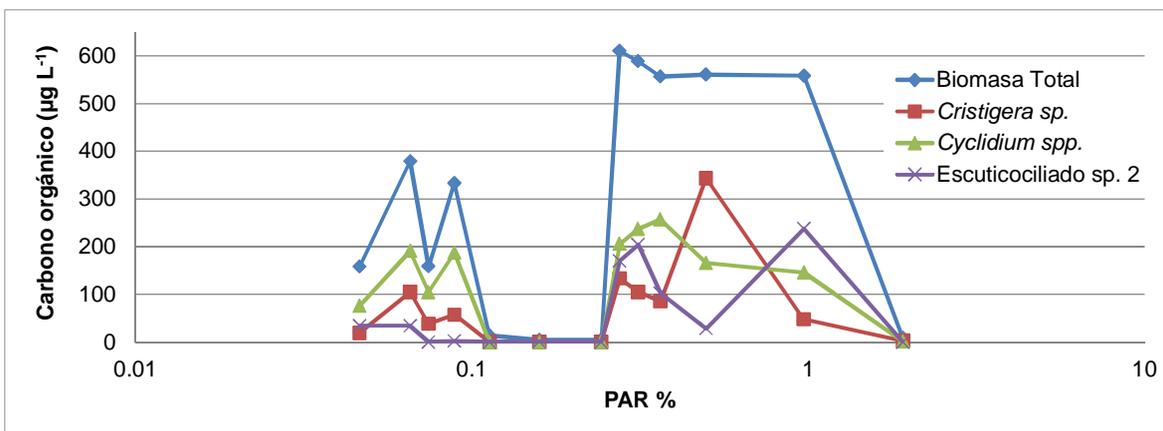


Figura 54. Biomasa de escuticociliados en relación a la PAR. Alchichica. Noviembre 2010.

Diciembre 2007 (Figuras 55-57).

Se presentaron tres máximos de biomasa, el primero fue el más grande y coincidió con el 0.1 % de PAR y lo formaron principalmente *S. teres* y *Euplotopsis* sp. (posible mixótrofo) y en menor medida por escuticociliados (sp. 2). Por debajo de este máximo la biomasa de ciliados disminuyó (Figuras 55 y 56) hasta los 45 m, donde hubo otro máximo de biomasa formado por *Euplotopsis* sp. que parece haber pasado de ser mixótrofo en su primer máximo (37m) a depredador en este segundo, debido a la PAR menor al 0.1%.(Figuras 55 y 57). El tercer y último máximo de biomasa se ubicó a los 60 m generado por *Cristigera* sp. (Figuras 55 y 56).

RESULTADOS

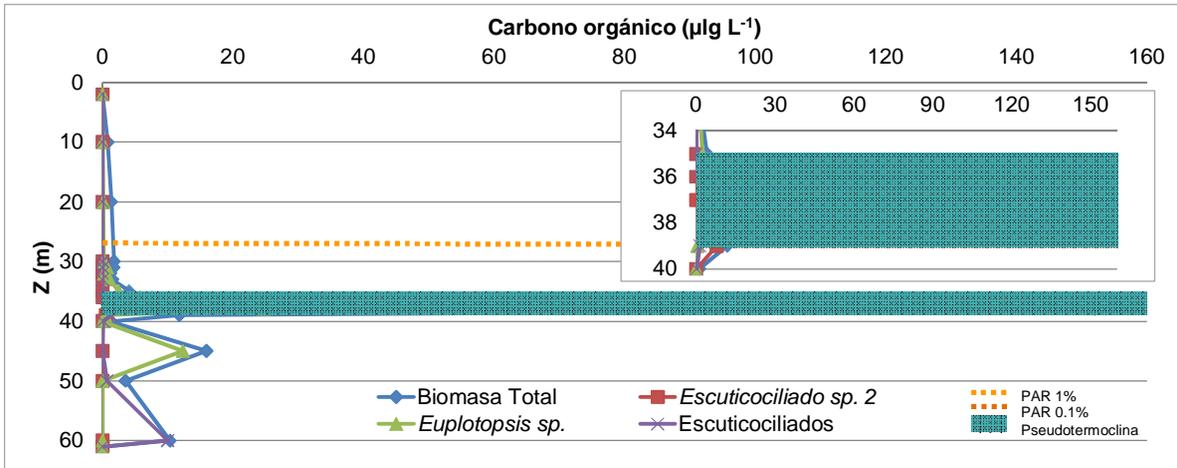


Figura 55. Aporte a la biomasa total de los ciliados más abundantes (gráfica principal) con acercamiento a la zona cercana a la pseudotermoclina (gráfica anidada). Alchichica. Diciembre 2007.

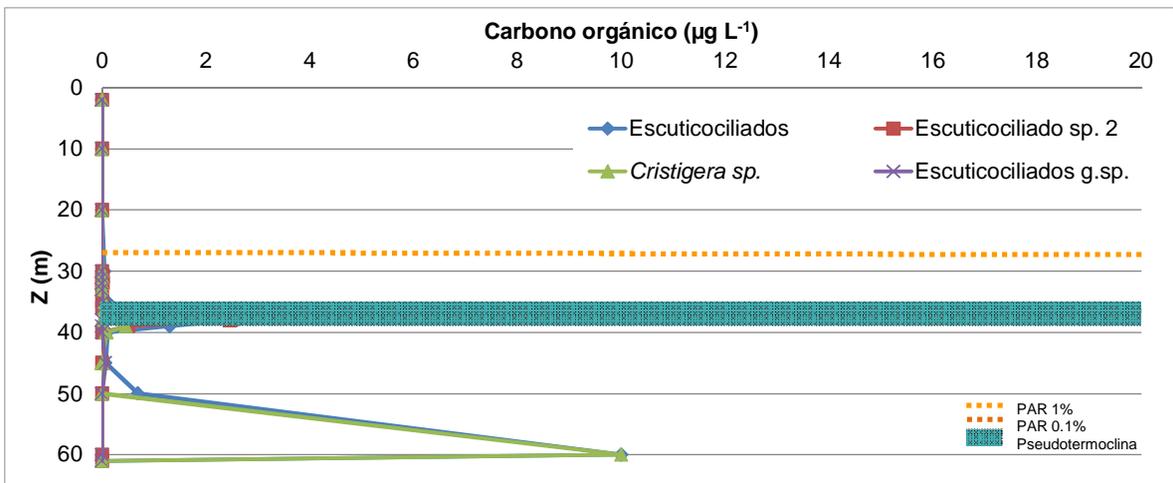


Figura 56. Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo. Alchichica. Diciembre 2007.

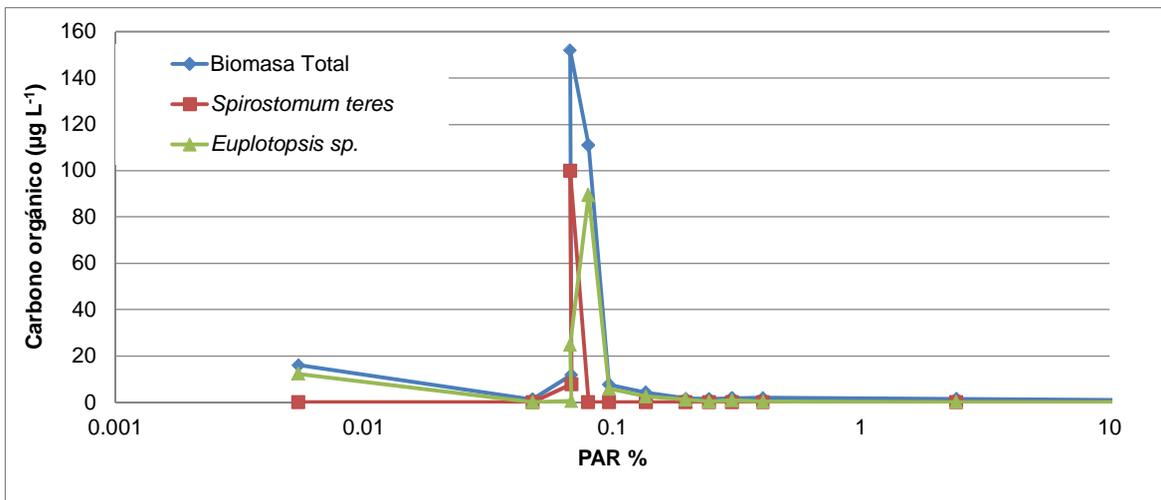


Figura 57. Biomasa de ciliados mixótrofos en relación a la PAR. Alchichica. Diciembre 2007.

LA PRECIOSA

Septiembre 2010 (Figuras 58 y 59).

El primer máximo de biomasa total de ciliados se ubicó en el piso de la termoclina, cerca del 1% de PAR, lo generó principalmente el heterotrico *S. teres*, dependiente de cianobacterias (Figura 58 y 59). Más abajo, a los 23.5 m hubo un pequeño aumento en la biomasa total, cerca del 0.1 % de PAR. El último máximo de biomasa se generó cerca del fondo, formado casi en su totalidad por *Cyclidium* sp. (Figura 58).

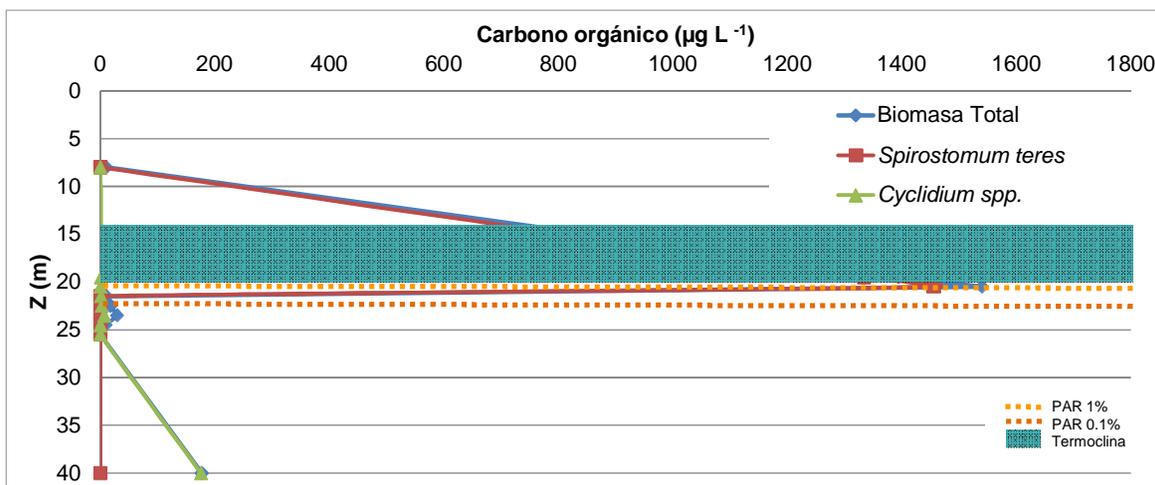


Figura 58. Aporte a la biomasa total de los taxa importantes en abundancia. La Preciosa. Septiembre 2010.

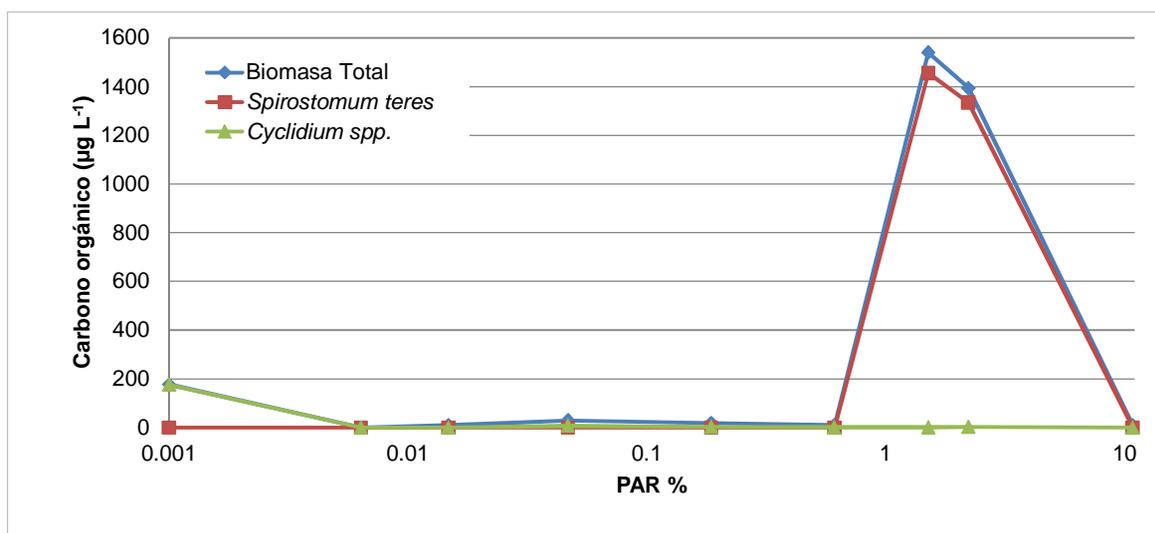


Figura 59. Abundancia de los ciliados más importantes en relación a la PAR. La Preciosa. Septiembre.

RESULTADOS

Noviembre 2010 (Figuras 60 y 61).

En este muestreo los escuticociliados fueron el grupo que moldeó prácticamente la biomasa total, seguidos en menor medida por peritricos. A los 8 m el escuticociliado más abundante fue el escuticociliado sp. 2. A los 35 m se generó un máximo de biomasa formado principalmente por escuticociliado sp. 1 y sp. 2. Puede que estos ciliados aprovecharon el aumento del APP generado probablemente al cambiar el tipo de su autotrofia, pasando de fotoautótrofo a quimioautótrofo debido a que la PAR disminuyó a niveles que no son óptimos para la fotosíntesis (Figuras 60 y 61).

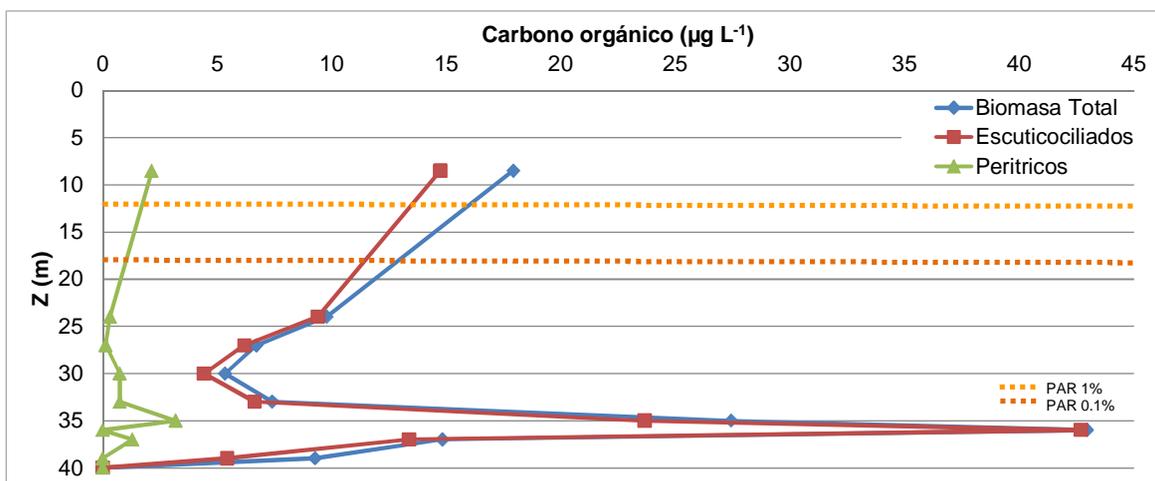


Figura 60. Aporte a la biomasa total de los grupos importantes en abundancia. La Preciosa. Noviembre 2010.

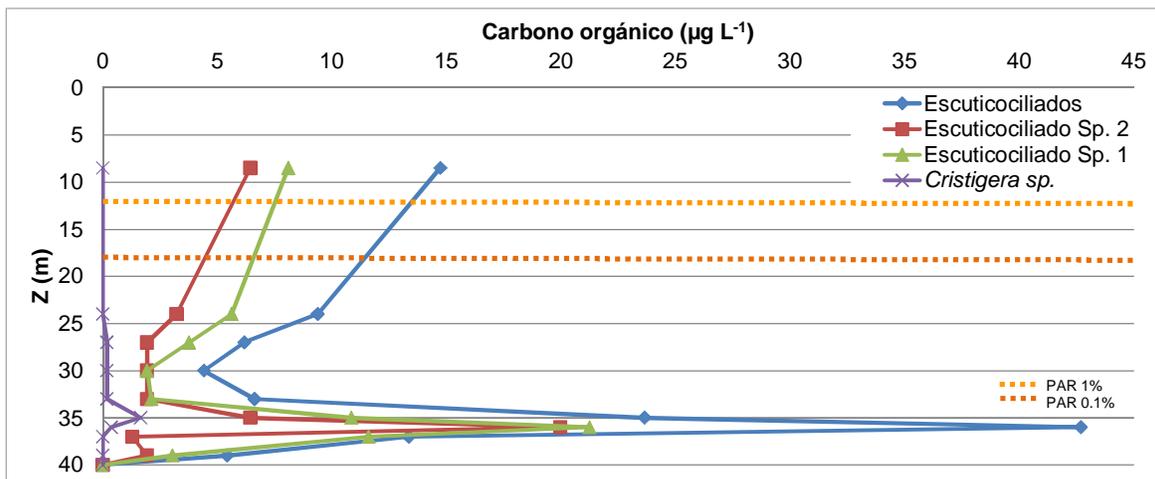


Figura 61. Biomasa de escuticociliados y sus especies. La Preciosa. Noviembre 2010.

7.4. BIOMASA DE CILIADOS: AMBIENTES CON BAJOS NIVELES DE OD

ALCHICHICA (Figuras 62 y 63).

Los escuticociliados se presentaron en condiciones hipóxicas (escuticociliado sp. 2 en diciembre), subóxicas (*Cyclidium* sp. en noviembre y escuticociliado sp. 2 en diciembre), y anóxicas (*Cristigera* sp. en diciembre). Bajo estas condiciones se llegan a ubicar los máximos de biomasa dentro de este grupo. Otros ciliados de aporte muy importante fueron los ciliados raptoriales *Phialina* sp. y *Holophrya* sp. en noviembre, asimismo *Euplotopsis* sp. y *S. teres* en diciembre.

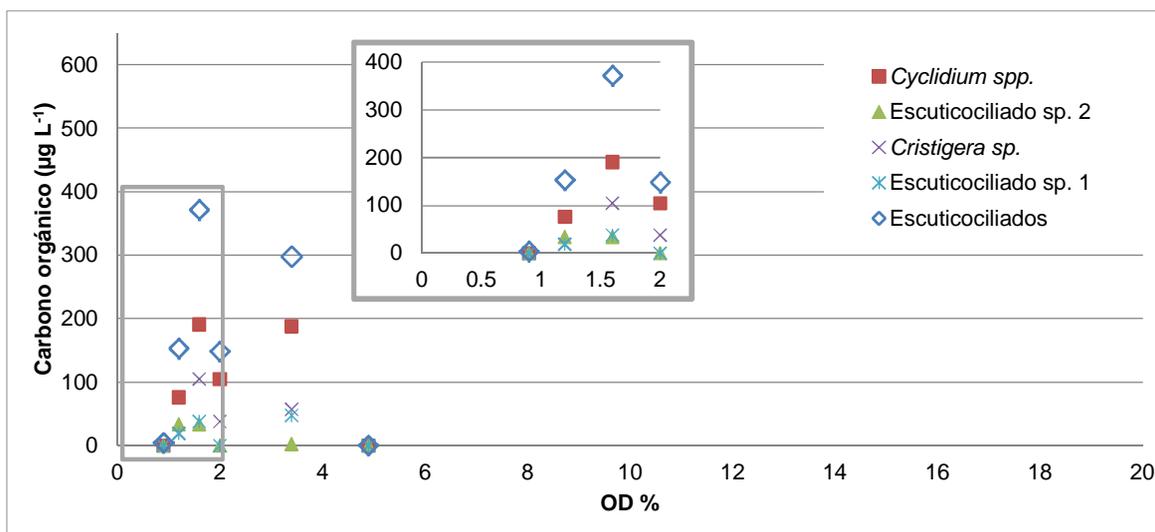


Figura 62. Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo, en la zona hipóxica (gráfica principal), y subóxica (gráfica anidada). Alchichica. Noviembre 2010.

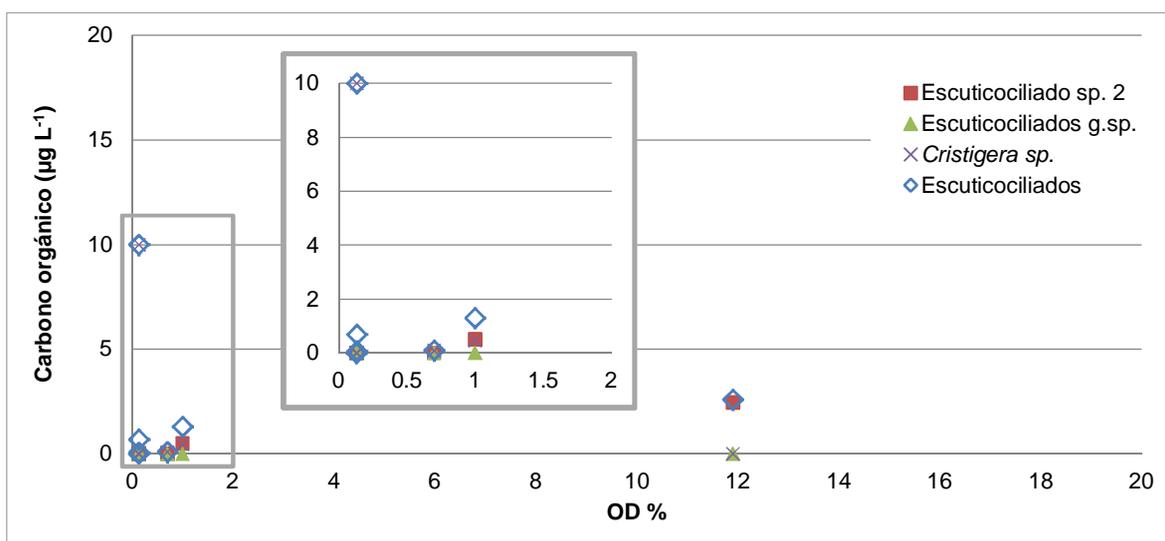


Figura 63. Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo, en la zona hipóxica (gráfica principal), y subóxica (gráfica anidada). Alchichica. Diciembre 2007.

RESULTADOS

LA PRECIOSA (Figuras 64 y 65).

Se observó que al igual que en Alchichica, los escuticociliados fueron muy importantes en ambientes con bajas concentraciones de OD, excepto por el heterotrico *S. teres* en hipoxia y el protostomátido *Urotricha* sp. en suboxia (septiembre). Bajo concentraciones hipóxicas los escuticociliados importantes fueron el escuticociliado sp. 2 seguido de *Cyclidium* sp. (noviembre). En suboxia, *Cyclidium* sp. fue el único ciliado importante (septiembre).

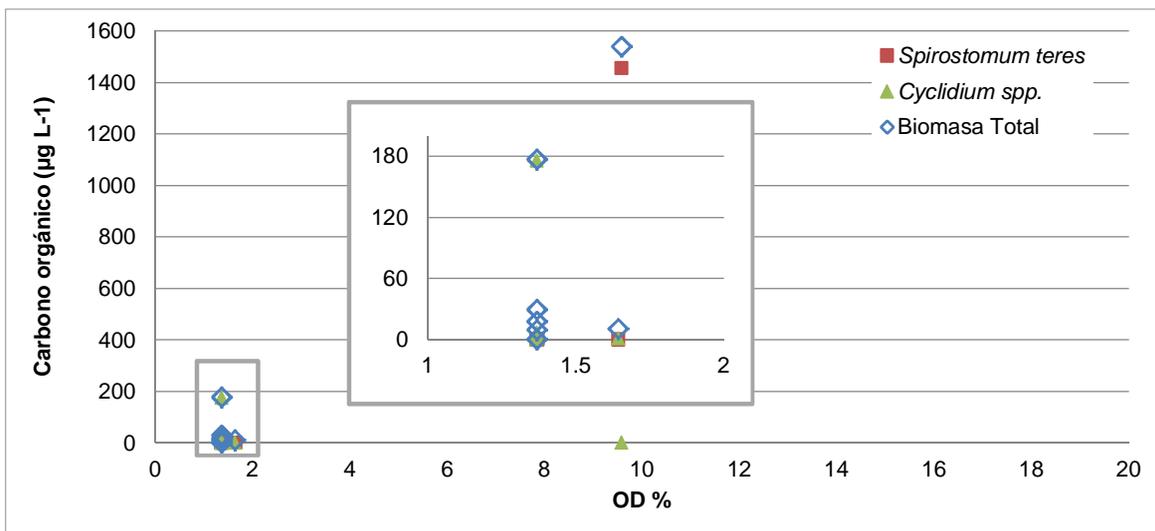


Figura 64. Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa total, en la zona hipóxica (gráfica principal), y subóxica (gráfica anidada). La Preciosa. Septiembre 2010.

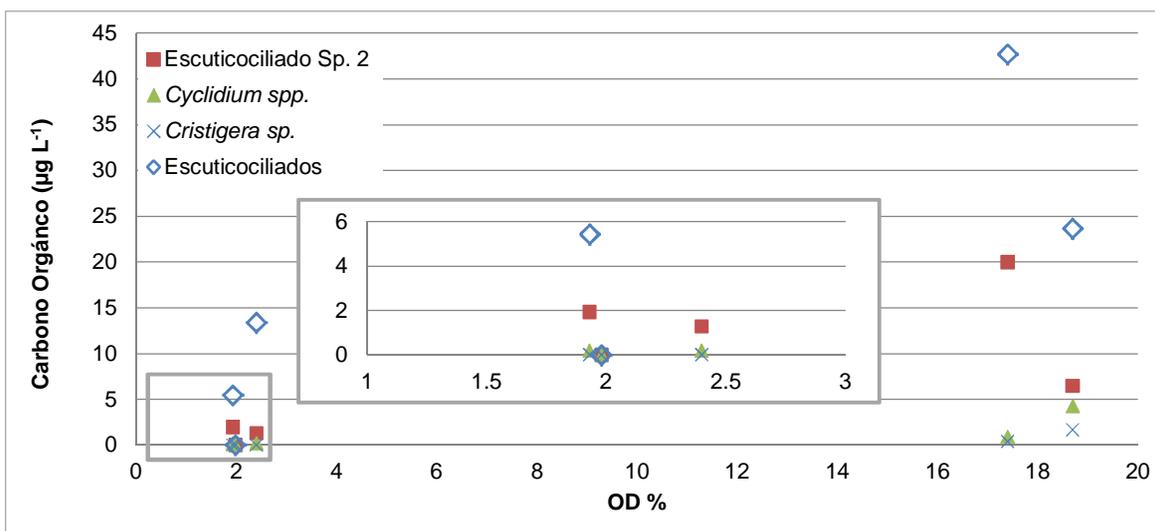


Figura 65. Aporte de los escuticociliados más abundantes a la biomasa del grupo, en la zona hipóxica (gráfica principal), y subóxica (gráfica anidada). La Preciosa. Noviembre 2010.

Así que en ambos lagos los escuticociliados fueron un grupo de ciliados importante en el hipolimnion anóxico (Tabla 6 y7).

Tabla 6. Muestreos y zonas donde los escuticociliados fueron el grupo más importante en biomasa (aporte mayor al 55% a la biomasa total de ciliados).

Zonas del lago	Alchichica Noviembre 2010	Alchichica Diciembre 2007	La Preciosa Septiembre 2010	La Preciosa Noviembre 2010
Epilimnion	•			•
Metalimnion	•			•
Hipolimnion	•	•	•	•

• Presencia de escuticociliados como el grupo más abundante.

Tabla 7. Máximos de biomasa de escuticociliados en zonas con bajos niveles de OD.

Escuticociliado	Ambiente	Requerimiento de OD (%)	Biomasa del máximo ($\mu\text{g (C) L}^{-1}$)	Muestreo	
<i>Cristigera</i> sp.	Anóxico	0.1	9.99	Alchichica	Diciembre 2007
<i>Cyclidium</i> sp.	Subóxico	1.6	190.65	Alchichica	Noviembre 2010
		1.3	175.56	La Preciosa	Septiembre 2010
<i>Escuticociliado</i> sp.2	Subóxico	1.93	1.93	La Preciosa	Noviembre 2010
<i>Cyclidium</i> sp.	Hipóxico	3.4	187.92	Alchichica	Noviembre 2010
<i>Escuticociliado</i> sp.2	Hipóxico	11.9	2.46	Alchichica	Diciembre 2007
		17.4	19.97	La Preciosa	Noviembre 2010

7.5. PRESAS DE LOS CILIADOS

La abundancia y distribución vertical de las posibles presas de los ciliados (flagelados, APP y HPP) se describe a continuación:

ALCHICHICA

Noviembre 2010 (Figuras 66 y 67).

La estratificación del lago se encontraba bien establecida, y el hipolimnion anóxico desarrollado, por lo que la distribución de las posibles presas de ciliados se relaciona estrechamente a la estratificación.

Ejemplo de esto es la disminución en la tendencia de la PAR (Figura 5 y 7a) en la termoclina, ya que aquí se acumulan partículas que pueden ser utilizadas como alimento o bien son los microorganismos, ya sean los ciliados o sus presas que se encuentran en crecimiento gracias a estas partículas alimenticias.

Un par de metros antes del metalimnion, a los 32 m, se presentó el máximo de biomasa de los escuticociliados, que coincidió con la disminución numérica del APP y del HPP. Una vez en el piso de la termoclina, a los 35 m, el aumento en la biomasa del ciliado *Phialina* sp. coincidió con la disminución

RESULTADOS

del HPP y de los flagelados, así como con el aumento del APP. Un metro debajo, en el 0.1% de PAR, aumentaron los números del APP y de los flagelados, mientras que descendió el número de HPP. A los 50 m los flagelados y el HPP alcanzaron su número más bajo, y en el fondo ambos se recuperaron. La mayoría de los flagelados se identificó como *Carteria* sp., el cuál es fotosintético.

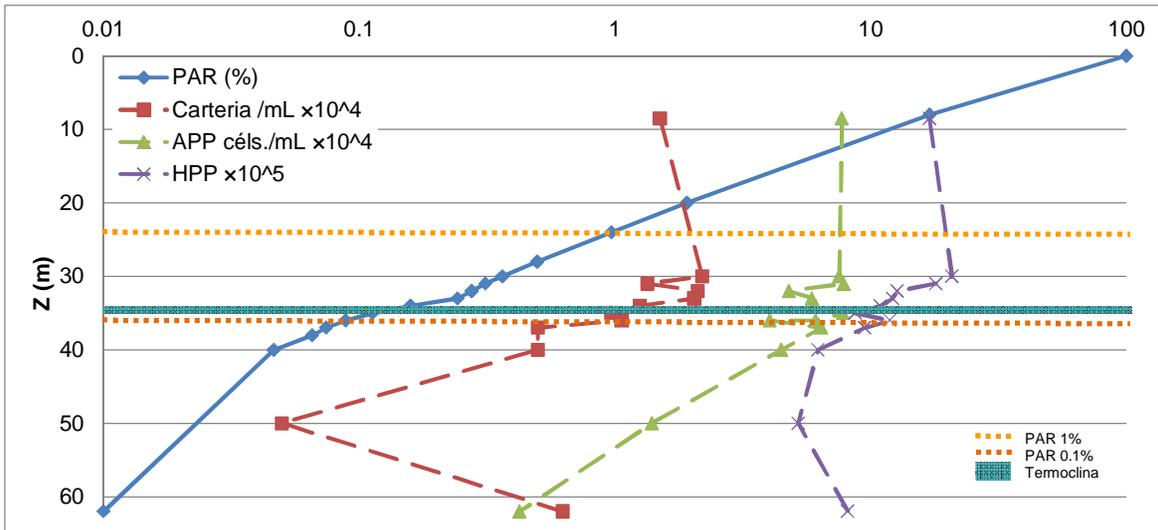


Figura 66. PAR y número de posibles presas de ciliados. Alchichica. Noviembre 2010.

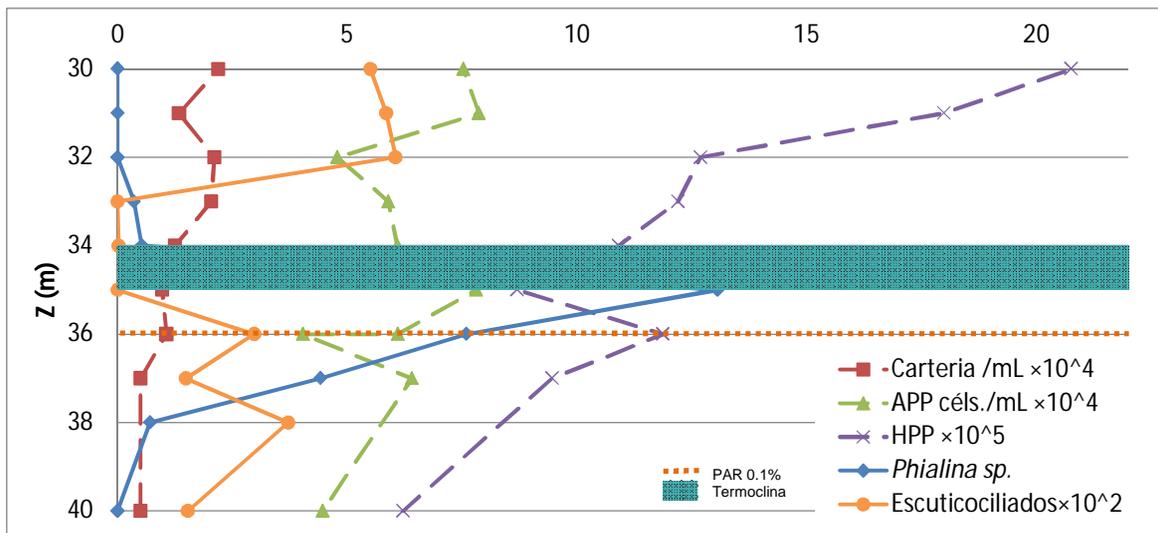


Figura 67. Presas potenciales de ciliados y su posible depredador *Phialina* sp. Alchichica. Noviembre 2010.

Diciembre 2010 (Figuras 68 y 69)

En este mes la estratificación definida del lago ya había desaparecido, dando paso a una pseudotermoclina, y debajo de esta un hipolimnion anóxico.

Entre ellos, a los 39 m, se observó una disminución en la tendencia de la PAR, debido probablemente al cambio de fases. En esta zona el APP disminuyó drásticamente, coincidiendo con el máximo de biomasa de los ciliados mixótrofos, como *S. teres*, *Euplotopsis* sp., y en menor medida *Holophrya* sp. y *Phialina* sp.

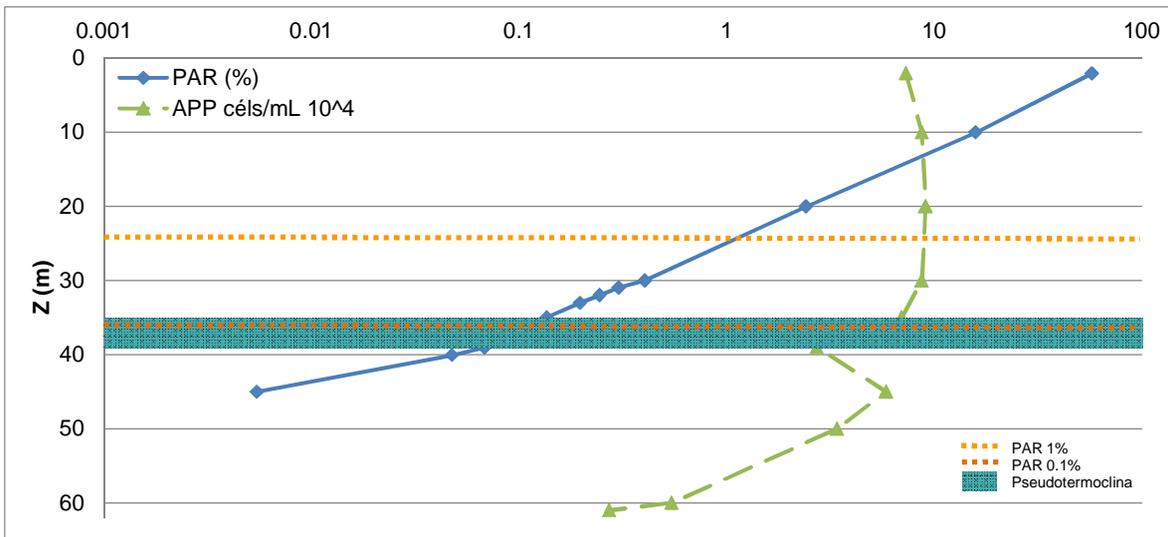


Figura 68. PAR y número de APP como posible presa de ciliados. Alchichica. Diciembre 2007.

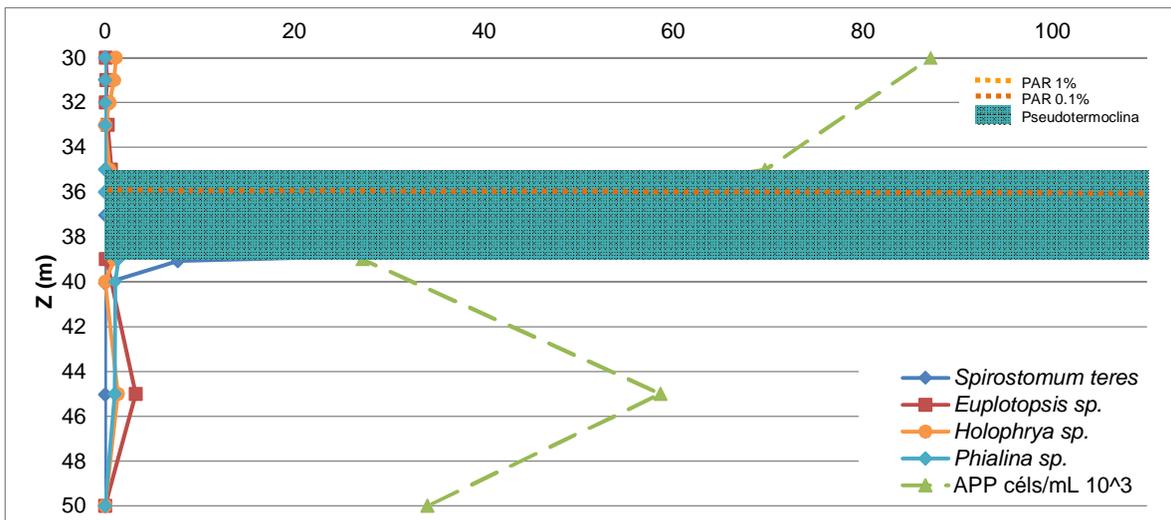


Figura 69. Número de APP como posible presa de ciliados y sus posibles depredadores mixótrofos. Alchichica. Diciembre 2007.

RESULTADOS

LA PRECIOSA

Noviembre 2010 (Figuras 70 y 71)

La columna de agua se mezcló tanto por la estratificación debilitada como por el fuerte viento durante el muestreo.

Dada esta homogeneización, las presas se mantuvieron estables al menos hasta alrededor de los 30 m donde disminuyeron al igual que la biomasa total de los ciliados para aumentar ligeramente: el HPP a los 33 m, el APP a los 35 m y los HNF a los 37 m. Esto coincidió con que la biomasa total de ciliados alcanzó su máximo a los 36 m (máximo de biomasa de escuticociliados) y a los 35 m, (máximo de biomasa de peritricos).

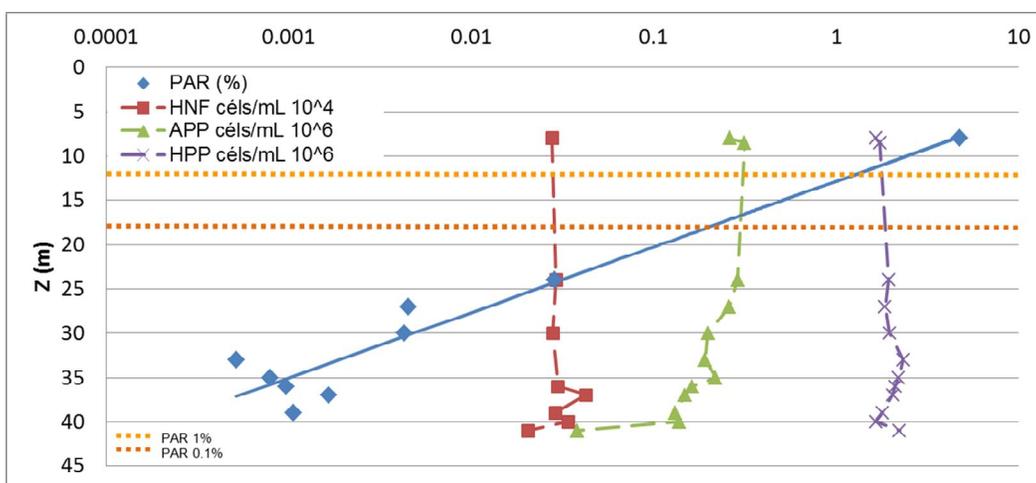


Figura 70. PAR y número de posibles presas de ciliados. La Preciosa. Noviembre 2010.

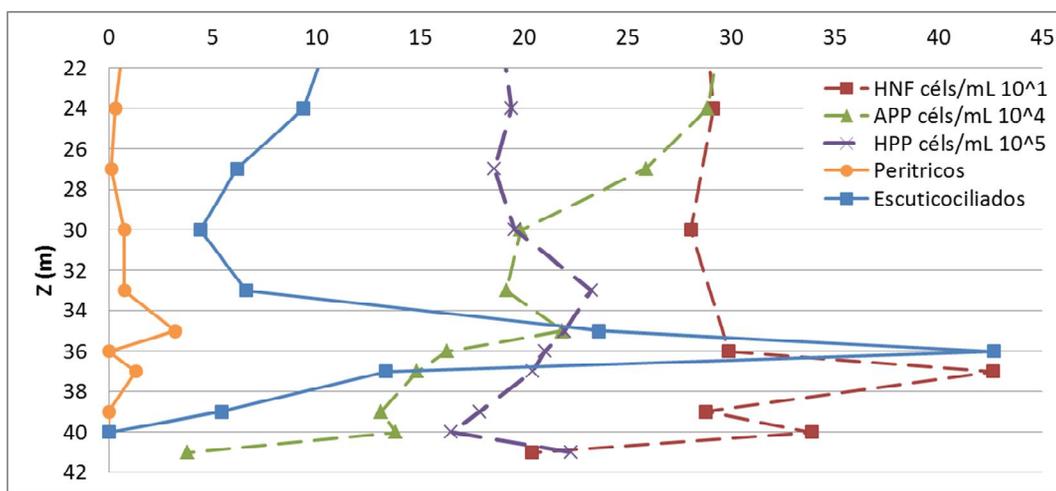


Figura 71. Presas potenciales de ciliados y depredadores. La Preciosa. Noviembre 2010.

Después volvieron a disminuir las posibles presas de ciliados, a los 39 m los APP y HPP, y un metro debajo el HPP. Se recuperaron al siguiente metro, respectivamente. Finalmente el APP y el HPP alcanzaron su punto más bajo en el fondo.

7.6. POSIBLES DEPREDADORES DE CILIADOS

Entre los posibles depredadores de ciliados se encuentran rotíferos de afinidad salobre en ambos lagos. En La Preciosa también existen especies dulceacuícolas de rotíferos y un género de cladócero (*Ceriodaphnia*). Los copépodos se encontraron en ambos lagos estudiados.

7.7. TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

Se analizaron los 4 muestreos mediante el índice de Bray-Curtis para determinar su grado de similitud. Se contó cada capa del lago (epilimnion, metalimnion e hipolimnion), así como con la suma total de cada uno de estos. Al comparar los lagos Alchichica y La Preciosa se observó que son distintos ya que en general presentan una baja similitud, entre 4 y 13 (Tabla 8).

Al analizar los muestreos por sitio, la mayor similitud (96.33) se mostró en La Preciosa en septiembre del 2010 entre el metalimnion y el total, seguido de noviembre del 2010 entre la capa superior y el total. En Alchichica la mayor similitud (93.53) se encontró en diciembre del 2007 entre el metalimnion y el total, seguido de noviembre del 2010 entre el epilimnion y el total. Otras similitudes altas fueron las de Alchichica en noviembre 2010, entre el epilimnion y el hipolimnion, así como con el total (Tabla 8).

Continuando con el análisis por sitio de muestreo, la mayor disimilitud (0) se presentó en la Preciosa, entre el epilimnion de septiembre del 2010 y el hipolimnion de noviembre del 2010. A este le siguieron los del hipolimnion en noviembre del 2010, y el total y el metalimnion de septiembre del 2010, además del epilimnion y el metalimnion y el total en septiembre del 2010. En Alchichica fue en noviembre del 2010, entre el epilimnion y el metalimnion. A este le siguieron cercanamente el del epilimnion de diciembre del 2007, y el epilimnion y totales de noviembre del 2010.

Al analizar conjuntamente ambos sitios de muestreo se observa que la mayor similitud (58.46) se dio entre el metalimnion de Alchichica en noviembre de 2010 y el epilimnion de La Preciosa en Septiembre del 2010. Sin embargo esta similitud queda por debajo de las encontradas entre el mismo sitio de muestreo. En cuanto a la mayor disimilitud, ésta se encontró justo entre los epilimnion de los muestreos anteriormente mencionados (Tabla 8).

RESULTADOS

Respecto a los escuticociliados puede decirse que el epilimnion de La Preciosa en septiembre del 2010 y el de Alchichica en diciembre del 2007, presentan una total o casi total disimilitud con todos los demás muestreos. Entre los que presentaron una mayor similitud (>30) fue el hipolimnion de Alchichica en noviembre del 2010 con el de La Preciosa en Septiembre del 2010, y el de Alchichica en diciembre 2007 con el metalimnion (Tabla 9).

		Alchichica Dic. 2007				Alchichica Nov. 2010				La Preciosa Sep. 2010				La Preciosa Nov. 2010		
		Total	E	M	H	Total	E	M	H	Total	E	M	H	Total	CS	H
Alchichica Diciembre 2007	Total															
	E	5.12														
	M	93.53	4.84													
	H	17.40	26.65	13.17												
Alchichica Noviembre 2010	Total	3.14	0.30	2.28	0.89											
	E	2.40	0.29	1.67	0.95	83.55										
	M	9.69	18.92	8.93	21.81	0.90	0.27									
	H	8.85	0.66	6.58	2.69	43.50	48.19	3.05								
La Preciosa Septiembre 2010	Total	9.20	0.22	8.21	0.96	9.57	7.24	1.03	15.78							
	E	4.93	4.11	5.57	12.68	0.41	0.02	58.46	1.46	0.62						
	M	9.47	0.24	8.64	0.84	4.06	1.06	1.11	6.69	96.33	0.62					
	H	6.01	0.87	4.09	7.68	9.26	12.27	6.45	29.26	12.67	6.33	1.74				
La Preciosa Noviembre 2010	Total	12.30	2.18	12.50	6.10	6.02	8.21	5.66	19.92	1.53	2.32	1.39	7.38			
	CS	10.75	2.33	10.81	6.45	5.79	7.90	6.01	19.24	1.29	2.47	1.15	7.48	96.62		
	H	4.38	0.34	4.96	0.40	0.26	0.36	7.43	0.91	0.58	0.00	0.62	0.74	12.29	7.67	

Tabla 8. Similitud de Bray-Curtis en cada capa y en total en cada lago.

RESULTADOS

		Alchichica Dic. 2007				Alchichica Nov. 2010				La Preciosa Sep. 2010				La Preciosa Nov. 2010		
		Total	E	M	H	Total	E	M	H	Total	E	M	H	Total	CS	H
Alchichica Diciembre 2007	Total															
	E	85.38														
	M	0.13	0.15													
	H	40.56	49.83	0.49												
Alchichica Noviembre 2010	Total	1.44	1.92	7.06	5.52											
	E	0.00	0.00	2.42	0.01	0.46										
	M	0.88	1.18	9.27	3.41	81.12	0.68									
	H	0.56	0.75	10.70	2.19	47.98	0.55	4.13								
La Preciosa Septiembre 2010	Total	10.27	13.52	1.75	34.42	13.72	0.07	6.09	8.63							
	E	0.00	0.00	0.00	0.00	0.39	3.33	0.32	0.00	1.42						
	M	1.05	1.41	12.57	4.04	39.41	0.51	20.88	37.30	23.14	5.90					
	H	9.35	12.34	1.23	31.95	7.35	0.08	2.92	5.65	92.59	0.94	16.31				
La Preciosa Noviembre 2010	Total	6.21	8.24	3.52	22.31	27.64	0.08	26.98	3.90	10.45	0.58	19.33	7.00			
	CS	5.96	7.91	3.68	21.48	28.25	0.08	27.60	4.06	10.51	0.60	20.02	7.00	97.81		
	H	0.27	0.36	26.05	1.05	17.56	1.09	24.20	0.98	4.41	0.00	28.87	0.78	8.23	8.59	

Tabla 9. Similitud de Bray-Curtis de escuticociliados en cada capa y en total en cada lago.

8. DISCUSIÓN

8.1. FACTORES ABIÓTICOS: FISICOQUÍMICOS

8.1.1. FISICOQUÍMICOS RELACIONADOS AL OD Y A LA OXICLINA

Los lagos Alchichica y la Preciosa concuerdan con la categoría predicha por el diagrama de tipos de lagos de Lewis (1983), siendo monomícticos cálidos. El conocer el patrón térmico de un cuerpo de agua además de permitir compararlos, permite predecir características de la termoclina y asociada a ella de la oxiclina, tales como su estabilidad, amplitud y profundidad conforme a su ciclo anual. Los muestreos del presente estudio corresponden al periodo final de la estratificación, con La Preciosa en una fase más cercana a la mezcla que Alchichica y ambos con el fondo anóxico (Alcocer *et al.*, 2000; Lugo, 2000; Oliva *et al.* 2001).

La oxiclina y termoclina se relacionan estrechamente, en esta última suele encontrarse el límite de la zona eufótica (1% de PAR) al extinguirse la luz debido a la acumulación de partículas (Kalf, 2002), las cuales pudieron observarse en las tinciones de QPS.

SALINIDAD

La salinidad es un factor determinante para el tipo y abundancia de organismos presentes en un cuerpo acuático, ya sean generadores (fotosintéticos) o consumidores de oxígeno (Hammer, 1986). La composición de los depredadores de ciliados se ve influenciada por la salinidad, como en el lago La Preciosa que se encuentra en el límite del agua dulce y la salobre, por lo que exhibe especies dulceacuícolas de rotíferos, copépodos y cladóceros. Pocos cladóceros habitan ambientes salinos y por lo general se les considera como depredadores deficientes de ciliados ya que el componente mayor en su alimentación son las algas mientras que los copépodos son los depredadores típicos de los ciliados. A diferencia de los cladóceros, los copépodos suelen encontrarse en aguas dulces y salinas, por lo tanto en ambos lagos estudiados.

Entonces la presencia o ausencia de los distintos tipos de depredadores, ayudarán a moderar la composición y abundancia del ensamblaje (Šimek *et al.* 1999; Jürgens y Matz, 2002; Komárek y Komárková-Legnerová, 2002). Es posible que este factor sea entonces un componente en la disimilitud de la diversidad de ciliados que se presenta entre Alchichica y La Preciosa (Tabla 8).

Finalmente hay que recordar que además de la salinidad existen otros factores como la concentración de oxígeno, la composición iónica, el pH, ubicación geográfica, entre otros, que determinan la

DISCUSIÓN

estructura de la comunidad en los cuerpos de agua, sugiriéndose que la salinidad tiene una menor importancia de lo que se le ha dado (Williams ,1998).

OXÍGENO DISUELTO

La concentración del OD se relaciona inversamente a la temperatura, la cual depende principalmente de la radiación solar al difundirse como energía calorífica en la columna de agua, lo que explica el comportamiento superficial entre estas dos variables, temperatura y OD en el muestreo de Alchichica en diciembre del 2007.

Además en el momento de tomar las muestras del metalimnion, cerca del piso de la oxiclina, se pudo apreciar una mayor turbidez visual en el lago La Preciosa debido probablemente a su composición química (Alcocer y Bernal Brooks, 2010; Tabla 2) que genera la precipitación de carbonatos entre otros.

Otro factor que puede modificar la concentración de oxígeno es la abundancia de organismos productores o consumidores de oxígeno. Este punto se tocará en los apartados subsecuentes.

8.2. FACTORES BIÓTICOS

8.2.1. EL OD EN EL METALIMNION INFLUYE EN LOS CILIADOS HETERÓTROFOS

Los protistas fagotróficos son piezas fundamentales para la transferencia de materia y energía dentro de sus propias redes tróficas y tienen una gran variedad de presas (Montagnes *et al.*, 2008). El grupo de los escuticociliados (bacterívoros y detritívoros) fue de gran importancia para los lagos estudiados ya que su elevada biomasa contribuyó con el mayor porcentaje (95.21 % en Alchichica y 89.31 % en La Preciosa, ambos en noviembre 2010) a la biomasa total del ensamblaje en todos los muestreos, en especial en el hipolimnion anóxico. Además se observa una similitud mayor al 30 en la diversidad de escuticociliados entre el hipolimnion de Alchichica en noviembre del 2010 con el de La Preciosa en Septiembre del 2010 (Tabla 6 y 9; Fenchel *et al.* 1990; Esteban *et al.* 1993a; Šimek *et al.* 1995).

Las distintas especies que componen los escuticociliados, a pesar de poseer características morfológicas similares, presentan distintos requerimientos ambientales (Tabla 7). Incluso en el muestreo de noviembre del 2010 en Alchichica se observa que dentro de los escuticociliados cada especie presenta una mayor o menor importancia, dentro de una escala espacial de metros, relacionado probablemente al OD presente (Figura 52). Este comportamiento coincide con otros cuerpos de agua cercanos como Atexcac, donde los escuticociliados fueron comunes alrededor de la oxiclina (5.7 céls mL^{-1} a los 30 m) durante la estación seca (noviembre-mayo (Macek *et al.*, 1994).

Resultados similares respecto a los requerimientos de oxígeno en escuticociliados se obtuvieron en otros estudios de cuerpos de agua con hipolimnion anóxico (Fenchel *et al.*, 1990; Esteban *et al.*, 1993a; Guhl *et al.*, 1994; Massana y Pedrós-Alió 1994; Fenchel y Bernard, 1996; Finlay *et al.*, 1996).

Muchos escuticociliados pueden encontrarse a bajas concentraciones de OD, coincidiendo con Fenchel *et al.*, en 1990, donde dos especies de *Cyclidium* (*C. flagellatum* y *C. citrullus*) se hallan abundantemente en la zona subóxica (1 a 2% OD) en dos estuarios, además se encontró un escuticociliado cercano a *Cristigera* en esta misma zona. Las especies de *Cyclidium* mencionadas se han mantenido en condiciones de laboratorio bajo esas mismas concentraciones de OD (1 a 2% (Fenchel y Bernard, 1996). La presencia de los escuticociliados en ambientes con bajos niveles de OD coincide con la dominancia de *Cyclidium* y *Cristigera* en el Mar Báltico (Telesh *et al.*, 2009).

Debido a su elevada biomasa los escuticociliados pudieron estar ejerciendo una presión depredatoria alta sobre el HPP, como puede inferirse al observarse una dinámica del tipo “*top-down*” en el muestreo de Alchichica en noviembre 2010. Resultados similares se han encontrado anteriormente en éste y otros lagos de la Cuenca Oriental (Bautista-Reyes y Macek, 2012).

Existen estudios en los que se sugiere que la presencia de escuticociliados en la zona anóxica corresponde a la búsqueda de recursos, alejándose de su hábitat común, ya sea el epilimnion o el sedimento (Fenchel *et al.*, 1990).

Además de los escuticociliados, existen otros ciliados con bajos requerimientos de OD y con distintas estrategias para su subsistencia (Guhl, 1994; Fenchel y Finlay, 1995). Un caso es el de *Caenomorpha* sp. que en Alchichica se presentó en condiciones hipóxicas (11.95 % de OD) y en menor medida en subóxicas (1.20% de OD), gracias a la presencia de hidrogenosomas (Hackstein, 2010) el cual es un organelo de doble membrana en el que se lleva a cabo el metabolismo anaerobio permitiéndole la respiración mediante fermentación, con acetato e hidrógeno como productos finales (Fenchel *et al.*, 1990).

Por otro lado, hay especies que aprovechan su mixotrofia en bajos niveles de OD ya que probablemente sus endosimbiontes les proporcionan oxígeno, como *S. teres* (cerca del 1% de OD) coincidiendo con lo que menciona Laybourn-Parry en 1984 y en el caso de *Euplotopsis* sp. (cerca del 0.7% de OD) que coincide con Fenchel y Bernard en 1996, así como con *Holophrya* sp. en el límite anóxico e incluso en zonas anóxicas coincidiendo con Esteban *et al.* en 1993b.

DISCUSIÓN

8.2.2. EFECTO DE LA ESTRATIFICACIÓN EN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS ORGANISMOS

En los lagos estudiados se observó un máximo de biomasa total de ciliados en la base de la termoclina o por debajo de ella, en relación a la alta descomposición bacteriana de la materia orgánica y la simultánea disminución en la concentración de OD (Figuras 51, 55 y 58). Cuando no coincide la oxiclina con la posición del metalimnion (Figura 36), aparece un segundo máximo de abundancia en ella y/o inmediatamente por encima del sedimento, como sucedió en los muestreos de Alchichica en diciembre 2007 y La Preciosa en septiembre 2010 (Macek *et al.*, 1994, 2001; Peštová *et al.*, 2008).

En el piso de la oxiclina y el techo del hipolimnion anóxico se han encontrado ciliados mixótrofos microaeróbicos (Finlay *et al.*, 1996) y ciliados asociados al ciclo del azufre, como *Phialina* sp. (Finlay, 1982). En la parte inferior del hipolimnion se encontró al ciliado anaerobio *Caenomorphia* sp. cuyo metabolismo depende tanto de la fermentación generando acetato e hidrógeno así como de los endosimbiontes ligados al ciclo del metano (Figura 35; Fenchel *et al.*, 1990; Guhl *et al.*, 1994; Massana y Pedrós-Alió, 1994).

Otro patrón de distribución encontrado fue el de los escuticociliados, que se ubican en gran medida en el hipolimnion y sus máximos de biomasa en el hipolimnion anóxico, sostenidos probablemente por la producción bacteriana. A pesar de que una baja temperatura disminuye la velocidad del metabolismo, la producción bacteriana puede ser incluso mayor que la producción aeróbica, probablemente debido al crecimiento un poco más lento de poblaciones con individuos más grandes de bacterias en ese hábitat (Figuras 56, 58, 60, 62-65 y Tablas 6 y 7; Cole y Pace, 1995).

Finalmente, se puede decir que Alchichica y La Preciosa no difieren de lo esperado para un ambiente oligo-mesotrófico en cuanto a su abundancia y riqueza específica, predominando los ciliados filtradores en lagos oligotróficos. En el caso de La Preciosa se observó la dominancia de peritricos, espirotricos y escuticociliados, los cuales son comunes en agua dulce. Durante la estratificación tardía se presentan máximos de biomasa de ciliados microaerobios y anóxicos, así como de mixótrofos, como *Euplotopsis* sp. También se encontraron haptóridos raptoriales comunes en aguas oligotróficas, como *Mesodinium* sp., *Monodinium* sp., *Belonophrya* sp. y *Phialina* sp. (Peštová *et al.*, 2008).

8.2.3. LA PAR EN EL METALIMNION CONTROLA A LOS CILIADOS MIXÓTROFOS

La transparencia de un cuerpo de agua disminuye cerca de 10 veces conforme se avanza un metro de profundidad. Esto determina la existencia de organismos con capacidades fotosintéticas en determinadas profundidades. El efecto puede ser el de separación de nichos para especies similares

pero cuya composición de pigmentos fotosintéticos y requerimientos nutricionales difieran (Pérez *et al.*, 2002; Tittel *et al.*, 2002; Modenutti *et al.*, 2004, 2008).

Los ciliados mixótrofos al ser autótrofos facultativos mejoran y colaboran con la producción primaria, además de tener una amplia gama alimenticia quedando limitados únicamente por sus depredadores, para los que son presas de calidad ya que su nutrición es eficiente (Beaver y Crisman 1989; Wöflf y Geller, 2002). Esta característica hace de su presencia un factor muy importante ya que un sistema oligotrófico queda limitado por el agotamiento de nutrientes, en general.

Los taxa de mixótrofos grandes parecen ser típicos en ambientes oligotróficos (Beaver y Crisman, 1989; Beaver *et al.*, 1988, James *et al.*, 1995; Wöflf, 1995, Wöflf y Geller, 2002). La Preciosa y Alchichica presentan esta característica (Macek *et al.*, datos preliminares, oligo-mesotrófico; Alcocer *et al.*, 2008), lo que explica la abundante presencia de este grupo en el muestreo de Alchichica en diciembre del 2007 y La Preciosa en septiembre del 2010 (Figuras 55, 57, 58, 59 y Tabla 5).

Un factor muy importante para el desarrollo de la mixotrofia en los ciliados es la PAR y OD en cantidades reducidas, en los estratos más profundos, donde pueden encontrarse concentradas partículas alimenticias y aunque debido al poco OD se limita su respiración aerobia pueden llevar a cabo la fotosíntesis gracias a sus simbiontes fotosintéticos (Finlay *et al.*, 1996). Estas condiciones se cumplen para los muestreos de Alchichica en noviembre del 2007 donde *Holophrya* sp. presentó algas fotosintéticas ubicadas en las mismas posiciones que las publicaciones sobre sus simbiontes (Figura 20), así como en diciembre del 2010 donde se presentó *S. teres* con muchas vacuolas con APP recolectado y el aparente mixótrofo *Euplotopsis* sp. (Figuras 34 y 43; Bautista-Reyes y Macek, 2012; Montiel-Hernández y Macek, comunicación personal). El muestreo de La Preciosa en noviembre del 2010 no cumplió con estas características (Finlay *et al.*, 1996).

Es posible que *S. teres* en La Preciosa desarrollaría la mixotrofia y que en septiembre cambió el uso de las cianobacterias pasando de utilizarlas como alimento a utilizarlas como simbiontes, generándose el máximo de biomasa total en la base del metalimnion (Figura 58 y 59). Lo anterior le permite resistir bajos niveles de OD, cercanos al 1% (Laybourn-Parry, 1984). Por su parte *Euplotopsis* sp. soporta tensiones de OD cercanas e incluso justo por debajo del 0.7% de OD debido a su posible mixotrofia, coincidiendo con Fenchel y Bernard (1996) donde otro euplotido (*Euplotes aberrans*) soporta del 1 al 7% de OD. Asimismo se encuentra el ciliado raptorial *Holophrya* sp. que suele presentar *Chlorella* endosimbióticas (Figura 20), ubicándose cerca del límite anóxico e incluso en zonas anóxicas débilmente iluminadas, ya que probablemente sus endosimbiontes le estarán proporcionando este oxígeno (Esteban *et al.*, 1993a, b).

DISCUSIÓN

Entonces, en general se observó (Tabla 5) que la composición específica de los ciliados mixótrofos no cambió mucho, más bien cambia la proporción de individuos que son raptoriales y los que se volvieron fotosintéticos mediante cleptoplastos (simbiontes que fueron los plastos de algas semi-digeridas).

8.2.4. RELACIONES ENTRE LAS POSIBLES PRESAS DE CILIADOS Y LOS CILIADOS

Según la teoría ecológica existen dos tipos de controles en las redes tróficas acuáticas microbianas:

- La biomasa de procariontes en la columna de agua se limita por la competencia de carbono y de nutrientes (control *bottom-up*).
- La biomasa de los depredadores (protistas) de las bacterias debe estar limitada por depredación (control *top-down*; Lampert y Sommer, 2007).

El comportamiento alimenticio de los depredadores y presas está regulado por sus características intrínsecas y la del medio; siendo las características de las presas, factores externos para los depredadores (Montagnes *et al.*, 2008).

Según el método de adquisición del alimento, los protistas pueden ser clasificados en filtradores, por difusión o raptoriales. A pesar de que tomen en cuenta características de sus presas tales como señales químicas, movilidad, composición bioquímica, estequiometría nutricional o superficie celular, la más importante de ellas es el tamaño de la presa (Montagnes *et al.*, 2008). Si la alimentación se da sobre el bacterioplancton hay un control principalmente del tamaño y la forma (ej. Šimek *et al.*, 1999, 2001), en el caso del APP puede presentarse una posible toxicidad producida por las cianobacterias.

Los ciliados, con sus organelos de alimentación tan especializados nos brindan mucha información sobre su alimentación, y pueden correlacionarse a las dinámicas de otros organismos para establecer una posible relación depredador–presa entre ellos.

En este estudio se observaron como posibles presas para los distintos tipos de ciliados el APP (picoplancton autotrófico), el HPP (picoplancton heterotrófico) y los flagelados, siendo *Carteria* sp. el que dominó en Alchichica, mientras que en La Preciosa se presentaron los HNF.

Respecto a los flagelados, tanto ellos como los ciliados tienen un papel importante en el ambiente acuático como bacterívoros aunque su cuantificación, particularmente en el ambiente oligotrófico se ha dado solamente en las últimas dos décadas (Beaver y Crisman, 1989. comparar con Foissner *et al.*, 1999). En el caso de Alchichica en noviembre del 2010 se observa un control del tipo top-down ejercido por el flagelado *Carteria* sp. sobre el APP (Figura 67).

Se ha reportado que en los HNF se puede ejercer tanto control top-down como bottom-up (Figura 71; Sigee, 2005). En el caso de los HNF se ha enfatizado su importancia como picoplanctívoros en sistemas acuáticos (Boenigk y Arndt, 2002).

Tanto el HPP como el APP, particularmente las picocianobacterias, pueden ser removidas por la depredación de los protistas (Fenchel 1986; Sherr *et al.*, 1991; Šimek *et al.*, 1995; Peštová *et al.*, 2008), como sucedió en Alchichica, en diciembre del 2007, donde el incremento en la abundancia de ciliados coincide con el decremento en el número de APP (Figura 69). Una dinámica similar se presentó en La Preciosa en noviembre del 2010 (Figura 71).

Para el HPP se considera que durante el periodo de estratificación podría estar limitado por nutrientes para mantener el crecimiento máximo (Morris y Lewis, 1992; Vrede *et al.*, 1999). Lo anterior parece observarse a los 30 m en noviembre en Alchichica, donde se ubica la máxima abundancia del HPP generada por la cercanía a la termoclina donde quedan atrapadas partículas alimenticias (Figura 67).

En lo que se refiere a la respuesta del APP, éste parece ser muy sensible a cambios pequeños en la concentración de nutrientes (Schallenberg y Burns, 2001) y suele aumentar su abundancia en la oxiclina (ej. Padisák *et al.*, 1997) y por debajo del 1% de la PAR. Lo anterior no coincide con los muestreos del presente estudio debido probablemente al avanzado estado de la estratificación, con una termoclina debilitada.

El APP suele aumentar al llegar a la profundidad de compensación (1% de PAR) aunque puede crecer a menores intensidades lumínicas (0.1% de PAR) superando en abundancia a los organismos más grandes, debido a su crecimiento más rápido (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1997; Callieri y Stockner, 2002). Sin embargo en el presente estudio no pudo observarse un comportamiento similar debido probablemente a que se presentaron cantidades importantes de ciliados que podrían ser sus depredadores (Figuras 67 y 54).

8.3. TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

Respecto al tratamiento estadístico, se utilizó el análisis multivariado obteniendo como resultado la falta de relación entre los parámetros fisicoquímicos y la abundancia de las especies de ciliados. Lo anterior se debe que solo hubo un registro en el aumento de biomasa, el máximo de abundancia, mientras que en las demás profundidades muestreadas se registró un valor de cero o cercano a cero. Lo cual es tomado por las pruebas estadísticas como un evento aislado, resultando en la ausencia de relación estadística entre las variables fisicoquímicas y los ciliados (Motulsky, 1999).

CONCLUSIONES

9. CONCLUSIONES

Se encontraron distintas especies de ciliados en condiciones ambientales muy específicas. La estratificación de los ciliados a nivel de especies, se desarrolló apegada a condiciones complejas (estratificación térmica, de OD y de PAR) revelando cambios de biomasa de cero al máximo en las distancias menores a las escogidas (< 1 m).

1. En los meses estudiados, en la base del metalimnion, la oxiclina está acoplada con la termoclina, generando un límite de fases donde frecuentemente el PAR presente es <0.1%. En esta zona se concentró materia particulada, generando aparentemente, condiciones óptimas para el crecimiento de los ciliados.
2. Los escuticociliados fueron muy importantes (más del 85% en dos de los muestreos) para el ensamblaje. Fue el primer o segundo grupo de ciliados que más biomasa aportó al total de ciliados, en todos los muestreos. Este grupo se encontró en particular en el metalimnion e hipolimnion, asociado a bajas o nulas concentraciones de OD. Mostró una mayor similitud en el hipolimnion.
3. Los posibles mixótrofos se encontraron en bajos niveles de OD y cerca del 0.1% de la PAR, condiciones que resultan óptimas para desarrollar la mixotrofia de acuerdo a Finlay *et al.*, 1996.
4. Entre los posibles mixótrofos relacionados a la ingesta de picocianobacterias y/o nano-diatomeas para utilizarlas como simbiosis se encuentran especies importantes para ambos lagos, como *S. teres* y *Euplotopsis* sp. que dominaron la zona profunda del metalimnion, ambiente hipóxico y con PAR cercano al 0.1%, donde se sugiere pueden esclavizar APP y así desarrollar la mixotrofia.
5. Los ciliados dominantes en biomasa, los escuticociliados, pertenecen a los filtradores finos de bacterias y algunos de APP.
6. Los lagos Alchichica y La Preciosa presentaron una baja similitud (del 4 al 13), considerándose distintos, debido a distinta estratificación de oxígeno.
7. En general, los muestreos con mayor similitud entre ellos fueron los de Alchichica, debido probablemente a que los muestreos de La Preciosa fueron muy distintivos en el sentido de que en el primero se presentó una estratificación bien establecida mientras que en el segundo ya se encontraba homogeneizada una gran parte del lago, con ausencia de termoclina.

10. ANEXO

10.2. REACTIVOS

Fijador de Bouin: Cinco partes de la solución saturada de ácido pícrico en formaldehído al 36%, mezclada con dos partes de ácido acético glacial (Montagnes y Lynn, 1987); se adiciona 7 mL a cada 100 mL de la muestra (al 5% de ácido pícrico y al 2% de ácido acético). Algunas de las muestras se estabilizaron contra la precipitación y contra la reducción de plata no específica a las estructuras argentofílicas, con tartrato de sodio y potasio saturado ($\text{KNa}(\text{CH})_2(\text{OH})_2(\text{COO})_2$) al 0.4 % volumen / volumen).

10.3. TINCIÓN CUANTITATIVA DE PROTARGOL (QPS)

Técnica modificada de Montagnes y Lynn (1987) y Skibbe (1994)

1. Las muestras se filtran sobre la membrana de esteres de celulosa (1.2 a 3 μm) con baja presión, se lavan con agua e-pura ®.
2. Las membranas se colocan sobre un portaobjetos calentado a $\sim 55^\circ\text{C}$ y se les coloca encima un cubreobjetos con una gota de agar al 2.5 % caliente; se dejan calentar por ~ 2 min.
3. Se deja solidificar el agar (enfriar), se remueve el cubreobjetos deslizándolo y se levanta la membrana; se lavan en una caja Petri con agua.
4. Las membranas se fijan en formaldehído 10 % durante 5 min; se lavan con agua.
5. Se les deja en la solución de KMnO_4 0.5% durante ~ 5 min; se lavan con agua.
6. Las membranas se dejan en ácido oxálico 2.5% durante el mismo tiempo que en la solución de KMnO_4 0.5% (≤ 5 min), hasta que blanquea.
7. Se lavan bien primero con agua destilada y con agua e-pura ®.
8. Se colocan en baño María con piezas de cobre (limpiadas previamente), y se espolvorea Protargol (Proteinato de Plata) sobre el agua (aprox. a 0.5 a 2 %), a 65°C durante ~ 40 min.
9. Las membranas se revelan con hidroquinona 1% en la solución de Na_2SO_3 al 5%(combinar una solución fresca con una previamente usada); lavar con agua.
10. El tiempo de la tinción se corrige según los resultados de la observación en el microscopio.

ANEXO

11. Una por una las membranas se sumergen en cloruro de oro 0.5% durante un corto tiempo (12 s aproximadamente).
12. Se introducen en ácido oxálico 2%(según la calidad de la muestra), las membranas se lavan muy bien con agua.
13. Las membranas se estabilizan en Na₂S₂O₃ al 5%.
14. Se deshidratan en una serie de alcohol (etanol 70%, etanol 96%, etanol 96%, fenol - xilol (2:3), xilol.
15. Se montan con bálsamo Canadá (pH neutro) entre un portaobjetos y cubreobjetos.

10.4. LISTADO TAXONÓMICO

Según clasificación de Lynn, 2008. Este sistema es de los más estructurados en cuanto a los distintos niveles taxonómicos.

- Phylum: Ciliophora Doflein, 1901
 - Subphylum: Postciliodesmatophora Gerassimova & Seravin, 1976
 - Clase: Heterotrichea Stein, 1859
 - Orden: Heterotrichida Stein, 1859
 - Familia: Spirostomidae Stein, 1867
 - Género: *Spirostomum* Ehrenberg, 1834
 - Subphylum: Intramacronucleata Lynn, 1996
 - Clase: Armophorea Lynn, 2004
 - Orden: Armophorida Jankowski, 1964
 - Familia: Caenomorphidae Poche, 1913
 - Género: *Caenomorpha* Perty, 1852
 - Clase: Litostomatea Small & Lynn, 1981
 - Subclase: Haptoria Corliss, 1974
 - Orden: Cyclotrichiida Jankowski, 1980
 - Familia: Mesodiniidae Jankowski, 1980
 - Género: *Mesodinium* Stein, 1863
 - Orden: Haptorida Corliss, 1974
 - Familia: Actinobolinidae Kahl, 1930
 - Género: *Actinobolina* Strand, 1928
 - Género: *Belonophrya* André, 1914
 - Familia: Didiniidae Poche, 1913
 - Género: *Monodinium* Fabre-Domergue, 1888

- Orden: Pleurostomatida Schewiakoff, 1896
 - Familia: Litonotidae Kent, 1882
 - Género: *Litonotus* Wresniowski, 1870
 - Género: *Phialina* Bory de St. Vicent, 1824
- Clase: Oligohymenophorea, Puytoracet *al.*, 1974
 - Subclase: Peritrichia Stein, 1859
 - Orden: Sessilida Kahl, 1933
 - Familia: Astylozoidae Kahl, 1935
 - Género: *Astylozoon* Engelmann, 1862
 - Familia: Vorticellidae Ehrenberg, 1838
 - Género: *Vorticella* Linnaeus, 1767
 - Género: *Pelagovorticella* Jankowski, 1980
 - Subclase: Scuticociliatia Small, 1967
 - Orden: Philasterida Small, 1967
 - Familia: Loxocephalidae Jankowski, 1964
 - Género: *Dexiotricha* Stokes, 1885
 - Familia: Uronematidae Thompson, 1964
 - Género: *Uronema* Dujardin, 1841
 - Orden: Pleuronematida Fauré-Fremiet in Corliss, 1956
 - Familia: Cyclidiidae Ehrenberg, 1838
 - Género: *Cristigera* Roux, 1899
 - Género: *Cyclidium* O.F. Müller, 1773
 - Clase: Prostomatea Schewiakoff, 1896 o Small y Lynn, 1985
 - Orden: Prorodontida Corliss, 1974
 - Familia: Holophryidae Perty, 1852
 - Género: *Holophrya* Ehrenberg, 1831
 - Familia: Urotrichidae Small & Lynn, 1985
 - Género: *Urotricha* Claparède & Lachmann, 1859
 - Clase: Spirotrichea Bütschli, 1889
 - Subclase: Hypotrichia Stein, 1867
 - Orden: Kiitrichida Nozawa, 1941
 - Suborden: Euplotina Jankowski, 1979
 - Familia: Euplotidae Ehrenberg, 1838
 - Género: *Euplotes* Ehrenberg in Hemprich & Ehrenberg, 1831
 - Género: *Euplotopsis* Borror y Hill, 1995
 - Subclase: Stichotrichia Small & Lynn, 1985
 - Orden: Sporadotrichida Faure-Fremiet, 1961

ANEXO

- Familia: Halteriidae Claparède y Lachmann, 1858
 - Género: *Halteria* Dujardin, 1841

Tabla 8. Profundidades (metros) a las que se realizaron los distintos muestreos.

Alchichica Noviembre 2010	Alchichica Diciembre 2007	La Preciosa Septiembre 2010	La Preciosa Noviembre 2010
0	2	8	8.5
8.5	10	19.5	24
20	20	20.5	27
24	30	21.5	30
28	31	22.5	33
31	32	23.5	35
32	33	24.5	36
33	35	25.5	37
34	36	40	39
35	37		40
36	38		
37	39		Epilimnion
38	40		
40	45		Metalimnion
62	50		
	60		Hipolimnion
	61		

11. LITERATURA CITADA

- Adame, M.F., J. Alcocer y E. Escobar. (2008): Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biol.*, 53: 22-31.
- Alcántara-Rodríguez, J.A., J. Ciro-Pérez, E. Ortega-Mayagoitia, C.R. Serranía-Soto y E. Piedra-Ibarra. (2012): Local adaptation and cryptic speciation in the *Brachionus* group plicatilis populations from three deep crater-lakes in Central Mexico. *Freshwater Biol.* 57: 728-740.
- Alcocer, J. (2004): Biodiversidad y lagos salinos. http://www.conabio.gob.mx/institución/conabio_español/doctos/lagos.html
- Alcocer, J. y F.W. Bernal-Brooks. (2010): Limnology in Mexico. *Hidrobiología*, 644:15–68.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara. (2000): Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verh. Inter. Ver. Limnol.* 27: 3166–3169.
- Alcocer, J., E. Escobar y L.A. Oseguera. (2008): Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18 (1 suplemento): 115-122.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo, L.M. Lozano y L.A. Oseguera. (2001): Benthos of a seasonally-astatic, saline, soda lake in Mexico, *Hydrobiologia*, 466: 291-297.
- Alcocer, J., L.A. Oseguera, E. Escobar, L. Peralta y A. Lugo. (2004): Phytoplankton biomass and water chemistry in two high mountain tropical lakes Central Mexico. *Arctic, Antarctic, Alpine Res.* 1-22.
- Armienta, M.A., G. Vilaclara, S. De la Cruz-Reyna, S. Ramos, N. Cenicerros, O. Cruz, A. Aguayo, F. Arcega-Cabrera. (2008): Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *J. Volcanol. Geotherm. Res.* 178: 249–258.
- Arredondo, J.L., O. Vera y A.O. Ortiz (1984): Análisis de componentes principales y cúmulos de datos limnológicos en el lago de Alchichica, Puebla. *Biotica* 9: 23-39.
- Arredondo-Figueroa, J.L. (2002): Los axalapascos de la Cuenca Oriental, Puebla. En: De la Lanza E.G. y C.J.L.García (Compiladores), *Lagos y presas de México*. (81-107 pp.) AGT Editor, S.A. México, D.F. 680 pp.
- Arredondo-Figueroa, J.L., L.E. Borrego, R.M. Castillo y M.A. Valladolid. (1983): Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la Cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biotica* 8: 37-47.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L. Meyer-Reil, F. Thingstad.(1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol.Prog. Ser.* 10: 257-263.
- Balseiro, E.G., C.P. Queimaliños y B.E. Modenutti (2004): Grazing impact on autotrophic picoplankton in two south Andean lakes (Patagonia, Argentina) with different light: nutrient ratios. *Rev. Chilena Historia Natural* 77: 73-85.
- Bautista-Reyes, F. y M. Macek. (2012): Ciliate food vacuole content and bacterial community composition in the warm-monomictic crater Lake Alchichica (México). *FEMS Microbiol. Ecol.* 79: 85-97.
- Beaver J.R., T.L. Crisman, R.W. Bienert. (1988): Distribution of planktonic ciliates in highly coloured subtropical lakes: comparison with clearwater ciliate communities and the contribution of myxotrophic taxa to total autotrophic biomass. *Freshwater Biol.* 20:51–60.
- Beaver, J.R. y T.L. Crisman. (1989): The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microbial Ecol.* 17: 111-136.
- Berninger, U.G., B.J. Finlay y H.M. Canter. (1986): The spatial distribution and ecology of zoochlorellae bearing ciliates in a productive pond. *J. Protozool.* 33: 557-563.
- Boenigk, J. y Arndt, H. (2002): Bacterivory by heterotrophic flagellates: community structure and feeding strategies. *Anton. Leeuw. Int. J. G.* 81 (1-4): 465-480.
- Borror, A.C. y B.F. Hill. (1995): The order Euplotida (Ciliophora): Taxonomy, with division of *Euplotes* into several genera. *J. Eukaryot. Microbiol.* 42: 457 – 466.
- Callieri, C. y J. Stockner. (2002): Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *J. Limnol.* 61: 1-14.
- Callieri, C., B. Modenutti, C. Queimaliños, R. Bertoni y E. Balseiro. (2007): Production and biomass of picophytoplankton and larger autotrophs in Andean ultraoligotrophic lakes: differences in light harvesting efficiency in deep layers. *Aquat. Ecol.* 41: 511-523.
- Camacho, A. y E. Vicente. (1998): Carbon photoassimilation by sharply stratified phototrophic communities at the chemocline of Lake Arcas (Spain). *FEMS Microbiol. Ecol.* 25: 11-22.
- Camacho, A., J. Erez, A. Chicote, M. Florín, M.M. Squires, C. Lehmann y R. Bachofen. (2001): Microbial microstratification, inorganic carbon photoassimilation and dark carbon fixation at the chemocline of the meromictic Lake Cadagno (Switzerland) and its relevance to the food web. *Aquat. Sci.* 63: 91-106.
- Clarke, G.L. (1980): Elementos de Ecología. Ediciones Omega S.A. España, Barcelona. 637 pp.
- Cole, J.J. y M.L. Pace. (1995): Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters. *Limnol.Oceanogr.* 40(6): 1019-1027.
- Department Umweltwissenschaften. Institut für Umweltgeowissenschaften. Universität Basel. (2008): Hypoxia and suboxia in lakes and estuaries. http://ugw.unibas.ch/Forschung/Current_projects/Hypo_ML_e.htm
- Dudel, G.E. y J.G. Kohl. (1992): The nitrogen budget of a shallow lake (Großer Müggelsee, Berlin). *Int. Rev. Ges. Hydrobio.* 77: 43-72.
- Embley, T.M. y W. Martin. (1998): Molecular evolution -a hydrogen-producing mitochondrion. *Nature* 396: 517-519.

LITERATURA CITADA

- Esteban, G., B.E. Guhl, K.J. Clarke, T.M. Embley y B.J. Finlay (1993a): *Cyclidium porcatum* n. sp.: a free-living anaerobic scuticociliate containing a stable complex of hydrogenosomes, Eubacteria and Archeobacteria. *Eur. J. Protistol.* 29: 262-270.
- Esteban, G., B.J. Finlay y T.M. Embley (1993b): New species double the diversity of anaerobic ciliates in a Spanish lake. *FEMS Microbiol. Ecol.* 109: 93-100.
- Fauth, J.E., J. Bernardo., M. Camara, W.J. Resetarits, J.van Buskirk y S.A. McCollum. (1996): Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *Am. Nat.* 147: 282-286.
- Fenchel, T. (1986a): The ecology of heterotrophic microflagellates. *Adv. Microb. Ecol.* 9: 57-97.
- Fenchel, T. (1986b): Protozoan filter feeding. *Prog. Protistol.* 1: 65-113.
- Fenchel, T. (1987): *Ecology of Protozoa: the biology of free-living phagotrophic protists*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, N.Y. 197 pp.
- Fenchel, T. y B.J. Finlay. (1995): *Ecology and Evolution in Anoxic Worlds*. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra. 294 pp.
- Fenchel, T. y C. Bernard. (1996): Behavioral responses in oxygen gradients of ciliates from microbial mats. *Eur. J. Protistol.* 32: 55-63.
- Fenchel, T., L. Kristensen y L. Rasmussen. (1990): Water column anoxia: vertical zonation of planktonic protozoa. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 62: 1-10.
- Filonov, A. y J. Alcocer (2002): Internal waves in tropical crater lake: Alchichica, Central México. *Verh. Inter. Ver. Limnol.* 28: 1857-1860.
- Filonov, A., I. Tereshchenko y J. Alcocer. (2006): Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophys. Res. Letters* 33. L07404.
- Finlay B.J. (2004): Protist taxonomy: an ecological perspective. *Phil. Trans. Real. Soc. London B* 359 (1444) 599-610.
- Finlay, B.J. (1982): Effects of seasonal anoxia on the community of benthic ciliated protozoa in a productive lake. *Archiv. Protistenkd.* 125: 215-222.
- Finlay, B.J., G.F. Esteban, K.J. Clarke y J.L. Olmo. (2001): Biodiversity of terrestrial protozoa appears homogeneous across local and global spatial scales. *Protist.* 152: 355-366.
- Finlay, B.J., S.C. Maberly y G.F. Esteban. (1996): Spectacular abundance of ciliates in anoxic pond water: Contribution of symbiotic photosynthesis to host respiratory oxygen requirements. *FEMS Microbiol. Ecol.* 20: 229-235.
- Foissner, W. (1999): Protist Diversity: Estimates of the Near-Imponderable. *Protist.* 150: 363-368.
- Foissner, W., H. Berger, J. Schaumburg. (1999): *Identification and ecology of limnetic plankton ciliates*. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft. Deggendorf. Deggendorf, Alemania. 793 pp.
- Foissner, W., H. Blatterer, H. Berger y F. Kohmann. (1991): *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. I: Cyrtophorida, Oligotrichida, Hypotrichia, Colpodea*. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft. Deggendorf, Alemania. 478 pp.
- Foissner, W., H. Blatterer, H. Berger y F. Kohmann. (1992): *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. II: Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida*. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft. Deggendorf, Alemania. 502 pp.
- Foissner, W., H. Blatterer, H. Berger y F. Kohmann. (1994): *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band III: Hymenostomata, Prostomatida, Nassulida*. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft. Deggendorf, Alemania. 548 pp.
- Foissner, W., H. Blatterer, H. Berger, y F. Kohmann. (1995): *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. IV: Gymnostomatea, Loxodes, Suctorina*. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft. Deggendorf, Alemania. 540 pp.
- Gasca, D.A. (1981): Algunas notas de la génesis de los lagos cráter de la Cuenca de Oriental. Puebla-Tlaxcala-Veracruz. Colección científica: Prehistoria 98. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D.F. 55 pp.
- Gifford, D.J. (1988): Impact of grazing by microzooplankton in the northwest arm of Halifax Harbour, Nova Scotia. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 47: 259-258.
- Gifford, D.J. (1991): The Protozoan-Metazoan Trophic Link In Pelagic Ecosystems. *J. Eukaryot. Microbiol.* 38: 81-86.
- Guhl, B.E., Finlay, B.J. y Schink, B. (1994): Seasonal development of hypolimnetic ciliate communities in an eutrophic pond. *FEMS Microbiol. Ecol.* 14: 293-306.
- Hackstein, J.H.P. (2010): *(Endo)symbiotic Methanogenic Archaea*. Springer. Heidelberg, Alemania. 237 pp.
- Hammer, V.T., (1986): *Saline Lake Ecosystems of the World*. Dr. W. Junk Publ. Springer. Dordrecht, Países Bajos. 616 pp.
- Hernández-Avilés, J., M. Macek., J. Alcocer, B. López-Trejo y M. Merino-Ibarra. (2010): Prokaryotic picoplankton dynamics in warm-monomictic, saline lake: temporal and spatial variation in structure and composition. *J. Plankton Res.* 32 (9): 1301-1314.
- Hutchinson, G.E. (1957): *A treatise on Limnology. 1. Geography, Physics and Chemistry*. Wiley N.Y., E.U.A. 1015 pp.
- INEGI (2011): <http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/pue/fisio.cfm?c=444&e=22>
- Jacquet, V., N. Lair, L. Hoffmann y H.M. Cauchie. (2005): Spatio-temporal patterns of protozoan communities in a meso-eutrophic reservoir (Esch-sur-Sûre, Luxembourg). *Hydrobiologia* 551: 49-60.
- James, M.R., C.W. Burns, y D.J. Forsyth. (1995) Pelagic ciliated protozoa in two monomictic, southern temperate lakes of contrasting trophic state: seasonal distribution and abundance. *J. Plankton Res.* 17(7): 1479-1500.
- Jerome, C.A., D.J.S. Montagnes y F.J.R. Taylor. (1993): The effect of the quantitative protargol stain and Lugol's and Bouin's fixatives on cell size: A more accurate estimate of ciliate species biomass. *J. Eukaryot. Microbiol.* 40: 254-259.

- Jezbera, J., K. Horňák y K. Šimek. (2005): Food selection by bacterivorous protists: insight from the analysis of the food vacuole content by means of fluorescence *in situ* hybridization. *FEMS Microbiol. Ecol.* 52: 351–363.
- Johannes, R. E. (1964): Phosphorus excretion as related to body size in marine animals: the significance of nanzooplankton in nutrient regeneration. *Science* 146: 923-4.
- Jones, R. (2000): Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biol.* 45: 219-226.
- Jürgens, K. y C. Matz. (2002): Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria. *Anton. Leeuw. Int. J. G.* 81: 413-434.
- Kalff, J. (2002): *Limnology. Inland Water Systems*. PrenticeHall. New Jersey, E.U.A. 592 pp.
- Komárek J. y J. Komárková-Legnerová. (2002): Contribution to the knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central Mexico. *Preslia* 74: 207–233.
- Lampert, W. y U. Sommer. (2007): *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. 2a ed. Oxford University Press. Oxford, Londres. 324 pp.
- Laybourn-Parry, J. (1984): *A Functional Biology Of Free-Living Protozoa*. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, California. 218 pp.
- Laybourn-Parry, J. (1992): *Protozoan Plankton Ecology*. Chapman&Hall N.Y., E.U.A. 231 pp.
- Laybourn-Parry, J. (1994): Seasonal successions of protozooplankton in freshwater ecosystems of different latitudes. *Mar. Microbial. Food Webs* 8: 145-162.
- Lee, J.J., E.B. Small, D.H. Lynn y E.C. Bovee. (1985): Some techniques for collecting, cultivating and observing protozoa. En: Lee, J.J., S.H. Hutner y E.C. Bovee. (eds.) *An Illustrated Guide to the Protozoa*. Soc. Protozool. Special Publ. Allen Press. Kansas, E.U.A. 1-7.
- Lewis Jr., W.M. (1983): A revised classification of lakes based on mixing. *Can. B. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1779-1787.
- Lewis Jr., W.M. (1996): Tropical lakes: How latitude makes a difference. En: F. Schiemer y K.T. Boland (eds.). *Perspectives in Tropical Limnology*. SPB Academic Publishers. Amsterdam, Países Bajos. 43-64.
- Lugo, A. (2000): Variación espacial y temporal de la estructura de la comunidad planctónica del lago de Alchichica, Puebla, con algunos aspectos de Interacciones tróficas. Tesis de doctorado. UNAM. México.
- Lugo, A., E. González, M. Sánchez, J. Alcocer, (1999): Distribution of *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoida) in a Mexican hyposaline lake. *Rev. Biol. Tropical* (suplemento 1): 141-148.
- Lugo, A., J. Alcocer, M.R. Sánchez y E. Escobar. (1998): Littoral protozoan assemblages from two Mexican hyposaline lakes. *Hydrobiologia* 381: 9-13.
- Lynn, D. (2008): *The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification, and Guide to the Literature*. 3a ed. Springer. Dordrecht, Países Bajos. 606 pp.
- Macek, M., A. Lugo y G. Vilaclara. (2000): Pelagic ciliate assemblage of high-altitude lake Atexcac (Puebla, México): Comparison with similar lakes in other regions. En: Munawar, M., S.G. Lawrence, I.F. Munawar y D.F. Malley. (eds.) *Aquatic ecosystems of Mexico: Status and scope*. *Ecovision World Monograph Series*. Backhuys Publishers b.v. Países Bajos. 45-59 pp.
- Macek, M., C. Callieri, K. Šimek y A. Lugo-Vázquez. (2006): Seasonal dynamics, composition and feeding patterns of ciliate assemblages in oligotrophic lakes covering a wide pH range. *Arch. Hydrobiol.* 166: 261-287.
- Macek, M., D. Peštová y M.E. Martínez-Pérez. (2008): Seasonal and spatial dynamics of a ciliate assemblage in a warm-monomictic Lake Alchichica (Puebla, Mexico). *Hidrobiológica* 18 (Supl. 1): 25-35.
- Macek, M., G. Vilaclara y A. Lugo. (1994): Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 235-249.
- Macek, M., J. Alcocer, A. Lugo Vázquez, M.E. Martínez-Pérez, L. Peralta-Soriano y G. Vilaclara-Fatjó. (2009) Long term picoplankton dynamics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *J. Limnology*. 68: 183–192.
- Macek, M., K. Šimek y T. Bittl. (2001): Conspicuous oligotrichs peak following winter stratification in a bog lake. *J. Plankton Res.* 23: 353-363.
- Malinsky-Rushansky, N., T. Berman y Z. Dubinsky. (1997): Seasonal photosynthetic activity of autotrophic picoplankton in Lake Kinneret, Israel. *J. Plankton Res.* 19 (8), 979-993.
- Margalef, R. (1978): *Perspectivas de la teoría ecológica*. Blume. Barcelona, España. 110 pp.
- Martínez-Chávez, M. (2010): Efecto de cladóceros y copépodos sobre el fitoplancton del lago La Preciosa, Puebla. Tesis de Maestría. UNAM. México.
- Martínez-Pérez, M.E., M. Macek y M.T. Castro-Galván. (2004): *In situ* measured elimination of *Vibrio cholerae* from brackish water. *Trop. Med. Int. Health*. 9: 1-8.
- Massana, R. y C. Pedrós- Alió. (1994): Role of anaerobic ciliates in planktonic food webs: abundance, feeding, and impact on bacteria in the field. *Appl. Environ. Microb.* 60: 1325-1334.
- Meybeck, M. (1995): Global distribution of lakes. En: Lerman, A., D.M. Imboden y J.R. Gat. (eds), *Physics and Chemistry of Lakes*. 2a ed. Springer Verlag. Berlin, Alemania. 1-35.
- Modenutti, B., E. Balseiro, C. Callieri, C. Queimaliño y R. Bertoni. (2004): Increase in photosynthetic efficiency as a strategy of planktonic organisms exploiting deep lake layers. *Freshwater Biol.* 49: 160-169.
- Modenutti, B., E. Balseiro, C. Callieri, y R. Bertoni. (2008): Light vs food supply as factors modulating niche partitioning in two pelagic mixotrophic ciliates. *Limnol. Oceanogr.* 53: 446-455.
- Montagnes, D.J.S. y D.H. Lynn. (1987): A quantitative protargol staining (QPS) for ciliates: method description and test of its quantitative nature. *Marine Microb. Food Webs* 2: 83-93.

LITERATURA CITADA

- Montagnes, D.J.S. y D.H. Lynn. (1993): A quantitative protargol stain (QPS) for ciliates and other protists. En Kemp, P., B. Sherr, Sherr, E y J. Cole (eds.). *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton, E.U.A. 229-240.
- Montagnes, D.J.S., A.B. Barbosa, J. Boenigk, K. Davidson, K. Jürgens, M. Macek, J.D. Parry, E.C. Roberts y K. Šimek. (2008): Selective feeding behaviour of key free-living protists: avenues for continued study. *Aquat. Microb. Ecol.* 53: 83–98.
- Montiel-Martínez, A., J. Ciroso-Pérez, E. Ortega-Mayagoitia y M. Elías-Gutiérrez. (2008): Morphological, ecological, reproductive and molecular evidence for *Leptodiatomus garciai* (Osorio-Tafall 1942) as a valid endemic species. *J. Plankton Res.* 30:1079–1093.
- Morris, D.P. y W.M. Lewis Jr. (1992): Nutrient limitation of bacterioplankton growth in Lake Dillon, Colorado. *Limnol. Oceanogr.* 37(6): 1179-1192.
- Motulsky, H.J. (1999): *Analyzing data with GraphPad Prism*. GraphPad Software Inc., San Diego, E.U.A.
- 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.
- Oren, A. (2001): The bioenergetic basis for the decrease in metabolic diversity at increasing salt concentrations: implications for the functioning of salt lake ecosystems. *Hydrobiologia*. 466: 61–72.
- Padisák, J., L. Krienitz, R. Koschel y J. Nedoma. (1997): Deep-layer autotrophic picoplankton maximum in the oligotrophic Lake Stechlin, Germany: origin, activity, development and erosion. *Eur. J. Phycol.* 32: 403-416.
- Peralta, L., E. Escobar, J. Alcocer y A. Lugo. (2002): Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central México: species composition, density and biomass. *Hydrobiologia*. 467: 109-116.
- Pérez, G.L., C.P. Queimaliños y B.E. Modenutti. (2002): Light climate and plankton in the deep chlorophyll maxima in North Patagonian Andean lakes. *J. Plankton Res.* 2(6): 591-599.
- Pernthaler, A., y J. Pernthaler. (2005): Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications. *Nature*. 3: 537-546.
- Perz, A. (2011): High spatial res pattern of microbial food web colonization across thermocline of saline Mexican lakes. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Peštová, D., M. Macek y M.E. Martínez-Pérez. (2008): Ciliates and their picophytoplankton - feeding activity in a high altitude warm-monomictic saline lake. *Eur. J. Protistol.* 44: 13-25.
- Pomeroy, L.R. (1974): The Ocean's food web: A changing paradigm. *Bioscience* 24: 499-504.
- Porter, K.G. y S. Feig. (1980): The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948.
- Posch, T., M. Löferer-Kroßbacher, G. Gao, A. Alfreider, J. Pernthaler y R. Psenner. (2001): Precision of bacterioplankton biomass determination: a comparison of two fluorescent dyes, and of allometric and linear volume-to-carbon conversion factors. *Aquat. Microb. Ecol.* 25: 55-63.
- 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. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. 16 (1): 1-16.
- Reynolds, C.S. (2004): Lakes, Limnology and Limnetic Ecology: Towards a New Synthesis. En: O'Sullivan P.E. y C.S. Reynolds. (eds.): *The Lakes Handbook 1. Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Science Ltd. Oxford, Londres. 1-7.
- Sanders, R.W. y S.A. Wickham. (1993): Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Mar. Microb. Food Webs*. 7:197-223.
- Sanders, R.W., D.A. Caron y U.G. Berninger. (1992): Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and heterotrophic nanoplankton in marine and freshwaters: an interecosystem comparison. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 86: 1-14.
- Schallenberg, M. y Burns, C.W. (2001) Tests of autotrophic picoplankton as early indicators of nutrient enrichment in an ultraoligotrophic lake. *Freshwater Biol.*, 46, 27–37.
- Sherr, E.B. y B.F. Sherr. (1987): High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* 325: 710-711.
- Sherr, E.B. y B.F. Sherr. (1988): Role of microbes in pelagic foods webs: a revised concept. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1225-1227.
- Sherr, E.B. y B.F. Sherr. (1993): Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protists. En: Kemp, P., B. Sherr, E. Sherr y J. Cole (eds.). *Current of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers, N.Y., E.U.A. 207-212.
- Sherr, E.B., B.F. Sherr, T. Berman y O. Hadas. (1991): High abundance of picoplankton-ingesting ciliates during late fall in Lake Kinneret, Israel. *J. Plankton. Res.* 13: 789-799.
- Sigee, D. (2005): *Freshwater Microbiology: Biodiversity and Dynamic Interactions of Microorganisms in the Aquatic Environment*. John Wiley & Sons Ltd. Chichester, Inglaterra 544 pp.
- Šimek, K., J. Armengol, M. Comerma, J.C. García, P. Kojčková, J. Nedoma y J. Hejzlar. (2001): Changes in the epilimnetic bacterial community composition, production, and protist-induced mortality along the longitudinal axis of a highly eutrophic reservoir. *Microbial Ecol.* 42: 359-371.
- Šimek, K., J. Bobková, M. Macek, J. Nedoma. (1995): Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: A study at the species and community level. *Limnol. Oceanogr.* 40(6) 1077-1090.
- Šimek, K., M. Macek, J. Seďa y V. Vyhnálek. (1990): Possible food chain relationships between bacterioplankton protozoans and cladocerans in a reservoir. *Int. Rev. Ges. Hydrobio.* 75: 583-596.

- Šimek, K., P. Kojecá, J. Nedoma, P. Hartman, J. Vrba, J.R. Dolan. (1999): Shifts in bacterial community composition associated with different microzooplankton size fractions in a eutrophic reservoir. *Limnol. Oceanogr.* 44:1634-1644.
- Skibbe, O. (1994): An improved quantitative protargol stain for ciliates and other planktonic protists. *Arch. Hydrobiol.* 130, 339-347.
- Sorokin, Y. I. (1981): Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. En: Longhurst, A.R. (ed.) *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press. Londres, Inglaterra. 293-342.
- Sorokin, Y.I. (1971): On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters. *Int. Rev. Ges. Hydrobio.* 56: 1-48.
- Stabell, T. (1996): Ciliates bacterivory in epilimnetic waters. *Aquat. Microb. Ecol.* 10: 265-272.
- Steele, J. H. (1974): *The structure of marine ecosystems*. University Press. Cambridge, Harvard. 128 pp.
- Straškrabová, V., C. Callieri, L. Cruz-Pizarro, P. Hartman, M. Macek, J. Nedoma y K. Šimek. (1999): Investigations on microbial food webs in mountain lakes: aims and methods. *J. Limnol.* 5(2): 77-87.
- Straškrabová, V., R. Bertoni, M. Blažo, C. Callieri, M. Felip, L. Forsstrom, J. Fott, M. Kernan, M. Macek, E. Stuchlík, M. Tolotti. (2009): Structure of pelagic food webs in European mountain lakes during ice-free season. *Archiv Hydrobiol. Advances*. 62: 19-53.
- Telesh, I., L. Postel, R. Heerkloss, E. Mironova y S. Skarlato (2009): Zooplankton of the open Baltic Sea: extended atlas. *BMB Publ. 21. Meereswiss Ber.* 76:1-290.
- Tittel, J., Bissinger, V., Zippel, B., Gaedke, U., Bell, E., Lorke, A. y Kamjunke, N., (2002): Mixotrophs combine resource use to outcompete specialists: Implications for aquatic food webs. *PNAS.* 100 (22): 12776-12781.
- U.S. Geological Survey. (2008): <http://volcanoes.usgs.gov/images/pglossary/maar.php>
- Valiela, I. (1991): Ecology of water columns. En: Barnes, S.R. y K.H. Mann (eds). *Fundamentals of Aquatic Ecology*. Blackwell Science. Oxford, London, Edinburg. 29-56.
- van Hoek, A.H.A. M., T.A. van Alen, V.S.I. Sprakel, J.A.M. Leunissen, T. Brigge, G.D. Vogels y J.H.P. Hackstein. (2000): Multiple acquisition of methanogenic archaeal symbionts by anaerobic ciliates. *Mol. Biol. Evol.* 17: 251-258.
- Van Valen (1976): Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25: 233-239.
- Vilaclara G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. (1993): Comparative description of crater-lakes Basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 25: 435-440.
- Vrede, K, T. Vrede, A. Isaksson y A. Karlsson. (1999): Effects of nutrients (phosphorous, nitrogen, and carbon) and zooplankton on bacterioplankton and phytoplankton- a seasonal study. *Limnol. Oceanogr.* 44(7): 1616-1624.
- Vyhnálek, V., J. Komárková, J. Sedža, Z. Brandl, K. Šimek y N. Johanisová. (1991): Clearwater phase in the Řimov Reservoir (South Bohemia): Controlling factors. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1336-1339.
- Weisse T. (1991): The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.*, 13: 167-185.
- Weisse, T, J. Boenigk y H. Müller. (2009). Ecology methods for the study of heterotrophic nano- and microplankton of fresh and marine waters. En: Röttger, R., R. Knight, y W. Foissner. (ed.). *Protozoological Monographs. A Course in Protozoology*. Vol. 4. Shaker Verlag. Achen, Alemania. 232-242.
- Wetzel, R. (2001): *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3a ed. Academic Press. San Diego CA., E.U.A. 1006 pp.
- Williams, W. (1966): Conductivity and the concentration of total dissolved solids in Australian lakes. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 17 (2), 169-176.
- Williams, W.D. (1998): Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes. *Hydrobiologia.* 381: 191-201.
- Windol, J., E. Jeppesen, J.P. Jensen y P. Kristensen (1996): Modelling of seasonal variation in nitrogen in-lake concentration: a four-year mass balance study. *Biogeochemistry* 33: 25-44.
- Wishner, K.F., Gowing, M.M. y Gelfman, C. (2000): Living in suboxia: Ecology of an Arabian Sea oxygen minimum zone copepod. *Limnol. Oceanogr.* 45(7): 1576-1593.
- Wöfl, S. y Geller W. (2002): Chlorella-bearing ciliates dominate in an oligotrophic North Patagonian Lake (Lake Pirehueico, Chile): abundance, biomass and symbiotic photosynthesis. *Freshwater Biol.* 47: 231-242.
- Wöfl, S., (1995): *Untersuchungen zur Zooplanktonstruktur einschließlich der mikrobiellen Gruppen unter besonderer Berücksichtigung der mixotrophen Cilliaten in zwei südchilenischen Andenfüäseen*. Tesis de doctorado. Universität Konstanz, Hartung-Gorre Verlag, 244p.
- Yamada, K., Y. Kamagata, K. Nakamura, Y. Inamori y I. Nakamura. (1994): Selectivity of food bacteria for the growth of anaerobic ciliate *Trimyema compressum*. *Arch. Hydrobiol.* 161: 229-233.
- Yoshimizu, C., K. Yoshiyama, I. Tayasu, T. Koitabashi y T. Nagata. (2010): Vulnerability of a large monomictic lake (Lake Biwa) to warm winter event. *Limnology.* 11: 233-239.