



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA**

**MIXOTROFÍA EN CILIADOS DEL PLANCTON DE LA  
LAGUNA DE CHAUTENGO: VARIABILIDAD  
ESTACIONAL**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE**

**MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA MARINA)**

**P R E S E N T A**

**RAMÍREZ SOLARES DIEGO ALBERTO**

**DIRECTORA DE TESIS**

**DRA. CELIA BULIT GÁMEZ FACULTAD DE CIENCIAS**

**COMITÉ TUTORAL**

**DR. MIROSLAV MACEK FES-IZTACALA**

**DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ FES-IZTACALA**

**M.C. ALFONSO ESQUIVEL HERRERA FACULTAD DE CIENCIAS**

**DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA FES-IZTACALA**

**DRA. PATRICIA BONILLA LEMUS FES-IZTACALA**

**MEXICO, D. F. (SEPTIEMBRE) 2015**



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.



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología  
Universidad Nacional Autónoma de México



**MIXOTROFÍA EN CILIADOS DEL PLANCTON DE LA  
LAGUNA DE CHAUTENGO: VARIABILIDAD  
ESTACIONAL**

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias  
(Biología Marina)

Presenta

**RAMÍREZ SOLARES DIEGO ALBERTO**

Directora de Tesis: **DRA. CELIA BULIT GÁMEZ**

Comité Tutorial: **DR. MIROSLAV MACEK**

**DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ**

**M.C. ALFONSO ESQUIVEL HERRERA**

**DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA**

**DRA. PATRICIA BONILLA LEMUS**

México D.F. 2015

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero Agradecer de manera especial a la Dr. Celia Bulit por darme la oportunidad de trabajar bajo su dirección, por compartirme su experiencia y contagiarme de su gran entusiasmo, energía y profesionalismo a lo largo del presente trabajo.

Mi agradecimiento al comité tutorial compuesto por los Dres. Miroslav Macek, Alfonso Lugo y al M.C. Alfonso Esquivel, así como al jurado compuesto por las Dras. Elizabeth Ortega y Patricia Bonilla por sus comentarios y correcciones en la realización del manuscrito de tesis durante la elaboración de este trabajo.

Agradezco profundamente al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de los estudios de maestría. También deseo agradecer al Hidrobiólogo Sergio Castillo del Laboratorio de biogeoquímica del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMYL), por su colaboración en el análisis de las muestras de nutrimentos usadas en este estudio y las observaciones realizadas de acuerdo a los resultados.

## DEDICATORIA

A la persona que me ha apoyado no solo en mi carrera profesional, si no durante toda mi vida, dándome amor verdadero, cariño, comprensión, cuidándome cuando enfermaba, consolándome cuando lo necesite, haciendo sacrificios para que yo y mis hermanos viviéramos bien, proporcionándonos comida, ropa, con el único motivo de vernos felices y realizados en la vida. Sin duda le debo mucho a esa persona tan maravillosa, ya que fue nuestro pilar, la base de lo que somos es gracias a todo lo que ella ha hecho por nosotros, gracias mama.

A mis hermanos porque a pesar de los caminos tan diferentes que elegimos, siempre existe un lazo mucho más fuerte que nos une y nos hace alegrarnos de los logros personales que tiene cada uno.

La primera vez que te vi pensé que niña tan linda, quisiera saber cómo se llama para conocerla, pasaba el tiempo y sentía temor de preguntarte tu nombre porque pensé que me rechazarías, lo bueno fue que tu tomaste la iniciativa de conocerme. Al momento de ser novios dije esta es la persona que yo quiero para toda mi vida, porque solo tú me entendías, me escuchabas, cuando pase mis momentos más difíciles en mi vida, fuiste la única persona que estuvo a mi lado dándome su apoyo día con día, gracias a tu apoyo salí adelante. Quiero decirte que gracias a ti soy una persona completamente diferente me enseñaste lo que es la felicidad, me enseñaste a superarme, a darme cuenta que los sueños por imposibles que parezcan si uno tiene la mentalidad firme los puede cumplir. De ahora en adelante tenemos muchas pruebas difíciles por delante como profesionales, pero con tu ayuda y tu motivación sé que las vamos a superar. Mis palabras se que no

bastan para decirte cuanto te agradezco. Por haber compartido tus consejos y por tu apoyo es que esta dedicatoria es para ti el amor de mi vida, mi amada esposa.

Por último, quiero dedicar este logro de mi vida, a ese ser extraordinario que llevo a complementar mi familia. Tú llegaste a darle otro sentido a mi vida, inyectándome fuerzas para salir adelante y ser una mejor persona, ya que como dicen los hijos somos un reflejo de nuestros padres. Contigo he aprendido a ser más paciente y dedicado. Eres la razón de mi existencia, lo más importante. Cada día me esfuerzo por ser lo mejor para ti. Mil gracias porque muchas cosas cambiaron con tu llegada, Zoé.

# INDICE

<b>1.-Resumen .....</b>	<b>7</b>
<b>2.-Introduccion .....</b>	<b>9</b>
<b>3.-Preguntas de Investigación e hipótesis .....</b>	<b>13</b>
<b>4.-Objetivos.....</b>	<b>13</b>
<b>5.-Materiales y métodos .....</b>	<b>13</b>
<b>5.1.-Area de estudio .....</b>	<b>13</b>
<b>5.2.-Factores ambientales .....</b>	<b>15</b>
<b>5.3.-Factores biológicos .....</b>	<b>17</b>
<b>5.3.1.-Obtencion y procesamiento de las muestras de ciliados .....</b>	<b>18</b>
<b>5.3.2.-Análisis estadístico .....</b>	<b>20</b>
<b>6.-Resultados .....</b>	<b>21</b>
<b>6.1.-Factores ambientales .....</b>	<b>21</b>
<b>6.2.-Factores biológicos .....</b>	<b>25</b>
<b>6.2.1.Composicion y abundancia de ciliados.....</b>	<b>25</b>
<b>6.2.2.Abundacia de ciliados por clase de tamaño .....</b>	<b>33</b>
<b>6.2.3.Ciliados mixótrofos .....</b>	<b>34</b>
<b>6.3.-Análisis estadístico .....</b>	<b>37</b>
<b>7.-Discusion.....</b>	<b>41</b>
<b>7.1.-Factores ambientales .....</b>	<b>41</b>
<b>7.2.-Factores biológicos .....</b>	<b>43</b>
<b>7.3.-Abundancia de ciliados totales .....</b>	<b>43</b>
<b>7.4.-Composicion del conjunto de ciliados por tamaño .....</b>	<b>45</b>
<b>7.5.-Ciliados mixótrofos.....</b>	<b>45</b>
<b>7.6.-Relacion de ciliados mixótrofos con algunos factores ambientales .....</b>	<b>47</b>
<b>8.-Conclusiones.....</b>	<b>49</b>
<b>9.-Literatura citada .....</b>	<b>50</b>

## 1.- Resumen

El estudio de la mixotrofia en ciliados del plancton contribuye al conocimiento del papel de estos organismos dentro de la comunidad. Este trabajo tuvo los siguientes objetivos: 1) Evaluar la presencia y abundancia de ciliados mixótrofos y cuantificar su proporción en relación con los ciliados totales en distintas temporadas climáticas, y 2) Identificar posibles relaciones entre algunos factores ambientales y la abundancia de ciliados mixótrofos. Para ello se realizaron muestreos en diez estaciones de la laguna de Chautengo, Guerrero, en temporada de secas y la de lluvias. Los ciliados totales se observaron y se cuantificaron en cámaras de sedimentación con un microscopio invertido. Para identificar si los ciliados poseen simbiontes y/o cloroplastos secuestrados se utilizó un microscopio equipado con epifluorescencia. Los resultados de los factores ambientales permiten caracterizar a la laguna de Chautengo como un ambiente dependiente de la temporada climática. La abundancia de ciliados en época de secas osciló entre 12 y 118 cél ml<sup>-1</sup> con una media de 44 cél ml<sup>-1</sup>, mientras que en temporada lluviosa varió entre 11 y 129 cél ml<sup>-1</sup>, con una media de 37 cél ml<sup>-1</sup>. Se identificaron 18 morfotipos de ciliados durante este estudio, 6 fueron mixótrofos. 12 morfotipos coexistieron en las dos temporadas del año. Las especies que se identificaron fueron *Strombidium conicum* y *Mesodinium rubrum*. En temporada de secas *Strombidium* sp. E y *Mesodinium rubrum* fueron dominantes y en temporada de lluvias *Mesodinium rubrum* y *Strombidium* sp. B fueron los más abundantes. La abundancia de ciliados mixótrofos en época de secas varió de 0 a 75 cél ml<sup>-1</sup>, con una media de 5 cél ml<sup>-1</sup>, mientras que en época de lluvias se incrementó de 7 a 127 cél ml<sup>-1</sup> con una media de 28 cél ml<sup>-1</sup>. Por otro lado, la proporción de ciliados mixótrofos en relación con los ciliados totales en época de secas varió de 0 a 91% con una media de 9% y en época de lluvias osciló de 50 a 98% con una media de 75%. La abundancia de ciliados totales no mostró cambios entre las distintas temporadas, sin

embargo la abundancia de ciliados mixótrofos fue alta en temporada de lluvias. La relación entre los factores ambientales y la abundancia de ciliados mixótrofos se evaluó mediante un análisis de componentes principales y no se obtuvo ninguna relación significativa.

## 2.- Introducción

La mixotrofia es una estrategia nutricional de organismos con la cual obtienen la energía necesaria para el crecimiento y la reproducción a través de una combinación de fototrofia (autotrofia) y fagotrofia (heterotrofia) (Stoecker, 1998). Distintos organismos del plancton tradicionalmente etiquetados como fitoplancton o microzooplancton pueden ser mixótrofos (Flynn *et al.*, 2013).

Se ha descrito mixotrofia en los siguientes taxones Plantae (Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta y Embryophyta), Ophisthokonta (Cnidaria, Turbellaria y Mollusca), Chromista (Cryptophyta, Haptophyta y Ochromista), Alveolata (Apicomplexa, Dinophyta y Ciliata), Rhizaria (Acantharia, Chlorarachniophyta, Euglyphia, Foraminifera y Radiolaria) y Excavata (Euglenophyta) (Raven *et al.*, 2009). Hay varios tipos de mixotrofia, pero en la mayoría de los casos existe una asociación temporal o permanente con un organismo fotótrofo o bien un secuestro o retención de cloroplastos funcionales (Johnson, 2011). La simbiosis se presenta comúnmente entre un hospedero heterótrofo y un endosimbionte fotótrofo. Cuando se da la retención de cloroplastos, el organismo fagótrofo al ingerir algún organismo, conserva los cloroplastos intactos y funcionales por algunos días o semanas, obteniendo los beneficios de la fotosíntesis y en ocasiones conserva el núcleo del organismo ingerido (Nowack y Melkonian, 2011).

Por otro lado, recientemente se ha descubierto que las bacterias mixotróficas constituyen un significativo porcentaje de la comunidad microbiana en la zona eufótica. Estas bacterias del plancton marino contienen fotoreceptores (proteorhodopsin) que utilizan para la recolección de luz, pero ocupan carbono orgánico como fuente de energía (Moore, 2013).

Los microorganismos mixótrofos fueron descritos por Pascher en 1917 y por Biecheler en 1936 (Burkholder *et al.*, 2008). En ese tiempo la mixotrofia era reconocida

entre algunos grupos de flagelados, pero con poco interés en sus valores ecológicos. En los 80's se comenzó a describir la mixotrofia en una amplia gama de microorganismos, incluyendo algunas algas fagótropas y microfauna fotótrofa (Stoecker, 1989). A principios de los 90's ya había un pleno reconocimiento de la importancia potencial de la evolución de la mixotrofia en la ecología nutricional de microalgas marinas en estuarios (Burkholder *et al.*, 2008). Pero su amplia presencia en las redes acuáticas alimentarias y su posible relación con la evolución de los cloroplastos han provocado un aumento del interés respecto a este tema en los últimos años (Sanders, 2011). Otro factor que ha influido en el interés de muchos investigadores para estudiar la mixotrofia, es el descubrimiento de este modo de nutrición en dinoflagelados y rafdofíceas que forman floraciones en aguas costeras marinas (Jeong *et al.*, 2010).

Debido a que la mixotrofia puede presentarse en cualquier ambiente acuático, esto es a través de un gradiente de nutrientes y salinidad, en las últimas décadas los investigadores han puesto atención a este modo de nutrición (Stoecker *et al.*, 2009, Stoecker 1998, Esteban *et al.*, 2010). En ciertas condiciones, los mixótrofos tienen ventajas importantes sobre los organismos autótrofos y heterótrofos, ya que además de obtener energía vía fotosíntesis, pueden obtener energía fagocitando organismos, en los periodos de baja concentración de nutrientes (Arenovski *et al.*, 1995).

Los protistas planctónicos mixótrofos pueden usar diferentes estrategias nutricionales, debido a su capacidad variable de obtener nutrientes (Jones, 1994). Por ejemplo, los protistas planctónicos mixótrofos compiten con fotótrofos y bacterias en la incorporación de nutrientes orgánicos e inorgánicos, pero también se pueden alimentar de este tipo de organismos. Debido a que los mixótrofos puede comportarse como productores o consumidores, suelen complicar el flujo de energía y nutrientes en la red

trófica del ambiente en el que se encuentran, por lo que se menciona que los modelos clásicos de ecosistemas acuáticos están incompletos (Ptacnik *et al.*, 2004).

La amplia distribución de los organismos mixótrofos indica el éxito ecológico de esta estrategia, a pesar de los costos metabólicos del mantenimiento de enzimas y estructuras requeridas para ambos modos de nutrición. Otro punto importante es el balance de los distintos modos de nutrición, ya que puede variar según la especie (Sanders, 1991). Además las condiciones ambientales y las presas son factores a considerar debido a que varían temporal y espacialmente (Raven, 1997). Por otro lado, las limitaciones metodológicas para detectar la mixotrofia en ambientes naturales lleva a preguntar si la mixotrofia es esporádica o bien suele pasar inadvertida, ya que los conocimientos ecológicos y fisiológicos sobre los mixótrofos son muy similares hoy a los de hace 20 años (Sanders, 2011). Otro factor importante a considerar es que la microscopía de epifluorescencia, herramienta usada tradicionalmente, solo permite identificar organismos fagocitados o bien cloroplastos secuestrados, pero si el organismo estudiado carece de vacuolas digestivas o bien tiene una rápida digestión, no se puede determinar (Adolf *et al.*, 2006). El método tampoco se puede utilizar para estimar la proporción de mixótrofos osmótrofos (Matantseva y Skarlato, 2013).

Los ciliados son eucariontes unicelulares, ampliamente distribuidos en aguas dulces y marinas. Hay ciliados que forman parte del nanoplancton (2-20  $\mu\text{m}$ ) y microplancton (20-200  $\mu\text{m}$ ). Los ciliados nanoplanctónicos llegan a tener gran importancia tanto en ambientes oligotróficos como eutróficos, ya que constituyen una fracción importante de la biomasa total (Sherr *et al.*, 1986). Muchos de ellos pueden encontrarse en una gran variedad de hábitats y presentan amplia variación morfológica. También su alimentación es variada y pueden ser herbívoros, bacterívoros, carnívoros y omnívoros (Dolan, 1991). Entre los ciliados herbívoros, algunos son mixótrofos, y conservan los

cloroplastos de las algas ingeridas y los utilizan para fotosintetizar y complementar su alimentación (Bernard y Rassoulzadegan, 1994). Estos ciliados mixótrofos son a la vez productores y consumidores y los modelos de las redes tróficas marinas sugieren que el aporte de la mixotrofia es mayor en el mar que en ambientes epicontinentales (Stickney *et al.*, 2000). En particular, se estima que cerca del 23% de las especies planctónicas de ciliados utilizan la mixotrofia como modo de nutrición (Foissner *et al.*, 1999). Stoecker *et al.* (2009) destacan que la mixotrofia ocurre por lo menos en 8 grupos de ciliados (Heterotrichea, Hypotrichia, Oligotrichida, Stichotrichia, Litostomatea, Prostomatea, Peniculia, Peritrichia).

Los ciliados mixótrofos funcionan parcialmente como productores primarios ya que pueden fotosintetizar y participan en la producción de oxígeno necesario para la vida de los organismos heterótrofos. Entre los ecosistemas donde abundan los ciliados se encuentran las lagunas costeras. Las lagunas tropicales generalmente presentan importantes variaciones ambientales, ya que el inicio de la temporada de lluvias influye directamente sobre la comunicación con el mar. Este proceso afecta las condiciones físico-químicas y biológicas del ambiente debido a la descarga de nutrientes aportados por los ríos (Contreras *et al.*, 2005). Las características variables de las condiciones hidrológicas y ecológicas hacen que las lagunas costeras presenten hábitats ricos para muchas especies (Contreras y Castañeda, 2004).

La regulación de la mixotrofia se basa en mecanismos complicados, esto se ha demostrado en recientes experimentos, donde se menciona que no solo una buena iluminación induce a la fotosíntesis ya que en ocasiones otros factores (temperatura, turbulencia, etc.) incitan a la mixotrofia. Por lo anterior y debido a los cambios en los

factores ambientales que se presentan en la laguna de Chautengo, se puede esperar un cambio en la abundancia de ciliados mixótrofos en las distintas temporadas.

### **3.- Preguntas de investigación e hipótesis**

¿Qué cambios existen en la composición y abundancia de ciliados mixótrofos en distintas temporadas climáticas en la laguna de Chautengo?

¿La apertura de la boca de la laguna de Chautengo influye en la composición y abundancia de ciliados mixotróficos?

En la época de lluvias la abundancia de ciliados totales será mayor mientras que la abundancia de ciliados mixótrofos será menor.

### **4.- Objetivos**

#### **Objetivo General**

Evaluar la presencia y abundancia de ciliados mixotróficos de la laguna de Chautengo en dos distintas temporadas climáticas

#### **Objetivos Específicos**

Determinar la composición y abundancia del conjunto de los ciliados del plancton

Cuantificar la proporción de ciliados mixotróficos del plancton

Establecer posibles relaciones entre algunos factores ambientales y la abundancia de ciliados mixótrofos

### **5.- Materiales y métodos**

#### **5.1.- Área de estudio**

La laguna de Chautengo se ubica en el estado de Guerrero a unos 600 m al interior de la costa, en el Pacífico sur de México, en una cuenca poco industrializada (Bulit y Díaz-Avalos, 2009). Se localiza entre los meridianos 99° 03' y 99° 10' O y los paralelos

16° 35' y 16° 37' N. La laguna es somera y tiene una longitud aproximada de 10 km, un ancho de 5 km y una superficie de 36 km<sup>2</sup> y en ella desembocan los ríos Nexpa y Copala. Debido al avanzado proceso de evolución geológica, producto del constante azolvamiento, la laguna de Chautengo presenta poca profundidad (Rendón-Dircio *et al.*, 2012).

El clima es tropical de tipo AW (clima caliente subhúmedo con lluvias en verano) de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1973). La temperatura media anual es de 27.5 °C y el rango anual de temperatura no excede los 5°C. En la temporada de lluvias los vientos predominantes son del sureste y durante la temporada de secas dominan los vientos del noroeste. La precipitación pluvial ocurre entre mayo y octubre. Por otro lado la evaporación media anual es superior a los valores medios de la precipitación anual (Yáñez-Arancibia, 1977). La estacionalidad de las lluvias y la comunicación temporal con el mar determinan las condiciones hidrológicas. La salinidad presenta un rango entre 0.7 y 38 (Rendón-Dircio *et al.*, 2012), debido a la influencia periódica de las aguas marinas y esporádicamente se ha encontrado estratificación halina en la zona occidental de la laguna (Soto-Castor *et al.*, 2002). Los extremos oriental y occidental, donde desembocan los ríos Nexpa y Copala, respectivamente, tienen baja salinidad y abundante densidad fitoplanctónica (Gómez, 1980).

La laguna se comunica con el Océano Pacífico mediante una boca que se abre periódicamente y permanece así durante unos 8 meses (julio-febrero) (Contreras 1993).

Un factor importante del clima de la laguna de Chautengo son las brisas térmicas, vientos provocados por una diferencia de por lo menos 1 °C entre la temperatura de la tierra y la del mar (Mee 1977). Las brisas térmicas alcanzan velocidades de 5 ms<sup>-1</sup> y se presentan diariamente después del mediodía y contribuyen a la mezcla de la columna de agua generalmente somera (Bulit *et al.*, 2004).

Entre sus rasgos fisiográficos, presenta tres islas cercanas a la boca, una abertura estrecha (80-150 m) situada al sur en la parte central de la barra arenosa, que comunica a la laguna con el mar. En esta zona tropical hay dos estaciones climáticas: lluvias y secas, que influyen directamente sobre la apertura y cierre de la boca que se dan de manera natural. La apertura ocurre al inicio de la época de lluvias con el incremento pluvial, y el cierre se da en la época de secas. En la periferia de la laguna hay manglares, lirio acuático (*Eichhornia crassipes*) en la desembocadura del río Nexpa, palmas en algunas zonas aledañas y árboles de tamarindo y mango. Las actividades económicas que se desarrollan en la región son principalmente la agricultura y pesca.

## 5.2.- Factores ambientales

Para llevar a cabo esta investigación se realizaron dos muestreos, uno en temporada de secas (8 de marzo) y el otro en temporada de lluvias (7 de agosto) de 2012 en un horario de 8:00 a 14:00 horas; las muestras se tomaron en agua de superficie y fondo en 10 sitios de la laguna (Fig. 1).



Figura 1.- Ubicación de las estaciones de muestreo en la Laguna de Chautengo: 1.-Las Peñas, 2.-Parota 3.-Copala, 4.-El Llano, 5.-Centro, 6.-Tomate, 7.-Los Tamarindos, 8.-Nexpa, 9.-Pico del Monte, 10.- Barra. Ríos: Nexpa (Occidente) y Copala (Oriente). Poblados.- Noroeste: Los Tamarindos, Norte: Chautengo, Suroeste: Pico del Monte y Noreste: Las Peñas.

La posición geográfica se registró con un GPS Garmin GPS 72H. La temperatura del agua y la salinidad se midieron con un termohalinoconductivímetro YSI Pro1030. La temperatura ambiental se obtuvo con un termómetro de mercurio. El pH se determinó con un potenciómetro Hanna HI 8014, la transparencia y profundidad de la laguna, con un disco de Secchi. La velocidad del viento se obtuvo con un anemómetro Maximum. Las muestras de agua de superficie y de fondo para medir el oxígeno disuelto, los nutrientes y los pigmentos fotosintetizadores, se colectaron con una botella van Dorn. Para determinar el oxígeno disuelto las muestras se procesaron por el método de Winkler; se calculó el porcentaje de saturación usando la tabla de Aminot y Chaussepied (1983) con base en la temperatura y en la salinidad.

Para determinar la concentración de nutrientes en agua de superficie y de fondo se tomaron dos muestras por nivel: una fue para nutrientes individuales (nitratos, nitritos, amonio, fósforo reactivo soluble y sílice), y otra de 10 ml para nutrientes totales (nitrógeno total NT y fósforo total FT). Todas las muestras se filtraron con filtros Anodisc de óxido de aluminio, de 0.22  $\mu\text{m}$  de tamaño de poro. A las muestras de agua para nutrientes individuales, se les agregó una gota de cloroformo para minimizar la acción bacteriana. Las muestras se preservaron en hielo y en la oscuridad.

Las muestras de nutrientes fueron analizadas en el laboratorio de Biogeoquímica Acuática del ICMYL mediante el uso de técnicas estandarizadas. Debido a que en dicho laboratorio se realizan determinaciones tanto en agua de mar como en aguas continentales de manera continua, para adecuar los métodos se utilizaron curvas de calibración modificadas con matriz de agua dulce, es decir, compuestos ionizados y no ionizados para promover efectos sinérgicos. Se realizaron diluciones cuando fue necesario y se utilizó un autoanalizador de flujo segmentado Skalar San Plus System, que

cuenta con canales para la determinación simultánea de nitratos, nitritos, amonio, fósforo reactivo soluble y sílice.

La determinación de nitrógeno amoniacal se realizó con base en la técnica descrita por Solórzano (1969); los nitratos se determinaron mediante su reducción a nitritos, empleando el método modificado de Treguer y Le Corre (1974), y usando como agente reductor una columna empacada de limaduras de cadmio recubiertas con cobre, acondicionada con cloruro de amonio. La determinación del fosforo reactivo soluble se realizó como lo describen Murphy y Riley (1962), fundamentado en la formación del ácido 12-molibdofosfórico y su posterior reducción a fosfomolibdeno azul con ácido ascórbico. La obtención del silicio se realizó mediante la metodología propuesta por Brewer y Riley (1966) y Koroleff (1971) que se fundamenta en la conversión del ácido sílico a ácido B-silicomolibdico y su reducción a molibdeno azul con ácido ascórbico como reductor.

Todos estos métodos han sido diseñados para el análisis de nutrientes en aguas oligotróficas, por lo que su sensibilidad, límite de detección e inmunidad a las interferencias son superiores a las de los métodos usados en agua dulce, como los de la APHA. Las determinaciones de nitrógeno y fósforo total se realizaron a partir de la técnica de digestión simultánea. Este método se basa en la digestión producida por el persulfato a una temperatura de 120 °C, propuesta por Valderrama (1981), y el nitrato y el fosfato formados por oxidación son analizados con los métodos ya mencionados.

### **5.3.- Factores biológicos**

Para cuantificar los pigmentos fotosintéticos se filtraron entre 200 y 1000 ml de agua con un equipo Millipore y con filtros Whatman GF-F (0.7  $\mu\text{m}$ ). Los filtros se preservaron en refrigeración, protegidos de la luz, sobre sílicagel seco. La extracción de pigmentos fotosintetizadores se realizó en acetona al 90% y su concentración se estimó usando las ecuaciones espectrofotométricas de Lorenzen (1967).

### 5.3.1. Obtención y procesamiento de las muestras de ciliados

Las muestras de agua para la identificación y cuantificación de ciliados se obtuvieron con una botella van Dorn. Se homogeneizaron, se tomaron 100 ml por triplicado y se fijaron con distintas soluciones: una con solución de Lugol ácida (2%), otro con formol (2%) y otro con Bouin concentrado (12%). La solución de Lugol tiñe y aumenta la densidad de los organismos (Thronsen, 1978), el formol en condiciones de muestreo sirve como un fijador óptimo, ya que conserva bien a los organismos pero deja desaparecer células en el proceso de fijación y gradualmente se pierde la fluorescencia de la clorofila (Stoecker *et al.* 1989; Pitta y Giannakourou, 2000; Modigh, 2001). El Bouin concentrado sirve para teñirlas con protargol e identificar los ciliados (Skibbe, 1994).

Las muestras fijadas con Lugol se utilizaron para contar e identificar los morfotipos de los ciliados ya que al teñirlos facilita su visualización en el fondo de la cámara de sedimentación. Se dejaron sedimentar en cámaras de 5 ml y se contaron todos los ciliados presentes en el fondo de la cubeta, de acuerdo con el método de Utermöhl (Hasle, 1978), con un microscopio invertido Zeiss Axiovert 25 CFI (200x, 400x y 1000x). La abundancia de los ciliados totales se expresó en  $\text{cél ml}^{-1}$ .

Para caracterizar la morfología nuclear de los ciliados se blanqueó la muestra fijada con Lugol, agregando unas gotas de tiosulfato de sodio y se tiñó con DAPI, fluorocromo que revela el ADN presente en el micro y macronúcleo de los ciliados (Strüder-Kypke *et al.*, 2002). Las muestras se observaron con un microscopio Zeiss Axiovert 25 CFI equipado con filtro UV (emisión 365/12, excitación 395, dicróico 397). Las muestras se analizaron en el Laboratorio de Plancton y Bioenergética del Departamento del Hombre y su Ambiente, UAM-Xochimilco, que facilitó también el equipo para el trabajo de campo.

Para definir a los ciliados mixótrofos, se filtraron las muestras fijadas con formol en membranas Isopore de policarbonato de 3  $\mu\text{m}$  y un prefiltro Whatman GF-C (Sherr *et al.* 1993). Se tiñeron con DAPI, se montaron en portaobjetos y se almacenaron a baja temperatura en la oscuridad. Para observar las muestras recolectadas en marzo, se utilizó un microscopio invertido Zeiss Axiovert 25 CFI (200x, 400x y 1000x), el único disponible en ese momento equipado con epifluorescencia. En cambio, las muestras colectadas en agosto se observaron con un microscopio Olympus BX53, utilizando un filtro para DAPI (emisión 420, excitación 330-385, dicróico 400) para revelar la morfología nuclear. Posteriormente se usó un filtro para clorofila (emisión 510, excitación 460-495, dicróico 505) para observarla dentro de los ciliados (Laval-Peuto y Rassoulzadegan, 1988).

Para determinar la abundancia de ciliados mixótrofos en las distintas temporadas se utilizaron diferentes métodos, por la razón que se indica. Para procesar las muestras de marzo se contaron 20 campos de los filtros al azar, (número limitado debido a la dificultad para revisar las muestras con un microscopio invertido) y se contaron los ciliados que presentaron fluorescencia al interior de la célula. En cambio, en agosto la abundancia de ciliados mixótrofos se determinó contando todos los ciliados presentes en el filtro y registrando como mixótrofos a aquellos que presentaron fluorescencia heterogénea en la célula.

Debido a la dificultad mencionada, los resultados de abundancia de ciliados mixótrofos en marzo y en agosto no se pudieron comparar directamente. Sin embargo y para superar esa dificultad, se consideró que los ciliados que presentaron fluorescencia en las muestras de marzo y agosto fijadas con formol fueron mixótrofos. Dado que sus morfotipos eran reconocibles en las muestras fijadas con lugol, su abundancia se obtuvo de los conteos realizados y de esta manera se salvó la limitación.

Una evidencia de las dificultades mencionadas está dada por el ejemplo de *Mesodinium rubrum* (= *Myrionecta rubra*), ciliado reconocidamente mixótrofo (Crawford, 1989) y en el que no se observó fluorescencia.

Posteriormente se calculó el porcentaje de abundancia de ciliados mixótrofos respecto al total presente en cada estación y en cada nivel y se comparó con otros ambientes.

Las muestras fijadas con Bouin se utilizaron para la identificación taxonómica de los ciliados y se procesaron siguiendo la tinción cuantitativa de protargol (QPS, Montagnes y Lynn 1987, Montagnes y Lynn 1993, Skibbe, 1994), en membranas Isopore de ésteres de celulosa (3  $\mu$ m).

Para identificar a los ciliados y para conocer detalles de su biología y ecología se usó el libro de Lynn (2008). Además se utilizaron los trabajos de Maeda y Carey (1985), Montagnes *et al.* (1988), Lynn *et al.* (1988), Montagnes y Lynn (1991), Lynn y Gilron (1993), Martin y Montagnes (1993), Agatha y Riedel-Lorje (1997), y distintas páginas de internet.

#### **5.3.4 Análisis estadístico**

Para comparar la abundancia de los ciliados mixótrofos planctónicos, se realizó un análisis de varianza (ANOVA), tomando como fuentes de variación las temporadas, la ubicación de las muestras (estaciones) y la profundidad (superficie y fondo). Para verificar que los resultados del ANOVA eran correctos, se realizó un análisis de Kruskal-Wallis y se compararon los resultados.

Para establecer posibles relaciones entre la abundancia de ciliados mixótrofos y los factores ambientales se usó el análisis de componentes principales (ACP; Ter Braak y Smilauer, 2002). Debido a que las escalas de medida de las variables son muy distintas, los datos se estandarizaron utilizando logaritmos. Posteriormente se realizaron gráficas de

dispersión con las variables que se relacionaron con la abundancia de ciliados mixótrofos, según este análisis.

## **6.- Resultados**

### **6.1.- Factores ambientales**

Se presenta una caracterización ambiental de la laguna de Chautengo a partir de los resultados obtenidos en época de secas y de lluvias (Tablas 1 y 2, respectivamente). La profundidad de las estaciones visitadas en época de secas fue de 0.6 a 1.3 m, y en época de lluvias varió de 1 a 2 m. La zona más profunda se encontró en la cercanía de la boca de la laguna.

La transparencia en marzo cambió entre 0.2 m y 1.0 m y en agosto osciló entre 0.3 y 0.6 m, con aguas más transparentes cerca de la boca y en los márgenes de la barra. Las aguas más turbias se encontraron en regiones internas de la laguna, en la desembocadura de ríos y cerca de los poblados.

La temperatura del agua en temporada de secas osciló entre 28.2°C y 30.4°C, con una diferencia máxima hasta de 0.8 °C entre superficie y fondo. En cambio, en temporada de lluvias la temperatura del agua fue mayor, varió entre 30.0°C y 32.6°C, y hubo una diferencia de 0.5 °C entre el agua superficial y de fondo.

Por otro lado, la salinidad en temporada de secas osciló entre 16.4 y 31.8, y fue mayor en lugares cercanos a la boca y menor en los sitios del este de la laguna. La distribución vertical de la salinidad presentó diferencias de 0.1 a 3.4 entre el agua de superficie y de fondo. En temporada de lluvias la salinidad osciló entre 12.3 y 14, sin variación notable en toda la laguna. Hubo diferencia entre 0.1 y 1 en superficie y fondo de la columna de agua. En las dos temporadas, la salinidad fue mayor en agua de fondo.

El pH en marzo osciló entre 6.93 y 8.01, mientras que en agosto entre 7.8 y 8. En ambos muestreos presentó un aumento gradual durante el transcurso del día. El pH fue alcalino cerca de la boca de la laguna y ligeramente ácido en la desembocadura de ríos.

La concentración de oxígeno disuelto en marzo varió entre 2.0 y 9.38 mg/L, mientras que en agosto varió entre 2.13 y 7.70 mg/L, y fue aumentando conforme transcurría el día. El porcentaje de saturación del oxígeno disuelto en marzo varió de 29 a 143% (Tabla 1) y en agosto osciló entre 31 y 114% (Tabla 2).

La velocidad del viento fue aumentando conforme avanzaba el día con valores de 0 a 7 m/s. En marzo los vientos dominantes fueron del suroeste y en agosto dominaron los vientos del noroeste (Observatorio Meteorológico de Acapulco de Juárez, Guerrero).

Por otra parte, las concentraciones de los distintos nutrientes fueron variables. En las Tablas 1 y 2 se presentan los detalles por localidad y por temporada. En general, los nutrientes fueron más abundantes cerca de la desembocadura de los ríos y menos abundantes junto a la boca de la laguna.

Tabla 1. Factores ambientales, nutrientes y clorofila *a* por estación de muestreo y por nivel (S: superficie, F: fondo), en temporada de secas (marzo de 2012). Los valores subrayados corresponden a los valores máximos y mínimos de cada factor.

Estaciones	Horario del muestreo	Profundidad (m)	Transparencia (m)	Viento (m/s)	Temperatura ambiental (°C)	Temperatura del agua (°C)		Salinidad		pH		O <sub>2</sub> (mg/L)		Saturación de O <sub>2</sub> (%)		Nitritos (µM)		Nitratos (µM)		Amonio (µM)		Fosforo reactivo soluble (µM)		Sílice (µM)		Nitrógeno total (µM)		Fosforo total (µM)		Cl <i>a</i> (mg/m <sup>3</sup> )	
						S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F
1. Peñas	08:26	0.9	0.6	0	27	28.4	28.4	16.9	<u>17.3</u>	<u>6.93</u>	<u>6.85</u>	3.64	3.46	51	49	<u>0.11</u>	0.15	<u>3.35</u>	0.97	21.89	21.89	2.68	2.04	<u>283.15</u>	<u>308.51</u>	76.83	<u>157.01</u>	5.13	2.98	21.89	24.33
2. Parota	09:15	0.8	0.6	1	29	28.4	29	17.5	18.1	7.08	7.29	7.11	4.19	101	60	0.11	<u>0.11</u>	0.56	0.36	16.69	16.69	2.59	2.02	254.69	272.32	131.96	133.37	10.74	3.21	16.69	15.13
3. Cópala	09:45	0.7	0.6	1	29	29.3	29.1	<u>16.4</u>	18.5	<u>8.01</u>	7.75	<u>2.00</u>	5.10	<u>29</u>	74	0.13	0.11	0.55	0.36	19.07	19.07	2.14	2.02	254.10	272.32	74.33	133.37	4.43	3.21	19.07	15.13
4. Llano	10:30	<u>1.3</u>	0.9	1	30	<u>28.2</u>	<u>28.2</u>	24.3	25.4	7.48	7.48	2.92	<u>2.37</u>	43	<u>35</u>	0.15	<u>0.39</u>	0.58	<u>4.07</u>	4.85	4.85	2.69	2.74	150.77	111.04	101.07	77.28	7.08	3.14	4.85	6.68
5. Centro	11:00	1.1	0.4	3	36	29.3	28.7	21.3	24.7	7.96	7.89	7.38	6.47	109	96	0.15	0.13	<u>0.22</u>	0.34	11.75	11.75	2.35	2.02	191.23	181.88	96.35	148.18	3.68	8.09	11.75	23.50
6. Tomate	12:15	0.9	0.2	4	30	29.9	29.8	23.2	23.4	7.45	7.78	7.29	6.74	109	101	0.15	0.20	0.54	<u>0.18</u>	23.50	23.50	2.07	3.13	179.22	170.20	66.82	112.82	4.96	6.40	23.50	23.50
7. Tamarindo	12:50	0.9	0.2	5	31	29.9	29.9	22.4	22.5	7.91	<u>7.93</u>	6.47	7.93	97	119	0.27	0.24	1.61	0.70	24.56	24.56	3.48	<u>4.21</u>	194.68	171.90	121.54	131.39	6.10	<u>10.97</u>	24.56	<u>52.07</u>
8. Nexpa	13:20	<u>0.6</u>	0.2	6	31	<u>30.4</u>	30.3	23.3	23.3	7.76	7.59	<u>8.38</u>	7.83	<u>127</u>	118	<u>0.75</u>	0.33	0.81	0.39	<u>34.71</u>	<u>34.71</u>	<u>4.36</u>	3.64	161.92	179.18	<u>136.43</u>	104.94	<u>13.02</u>	<u>2.37</u>	<u>34.71</u>	26.70
9. Pico del Monte	13:45	1.1	0.2	6	30	29.5	<u>30.3</u>	24.5	25.5	7.64	7.89	6.83	<u>9.38</u>	103	<u>143</u>	0.23	0.14	1.16	0.71	28.04	28.04	3.69	2.52	164.22	197.87	<u>46.94</u>	98.30	3.45	9.26	28.04	10.68
10. Barra	14:20	1.1	1	6	32	30.3	29.9	<u>31.7</u>	<u>31.8</u>	7.85	7.91	4.28	6.65	68	105	0.34	0.13	1.67	0.95	<u>0.27</u>	<u>0.27</u>	<u>1.01</u>	<u>0.63</u>	<u>18.31</u>	<u>17.76</u>	48.35	<u>45.23</u>	<u>2.96</u>	5.00	<u>0.27</u>	<u>0.27</u>

Tabla 2. Factores ambientales, nutrientes y clorofila a por estación de muestreo y por nivel (S: superficie, F: fondo), en temporada de lluvias (agosto de 2012). Los valores subrayados corresponden a los valores máximos y mínimos de cada factor

Estaciones	Horario del muestreo	Profundidad (m)	Transparencia (m)	Viento (m/s)	Temperatura ambiental (°C)	Temperatura del agua (°C)		Salinidad		pH		O <sub>2</sub> (mg/L)		Saturación de O <sub>2</sub> (%)		Nitritos (µM)		Nitratos (µM)		Amonio (µM)		Fosforo reactivo soluble (µM)		Silice (µM)		Nitrógeno total (µM)		Fosforo total (µM)		Cl a (mg/m <sup>3</sup> )	
						S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F
1. Peñas	08:23	1.7	0.3	1	26	31.4	31.4	13.4	13.6	7.96	7.99	3.20	4.03	47	48	0.31	0.61	1.04	2.86	3.80	6.32	1.43	1.37	222.63	223.18	<u>140.51</u>	115.39	<u>7.47</u>	<u>3.49</u>	20.29	17.09
2. Parota	09:03	1.6	0.4	0	28	31.6	31.9	12.9	13.3	8	7.9	4.62	3.31	59	<u>31</u>	<u>0.12</u>	<u>1.32</u>	1.45	2.19	3.41	<u>1.75</u>	1.45	2.40	232.56	250.03	132.37	140.53	4.18	3.67	28.84	19.22
3. Cópala	09:26	1.5	0.5	0	29	31.7	31.2	12.5	13.1	7.92	7.91	6.63	4.62	67	52	0.32	0.22	3.33	2.42	5.26	2.82	1.72	0.92	208.64	<u>440.59</u>	85.71	<u>145.71</u>	<u>3.36</u>	5.57	26.70	<u>23.50</u>
4. Llano	10:00	1.5	0.5	2	29	30.4	<u>30.2</u>	14	13.9	7.84	<u>7.8</u>	6.39	4.26	48	39	0.14	0.70	<u>0.99</u>	<u>0.74</u>	3.52	3.40	1.95	2.25	369.38	298.37	94.62	84.96	4.68	<u>6.62</u>	18.16	14.95
5. Centro	14:00	2	0.4	7	32	32.1	32.1	<u>14.7</u>	<u>14.5</u>	<u>7.91</u>	7.93	3.79	<u>4.74</u>	99	<u>114</u>	0.23	0.38	1.98	0.76	4.85	2.74	1.61	<u>0.90</u>	<u>194.63</u>	415.45	<u>60.31</u>	101.81	3.43	3.83	<u>30.97</u>	19.22
6. Tomate	13:40	1.6	0.4	5	33	<u>32.4</u>	<u>32.6</u>	14	13.9	7.94	7.91	3.31	<u>2.13</u>	69	55	0.13	0.23	2.90	3.70	7.17	<u>12.94</u>	<u>0.76</u>	1.19	323.58	270.37	91.05	112.07	4.45	6.28	24.56	19.22
7. Tamarindo	13:16	1.4	0.4	6	34	32.2	32.2	12.7	<u>12.8</u>	<u>8</u>	8	3.55	2.72	94	80	0.87	0.16	1.09	3.85	<u>2.80</u>	7.19	1.42	1.08	325.49	347.44	99.68	<u>78.64</u>	3.44	4.04	25.63	20.29
8. Nexpa	12:55	1	0.4	6	33	31.1	31	<u>12.3</u>	13.2	7.99	<u>8.02</u>	<u>7.70</u>	3.67	61	58	0.58	<u>0.13</u>	3.26	1.04	6.53	3.40	1.51	1.22	<u>436.01</u>	285.93	60.80	97.40	3.70	5.40	22.43	19.22
9. Pico del Monte	10:47	1.8	0.6	1	31	<u>30</u>	30.2	12.6	13.6	7.97	7.92	5.45	4.03	<u>54</u>	41	<u>1.11</u>	0.62	1.31	0.75	<u>7.17</u>	3.78	2.40	2.01	221.92	437.41	83.21	121.67	4.17	6.27	<u>16.02</u>	13.88
10. Barra	10:29	1.6	0.5	3	31	30.6	30.6	13.8	13.8	7.91	7.89	<u>2.84</u>	2.72	68	39	0.83	0.62	<u>4.40</u>	<u>10.25</u>	6.44	2.78	<u>3.08</u>	<u>3.11</u>	199.80	<u>189.10</u>	89.37	83.24	4.75	5.08	17.09	<u>11.75</u>

## 6.2.- Factores biológicos

La concentración de clorofila *a* osciló entre 1 y 52 mg m<sup>-3</sup> en temporada de secas, y en temporada de lluvias varió entre 12 y 31 mg m<sup>-3</sup> (Tablas 1 y 2). Como la concentración de clorofila se considera una aproximación a la biomasa fitoplanctónica (Pitta y Giannakourou, 2000) su distribución indica que el fitoplancton fue más abundante en los sitios próximos a la desembocadura de los ríos.

### 6.2.1.- Composición y abundancia de ciliados

Se identificaron 18 morfotipos de ciliados durante este estudio (Figura 2): *Cothurnia*, *Cyrtostrombidium*, *Didinium*, *Euplotes*, Heterotrico A, Heterotrico B, *Lohmaniella*, *Mesodinium rubrum*, *Strombidium conicum*, *Strombidium* sp. A, *Strombidium* sp. B, *Strombidium* sp. C, *Strombidium* sp. D, *Strombidium* sp. E, *Strombidinopsis*, Tintínido aglomerado, *Tintinnopsis* sp., *Vorticella* y se cuantificó la abundancia total y la de ciliados mixótrofos (Tabla 3).

Doce morfotipos coexistieron en las dos temporadas del año (Figura 2). *Lohmaniella*, *Strombidium D*, *Strombidium F* y *Strombidinopsis* no se impregnaron adecuadamente con protargol (Figura 3). Se encontraron 6 morfotipos diferentes del género *Strombidium* y sólo se logró identificar una especie, *Strombidium conicum* (Lohmann, 1908) tomando en cuenta características como el macronúcleo, las cinetias ventrales, las cinetias supraecuadoriales y los extrusomas (Figuras 4a y 4b). Se presentan fotos del ciliado y figuras tomadas de la literatura para ilustrar el procedimiento de identificación. Para el caso de *Mesodinium rubrum* (Lohmann, 1908) se logró identificar a nivel de especie debido a sus características muy particulares.

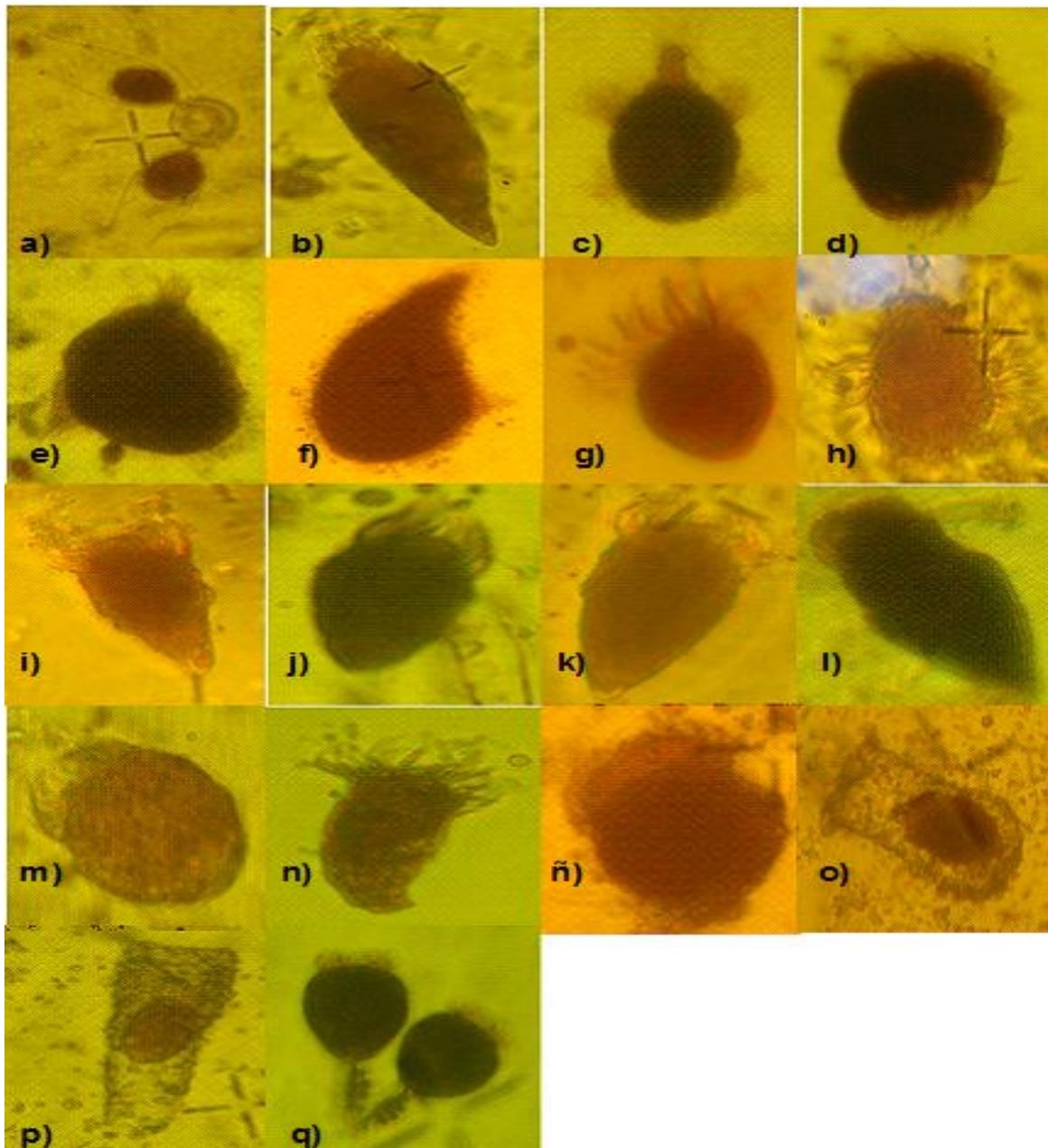


Figura 2. Ciliados fijados con lugol: **a)** *Cothurnia* (20-40  $\mu\text{m}$ ), **b)** *Cyrtostrombidium* (>40  $\mu\text{m}$ ), **c)** *Didinium* (>40  $\mu\text{m}$ ), **d)** *Euplotes* (>40  $\mu\text{m}$ ), **e)** Heterotrico A (>40  $\mu\text{m}$ ), **f)** Heterotrico B (>40  $\mu\text{m}$ ), **g)** *Lohmaniella oviformis* (<20  $\mu\text{m}$ ), **h)** *Mesodinium rubrum* (<20  $\mu\text{m}$ ), **i)** *Strombidium conicum* (>40  $\mu\text{m}$ ), **j)** *Strombidium* sp. B (20-40  $\mu\text{m}$ ), **k)** *Strombidium* sp. C (>40  $\mu\text{m}$ ), **l)** *Strombidium* sp. D (20-40  $\mu\text{m}$ ), **m)** *Strombidium* sp. E (<20  $\mu\text{m}$ ), **n)** *Strombidium* sp. F (20-40  $\mu\text{m}$ ), **ñ)** *Strombidinopsis* (20-40  $\mu\text{m}$ ), **o)** Tintínido aglomerado (>40  $\mu\text{m}$ ), **p)** *Tintinnopsis* sp. (>40  $\mu\text{m}$ ), **q)** *Vorticella* (20-40  $\mu\text{m}$ ). Morfotipos que coexistieron en ambas temporadas (d, e, f, h, i, j, l, m, n, o, p, q)

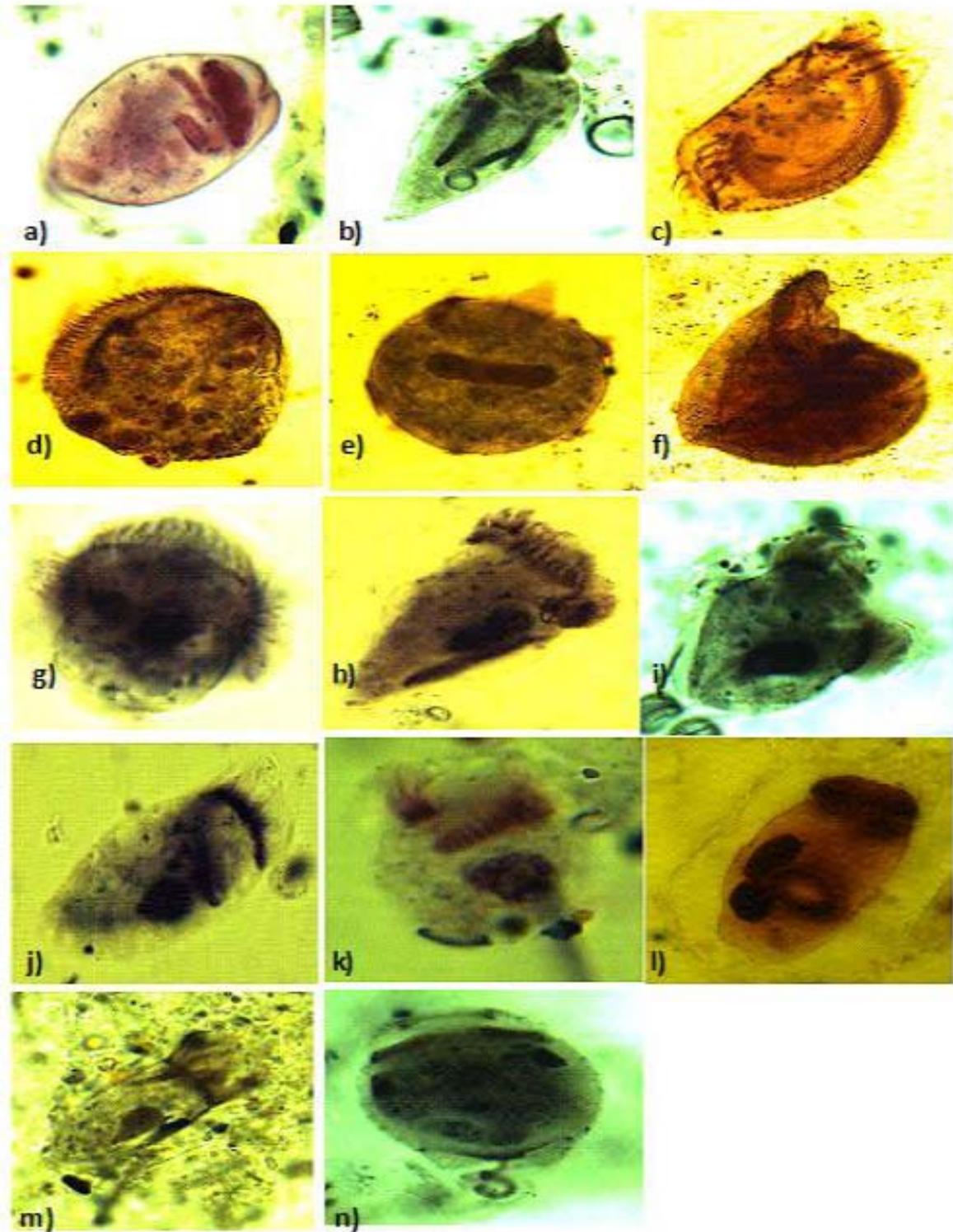


Figura 3. Ciliados impregnados con protargol. **a)** *Cothurnia*, **b)** *Cyrtostrombidium*, **c)** *Euplotes*, **d)** Heterotrico A, **e)** *Didinium*, **f)** Heterotrico B, **g)** *Mesodinium rubrum*, **h)** *Strombidium conicum*, **i)** *Strombidium* sp.B, **j)** *Strombidium* sp.C, **k)** *Strombidium* sp.E, **l)** Tintínido aglomerado, **m)** *Tintinnopsis* sp. y **n)** *Vorticella*.

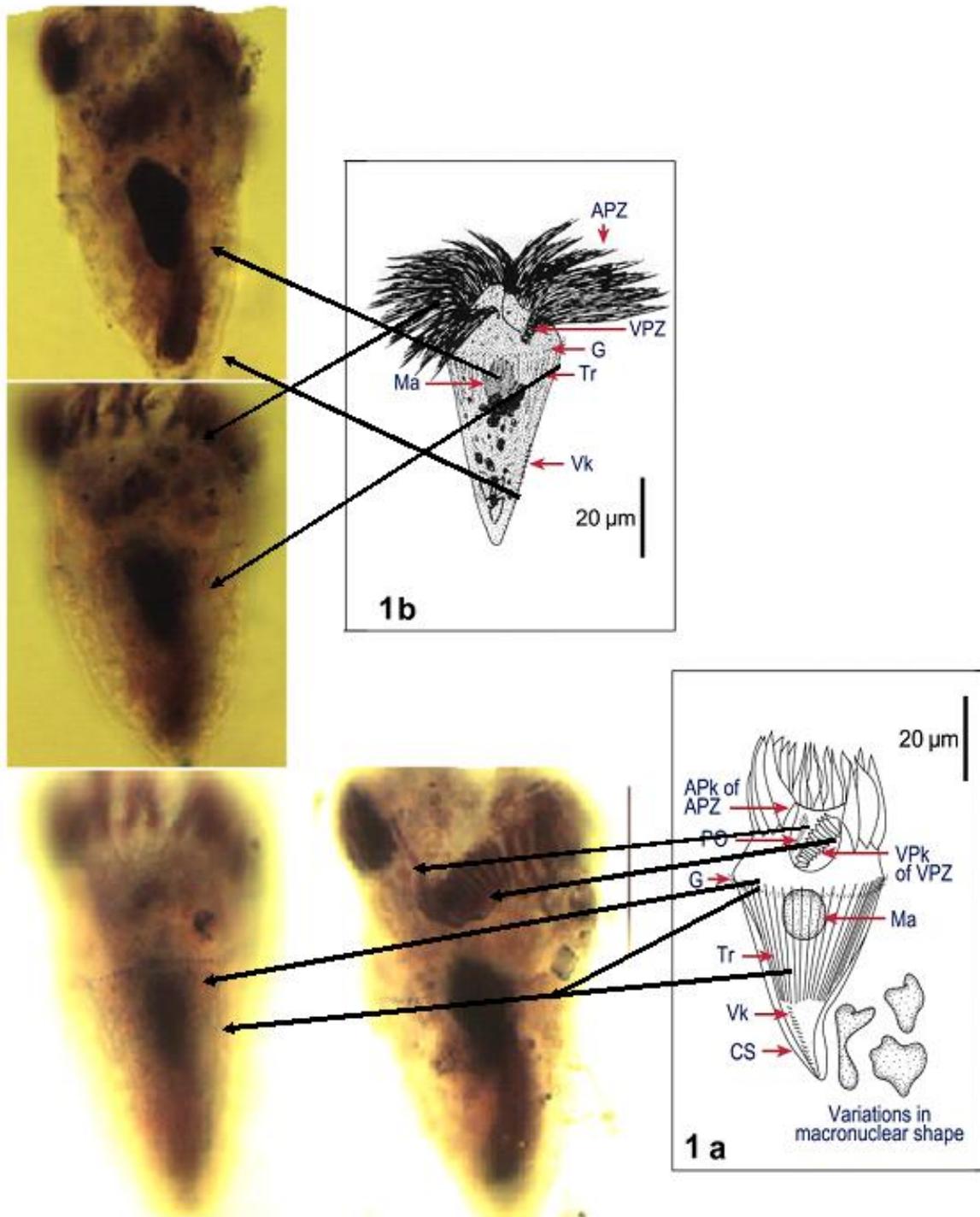


Figura 4a. Comparación entre *Strombidium sp. A* y *Strombidium conicum*. Imágenes 1a (Montagnes *et al.* 1988) y 1b (Agatha y Riedel-Lorje 1997). **Ma** (Macronúcleo), **VPk** o **VPZ** (zona ventral de polincinetias), **PO** (cinetia paroral), **APk** o **APZ** (zona anterior de polincinetias), **G** (faja de cinetias), **Tr** (extrusomas), **Vk** (cinetia ventral), **CS** (distensión de la superficie de la célula).

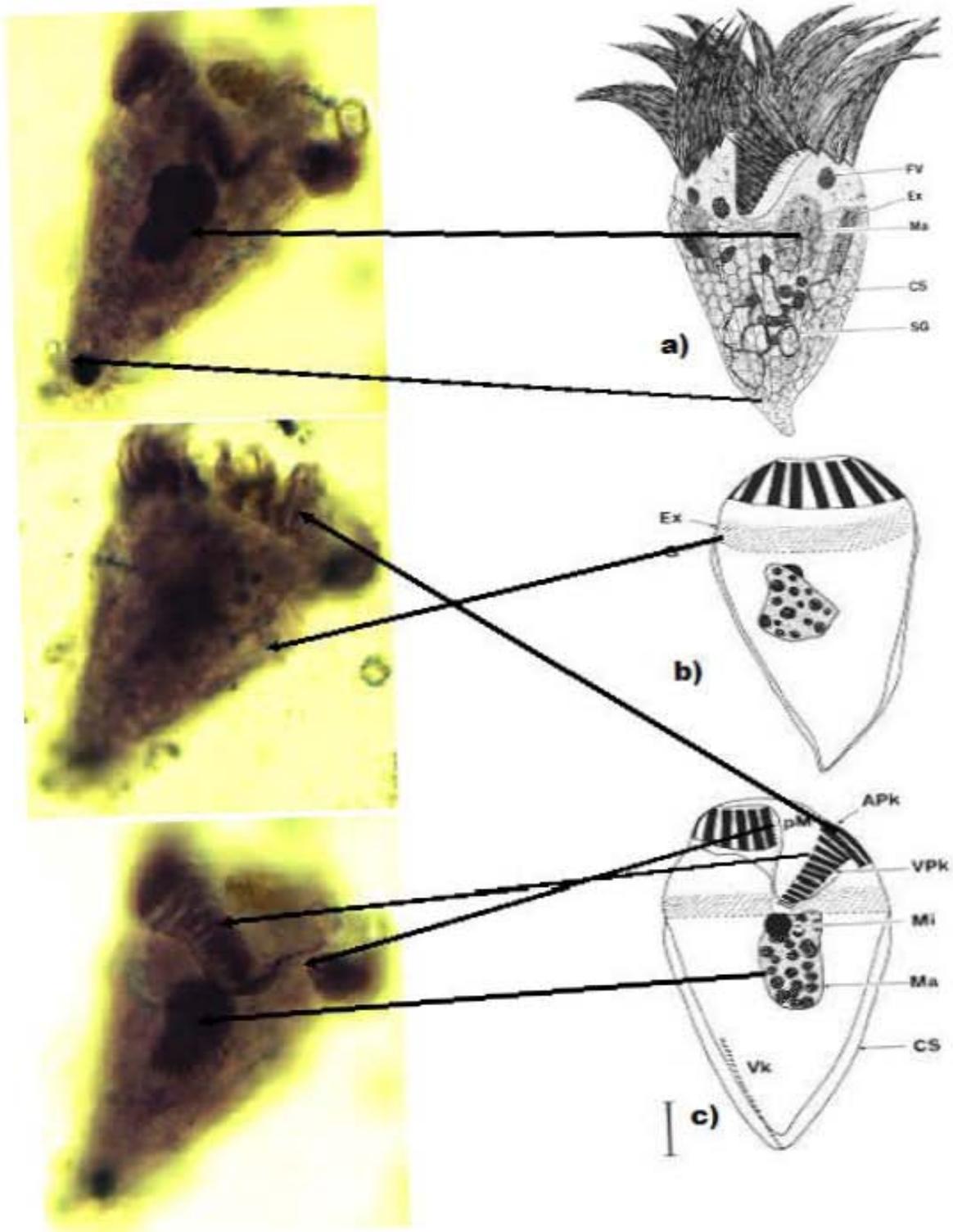


Figura 4b. *Strombidium conicum*. Imágenes a, b y c (Agatha y Riedel-Lorje, 1997). **Ma** (Macronúcleo), **VPk** o **VPZ** (zona ventral de polincinetias), **PO** (cinetia paroral), **APk** o **APZ** (zona anterior de polincinetias), **G** (faja de cinesomas), **Tr** (extrusomas), **Vk** (cinetia ventral), **CS** (distensión de la superficie de la célula).

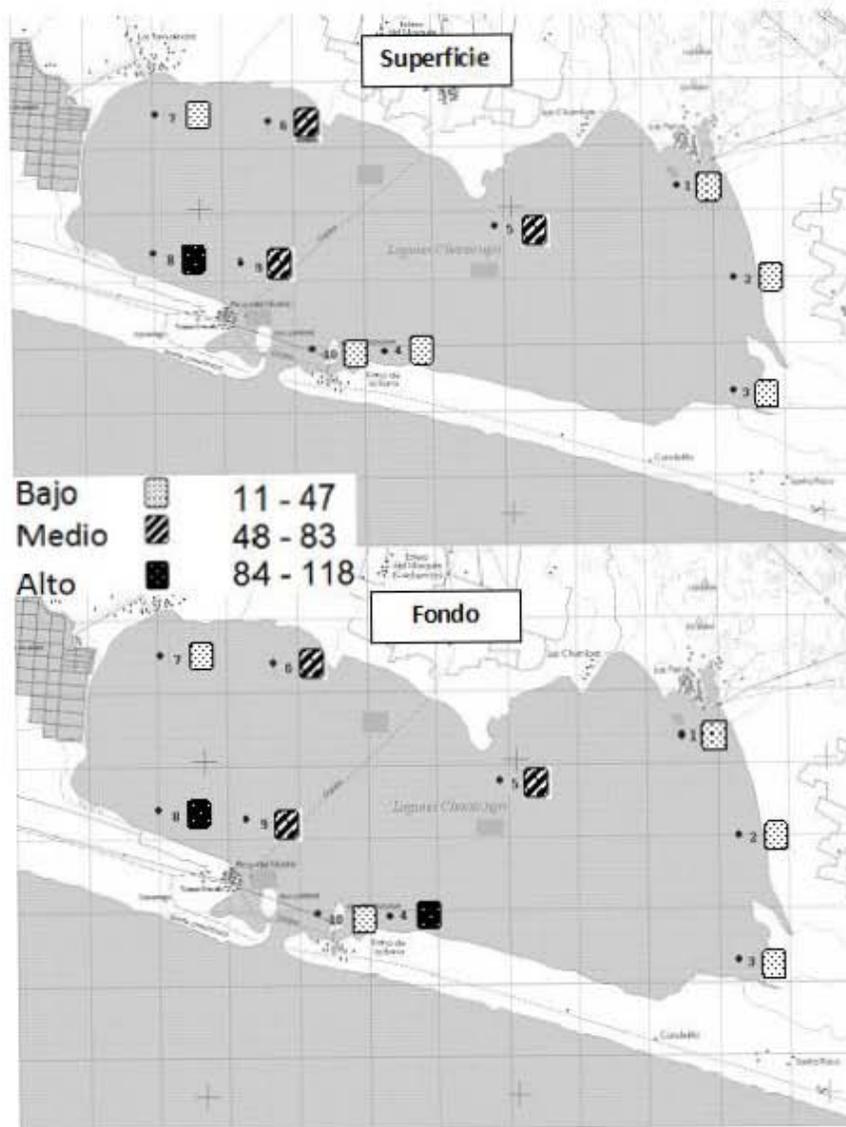
La abundancia de ciliados fue similar, en general, en las dos temporadas (Tabla 3). En temporada de secas osciló entre 12 y 118 cél ml<sup>-1</sup> con una media de 44 cél ml<sup>-1</sup> y una desviación estándar de 27 cél ml<sup>-1</sup>, mientras que en temporada lluviosa varió entre 11 y 129 cél ml<sup>-1</sup>, con una media de 37 cél ml<sup>-1</sup> y una desviación estándar de 31 cél ml<sup>-1</sup>. En cuanto a la distribución espacial, los ciliados fueron más abundantes en los sitios al sur de la laguna y en la desembocadura del río Nexpa y menos abundantes al noroeste de la laguna (Figura 5).

En temporada de secas *Strombidium E* y *Mesodinium rubrum* fueron los que tuvieron la abundancia más alta en general (84 cél ml<sup>-1</sup> y 69 cél ml<sup>-1</sup>, respectivamente), mientras que en temporada de lluvias *Mesodinium rubrum* y *Strombidium B* fueron los más abundantes (116 cél ml<sup>-1</sup> y 21 cél ml<sup>-1</sup> respectivamente).

Tabla 3.- Abundancia de ciliados totales y mixótrofos en las dos estaciones y porcentaje de ciliados mixótrofos respecto a los ciliados totales. (S: superficie, F: fondo)

Estación	Nivel	Temporada de secas			Temporada de lluvias		
		Ciliados totales (cél ml <sup>-1</sup> )	Ciliados mixótrofos (cél ml <sup>-1</sup> )	Abundancia relativa ciliados mixótrofos (%)	Ciliados totales (cél ml <sup>-1</sup> )	Ciliados mixótrofos (cél ml <sup>-1</sup> )	Abundancia relativa de Ciliados mixótrofos (%)
1	S	31	5	16	26	13	50
	F	23	6	26	23	15	65
2	S	45	4	9	11	7	64
	F	47	2	4	15	8	53
3	S	32	3	9	13	10	77
	F	45	5	11	19	15	79
4	S	47	43	91	129	127	98
	F	87	75	86	99	97	98
5	S	48	6	13	56	42	75
	F	57	4	7	83	71	86
6	S	61	1	2	43	22	51
	F	62	2	3	17	14	82
7	S	31	2	6	48	38	79
	F	24	0	0	39	34	87
8	S	118	9	8	44	30	68
	F	101	9	9	54	44	81
9	S	55	4	7	63	56	89
	F	57	4	7	69	58	84
10	S	12	0	0	40	34	85
	F	25	5	20	31	27	87

Ciliados totales en temporada de secas ( $\text{cél ml}^{-1}$ )



Ciliados totales en temporada de lluvias ( $\text{cél ml}^{-1}$ )

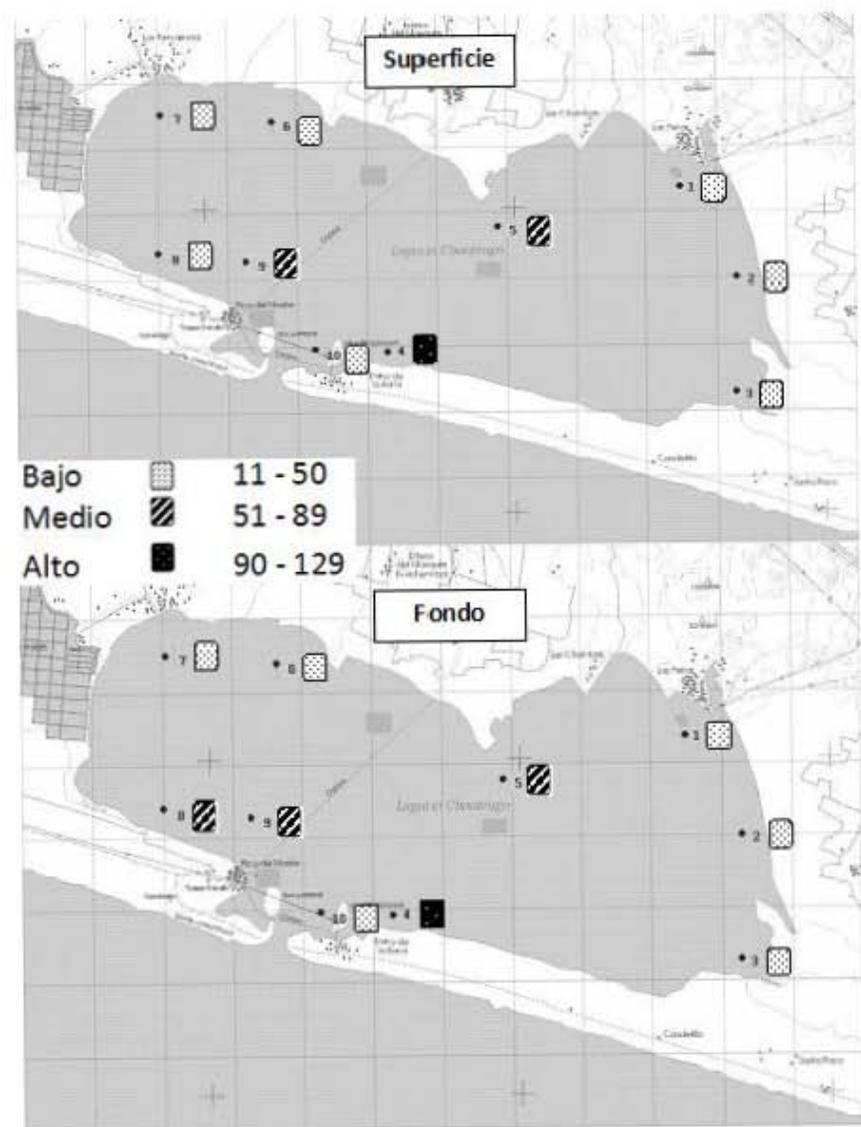


Figura 5.- Abundancia de ciliados totales en las dos temporadas de estudio. La abundancia se presenta en tres intervalos: bajo, medio y alto.

### 6.2.2.- Abundancia de ciliados por clases de tamaño

El conjunto de ciliados se clasificó en grupos de tamaños: nanociliados (<20  $\mu\text{m}$ ), medianos (20-40  $\mu\text{m}$ ) y grandes (>40  $\mu\text{m}$ ).

En temporada de secas abundaron los nanociliados con 58% del total y los medianos representaron 27%. En temporada de lluvias los nanociliados fueron el 40%, y los medianos, 39% (Figura 6).

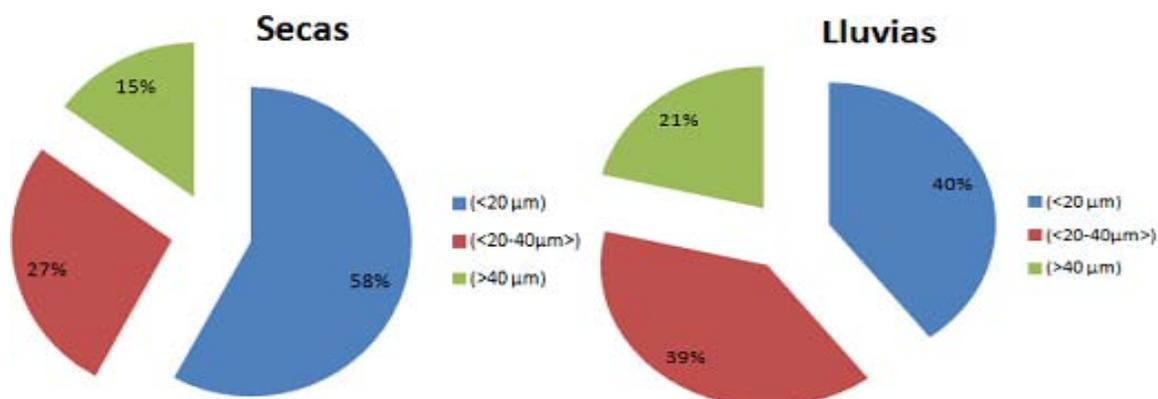


Figura 6. Grupos de tamaños de ciliados en temporada de secas y de lluvias. Se indican los porcentajes en cada caso.

### 6.2.3.- Ciliados mixótrofos

De los 18 morfotipos de ciliados encontrados, 5 presentaron fluorescencia heterogénea al interior de la célula y fueron mixótrofos (Figura 7).

Aunque en *Mesodinium rubrum* (= *Myrionecta rubra*) no se observó fluorescencia, se consideró como mixótrofo con base en los estudios que así lo han reconocido (por ej., Crawford, 1989) (Figura 7).

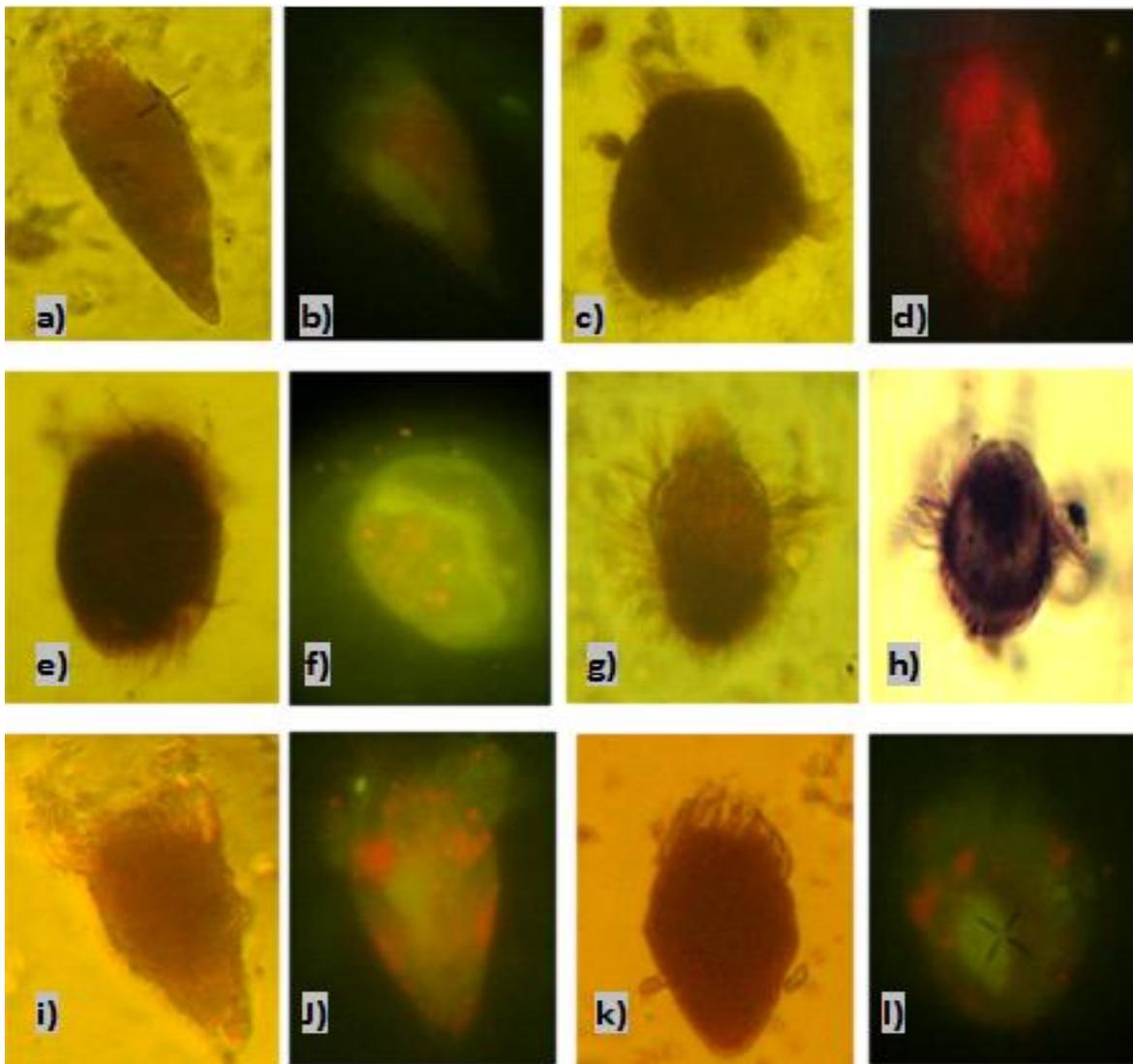
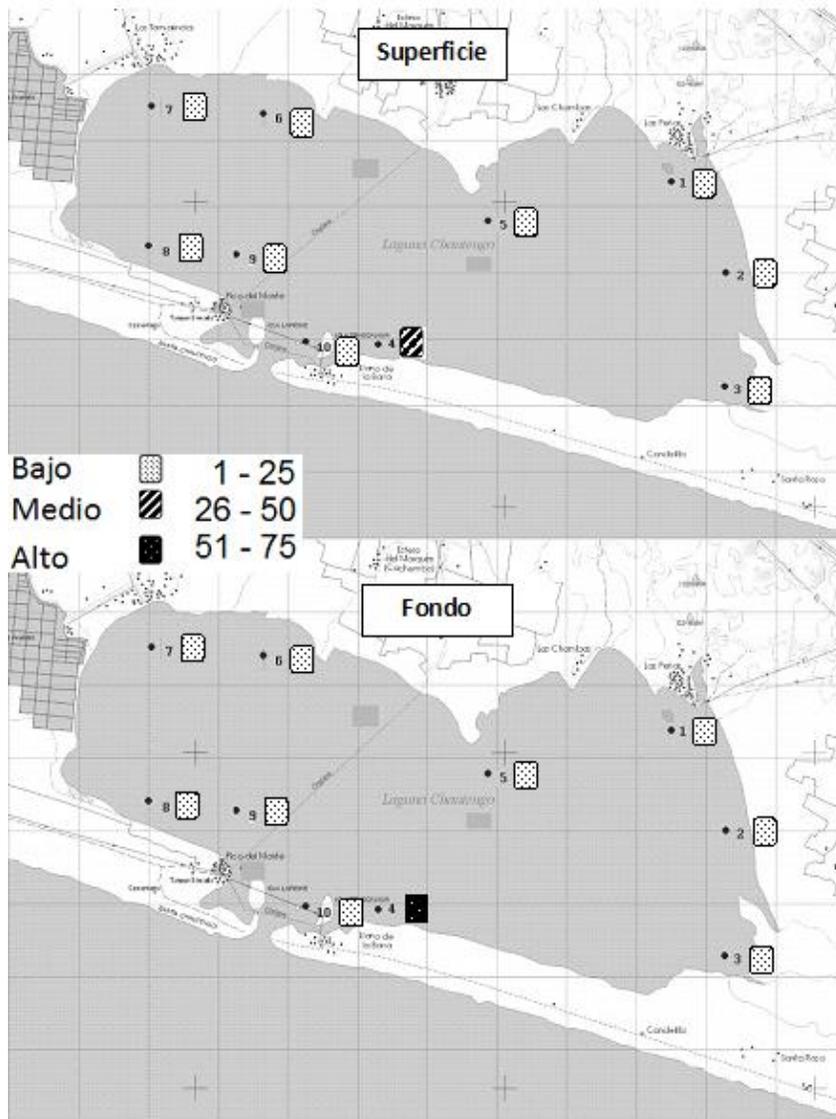


Figura 7. Ciliados mixótrofos que presentaron fluorescencia al interior de la célula: *Cyrtostrombidium* (a y b), Heterotrico A (c y d), *Euplotes* (e y f), *Mesodinium rubrum* (g y h), *Strombidium* sp. A (i y j) y *Strombidium* sp. B (k y l).

La abundancia de ciliados mixótrofos fue distinta en las temporadas de estudio. En temporada de secas varió de 0 a 75 cél ml<sup>-1</sup>, con una media de 5 cél ml<sup>-1</sup> y una desviación estándar de 18 cél ml<sup>-1</sup>, mientras que en temporada de lluvias se incrementó de 7 a 127 cél ml<sup>-1</sup>, con una media de 28 cél ml<sup>-1</sup> y una desviación estándar de 31 cél ml<sup>-1</sup> (Tabla 3). En zonas al sur de la laguna fue mayor la abundancia de mixótrofos en las dos temporadas (Figura 8). La abundancia relativa de ciliados mixótrofos en temporada de secas varió de 0 a 91% con una media de 9% y en temporada de lluvias osciló de 50 a 98% con una media de 75% (Tabla 3).

De los 6 tipos de ciliados mixótrofos, 4 se presentaron en las dos temporadas (*Mesodinium rubrum*, *Strombidium conicum*, *Strombidium* sp. B, *Heterotrico* sp. A); de ellos, *Mesodinium rubrum* y *Strombidium* sp. B fueron los que presentaron altas abundancias. *Cyrtostrombidium* solo se observó en temporada de secas y fue poco abundante y *Euplotes* se encontró solo en temporada de lluvias.

Abundancia de ciliados mixótrofos en temporada de secas (cél ml<sup>-1</sup>)



Abundancia de ciliados mixótrofos en temporada de lluvias (cél ml<sup>-1</sup>)

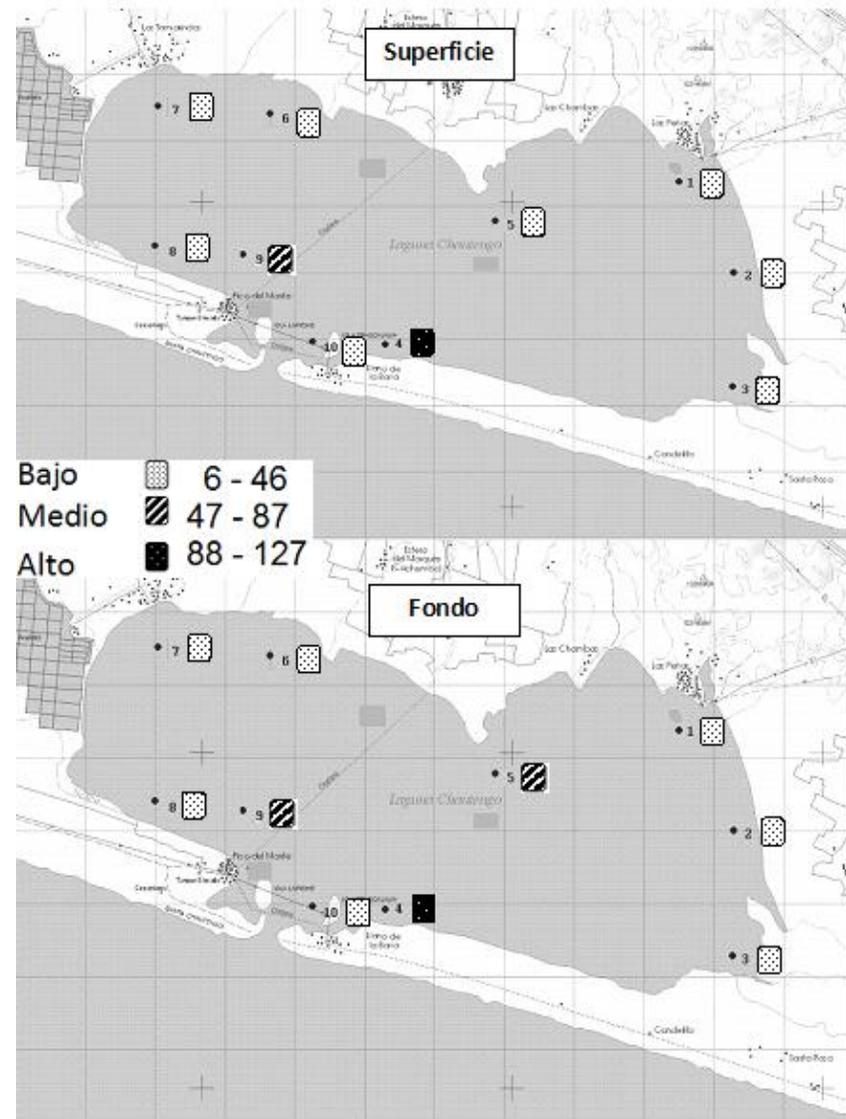


Figura 8. Abundancia de ciliados mixótrofos en las dos temporadas de estudio. La abundancia se presenta en tres intervalos: bajo, medio y alto.

### 6.3.- Análisis estadístico

El análisis de varianza (ANOVA) de la abundancia de ciliados mixótrofos en relación con la temporada climática indicó que hay diferencias estadísticamente significativas ( $p=0.002$ ; Figura 9a). En temporada de lluvias la abundancia de ciliados mixótrofos fue significativamente mayor. En cambio, ni el nivel (superficie y fondo) ni la combinación de temporadas y niveles tuvieron efectos sobre la abundancia de estos organismos ( $p=0.801$  y  $p=0.811$ , respectivamente) (Figura 9b, 9c y 9d).

Por otro lado, el ANOVA de la abundancia de ciliados mixótrofos en distintas temporadas y puntos de muestreo mostró que hay diferencias muy significativas tanto entre temporadas como entre sitios de muestreo y la interacción de estos factores ( $p=0.000$ ,  $p=0.000$  y  $p=0.003$ , respectivamente) (Figura 10a y 10b). Los ciliados mixótrofos fueron significativamente más abundantes al sur de la laguna.

Los resultados del ACP mostraron que los mixótrofos se relacionaron con la temperatura, salinidad y pH en temporada de secas. En temporada de lluvias se relacionaron los mixótrofos con el oxígeno disuelto (Figura 11). Por otro lado el resultado "eigenvalores" demostró que los dos primeros componentes representan un porcentaje elevado de la variación en ambas temporadas (Tabla 4).

Análisis de varianza (ANOVA)					
Fuente	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F-proporción	p
EPOCAS	8008.900	1	8008.900	11.660	0.002
NIVELES	44.100	1	44.100	0.064	0.801
EPOCAS*NIVELES	40.000	1	40.000	0.058	0.811
Error	24726.600	36	686.850		

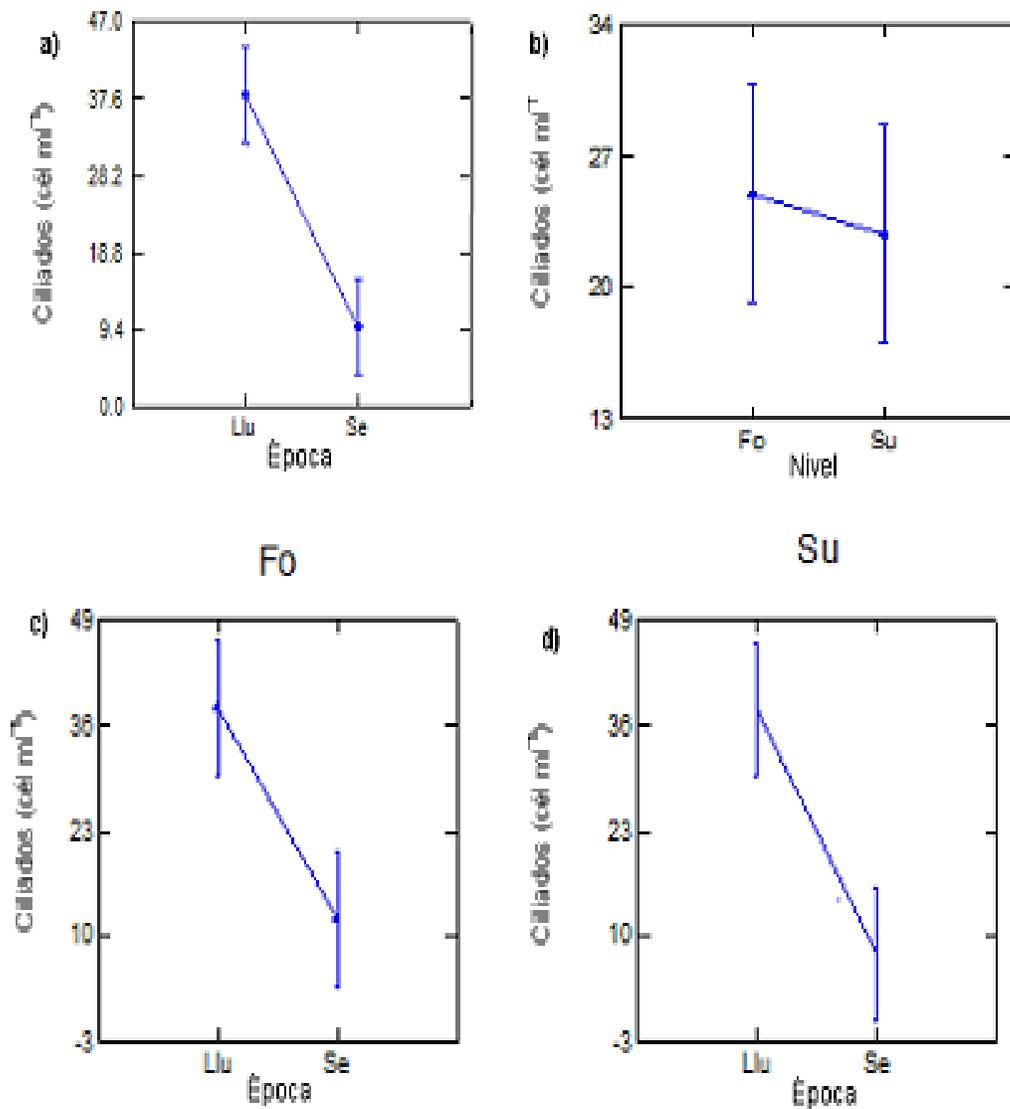


Figura 9.- Análisis de varianza de la abundancia de ciliados mixótrofos comparando temporadas (lluvias: Llu y secas: Se) y niveles (superficie: Su y fondo: Fo).

Análisis de varianza (ANOVA)					
Fuente	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F-proporción	p
EPOCAS	8008.900	1	8008.900	95.743	0.000
ESTACIONES	19809.600	9	2201.067	26.313	0.000
EPOCAS*ESTACIONES	3328.100	9	369.789	4.421	0.003
Error	1673.000	20	83.650		

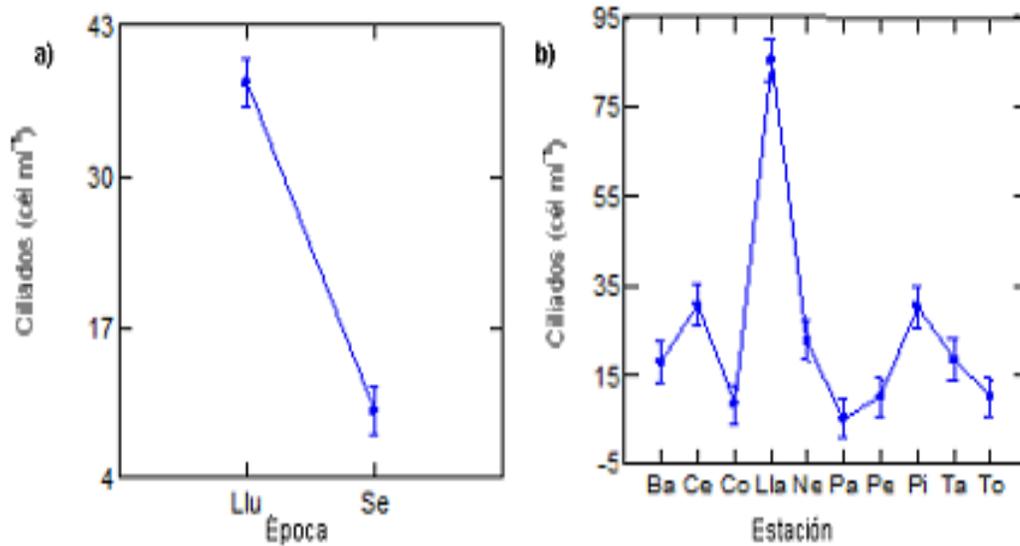


Figura 10.- Análisis de varianza de la abundancia de ciliados mixótrofos comparando temporadas (Lluvias: Llu y secas: Se) y ubicación de las muestras (estaciones: Ba: Barra, Ce: Centro, Co: Copala, Lla: Llano, Ne: Nexpa, Pa: Parota, Pe: Peñas, Pi: Pico, Ta: Tamarindo, To: Tomate).

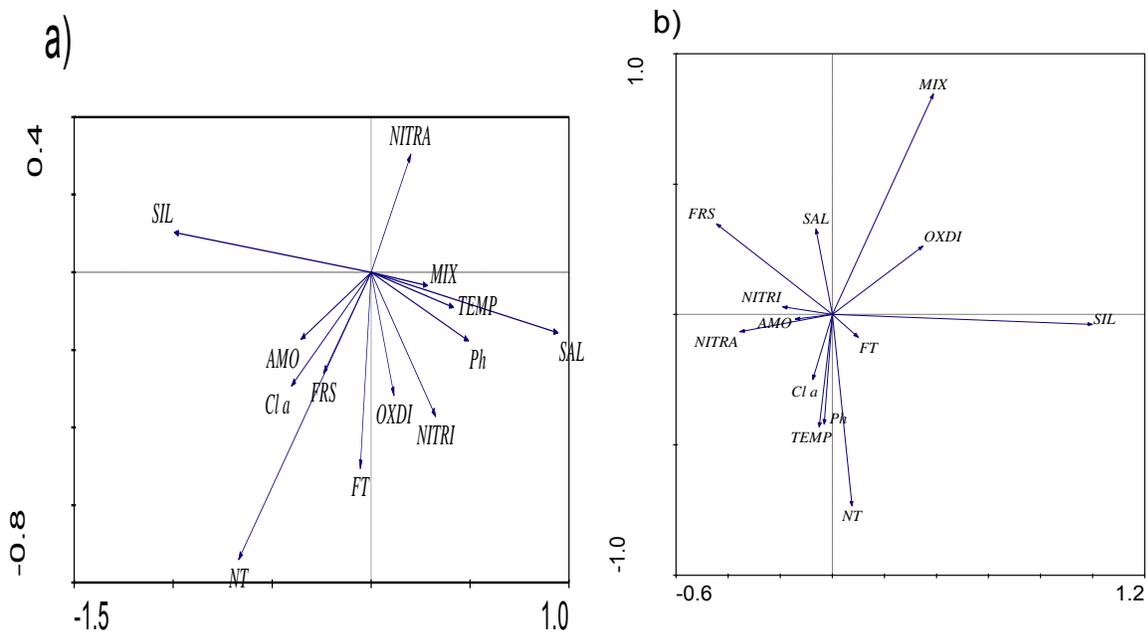


Figura 11. Análisis de componentes principales para los ciliados mixótrofos en ambas temporadas. a) Temporada de secas y b) Temporada de lluvias.

Tabla 4. "Eigenvalores" y variación porcentual acumulada de las variables en las dos temporadas.

Temporada de secas					
Ejes	1	2	3	4	Varianza total
Eigenvalores	0.847	0.097	0.041	0.013	1.000
Variación porcentual acumulada	84.7	94.4	98.5	99.8	
Suma total de los eigenvalores					1.000
Temporada de lluvias					
Ejes	1	2	3	4	Varianza total
Eigenvalores	0.837	0.113	0.046	0.002	1.000
Variación porcentual acumulada	83.7	95.0	99.6	99.9	
Suma total de los eigenvalores					1.000

## **7.- Discusión**

### **7.1.- Factores ambientales**

La variación de la temperatura del agua es reflejo de la temperatura ambiental y de los cambios climáticos, y el rango de temperatura encontrado en Chautengo es característico de ecosistemas tropicales (Contreras y Zabalegui, 1991). La zona donde se ubica la laguna de Chautengo está marcada por dos estaciones: la temporada seca y la de lluvias. Esta situación genera cambios en algunos parámetros ambientales en el agua de la laguna.

La salinidad de la laguna se modifica rápidamente tanto por la influencia de las lluvias como de los escurrimientos y el aporte de los ríos (Morán-Silva *et al.*, 2005). El gradiente de salinidad desde la barra hacia el interior de la laguna depende del estado de la barra, ya que cuando está abierta permite un intercambio entre las aguas oceánicas y continentales (Contreras y Zabalegui, 1991). En la laguna la influencia dulceacuícola es mayor en temporada de lluvias y favorece condiciones de oligohalinidad (Contreras, 2001). Por otro lado en temporada de secas aumenta la salinidad debido a la entrada de agua marina a la laguna.

Los cambios en la profundidad se relacionan también con la apertura y cierre de la boca lagunar. Cuando la laguna de Chautengo está comunicada con el mar, la profundidad disminuye; en cambio, cuando la boca se cierra, se acumula el agua al interior y aumenta la profundidad por los aportes de los ríos y las lluvias.

La transparencia fue diferente en las dos temporadas debido al acarreo de materia y sedimentos en temporada de lluvias. Las aguas menos transparentes se localizaron junto a la desembocadura de los ríos, mientras que la región cercana a la boca se caracterizó por tener mayor transparencia debido a la influencia del agua marina.

El pH del agua tuvo valores cercanos a los del agua de mar y similares a los de otras lagunas costeras mexicanas (Valdés *et al.*, 1988; Contreras y Zabalegui, 1991).

La distribución espacio-temporal del oxígeno disuelto en la laguna fue heterogénea y puede estar relacionada con el viento que actúa sobre la columna de agua somera promoviendo su mezcla y proporciona volúmenes suficientes de oxígeno disuelto. Contreras y Zabalegui (1991) mencionan que las bajas concentraciones de oxígeno disuelto en el agua de fondo se relacionan con el elevado contenido de materia orgánica y su mineralización. En general, las variaciones en la concentración de oxígeno disuelto pueden estar determinadas por el intercambio gaseoso a través de la superficie del agua, por la producción fotosintética, por el consumo respiratorio, por la temperatura y por la salinidad (De la Lanza-Espino, 1986).

Las concentraciones de nutrientes fueron altas en las dos temporadas, mayores que las registradas en ambientes similares (Herrera-Silveira, 2006; Valdés *et al.*, 1998; Valdés *et al.*, 2004) y podrían atribuirse al aporte de nutrientes por los ríos y a los escurrimientos de las zonas agrícolas aledañas. En cuando a las concentraciones en los niveles de la columna de agua, se esperaba que fueran mayores en el fondo que en la superficie pero en ocasiones ocurrió lo opuesto. Tales diferencias pueden deberse a la interacción sedimento-agua, mecanismo muy importante en el reciclamiento de nutrientes y en cuerpos costeros semicerrados y poco profundos (Cervantes y Guerrero, 1987). Además se puede mencionar que el aporte de agua dulce incrementa la concentración de nutrientes al interior de la laguna, ya que se presentaron concentraciones elevadas en aguas cercanas a las desembocaduras de ríos y al interior de la laguna y concentraciones menores cerca de la boca.

## 7.2.- Factores biológicos

La distribución espacio-temporal de la clorofila *a* fue heterogénea en las dos temporadas con valores cercanos a los estimados en varias lagunas costeras de Chiapas y Oaxaca (Contreras 1993; 27 mg/m<sup>3</sup> a 66 mg/m<sup>3</sup>). Las elevadas concentraciones de clorofila *a*, aunadas a la escasa transparencia, permiten caracterizar a la laguna de Chautengo como un ambiente eutrófico (OECD, 1982). En las dos temporadas se encontró que a menor transparencia mayor concentración de clorofila *a*. Santamaría-del-Ángel *et al.*, (1996) mencionan que la concentración de clorofila *a* se incrementa en los medios turbios debido a adaptaciones fisiológicas del fitoplancton que favorecen la utilización de la luz.

## 7.3.- abundancia de ciliados totales

La abundancia de ciliados registrada en Chautengo (11 a 129 cél ml<sup>-1</sup>) es mayor que la encontrada en otros estuarios y aguas costeras (Tabla 5). Hay pocos ecosistemas similares con abundancia comparable a la registrada en este estudio (Smetacek, 1981) y autores como Andersen y Sørensen (1986) consideran que las abundancias superiores a 129 cél ml<sup>-1</sup> caracterizan a aguas costeras eutróficas.

Por otro lado, la distribución espacial de ciliados se puede relacionar con la apertura de la boca lagunar, ya que este proceso permite la entrada de organismos hacia el interior de la laguna y coincide parcialmente con la temporada de lluvias, y la consiguiente incorporación de organismos por el aporte de los ríos, de modo que aumenta la abundancia de ciliados (Chiang *et al.*, 2003). *Strombidium* y *Mesodinium rubrum* generalmente dominan las poblaciones de ciliados planctónicos en diferentes latitudes (Stoecker *et al.* 1989) y en ambientes con distintas condiciones tróficas y ambientales (Sime-Ngando *et al.*, 1992, Pitta *et al.* 2001, Nielsen y Andersen, 2002).

Tabla 5. Abundancia de ciliados (cél ml<sup>-1</sup>) en distintos ambientes.

Ubicación	Abundancia de ciliados (cél ml <sup>-1</sup> )	Referencia
Mar de Japón	0.3-15	Sorokin (1977)
Costa Sur de California	5-24	Beers <i>et al.</i> (1980)
Estuario de Kiel	0.2-92	Smetacek (1981)
Fiordo de Oslo, Suecia	2.2-14.7	Paasche y Kristiansen (1982)
Bahía de Kanehone, Hawaii, USA	1.0-1.4	Landry <i>et al.</i> (1984)
Fiordo de Lim	1.4-162	Andersen y Sørensen (1986)
Georges Bank	1.5-12	Stoecker <i>et al.</i> (1989)
Bahía Chesapeake	4-22	Dolan y Coats (1990)
Norte del Mar Adriático	0.03-56	Revelante y Gilmartin (1990)
Noroeste del Mar Mediterráneo	1-2	Ferrier-Pages y Rassoulzadegan (1994)
Costa Oeste de la isla Sur, Nueva Zelanda	0.11-1.1	James y Hall (1995)
Bahía Blanes	0.13-26	Vaqué <i>et al.</i> (1997)
Mar Mediterráneo	0.004-.035	Pitta <i>et al.</i> (2001)
<b>Laguna de Chautengo</b>	<b>11-129</b>	<b>Este estudio</b>

*Mesodinium rubrum* es el ciliado más abundante en la laguna de Chautengo y realiza fotosíntesis (Stoecker *et al.*, 2009), tal como sucede en las algas y vegetales superiores. Para ello *M. rubrum* se alimenta de determinadas especies de criptofitas a las que también “roba” sus cloroplastos intactos. Por tanto, el color rojo de *M. rubrum* se debe a los pigmentos fotosintéticos que mantiene en su célula una vez ingeridas las criptofitas. Los cloroplastos robados por *M. rubrum* no son permanentes, por lo cual necesita ingerir periódicamente nuevas presas para reponer los cloroplastos que va desechando (Johnson, 2011). Además de obtener los cloroplastos de las criptofitas, también roba sus núcleos, esto le permite tener cloroplastos con una vida útil más larga, en comparación con otros ciliados que solo secuestran los cloroplastos. Estas características lo hacen celular y fisiológicamente único entre los ciliados. *M. rubrum* es abundante en la mayoría

de estuarios y aguas costeras (García-Cuetos *et al.*, 2012). Cabe destacar que *M. rubrum* tiene la capacidad para sobrevivir y crecer lentamente a bajas irradiancias en ausencia de alimento (Johnson y Stoecker, 2005), a diferencia de otros organismos que no sobreviven más de dos días en ambientes donde sus presas son escasas (Jakobsen y Hansen, 1997). La capacidad de *M. rubrum* para proliferar en distintos ambientes explica su presencia durante todo el año en aguas costeras (Nielsen y Kiorboe, 1994). Esa característica puede explicar la presencia y dominancia de *M. rubrum* en las dos temporadas en Chautengo. Por otro lado, en temporada de lluvias se presentó la mayor abundancia de *M. rubrum* (100 cél ml<sup>-1</sup>), aunque estos valores están por debajo de los encontrados por Bulit *et al.* (2004; 700 cél ml<sup>-1</sup>) en Chautengo.

#### **7.4. Composición del conjunto de ciliados por tamaño**

El tamaño de los ciliados se ha relacionado con el estado trófico del ecosistema, y se ha observado que en condiciones eutróficas dominan las formas pequeñas (<20-30 µm), principalmente bacterívoras, mientras que las formas grandes (>50µm) son dominantes en aguas oligotróficas (Beaver y Crisman, 1982). La laguna de Chautengo presentó condiciones eutróficas y los ciliados más abundantes fueron de talla pequeña.

#### **7.5 Ciliados mixótrofos**

La abundancia relativa de ciliados mixótrofos en temporada de secas y de lluvias fue superior a la de otros ambientes (Tabla 6). Debido a la falta de estudios en regiones similares, los resultados se compararon con regiones con condiciones distintas a las de la laguna Chautengo,

Tabla 6. Abundancia relativa de ciliados mixótrofos en distintos ambientes

Ubicación	Abundancia relativa de ciliados mixótrofos	Referencia
Pacifico Occidental (subtropical)	45%	Suzuki y Taniguchi (1998)
Mar de Liguria	46%	Pérez <i>et al.</i> (2000)
Mar Egeo (oligotrófico)	17-54%	Pitta y Giannakourou (2000)
Golfo de Nápoles (subtropical)	27%	Modigh (2001)
Mar de China Oriental	28-48%	Ota y Taniguchi (2003)
<b>Laguna de Chautengo</b>	<b>0-98%</b>	<b>Este estudio</b>

Sin embargo, al examinar los resultados de este trabajo hay que considerar ciertas dificultades técnicas y metodológicas para visualizar la fluorescencia en los ciliados < 20 µm. En el análisis con microscopía de epifluorescencia no se encontró *M. rubrum*, que estuvo presente en muestras fijadas con lugol, y probablemente sus células se rompieron durante la fijación con formol (Modigh y Castaldo, 2005).

Los ciliados en los que se observó fluorescencia fueron, en general, de mayor tamaño (30-40 µm). En las muestras fijadas con formol se destruyeron los organismos de menor tamaño y dado que en las muestras de lugol, los nanociliados dominaron el conjunto de ciliados, la proporción de ciliados mixótrofos en Chautengo podría estar subestimada.

Los métodos existentes para estimar la mixotrofia suelen presentar algunos inconvenientes. Por ejemplo, la presencia de organismos fagocitados en vacuolas digestivas de mixótrofos puede ser detectada por el uso de microscopía de epifluorescencia, pero la ausencia de alimento en las vacuolas digestivas no garantiza la ausencia de heterotrofia, ya que hay organismos que tienen una rápida digestión de sus presas (Adolf *et al.*, 2006). Otro inconveniente del método es que solo se puede utilizar para estimar la proporción de mixótrofos que han fagocitado, sin embargo la mixotrofia puede ocurrir como una combinación de autotrofia y osmotrofia (absorción de compuestos

orgánicos disueltos). Para entender los procesos de regulación y contribución de mixótrofos al ecosistema estudiado, se necesitan enfoques alternativos a la microscopía de epifluorescencia. Uno de ellos pudiera ser la evaluación de la actividad fotosintética y la tasa de crecimiento en los organismos estudiados. Con este método se ha demostrado que la actividad fotosintética de *Dinophysis* en la zona eufótica del Mar Báltico es insuficiente para mantener la tasa de crecimiento del organismo, infiriendo que la población de *Dinophysis* se mantiene a expensas de la nutrición heterotrófica (Gisselson *et al.*, 2002).

Se necesita combinar varios métodos para estudiar a los organismos mixótrofos y establecer la importancia de los distintos modos de nutrición y su impacto en el ambiente. Además se pueden complementar con estudios de biología celular y molecular para poder utilizar los conocimientos en ecología y biogeoquímica (Matantseva y Skarlato, 2013).

## **7.6 Relación de la abundancia de ciliados mixótrofos con algunos factores ambientales**

Los resultados de los factores ambientales permiten caracterizar a la laguna de Chautengo como un ambiente dependiente de la temporada climática.

En temporada de secas se mantuvo abierta la boca lagunar, con lo cual se da un intercambio de agua con el mar, esto provoca un incremento en la salinidad al interior de la laguna. Bajo estas condiciones aumento la diversidad de morfotipos, debido al acarreo de organismos al interior de la laguna pero la abundancia de mixótrofos fue baja.

Por otro lado en temporada de lluvias la laguna de Chautengo presenta la boca lagunar cerrada con lo cual disminuye la salinidad por efecto del constante flujo de agua dulce al interior de la laguna por la desembocadura de los ríos Nexpa y Copala y las intensas lluvias, provocan que aumente la profundidad de la laguna. Con lo anterior incremento la abundancia de mixótrofos y la diversidad de morfotipos disminuye.

La salinidad se relaciona con la abundancia de ciliados mixótrofos de Chautengo en temporada de secas de acuerdo al ACP. Lei *et al.* (2009) mencionan que la abundancia total de ciliados tiende a disminuir significativamente con el aumento de la salinidad. En este estudio el mayor porcentaje de mixótrofos se encontró en época de lluvias cuando disminuye la salinidad y aumenta la abundancia de *Strombidium*, género mixótrofo abundante en la laguna de Chautengo.

Para el caso de la temperatura Wilken *et al.*, 2013 mencionan que el aumento de la temperatura (13-33°C) implica que los organismos mixótrofos se inclinan más por la heterotrofia como modo de nutrición, debido a la sensibilidad a la temperatura de las reacciones enzimáticas implicadas en la fotosíntesis. En Chautengo ocurrió lo contrario ya que cuando aumentó la temperatura en la época de lluvias, aumentó la abundancia de mixótrofos.

Para el caso del pH y el oxígeno disuelto, aunque el ACP indicó alguna relación con los mixótrofos, no se encontró en la literatura algún vínculo con los ciliados mixótrofos.

Debido a que en Chautengo las condiciones ambientales cambian diaria y estacionalmente, las abundancias elevadas de ciliados mixótrofos podrían reflejar la capacidad de competir y prevalecer ventajosamente sobre especialistas fotótrofos y

fagótrofos, a pesar de los costos potenciales de mantener simultáneamente las enzimas y las estructuras necesarias para los dos modos de nutrición (Sanders, 2011). Estos costos energéticos pueden disminuir la eficiencia de los recursos utilizados por mixótrofos que se ven reflejados en una tasa de crecimiento máxima reducida en comparación con fotótrofos o heterótrofos (Rothhaupt y Güde 1996). Los ciliados mixótrofos de Chautengo estuvieron en el rango de 20 a 40  $\mu\text{m}$ , considerados como ciliados pequeños respecto a ciliados que no presentaron mixotrofia con tallas mayores a 50  $\mu\text{m}$ .

## **8.- Conclusiones**

El estudio realizado en las temporadas de secas y de lluvias permitió observar las distintas condiciones ambientales lagunares relacionadas con el proceso de apertura y cierre de la boca lagunar y los cambios que produce en la transparencia, en la salinidad, y en la concentración de nutrimentos, principalmente.

La abundancia de los ciliados totales no mostró cambios relacionados con las temporadas de secas y lluvias. Sin embargo, la abundancia de ciliados mixótrofos, fue significativamente mayor en época de lluvias y en la cercanía de la boca lagunar, lo cual sugiere interacciones ecológicas con los ecosistemas aledaños, vinculados con la laguna a través del aporte de los ríos y de la entrada de agua marina.

Aunque se resolvieron durante el trabajo dificultades metodológicas relacionadas con la fijación de los organismos y con las técnicas de epifluorescencia, deben tomarse en cuenta este tipo de problemas y superarse para asegurar la calidad de los datos obtenidos.

## 9. - Literatura citada

- Adolf JE, Stocker DK, Harding Jr LW (2006) The balance of autotrophy and heterotrophy during mixotrophic growth of *Karlodinium micrum*. J Plankton Res 28:737-751
- Agatha S, Riedel-Lorjé JC (1997) Morphology, infraciliature, and ecology of some strobilidiine ciliates (ciliophora, oligotrichea) from coastal brackish water basins of Germany. Eur J Protistol 34(1) :10-17
- Aminot A, Chaussepied M (1983) Manuel de Analyses Chimiques en Milieu Marin. Francia: Centre National pour L'Exploitation des Océans, 395 pp
- Andersen P, Sørensen M (1986) Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. Mar Ecol Prog Ser 33, 99-109
- Arenovski AL, Lim EL, Caron DA (1995) Mixotrophic nano-plankton in oligotrophic surface waters of the Sargasso Sea may employ phagotrophy to obtain major nutrients. J Plankton Res 17:801-820
- Beaver JR, Crisman TL (1982) The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. Limnol Oceanogr 27:246-253
- Beers JR, Reid FMH, Stewart GL (1980) Microplankton population structure in southern California near shore waters in late spring. Mar Biol 60:209-226
- Bernard C, Rassoulzadegan F (1994) Seasonal variations of mixotrophic ciliates in the northwest Mediterranean Sea. Mar Ecol Prog Ser 108:295-301
- Brewer PG, Riley JP (1966) The automatic determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. Analytica Chim Acta 35: 514-519
- Bulit C, Díaz-Ávalos C, Montagnes DJS (2004) Assessing spatial and temporal patchiness of the autotrophic ciliate *Myrionecta rubra*: a case study in a coastal lagoon. Mar Ecol Prog Ser 268: 55-67
- Bulit C, Díaz-Ávalos C (2009) Patrones de diversidad de ciliados del plancton en la laguna de Chautengo, Guerrero, México. Hidrobiológica 19: 109-118
- Burkholder JM, Gilbert PM, Skelton HM (2008) Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. Harmful Algae 8:77-93
- Cervantes-Duarte R, Guerrero-Godinez R (1987) Variación espacio-temporal de nutrientes de la Ensenada de La Paz, B.C.S. México. An Inst Cienc del Mar y Limnol UNAM, 15(2):129-142
- Chiang KP, Lin C, Lee CH, Shiah FK, Chang J (2003) The coupling of oligotrich ciliate populations and hydrography in the East China Sea: spatial and temporal variation. Deep-Sea Res II 50 (6/7)
- Contreras EF (1993) Ecosistemas costeros mexicanos. CONABIO-UAMI. México 415 pp
- Contreras EF (2001) Caracterización de lagunas costeras mexicanas a través de variables ecológicas seleccionadas. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. División de Ciencias Biológicas y de la Salud. México. 95 pp
- Contreras EF, Castañeda LO (2004) La biodiversidad de las lagunas costeras. Ciencia 76: 45-56
- Contreras EF, Rivera GNE, Segura AR (2005) Nutrientes y productividad primaria fitoplanctónica en una laguna costera tropical intermitente (La Mancha, Ver.) del Golfo de México. Hidrobiológica 15(3): 299-310
- Contreras EF, Zabalegui ML (1991) Hidrología, nutrientes y productividad primaria en la laguna de la Joya Buenavista, Chiapas, México. An Inst Cienc del Mar y Limnol UNAM, 18(2): 207-215
- Crawford DW (1989) *Mesodinium rubrum*: the phytoplankter that wasnt. Mar Ecol Prog Ser 58:161-174

- De la Lanza-Espino G (1986) Calidad ambiental de la laguna de Mezcaltitán, Nayarit, México, durante el estiaje. *An Inst Cienc del Mar y Limnol. UNAM* 13(3): 15-328
- Dolan JR (1991) Guilds of ciliate microzooplankton in the Chesapeake Bay. *Estuar Coast Shelf Sci* 33:137-152
- Dolan JR, Coats DW (1990) Seasonal abundances of planktonic ciliates and microflagellates in mesohaline Chesapeake Bay waters. *Estuar Coast Shelf S* 31:157-175
- Esteban G, Fenchel T, Finlay B (2010) Mixotrophy in ciliates. *Protist* 161: 621–641
- Ferrier-Pages C, Rassoulzadegan F (1994) Seasonal impact of the microzooplankton on pico- and nanoplankton growth rates in the northwest Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 108:280-294
- Flynn, KJ, Stoecker DK, Mitra A, Raven JA, Gilbert, PM, Hansen PJ, Granéli E, Burkholder JM (2013). A case of mistaken identification: the importance of mixotrophy and the clarification of plankton functional-classification. *J Plankton Res.* 35: 3–11
- Foissner W, Berger H, Schaumburg J (1999) Identification and ecology of limnetic plankton ciliates. *Informations berichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft* 3/99, 793 pp
- García E (1973) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la republica Mexicana). Instituto de Geografía. UNAM, 246pp
- García-Cuetos L, Moestrup O, Hansen PJ (2012) Studies on the genus *Mesodinium* II. Ultrastructural and molecular investigations of five marine species help clarifying the taxonomy. *J Eukaryot Microbiol* 59:374-400
- Gisselson L, Carlsson P, Graneli E, Pallon J (2002) Dinophysis Blooms in the Deep Euphotic Zone of the Baltic Sea: Do They Grow in the Dark?, *Harmf Algae* 401–418
- Gómez CE (1980) Fitoplancton de la laguna de Chautengo, Guerrero, en un ciclo anual (1974-1975). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM 24 pp
- Hasle G (1978) The inverted microscope method. In Sournia A (Ed) *Phytoplankton Manual*. UNESCO. Paris, Francia. 88-96 pp
- Herrera-Silveira JN (2006) Lagunas Costeras de Yucatán (SE, México): Investigación, Diagnóstico y Manejo. *Ecotropicos*19(2):94-108
- James MR, Hall JA (1995) Planktonic ciliated protozoa: their distribution and relationship to environmental variables in a marine coastal ecosystem. *J Plankton Res* 17:659–683
- Jakobsen HH, Hansen PJ (1997) Prey size selection, growth and grazing responses of a small heterotrophic dinoflagellate *Gymnodinium* sp. and a ciliate *Balanion comatum*: a comparative study. *Mari Ecol Prog Ser* 158:75-86
- Jeong HJ, Yoo YD, Kim JS, Seong KA, Kang NS y Kim TH (2010) Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs. *Ocean Sci J* 45: 65-91
- Johnson MD (2011) Acquired phototrophy in ciliates: A review of cellular interactions and structural adaptations. *J Eukaryot Microbiol* 58(3):185–195
- Johnson MD, Stoecker DK (2005) The role of feeding in growth and the photophysiology of *Myrionecta rubra*. *Aquat Microb Ecol* 39: 303-312
- Jones RI (1994) Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. *Mar Microb Food Webs* 8: 87-96
- Koroleff F(1971) Determination of reactive silicate. *Indian J Mar Sci* 43
- Landry MR, Haas LW, Fagerness VL (1984) Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kaneohe Bay, Hawaii. *Mar Ecol Prog Ser* 16:127-133
- Laval-Peuto M, Rassoulzadegan F (1988) Autofluorescence of marine planktonic Oligotrichina and other ciliates. *Hydrobiologia* 159:99-110

- Lei Y, Xu K, Choi JK, Hong HP, Wickham S (2009) Community structure and seasonal dynamics of planktonic ciliates along salinity gradients. *Eur J Protistol* 45: 305-319
- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnol Oceanogr* 12:343-346
- Lynn DH (2008) *The ciliated protozoa. Characterization, classification and guide to the literature*, 3rd edn. Springer, New York
- Lynn DH, Gilron GL (1993) Strombidiid ciliates from coastal waters near Kingston Harbour, Jamaica (Ciliophora, Oligotrichia, Strombidiidae). *J Mar Biol Assoc UK* 73: 47-65
- Lynn DH, Montagnes DJS, Small EB (1988) Taxonomic descriptions of some conspicuous species in the family Strombidiidae (Ciliophora: Oligotrichida) from the Isles of Shoals, Gulf of Maine. *J mar biol Ass UK* 68:259-276
- Maeda M, Carey PG, 1985. An illustrated guide to the species of the family Strombidiidae (Oligotrichida, Ciliophora), free swimming protozoa common in the aquatic environment. *B Ocean Res I, University of Tokyo*, 19:1-68
- Martin AJ, Montagnes DJS, 1993. Winter ciliates in a British Columbian Fjord: six new species and an analysis of ciliate putative prey. *J Eukaryot Microbiol* 40: 535-549
- Matantseva OV, Skarlato (2013) Mixotrophy in microorganisms: Ecological and cytophysiological aspects. *J Evol Biochem Phys* 49: 377-388
- Mee LD (1977) The chemistry and hydrography of some tropical coastal lagoons, Pacific coast of Mexico. PhD thesis, University of Liverpool
- Modigh M (2001) Seasonal variations of photosynthetic ciliates at a Mediterranean coastal site. *Aquat Microb Ecol* 23: 163-175
- Modigh M, Castaldo S (2005) Effects of fixatives on ciliates as related to cell size. *J Plankton Res* 27:845-849
- Montagnes DJS, Lynn DH, Stoecker DK, Small EB (1988) Taxonomic descriptions of one new species and redescription of four species in the family Strombidiidae (Ciliophora, Oligotrichida). *J Protozool* 35:189-197
- Montagnes DJS, Lynn DH (1993) A quantitative protargol stain (QPS) for ciliates and other protists. In: Kemp PF *et al.* (eds) *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton, pp 229-240
- Montagnes DJS, Lynn DH (1987) A quantitative protargol staining (QPS) for ciliates: method description and test of its quantitative nature. *Mar Microb Food Webs* 2: 83-93
- Montagnes DJS, Lynn DH (1991) Taxonomy of choreotrichs, the major marine planktonic ciliates, with emphasis on the aloricate forms. *Mar Microb Food Webs* 5: 59-74
- Moore LR (2013) More mixotrophy in the marine microbial mix. *P Natl Acad Sci USA* 110 (21): 8323-8324
- Morán-Silva A, Martínez FLA, Chávez-López R, Franco-López J, Bedia-Sánchez CM, Contreras EF, Gutiérrez MF, Brown-Peterson NJ, Peterson MS (2005) Seasonal and spatial patterns in salinity, nutrients and chlorophyll a in the Alvarado lagoonal system, Veracruz, Mexico. *Gulf Caribb Res* 17(1):133-144
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chem Acta* 27:31-36
- Nielsen TG, Andersen CM (2002) Plankton community structure and production along a freshwater-influenced Norwegian fjord system. *Mar Biol* 141:707-724
- Nielsen TG, Kiorboe T (1994) Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates. *Limnol Oceanogr* 39(3):508-519
- Nowack C, Melkonian M (2011) Endosymbiotic associations within protists. *Phil Trans R Soc B* 365: 699-712
- OECD (1982) *Eutrophication of water, monitoring, assessment and control*. Organisation for economic cooperation and development, Paris

- Ota T, Taniguchi A (2003) Standing crop of planktonic ciliates in the East China Sea and their potential grazing impact and contribution to nutrient regeneration. *Deep-Sea Res II* 50:423-442
- Paasche E, Kristiansen S (1982) Ammonium regeneration by microzooplankton in the Oslofjord. *Mar Biol* 69:55-63
- Pérez MT, Dolan JR, Vidussi F, Fukai E (2000) Diel vertical distribution of planktonic ciliates within the surface layer of the NW Mediterranean (May 1995). *Deep-Sea Res I* 47:479-503
- Pitta P, Giannakourou A (2000) Planktonic ciliates in the oligotrophic Eastern Mediterranean: vertical, spatial distribution and mixotrophy. *Mar Ecol Prog Ser* 194: 269-282
- Pitta P, Giannakourou A, Christaki U (2001) Planktonic ciliates in the oligotrophic Mediterranean Sea: longitudinal trends of standing stocks, distributions and analysis of food vacuole contents. *Aquat Microb Ecol* 24:297-311
- Ptácnik R, Sommer U, Hansen T, Martens V (2004) Effects of microzooplankton and mixotrophy in an experimental planktonic food web. *Limnol Oceanogr* 49: 1435-1445
- Raven JA (1997) Phagotrophy in phototrophs. *Limnol Oceanogr* 42:198-205
- Raven JA, Beardall J, Flynn K J (2009) Phagotrophy in the origins of photosynthesis in eukaryotes and as a complementary mode of nutrition in phototrophs: relation to Darwin's Insectivorous Plants. *J Exp Bot* 60:3975-3987
- Rendón-Dircio JA, Ponce-Palafox JT, Rojas-Herrera A, Arredondo-Figueroa JL, De La Lanza G, Flores VF (2012) Morfometría, hidrodinámica y físico-química del agua de la laguna de Chautengo, Guerrero, México. *Rev Bio-Cienc* 1(4): 25-37
- Revelante N y Gilmartin M (1990) Vertical water column resource partitioning by a ciliated protozoan population under stratified conditions in the northern Adriatic. *J Plankton Res* 12(1):89-107
- Rothhaupt KO, Güde H (1996) Influence of metazoan zooplankton on the microbial community before and after the onset of the spring clear-water phase in Lake Constance (Bodensee). *Arch Hydrobiol Spec Issue Adv Limnol* 48:21-30
- Sanders RW (1991) Mixotrophic protists in marine and fresh-water ecosystems. *J Protozool* 38:76-81
- Sanders RW (2011) Alternative nutritional strategies in protists: symposium introduction and a review of freshwater protists that combine photosynthesis and heterotrophy. *J Euk Microbiol* 58:181-184
- Santamaría-del-Ángel E, Millán-Núñez R, de la Peña-Nettel G (1996) Efecto de la turbidez en la productividad primaria en dos estaciones en el área del delta del Río Colorado. *Cienc Mar* 22(4): 483-493
- Sherr BF, Caron DA, Sherr EB (1993) Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy. In: Kemp PF, Sherr BF, Sherr EB, Cole JJ (eds) *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL, pp 213-228
- Sherr EB, Sherr BF, Fallon RD, Newell SY (1986) Small aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol oceanogr* 31:177-183
- Sime-Ngando T, Juniper K, Vézina A (1992) Ciliated protozoan communities over Cobb Seamount: increase in biomass and spatial patchiness. *Mar Ecol Prog Ser* 89:37-51
- Smetacek V (1981) The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar Biol* 63: 11
- Skibbe O (1994) An improved quantitative protargol stain for ciliates and other planktonic protists. *Archiv hydrobiol* 130: 339-347
- Solórzano L (1969) Determination of ammonia in natural waters by phenol-hypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.* 14:799-801

- Sorokin YI (1977) The heterotrophic phase of plankton succession the Japan Sea. *Mar Biol* 41:107-117
- Soto-Castor R, Bulit C, Esquivel-Herrera A, Pérez-Rojas A (2002) Bacterial abundance and hydrological variation in a tropical lagoon during the rainy season. *Oceánides* 17: 13-29
- Stickney HL, Hood RR, Stoecker DK (2000) The impact of mixotrophy on planktonic marine ecosystems. *Ecol Modelling* 125: 203–230
- Stoecker DK, Taniguchi A, Michaels AE (1989) Abundance of autotrophic, mixotrophic, and heterotrophic planktonic ciliates in shelf and slope waters. *Mar Ecol Prog Ser* 50: 241–254
- Stoecker DK (1998) Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications. *Eur J Protistol* 34: 281-290
- Stoecker DK, Johnson MD, de Vargas C, Not F (2009) Acquired phototrophy in aquatic protists. *Aquat Microb Ecol* 57: 279–310
- Strüder-Kypke MC, Kypke ER, Agatha S, Warwick J, Montagnes DJS (2002) The user-friendly guide to coastal planktonic ciliates. [http:// www.liv.ac.uk/ciliate/site/index.htm](http://www.liv.ac.uk/ciliate/site/index.htm)
- Suzuki T, Taniguchi A (1998) Standing crops and vertical distribution of four groups of marine planktonic ciliates in relation to phytoplankton chlorophyll a. *Mar Biol* 132: 375-382
- Ter Braak, CJF, Smilauer P (2002) Canoco reference manual and canoDraw for windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York. 500 pp
- Thronsen J (1978) Preservation and storage. En Sournia A (Ed.) *Phytoplankton Manual*. UNESCO. París, Francia. 69-74 pp
- Treguer P, Le Corre P (1974) *Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer*. Université de Bretagne Occidentale
- Valderrama JC (1981) The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Mar Chem* 10:109-122
- Valdés DS, Real E (1998) Variations and relationship of salinity, nutrients and suspended solids in Chelem coastal Lagoon at Yucatan, Mexico. *Indian J Mar Sci* 27: 149-159
- Valdés DS y Real E (2004) Nitrogen and phosphorus in water and sediments at Ria Lagartos coastal lagoon, Yucatan, Gulf of Mexico. *Indian J Mar Sci* Vol 33(4): 338-345
- Valdés DS, Trejo J, Real E (1988) Estudio hidrológico de la laguna Celestún, Yucatán, México, durante 1985. *Cienc Mar* 14(2):45-68
- Vaqué D, Blough HA, Duarte CM (1997) Dynamics of ciliate abundance, biomass and community composition in an oligotrophic coastal environment (NW Mediterranean). *Aquat Microb Ecol* 12: 71-83
- Yáñez-Arancibia A (1977) *Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades ictiofaunísticas en nueve lagunas costeras del estado de Guerrero (Pacífico Central de México)* Tesis de Doctorado. Inst Cienc del Mar y Limnol. UNAM 761 pp

Páginas de internet:

The Planktonic Ciliate Project: <http://www.liv.ac.uk/ciliate/intro.htm> Fecha de consulta: 27-03-13

Protist Information Server, Japan: [http://protist.i.hosei.ac.jp/Protist\\_menuE.html](http://protist.i.hosei.ac.jp/Protist_menuE.html) Fecha de consulta: 3-02-13

WORMS (World register of marine species): <http://www.marinespecies.org/index.php> Fecha de consulta: 2-03-13

Marine Species Identification Portal: <http://species-identification.org/index.php>. Fecha de consulta: 2-03-13