



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**Composición y actividad de los ciliados
ectobiontes/ectoparásitos oportunistas (*Trichodina* spp.,
Oligohymenophorea: Peritrichia) en el gradiente de oxígeno en la
columna de agua del lago La Preciosa**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:
MARÍA DE LA LUZ FABIOLA ÁVILA SOLÍS**

**DIRECTOR:
Dr. Miroslav Macek**
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

**COMITÉ TUTOR:
Dr. Rogelio Aguilar**
Facultad de Ciencias, UNAM

Dr. Jorge Ciro Pérez
Dr. Alfonso Lugo Vázquez
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

Dra. Rosaura Mayén Estrada
Facultad de Ciencias, UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



**Composición y actividad de los ciliados
ectobiontes/ectoparásitos oportunistas (*Trichodina* spp.,
Oligohymenophorea: Peritrichia) en el gradiente de oxígeno en la
columna del agua del lago La Preciosa**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS

TESIS

PRESENTA:
MARÍA DE LA LUZ FABIOLA ÁVILA SOLÍS

DIRECTOR:

Dr. Miroslav Macek

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dr. Rogelio Aguilar

Facultad de Ciencias, UNAM

Dr. Jorge Ciros Pérez

Dr. Alfonso Lugo Vázquez

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

Dra. Rosaura Mayén Estrada

Facultad de Ciencias, UNAM

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme concluir este proyecto.

Al CONACYT por la beca otorgada, que hizo posible que terminara los estudios de maestría.

A mi tutor el Dr. Miroslav Macek, por tener infinita paciencia, por la gran disposición, todo el conocimiento compartido y ayuda para permitirme terminar este proyecto después de tanto tiempo.

A la Dra. Alma Islas Ortega, por su gran ayuda brindada, por su conocimiento y su apoyo para la identificación de *Trichodina*.

A los integrantes de mi comité tutorial: Dr. Rogelio Aguilar, Dr. Jorge Ciro Pérez, Dr. Alfonso Lugo Vázquez y la Dra. Rosaura Mayén Estrada, por sus aportaciones a mejorar este trabajo y su apoyo para concluir la tesis.

Agradecimientos personales

Al Dr Miroslav Macek, por la paciencia, la disposición, la ayuda y las charlas, muchas gracias por darme la oportunidad de concluir.

A mi twin (Marlenne) , por los consejos, jalones de oreja y por estar siempre para escucharme.

A mis amigas Ili, Daf, porque siempre creen en mí, pase lo que pase.

A mi amiga Elisa (Capi) gracias por las pláticas interminables y por tener paciencia con mi frustración y estar ahí cuando quería tirar la toalla. “Patines y naturaleza”.

A mi amiga Bety (Beto), últimamente has sido mi apoyo dentro y fuera de la pista.

A todas las personas que me escuchaban hablar incesantemente de las tesis, gracias infinitas.

DEDICATORIAS

A mi mamá, Trini, siempre es mi rayito de luz en la oscuridad, cuando todo parece gris ella con su amor mejora todo.

A Carlo †, que, aunque no era mi papá de sangre, me apoyo como tal y siempre confió en mí, me hubiera gustado que vieras este logro.

A mis hermanos, aunque no lo demuestran siempre están ahí.

A Emmie, que, a pesar de los malos momentos, siempre me dio su apoyo incondicional, siempre me motivaba para seguir adelante, que encontraba una sonrisa dentro de mi nublado ser. Te amuu

A Zai †, aunque no podrás celebrar este logro, sé que donde estes, estarás feliz por mí, porque siempre confiabas en que podía.

A Fanni †, no me di cuenta de cuanto te podía extrañar amiga, y del apoyo que siempre tenía contigo.

A mis motores noni, papis, suavcito, momi, pupas y pachitas, siempre son la razón de seguir adelante.

CONTENIDO

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción.....	3
1.1 Circuito microbiano.....	3
1.2 Alimentación de protozoos.....	6
1.3. <i>Trichodina</i> como un ciliado	8
2. Justificación.....	14
3. Objetivos	15
3.1 Objetivo general	15
3.2 Objetivos particulares	15
4. Material y Métodos.....	16
4.1 Área de estudio	16
4.2 Recolección de muestras	18
4.3 Abundancia de microorganismos	18
4.4 Identificación de la especie de <i>Trichodina</i> sp.	19
4.5 Experimentos de depredación	20
4.6 Tasa de alimentación y tasa de crecimiento específica de crecimiento de tricodinas.....	22
4.7 Tratamiento de datos	23
5. Resultados	25
5.1 Variables fisicoquímicas	25
5.1.1 Temperatura.....	25

5.1.2 Oxígeno Disuelto (OD)	26
5.1.3 Radiación fotosintéticamente activa (PAR)	28
5.1.4 Clorofila <i>a</i>	28
5.2 Picoplancton procarionte autótrofo (APP)	29
5.3 Zooplancton y tricodínidos	30
5.4 Descripción morfológica de <i>Trichodina diaptomi</i> (Basson y Van As, 1991)	34
5.5 Experimento de depredación <i>in situ</i>	36
5.6 Tasa específica de crecimiento	45
5.7 Interacciones bióticas.....	46
5.7.1 Tricodinas – copépodo	46
5.7.2 Balance de depredación de picocianobacterias	48
6. Discusión	51
6.1 Temperatura	51
6.2 Oxígeno disuelto (OD)	51
6.3 Clorofila <i>a</i>	52
6.4 Picoplancton procarionte autótrofo (APP)	53
6.5 Zooplancton y tricodinas	54
6.6 Descripción morfológica de la especie <i>Trichodina diaptomi</i>	58
6.7 Balance del crecimiento y aporte de depredación de picocianobacterias por <i>Trichodina diaptomi</i>	64
7. Conclusiones	67
8. Literatura citada	69

Anexos de metodología	94
-----------------------------	----

1. Preparación de las picocianobacterias marcadas con fluorescencia (FLB)
2. Tinción de DAPI (ciliados)
3. Impregnación de protargol
4. Técnica de nitrato de plata “en seco” de Klein
5. Anexo de perfiles y tablas

Lista de figuras y tablas

Figuras

Figuras

1.	Esquema de la célula de <i>Trichodina</i> sp.	11
2.	Características del disco adhesivo de <i>Trichodina</i> sp.	12
3.	Lago La Preciosa.	17
4.	Esquema de la estructura del dentículo de <i>Trichodina</i> sp. y la construcción de los ejes X e Y como referencia para la descripción de los dentículos.	19
5.	Isolíneas de la temperatura en el lago La Preciosa	26
6.	Isolíneas del oxígeno disuelto OD en el lago La Preciosa	27
7.	Isolíneas de la PAR (radiación fotosintéticamente activa) en el lago La Preciosa.	28
8.	Isolíneas de clorofila a en el lago La Preciosa.	29
9.	Abundancia de picocianobacterias en el lago La Preciosa.	30
10.	Abundancia de <i>Trichodina diaptomi</i> e isolíneas de OD en la columna de agua del lago La Preciosa.	31
11.	Abundancia de <i>Trichodina diaptomi</i> (cél. mL ⁻¹); <i>Leptodiaptomus sicilis</i> y <i>Ceriodaphnia lacustris</i> (ind. L ⁻¹) y picocianobacterias APP (10 ⁴ cél. mL ⁻¹) en el lago La Preciosa.	32-33
12.	<i>Trichodina diaptomi</i> (impregnación con protargol).	34
13.	Diferentes enfoques de <i>Trichodina diaptomi</i> (impregnación de Klein).	35

14. Esquema de los denticulos de *Trichodina diaptomi*; hospedero 36
Leptodiaptomus sicilis (original).
15. *Trichodina diaptomi* con picocianobacterias en su interior: A) DAPI (cubo 37
A); B) autofluorescencia (cubo Y3); C) fluorescencia de las marcadas
(cubo I3); D) el cubo de triple combinación (microscopio de
epifluorescencia Leica DMLB)
16. Tasa de filtración F (nL cél. cél.⁻¹h⁻¹ de *T. diaptomi* durante el ciclo anual. 38
Mediana y el rango intercuartílico de la población; mediana entre los
ciliados activos.
17. Tasa de alimentación de *Trichodina diaptomi* U(cél. cél.⁻¹ h⁻¹) durante el 39
ciclo anual. Mediana y el rango intercuartílico de la población; mediana
de los ciliados activos.
18. Tasa de alimentación de *Trichodina diaptomi* expresada en carbono 40
orgánico U (pg cél.⁻¹h⁻¹) durante el ciclo anual. Mediana y el rango
intercuartílico de la población; mediana de los ciliados activos.
19. Correlación de la tasa de filtración F (nL cél.⁻¹h⁻¹) y la tasa de alimentación 42
en carbono orgánico U (C) (pg (C) cél.⁻¹h⁻¹) de *Trichodina diaptomi* con:
A Profundidad (m); **B** temperatura T (°C) y **C** oxígeno disuelto OD
(mg L⁻¹).
20. Correlación de la tasa de filtración F (nL cél.⁻¹h⁻¹) y la de alimentación 44
U (pg (C) cél.⁻¹h⁻¹) de *T. diaptomi* con APP: **A** diámetro equivalente a
esfera ESD (µm); **B** abundancia (cél. mL⁻¹), **C** biomasa (µg L⁻¹).
21. Tasa específica de crecimiento de *Trichodina diaptomi* calculada de su 45
volumen de célula y la temperatura por categorías de ESD (diámetro
equivalente a esfera, µm); distribución (%) de tallas de *T. diaptomi* (ESD)
22. *Trichodina diaptomi* (cél. mL⁻¹), *Leptodiaptomus sicilis*, *Ceriodaphnia* 46
lacustris (ind. L⁻¹) y APP (10⁴cél. mL⁻¹ y) durante el ciclo anual en el lago
La Preciosa.
23. *Trichodina diaptomi* sobre la superficie de copépodos. 47
A epifluorescencia (tinción DAPI, autofluorescencia de pigmentos
fotosintéticos); **B**, **C** contraste de fases.

24. Abundancia de *Trichodina diaptomi* (cél. mL⁻¹) en función a abundancia de *Leptodiaptomus sicilis* y *Ceriodaphnia lacustris* (ind. L⁻¹). 48
25. Comparación de denticulos de *Trichodina diaptomi*, que habitan sobre copéodos calanoides. 59

Tablas

1. Promedios de tasa de filtración F y tasa de alimentación U de *Trichodina diaptomi*. Los máximos F_{max} y U_{max} representan los promedios de las capas. 37
2. Coeficiente de correlación y regresión lineal entre las variables limnológicas y la abundancia y tasa de alimentación de *Trichodina diaptomi* 43
3. Depredación de picocianobacterias por *T. diaptomi* 49
4. Comparación de datos biométricos de *T. diaptomi*, obtenidas de diferentes especies de copéodos.

RESUMEN

Las tricodinas (Ciliophora; Trichodinidae) son ciliados considerados parásitos y/o ectobiontes de peces, hidras, anfibios y copépodos en la mayoría de la literatura publicada, sin embargo, no se ha resuelto la pregunta acerca de su supervivencia en el ambiente sin su hospedero, así como su alimentación y su comportamiento en la columna de agua. En la presente tesis se caracterizó taxonómicamente la población de tricodina en el lago La Preciosa, su ciclo anual y distribución en la columna del agua. Además, se realizaron experimentos para conocer su tasa de alimentación y filtración, y se exploraron las correlaciones que existen con los factores limnológicos y bióticos. Morfológica y morfométricamente se identificó a *Trichodina diaptomi* (Basson y Van As, 1991). Tomando en cuenta la abundancia de *T. diaptomi* junto con los copépodos *Leptodiaptomus sicilis* en la zona de clinas (oxiclina y termoclina), el contenido de sus vacuolas alimenticias, así como la tasa de alimentación por picocianobacterias, se concluye que *T. diaptomi* actúa como un epibionte de *L. sicilis*, con el cual accede a las zonas con las condiciones favorables para su alimentación. Aplicando el modelo de regresión lineal se encontró una correlación significativa entre la abundancia de *L. sicilis*, el hospedero y la de *T. diaptomi*, pero no se observó una correlación con el cladócero *Ceriodaphnia lacustris*. Se identificó a las picocianobacterias como una de las principales fuentes de alimentación de *T. diaptomi*. La tasa de alimentación de los ciliados activos por picocianobacterias está significativamente correlacionada con la temperatura de la capa de agua o bien con la estratificación de la columna de agua y la profundidad en la que se encuentra, aunque no se observó una correlación con el oxígeno disuelto.

Abstract

Almost all published literature considers trichodinid ciliates (Ciliophora; Trichodinidae) as parasites of fish, hydras, amphibia and copepods, and it only mentions their possible ectobiotic commensalism. The problem of the ciliate feeding behaviour and survival in the water column, leaving the host, has not yet been solved. In the present study we characterised taxonomically the lake La Preciosa (Puebla, Mexico) trichodina population, its annual cycle and distribution in the water column. Experimentally, we quantified its clearance and uptake rates. The results were correlated to limnological and biotic variables. According to morphology and morphometry, the present species is *Trichodina diaptomi* (Basson and Van As 1991); it is noteworthy to clarify that molecular methods have not been applied for the identification. Given the observed abundance of *T. diaptomi*, accompanying *Leptodiaptomus sicilis* in thermocline and oxycline layers, its feeding vacuole content, and the quantified uptake rates of picocyanobacteria suggests that the ciliate behaves as an epibiont of *L. sicilis*. On the other hand, it transports *T. diaptomi* to the feeding-favourable conditions. A significant correlation was found between the abundance of the copepod basibiont *L. sicilis* and *T. diaptomi*, while no relation was observed with the cladoceran *Ceriodaphnia lacustris*. We identify picocyanobacteria as one of the most important food sources of *T. diaptomi*. The feeding rate on picocyanobacteria of active ciliate was significantly correlated with the temperature of the water layer, i.e., related to water column stratification and the layer depth; no correlation was observed with dissolved oxygen concentration.

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos de mayor interés en limnología ha sido y sigue siendo el estudio de los factores bióticos y abióticos que regulan la dinámica y estructura de las comunidades naturales. Para la ecología de un sistema acuático, los microorganismos juegan un papel primordial.

Hasta el momento, los avances más significativos se han logrado en las regiones templadas, y se ha prestado poca atención a los sistemas acuáticos tropicales, aunque, numerosos países en desarrollo, a través de la limnología regional, mejoran el conocimiento de las aguas tropicales continentales (Lewis *et al.*, 2000; Sarmiento 2008). El patrón de estratificación es una de las características más representativas de los lagos tropicales, y es clave para entender la dinámica de las comunidades planctónicas a bajas latitudes (Talling y Lemoalle, 1999; Descy *et al.*, 2005; Sarmiento *et al.*, 2006, 2012).

1.1 Circuito microbiano

La importancia de la red trófica microbiana en lagos tropicales ha sido planteada en estudios anteriores (Hecky y Fee, 1981; Kilham y Kilham, 1990; Lewis, 1996). A partir de estos estudios fueron desarrolladas las primeras técnicas para el estudio de las comunidades microbianas y su metabolismo a finales de los años 1970s (Hobbie *et al.*, 1977).

Hasta principios de los años 70 se creía que el plancton tenía una estructura piramidal simple, siendo el fitoplancton consumido por el zooplancton, que a su vez proveía de una fuente de energía a peces y mamíferos, donde el zooplancton es primordial en la transferencia de energía a través de la cadena trófica. Sin embargo, nuevas ideas impulsaron una inquietud sobre la cadena trófica clásica por lo cual surgieron varias propuestas, como que los protistas heterótrofos eran más importantes que los copépodos en la remineralización del fósforo. Johanes (1964)

y Steele (1974) plantearon 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 alimentaria marina y Sorokin (1971, 1981) argumentó que los microorganismos desempeñaban un papel dinámico y central en las redes tróficas. Todas estas opiniones y la de varios especialistas se sintetizaron finalmente en el concepto de circuito microbiano, el cual hace más complejo el modelo de la cadena trófica convencional, ya que explica porque ese modelo no siempre funciona de manera simple, dando una explicación plausible a como se da el movimiento de energía y carbono hacia niveles tróficos superiores.

Definitivamente, la ubicación trófica de los microorganismos en los sistemas acuáticos se ha movido de la "cadena trófica" lineal hacia el circuito microbiano o bien a la red trófica microbiana en el que, el flujo de materia y energía puede recircular dentro de cada nivel de la red trófica (Azam *et al.*, 1983) antes de alcanzar el nivel trófico del zooplancton.

La red trófica microbiana puede ser representada en unidades funcionales, lo que evita cualquier necesidad de encontrar una definición taxonómica de los microorganismos y de la complejidad generada por su alta diversidad. Las dos principales unidades funcionales son el bacterioplancton (procariotas heterótrofos) y el fitoplancton, incluyendo al picoplancton autotrófico (APP), que corresponde mayoritariamente a las picocianobacterias (Sarmiento, 2012).

El bacterioplancton (bacterias y arqueas), el fitoplancton y el protozooplancton (nanoflagelados y ciliados, heterotróficos y mixotróficos) constituyen el "circuito microbiano", que es un elemento distintivo e importante de la red trófica en los ecosistemas acuáticos que afecta a los flujos de carbono y nutrientes (Pomeroy 1974; Azam *et al.*, 1983, Sherr y Sherr 1987; Sommer *et al.*, 2012).

El circuito microbiano funciona tanto como un mecanismo eficiente de remineralización para el carbono orgánico, el fósforo y el nitrógeno a formas inorgánicas, como un posible depósito de carbono orgánico. Una parte importante de la productividad secundaria, que es aportada por el bacterioplancton, fluye a

través de nanoflagelados y ciliados hacia el zooplancton (Camacho y Fernández-Valiente, 2005). Actualmente se acepta la idea de que el bacterioplancton no es necesariamente un eslabón importante para el metazooplancton, sino que representa un depósito de carbono fijado. En la mayoría de los casos, probablemente alguna fracción de la materia orgánica, derivada de las bacterias está disponible para el zooplancton (Sherr *et al.*, 1986; Gutiérrez y Torres 2002), pero en sistemas donde la producción primaria es baja, como en los lagos oligotróficos, la producción de bacterias puede ser importante para el zooplancton (Turley *et al.*, 2000; Sommer *et al.*, 2012; Straškrábová *et al.*, 2009).

Un grupo muy importante que participa en el proceso conocido como re-empaquetamiento trófico (Sherr y Sherr, 1988; Gifford, 1991), son los eucariotas unicelulares fagótrofos o mixótrofos denominados protozooplancton. Tienen un tamaño pequeño y una elevada tasa metabólica específica, por lo cual llevan a cabo una rápida transferencia de energía y reciclado de nutrientes (Fenchel, 1987; Laybourn-Parry, 1992, 1994). Debido a su potencial de crecimiento pueden aprovechar fluctuaciones rápidas en los niveles de recursos, y su tamaño les permite explotar pequeños parches de estos (Fenchel, 1987). Debido a su tamaño, las bacterias no son consumidas eficientemente por la mayoría del metazooplancton grande (Sanders y Wickham, 1993) pero sí por el nano y microzooplancton (2 a 20 y 20 a 200 μm , respectivamente) que abarca tanto el protozooplancton como a rotíferos, entre otros micrororganismos; éstos, a su vez, son alimento del metazooplancton grande e incluso de los peces pequeños (Fenchel, 1986b; Sherr y Sherr, 1987, 1988; Šimek *et al.*, 1995; Montagnes *et al.*, 2008; Sommer *et al.*, 2012). Así es como el nano y microzooplancton pueden convertir la materia orgánica disuelta en partículas de tamaño accesible para su consumo en niveles tróficos superiores, formando así un nivel intermedio importante en las redes tróficas acuáticas.

La contribución del protozooplancton de las comunidades planctónicas no era estudiada al fondo hasta los años 1980s (Gates, 1984; Sherr *et al.*, 1986, 1991; Šimek *et al.*, 1990; Weisse, 1991) y ocasionalmente en lagos tropicales oligotróficos

(Hecky y Kling, 1981; Sarmiento, 2012; Macek *et al.*, 2022). La participación de los protozoos en el circuito microbiano se ha demostrado mediante el cálculo de sus tasas de alimentación con bacterias marcadas con fluorescencia (Sherr *et al.*, 1987) lo que he reforzado la hipótesis de que los protozoos son organismos bacterívoros dominantes. En algunos artículos se discute sobre los protozoos y su utilización directa de la producción primaria como un eslabón trófico para los metazoos (Montagnes *et al.*, 2008; Sommer *et al.*, 2012 y Weisse y Montagnes, 2022). Además de los protozoos fagótrofos estrictamente heterótrofos existe una gama de organismos mixótrofos que combinan fagotrofía y fototrofía, proveniente de sus propios cloroplastos o los obtenidos de su presa, denominados cleptoplastos (Stoecker, 1991; Mitra *et al.*, 2016). La gran abundancia de fagótrofos en ambientes acuáticos, ya sea agua subterránea, biopelículas, estanques, lagos, el mar, o en otros innumerables ecotonos acuáticos, los hace fundamentales para la transferencia de materia y energía en sus respectivas redes alimentarias. Estos microorganismos eucariontes presentan una variedad de estrategias de alimentación. Esto les permite ingerir una amplia gama de tipos de presas, como el fitoplancton, bacterias y otros heterótrofos, incluyendo protistas, metazoos completos, y sus productos (Sherr y Sherr, 1997; Hansen y Calado, 1999). Por otro lado, el picoplancton representa la más importante fuente de carbono que puede ser utilizada por el protozooplancton de agua dulce (Sanders *et al.*, 1989; Weisse *et al.*, 1990; Nagata y Kirchman, 1991; Šimek *et al.*, 1995; Montagnes *et al.*, 2008).

1.2 Alimentación de protozoos

La intercepción directa y la filtración son los mecanismos más comunes de alimentación (Fenchel, 1986a). La intercepción directa implica el procesamiento individual de la presa, lo que permite la selección entre diferentes propiedades de esta, dando lugar a un comportamiento selectivo, lo cual implica la posibilidad para distinguir propiedades de la presa, y se enfoca principalmente en la forma y tamaño.

A pesar de que la forma y la proporción del tamaño de la presa y el depredador son características importantes en el proceso de alimentación (Fenchel, 1986a Posch *et al.*, 2001), en algunas investigaciones se ha considerado relevante la importancia

de otras características de la presa, por ejemplo, las propiedades de la célula que afectan el reconocimiento químico específico en las interacciones alimentarias y el comportamiento selectivo de protozoos que, por consecuencia afectan las dinámicas microbianas (Fenchel y Blackburn, 1999; Seymour *et al.*, 2010; Roberts *et al.*, 2011).

De acuerdo con el punto de vista de la selección por tamaño, los protozoos principalmente buscan en zonas donde potencialmente se reúnen las presas, y esto, probablemente en el ambiente acuático ocurre donde se desarrollan los gradientes físicos y químicos, que permiten el desarrollo de la heterogeneidad espacial. Particularmente para los ciliados esto se ha reportado en el gradiente de oxígeno disuelto que permite la separación del nicho de especies funcionalmente similares (Fenchel y Finlay, 2008).

El pico en la distribución de protozoos coincide con la presencia de una fuente adecuada de alimentos y en capas de agua como la oxiclina, la termoclina y el límite de anoxia, donde se llevan a cabo procesos como la descomposición de la producción primaria, la cual se lleva a cabo por bacterias fototróficas a muy bajas intensidades luminosas (Taylor y Haynen, 1987; Fenchel *et al.*, 1990; Laybourn-Parry *et al.*, 1990; Dolan y Coats, 1990; Peštová *et al.*, 2008; Bautista-Reyes y Macek, 2012; Sánchez-Medina *et al.*, 2016; Macek *et al.*, 2020), 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 óxica, mediada por la depredación efectuada por los distintos componentes del circuito microbiano hasta pasar por 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).

En ciliados y nanoflagelados heterótrofos se observa preferencia relativa por consumir picocianobacterias, comparado con las bacterias heterotróficas (Christoffersen, 1994; Pernthaler *et al.*, 1996), y los ciliados pueden satisfacer su requerimiento de carbono con una dieta exclusiva de picocianobacterias (Šimek *et*

al., 1996). Se deduce que éstos, controlan las variaciones del picoplancton autótrofo, se alimentan por medio de depredación, que es uno de los factores principales que controlan la abundancia, distribución por tamaños y formas del picoplancton en los sistemas acuáticos (Fenchel, 1986a, 1986b; Sherr y Sherr, 1987; Šimek *et al.*, 1999; Jürgens y Matz, 2002).

Tanto la distribución de protozooplancton como de sus presas se correlaciona con variables limnológicas, entre las cuales resalta el oxígeno disuelto (OD). Su concentración refleja procesos biológicos como la fotosíntesis oxigénica y la respiración. Lógicamente la dominancia de la fotosíntesis caracteriza a la zona eufótica de un lago, la cual es la zona superior que recibe radiación fotosintéticamente activa (PAR), necesaria para la producción primaria por parte del fitoplancton y 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 OD para la respiración, lo que caracteriza a la zona trofólítica (Lampert y Sommer, 2007). Entonces, los procesos biológicos de consumo o liberación de oxígeno pueden afectar la profundidad a la que se encuentra la oxiclina de un lago (Yoshimizu *et al.*, 2010).

Muchos protozoos son microaerófilos (prefieren ambientes con bajas concentraciones de OD, cercano a capas anóxicas), algunos se encuentran repetidamente en agua con condiciones de anoxia. Varios autores han aislado de hábitats anóxicos las especies estrictamente anaeróbicas (Esteban *et al.*, 1993a).

1.3 *Trichodina* como un ciliado

Los ciliados se caracterizan por la presencia de cilios originados en los cinetosomas, dimorfismo nuclear y un proceso sexual que llevan a cabo por conjugación (a excepción de algunos taxones). Se encuentran en una gran diversidad de microhábitats siendo cosmopolitas la mayoría de las especies. Sin embargo, el endemismo parece ser una característica de hasta un 30% de las especies (Foissner *et al.*, 1999; Lynn, 2008). Los ciliados son importantes consumidores de bacterias en los ambientes acuáticos, llegando a consumir casi toda su producción

diaria (Šimek *et al.*, 1995; Posch *et al.*, 2001) y forman una parte significativa de la biomasa total del protozooplancton (Massana y Pedrós-Alió, 1994; Yamada *et al.*, 1994).

Los ciliados epibiontes se observan en las superficies externas de los crustáceos planctónicos (cladóceros, copépodos, entre otros) junto con metazoos más grandes, como los rotíferos (p. ej. Morris, 1913; Ahlstrom, 1940; Shiel y Koste, 1985); los más frecuentemente observados son los peritricos sésiles (orden Sessilida), que poseen una escópula o una loriga para adherirse al hospedero. Otros epibiontes de la orden Mobilida, nadan libremente, pero poseen un disco adhesivo aboral, por el cual se adhieren a su hospedero (Kahl, 1933) entre sus hospederos crustáceos abundan los copépodos (familia Diaptomidae), pero pueden colonizar también a hidras. Se ha comprobado, que, bajo condiciones ambientales adecuadas, muchos de éstos se alimentan de bacterias, algas y partículas suspendidas en el agua, pero en grandes abundancias y condiciones ambientales como el incremento de temperatura, alto contenido orgánico, estos actúan como patógenos (Miranda *et al.*, 2012).

Por otro lado, entre los ciliados se encuentran algunos de los parásitos importantes que afectan a los peces y otros organismos acuáticos, estos son los más comunes tanto en condiciones naturales como en cultivos acuícolas. Una de las familias de ciliados que incluye una gran cantidad de especies parasíticas, es la familia Trichodinidae Claus, 1951, más frecuentemente descrita en peces y anfibios, causante de la enfermedad llamada tricodiniasis (Durborow, 2003), (Šrámek-Hušek, 1953). Típicamente, los tricodínidos se alojan en piel y branquias de vertebrados y se reportan como ectoparásitos (Wlasow *et al.*, 2003) o como endoparásitos, mientras en el ambiente natural se portan más bien como ectocomensales (Davis, 1947; Arthur y Margolis, 1984). Sin embargo, en la acuicultura se ha documentado, que pueden causar daños severos y mortalidad en cultivos de peces, sobre todo en juveniles y adultos (Basson y Van As, 1987). Su transmisión es directa, por lo que invaden al hospedero en poco tiempo, alimentándose también de células de desecho de este, en particular de las lesiones de otro origen (Foissner *et al.*, 1999);

causan estrés, reducen su capacidad competitiva y en ocasiones causan su muerte (Obiekezie y Ekanen, 1995). Cuando esto sucede las tricodinas abandonan al hospedero después de 8 a 10 horas. La infestación por tricodínidos normalmente ocurre en intensidades variables, ya que depende directamente de las condiciones ecológicas y del hospedero (Özer, 2003).

Las observaciones en agua dulce confirman la presencia frecuente de tricodinas libres en muestras procesadas de plancton (Foissner *et al.*, 1992, 1999), pero en las observaciones en vivo se documentó un deterioro gradual del ciliado (hinchamiento de la célula) cuando no está en contacto con su hospedero (Šrámek-Hušek, 1953). Las tricodinas las podemos encontrar tanto en anfibios, peces, como en otros hospederos vectores tanto de agua dulce como de ambientes marinos (Basson y Van As, 1991; Herróz, 1999).

Desde el punto de vista taxonómico, los tricodínidos tienen una larga historia (Aescht, 2001). Ehrenberg estableció el género *Trichodina* el año 1830 sin embargo, la primera especie fue descrita por O.F. Müller como *Cyclidium pediculus* en el año 1773 (hoy *Trichodina pediculus* Ehrenberg, 1831). El ciliado puede colonizar además de peces y anfibios también hidras y esponjas de agua dulce, al igual que *Trichodina domerguei* (Wallengren, 1897) (Foissner *et al.* 1992, 1999), esta especie fue originalmente asignada al género *Cyclochaeta*, Jackson 1875. Según su descripción poseía cirros en lugar de cilios simples, sin embargo, esa observación fue muy subjetiva, porque la formación de tales mechones de cilios es temporal en los tricodínidos y su aparente detección depende del fijador utilizado (Šrámek-Hušek, 1953). *T. domerguei* f. *megamicronucleata* Dogiel, 1940 se ha publicado relacionada a diatómidos (Dogiel, 1940; Lom, 1960), pero Šrámek-Hušek (1953) no conoció el artículo y publicó este ectobionte como *Trichodina domerguei* f. *diaptomi*.

La taxonomía de los tricodínidos era confusa por la gran variedad de caracteres morfológicos utilizadas para su identificación, también por la falsa idea de tener alta especificidad hacia sus huéspedes (Según Aescht, 2001, los géneros actuales son: *Acyclochaeta*, *Anhymenia*, *Cyclochaeta*, *Cyclocyrrha*, *Nummulella*, *Paravauchomia*,

Poljanskina, *Torquatina*). El principal artículo para la clasificación morfológica de tricodínidos de hoy se basa en la tinción de nitrato de plata en seco (Klein), publicada por Lom (1958).

El tamaño de los tricodínidos puede variar de 20 a 100 μm de diámetro (Basson y Van As, 1987). La característica que diferencia a las especies de la familia Trichodinidae de otras familias de ciliados es la morfología de los dentículos en el disco adhesivo y la longitud de los cilios adorales espirales. Así mismo, las cuchillas muestran diferentes formas y tamaños en el mismo disco denticular y la curva de los rayos forman un ángulo (Basson y Van As, 1989; Hu, 2011) (Figs. 1 y 2).

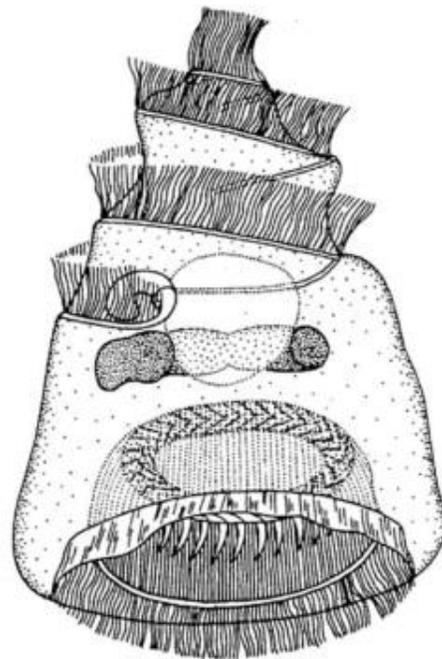


Figura1. Esquema de la célula de *Trichodina* sp. (Lom y Dyková 1992).

Las tricodinas tienen cuerpo en forma de copa, cubierto por una membrana delgada llamada periciclo. En la zona adoral se encuentran los cilios, usados en la alimentación, en el lado opuesto se ubican las estructuras con características taxonómicas importantes del género, como el disco adhesivo; este disco se apoya en un anillo esquelético intracelular de dentículos de interconexión; el número, la forma y dimensiones de los dentículos se utilizan en la identificación taxonómica (Lom, 1958; Van As y Basson, 1989). La forma de los dentículos es una

característica distintiva importante y está compuesto de cuchillas, parte central y rayos (Basson y Van As, 1989).

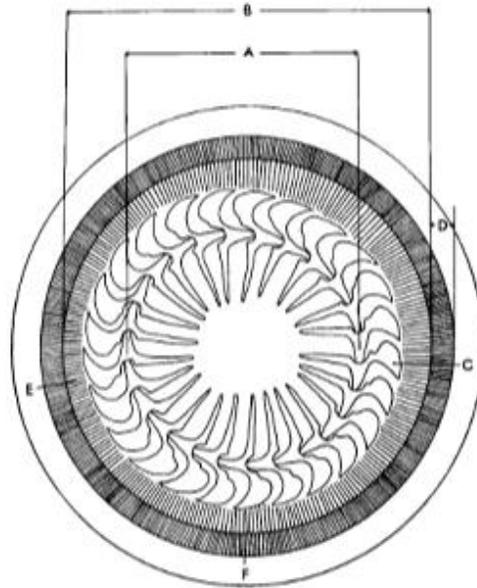


Figura 2. Características del disco adhesivo de *Trichodina*. **A:** Diámetro del anillo denticular; **B:** Diámetro del disco adhesivo; **C:** Dentículo; **D:** Ancho de la membrana del borde; **E:** Estrías radiales; **F:** Membrana del borde (modificado de Wellborn, 1967).

La reproducción es por fisión binaria, pero bajo ciertas condiciones se ha observado la conjugación (Basson y Van As, 1987).

Šrámek-Hušek (1953) fue el primero, que propuso una separación taxonómica de las tricodinas que colonizan copépodos, a pesar de que estaba convencido del excesivo número de especies, cuya existencia se apoyaba más que nada en la especie de su hospedero entre los cordados.

No se ha definido la posible sinonimia entre las especies encontradas en vertebrados, Lom (1960) estableció, que *T. domerguei* f. *megamicronucleata* y *T. domerguei* f. *latispina* Dogiel, 1940 no presentan rasgos suficientemente diferentes para su separación, los cuales pueden ser debido a la forma en la que interactúa con el hospedero y propuso eliminar el nombre *T. domerguei* f. *megamicronucleata*,, tampoco aceptó el nombre *Trichodina domerguei* f. *diaptomi*, ya que su investigación se publicó primero que la del autor que establecía tal nombre,

finalmente *T. domerguei* f. *latispina* Dogiel, 1940 fue nombrada *Trichodina acuta* Lom, 1961 (en México revisado en Aguilar-Aguilar e Islas-Ortega, 2015, e Islas-Ortega *et al.* 2020).

Sin embargo, Foissner (1999) reconoció como típicos ectobiontes de copépodos a *T. domerguei* f. *megamicronucleata* y como su sinónimo a *T. domerguei diaptomus*. Por otro lado, se justifica el nombre *Trichodina diaptomi* (Šrámek-Hušek, 1953) (West *et al.* 2016). Finalmente es válida la hipótesis de sinonimia entre *T. diaptomi* y *T. acuta* Wang *et al.* (2020).

En la taxonomía aceptada por la Sociedad Internacional de los Protistólogos (ISOP por sus siglas en inglés), el esquema taxonómico de género *Trichodina* es el siguiente (Adl *et al.*, 2019):

- Alveolata Cavalier Smith, 1991
- Ciliophora Doflein, 1901 *emend.*
- Postciliodesmatophora Gerassimova y Seravin, 1976
- CONTHREEP Lynn en Adl *et al.*, 2012.
- Oligohymenophorea de Puytorac *et al.*, 1974
- Peritrichia Stein, 1859
- Mobilida Kahl, 1933
- Trichodinidae Claus, 1874
- *Trichodina* Ehrenberg, 1830

2. JUSTIFICACIÓN

Los perítricos del orden Mobilida se reportan frecuentemente de los cuerpos de agua, incluyendo a los tricodinidos (*Trichodina* spp.), pero muchas veces sin una correcta identificación. En su mayoría, *Trichodina* sp. se conoce en la literatura como un ectoparásito (en ocasiones endoparásito) o epibionte (sobre peces, hidras, copépodos, entre otros).

Generalmente, los estudios de tricodinas en ambientes naturales se concentran en su aparente vida parasítica, sin resolver el problema de la supervivencia en el ambiente sin sus hospederos. El mecanismo de adherencia de *Trichodina* sp., además de los “dientes” típicos del género, daña las estructuras superficiales de algunos organismos, ocasionando lesiones, aunque algunos autores relacionan tricodinas únicamente con animales en malas condiciones (lesionados o en déficit de oxígeno).

La investigación propuesta en esta tesis llena un espacio vacío, aportando el conocimiento de ciencia básica sobre el comportamiento de tricodinas en el ambiente:

A la fecha, se desconoce la tasa de alimentación de las tricodinas así como su supervivencia o la posibilidad de crecer sin necesidad de fijarse sobre un hospedero.

Tomando en cuenta los datos obtenidos anteriormente del lago La Preciosa, acerca de la distribución de tricodinas en la columna de agua, con relación al oxígeno se plantea este escenario:

Las tricodinas se encuentra dentro o por debajo de la oxiclina, acompañando a su hospedero (copépodos planctónicos) a las capas en las cuales no penetran los peces, los cuales son depredadores de este.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Analizar la actividad de las tricodinas en el lago La Preciosa, Puebla, para inferir sus hábitos como ciliados libres o simbioses obligados, a través de la evidencia de su alimentación en las distintas capas del lago.

3.2 Objetivos particulares

- Identificar taxonómicamente los ciliados tricodínidos encontrados en la columna del agua del lago La Preciosa.
- Evaluar la abundancia de tricodínidos en la columna del agua, en particular en la zona hipóxica/anóxica.
- Correlacionar la distribución de tricodínidos con variables limnológicas y/o con abundancia de zooplancton en la columna.
- Evaluar la tasa de alimentación de tricodinas y la posibilidad de su crecimiento por alimentación vía filtración de picocianobacterias.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

La Preciosa, también conocido como Las Minas (Fig. 3), en el estado de Puebla, México, es uno de los seis lagos tipo *maar* o axalapascos (del náhuatl “ollas de arena con agua”) que se encuentran en la Cuenca Oriental (Reyes, 1979; Gasca, 1981, Armienta *et al.*, 2008).

El lago La Preciosa se localiza a 4 km al sureste del lago cráter Alchichica y muy cerca del lago cráter Quechulac. Presenta una forma irregular, sus bordes sobresalen muy poco de la llanura; todo el contorno del lago está formado de los materiales cineríticos arrojados. Aunque un estribo bajo de la Sierra de Techachalco casi llega a los bordes del lago, el material acumulado impide ver las pizarras y calizas, así como las rocas intrusitas que componen dicha sierra (Ordóñez, 1905).

Ocupa el segundo lugar entre los axalapascos en cuanto a superficie con 0.78 km² y un volumen de 1.8×10^7 m³. Presenta una forma aproximadamente triangular, una longitud máxima de 1,344 m y una profundidad media de 20.72 m (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983). El clima de la zona es variable y está influido notablemente por la altitud, la exposición de los vientos secos y la sombra orográfica que producen los macizos montañosos (Ramírez y Novelo, 1984).

Estas montañas detienen los vientos húmedos provenientes del Golfo de México, provocando el establecimiento de un clima tipo semiárido tropical (lluvias en verano) dentro de la cuenca (García, 1988; Vilaclara *et al.*, 1993) con una temperatura media anual de 12 a 16°C y una precipitación total anual de 400 a 800 mm (García, 1988; Arriaga *et al.*, 1988).

El lago La Preciosa se encuentra entre las coordenadas 19° 22'N y 97° 23'W a una altitud promedio de 2330 msnm (Ordóñez, 1905; Armienta *et al.*, 2008). Se alimenta principalmente de agua subterránea, infiltrada del manto freático, a través del suelo permeable de la zona (Álvarez, 1950; Gasca, 1981). La salinidad es de 1.3 a 1.4 g L⁻¹. Presenta un pH predominantemente alcalino (8.7), por lo que se considera un lago

alcalino, atalashalino (de origen de sales no marino), su concentración de cloruro es mayor que la de carbonato y sulfato (Vilaclara *et al.*, 1993; Arredondo, 2002).

Es un lago oligotrófico con una concentración promedio de clorofila *a* (Chl *a*) en la columna de agua $<4 \mu\text{g L}^{-1}$ y una concentración media anual aproximada de $2 \mu\text{g L}^{-1}$ agua (Arredondo- Figueroa *et al.*, 1983; Arredondo- Figueroa, 2002).



Figura 3. Lago la Preciosa (INEGI, 2023).

La composición de los microorganismos del lago La Preciosa ha sido estudiada por varios autores (fitoplancton y zooplancton- Martínez-Chávez, 2010: bacterias y picocianobacterias- González-Flores, 2017). Recientemente se han estudiado las rutas del carbono, utilizando el método de isótopos estables (Havas *et al.* 2023 a, b), evaluando la importancia de los procesos de fotosíntesis oxigénica, anoxigénica y de respiración.

4.2 Recolección de las muestras

Las muestras se tomaron mensualmente a cinco profundidades, regularmente desde marzo de 2014 hasta febrero de 2015. Sin embargo, en dos muestreos prospectivos (octubre y noviembre 2013) se analizó la abundancia y la actividad depredadora de tricodinas únicamente en las muestras de la termoclina y la oxiclina.

Antes del muestreo se tomaron los perfiles de las variables físicas y químicas en toda la columna de agua, utilizando los perfiladores DS4/SVR4, Hydrolab®, USA (temperatura, oxígeno disuelto), LI-COR 1400, USA (luz fotosintéticamente activa PAR) y ECO Triplet, Wet-Lab, USA (clorofila *a*). Se seleccionaron las siguientes zonas (durante la estratificación o mezcla respectivamente): (1) epilimnion o 8 m, (2) fondo de epilimnion o 16 m, (3) metalimnion o 24 m, (4) límite de anoxia (OD <0.2 mg L⁻¹) o 32 m (durante mezcla), (5) por arriba del fondo.

Las muestras recolectadas para el conteo directo de microorganismos se tomaron con una botella IHE, República Checa (1.6 L); las muestras de zooplancton se obtuvieron con una trampa para plancton Schindler-Patalas (12 L) con un tamiz de 61 µm (las muestras prospectivas se obtuvieron con la botella IHE).

La fijación de las muestras se realizó con formaldehído (al 2%) en botellas de PET (para el zooplancton) y en botellas color ámbar de 60 mL (para conteo de bacterias, incluyendo cianobacterias). Para la impregnación cuantitativa de Protargol, las muestras (120 a 160 mL) se fijaron al 7% con la solución de Bouin concentrada (Lee *et al.*, 1985; Montagnes y Lynn, 1993; Sherr y Sherr, 1993).

4.3 Abundancia de microorganismos

Para cuantificar las presas de *Tricodina*, es decir, picoplancton autotrófico APP (mayoritariamente las picocianobacterias): las células fueron concentradas sobre membranas de policarbonato (tamaño de poro 0.2 µm; Millipore, Irlanda), montadas en aceite de inmersión (Olympus, Japón) y observadas con el microscopio de epifluorescencia Leica DMLB (Alemania) equipado con el objetivo de inmersión

APO 100×. Se utilizaron los cubos de filtros Y3 (excitación verde y luz de observación naranja, específico para ficobilinas) e I3 (excitación azul / cercana a ultravioleta y luz de observación roja de clorofilas). Para cuantificar las células se tomaron de 10 a 20 imágenes con la cámara Power Shot S45 (Canon, Japón) conectada a una computadora Sony-Vaio, y se seleccionaron campos al azar en el filtro. Por muestra se contaron por lo menos 300 células.

El contenido de carbono orgánico de las picocianobacterias se calculó utilizando los valores del contenido en una célula promedio, evaluada en el mes de muestreo (González-Flores, 2017), o interpolando valores de los muestreos cercanos.

Para llevar a cabo un conteo de tricodínidos y de zooplancton se realizó la tinción con DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol) (Porter y Feig, 1980) sobre filtros de membrana de policarbonato (tamaño de poro 2 µm, Poretics, Alemania) teñidos con negro de clorazol (Sigma). Los organismos se observaron utilizando el cubo de filtro A (excitación ultravioleta con observación en azul, específico para ADN) y los objetivos 10×, 20× o 40×. Se contó toda la superficie de los filtros haciendo tres repeticiones.

Para el conteo adicional e identificación preliminar de *Trichodina* sp. se aplicó la impregnación de protargol (proteinato de plata) cuantitativa (véase al apéndice) conocida como QPS (Montagnes y Lynn, 1993; Skibbe, 1994).

4.4 Identificación de la especie de *Trichodina* sp.

Para llevar a cabo la identificación de la especie de tricodínido se realizó la técnica de impregnación de plata “en seco” de Klein (Foissner, 2014). Utilizando las herramientas del programa Image-Pro Express (USA) se llevaron a cabo medidas de las estructuras morfométricas en las imágenes: diámetro del anillo denticular, disco adhesivo, número de dentículos, estriaciones radiales, ancho de membrana y dimensiones del dentículo (longitud, rayo, parte central, span y cuchilla; Fig. 4). De las mismas imágenes se derivó el esquema de los dentículos. Así también se observó la forma del macronúcleo (Basson y van As, 1989), además de su observación en la tinción de DAPI (Porter y Feig, 1980).

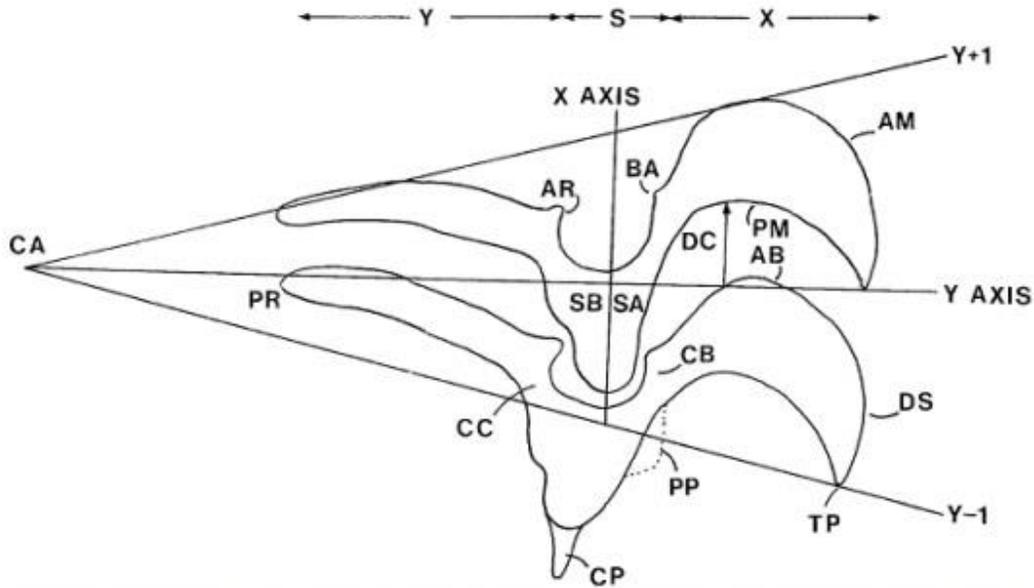


Figura 4. Esquema de la estructura del denticulo de *Trichodina* sp. y la construcción de los ejes X e Y como referencia para la descripción de los denticulos. **AB.** Ápice de la cuchilla. **AM.** margen anterior de la cuchilla. **AR.** Apófisis del rayo. **BA.** Apófisis de la cuchilla. **CA.** Centro del disco adhesivo. **CB.** Sección que conecta a la cuchilla con la parte central. **CC.** Sección que conecta la parte central con el rayo. **CP.** Parte cónica central. **DC.** Parte más profunda de curva. **DS.** Superficie distal de la cuchilla. **PM.** Margen posterior de la cuchilla. **PP.** Proyección posterior. **PR.** Punto del rayo. **S.** Parte central. **SA.** Sección de la parte central por encima del eje X. **SB.** Sección de la parte debajo del eje X. **TP.** Punto tangente. **X.** Cuchilla. **Y.** Rayo (tomado de Xu, 1999 b).

4.5 Experimentos de depredación

Para llevar a cabo los experimentos de depredación, la posible presa se marcó con fluorescencia, utilizando el método de Sherr y Sherr (1987) de FLB (*Fluorescently Labeled Bacteria*). Las cianobacterias *Synechococcus* sp. con un tamaño de célula similar al de las picocianobacterias del lago La Preciosa, se cultivaron en el medio BG11 (Rippka *et al.*, 1979). Posteriormente se cosecharon por centrifugación ($10,000 \times g$ por 10 min). El paquete bacteriano se suspendió en 10 mL de una solución de Na_2HPO_4 0.05 mol l^{-1} en 0.85% NaCl (pH 9), se adicionaron 2 mg de 5-(4,6-dichlorotriazin-2-yl)-aminofluoresceína (DTAF; Sigma Chemical Co, USA) y se incubó en un baño maría a 60°C por 2 h. La incubación fue seguida por 3 lavados con agua filtrada de Alchichica (poro de $0.2 \mu\text{m}$; pH 9), entre los cuales se centrifugaban las alícuotas. El producto final (pelet) se resuspendió en una solución de pirofosfato tetrasódico 0.02 mol l^{-1} ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$) en NaCl 0.85%. Alícuotas de

bacterias teñidas se congelaron a -18°C en viales de plástico (Eppendorf) para ser utilizadas posteriormente para medir las tasas de eliminación en campo en concentraciones finales de 1%-10% de la concentración de las picocianobacterias totales.

Los experimentos de depredación *in situ* se realizaron generalmente cada dos meses, durante el muestreo. Las muestras obtenidas de la trampa para plancton (Schindler-Patalas) se colocaron en botellas de 1.2 L y se aforaron con agua de la misma profundidad en la que fue tomada la muestra. Durante el periodo con una baja abundancia de zooplancton, se combinaron dos muestras de la misma profundidad.

Para la incubación se llenaron las botellas oscuras de DBO. La cantidad de la presa marcada FLB fue calculada para constituir 10% de APP presente y las muestras se incubaron por duplicado 5 y 10 min. Aunque observamos fluctuaciones de APP no esperadas, FLB no rebasó el 20% de APP *in situ*. Al concluir el periodo de incubación, la muestra fue fijada con formaldehído al 2% (previamente se ha confirmado, que el fijador seleccionado no rompe las células de tricodinas y conserva mejor la fluorescencia de las picocianobacterias ingeridas, a diferencia de las muestras fijadas con Lugol, recomendado por Sherr y Sherr (1993). Las muestras adicionales se fijaron con solución de Bouin (al 7%) para posteriormente realizar la impregnación con protargol (véase el apéndice).

En el laboratorio, las FLB ingeridas se cuantificaron en las preparaciones teñidas con DAPI como se ha descrito anteriormente. Los ciliados se localizaron por la fluorescencia de su macronúcleo (cubo A) y FLB se contaron utilizando el cubo I3 por su fluorescencia verde manzana. Con las repeticiones, se contabilizaron todas las células sobre el filtro de membrana.

4.6 Tasa de alimentación y tasa de crecimiento específica de tricodinas

La tasa de filtración F ($nl\text{ cél.}^{-1} h^{-1}$) (1) y la tasa de alimentación para una célula de picocianobacteria U ($cél. cél.^{-1} h^{-1}$) (2) se calcularon según Sherr y Sherr (1993):

$$F = \frac{n_{FLB}}{N_{FLB} \times t} \quad (1)$$

$$U = F \times N \quad (2)$$

Donde n_{FLB} (cél. cél.⁻¹) es el número de picocianobacterias marcadas (FLB) en un ciliado, N_{FLB} (cél. nl⁻¹) es la concentración de FLB en el experimento, t (h) tiempo de incubación y N (cél. nl⁻¹) es la abundancia de picocianobacterias en el experimento.

Para la estimación de la tasa específica de crecimiento de *Trichodina* y su tiempo de generación se utilizó el modelo de Müller y Geller, 1993 (3, 4, 5)

$$\ln \mu_{max} = 1.52 \ln t - 0.27 \ln V - 1.44 \quad (3)$$

$$\mu_{max} = e^{\ln \mu_{max}} \quad (4)$$

$$T = \frac{\ln 2}{\mu_{max}} \quad (5)$$

Donde μ_{max} (d⁻¹) es la tasa específica de crecimiento, t (°C) la temperatura, V (μm³) el volumen del ciliado en vivo y T (d) el tiempo de generación.

La biomasa de *T. diaptomi* se estimó utilizando mediciones de largo y ancho de las células (generalmente iguales – equivalentes a diámetro) medidas en las imágenes provenientes de preparaciones de protargol (QPS); se utilizaron las imágenes de todos los muestreos. La forma de la célula se aproximó con el modelo de cilindro (6) o cilindro elíptico en caso de células deformadas (7); su altura se calculó como el equivalente a una tercera parte del diámetro (Foissner *et al.*, 1999):

$$V = \pi \left(\frac{d}{2}\right)^2 \times \frac{d}{3} \quad (6)$$

Donde V (μm³) es el volumen de la célula (cilindro) y d (μm) su diámetro,

o bien

$$V = \pi \frac{a}{2} \times \frac{b}{2} \times \frac{\sqrt{ab}}{3} \quad (7)$$

Donde V (μm^3) es volumen de la célula (cilindro elíptico), a (μm) y b (μm) su largo y ancho.

Para convertir el volumen basado en mediciones en QPS a volumen en vivo (8) se utilizó una constante de 0.4 (Jerome *et al.*, 1993):

$$V_{vivo} = \frac{V_{QPS}}{0.4} \quad (8)$$

El contenido de carbón orgánico de las células del ciliado se estimó utilizando el modelo alométrico (9) de Menden-Deuer y Lessard (2000):

$$C_{cili} = 0.216 \times V_{vivo}^{0.939} \quad (9)$$

4.7 Tratamiento de datos

Todos los datos se ordenaron utilizando el software de Microsoft Excel, el cual se utilizó para graficar la estratificación de datos ambientales y biológicos. Para graficar isolíneas se utilizó programa Golden Software Surfer 6 aplicando el método de triangulación.

Se utilizó el programa estadístico Graph Pad Prism 10 (EEUU). Aunque se intentaron diferentes pruebas estadísticas incluyendo las no lineales, en caso de que resultara una correlación significativa, la regresión lineal simple fue la indicada para graficar la relación.

En el caso de los volúmenes de los microorganismos (tanto de las tricodinas como de las picocianobacterias) se utilizó el diámetro esférico equivalente (10) (revisado en Sailley y Buitenhuis, 2014; Sailey y Klaas, 2014)

$$ESD = \sqrt[3]{\frac{6V}{\pi}} \quad (9)$$

Donde ESD (μm) es diámetro esférico equivalente y V (μm^3) volumen de la célula.

Por otro lado, las tasas de depredación por *Trichodina diaptomi*, no presentaban una distribución normal-gaussiana, como puede suceder en el caso de poblaciones de otras especies (Šimek *et al.*, 2000). El número de ciliados que no presentaron

ninguna ingestión de FLB fue variable y en ocasiones alto, lo cual contrastaba con la actividad de algunos, lo que puede reflejar el daño producido al ciliado al desprenderse de su hospedero-vector (Šrámek-Hušek, 1953). En literatura no existe un método objetivo para resolver este problema.

Fue necesario aplicar otro tamiz de los datos: Además de utilizar el promedio y/o mediana de todos los valores obtenidos, se utilizaron también los valores restringidos de la parte de población activa en el experimento; no se tomaron en cuenta las células con <2 FLB ingeridas, ya que se consideraron como un probable error en el conteo. En las gráficas se presenta la mediana de las tasas de toda la población analizada con su rango intercuartílico y mediana de las tasas de los ciliados activos. El tratamiento mencionado no se acepta para la evaluación del balance de depredación de la presa en el ambiente (Šimek *et al.*, 2000), sin embargo, puede servir para el característico y peculiar comportamiento de tricodinas el cual consiste en la posible inactividad depredadora después del desprendimiento de su hospedero (copépodos).

5. RESULTADOS

5.1 Variables fisicoquímicas

De los muestreos que se llevaron a cabo mensualmente desde octubre de 2013 hasta febrero de 2015, en cada muestreo se estimaron las variables fisicoquímicas del lago La Preciosa con la finalidad de conocer los gradientes de temperatura, oxígeno disuelto, radiación fotosintéticamente activa (PAR) y clorofila *a*.

Tanto la termoclina como la oxiclina se ubicaban a profundidades casi constantes durante los meses de muestreos en los que se realizó el experimento de depredación. La mezcla del lago fue evidente en el mes de febrero, y en el mes de agosto se pudo observar la estratificación plena del lago

5.1.1 Temperatura

La temperatura en la columna de agua (Fig. 5) en el mes de octubre de 2013 tuvo un descenso aproximadamente a los 18 m de profundidad (termoclina), en el epilimnion la temperatura registrada fue de 19.7°C y de 15.4°C en el hipolimnion. En noviembre de 2013 la diferencia fue de dos grados entre el epilimnion (17°C) y el hipolimnion (15°C), se presentó una termoclina a los 16 m (Fig. 4).

En el año 2014 en los meses de marzo y abril se observó la estratificación temprana, donde la temperatura registrada fue constante, de 18.8 °C en el epilimnion, mostrando la termoclina a los 16.4 m y se mantuvo constante en 14.6°C en el hipolimnion, por lo cual en este mes se observó el inicio de la estratificación.

Para junio de 2014 la temperatura del epilimnion se registró en 20°C, y en el fondo 14.7°C, la termoclina fue evidente a partir de los 10 m de profundidad.

La estratificación bien establecida se observó en los meses de agosto y septiembre, los registros de temperatura fueron muy parecidos; mostraron un registro de 19°C en epilimnion y 15°C en hipolimnion, con una termoclina a partir de los 16 m de profundidad. En el metalimnion, el rango de temperatura fue de 18°C a 15°C, el

límite superior de la termoclina fue a los 16 m aproximadamente, con un límite inferior aproximado de 20 m.

Durante la estratificación tardía del lago, la temperatura se mantuvo constante hasta los 22 m (18°C), donde se encontró la termoclina, a partir de aquí la temperatura disminuyó a 15°C aproximadamente, manteniéndose así hasta el fondo, esto en el mes de octubre. Para el mes de noviembre el decremento de temperatura se observó a una profundidad de 28 m. El límite superior de la termoclina se localizó a los 22 m y el inferior a una profundidad alrededor de 30 m.

Para febrero de 2015 se observó el lago mezclado, por lo cual la temperatura se mantuvo constante (15°C) prácticamente hasta el fondo (40 m).

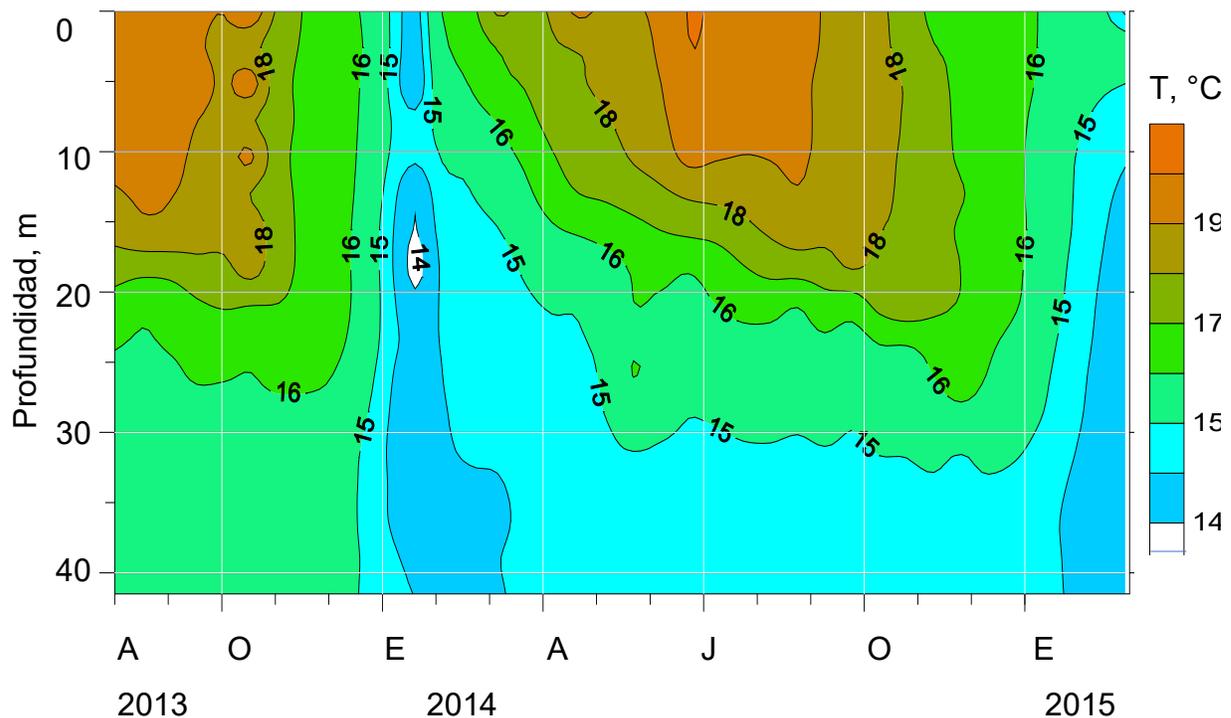


Figura 5. Isolinneas de temperatura en el lago La Preciosa.

5.1.2 Oxígeno Disuelto (OD)

El OD en el lago La Preciosa (Fig. 6) en octubre del año 2013 el OD, en el epilimnion fue de 7.0 mg L⁻¹, en el metalimnion la concentración máxima fue de 5.2 mg L⁻¹, la oxclina se presentó a partir de los 16 m, el decremento de oxígeno fue visible a

partir de los 20 m de profundidad, la anoxia se presentó hacia el hipolimnion del lago. En noviembre del mismo año el OD se mantuvo en 6.4 mg L^{-1} desde el epilimnion hasta los 25 m donde se presentó la oxiclina, para posteriormente pasar a la anoxia a los 28 m de profundidad (Fig. 5).

En la estratificación temprana del lago, el epilimnion presentó una concentración de OD de 7.3 mg L^{-1} , hasta aproximadamente los 11 m donde se observó un decremento (oxiclina), el metalimnion presentó una concentración máxima de oxígeno de 7.2 mg L^{-1} , la anoxia se presenta en el hipolimnion del lago.

En la estratificación bien establecida (agosto) la concentración en el epilimnion fue de un poco más de 6 mg L^{-1} , en ambos casos, la oxiclina se presentó a los 14 m, el metalimnion presentó una concentración máxima de OD de 6.3 mg L^{-1} y la zona de anoxia comenzó aproximadamente a los 18 m de profundidad (hipolimnion).

Durante la estratificación tardía, la concentración de OD se mantuvo en poco más de 6 mg L^{-1} , en el epilimnion hasta los a los 21 m, donde se presentó la oxiclina, hasta llegar a la anoxia, que se registró alrededor de los 22 m de profundidad.

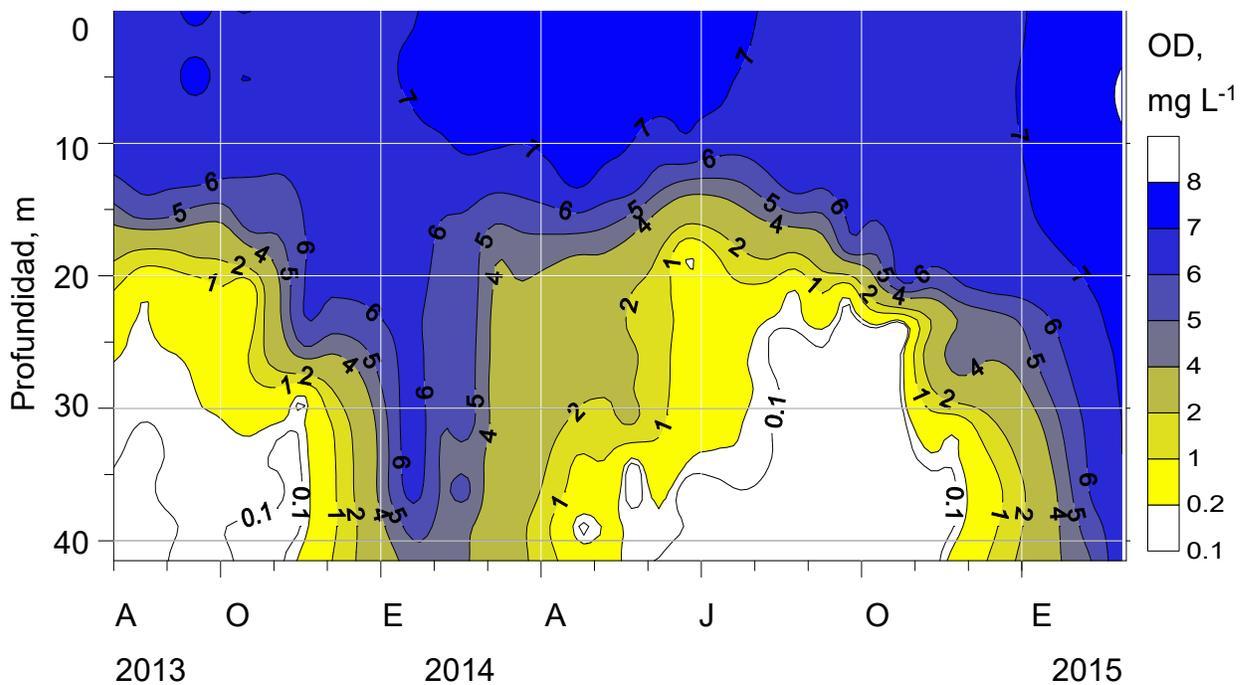


Figura 6. Isolíneas de oxígeno disuelto OD en el lago La Preciosa.

5.1.3 Radiación fotosintéticamente activa (PAR)

Para la radiación fotosintéticamente activa se observaron diferencias entre los meses de muestreo (Fig. 7). Durante el periodo de mezcla la PAR penetraba a profundidades menores, que durante la estratificación (el 1% de PAR se observaba alrededor de 15 m). Durante la estratificación de lago, 1% de PAR se ubicaba a una profundidad entre 18 y 25 m.

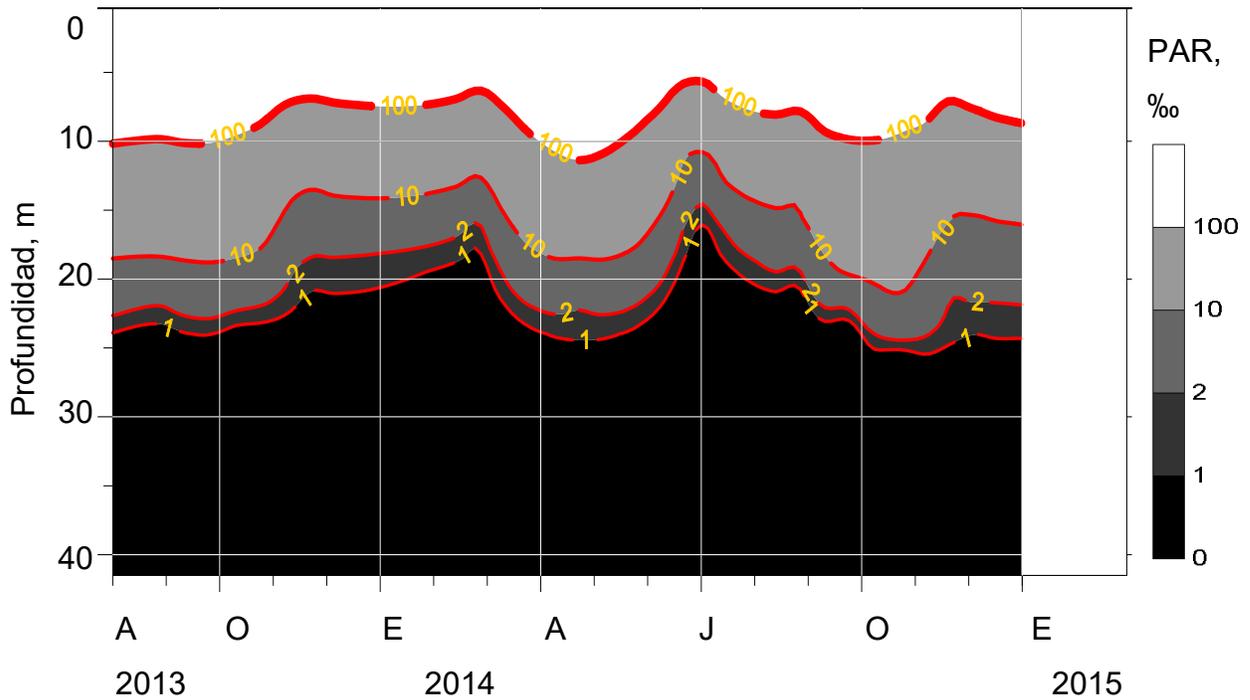


Figura 7. Isolíneas de la PAR (radiación fotosintéticamente activa) en el lago La Preciosa.

5.1.4 Clorofila a

Los picos de clorofila a (Fig. 8) reflejaron la posición de la termoclina y la oxiclina durante el periodo de estratificación, donde la mayor concentración se encontró en el piso de metalimnion, y disminuyó en el hipolimnion del lago, lo cual se denomina máximo profundo de clorofila por sus siglas en inglés “DCM” (*Deep chlorophyll maximum*). En el periodo de mezcla la concentración de Chl a se mantuvo constante a lo largo de la columna de agua. El máximo de Chl a se encontró durante la estratificación plena del lago.

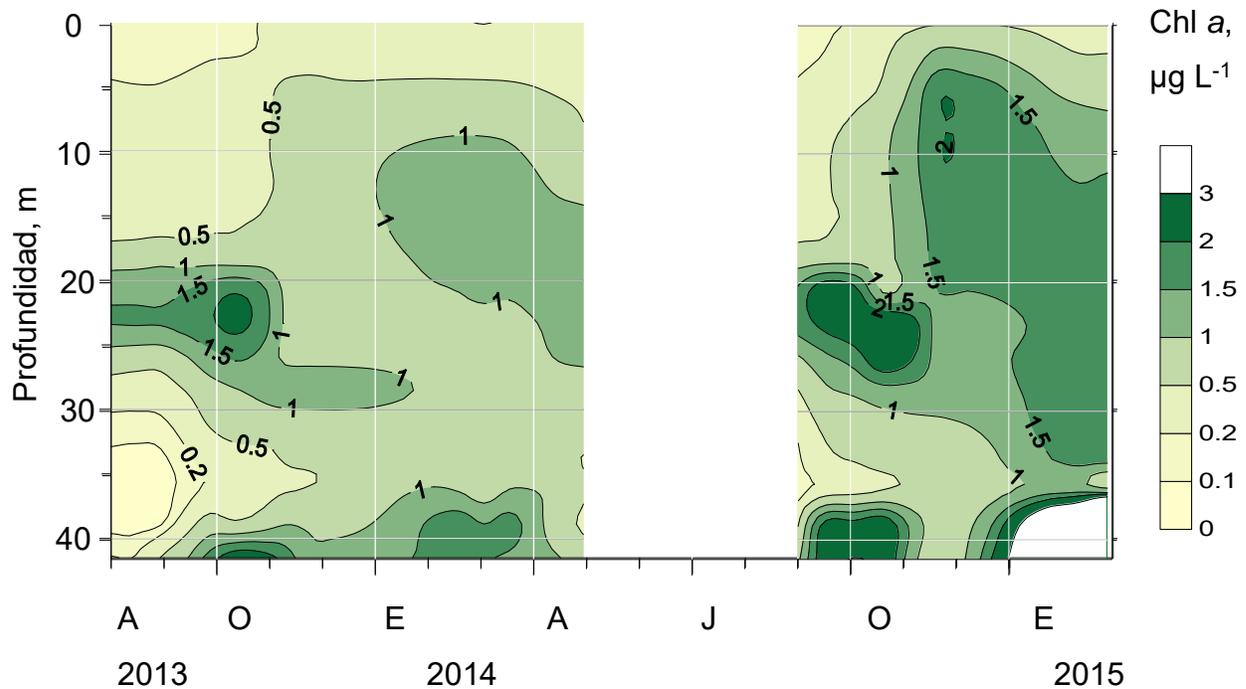


Figura 8. Isolíneas de clorofila a en el lago La Preciosa.

5.2 Picoplancton procarionte autotrófico (APP)

La abundancia de APP (Fig. 9) osciló entre 1.24×10^4 cél. mL^{-1} y 9.06×10^5 cél. mL^{-1} , encontrando generalmente una mayor abundancia en la zona del epilimnion. En la zona del hipolimnion fluctuó de 1.10 a 8.85×10^5 cél. mL^{-1} , durante la mezcla, la abundancia promedio fue de 3.35×10^5 cél. mL^{-1} , se registró un máximo en la superficie que disminuyó hacia la zona profunda del lago. El máximo fue de 7.57×10^5 cél. mL^{-1} a los 8 m de profundidad. Las abundancias durante este período oscilaron entre 1.07 y 7.57×10^5 cél. mL^{-1} .

Durante la estratificación temprana se registraron picos máximos de abundancia de APP en el epilimnion y el metalimnion presentándose una disminución de la abundancia notoria hacia el hipolimnion. En este período el máximo valor de abundancia registrado fue de 9.06×10^5 cél. mL^{-1} que correspondió con el mes de abril a la profundidad de 8 m

Para la estratificación bien establecida se presentó un comportamiento decreciente en la abundancia de APP de un promedio de 1.12×10^5 cél. mL^{-1} .

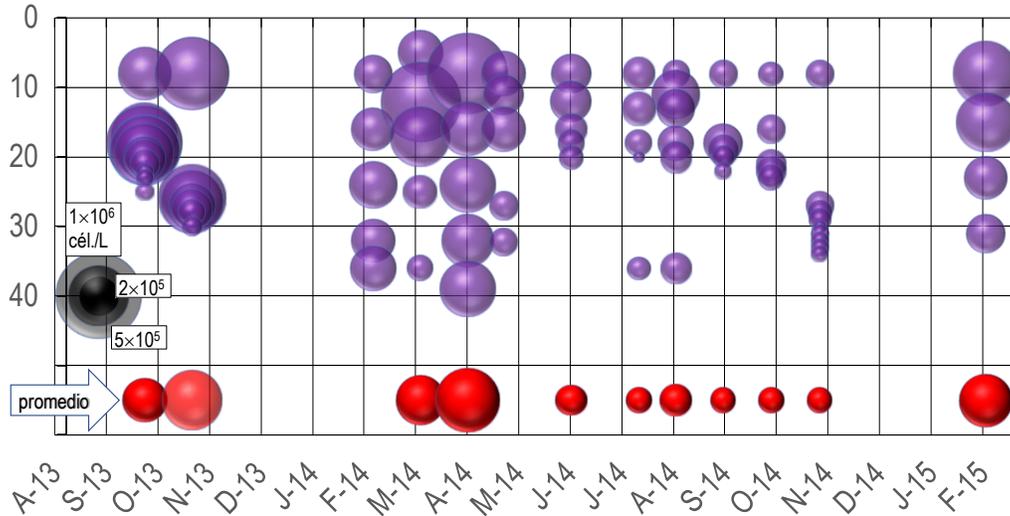


Figura 9. Abundancia de picocianobacterias en el lago La Preciosa.

5.3 Zooplancton y tricodínidos

Se realizó un conteo de los copépodos *Leptodiaptomus cf. sicilis* (Barrera *et al.*, 2015), de los cladóceros *Ceriodaphnia lacustris* (Martínez-Chávez, 2010) y de los ciliados de la especie *Trichodina*, para realizar una comparación entre la abundancia de las tres especies de organismos.

La mayor abundancia de tricodinas. se observó durante el muestreo prospectivo en las muestras puntuales de la termoclina/oxiclina (hasta >1000 cél. L⁻¹). En las muestras tomadas con Schindler-Patalas, el máximo se registró en la estratificación temprana (meses de marzo y abril), y disminuyó notablemente a partir de agosto (estratificación plena). Se observó que la mayor abundancia de tricodinas se presentó en el muestro de marzo a una profundidad de 15 m lo cual coincidió con la termoclina y la oxiclina (Fig. 10) y, por el contrario, en los muestreos de octubre y noviembre se presentó la menor abundancia.

Leptodiaptomus sicilis

Leptodiaptomus sicilis presentó la mayor abundancia en la estratificación temprana (>200 ind. L⁻¹), en el mes de marzo, a una profundidad de 16 m aproximadamente, en la cual se encontró la oxiclina y la termoclina. De igual manera que en el caso de

tricodinas la abundancia de estos copépodos es notablemente menos durante los meses de octubre y noviembre, donde los conteos mostraron resultados de menos de 20 ind. L⁻¹.

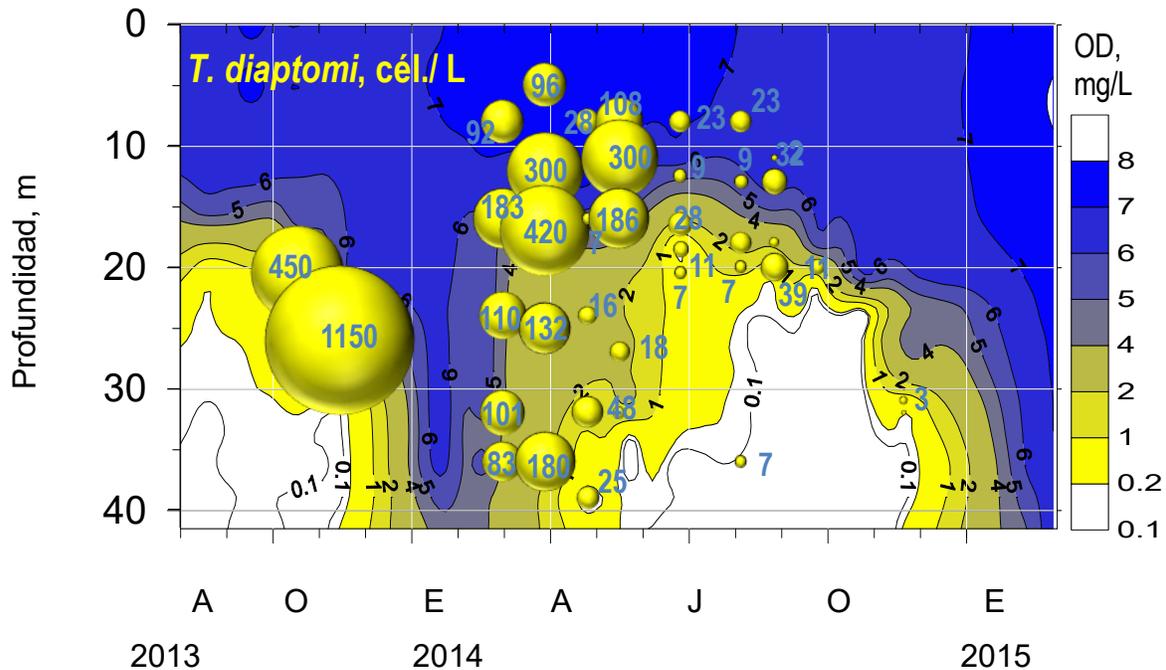


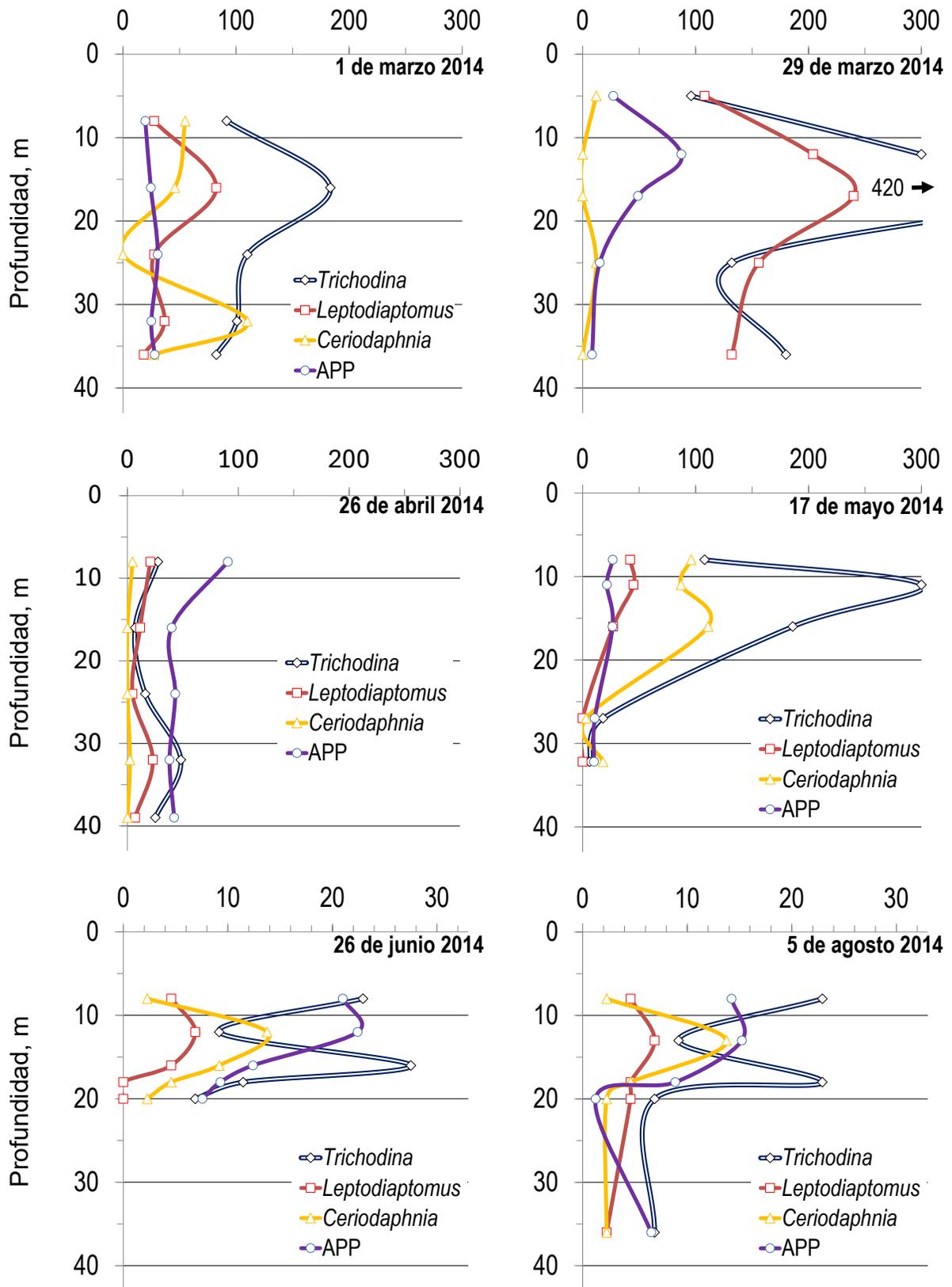
Figura 10. Abundancia de *Trichodina diaptomi* e isóneas de OD en la columna de agua del lago La Preciosa.

Ceriodaphnia lacustris

A diferencia de los conteos obtenidos de tricodinas y de *Leptodiaptomus*, la abundancia de *Ceriodaphnia* fue mayor a 32 m de profundidad, muy por debajo de la termoclina y oxiclina, de igual manera, fue en la estratificación temprana, en el mes de marzo donde se encontró el máximo (> 100 ind. L⁻¹) y se vio disminuida en la estratificación tardía, donde fueron contadas menos de 10 ind. L⁻¹ (Fig. 11).

En el caso de octubre y noviembre, aunque se llevó a cabo un muestreo y conteo similar al de los otros meses la cantidad de zooplancton encontrada fue mínima (ocho copépodos, tres ceriodafnias, y no se encontraron tricodinas), aunque no hubo una variación notable en los factores fisicoquímicos.

Abundancia, ind. L⁻¹



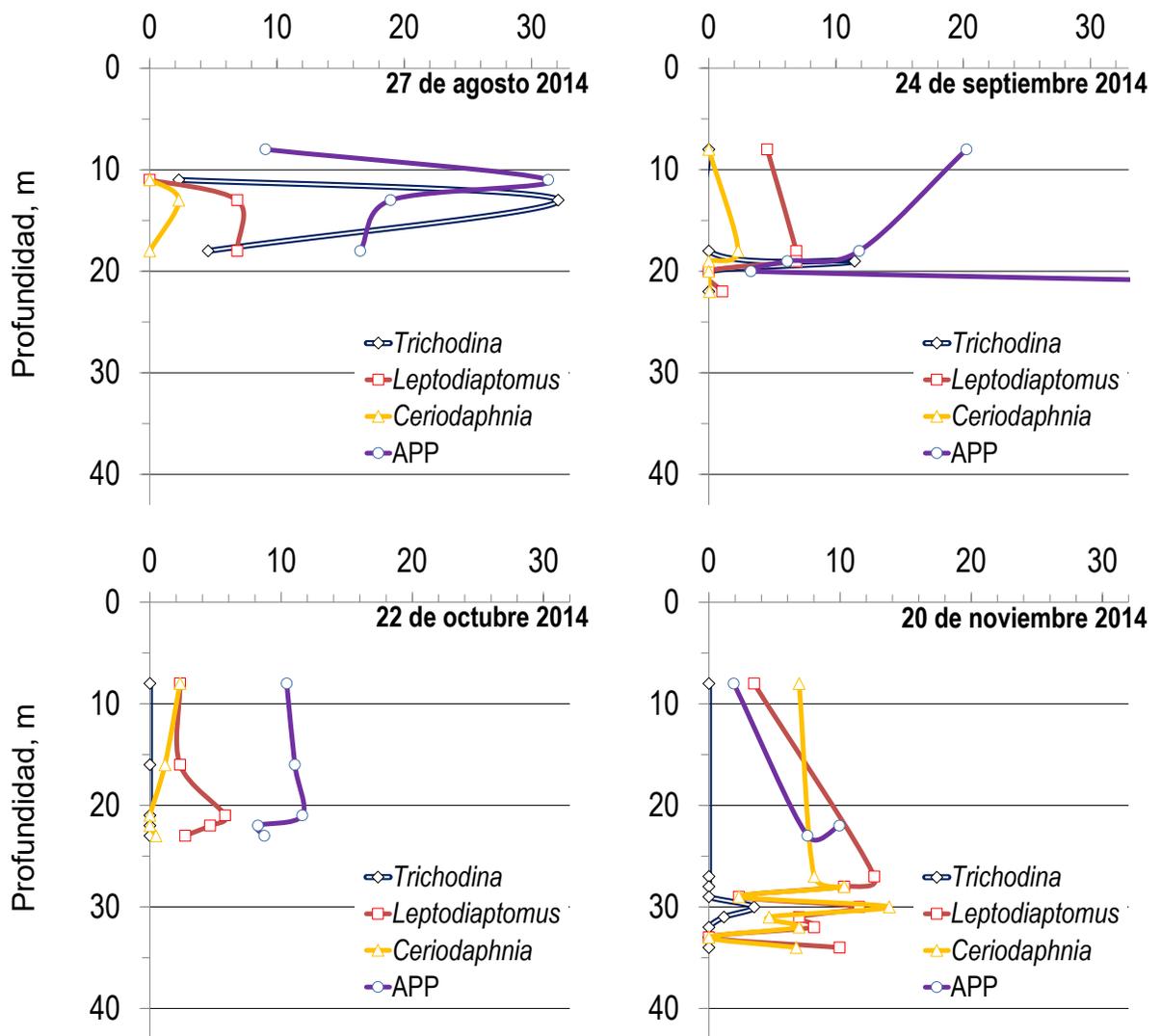


Figura 11. Abundancia de *Trichodina diaptomi* (cél. mL⁻¹), *Leptodiatomus sicilis* y *Ceriodaphnia lacustris* (ind. L⁻¹) y picocyanobacterias APP (10⁴cél. mL⁻¹) en el lago La Preciosa.

5.4 Descripción morfológica de *Trichodina diaptomi* (Basson y Van As, 1991)

Utilizando las técnicas de impregnación de plata específicas para ciliados QPS (Fig. 12) y Klein (Fig. 13), las tricodinas encontradas en las muestras del lago La Preciosa se identificaron como única especie *Trichodina diaptomi* (Šrámek-Hušek, 1953; Dogiel, 1940) de acuerdo con el criterio de Basson y van As (1991).

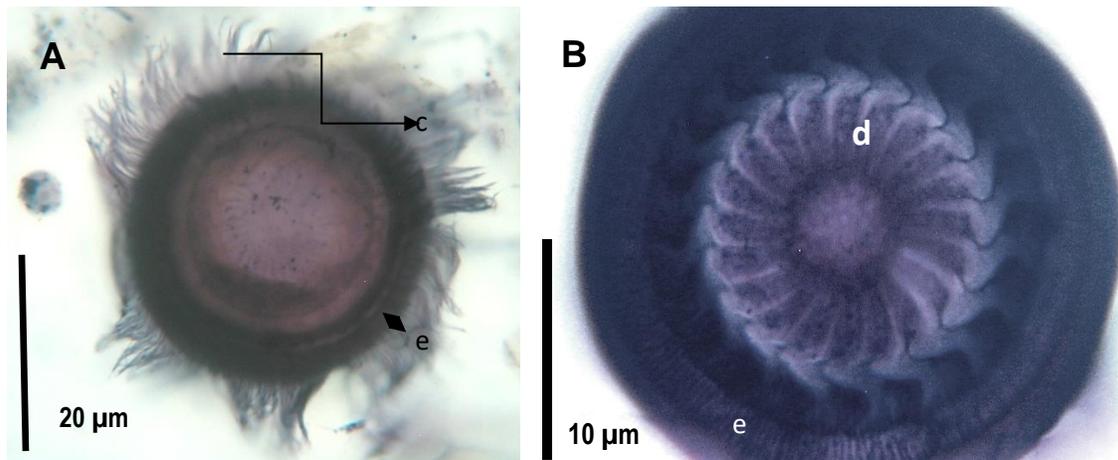


Figura 12. *Trichodina diaptomi* (impregnación con protargol). **Ac** Cilios; **Ae** Estriaciones radiales; **Bd** Dentículos; **Be** Estriaciones radiales.

Trichodina diaptomi es un tricodínido de tamaño mediano, cuerpo aplanado, presenta un macronúcleo en forma de C, con dentículos amplios y juntos con poco espacio entre sí, con forma de hoz con una cuchilla muy desarrollada y rayo con punta afilada y redondeada, la parte central de la célula no es condensada (Fig. 13).

Los dentículos están apretados, con pequeños espacios entre ellos, hojas fuertemente desarrolladas, ocupando gran parte de los ejes Y. La superficie distal de la hoja redondeada, extendiéndose casi por completo hacia eje Y-1 y encajando en el siguiente dentículo. Conexión de los rayos bien desarrollada, rayos fuertemente desarrollados con puntas redondeadas, en su mayoría paralelos al eje Y, sin tocar círculo central, apófisis radial presente (Fig. 14).

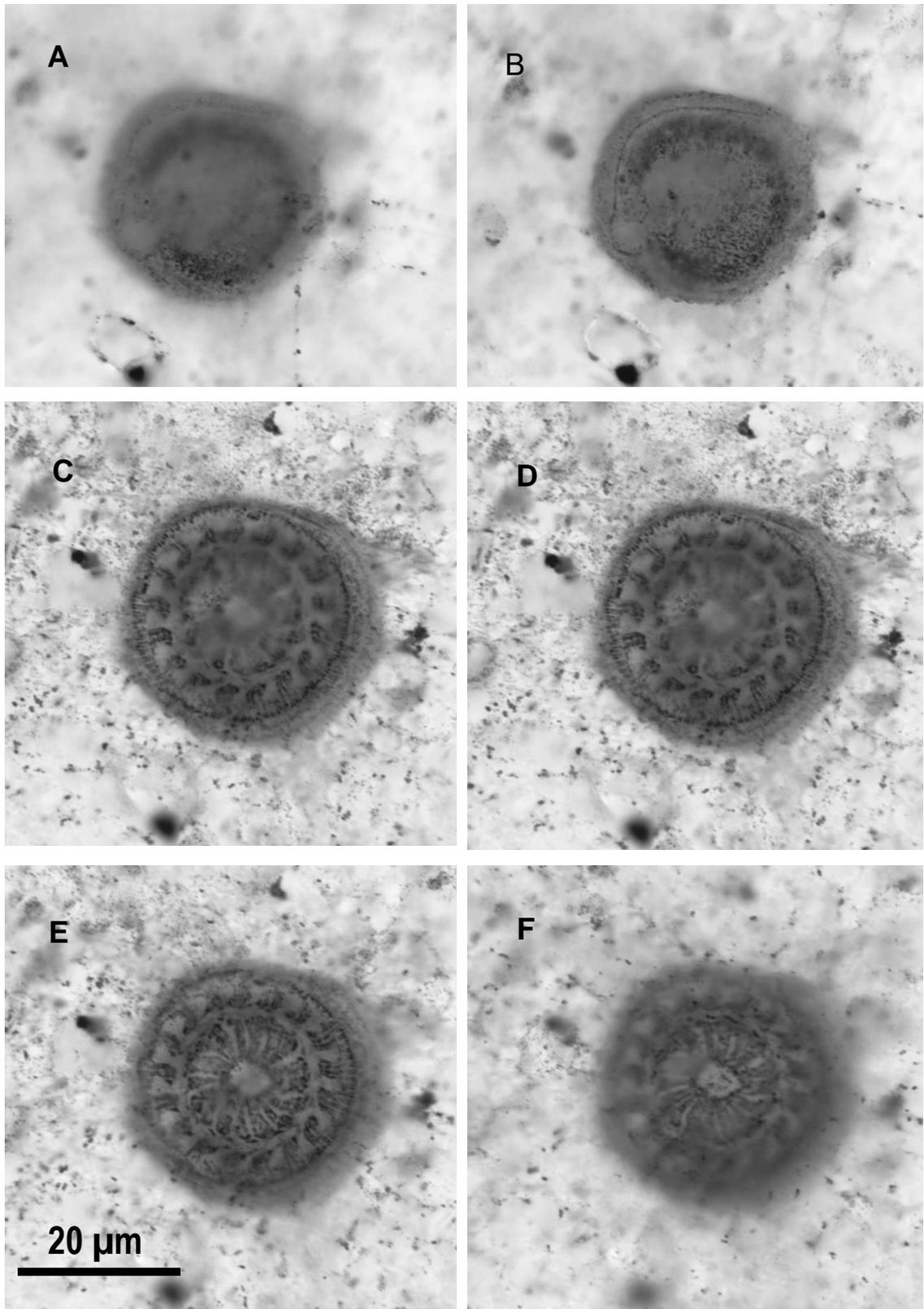


Figura 13. Diferentes enfoques de *Trichodina diaptomi* (impregnación de Klein).

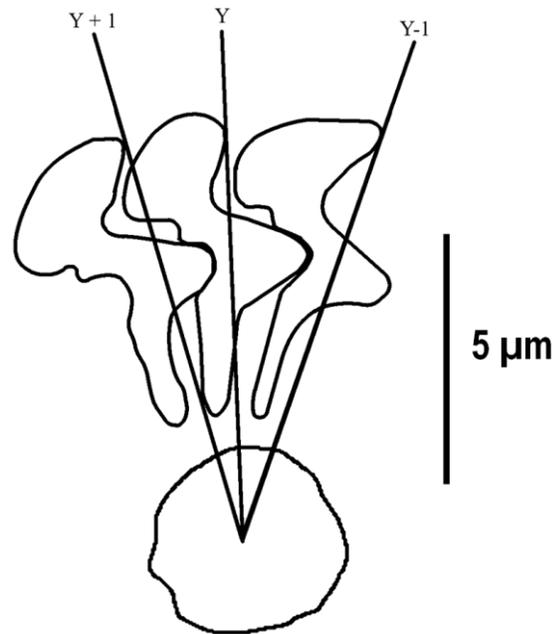


Figura14. Esquema de los dentículos de *Trichodina diaptomi*, hospedero *Leptodiaptomus sicilis* (original)

5.5 Experimento de depredación *in situ*

Al realizar los conteos de picocianobacterias marcadas ingeridas se observó que los ciliados siempre contuvieron bacterias durante el experimento de depredación (Fig. 15), resultando así los promedios de la tasa de alimentación máxima (U_{max}) entre 1300 y 2000 $\text{cél.} \cdot \text{cél.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (Tabla 1). Para los meses de octubre y noviembre, no se encontraron ciliados en el experimento de depredación. En febrero de 2014 se llevó a cabo nuevamente el experimento de depredación, pero la cantidad de ciliados encontrados fue mínima y estos no presentaban bacterias ingeridas.

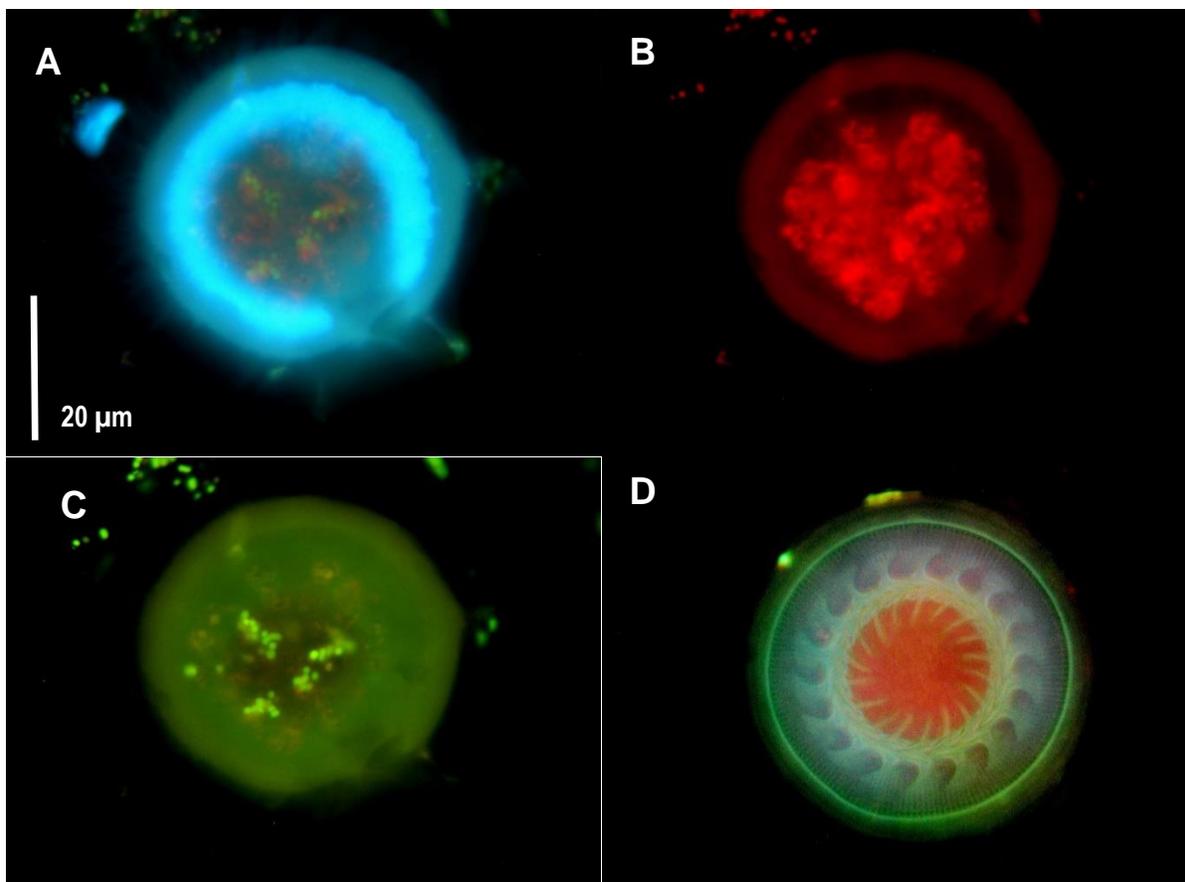


Figura 15. Epifluorescencia de *Trichodina diaptomi* con picocianobacterias en sus vacuolas: **A** DAPI (cubo A); **B** autofluorescencia (cubo Y3); **C** fluorescencia de las marcadas (cubo I3); **D** estructuras del ciliado (cubo de triple combinación; microscopio Leica DMLB)

Tabla 1. Promedios de tasa de filtración F y tasa de alimentación U de *Trichodina diaptomi*. Los máximos F_{\max} y U_{\max} representan los promedios de las capas (*la profundidad única).

	F	U	profundidad	F_{\max}	U_{\max}
Fecha	nL cél. ⁻¹ h ⁻¹	cél. cél. ⁻¹ h ⁻¹	m	nL cél. ⁻¹ h ⁻¹	cél. cél. ⁻¹ h ⁻¹
17/10/2013*	1757	472	20*	1757	472
14/11/2013*	1408	782	27*	1408	782
01/03/2014	1547	338	36	4156	1326
26/04/2014	442	540	8	744	1365
29/06/2014	1726	1483	8	2185	2004
27/08/2014	3548	1051	20	7557	1782
24/09/2014	1517	338	20	6425	1432

La mediana de las tasas de filtración y de alimentación en la columna del agua a lo largo del año se pueden observar en las gráficas (Figs. 16, 17). Desde octubre de 2013 hasta junio de 2014, la mediana de las tasas de filtración por muestreo se ubicó a $>10^3$ nL cél. $^{-1}$ h $^{-1}$ con valores máximos de células activas >2000 nL cél. $^{-1}$ h $^{-1}$ en mayo y julio. Sin embargo, desde el mes de mayo aumentó el número de las células inactivas. En septiembre, la mediana de la tasa de filtración ya se ubicó en cero. Por otro lado, la tasa de filtración de las células activas disminuyó, aunque aumentó un poco en septiembre. Para los meses de octubre y noviembre, no se encontraron ciliados en el experimento de depredación. En febrero de 2015 se llevó a cabo nuevamente el experimento de depredación, pero la cantidad de ciliados encontrados fue mínima y estos no presentaban bacterias ingeridas (no incluido en las gráficas).

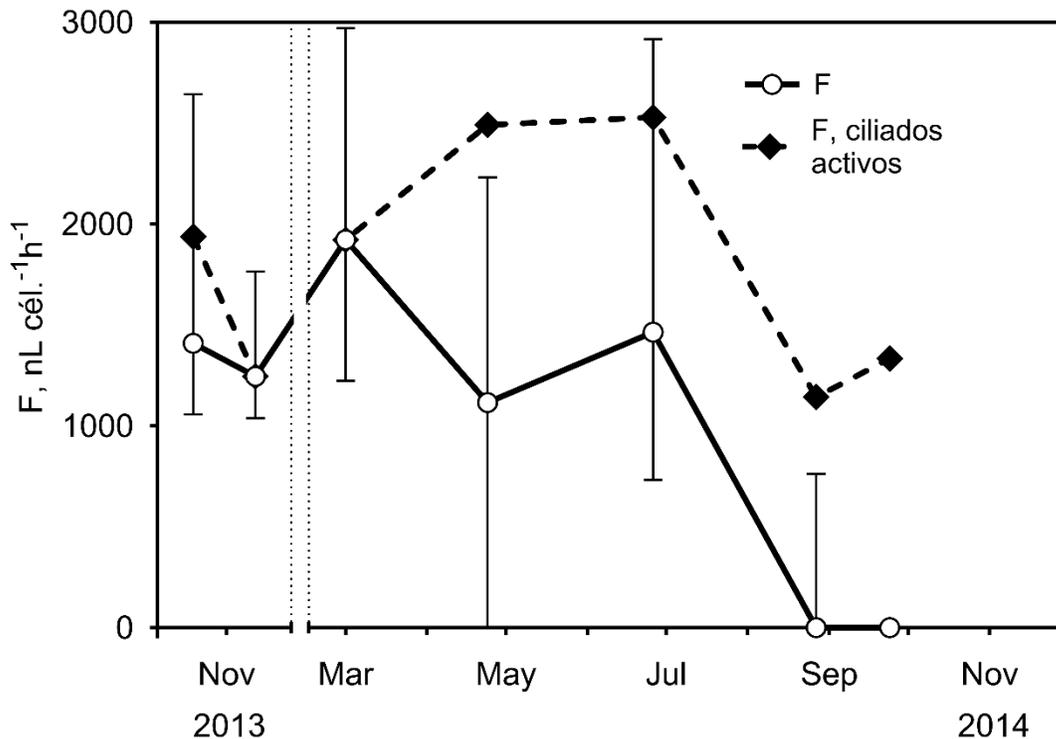


Figura 16. Tasa de filtración F (nL cél. cél. $^{-1}$ h $^{-1}$ de *T. diaptomi* durante el ciclo anual. Mediana y el rango intercuartílico de la población; mediana entre los ciliados activos en ingestión.

Se evaluó la tasa de alimentación de las tricodinas, estimando la ingestión de células de picocianobacterias por unidad de tiempo, basándose en la abundancia de presa (Fig. 17). Los valores más altos se observaron en el mes de noviembre con casi 100% de las tricodinas activas, sin embargo, el mayor valor de alimentación dentro de la población activa se observó en abril (700 y 1500 $\text{cél. cél.}^{-1} \text{h}^{-1}$, respectivamente). En los siguientes muestreos, la actividad depredadora disminuyó y desde septiembre la mediana de la alimentación en la población fue de cero.

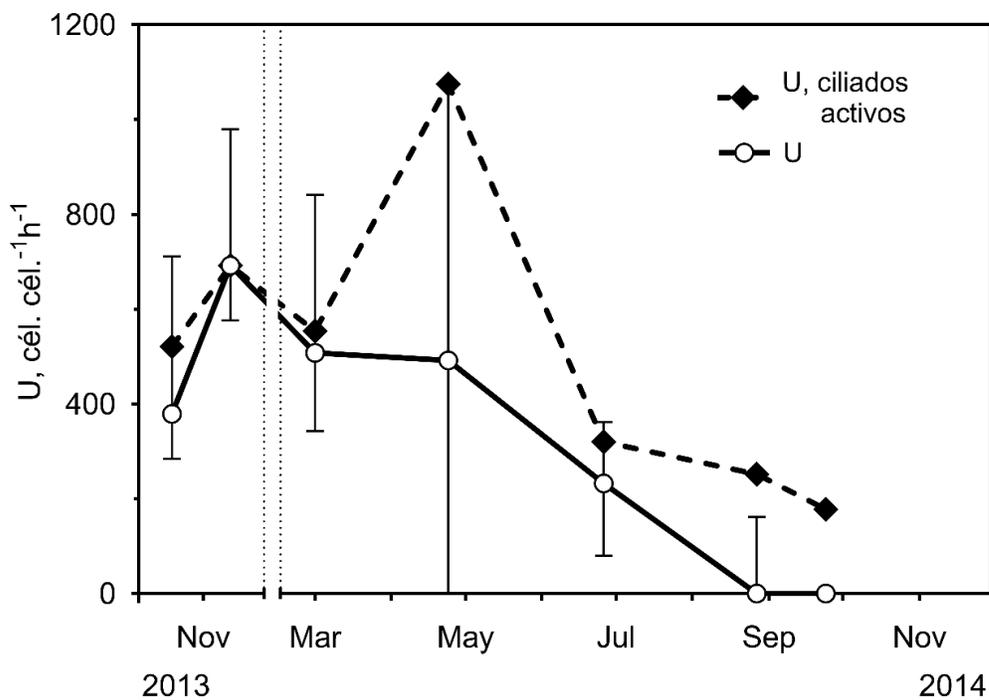


Figura17. Tasa de alimentación de *Trichodina diaptomi* U ($\text{cél. cél.}^{-1} \text{h}^{-1}$) durante el ciclo anual. Mediana y el rango intercuartílico de la población; mediana de los ciliados activos en ingestión.

Utilizando las biomásas individuales de picocianobacterias (González-Flores, 2017) se evaluó la alimentación de *T. diaptomi* a partir picocianobacterias expresada en carbono orgánico (Fig. 18). Los valores de la tasa se ubicaron $>60 \text{ pg cél.}^{-1} \text{h}^{-1}$ llegando a su máximo $>100 \text{ pg cél.}^{-1} \text{h}^{-1}$ durante mayo, pero después bajaron drásticamente

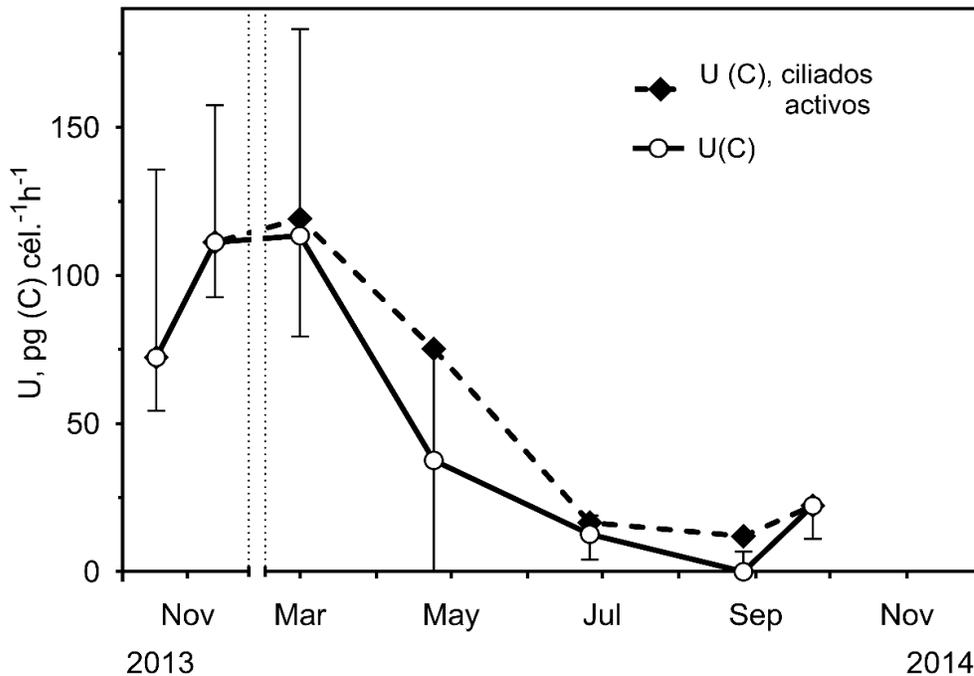


Figura18. Tasa de alimentación de *Trichodina diaptomi* expresada en carbono orgánico U (pg C) cél.⁻¹h⁻¹ durante el ciclo anual. Mediana y el rango intercuartílico de la población; mediana de los ciliados activos.

En el muestreo de noviembre de 2013, el valor de carbono ingerido por tricodinas fue elevado (90 pg C c⁻¹), esto, únicamente en la capa de termoclina, sin embargo en marzo de 2014, durante la estratificación temprana, se encontraron valores aún más elevados (241 pg C c⁻¹), a la par con mayor abundancia de picocianobacterias. Por otro lado, la mayor actividad de alimentación, expresada como tasa de filtración en junio, no se reflejó en mayor tasa de alimentación, esto debido a la decreciente biomasa de picocianobacterias en la columna de agua. Generalmente, la tasa de alimentación disminuía con la profundidad y con el oxígeno disuelto. Sin embargo, en el fin de temporada, las tricodinas activas se encontraron únicamente a la profundidad de termoclina, la cual coincidía con la disminución del oxígeno disuelto.

Al graficar las tasas de alimentación y filtración contra las variables limnológicas encontramos que la profundidad de 8 m aparentemente no presenta un comportamiento de acuerdo con el resto de la base de datos, especialmente antes

del establecimiento de la estratificación. Eliminando estos datos de los muestreos de marzo y abril 2014 se obtuvieron correlaciones de la tasa de alimentación con las variables limnológicas significativas, aunque la tasa de filtración mostró un comportamiento completamente independiente. Los valores estadísticos (coeficiente de correlación de Pearson y la probabilidad) se presentan en la tabla (Tab. 2).

La tasa de alimentación se incrementó significativamente ($P < 0.01$) con la profundidad de donde fue obtenida la muestra. La correlación negativa se observó con la temperatura ($P < 0.05$), pero no se obtuvo una correlación significativa con el oxígeno disuelto (Fig. 19).

Ya que el cálculo de la tasa de alimentación depende tanto de abundancia de laspicocianobacterias, como de la biomasa de célula, calculamos las correlaciones. La tasa de alimentación refleja el contenido de carbono orgánico, normalizado para la regresión lineal como diámetro equivalente a esfera ($P < 0.0001$).

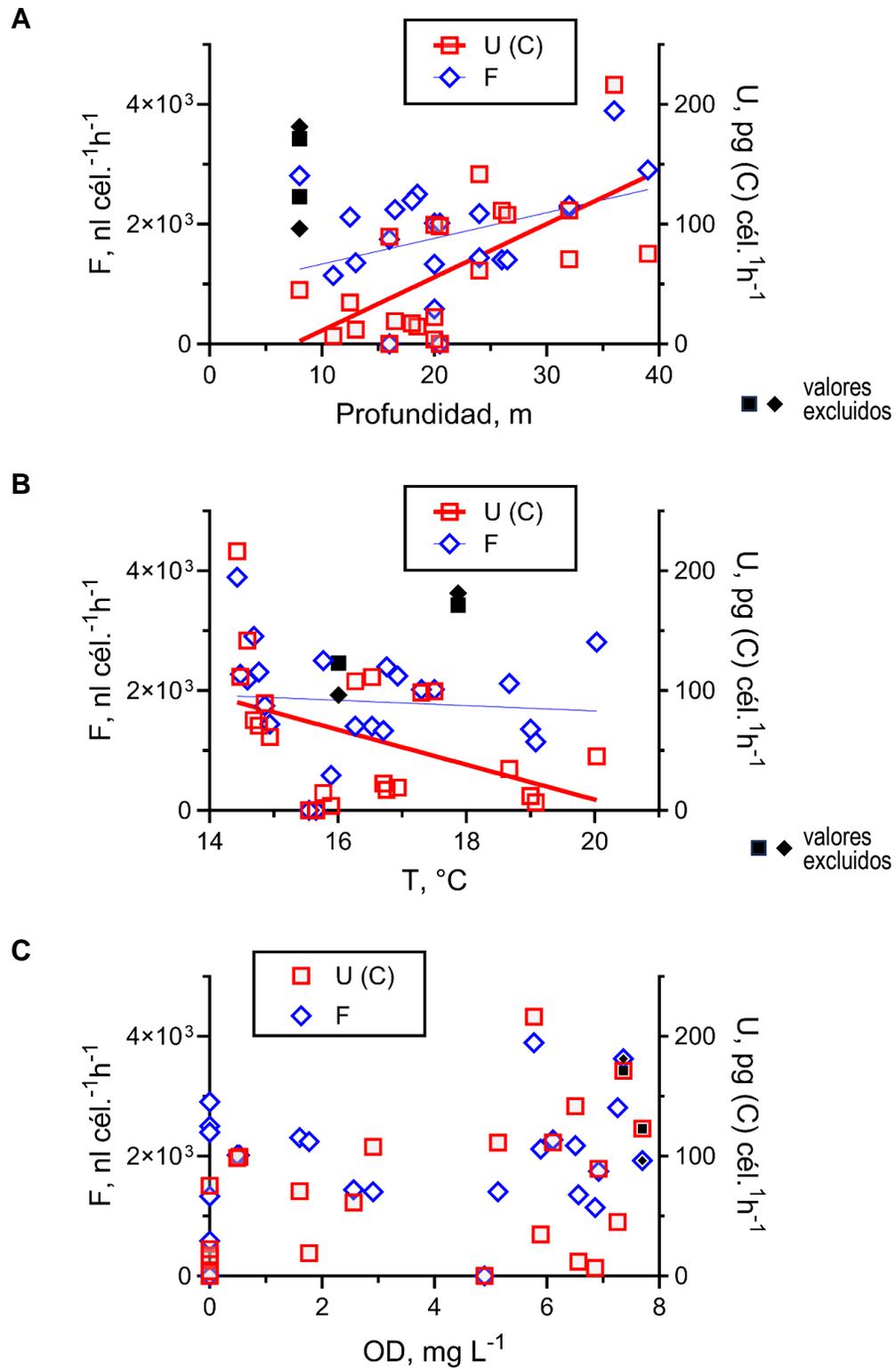


Figura 19. Correlación de la tasa de filtración F ($\text{nL cél.}^{-1}\text{h}^{-1}$) y la tasa de alimentación en carbono orgánico U (C) ($\text{pg (C) cél.}^{-1}\text{h}^{-1}$) de *Trichodina diaptomi* con: **A** Profundidad (m); **B** temperatura T ($^\circ\text{C}$) y **C** oxígeno disuelto OD (mg L^{-1}).

Tabla 2. Coeficiente de correlación y regresión lineal entre las variables limnológicas y la abundancia y tasa de alimentación de *Trichodina diaptomi*.

Donde * probabilidad < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001, **** < 0.0001

	<i>L. sicilis</i> vs. <i>T. diaptomi</i>	Profundidad vs. U(C)	T°C vs. U(C)	DO vs. U(C)	APP vs. U(C)	APP (C) vs. U(C)	ESD vs. U(C)
Pearson r	0.8557	0.6361	-0.4303	0.4003	0.5579	0.7696	0.8129
Regresión lineal							
P (dos colas)	<0.0001	0.0015	0.0456	0.0526	0.0057	<0.0001	<0.0001
P resumen del valor	****	**	*	ns	**	****	****
Significancia (p= 0.05)	Sí	Sí	Sí	No	Sí	Sí	Sí
n	54	22	22	24	23	25	22

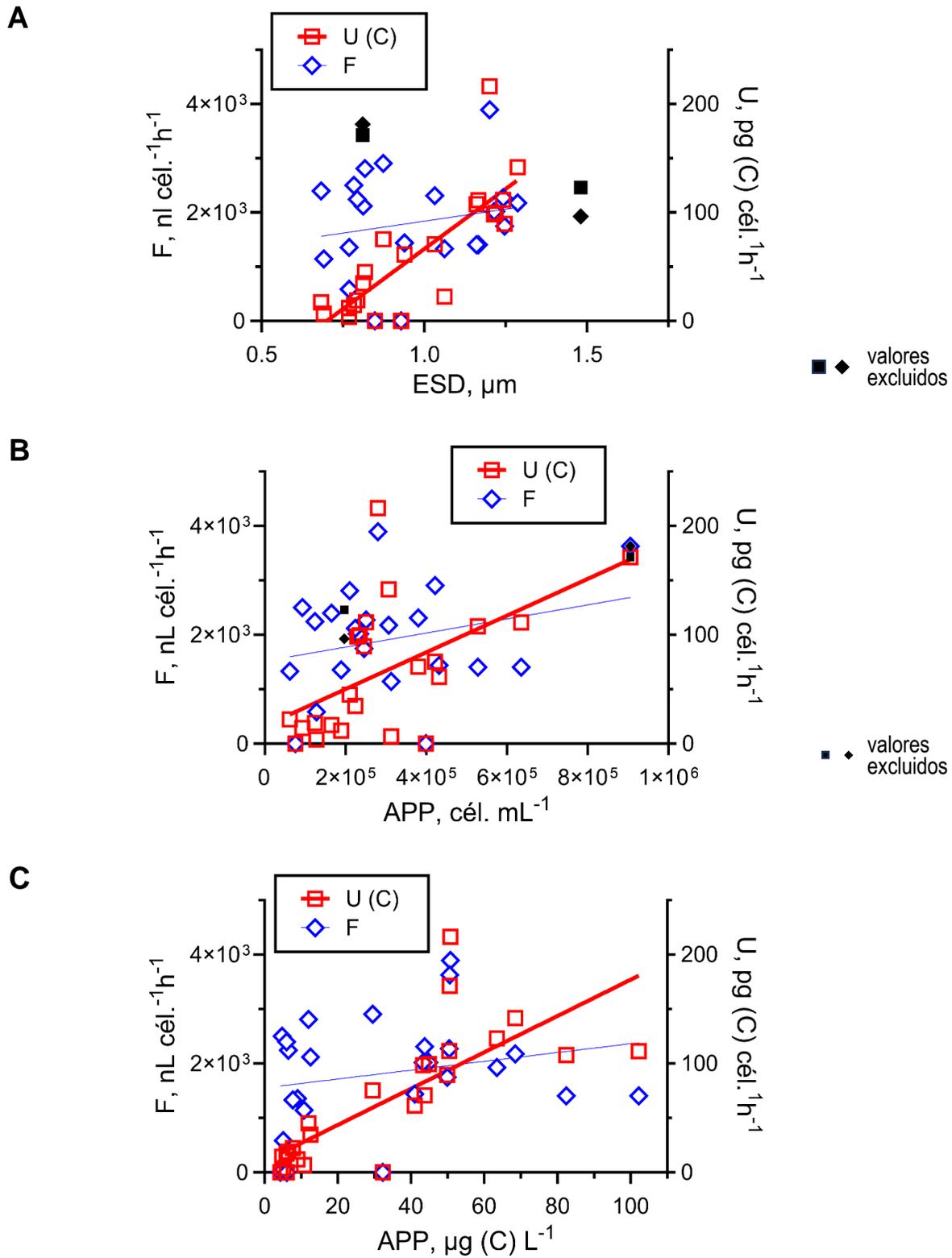


Figura 20. Correlación de la tasa de filtración F ($\text{nL cél.}^{-1}\text{h}^{-1}$) y la de alimentación U ($\text{pg (C) cél.}^{-1}\text{h}^{-1}$) de *T. diaptomi* con APP: **A** diámetro equivalente a esfera ESD (μm); **B** abundancia (cél. mL^{-1}), **C** biomasa ($\mu\text{g L}^{-1}$).

5.6 Tasa específica de crecimiento

Según el volumen de las tricodinas y la temperatura del ambiente (15 a 17°C), la tasa específica de crecimiento se ubicó en promedio entre 0.92 y 1.11 d⁻¹, la mediana osciló entre 0.91 y 1.10 d⁻¹, lo que significa que los tiempos de generación fueron de 15 a 18 h. Según la distribución de volúmenes (Fig. 21), más de 60% de tricodinas presentan los parámetros arriba mencionados.

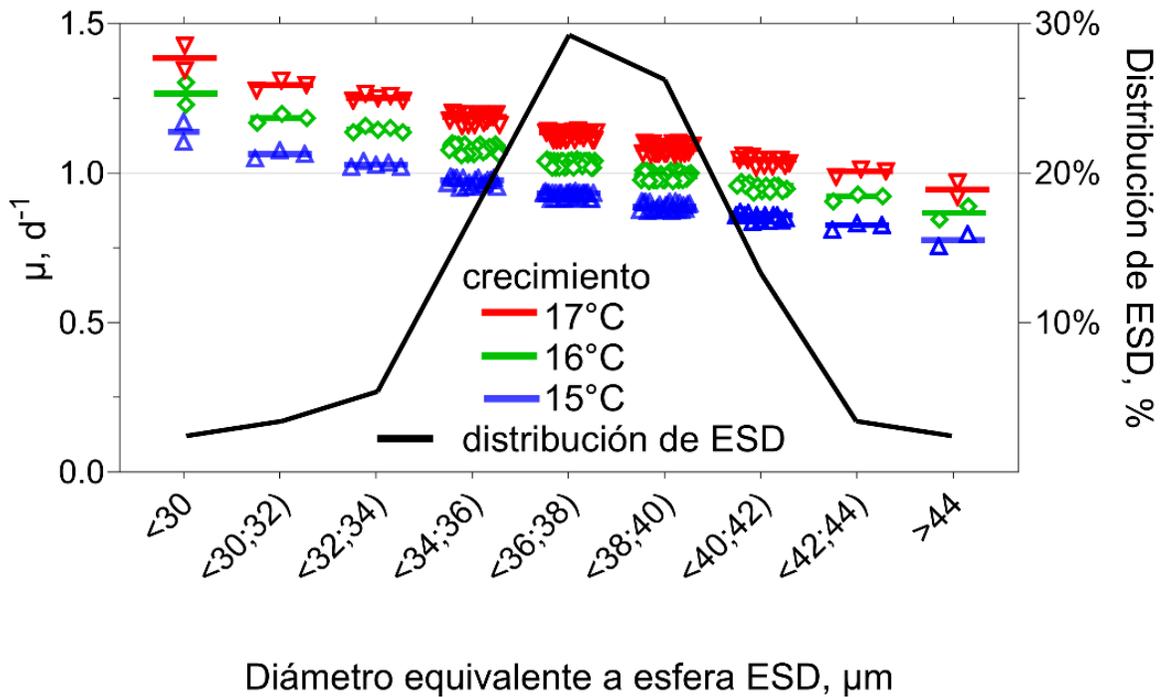


Figura 21. Tasa específica de crecimiento de *Trichodina diaptomi* calculada de su volumen de célula y la temperatura por categorías de ESD (diámetro equivalente a esfera); distribución (%) de tallas de *Trichodina diaptomi* (ESD)

5.7 Interacciones bióticas

5.7.1 Tricodina-copépodo

Como se puede observar en la figura (Fig. 22A), la abundancia de las tricodinas aparentemente acompañaba la de los diaptómidos (Fig. 22B). Aunque APP presentan un máximo de abundancia en mayo, su biomasa (carbono orgánico) gradualmente disminuye desde febrero, junto con la desaparición tanto de copépodos como de las tricodinas hacia el fin de año. En la Fig. 23 podemos observar a las tricodinas cerca y sobre los copépodos.

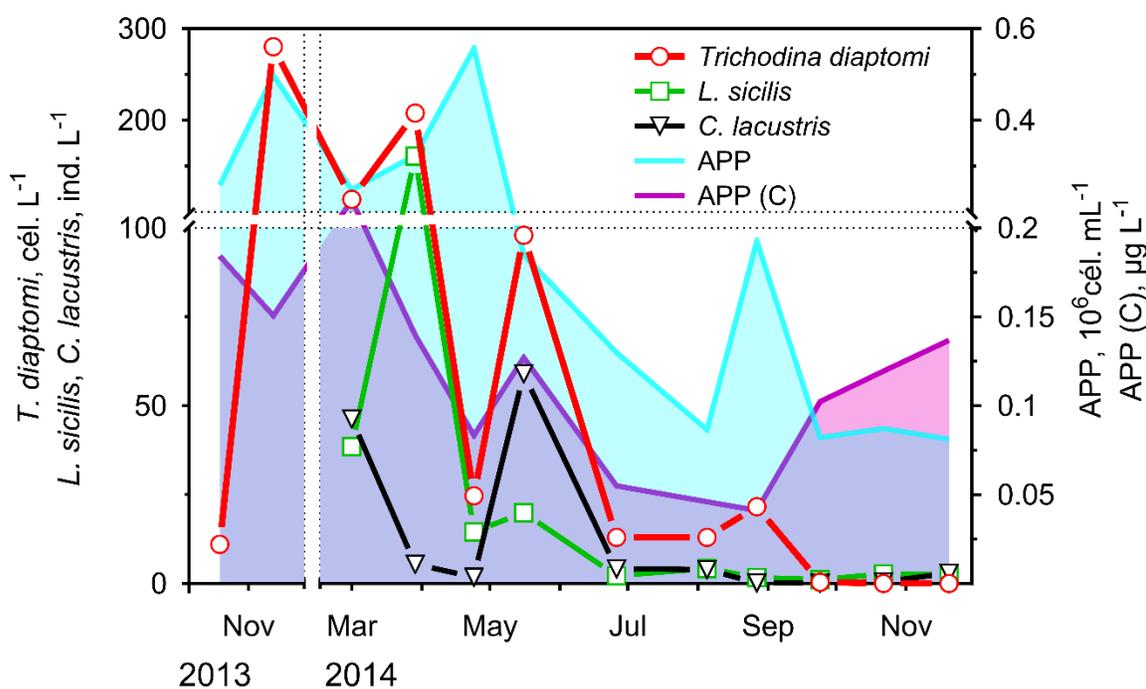


Figura 22. *Trichodina diaptomi* (cél. mL⁻¹), *Leptodiatomus sicilis*, *Ceriodaphnia lacustris* (ind. L⁻¹) y APP (10⁴cél. mL⁻¹ y) durante el ciclo anual en el lago La Preciosa.

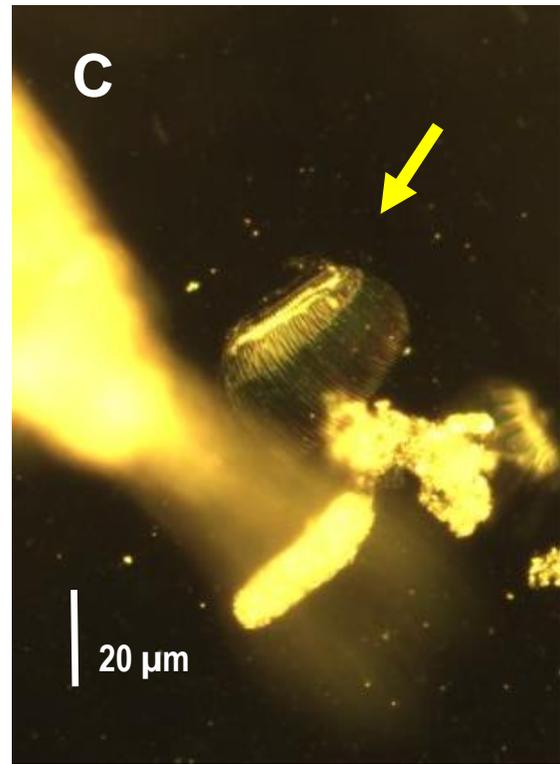
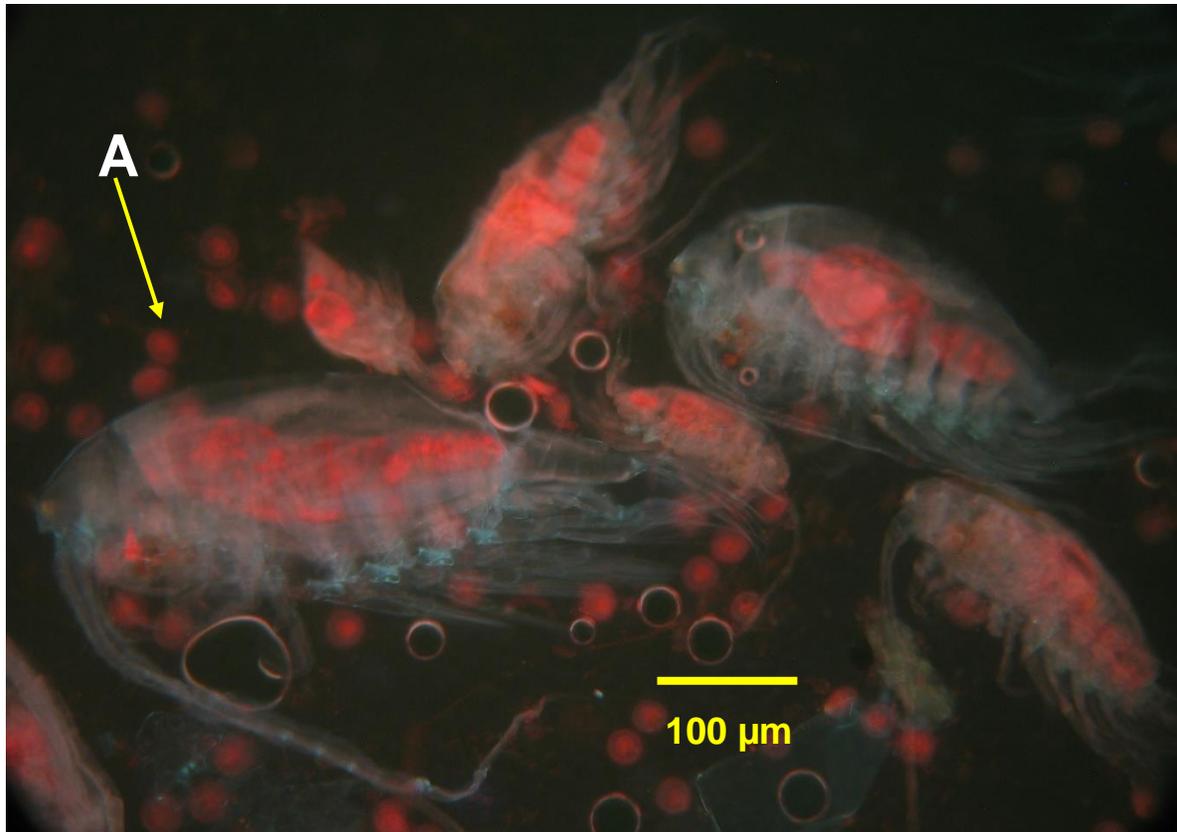


Figura 23. *Trichodina diaptomi* sobre la superficie de copéodos. **A** epifluorescencia (DAPI, autofluorescencia de pigmentos fotosintéticos); **B**, **C** contraste de fases.

La correlación significativa ($P < 0.0001$) se ha comprobado entre la abundancia de *T. diaptomi* y *L. sicilis* mientras que abundancia de *C. lacustris* fue independiente (Fig. 24).

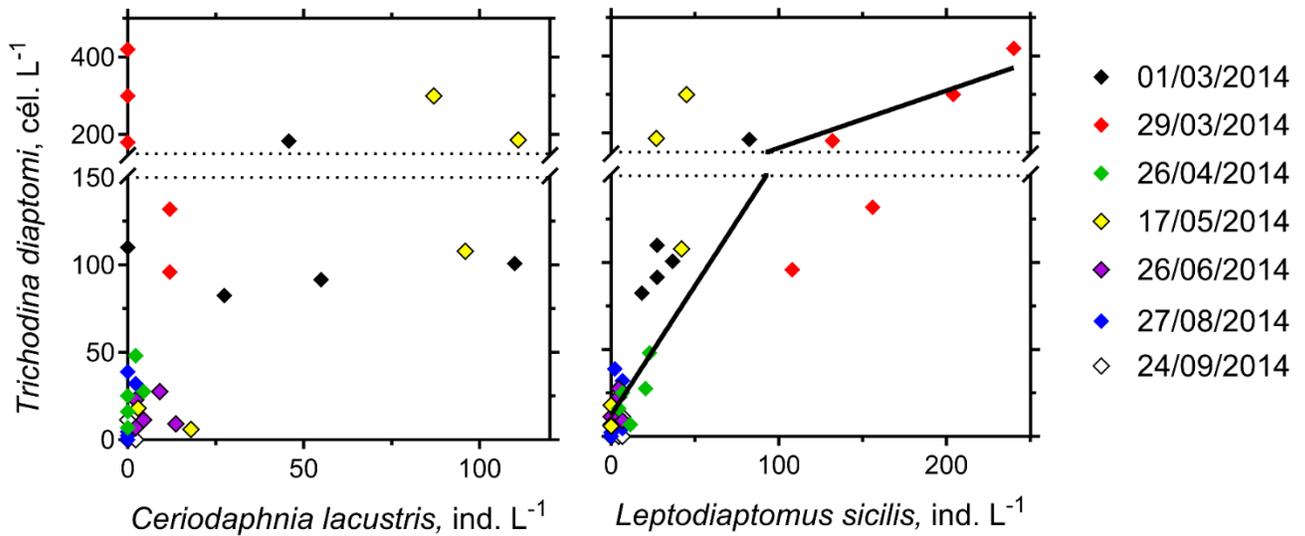


Figura 24. Abundancia de *Trichodina diaptomi* (cél. mL⁻¹) en función a abundancia de *Leptodiaptomus sicilis* y *Ceriodaphnia lacustris* (ind. L⁻¹).

5.7.2 Balance de depredación de picocianobacterias

Se analizó el balance de depredación de picocianobacterias por *T. diaptomi* vs. su tiempo de generación aproximado por su volumen celular y la temperatura (Tabla 3).

Para los cálculos se utilizó la mediana del biovolumen de *T. diaptomi* (28,300 $\mu\text{m}^3\text{cél.}^{-1}$) y temperaturas de las respectivas capas de muestreo. El carbono orgánico adquirido durante el tiempo de generación se comparó con el carbono orgánico aproximado de la célula (3270 pg cél.^{-1}).

Tabla 3. Depredación de picocianobacterias por *T. diaptomi*

Fecha	Z m	T °C	OD mgL ⁻¹	APP	C _{orgánico} pg cél. ⁻¹	U _{activos}			μ d ⁻¹	Tiempo de	Ingestión en tiempo de generación			
				ESD μm		mediana	promedio	DE		generación h	mediana	%	promedio	%
17/10/2013	20	17.5	0.5	1.220	0.191	100	104	50	1.15	14.4	1302	40%	1436	44%
14/11/2013	26	16.5	5.1	1.166	0.161	111	126	48	1.06	15.7	1978	60%	1741	53%
01/03/2014	8	16.0	7.7	1.481	0.322	123	145	63	1.01	16.5	2394.1	73%	2033	62%
01/03/2014	16	14.9	6.9	1.247	0.203	89	99	40	0.90	18.5	1757.6	54%	1653	50%
01/03/2014	24	14.6	6.5	1.287	0.223	142	165	73	0.87	19.0	2697.8	82%	2698	82%
01/03/2014	32	14.5	6.1	1.243	0.201	111	132	81	0.86	19.2	2535.6	77%	2145	66%
01/03/2014	36	14.4	5.8	1.201	0.182	216	228	69	0.86	19.3	4399.1	134%	4185	128%
26/04/2014	8	17.9	7.4	0.811	0.056	171	186	86	1.19	14.0	1063.6	32%	2393	73%
26/04/2014	24	14.9	2.6	0.929	0.081	0	0	0	0.91	18.3	0.0	0%	0	0%
26/04/2014	32	14.8	1.6	0.939	0.095	61	61	0	0.89	18.7	401.5	12%	1124	34%
26/04/2014	39	14.7	0.0	1.032	0.115	71	106	71	0.88	18.8	1056.1	32%	1320	40%
26/06/2014	8	20.0	7.3	0.818	0.057	45	38	18	1.42	11.7	345.5	11%	531	16%
26/06/2014	13	18.7	5.9	0.812	0.056	35	29	10	1.27	13.1	283.4	9%	453	14%
26/06/2014	17	16.9	1.8	0.794	0.053	19	17	6	1.10	15.2	240.1	7%	288	9%

26/06/2014	19	15.8	0.0	0.784	0.052	15	14	5	0.98	16.9	146.4	4%	246	8%
27/08/2014	11	19.1	6.9	0.691	0.035	7	14	10	1.32	12.6	85.9	3%	86	3%
27/08/2014	13	19.0	6.6	0.691	0.035	12	14	6	1.31	12.7	129.6	4%	153	5%
27/08/2014	18	16.8	0.0	0.769	0.048	17	17	16	1.08	15.4	40.6	1%	264	8%
27/08/2014	20	15.9	0.0	0.683	0.037	4	4	0	1.00	16.7	15.5	0%	66	2%
24/09/2014	20	16.7	0.0	0.63	1.062	22	22	5	1.08	15.5	294.0	11%	346	11%

6. DISCUSIÓN

6.1 Temperatura

Al observar las figuras de temperatura/profundidad durante el año 2014, el lago La Preciosa presenta un patrón monomítico cálido de acuerdo con Lewis (1983); asociado al invierno hemisférico que coincide con la temporada seca fría, un periodo de mezcla y una estratificación estable el resto del año (Hutchinson y Löffler, 1956). Durante el presente estudio se observó la estratificación térmica estable con la separación de las masas de agua en: epilimnion, metalimnion e hipolimnion. Esta clasificación coincide con estudios previos realizados en La Preciosa (Marcos-Benítez y Reyes-Rodríguez, 2012; Benítez y Contreras, 2016; y González-Flores, 2017).

La misma dinámica térmica se registra en los lagos cráter cercanos, tales como Alchichica (Oliva *et al.*, 2001; Pérez y Rivera, 2011) y Atexcac (Macek *et al.*, 1994; Arellano y González, 2011).

6.2 Oxígeno disuelto

Se corroboró una estrecha relación entre termoclina y oxiclina en las diferentes etapas de la estratificación. La oxiclina estuvo acoplada a la termoclina durante la estratificación bien establecida, y durante la estratificación tardía estuvo por debajo de la termoclina.

La Preciosa muestra un patrón de curva clinograda (Wetzel, 2001), esto se refiere a que el epilimnion presenta una saturación de OD durante la estratificación, de acuerdo con perfiles verticales obtenidos de este lago, el oxígeno tiende a la saturación debido probablemente al florecimiento de algunos productores primarios del fitoplancton (Vinner-Mozzini *et al.*, 2003).

En el hipolimnion, en esta misma etapa de estratificación el oxígeno se va agotando debido a la oxidación de la materia orgánica, el hundimiento de organismos muertos y la respiración heterotrófica bacteriana (Fuhrman y Azam, 1982).

Este comportamiento de un estado de anoxia durante la estratificación, se ha encontrado en lagos monomícticos cálidos tropicales y se conoce como déficit de oxígeno hipolimnético y se presenta en los lagos a pesar de ser poco productivos (Lind, 1985; Lewis, 2002). Es un comportamiento observado en lagos monomícticos cálidos, como resultado de meses de estratificación, lo que favorece la acumulación de materia orgánica detrítica conforme el tiempo avanza y en consecuencia el consumo de oxígeno.

La Preciosa es un lago clasificado como dulceacuícola, pero con valores de salinidad cercanos a las condiciones hiposalinas, por lo que la solubilidad del oxígeno disminuye, ya que la solubilidad del gas está inversamente relacionada con la salinidad, a menor concentración de sales, mayor será la solubilidad en la columna de agua (Wetzel, 2001).

En los cuerpos de agua con estratificación estacional e hipolimnion anóxico, como lo es el lago La Preciosa, las comunidades microbianas anaerobias que se desarrollan están compuestas de bacterias, arqueas heterótrofas y protozoos, ya que estos organismos completan su ciclo de vida bajo condiciones anóxicas (Fenchel *et al.*, 1990), en este lago se han observado altas abundancias de bacterias fotosintéticas anoxigénicas por debajo de la oxiclina.

6.3 Clorofila *a*

La Preciosa se clasifica como un lago oligotrófico de acuerdo con las concentraciones de Chl *a* máximas debajo de 4 $\mu\text{g L}^{-1}$. Su desarrollo anual se apega al régimen térmico de un lago monomíctico cálido, con concentraciones de Chl *a* mayores a 1 $\mu\text{g L}^{-1}$ durante mezcla, menores a 0.5 $\mu\text{g L}^{-1}$ en el hipolimnion durante estratificación y con el máximo profundo de Chl *a* debajo de metalimnion. El lago cercano Alchichica presenta el desarrollo parecido, sin embargo, con valores de Chl *a* superiores. Al igual que el lago en el estudio de Cárcamo (2017), las concentraciones de Chl *a* coinciden con el presente estudio, ya que en el período de mezcla del lago es donde se encuentran más homogéneas a través de la

columna de agua, aunque no hubo un cambio significativo, es decir no presenta diferencia interanual como lo refiere González-Flores, 2017.

La clorofila presentó una tendencia de acumularse debajo de la termoclina durante la etapa de estratificación (formando máximo profundo de clorofila DCM). Este comportamiento ha sido observado en muchos lagos (Gervais, 1997; Padisák *et al.*, 1997; Padisák y Reynolds, 2003), y también en los lagos vecinos a la Preciosa como Atexcac (Macek *et al.*, 1994) y Alchichica (Vilaclara *et al.*, 2022).

Diferentes factores como la hidrodinámica del lago, los periodos de estratificación y mezcla, así como los florecimientos de cianobacterias y diatomeas son causantes de las oscilaciones en las concentraciones de Chl *a*, además de la profundidad hasta donde penetra la luz, por la disponibilidad de esta y de nutrientes. Se ha documentado que la formación de los DCM puede estar relacionada con la formación de zonas delimitadas en la columna de agua, por luz, los nutrimentos, y la estabilidad de la estratificación (Padisák y Reynolds, 2003).

6.4 Picoplancton procarionte autótrofo (APP)

Durante la mezcla la mayor abundancia se registró en los primeros 8 m de profundidad, por lo que se cree que como estrategia para permanecer en una zona donde hay mayor valor de PAR, forman agregados coloniales asociados por medio de mucilagos, que les permite tener una mayor flotabilidad (Marcos y Reyes 2012; Benítez y Contreras 2016); además tienen la facultad de llenar o vaciar sus vacuolas con gas y con esto logran tener una baja tasa de hundimiento (Reynolds 2006; Macek *et al.*, 2009).

En la estratificación temprana, al igual que en el estudio de Benítez y Contreras (2016), los máximos de abundancia se encontraron en el epilimnion, una distribución esperada si se toma en cuenta la disponibilidad de luz con la que cuentan los estratos superiores de la columna de agua. Esta abundancia es consistente con los máximos encontrados de *L. sicilis*, y a su vez sabemos que *T. diaptomi* y este copépodo siempre fueron encontrados juntos, lo cual es una de las estrategias de los copépodos de migrar hacia donde hay una mayor distribución de alimento,

asegurando así supervivencia, crecimiento y reproducción (Williamson *et al.* 2011), pero no es la única estrategia, ya que depende de otros factores como el OD, la temperatura, y mayormente evitar al depredador.

En La Preciosa, durante la estratificación bien establecida se presentó un comportamiento decreciente en la abundancia de APP, mostrando un promedio de 1.12×10^5 cél. mL⁻¹. Encontrando una mayor abundancia generalmente en la zona del epilimnion. En la zona del hipolimnion fluctuó de 1.10 a 8.85×10^5 cél. mL⁻¹. Si la zona eutrófica está por debajo de la termoclina se encuentra una condición muy favorable para el APP, ya que es donde se presenta una acumulación de nutrientes por el gradiente de densidad en el momento en que la termoclina se encuentra por debajo del 1% de PAR (Camacho y Miracle, 2003). En general la abundancia de APP fue mayor durante la mezcla y al inicio de la estratificación, ya que la densidad de este depende, además de los nutrientes, de la actividad de los depredadores (Pernthaler *et al.*, 1996), ya que en el lago La Preciosa los cladóceros y los copépodos son los principales consumidores de fitoplancton, en estas etapas.

Por otro lado, aplicando la biomasa individual de las APP y calculando su biomasa de carbono orgánico, su desarrollo presenta diferente patrón (Fig. 11). Desde febrero 2014 es aparente la disminución gradual de la biomasa de APP, el máximo de abundancia en mayo 2014 tampoco refleja un aumento de la biomasa.

La distribución de la abundancia de los microorganismos y actividad dentro de la columna de agua, fue aparentemente afectada por procesos físico-químicos en el lago (mezcla, posición de la termoclina y oxiclina) y procesos conectados con el crecimiento y decaimiento de los productores primarios. La distribución bacteriana heterogénea estuvo aparentemente conectada con la materia particulada observada en la columna de agua (Macek *et al.*, 1994).

6.5 Zooplancton y tricodinas

La importancia ecológica del zooplancton está relacionada con diversos procesos como el reciclado de nutrientes o la canalización de energía desde el fitoplancton,

hacia niveles tróficos superiores, es por eso que su análisis cualitativo resulta fundamental.

Los organismos clasificados como zooplancton que se analizaron en este estudio fueron copépodos y cladóceros. La especie de copépodo encontrada fue *Leptodiaptomus* cf. *sicilis* catalogado como un copépodo calanoide (Barrera-Moreno *et al.*, 2015) y la especie existente de cladóceros en el lago La Preciosa es *Ceriodaphnia lacustris* (Martínez-Chávez, 2010). Estos crustáceos fueron el componente principal del zooplancton en La Preciosa, mostrando la mayor abundancia en los primeros 20 m de profundidad (>200 ind. L^{-1}), esto coincide con el estudio realizado por Martínez-Chávez (2010), donde la mayor abundancia de estos crustáceos se observó en el mismo rango de profundidad antes mencionado. Sin embargo una diferencia que se encontró es la abundancia de copépodos, ya que en el presente estudio, es mayor en la estratificación temprana disminuyendo en la estratificación bien establecida y tardía. Cabe mencionar que en este estudio, se tomaron las muestras específicamente en las capas donde se espera la concentración del zooplancton, a lo que se deben las abundancias encontradas, incluyendo el cálculo de promedio ponderado en la columna.

A diferencia de *Ceriodaphnia lacustris*, la especie *Leptodiaptomus sicilis* tuvo una mayor abundancia en la estratificación bien establecida, lo cual difiere con el estudio de Martínez-Chávez (2010), ya que en esta etapa la abundancia del cladóceros fue muy baja. Debido a los factores como la iluminación, disponibilidad de alimento, condiciones hidrológicas y escape de los depredadores, la ubicación de estos organismos en la columna de agua puede cambiar (Ringelberg, 1999; Hays, 2003; Williamson *et al.*, 2011).

De acuerdo con la temperatura en la que se encontró la mayor abundancia de zooplancton ($15^{\circ}C$), podemos observar que es posible que se cumpliera el concepto de refugio térmico (Wright y Shapiro, 1990), en el que el mesozooplancton migra a una región en la columna de agua fuera de la preferencia o tolerancia térmica de los peces. El principal depredador de zooplancton en el lago La Preciosa es *Poblana letholepis*, especie de charal endémica, cuya alimentación incluye entre otros

organismos a copépodos y cladóceros (Flores- Negrete, 1999). La temperatura óptima de los charales es entre los 19 y 15 °C, pero pueden encontrarse en temperaturas menores, dependiendo de la temporada del año y la disponibilidad de alimento. En las observaciones de Woolrich-Piña *et al* (2012) en el lago Alchichica sobre *Poblana alchichica*, concluyeron que la distribución de estos organismos no está relacionada con la temperatura, pero aun así solo fueron encontrados en un rango de entre 16 a 18 °C, en contraste del zooplancton, el cual ha sido observado incluso a temperaturas por debajo de los 15 °C.

La luz y la RUV (radiación ultravioleta) son otras de las condiciones hidrológicas que afectan la posición del zooplancton, este migra hacia abajo de la columna de agua, donde la intensidad de luz es demasiado baja para la visualización eficiente del depredador. La migración vertical diaria de los organismos implica, además de moverse. el huir de depredadores y evitar los daños por UVR. Aunque no se espera una correlación entre los valores de concentración de Chl *a*, que indican la disponibilidad de recursos para el crecimiento de *L. sicilis*, los picos de Chl *a* coincidieron en la estratificación con la mayor abundancia de este copépodo. En relación con PAR como un indicador de riesgo para la depredación visual, el 1% de la radiación que llega a la superficie del lago se midió durante la estratificación entre los 18 y 20 m de profundidad, aunque por debajo de esta profundidad aún se encontraba *L. sicilis*, lo que podría implicar su migración diaria (Wright y Shapiro, 1990; Kessler *et al.*, 2008; Hylander y Hansson, 2013; Lampert, 1989). Cabe mencionar que no poseemos los datos de distribución de los organismos durante la noche, por lo que cuando hablamos de DVM, nos referimos a su distribución durante las horas luz.

Aunque *C. lacustris* no se encontró con la misma abundancia que *L. sicilis*, estuvo presente en casi todos los meses de muestreo excepto durante la estratificación bien establecida (agosto), igual que menciona Martínez-Chávez (2010) la abundancia de este cladóceros al inicio de la estratificación se encontró distribuida en toda la columna de agua, ubicándose desde los 8 hasta los 32 m de profundidad.

En relación con el OD, encontramos copépodos y cladóceros a lo largo de la columna de agua, sobre todo en la oxiclina, incluso en el área hipóxica: sin embargo los peces pueden mostrar más sensibilidad a la hipoxia que el mesozooplancton, las tolerancias exactas de los peces a la hipoxia varían entre especies, p. e. algunos peces estuarinos pueden sobrevivir por 24 horas a concentraciones de OD de 1 mg L⁻¹ (Shimps *et al.*, 2005)

La mayoría de las especies de peces evitan zonas donde el OD está por debajo de 2-4 mg L⁻¹ (Suthers y Gee, 1986; Eby y Crowder, 2002; Klumb *et al.*, 2004; Stanley y Wilson, 2004); en contraste, algunas especies de metazooplancton pueden tolerar OD entre 1 y 2 mg L⁻¹, con concentraciones letales para dafnias y copépodos entre 0.3 y 1.0 mg L⁻¹ (Weider y Lampert, 1985; Lass *et al.*, 2000).

Como resultado de esta evitación diferencial y tolerancia, los peces pelágicos y el metazooplancton pueden tener diferentes respuestas a condiciones hipóxicas. Por ejemplo, el fondo hipóxico puede mostrar un reducido acceso a peces planctívoros para el fondo que tiene luz tenue o es oscuro y generalmente es usado como refugio contra peces piscívoros durante el día (Appenzeller y Leggett, 1995; Taylor *et al.*, 2007; Constantini *et al.*, 2008).

Así, estos peces planctívoros son forzados a residir más arriba en la columna de agua (en o cerca de la oxiclina) o a moverse horizontalmente en las regiones adyacentes a una concentración alta de OD, lo cual puede reducir potencialmente la capacidad para acceder a una temperatura óptima y a sus presas.

La especie de ciliado *Trichodina diaptomi*, fue observada en las muestras siempre con *L. sicilis*, la correlación lineal obtenida en el tratamiento estadístico ($P < 0.0001$) corrobora esta asociación. Se encontraron distribuidos a lo largo de la columna de agua, su mayor abundancia coincidió con la termoclina y la oxiclina, pero también se encontró en zonas hipóxicas y anóxicas del lago. Se ha argumentado que la temperatura no afecta directamente la distribución de tricodinas, pero se han encontrado en cantidades más altas a mayores temperaturas (Hansen, 1992), y además los niveles bajos de oxígeno pueden favorecer su reproducción.

Se han reportado gradientes importantes en la diversidad y abundancia de los ciliados, que parecen estar relacionados con la distribución de sus presas y con variables fisicoquímicas como la concentración de OD y la PAR (Fenchel, 1986b; Beaver y Crisman, 1989; Balsieiro *et al.*, 2004; Jacquet *et al.*, 2005). En La Preciosa, la desaparición gradual de *T. diaptomi* se correlaciona significativamente con la disminución de biomasa celular de las picocianobacterias, lo que significa la disminución de la disponibilidad de carbono orgánico para la alimentación del ciliado. Todavía en el mes de octubre de 2014, la disponibilidad de recurso de alimentación estaba muy por debajo de los valores observados el año anterior.

6.6 Descripción morfológica de la especie *Trichodina diaptomi*

Trichodina diaptomi se ha reportado sobre la superficie de copépodos. Ha sido registrada en Sudáfrica (Basson y Van As, 1991) y Australia, en el hemisferio sur. Los otros registros son de Europa y Asia (Green y Shiel, 2000), así como también en Botswana. *T. diaptomi* se ha distribuido en América del Sur, no se sabe si por actividad humana o de alguna otra manera, ya que es interesante que la misma especie este tan ampliamente distribuida alrededor del mundo (West *et al.*, 2016).

Se observaron diferencias entre los datos morfológicos y morfométricos reportados en otros copépodos (Tabla 4). A pesar de estas diferencias, los resultados obtenidos están dentro de los rangos que proponen Basson y Van As (1991). De acuerdo con la identificación del organismo, los organismos de La Preciosa corresponden con *T. diaptomi*.

A lo largo de los años varias especies de tricodínidos fueron considerados las mismas entidades, aunque algunas fueron identificadas como diferentes subespecies de *Trichodina domerguei*, las cuales presentaban características similares a los tricodínidos encontradas sobre calanoides; tal es el caso de Dogiel (1940), quien reportó un tricodínido de un copépodo. Haider (1964) colocó estos tricodínidos de calanoides, como subespecies separadas, pero fue en 1991 cuando Basson y Van As reevaluaron a las especies de *Trichodina* de copépodos y concluyeron que todas las especies aisladas de copépodos planctónicos, excepto

las reportadas por Chen (1963), deben ser conespecíficas con *T. diaptomi*.

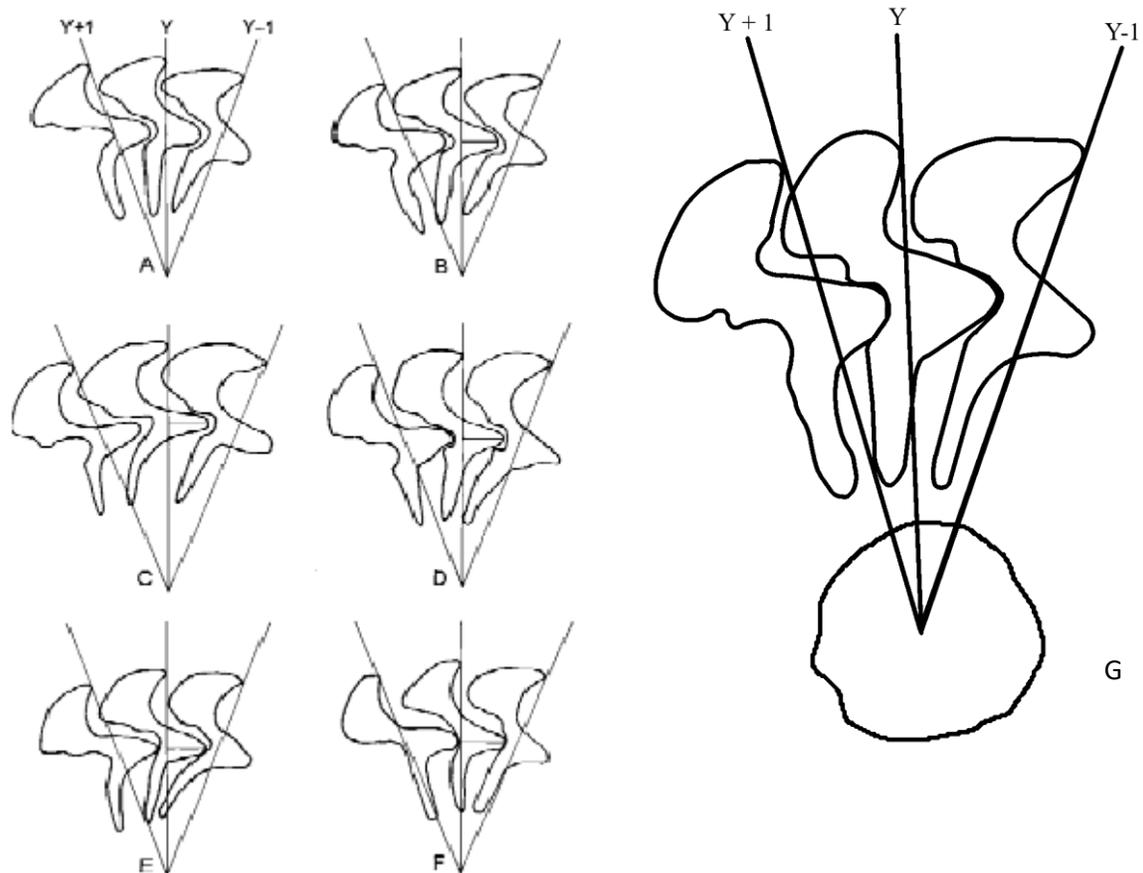


Figura 25. Comparación de denticulos de *Trichodina diaptomi*, que habitan sobre copépodos calanoides. A, B) *Boeckela fluvialis* (Australia), C) *Metadiaptomus meridianus* (Sudáfrica), D) *Eudiaptomus zachariasi* (Polonia) E) *Diaptomus vulgaris* (República Checa), F) *Sinodiaptomus sarsi* (China), G) *Leptodiaptomus sicilis* (México). Esquemas A, B, C, D, E, Y F, fueron tomados de Green y Shiel, 2000. G) Esquema de *T. diaptomi* del presente estudio (original).

Investigaciones recientes sobre tricodinas, las cuales incorporan los métodos moleculares, ponen en duda varias especies morfológica y ecológicamente bien definidas. *T. diaptomi* es muy parecida a *T. acuta* en sus características morfológicas (West *et al.*, 2016). En México se ha registrado *T. acuta* frecuentemente (Aguilar-Aguilar e Islas-Ortega, 2015; Islas-Ortega *et al.*, 2020). Basson y Van As, 1991 utilizaron como carácter diagnóstico su alta especificidad hacia copépodos planctónicos como hospedero, sin embargo, la mayoría de las tricodinas muestran una baja especificidad hacia estos copépodos.

Recientemente Wang *et al* (2020) sugirieron que *T. diaptomi* y *T. acuta* son la misma especie, debido a las similitudes morfológicas entre ellas.

De Oliveira *et al.*, 2020, reportaron una especie de *Trichodina* encontrada en copépodos semejante a *T. diaptomi*, pero su secuencia SSU rDNA, compartió una identidad del 100% con *T. acuta*, solo con ligeras divergencias en la morfología general de sus dentículos, e incluso en el tamaño, por lo tanto, sugirieron que *T. diaptomi* es conespecífica con *T. acuta*.

Bajo esta nueva perspectiva taxonómica, se puede mencionar que *T. diaptomi* se puede encontrar en, peces, copépodos y renacuajos, ya que ha sido reportada en estos organismos; En 1963 Chen reportó esta especie de tricodínido asociada a copépodos planctónicos y realizó experimentos de infestación, en los que logró transferir esta especie de *Trichodina* a diferentes especies de carpa, y viceversa. Asmat (2004) reportó *T. diaptomi* en peces, con todo lo cual se refuerza lo mencionado anteriormente acerca de la baja especificidad del hospedero, también reportada por Arthur y Lom (1984). Cabe mencionar que la identificación de esta especie de *Trichodina*, en organismos que no son copépodos no implicó técnicas moleculares, solo morfológica y morfométricamente se llegó a la conclusión de que es *T. diaptomi*. Debido a esto es muy probable la teoría de un polimorfismo de *Trichodina*, aunque aún no hay información concluyente, pues se observan variaciones en las características morfométricas y morfológicas generales. Algunos autores sugieren que estas variaciones pueden estar relacionadas con diferentes hospederos, o incluso con la estacionalidad (West *et al.*, 2016).

Los estudios moleculares (Wang *et al.*, 2020) plantean debates acerca de la especificidad del hospedero, la ecología y biología de este ciliado.

Una de las dudas que se ha generado en cuanto a la asociación de este tricodínido con los copépodos calanoides es el daño que le pueda causar a su hospedero, pero no hay una evidencia concluyente (Green y Shiel, 2000).

Silva- Briano *et al.*, 2022 afirmaron que *Trichodina diaptomi* utiliza varias especies de zooplancton como medio de transporte (foresia); esto se observó en el estudio

realizado por dichos autores en Aguascalientes en 2011 en el que observaron a tricodinas en copépodo. De acuerdo con sus observaciones, concluyen que no causaron un daño relevante en el caparazón de los calanoides.

Green y Shiel (2000) observaron con un aumento de $\times 400$, la superficie de copéodos, con el objetivo de determinar si había algún daño causado por el disco adhesivo, pero no encontraron evidencia de tal daño; concluyeron que a corto plazo, incluso con altas abundancias de *T. diaptomi*, parecía no verse afectada la alimentación o nado de los copéodos. Sin embargo, a largo plazo los epibiontes, pueden tener efectos acumulativos en la reproducción, locomoción y por ende en la supervivencia de sus hospederos (Willey *et al.*, 1990).

En el presente estudio, aunque no se realizó una observación detallada de la superficie de los copéodos, se apoya la teoría de que son utilizados como transporte para las tricodinas para acceder a las áreas donde hay una mayor cantidad de alimento disponible, llevados ahí de manera indirecta por la migración vertical diaria que realiza el copépodo como mecanismo de evitación de los depredadores, además de que las tasas de alimentación y filtración de *T. diaptomi* indican una actividad bacterívora de este ciliado.

Tabla 4. Comparación de datos biométricos de *T. diaptomi*, obtenidas de diferentes especies de copépodos.

Localidad	Sudáfrica	Australia	México	Botswana	Sudáfrica	México
Hospedero	<i>Metadiaptomus meridianus</i>	<i>Boeckella fluvialis</i>	<i>Mastigodiaptomus albuquerquensis</i>	<i>Metadiaptomus travalensis</i>	<i>Metadiaptomus meridianus</i>	<i>Leptodiaptomus sicilis</i>
Referencia	Basson y Van As, 1991	Green y Shiel, 2000	Silva-Briano, 2011	West <i>et al.</i> , 2016	West <i>et al.</i> , 2016	Este estudio
Número de organismos	27	50	20	30	34	23
Diámetro de la célula (μm)	41.5, 4.4	43.6, 3.2	40.4	45.9, 2.9	41.3, 2.2	39.9, 8.0
Diámetro del disco adhesivo	33.8, 3.5	35.9, 2.8	34.5	36.9, 2.5	33.1, 2.3	36.0, 7.6
Diámetro del anillo denticular (μm)	19.6, 2.3	20.1, 3.5	19.8	21.1, 1.9	18.1, 1.4	25.9, 6.5
Número de dentículos	18	17	22	18	18	18
Número de estriaciones radiales	9	9	9			7
Ancho de membrana (μm)	3.8, 0.7	3.6, 0.7	2.9	4.3, 0.3	5.0, 0.6	3.89, 0.8
Cuchilla (μm)	3.8, 0.7	4.4, 0.04		4.2, 0.4	3.5, 0.4	3.4, 1.3

Longitud del denticulo (μm)			5.72	6.3, 0.6	5.5, 0.6	5.7, 2.1
Span (μm)	6.2, 0.8	6.2, 3.2	6.28	11.4, 0.8	10.4, 0.8	10, 3.3
Parte central (μm)	2, 0.4	2, 0.3		2.4, 0.3	2.2, 0.3	2.9, 0.9
Rayo (μm)	4.4, 0.8	4.9, 0.7		5, 0.60	4.6, 0.6	5.7, 1.3
Forma de macronúcleo	Forma de C					

6.7 Balance del crecimiento y aporte de depredación de picocianobacterias por *T. diaptomi*.

Šimek *et al.*, (1995) mostraron que las picocianobacterias podrían contribuir, significativamente a la dieta de los ciliados y que el picoplancton como única fuente de alimento podría cubrir la mayoría de sus necesidades de carbono.

Foissner *et al.*, (1992) mencionan que *Trichodina* se alimenta principalmente de bacterias. Las observaciones de este ciliado durante el experimento de depredación *in situ* demuestran contenido en las vacuolas, a partir de lo cual se calcularon las tasas de alimentación y filtración, como se ha realizado en otros ciliados.

En La Preciosa, se reportó el máximo de F (tasa de filtración) durante la estratificación bien establecida en la zona del epilimnion, sin embargo se encontraron picocianobacterias en las vacuolas durante la estratificación temprana y tardía. Lo anterior coincide con Peštová *et al.* (2008) quienes realizaron un estudio en el Lago Alchichica en el cual calcularon F y tasa de alimentación de algunos ciliados que habitan en este, encontrando el máximo en la tasa de filtración en el metalimnion durante la estratificación bien establecida. Mencionan también que tuvieron unas tasas de alimentación y filtración homogéneas a lo largo de la columna de agua, a diferencia de La Preciosa, que, aunque no fueron homogéneas, siempre hubo bacterias presentes en las vacuolas de las tricodinas observadas, excepto durante el periodo de mezcla. Šimek *et al.*, 1996 reportaron la mayor tasa de filtración de los ciliados en el metalimnion; a la par encontraron la mayor abundancia de APP en esta misma zona de la columna de agua, lo que respalda que es la zona de alimentación de los ciliados.

El contenido de picocianobacterias encontrado en las vacuolas de *Tricodina*, sumado con la ausencia de daño en la superficie de los copépodos, así como la abundancia reportada en la zona de las clinas, nos orienta a que *T. diaptomi*, actúa como un epibionte en los copépodos, en este caso en el calanoide, *L. sicilis*.

Se reconoce una relación entre el biovolumen en vivo, temperatura y la máxima tasa específica de crecimiento de los ciliados aeróbicos en aguas dulces (Müller y Geller, 1993). Sin embargo, la medición en vivo de las tricodinas es casi imposible y la forma como se acomodan sobre los filtros de membrana donde se cosechan para la impregnación impide la medición de la altura de las células fijadas. Hay poca información sobre cómo ocurren los cambios en el biovolumen de los organismos despegados de sus hospederos, pero es probable que se hinchen y finalmente se rompan. Según Šrámek-Hušek (1953), el alto de la célula puede variar entre 0.2 y 0.4 partes del diámetro, observándose una mayor expansión en las células que se alejaron de sus hospederos. Por otro lado, Foissner *et al* (1999) definieron el grosor de las células activas a $0.3 \times$ el diámetro. Utilizando los límites definidos por Šrámek-Hušek (1953), se puede estimar el tiempo de generación, el cual variaría entre 15 y 18 h.

En varios muestreos la distribución de valores de las tasas de depredación por Tricodina presenta muchos ceros, comparando con una población activa en el ambiente (Šimek *et al.*, 2000), lo que puede reflejar el daño producido por su desprendimiento de su hospedero-vector (Šrámek-Hušek, 1953). Es la razón porque la que se utilizó el promedio de la parte activa de la población en lugar de la mediana o promedio de todas las células. Sin embargo, no se encontró una correlación significativa entre la tasa específica de crecimiento de tricodina y su tasa de alimentación, la cual teóricamente debería ser muy alta (Fenchel, 1986b). Como se mencionó anteriormente, la principal causa de la discrepancia puede ser tanto un error en la estimación de la tasa de crecimiento, como la de alimentación en los periodos con la disminución de biomasa celular de cianobacterias (desde junio 2014). Este pudo haber sido ocasionado tanto por la baja selección hacia las FLB utilizadas (el mismo lote de *Synechococcus* sp. marcado con DTAF), como por la limitación de la tricodina por su presa. La primera hipótesis apunta una estrecha correlación entre la tasa de alimentación y el tamaño (ESD) de la presa. Sin embargo, la disminución en la abundancia de tricodina junto con la disminución de biomasa de carbono orgánico de las APP en el ambiente, confirma la teoría de limitación de su crecimiento por falta del recurso alimenticio.

No se puede descartar que la alimentación del ciliado sea por medio del picoplancton heterotrófico (principalmente bacterias). Sin embargo, las observaciones del contenido de vacuolas de tricodina no confirman una aportación importante de bacterias en su dieta. Las vacuolas se observaron completamente ocupadas por las partículas fluorescente de ficobilinas y raramente se observaron las bacterias teñidas con DAPI.

7. CONCLUSIONES

La correlación significativa de abundancias de tricodinas y copépodos reportada en la zona de clinas (oxiclina y termoclina) y el contenido de picocianobacterias en las vacuolas de los ciliados, nos indican que *Trichodina diaptomi* actúa como un epibionte de *Leptodiaptomus sicilis*, con el cuál accede a zonas en las cuales existen las condiciones favorables para su alimentación.

- Morfológica y morfométricamente la especie identificada de tricodina fue *Trichodina diaptomi* (aunque cabe mencionar que no se realizó una identificación a nivel molecular)
- La abundancia de *Trichodina diaptomi* se correlaciona estrechamente con la de *Leptodiaptomus sicilis*
- La alimentación de *T. diaptomi* se relaciona significativamente con la profundidad de la muestra, lo que se refleja en su correlación (aunque más débil) con la temperatura ambiental. Aparentemente, el epibionte *T. diaptomi* siendo transportado por su hospedero *L. sicilis*, encuentra las condiciones óptimas de temperatura menores a las de la superficie
- Aunque *T. diaptomi* se encontró a lo largo de la columna de agua, sobre todo en la oxiclina, incluso en el área hipóxica, no se ha comprobado una correlación significativa entre su abundancia y/o tasa de filtración y alimentación con la concentración de oxígeno disuelto.
- Existe una estrecha correlación entre la tasa de alimentación del ciliado y la abundancia de la presa, en particular cuando se calcula su carbono orgánico o bien correlacionándola con el tamaño individual de la presa.
- La tasa de alimentación y la tasa de crecimiento de *T. diaptomi* calculada a partir del volumen promedio o mediano y la temperatura de la zona de origen de muestra, no presentaron una correlación, según lo esperado. La causa de la discrepancia puede deberse tanto al error de estimación de la tasa de crecimiento, como el de la tasa de alimentación de los ciliados desprendidos de su hospedero.

- La disminución de la abundancia de *T. diaptomi* en el ambiente, a lo largo del año, está aparentemente ligada a la disminución del recurso de alimentación (tamaño, abundancia).

8. LITERATURA CITADA

- Adl SM, Bass D, Lane, CE, Lukeš J, Schoch, CL, Smirnov A, Agatha S, Berney C, Brown, MW, Burki F, Cárdenas P, Čepička I, Chistyakova, L, del Campo, J, Dunthorn, M, Edvardsen B, Eglit Y, Guillou L, Hampl V, Heiss AA, Hoppenrath M, James TY, Karnkowska A, Karpov S, Kim E, Kolisko M, Kudryavtsev A, Lahr DJG, Lara E, Le Gall L, Lynn DH, Mann DG, Massana R, Mitchell EAD, Morrow C, Park JS, Pawlowski JW, Powell MJ, Richter DJ, Rueckert S, Shadwick L, Shimano S, Spiegel FW, Torruella G, Youssef N, Zlatogursky V, Zhang Q (2019) Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *J Eukaryot Microbiol* 66:4-19. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Aescht E (2001) *Catalogue of the generic names of ciliates (Protozoa, Ciliophora)*. Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums.
- Aguilar-Aguilar R y Islas-Ortega AG (2015) A checklist of ciliate parasites (Ciliophora) of fishes from Mexico. *Zootaxa* 4027(2): 270 – 280. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4027.2.6>
- Ahlstrom EH (1940) A revision of the rotatorian genera *Brachionus* and *Platyias* with descriptions of one new species and two new varieties. *Bull Am Mus Nat Hist* 77:143-84. <http://hdl.handle.net/2246/1074>
- Appenzeller AR y Leggett WC (1995) An evaluation of light-mediated vertical migration of fish based on hydroacoustic analysis of the diel vertical movements of rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Can J Fish Aquat Sci* 52:504-511. <https://doi.org/10.1139/f95-051>
- Arellano JA y González E (2011) Dinámica espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la variabilidad limnológica del lago volcánico Atexcac, Puebla, Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. https://repositorio.unam.mx/contenidos?c=4EwwYA&d=true&q=*&i=1&v=1&t=search_0&as=0

- Arredondo-Figueroa J, Borrego-Enríquez L, Castillo-Domínguez RM, Valladolid-Laredo MA (1983) Batimetría y morfometría de los lagos “maars” de la cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biotica*, 8(1): 37-47. https://www.researchgate.net/profile/Jose-ArredondoFigueroa/publication/246545756_Batimetria_y_morfometria_de_los_lagos_Maars_de_la_Cuenca_Oriental_Puebla_Mexico/links/0deec51d99f227241400000/Batimetria-y-morfometria-de-los-lagos-Maars-de-la-Cuenca-Oriental-Puebla-Mexico.pdf
- Arriaga CL, Aguilar V, Alcocer J, Jiménez R, Muñoz E, Vázquez E (1988) *Regiones hidrológicas prioritarias: fichas técnicas y mapa* (1: 4, 000, 000) Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México. 142 p.
- Armienta MA, Vilaclara G, De la Cruz-Reyna S, Ramos S, Cenicerros N, Cruz O, Aguayo A, Arcega-Cabrera F (2008) Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *J Volcanol Geotherm Res* 178:249-258. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2008.06.019>
- Arthur JR y Lom J (1984) Trichodinid Protozoa (Ciliophora: Peritrichida) from Freshwater Fishes of Rybinsk Reservoir, USSR 1. *J Protozool* 31(1):82-91. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1984.tb04294.x>
- Arthur JR y Margolis L (1984) *Trichodina truttae* Mueller, 1937 (Ciliophora: Peritrichida), a common pathogenic ectoparasite of cultured juvenile salmonid fishes in British Columbia: redescription and examination by scanning electron microscopy. *Can J Zool* 62:1842-1848. <https://doi.org/10.1139/z84-268>
- Asmat GS (2004) First record of *Trichodina diaptomi* (Dogiel, 1940) Basson and Van As, 1991, *T. heterodentata* Duncan, 1977 and *T. oligocotti* (Lom, 1970) (Ciliophora: Trichodinidae) from Indian fishes. *Pakistan J Biol Sci* 7:2066-2071. <https://www.researchgate.net>
- Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil L, Thingstad F (1983) The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 10:257-263. <https://www.degruyter.com/document/doi/10.7208/chicago/9780226125534-024/pdf>

- Balseiro EG, Queimalinos CP, Modenutti BE (2004) Grazing impact on autotrophic picoplankton in two south Andean lakes (Patagonia, Argentina) with different light: nutrient ratios. *Rev Chil Hist Nat* 77:73-85. <https://arxiv.org/ftp/cond-mat/papers/0405/0405061.pdf>
- Barrera-Moreno A, Ciro-Pérez J, Ortega-Mayagoitia E, Alcántara-Rodríguez JA, Piedra-Ibarra E (2015) From local adaptation to ecological speciation in copepod populations from neighboring lakes. *PLoS ONE* 10(4): e0125524. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125524>
- Basson L y Van As JG (1987) Trichodinid (Ciliophora; Peritricha) gill parasites of freshwater fish in South Africa. *Syst Parasitol* 13:153-160. <https://doi.org/10.1007/BF00012192,-Download%20citation>
- Basson L y Van As JG (1989) Differential diagnosis of the genera in the family Trichodinidae (Ciliophora: Peritrichida) with the description of a new genus ectoparasitic on freshwater fish from southern Africa. *Syst Parasitol* 9:143-151. <http://doi.org/10.1007/BF00015224,-Keywords>
- Basson L. y Van As JG (1991) Trichodinids (Ciliophora:Peritrichida) from a calanoid copepod and catfish from South Africa with notes on host specificity. *Syst Parasitol* 18:147-158. <https://doi.org/10.1007/BF00017668>
- Bautista-Reyes F y Macek M (2012) Ciliate food vacuole content and bacterial community composition in the warm-monomictic crater lake Alchichica (México). *FEMS Microbiol Ecol* 79:85-97. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01200.x>
- Beaver JR y Crisman TL (1989) The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microb Ecol* 17:111-136. <https://doi.org/10.1007/BF02011847>
- Benítez-Hernández MA y Contreras-Tapia F (2016) Composición y dinámica del Plancton procarionte en el lago volcánico, monomíctico cálido subsalino “ La Preciosa”, Puebla. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.

Camacho A y Fernández-Valiente E (2005) Un mundo dominado por los microorganismos. Ecología microbiana de los lagos Antárticos. *Ecosistemas* 14 (2):66-78.

<https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/155>

Camacho A y Miracle MRV (2003) Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. *Arch Hydrobiol* 57(3):321-338.

[https://www.schweizerbart.de/papers/fal/detail/157/55484/Which factors determine the abundance and distribu?af=crossref](https://www.schweizerbart.de/papers/fal/detail/157/55484/Which+ factors+determine+the+abundance+and+distribu?af=crossref)

Camacho A y Vicente E (1998) Carbon photoassimilation by sharply stratified phototrophic communities at the chemocline of Lake Arcas (Spain). *FEMS Microbiol Ecol* 25:11-22. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1998.tb00456.x>

Camacho A, Erez J, Chicote M, Florín M, Squires M, Lehmann C, Bachofen R (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.

<https://doi.org/10.1007/PL00001346,-Key%20words%3A%20Chemocline>

Cárcamo-Téjer VP (2017) Caracterización de la biodiversidad acuática de una vertiente del Salar de Carcote, calidad del agua y variaciones estacionales. Tesis de Doctorado. Universidad de Chile. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/144043>

Chen CL (1963) Studies on ectoparasitic trichodinids from freshwater fish, tadpole and crustacean in China. *Acta Hydrobiol Sin* 3:99-111. <http://ssswxb.ihb.ac.cn/en/article/id/adf20225-7802-40b7-bf70->

Christoffersen K (1994) Variations of feeding activities of heterotrophic nanoflagellates of picoplankton. *Mar Microb Food Webs* 8(1-2):111-123. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=3329795>

Costantini M, Ludsin SA, Mason DM, Zhang X, Boicourt WC, Brandt SB (2008) Effect of hypoxia on habitat quality of striped bass (*Morone saxatilis*) in Chesapeake Bay. *Can J Fish Aquat Sci* 65(5):989-1002. <https://doi.org/10.1139/f08-021>

- Davis HS (1947) Studies of the protozoan parasites of freshwater fishes. *Fish Bull Fish Wildl Serv* 41 (51):7-18. <https://pubs.usgs.gov/publication/2000874>
- Descy JP, Hardy MA, Sténuite S, Pirlot S, Leporcq B, Kimirei I, Sekadende B, Mwaitega S, Sinyenza D (2005) Phytoplankton pigments and community composition in Lake Tanganyika. *Freshw Biol* 50:668-684. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01358.x>
- Dolan JR y Coats DW (1990) Seasonal abundance of planktonic ciliates and microflagellates in mesohaline Chesapeake Bay waters. *Estuar Coast Shelf Sci* 31:157-175. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(90\)90044-R](https://doi.org/10.1016/0272-7714(90)90044-R)
- Durborow RM (2003) Protozoan Parasites. *Southern Regional Acuaculture Center publication USA* 4701.
- Dogiel, VA (1940) On the classification of the genus *Trichodina*. *Trudy Len. Obs. Estestvoispytatelej* 68:8-31.
- Eby LA y Crowder LB (2002) Hypoxia-based habitat compression in the Neuse River Estuary: context-dependent shifts in behavioral avoidance thresholds. *Can J Fish Aquat Sci* 59:952-965. <https://doi.org/10.1139/f02-067>
- Esteban G, Guhl BE, Clarke KJ, Embley TM, Finlay BJ (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. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(11\)80281-6](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(11)80281-6)
- Fenchel T (1986a) The ecology of heterotrophic microflagellates. *Adv Microbial Ecol* 9:57-97. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4757-0611-6_2
- Fenchel T (1986b) Protozoan filter feeding. *Progr Protistol* 1:65-113.
- Fenchel T (1987) *Ecology of Protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists*. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, N. Y. [https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=bfLSBgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR5&dq=Fenchel+T.+\(1987\):+Ecology+of+Protozoa:+the+biology+of+free-living+phagotrophic+protists.](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=bfLSBgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR5&dq=Fenchel+T.+(1987):+Ecology+of+Protozoa:+the+biology+of+free-living+phagotrophic+protists.)

[+Springer+Verlag.+Berlin,+Heidelberg,+N. Y.](#)

[&ots=dvqL3lsX2U&sig=G IX5YPCLN0GayoRYV-jlzdszY#v=onepage&q&f=false](#)

Fenchel T y Bernard C (1996) Behavioral responses in oxygen gradients of ciliates from microbial mats. *Eur J Protistol* 32:55-63. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(96\)80039-3](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(96)80039-3)

Fenchel T y Blackburn N (1999) Motile chemosensory behaviour of phagotrophic protists: mechanisms for and efficiency in congregating at food patches. *Protist* 150(3):325-336. [https://doi.org/10.1016/S1434-4610\(99\)70033-7](https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70033-7)

Fenchel T y Finlay B (2008) Oxygen and the spatial structure of microbial communities. *Biol Rev* 83:553-569. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00054.x>

Fenchel T, Kristensen LD, Rasmussen L (1990) Water column anoxia: vertical zonation of planktonic protozoa. *Mar Ecol Prog Ser* 62:1-10. <https://www.int-res.com/articles/meps/62/m062p001.pdf>

Flores-Negrete E (1999) Aportaciones al estudio biológico del charal *Poblana letholepis* (Pisces; Atherinidae) del lago maar La Preciosa (Las minas) Puebla, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. <http://132.248.9.195/ptd2014/antiores/microformas/0150372/Index.html>

Foissner W (2014) An update of 'basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa'. *Int J Syst Evol Microbiol* 64(1):271-292 <https://doi.org/10.1099/ijs.0.057893-0>

Foissner W, Berger H, Kohmann F (1992) *Taxonomische und ökologische revision der Ciliaten des Saprobiensystems Band II. Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida*. Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft, Heft 5/92. [https://www.bestellen.bayern.de/application/eshop_app000009?SID=335756211&ACTIONxSETVAL\(artdtl.htm,APGxNR:lfw_was_10003,AARTxNR:lfw_was_00018,AKATxNAME:StMUG,APGxNR:lfw_was_10003,USERxARTIKEL:suchergebnisse.htm,USERxPORTAL:FALSE\)=Z](https://www.bestellen.bayern.de/application/eshop_app000009?SID=335756211&ACTIONxSETVAL(artdtl.htm,APGxNR:lfw_was_10003,AARTxNR:lfw_was_00018,AKATxNAME:StMUG,APGxNR:lfw_was_10003,USERxARTIKEL:suchergebnisse.htm,USERxPORTAL:FALSE)=Z)

- Foissner W, Berger H, Schaumburg J (1999) *Identification and ecology of limnetic plankton ciliates*. Informations berichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft. Deggendorf. Alemania.
https://www.researchgate.net/publication/277007192_Identification_and_Ecology_of_Limnetic_Plankton_Ciliates
- Fuhrman JA y Azam F (1982) Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: Evaluation and field results. *Mar Biol* 66:109 -120. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00397184>
- García ME (1988) Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Köppen. Larios. México. 252pp.
- Gasca DA (1981) Algunas notas de la génesis de los lagos cráter de la Cuenca Oriental Puebla-Tlaxcala. *INAH. México, Colección Científica Prehistoria* 98:5-58.
- Gates MA (1984) Quantitative importance of ciliates in the planktonic biomass of lake ecosystems. *Hydrobiologia* 108:233-23. <https://doi.org/10.1007/BF00006331>
- Gervais F (1997) Diel vertical migration of *Cryptomonas* and *Chromatium* in the deep chlorophyll maximum of a eutrophic lake. *J Plankton Res* 19(5):533-550. <https://doi.org/10.1093/plankt/19.5.533>
- Gifford DJ (1991) The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. *J Protozool* 38:81-86. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1991.tb04806.x>
- González-Flores E (2017) Composición y distribución del plancton procarionte y su relación con la dinámica limnológica del lago cráter La Preciosa. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Ciencias del mar y Limnología, UNAM, México. https://repositorio.unam.mx/contenidos/composicion-y-dinamica-del-plancton-procarionte-en-el-lago-volcanico-monomictico-calido-subsalino-39la-preciosa39-p-396296?c=qD69kY&d=true&q=*&i=1&v=1&t=search_0&as=0
- Green JD y Shiel RJ (2000) Mobiline peritrich riders on Australian calanoid copepods. *Hydrobiologia* 437:203-212. <https://doi.org/10.1023/A:1026567210125>

- Gutiérrez F y Torres R (2002) El ciclo microbiano y su importancia en el funcionamiento de los ambientes pelágicos. Laboratorio de ecosistemas costeros. Hidrobiología. UAM I. <https://www.um.es/documents/4874468/18051276/ciclo-microbiano.pdf/aef5b270-a6e7-4145-9cae-c33528f5539c>
- Haider G (1964) Monographie der Familie Urceolariidae. *Parasitologische Schriftenreihe* 17:1–251
- Hansen PJ y Calado AJ (1999) Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates. *J Eukaryot Microbiol* 46:3823-83. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb04617.x>
- Hansen PJ (1992) Prey size selection, feeding rates and growth dynamics of heterotrophic dinoflagellates with special emphasis on *Gyrodinium spirale*. *Mar Biol* 114: 327-334. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00349535>
- Havas R, Thomazo C, Iniesto M, Jézéquel D, Moreira D, Tavera R, Caumartin J, Muller E, López-García P, Benzerara K (2023a) Biogeochemical processes captured by carbon isotopes in redox-stratified water columns: a comparative study of four modern stratified lakes along an alkalinity gradient. *BG* 20(12):234-2367. <https://doi.org/10.5194/bg-20-2347-2023>
- Havas R, Thomazo C, Iniesto M, Jézéquel D, Moreira D, Tavera R, Caumartin J, Muller E, López-García P, Benzerara K (2023b) The hidden role of dissolved organic carbon in the biogeochemical cycle of carbon in modern redox-stratified lakes. *Biogeosciences* 20(12):2405-2424. <https://doi.org/10.5194/bg-20-2405-2023>
- Hays GC (2003) A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* 503:163-170. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008476.23617.b0>
- Hecky RE y Fee EJ (1981) Primary production and rates of algal growth in Lake Tanganyika 1. *Limnol Oceanogr* 26(3): 532-547. <https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.3.0532>

- Hecky RE y Kling HJ (1981) The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution 1. *Limnol Oceanogr* 26(3):548-564. <https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.3.0548>
- Herróz AZ (1999) *Trichodina welborni* Lom, 1970, ciliado ectoparásito de ciprínidos cultivados en el centro acuícola de Tezontepec de Aldama, Hidalgo. *Imagen Rev. Univ. Simón Bolívar* 48:31-40.
- Hobbie JE, Daley RJ, Jasper S (1977) Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Environ Microbiol* 33:1225-1228. <https://doi.org/10.1128/aem.33.5.1225-1228.1977>
- Hu Y (2011) Description of a new genus *Heterobladetrichodina* n.g (Ciliata: Trichodinidae) with a new species from *Ictalurus punctatus* in China. *Europ J Sci Re* 60:316–323.
https://www.researchgate.net/publication/283607104_Description_of_a_new_genus_heterobladetrichodina_n_g_Ciliata_Trichodinidae_with_a_new_species_from_Ictalurus_punctatus_in_China
- Hutchinson GE y Löffler H (1956) The termal clasification of lakes. *Proc Nat Acad Sci* 42:84-86. <https://doi.org/10.1073/pnas.42.2.84>
- Hylander S y Hansson LA (2013) Vertical distribution and pigmentation of Antarctic zooplankton determined by a blend of UV radiation, predation and food availability. *Aquat Ecol* 47:467- 480. <https://doi.org/10.1007/s10452-013-9459-7>
- Islas-Ortega AG, Marcotegui PS, Basson L, Aguilar-Aguilar (2020) A checklist of trichodinid species (Ciliophora: Trichodinidae) on tilapia fishes (Cichlidae), with new records from Mexico and the first data from Argentina. *Zootaxa* 4896(4):451-484. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4896.4.1>
- Jacquet V, Lair N, Hoffmann L, Cauchie HM (2005) Spatio-temporal patterns of protozoan communities in a meso-eutrophic reservoir (Esch-sur-Sûre, Luxembourg). *Hydrobiologia* 55:49-60. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4449-y>

- Jerome CA, Montagnes DJS, Taylor FJR (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. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1993.tb04913.x>
- Johannes RE (1964) Phosphorus excretion and body size in marine animals: microzooplankton and nutrient regeneration. *Science* 146(3646):923-924. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.146.3646.923>
- Jones R (2000) Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshw Biol* 45:219-226. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00672.x>
- Jürgens K y Matz C (2002) Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria. *Anton Leeuw Int J G* 81:413-434. <https://doi.org/10.1023/A:1020505204959>
- Kahl A (1933) Ciliata libera et ectocommensalia. In: Grimpe G. y Wagler E (eds.), *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, 23:29-146 (Leipzig).
- Kessler KRS, Lockwood CE, Williamson J, Saros E, Saws E (2008) Vertical distribution of zooplankton in subalpine and alpine lakes: Ultraviolet radiation, fish predation, and the transparency-gradient hypothesis. *Limnol Oceanogr* 53:2374-2382. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.6.2374>
- Kilham SS y Kilham P (1990) Endless summer: internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. *Freshw Biol* 23:379-389. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00280.x>
- Klumb RA, Bunch KL, Mills EL, Rudstam LG, Brown G, Knauf C, Arrhenius F (2004) Establishment of a metalimnetic oxygen refuge for zooplankton in a productive Lake Ontario embayment. *Ecol Appl* 14(1):113-131. <https://doi.org/10.1890/02-5054>
- Lampert W (1989) The adaptive significance of diel vertical zooplankton migration. *Funct Ecol* 3:21-27. <https://www.jstor.org/stable/2389671>
- Lampert W y Sommer U (2007) Limnoecology: *The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press. USA.

[https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=zEcCX5k3hJAC&oi=fnd&pg=PR7&dq=Lampert+W.+y+Sommer+U.+<u>\(2007\)</u>+Limnoecology:+The+Ecology+of+Lakes+and+streams%3B+2%C2%AA+ed.+Oxford+University+Press.+Oxford,+Londres.+324+pp.&ots=i5YmEyF36X&sig=yjz68dJnCxlRfEjhHFhEahvMxs#v=onepage&q&f=false](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=zEcCX5k3hJAC&oi=fnd&pg=PR7&dq=Lampert+W.+y+Sommer+U.+<u>(2007)</u>+Limnoecology:+The+Ecology+of+Lakes+and+streams%3B+2%C2%AA+ed.+Oxford+University+Press.+Oxford,+Londres.+324+pp.&ots=i5YmEyF36X&sig=yjz68dJnCxlRfEjhHFhEahvMxs#v=onepage&q&f=false)

Lass S, Boersma M, Spaak P (2000) How do migrating daphnids cope with fish predation risk in the epilimnion under anoxic conditions in the hypolimnion? *J Plankton Res* 22:1411-1418. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.7.1411>

Laybourn-Parry J (1992) *Protozoan Plankton Ecology*. Chapman y Hall N. Y, E. U. A.

Laybourn-Parry J (1994) Seasonal successions of protozooplankton in freshwater ecosystems different latitudes. *Mar Microb Food Webs* 8:145-162. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=3311815>

Laybourn-Parry J, Olver J, Rogerson A, Duvergé PL (1990) The temporal and spatial patterns of protozooplankton abundance in a eutrophic temperate lake. *Hydrobiologia* 203:99 -110. <https://doi.org/10.1007/BF00005618>

Lee JJ, Small EB, Lynn DH, Bovee EC (1985) Some techniques for collecting, cultivating and observing protozoa. In: Lee, JJ, Hutner SH, Bovee EC. *An Illustrated Guide to the Protozoa*. Soc Protozool Special Publ Allen Press, Kansas, E. U. A.

Lewis WM (1983) A revised classification of lakes based on mixing. *Can J Fish Aquat* 40:1779-1787. <https://doi.org/10.1139/f83-207>

Lewis WM Jr (1996) Tropical lakes: how latitude makes a difference. In: Perspectives in Tropical Limnology. Department of Environmental, Population, and Organismic Biology University of Colorado, Boulder 4364:43-64. <https://agustincapriati.com/wp-content/uploads/2015/09/Lewis-1996.pdf>

Lewis WM Jr (2000) Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lakes Res Manag* 5:35-48. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1770.2000.00091.x>

- Lewis WM Jr (2002) Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verh Internat Verein Limnol* 28:210-213. <https://doi.org/10.1080/03680770.2001.11902574>
- Lind OT (1985) *Handbook of Common Methods in Limnology*. Kendall/ Hunt Publishing company, USA.
- Lom J (1958) A contribution to the systematics and morphology of endoparasitic trichodinids from amphibians, with a proposal of uniform specific characteristics. *J Protozool* 5:251-263. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1958.tb02563.x>
- Lom J (1960) *Trichodina reticulata* Hirschmann and Partsch, 1955 from crucian carp, and *T. domerguei* f. *latispina* Dogiel, 1940 from *Diaptomus*. *Věst Čs společ zool* 24:246-257.
- Lom J (1961) Ectoparasitic trichodinids from freshwater fish in Czechoslovakia. *Acta Soc Zool Bohemoslov* 25:215-228.
- Lom J y Dyková I (1992) *Protozoan Parasites of Fishes*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Lynn D (2008) *The Ciliated Protozoa: Characterization and Guide to the Literature*. 3a ed Springer USA <https://link.springer.com/book/10.1007/978-1-4020-8239-9>
- Macek M, Vilaclara G, Lugo A (1994) Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar Microb Food Webs* 8:235-249. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=3329801>
- Macek M, Alcocer J, Lugo-Vázquez A, Martínez-Peréz ME, Peralta-Soriano L, Vilaclara-Fatjo G (2009) Long term picoplankton dynamics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *J Limnol* 68(2):183-192. <https://jlimnol.it/index.php/jlimnol/article/view/jlimnol.2009.183>
- Macek M, Sánchez-Medina X, Peštová D, Bautista-Reyes F, Montiel-Hernández JR, Alcocer J, Merino-Ibarra M, Picazo A, Camacho A (2020) *Spirostomum teres*: A long term study of an anoxic-hypolimnion population feeding upon photosynthesizing

microorganisms. *Acta Protozool* 59:13–38 <https://doi.org/10.4467/16890027ap.20.002.12158>

Macek M, Sánchez-Medina X, Vilaclara G, Lugo-Vázquez A, Bautista-Reyes F, Valdespino-Castillo PM (2022) Protozooplankton. In: Alcocer J (Ed.): *Lake Alchichica limnology: The uniqueness of a tropical maar lake*. Springer Nature PM AG, Cham, Suiza, pp. 213–236. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-79096-7_13

Marcos-Benitez H y Reyes-Rodríguez MP (2012) Variabilidad anual del picoplankton procarionte en el lago monomíctico cálido “La Preciosa”, Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.

Martínez-Chávez M (2010) Efecto de cladóceros y copépodos sobre el fitoplancton del lago La Preciosa, Puebla. Tesis de Maestría. Maestría en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Massana R y Pedrós- Alió C (1994): Role of anaerobic ciliates in planktonic food webs: abundance, feeding, and impact on bacteria in the field. *Appl Environ Microb* 60:1325-1334. <https://doi.org/10.1128/aem.60.4.1325-1334.1994>

Miranda L, Marchiori N, Alfaro CR, Martins ML (2012) First record of *Trichodina heterodentata* (Ciliophora: Trichodinidae) from *Arapaima gigas* cultivated in Peru Luis Henostroza. *Acta Amaz* 42:3. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672012000300016>

Mitra A, Flynn K. J, Tillmann U, Raven JA, Caron D, Stoecker DK, Not, F, Hansen PJ, Hallegraeff G, Sanders R, Wilken S, McManus G, Johnson M, Pitta P, Våge S, Berge T, Calbet A, Thingstad F, Jeong HJ, Burkholder JA, Glibert PM, Granéli E, Lundgren V (2016) Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition: incorporation of diverse mixotrophic strategies. *Protist* 167(2):106-120. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2016.01.003>.

Montagnes DJS y Lynn DH (1993) A quantitative protargol stain (QPS) for ciliates and other protists. In: Kemp PF, Sherr BF, Sherr EB, Cole JJ. *Handbook of Methods on Aquatic Microbial Ecology*, Lewis Publishers New York. USA.

[https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=q11ZDwAAQBAJ&oi=fnd&pg=RA3-PA27&dq=Montagnes+D.+J.+S,+Lynn+D.+H.+
+\(1993\)+A+quantitative+protargol+stain+\(QPS\)+for+ciliates+and+other+protists.
+In:+Kemp+P.+F,+Sherr+B.+F,+Sherr+E.+B,+Cole+J.+J.
+Handbook+of+Methods+on+Aquatic+Microbial+Ecology.
+Lewis+Publishers+New+York,+pp.+229-240&ots=8IcC-95iV0&sig=ID_UBTK2rLBWa0yOOmaxj2kBVm0#v=onepage&q&f=false](https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=q11ZDwAAQBAJ&oi=fnd&pg=RA3-PA27&dq=Montagnes+D.+J.+S,+Lynn+D.+H.+
+(1993)+A+quantitative+protargol+stain+(QPS)+for+ciliates+and+other+protists.
+In:+Kemp+P.+F,+Sherr+B.+F,+Sherr+E.+B,+Cole+J.+J.
+Handbook+of+Methods+on+Aquatic+Microbial+Ecology.
+Lewis+Publishers+New+York,+pp.+229-240&ots=8IcC-95iV0&sig=ID_UBTK2rLBWa0yOOmaxj2kBVm0#v=onepage&q&f=false)

Montagnes DJS, Barbosa AB, Boenigk J, Jürgens K, Macek M, Parry JD, Roberts EC, Šimek K (2008) Selective feeding behaviour of key free-living protists continued study. *Aquat Microb Ecol* 53:83-98. DOI: <https://doi.org/10.3354/ame01229>

Menden-Deuer S y Lessard EJ (2000) Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol Oceanogr* 45(3):569-579 <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>

Morris CB (1913) Classified list of the New Zealand Rotatoria, including twelve species not previously recorded. Transactions and proceedings of the New Zealand Institute 46: 213-219.

Müller H y Geller W (1993) Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa: the dependence on body size and temperature reconsidered. *Arch Hydrobiol* 126:315-327. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=4790302>

Nagata T y Kirchman DL (1991) Release of dissolved free and combined amino acids by bacterivorous marine flagellates. *Limnol Oceanogr* 36(3):433-443. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.3.0433>

Obiekezie A y Ekanen D (1995) Experimental infection of *Heterobranchus longifilis* (Teleostei, Clariidae) with *Trichodina maritinkae* (Ciliophora, Peritrichida). *Aquat Liv Res* 8:439- 443. <https://www.cambridge.org/core/journals/aquatic-living-resources/article/abs/experimental-infection-of-heterobranchus-longifilis-teleostei-clariidae-with-trichodina-maritinkae-ciliophora-peritrichida/95C1333766EA66D32D7DA34188E5C8A7>

- Oliva MG, Lugo A, Alcocer J, Peralta L, Sánchez MR (2001) Phytoplakton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466:299-306. <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1014578024049>
- Ordoñez E (1905) Los xalapascos del estado de Puebla. *Parergones Inst. Geol Méx* 1(8):348-405.
- Özer A (2003) The occurrence of *Trichodina domerguei* Wallengren, 1897 and *Trichodina tenuidens* Faure-Fremiet, 1944 (Peritrichia) on three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. 1758 found in a brackish and freshwater environment. *Acta Protozool* 42(1):41-46.
- De Oliveira Furtado EJ, Cedrola F, Senra MVX, De Oliveira Marchesini R., Romero-Niembro V, Dias RJP (2020). Morphology, molecular phylogeny, and taxonomy of trichodinids (Ciliophora, Mobilida) from Calanoid copepods. *Parasitol Res* 119:2597-2608. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00436-020-06741-0>
- Padisák J, Krienitz L, Koschel R, Nedoma J (1997) Deep-layer autotrophic picoplankton maximum in the oligotrophic Lake Stechlin, Germany: origin, activity, development and erosion. *Eur J Phycol* 32(4):403-416. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/09670269710001737349>
- Padisák J y Reynolds CS (2003) Shallow lakes: the absolute, the relative, the functional and the pragmatic. *Hydrobiologia* 506:1-11. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008630.49527.29>
- Pérez MA y Rivera LN (2011) Análisis de la abundancia y la biomasa del picoplancton procarionte y su relación con parámetros limnológicos durante un ciclo anual en el lago cráter Alchichica (Puebla, México), UNAM, Tesis de licenciatura. https://www.zaragoza.unam.mx/wpontent/Portal2015/Licenciaturas/biologia/tesis/tesis_marcos_benitez.pdf
- Peřtová D, Macek M, Martínez-Pérez ME (2008) Ciliates and their picophytoplankton-feeding activity in a high altitude warm-monomictic saline lake. *Eur J Protistol* 44:13-25. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2007.04.004>

- Pernthaler J, Šimek K, Sattler B, Schwarzenbacher A, Bobková J, Psenner R (1996) Short-term changes of protozoa control on autotrophic picoplankton in oligo-mesotrophic lake. *J Plankton Res* 18(3):443-462. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.3.443>
- Pomeroy LR (1974) The ocean's food web: A changing paradigm. *Bioscience* 24:499-504. <https://doi.org/10.2307/1296885>
- Porter KG y Feig YS (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol Oceanogr* 25:943-948. <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
- Posch T, Löferer-Kroßbacher M, Gao G, Alfreider A, Pernthaler J, Psenner R (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. <https://hdl.handle.net/21.11116/0000-0004-5654-D>
- Ramírez GP y Novelo AR (1984) La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. *Bol Soc Botánica Méx* 46:75-88. <https://doi.org/10.17129/botsci.1320>
- Reyes CM (1979) Geología de la Cuenca Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. SEP Inst Nal Antrop His Méx.
- Reynolds CS (2006) *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, USA.
- Ringelberg J (1999) The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biol Rev* 74(4):39-423. <https://www.cambridge.org/core/journals/biological-reviews/article/abs/photobehaviour-of-daphnia-spp-as-a-model-to-explain-diel-vertical-migration-in-zooplankton/6E6BC00D3E1C2B7163D8C04BD889584B#:~:text=doi%3A10.1017/S0006323199005381>
- Ripka R, Deruelles J, Waterbury JB, Herdman M, Stanier RY (1979) Generic assignment, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *J Gen Microbiol* 111: 1 - 61. <https://doi.org/10.1099/00221287-111-1-1>

- Roberts EC, Legrand C, Steinke M, Wootton EC (2011) Mechanisms underlying chemical interactions between predatory planktonic protists and their prey. *J Plankton Res* 33:833–841. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr005>
- Sailley S y Buitenhuis ET (2014) Microzooplankton functional responses in the lab and in the field. *Earth Syst Sci Data Discuss.* 7:149–167. <https://doi.org/10.5194/essdd-7-149-2014>
- Sánchez-Medina X, Macek M, Bautista-Reyes F, Pérez A, Bonilla-Lemus P, Chávez-Arteaga M (2016) Inter-annual ciliate distribution variation within the late stratification oxycline in a monomictic lake, Lake Alchichica (Mexico). *J Limnol* 75(s1):179-190 <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1440>
- Sanders WR, Porter KG, Bennet SI, DeBiase AE (1989) Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol Oceanogr* 34:673 – 687. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.4.0673>
- Sanders RW, Wickham SA (1993) Planktonic protozoa and metazoan predation, food quality and population control. *Mar Microb Food Webs* 7:197-223 https://www.researchgate.net/publication/225071242_Planktonic_protozoa_and_metazoa_Predation_food_quality_and_population_control
- Sarmiento H, Isumbisho M, Descy JP (2006) Phytoplankton ecology of Lake Kivu (eastern Africa). *J Plankton Res* 28:815–829. <https://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/03680770.2009.11902221>
- Sarmiento H, Unrein F, Isumbisho M, Stenuite S, Gasol JM, Descy JP (2008) Abundance and distribution of picoplankton in tropical, oligotrophic Lake Kivu, eastern Africa. *Freshw Biol* 53(4): 756-771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01939.x>
- Sarmiento H (2012) New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia* 686:1-14. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1011-6>

- Seymour JR, Simo R, Ahmed T, Stoecker R (2010) Chemoattraction to dimethylsulfoniopropionates throughout the marine microbial food web. *Science* 329:342–345. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1188418>
- Sherr EB y Sherr BF (1987) High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* 325:710-711. <https://doi.org/10.1038/325710a0>
- Sherr EB y Sherr BF (1988) Role of microbes in pelagic foods webs: a revised concept. *Limnol Oceanogr* 33:1225-1227. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.5.1225>
- Sherr EB y Sherr BF (1993) Protistan grazing rates via uptake of fluorescently labeled prey. In: Kemp PF, Sherr BF, Sherr EB, Cole JJ. *Handbook of Methods on Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers New York, pp. 695–701.
- Sherr EB y Sherr BF (1997) Phagotrophy in aquatic microbial food webs. In: Hurst CJ, Knudsen GR, McInerney MJ, Stetzenbach LD, Walter MV (eds) *Manual of Environmental Microbiology*. ASM Press, Washington, DC, pp. 309–316.
- Sherr BF, Sherr EB, Fallon RD, Newell SY (1986) Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol Oceanogr* 31:177-183. <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.1.0177>
- Sherr BF, Sherr EB, Fallon RD (1987) Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. *Appl Environ Microbiol* 53(5):958-965. <https://doi.org/10.1128/aem.53.5.958-965.1987>
- Sherr EB, Sherr BF, Berman T, Hadas O (1991) High abundance of picoplankton-ingesting ciliates during late fall in Lake Kinneret, Israel. *J Plankton Res* 13: 789-799. <https://doi.org/10.1093/plankt/13.4.789>
- Shiel RJ y Koste W (1985) Records of rotifers epizoic on cladocerans from South Australia. *Trans R Soc S Aust* 109:179–180. <https://www.researchgate.net/publication/262725788> [Records of rotifers epizoic on cladocerans from South Australia](https://www.researchgate.net/publication/262725788)

- Shimps EL, Rice JA, Osborne JA (2005) Hypoxia tolerance in two juvenile estuary-dependent fishes. *J Exp Mar Biol Ecol* 325(2):146-162. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.04.026>
- Steele J. H. (1974) *The structure of marine ecosystems*. University Press, Cambridge, Harvard.
- Suthers IM, Gee JH (1986) Role of hypoxia in limiting summer distribution of juvenile yellow perch (*Perca flavescens*) in a prairie marsh. *Can J Fish Aquat Sci* 43:1562-1570. <https://doi.org/10.1139/f86-194>
- Silva-Briano M, Suárez-Morales E, Adabache Ortiz A, Reyes-Flores M (2011) Two species of *Mastigodiatomus* (Copepoda: Diaptomidae), hosts of the epibiotic ciliate *Trichodina diaptomi* (Peritricha) in North America. *J Limnol* 70:329–333. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2011.329>.
- Silva-Briano M, Adabache-Ortiz A, Encarnación-Luévano A, Escoto-Moreno JA, Guerrero-Jiménez G, Alcalá-Pavia A (2022) *Trichodina diaptomi*, Epibiont or Parasite? *Int J Environ Sci Nat Res* 31(3):556311. <https://juniperpublishers.com/ijesnr/IJESNR.MS.ID.556311.php>
- Šimek K, Macek M, Sedřa J, Vyhňálek V (1990) Possible food chain relationships between bacterioplankton protozoans and cladocerans in a reservoir. *Int Revue ges Hydrobiol* 75:583-596. <https://doi.org/10.1002/iroh.19900750502>
- Šimek K, Bobková J, Macek M, Nedoma J (1995) Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: a study at the species and community level. *Limnol Oceanogr* 40:1077-1090. <https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.6.1077>
- Šimek K, Macek M, Pernhaleř J, Strařkabová V, Psenner R (1996) Can freshwater planktonic ciliates survive on a diet of picoplankton? *J Plankton Res* 18 (4):597-610. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.4.597>
- Šimek K, Kojećká P, Nedoma J, Hartman P, Vrba J, Dolan JR (1999). Shifts in bacterial community composition associated with different microzooplankton size fractions in

a eutrophic reservoir. *Limnol Oceanogr* 44: 1634-1644. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.7.1634>

Šimek K, Jürgens K, Nedoma J, Comerma M, Armengol J (2000) Ecological role and bacterial grazing of Halteria spp.: small freshwater oligotrichs as dominant pelagic ciliate bacterivores. *Aquat Microb Ecol* 22(1): 43-56. https://web.archive.org/web/201807222200606id_/https://www.int-res.com/articles/ame/22/a022p043.pdf

Skibbe O (1994) An improved quantitative protargol stain for ciliates and other planktonic protists. *Arch Hydrobiol* 130:339-347. https://www.schweizerbart.de/papers/fal/detail/130/98994/An_improved_quantitative_protargol_stain_for_cilia?af=crossref

Sommer U, Adrian R, De Senerpont-Domis L, Elser JJ, Gaedke U, Ibelings B, Jeppesen E, Lürling M, Molinero JC, Mooij WM, Van Donk E, Winder M (2012) Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annu Rev Ecol Syst* 43:429-448. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251>

Sorokin YI (1971) On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters. *Int Revue ges Hydrobiol* 56:1-48. <https://doi.org/10.1002/iroh.19710560102>

Sorokin YI (1981) Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. In: Longhurst, AR (ed.). *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, Londres, Inglaterra 4:293-342.

Stanley DR y Wilson CA (2004) Effect of hypoxia on the distribution of fishes associated with a petroleum platform off coastal Louisiana. *North Am J Fish Manage* 24:662-671. <https://afspubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1577/M02-194.1>

Stoecker DK (1991) Mixotrophy in marine planktonic ciliates: physiological and ecological aspects of plastid-retention by oligotrichs. In: *Protozoa and Their Role in Marine Processes* pp. 161-179. Springer Berlin Heidelberg.

- Straškrábová V, Bertoni R, Blažo M, Callieri C, Forsström L, Fott J, Kernan M, Macek M, Stuchlík E, Tolotti M (2009) Structure of pelagic microbial assemblages in European mountain lakes during ice-free season. In: Catalan J, Curtis CJ. y Kernan M (eds.): *European mountain lakes. Advanc Limnol* 62:19–53. https://www.schweizerbart.de/papers/adv_limnology/detail/62/77972/Structure_of_pelagic_microbial_assemblages_in_Euro?af=crossref
- Šrámek-Hušek R (1953) otázce taxonomie a pathogenicity našich ektoparasitických brousilek (Urceolariidae). *Folia Zool* 2:16-180.
- Stalder LC y Marcus NH (1997) Zooplankton responses to hypoxia: behavioral patterns and survival of three species of calanoid copepods. *Mar Biol* 127:599-607. <https://link.springer.com/article/10.1007/s002270050050>
- Talling JF y Leomalle J (1999) *Ecological Dynamics of tropical Inland waters*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Taylor WD y Heynen ML (1987) Seasonal and vertical distribution of Ciliophora in Lake Ontario. *Can J Fish Aquat Sci* 44: 2185-2191. <https://doi.org/10.1139/f87-268>
- Taylor JC, Rand PS, Jenkins J (2007) Swimming behavior of juvenile anchovies (*Anchoa* spp.) in an episodically hypoxic estuary: implications for individual energetics and trophic dynamics. *Mar Biol* 152:939–957. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0745-6>
- Tittel J, Bissinger V, Zippel B, Gaedke U, Bell E, Lorke A, Kamjunke N (2002) Mixotrophs combine resource use to outcomplete specialist: implications for aquatic food webs. *PNAS* 100 (22):12776-12781. <https://doi.org/10.1073/pnas.2130696100>
- Turley C, Bianchi M, Chiastaki U, Conan R, Harris JR, Psaria S, Ruddy G, Stutt ED, Tselepidis A, Van-Wambeke F (2000) Relationship between primary producers and bacteria in a oligotrophic sea: the Mediterranean and biogeochemical implications. *Mar Ecol Prog Ser* 193:11-18. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v193/p11-18/>

- Vilaclara G, Chavez M, Lugo A, González H, Gaytán M (1993) Comparative description basic chemistry of crater-lakes in Puebla State, Mexico. *Verh Int Ver Limnol* 25:435-440. <https://doi.org/10.1080/03680770.1992.11900158>
- Vilaclara G, Oliva-Martínez MG, Macek M, Ortega-Mayagoitia E, Alcántara-Hernández R J, López-Vázquez C (2022) Phytoplankton of Alchichica: A unique community for an oligotrophic lake. In *Lake Alchichica Limnology: The Uniqueness of a Tropical Maar Lake* pp. 197-211. Cham: Springer International Publishing. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-79096-7_12
- Vinner-Mozzini Y, Zohary T, Gasith A (2003) Dinoflagellate bloom development and collapse in lake Kinneret: A sediment trap study. *J Plankton Res* 25:591-602. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.6.591>
- Van As JG y Basson L(1989) A further contribution to the taxonomy of the Trichodinidae (Ciliophora: Peritrichia) and a review of the taxonomic status of some fish ectoparasitic trichodinids. *Syst parasitol* 14(3):157-179. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02187051>
- Wang Z, Bourland WA, Zhou T, Yang H, Zhang C, Gu Z (2020) Morphological and molecular characterization of two *Trichodina* (Ciliophora, Peritrichia) species from freshwater fishes in China. *Eur J Protistol* 72:125647. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2019.125647>
- Weisse T, Müller H, Pinto-Coelho RM, Schweizer A, Springmann D, Baldringer G (1990) Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnology and oceanography*, 35(4):781-794. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.4.0781>
- Weisse T (1991) The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J Plankton Res* 13(1):167-185. <https://doi.org/10.1093/plankt/13.1.167>

- Weisse T, Montagnes DJS (2022) Ecology of planktonic ciliates in a changing world: Concepts, methods, and challenges. *J Eukaryot Microbiol* 69: e12879. <https://doi.org/10.1111/jeu.12879>
- Weider LJ, Lampert W (1985) Differential response of *Daphnia* genotypes to oxygen stress: respiration rates, haemoglobin content and low-oxygen tolerance. *Oecologia* 65:487-491. <https://doi.org/10.1007/BF00379661>
- West D, Basson L, Van As J (2016). *Trichodina diaptomi* Ciliophora: Peritrichia from two calanoid copepods from Botswana and South Africa, with notes on its life history. *Acta Protozool* 55(3):161-171. <https://www.ejournals.eu/Acta-Protozoologica/2016/Volume-55-Issue-3/art/8263/>
- Wetzel RG (2001) *Limnology, lake and river ecosystems*. 3rd ed. Academy Press. San Diego. p 1006.
- Wellborn TL (1967) *Trichodina* (Ciliata: Urceolariidae) of Freshwater Fishes of the Southeastern United States. *J Protozool* 14:399-412. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1967.tb02017.x>
- Williamson CE, Fischer JM, Bollens SM, Overholt EP, Breckenridge JK (2011) Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnol Oceanogr* 56(5):1603-1623. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.5.1603>
- Willey RL, Cantrell PA, Threlkeld ST (1990) Epibiotic euglenoid flagellates increase the susceptibility of some zooplankton to fish predation. *Limnol Oceanogr* 35(4):952-959. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.4.0952>
- Własow T, Zmysłowska I, Lewandowska D, Mierzejewska K, Idzikowski R, Ziomek E (2003) Bacteria and parasites on the gills of pike *Esox lucius* L. and tench *Tinca* (L.) as indices of the trophic level of Oswin lake (Northeastern Poland). *Arch Pol Fish* 11(2):225-235. <https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=3ffcf4357280752bd5147ed07a1cf430316271de>

- Woolrich-Piña GA, Geoffrey R. Smith JA, Lemos-Espinal R, Montoya-Ayala LE, Ávila-Bocanegra E, Benavides-Garduño (2012) Temporal variation in the abundance of *Poblana alchichica* in near-shore habitat of the high elevation lake, Lago de Alchichica, Puebla, México. *Acta Biol Colomb* 17(1):205-210. <https://digitalcommons.denison.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1056&context=facultypubs>
- Wright D y Shapiro J (1990) Refuge availability: a key to understanding summer disappearance of *Daphnia*. *Freshw Biol* 24:43–62. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00306.x>
- Xu K, Song W, Warren A (1999b) Trichodinid ectoparasites (Ciliophora: Peritrichida) from the gills of cultured marine fishes in China, with the description of *Trichodinella lomi* n. sp. *Syst Parasitol* 42:219-227. <https://doi.org/10.1023/A:1006067005936>
- Yamada K, Kamagata Y, Nakamura K, Inamori Y, Nakamura I (1994) Selectivity of food bacteria for the growth of anaerobic ciliate *Trimyema compressum*. *Arch Hydrobiol* 161: 229-233. <https://doi.org/10.1007/BF00248697>
- Yoshimizu C, Yoshiyama K, Tayasu I, Koitabashi T, Nagata T (2010) Vulnerability of a large monomictic lake (Lake Biwa) to warm winter event. *Limnology* 11:233-239. <https://doi.org/10.1007/s10201-009-0307-3>

ANEXOS METODOLOGÍA

1. Preparación de las picocianobacterias marcadas con fluorescencia (FLB)

Para llevar a cabo el marcado se utilizó (Fluorescently Labeled Bacteria; FLB) 5-(4,6-dichlorotriazin-2-yl)-aminofluorescein (DTAF; Sigma Chemical Co, USA) de acuerdo a la técnica de Sherr *et al.* (1987) y Sherr y Sherr (1993). Las cianobacterias se precultivaron en el medio BG11 (Rippka *et al.*, 1979). Posteriormente las células se cosecharon por centrifugación ($10,000 \times g$ por 10 min). El paquete bacteriano se suspendió en 10 mL de una solución de 0.05 mol l^{-1} de Na_2HPO_4 en 0.85% NaCl (pH 9), se adicionaron 2 mg de DTAF y se incubó en un baño maría a 60°C por 2 h. La incubación fue seguida por 3 lavados con centrifugación con agua filtrada de Alchichica (poro de $0.2 \mu\text{m}$; pH 9). Las alícuotas de cianobacterias teñidas se congelaron a -18°C en viales de plástico (Eppendorf) para ser utilizadas posteriormente.

2. Tinción de DAPI (*Trichodina*)

Se concentraron 20 mL de la muestra previamente fijada con formaldehído (al 2%), se filtraron sobre una membrana de policarbonato (poro $2 \mu\text{m}$; Poretics Alemania) que previamente fueron teñidas con negro de clorazol (Sigma- Aldrich) para reducir la fluorescencia de esta. Se concentró la muestra a 2 mL y se le agregó DAPI a una concentración de $0.01 \mu\text{g/mL}$ (Porter y Feig, 1980). Posteriormente la membrana se montó en un portaobjetos, se cubrió con un portaobjetos con aceite inmersión y se observó en el microscopio de epifluorescencia (Leica, Alemania) con los objetivos $20\times$, $40\times$ (APO, inmersión) y $100\times$ (APO, inmersión).

Las muestras fijadas con solución de Bouin (la cual asegura mejor la cuantificación de cilios); después de concentrar la muestra, se lavó con 1 a 2 mL de agua Electrapura®, se filtró y se colocó la membrana en un portaobjetos, se cubrió con un portaobjetos el medio de montaje con DAPI (Invitrogen), se colocó aceite libre de fluorescencia (Merck) y se observó en el microscopio con los objetivos antes mencionados.

La observación de zooplancton se llevó a cabo con el cubo de filtros A-DAPI (Leica).

3. Tinción de protargol

Método de QPS sobre los filtros de membrana (Montagnes, Lynn, 1987 y Skibbe 1994)

-Se utilizaron las muestras fijadas en Bouin.

-Filtrar sobre el filtro de membrana de ésteres de celulosa 1.2 o 3 μm (Millipore, Irlanda) con baja presión, lavar con agua

-Colocar la membrana al portaobjetos calentado a $\sim 50^{\circ}\text{C}$ y poner encima el cubreobjetos con una gota de agar al 2% caliente, dejar calentar un tiempo (2 minutos aproximadamente)

-Dejar enfriar (solidificar el agar), mover el cubreobjetos y levantar la membrana; lavar con agua (Electropura)

-Fijar en formaldehído 10% durante 5 minutos, lavar con agua.

-Poner las membranas en la solución de KMnO_4 0.5% durante 5 minutos, lavar con agua (Electropura)

-Dejar en ácido oxálico 2.5% durante el mismo tiempo que en permanganato, o menos (hasta que decolore).

-Lavar bien con agua destilada

-Incubar las membranas en protargol 0.5 -2% (proteinato de plata: Fluka, Alemania) con piezas de cobre (previamente limpiadas), a 65°C durante 40 minutos.

-Revelar las membranas en hidroquinona 1% en la solución de Na_2SO_3 al 4%, verificando el nivel de tinción con el microscopio; lavar con agua

-Introducir la membrana en cloruro de oro al 2% durante un tiempo de aprox. 12 s.

-introducir la membrana en ácido oxálico 2%

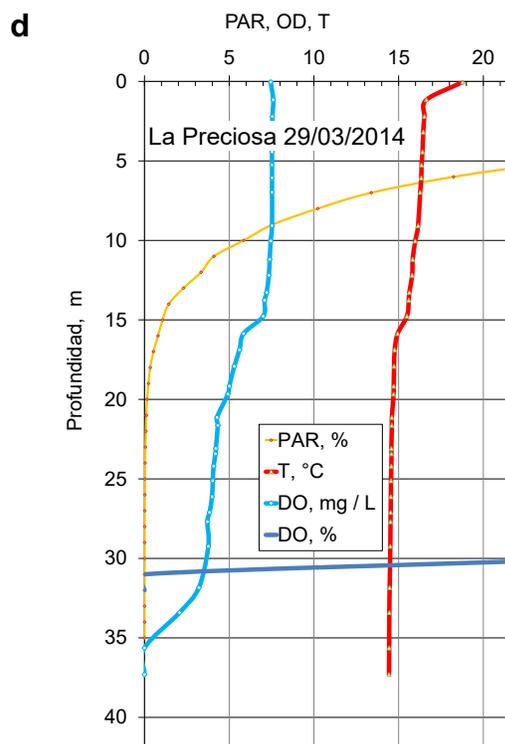
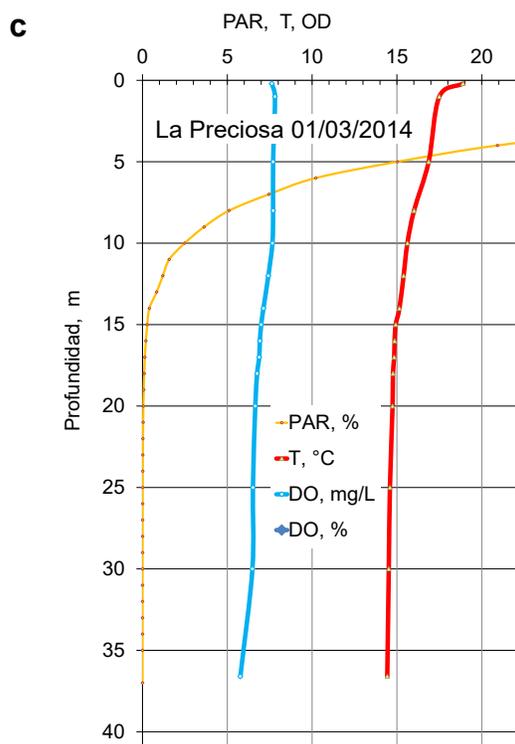
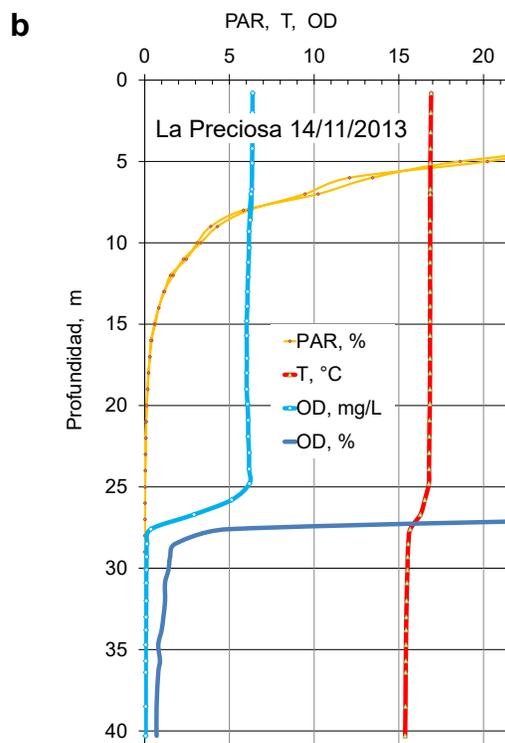
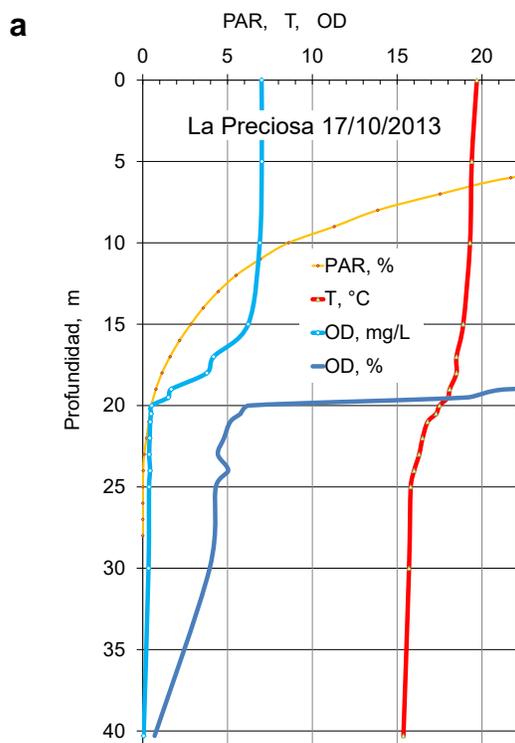
- Lavar muy bien con agua destilada
- Estabilizar en $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ al 5%.
- Deshidratar en una serie de etanol (etanol 70%, etanol 96% (1), etanol 96% (2), fenol-xileno, xileno) y montar en bálsamo de Canadá (neutro).

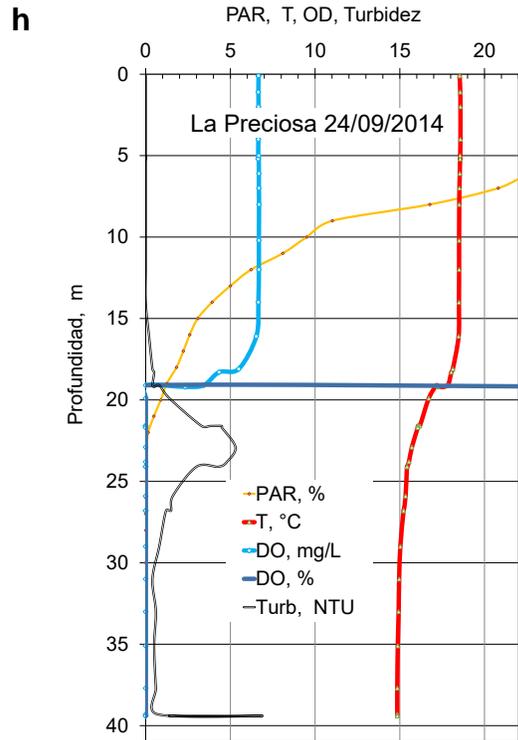
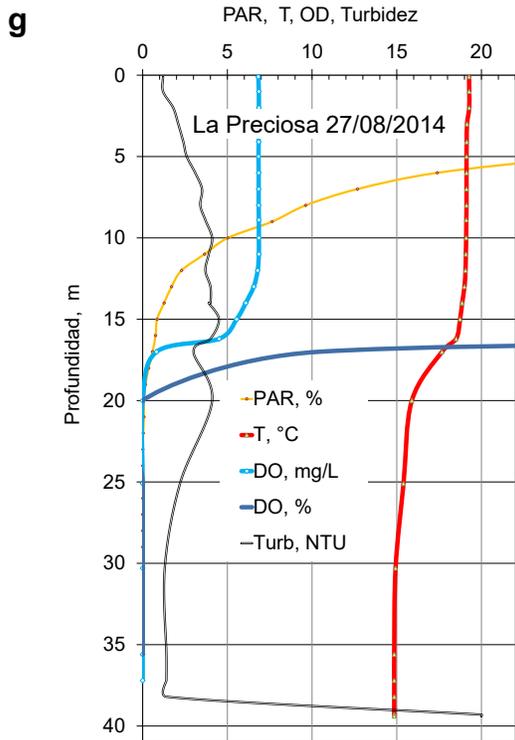
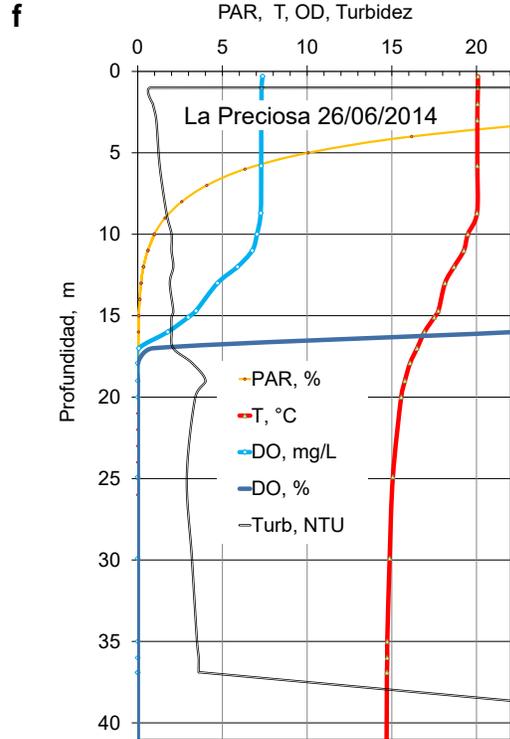
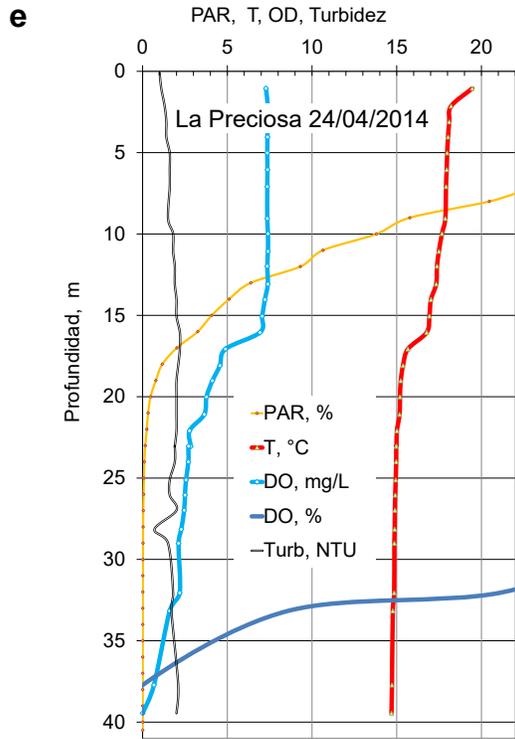
4. Técnica de nitrato de plata “en seco” de Klein (Foissner 2014)

- Realizar preparaciones de muestra – frotis- en portaobjetos
- Dejar secar al aire
- Cubrir la preparación con solución de nitrato de plata (1%) de 3 a 5 minutos
- Enjuagar con agua destilada
- Dejar preparación bajo una lámpara de luz ultravioleta de 3 a 5 minutos
- Revisar al microscopio
- Dejar secar
- Montar preparación con bálsamo de Canadá

5. Figuras y tablas

Perfiles de temperatura T(°C), oxígeno disuelto OD, PAR y turbidez en el lago La Precios:
a) Octubre 2013; b) Noviembre 2013; c, d) Marzo de 2014; e) Abril de 2014; f) Junio de 2014; g) Agosto de 2014; h) Septiembre de 2014; i) Octubre de 2014; j) Febrero de 2015





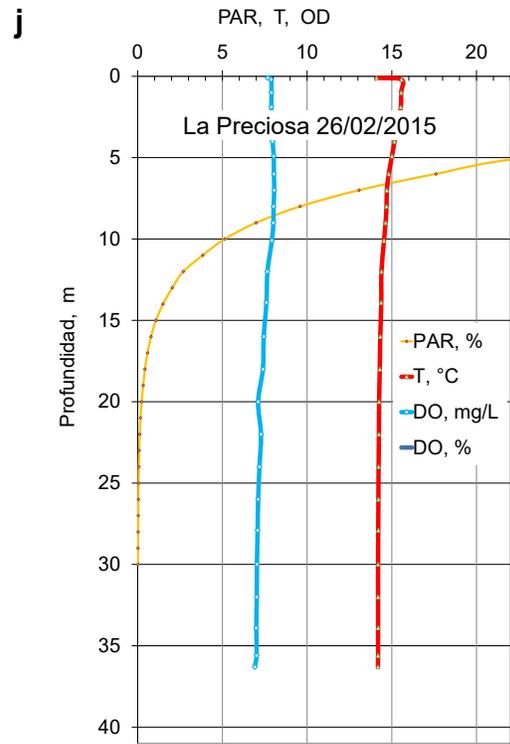
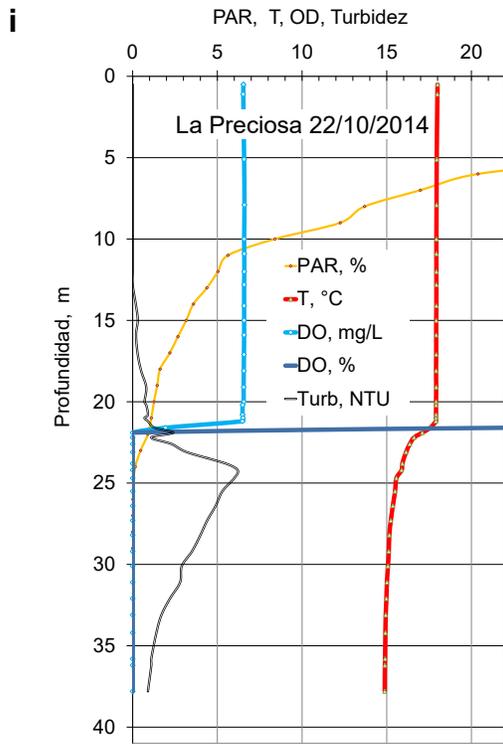


Tabla 1. Promedios de tasa de alimentación U (pg cél.⁻¹h⁻¹) de *Trichodina diaptomi* expresados en carbono orgánico. *Datos recalculados de González Flores (2017); **La única profundidad con tricodinas; *** sin tricodinas

Fecha	Z m	F nL cél. ⁻¹ h ⁻¹	DE	U cél. cél. ⁻¹	DE	*APP pg(C)cél. ⁻¹	U pg(C)cél. ⁻¹ h ⁻¹	DE	U _{mediana} pg(C)cél. ⁻¹ h ⁻¹	U _{50%} pg(C)cél. ⁻¹ h ⁻¹	DE
17/10/2013	**20	1757	1119	472	301	0.191	89.8	34.0	72.0	138	34.0
14/11/2013	**26	1408	540	894	343	0.161	124	47.5	110	157	43.2
01/03/2014	8	1734	1000	405	192	0.323	182.5	61.9	123.3	182.5	61.9
01/03/2014	16	1673	850	469	238	0.203	95.1	48.3	89.4	130.9	38.9
01/03/2014	24	1875	1131	636	383	0.223	141.8	85.5	113.5	208.0	61.3
01/03/2014	32	2272	1400	655	403	0.201	131.8	81.2	111.5	173.4	89.2
01/03/2014	36	4156	1263	1326	403	0.182	240.8	73.2	229.1	289.0	55.2
01/03/2014	promedio	2342		640		0.239	158.4		133.4	196.8	
26/04/2014	8	1488	1863	1364	1709	0.056	76.1	95.3	57.1	142.7	93.8
26/04/2014	16	0	0	0	0	0.081	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
26/04/2014	24	513	684	230	306	0.096	22.0	29.3	0.0	51.3	17.8
26/04/2014	32	1231	1476	492	589	0.115	56.6	67.8	28.3	106.1	70.5
26/04/2014	39	1925	1406	831	607	0.070	58.2	42.5	75.3	87.8	30.7
26/04/2014	promedio	1032		641		0.081	42.6		32.1	77.6	
26/06/2014	8	2185	1680	513	395	0.057	29.4	22.6	38.7	50.0	3.2
26/06/2014	12.5	1589	1217	386	296	0.056	21.7	16.6	26.0	34.7	0.0
26/06/2014	16.5	2108	908	301	130	0.053	15.8	6.8	16.6	21.4	4.0
26/06/2014	18.5	1528	1267	167	138	0.052	8.7	7.2	8.3	14.7	5.4

26/06/2014	20.5	0	0	0	0	0.057	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
26/06/2014	promedio	1482		203		0.056	15.1		17.9	24.2	
27/08/2014	11	571	808	197	279	0.035	6.8	9.6	6.8	13.6	9.6
27/08/2014	13	967	787	213	174	0.048	10.2	8.3	8.0	17.4	5.5
27/08/2014	18	369	1113	72	217	0.037	2.6	7.9	0.0	5.7	11.4
27/08/2014	20	138	210	23	36	0.040	0.9	1.4	0.0	2.0	1.5
27/08/2014	36	***	***	***	***	0.047	***	***	***	***	***
27/08/2014	promedio	511		118		0.041	5.1		3.7	9.7	
24/09/2014	**20	1133	506	506	152	0.125	19.0		22.4	24.2	