

Patrones de migración vertical en el plancton de un lago tropical

Roberto E. Torres-Orozco B.
y Mónica Estrada-Hernández

Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apto. Postal 55-535, C.P. 09340, México, D.F. México.

Torres-Orozco B., R. E. y M. Estrada-Hernández, 1997. Patrones de migración vertical en el plancton de un lago tropical. *Hidrobiológica* 7: 33-40.

RESUMEN

Entre el 27 y 28 de mayo de 1994, se colectaron muestras de plancton y de agua cada tres horas en una estación (niveles múltiples) ubicada en el centro de Laguna Escondida, un lago monomíctico cálido de la selva tropical lluviosa de Veracruz, México, con el fin de reconocer los patrones de migración vertical diaria (MVD) de los elementos dominantes de la comunidad planctónica y sus probables relaciones con algunos factores hidrológicos. El zooplancton estuvo dominado por dos copépodos y un cladócero, y el fitoplancton por volvocáceas y diatomeas. La composición por tallas del plancton animal y vegetal sugiere la existencia de fuertes presiones de pacimiento y depredación. Se detectó conducta migratoria en todos los elementos dominantes del plancton, con excepción de las diatomeas. La migración fue nocturna en *Tropocyclops prasinus* (con una velocidad máxima en ascenso, v_A , de 0.48 m s^{-1} y una amplitud, M , de 3.45 m), en *Moina micrura* ($v_A = 0.52 \text{ m s}^{-1}$, $M = 3.2 \text{ m}$) y en los nauplios y copepoditos ($v_A = 0.62 \text{ m s}^{-1}$, $M = 3.2 \text{ m}$); crepuscular en *Thermocyclops inversus* ($v_A = 0.84 \text{ m s}^{-1}$, $M = 3.1 \text{ m}$) e inversa en las volvocáceas (*Eudorina* sp. en $\approx 90\%$; $v_A = 0.48 \text{ m s}^{-1}$, $M = 3.7 \text{ m}$). No se encontraron relaciones estadísticamente significativas entre los patrones de MVD y las características físicas y químicas de la columna de agua; empero, ya que existen indicios de que el alimento no está concentrado en las aguas superficiales sino a los 5 m de profundidad, se sugiere que nuestros resultados son compatibles con la hipótesis que propone que el ascenso nocturno del zooplancton involucra un beneficio térmico, más que trófico.

Palabras clave: Lagos tropicales, plancton, migración vertical diaria, *Thermocyclops inversus*, *Tropocyclops prasinus*, *Moina micrura*, *Eudorina* sp., México.

ABSTRACT

From 27 to 28 May 1994, plankton and water samples were collected every 3 h at multiple depths at a station placed in the middle of Laguna Escondida, a warm monomictic lake from the tropical rain forest of Veracruz, Mexico, in order to recognize the patterns of diel vertical migration (DVM) of the main groups of the plankton community and to relate them with some hydrological parameters. The zooplankton community in the lake appeared to be dominated by two species of copepods and one cladoceran, whereas, in the phytoplankton, volvocaceae and diatoms dominated. Size composition of both zooplankton and phytoplankton suggests that predation and grazing pressures are high in the lake. Exceptuating diatoms, all of the main plankton groups showed migratory behavior. Migration was nocturnal in *Tropocyclops prasinus* (with an upward maximum velocity, uv , of 0.48 m s^{-1} and a migration amplitude, M , of 3.45 m), in *Moina micrura* ($uv = 0.52 \text{ m s}^{-1}$, $M = 3.2 \text{ m}$) and in the naupliar and copepodite stages of copepods ($uv = 0.62 \text{ m s}^{-1}$, $M = 3.2 \text{ m}$). Twilight migration was observed in *Thermocyclops inversus* ($uv = 0.84 \text{ m s}^{-1}$, $M = 3.1 \text{ m}$) and inverse migration in the volvocaceae (*Eudorina* sp. in $\approx 90\%$; $uv = 0.48 \text{ m s}^{-1}$, $M = 3.7 \text{ m}$). No significant relationships were detected between DVM patterns and the physical and chemical parameters of the water column. Nevertheless, given that food for zooplankton is probably concentrated at 5 m deep and not near surface, we suggest that our results supports the hypothesis that nocturnal upward migration of zooplankton involves a thermal, rather than a trophic, benefit.

Key words: Tropical lakes, plankton, diel vertical migration, *Thermocyclops inversus*, *Tropocyclops prasinus*, *Moina micrura*, *Eudorina* sp., Mexico.

INTRODUCCIÓN

La migración vertical diaria (MVD), que se define como el desplazamiento vertical de un individuo o grupo de individuos que ocurre con una periodicidad diaria (Huntley, 1985), es una conducta frecuentemente observada en todos los phyla presentes en el zooplancton y en algunas formas móviles fototróficas, tanto en el mar como en las aguas dulces.

En el zooplancton, este fenómeno fue reconocido por primera vez hace más de 150 años y existen numerosos estudios relacionados con su documentación e interpretación biológica (revisados por McLaren 1963; Hutchinson, 1967; Rankin, 1985). La mayor parte de las investigaciones sugieren que la MVD sirve como un término medio ("compromise") adaptativo entre dos presiones de selección antagónicas: maximizar el forraje para el crecimiento y la reproducción, y minimizar el contacto espacial con los peces planctívoros que se alimentan mediante la detección visual de sus presas en las aguas superficiales (Kerfoot, 1985; Johnsen y Jakobsen, 1987; Levy, 1990). De acuerdo con esta hipótesis, si se restringen los ascensos a la superficie a los períodos nocturnos y se pasa la parte iluminada del día en partes más profundas de la columna de agua -en donde la oscuridad imperante reduce el riesgo de la depredación-, el zooplancton puede lograr beneficios en la supervivencia (Zaret y Suffern, 1976; Stich y Lampert, 1981; Gilwicz, 1986a) que compensan la disminución de las oportunidades de forraje en las aguas profundas. Sin embargo, recientemente se ha propuesto que la conducta migratoria está estructurada por la disyuntiva entre un alto riesgo de depredación en las aguas superficiales y un crecimiento reducido en las aguas más profundas, lo cual implica que en la MVD son más importantes los gradientes verticales de temperatura que los de alimento (Loose y Davidowicz, 1994).

En el caso de las poblaciones de fitoplancton móvil, toda vez que existe una inhibición de la fotosíntesis por encima de cierta intensidad de luz y una drástica reducción por debajo de otra, se ha propuesto que la migración puede ayudar a mantener una mayor eficiencia del uso de la luz a lo largo del día (Tilzer, 1973).

En México, la mayor parte de los estudios limnológicos realizados hasta la fecha son eminentemente descriptivos y entre las contribuciones dominan los inventarios. Por esta razón, los estudios ecológicos son aún escasos y no se tiene noticia de que el fenómeno de la MVD haya sido previamente documentado en los lagos mexicanos. En virtud de lo anterior, este trabajo tiene como objetivos: (a) documentar la naturaleza y amplitud de la MVD en el plancton animal

(crustáceos) y vegetal (microalgas) de un lago tropical de México; (b) evaluar la probable influencia de algunos factores ambientales en los patrones de migración observados y (c) analizar los resultados obtenidos a la luz de las teorías vigentes sobre el significado adaptativo de la MVD.

ÁREA DE ESTUDIO

Laguna Escondida se localiza en el sureste del Estado de Veracruz, en las estribaciones del volcán de San Martín y casi al centro de la región de Los Tuxtlas. Esta región constituye actualmente el área más septentrional de la distribución del ecosistema de selva tropical lluviosa en el continente Americano (Dirzo y Miranda, 1991). El clima de la zona corresponde a un cálido-húmedo, con lluvias en verano y otoño y una temperatura media anual de 27°C. La precipitación media anual es del orden de los 4,900 mm, pero es posible distinguir una época de "lluvias", de junio a febrero, y otra de "secas", de marzo a mayo (Soto-Esparza, 1979).

El lago se ubica en las vecindades de la intersección de las coordenadas 18°35' de latitud norte y 95°06' de longitud oeste, a una altitud de 130 m.s.n.m., muy cerca del límite norte de los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la Universidad Nacional Autónoma de México, en una zona donde ya es evidente el impacto de las actividades humanas. Posee una superficie de 18.23 ha y una profundidad máxima de 32.5 m. Es un lago monomíctico cálido; circula entre enero y marzo y permanece estratificado el resto del año. Entre junio y octubre el hipolimnio suele ser anóxico, lo que indudablemente repercute en la distribución de la biota en la columna de agua. Sus principales rasgos limnológicos han sido descritos recientemente por Torres-Orozco *et al.* (1996). El plancton no ha sido estudiado previamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre el 27 y 28 de mayo de 1994 se realizó un ciclo diario de muestreos cada tres horas en una estación ubicada en el centro del lago, en donde la profundidad es de 17 m. El plancton fue recolectado con una trampa del tipo Schidler-Patalas de 30.85 l de capacidad, provista de una red con malla de 54 µm, la cual fue accionada a los 0.25, 1.0, 2.0, 3.0, 5.0 y 8.0 m de profundidad. Al mismo tiempo se tomaron muestras de agua para evaluar: temperatura, CO₂, pH, oxígeno disuelto y nutrientes (amonio, nitritos, nitratos, ortofosfatos y fósforo total), de acuerdo con las

técnicas convencionales (APHA, AWWA y WPCF, 1992). Durante el día se midió también la visibilidad del disco de Secchi.

El plancton fue preservado en formalina neutralizada al 4% y coloreado con rosa de bengala antes de proceder a la identificación y cuenta. Para la identificación del zooplancton se emplearon las claves de Edmondson (1959), Pennak (1978), Thorp y Covich (1991) y Koste (1978), y para el fitoplancton los trabajos de Bourrelly (1968, 1970 y 1972) y Whitford y Schumacer (1969).

Para la cuenta del plancton, a partir de un volumen inicialmente aforado a 15 ml, se tomaron submuestras con una pipeta Hensen-Stempel, las cuales fueron colocadas en una cámara de sedimentación Sedgwick-Rafter de 1.1 ml de capacidad ($l=50$, $a=20$, $h=1.1$ mm). La cuenta se efectuó bajo un microscopio óptico, a 100 aumentos, analizando tantos campos o transectos longitudinales como fuera necesario para contar al menos 100 individuos de la especie más abundante, pero nunca más de tres cámaras completas ($\approx 20\%$ de la muestra total). Este procedimiento permite estimar la abundancia de los organismos presentes en una muestra con una confianza del 80% (Schwöerbel, 1975). Los transectos y los campos fueron escogidos al azar utilizando una tabla de números aleatorios. Las distintas especies de microcrustáceos fueron contadas por separado, mientras que los elementos del fitoplancton fueron asignados a uno de los dos taxa que se reconocieron como dominantes: diatomeas y volvocáceas.

Los patrones de migración vertical se establecieron con base en el comportamiento de la profundidad de gravedad de la población (z_{gp}), definida como la profundidad, medida de la superficie hacia el fondo, a la cual se integran el 50% de los individuos de una población o taxa. Ésta se calculó graficando la abundancia acumulativa contra la profundidad para localizar, por interpolación, la profundidad correspondiente al 50% de la población muestreada. El procedimiento es similar al del cálculo de la profundidad de gravedad (z_g) en estudios de morfometría lacustre (Wetzel, 1984). La amplitud de la migración vertical (M) se evaluó como la magnitud extrema de la oscilación diaria en la z_{gp} .

RESULTADOS

El zooplancton de Laguna Escondida estuvo compuesto principalmente por los copépodos ciclopoideos *Thermocyclops inversus* y *Tropocyclops prasinus* aff. *aztequei*, sus nauplios y copepoditos, y por los cladóceros *Moina micrura*, *Bosmina longirostris* y *Daphnia* sp., aunque los dos últimos fueron

muy escasos (abundancia relativa $< 0.3\%$). Otras especies presentes fueron los rotíferos *Keratella cochlearis*, *K. tropica*, *Conochilus dossuarius*, *Hexarthra mira*, *Brachionus havanaensis*, *B. calyciflorus*, *Synchaeta pectinata*, *Trichocerca pusilla* y *T. similis*.

En el fitoplancton dominaron las diatomeas y las volvocáceas. Entre las primeras destacaron por su abundancia y frecuencia *Synedra ulna* y *Aulacoseira granulata*, seguidas por *Synedra acus*, *Nitzschia closterium* y *Navicula* sp. Las volvocáceas presentes y sus abundancias relativas fueron como sigue: *Eudorina elegans* (63%), *Eudorina* sp. (27.7%), *Pandorina* sp. (9.1%) y *Volvox tertius* (0.2%). Otros elementos del fitoplancton fueron *Scenedesmus* y *Thalassiosira*.

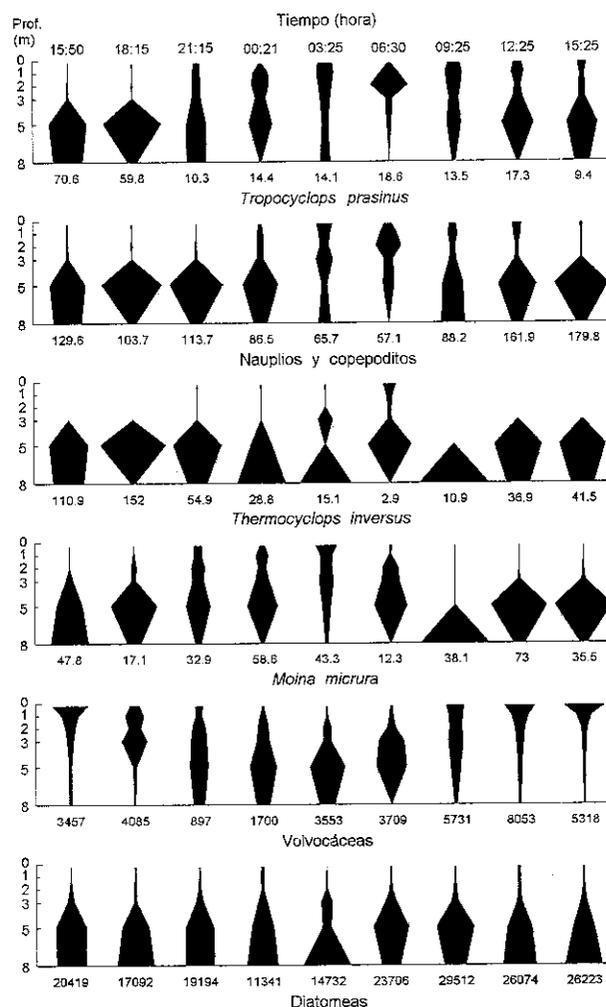


Figura 1. Patrones de migración vertical diaria de los elementos dominantes del plancton de Laguna Escondida; 27-28 de mayo de 1994. Los números bajo cada polígono son la densidad de población expresada en ind/cm³ (o colonias, según el caso) hasta la profundidad máxima de muestreo (8.25 m).

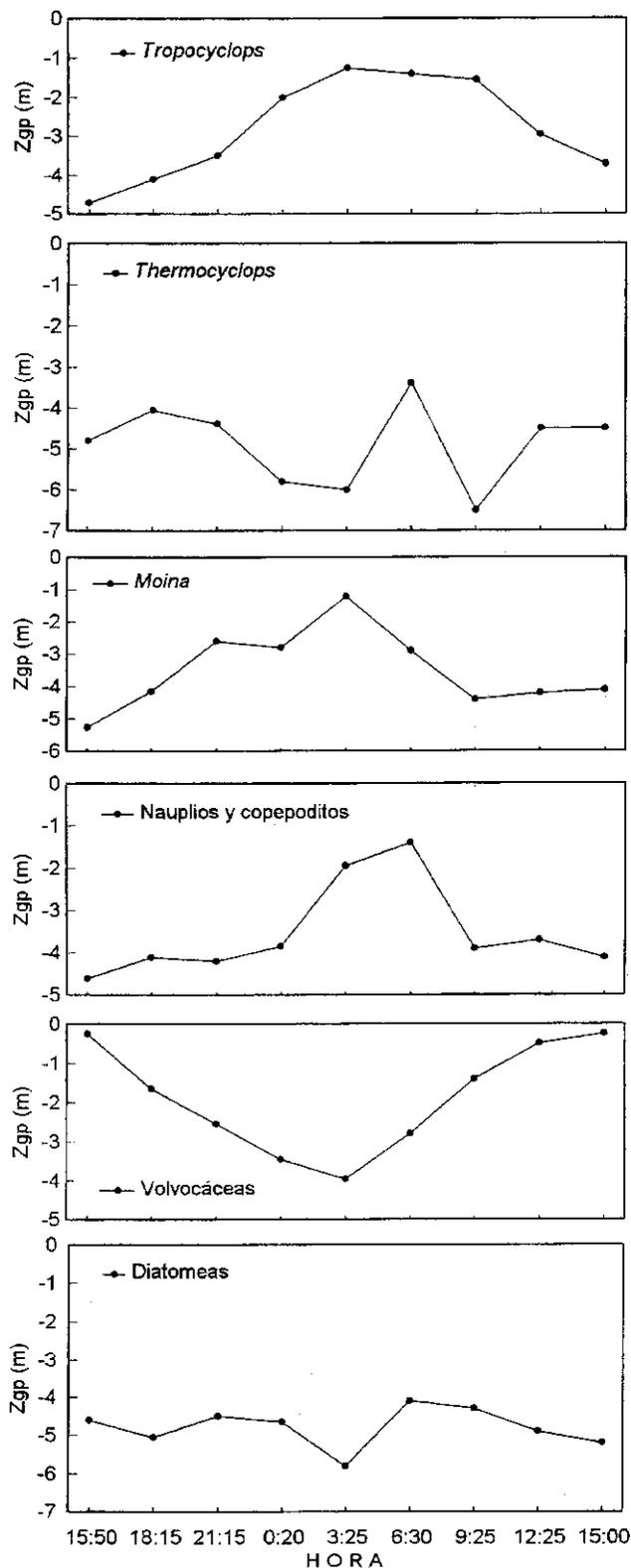


Figura 2. Variación diaria de la profundidad de gravedad (z_{gp}) de los taxa dominantes del plancton de Laguna Escondida entre el 27 y 28 de mayo de 1994.

Tabla 1. Amplitud (M) y velocidad máxima de las migraciones del plancton en ascenso (↑) y descenso (↓) en Laguna Escondida.

Taxon	M (m)	velocidad (m/h)	dirección (horas)
<i>Tropocyclops prasinus</i>	3.45	0.48	↑ (21:15-00:21)
		0.47	↓ (09:25-12:25)
<i>Thermocyclops inversus</i>	3.1	0.84	↑ (03:25-06:30)
		1.06	↓ (06:30-09:25)
Nauplios y copepoditos	3.2	0.62	↑ (00:21-03:25)
		0.86	↓ (06:30-09:25)
<i>Moina micrura</i>	3.2	0.52	↑ (00:21-03:25)
		0.55	↓ (03:25-06:30)
Volvocaceae	3.7	0.48	↑ (06:30-09:25)
		0.41	↓ (15:50-18:15)
Diatomeas	1.7	0.55	↑ (03:25-06:30)
		0.37	↓ (00:21-03:25)

La conducta migratoria fue evidente en casi todos los taxa analizados (Figura 1). Se reconocieron los tres patrones básicos de migración: nocturna, con sólo un máximo en la superficie, generalmente entre el ocaso y el alba; crepuscular, con dos máximos en superficie, asociados con las horas del ocaso y el alba; e inversa, cuando el descenso ocurre en la noche y el ascenso en el día (Hutchinson, 1967). La mayoría de los crustáceos efectuaron migración nocturna; sin embargo, los movimientos de *Thermocyclops* sugieren una migración del tipo crepuscular. Las volvocáceas mostraron un patrón de migración inversa pero en las diatomeas no se observó una clara conducta migratoria pues, salvo un descenso observado entre las 00:20 y 06:30 horas, permanecieron a través del día en la vecindad de los 5 m de profundidad (Fig. 2).

La máxima amplitud de migración correspondió a las volvocáceas y la mínima a las diatomeas (Tabla 1). Entre los crustáceos la variación fue escasa y fluctuó entre 3.1 m, en *Thermocyclops*, y 3.45 m, en *Tropocyclops*. Las diferencias en la velocidad de migración en ascenso entre los crustáceos estuvieron relacionadas directamente con la amplitud de la migración. Así, la mayor velocidad correspondió a *Thermocyclops* (0.84 m h^{-1}) y la menor a *Tropocyclops* (0.48 m h^{-1}). Las mayores densidades de zooplankton se detectaron durante las horas del día a los 5 m de profundidad, alcanzando valores de 500 ind l^{-1} para *Thermocyclops*, copepoditos y nauplios; y de 200 a 250 ind l^{-1} para *Tropocyclops* y *Moina*.

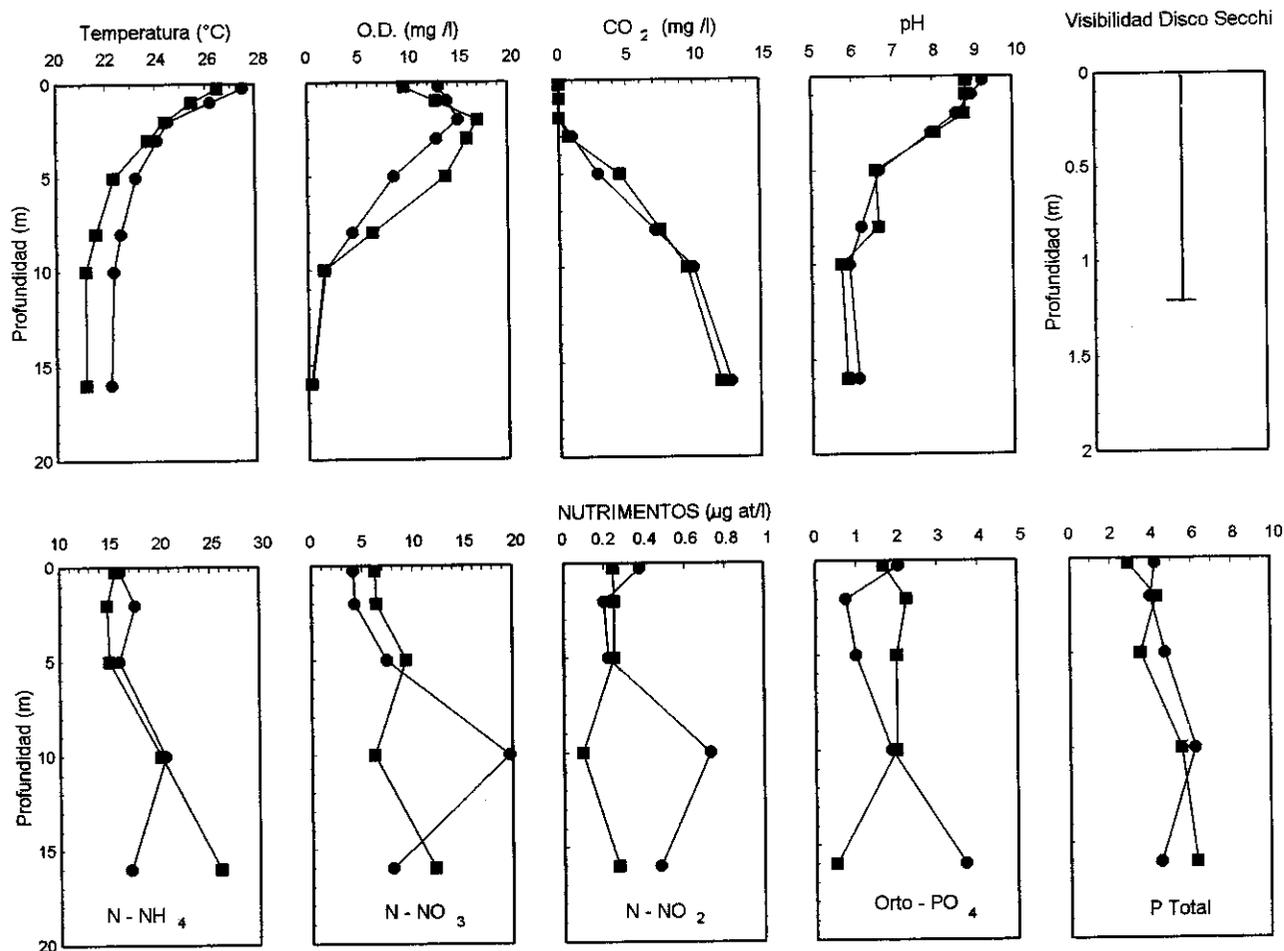


Figura 3. Variación vertical de los factores ambientales en dos momentos contrastantes del día 28 de mayo de 1994. Línea con cuadros, 03:25 horas; línea con círculos, 15:25 horas.

En las fechas que se efectuó el estudio, la variación diaria de la mayoría de los factores ambientales fue relativamente escasa; por ello, en la figura 3 sólo se muestran como ejemplo dos momentos contrastantes del ciclo: las 3:25 y 15:25 horas del día 28 de mayo. Los perfiles de temperatura, oxígeno disuelto, bióxido de carbono y pH indican que el lago estaba estratificado. Por esta razón, todos los movimientos verticales observados en el plancton involucraron el tránsito de las poblaciones a través de la termoclina. En la superficie, la temperatura promedio del agua fue de $27.5 (\pm 0.72)^{\circ}\text{C}$, mientras que a los 8 m de profundidad fue de $22.8 (\pm 1.2)^{\circ}\text{C}$. En la porción de la columna de agua en donde se observaron los principales movimientos, la diferencia de temperatura fue de 3.0°C (26.4° a 1.0 m vs. 23.4° a 5.0 m de profundidad). Aunque el lago estaba estratificado, los nutrientes en el epilimnio se mantuvieron en concentraciones compatibles con los requerimientos algales (Fig. 3).

Para detectar las posibles relaciones entre los factores ambientales y el comportamiento migratorio de los organismos del plancton, se realizaron análisis de correlación simple y múltiple (Spearman); sin embargo, ninguna de las combinaciones intentadas arrojó valores de significancia estadística. La virtual ausencia de *Thermocyclops* por encima de los 4.0 m de profundidad a través del día sugiere que en su migración alcanza profundidades por debajo de los 8.0 m, lo que implica cierta tolerancia a condiciones de baja tensión de oxígeno.

DISCUSIÓN

Lo primero que llama la atención al observar bajo el microscopio el plancton de Laguna Escondida es su tamaño; mientras que en el fitoplancton dominan las formas grandes, como *Synedra ulna* y *Aulacoseira granulata*, entre los

microcrustáceos no se observan copépodos calanoides ni cladóceros de gran talla y la taxocenosis aparece dominada por dos copépodos ciclopoideos pequeños, además de sus nauplios y copepoditos. Hutchinson (1967) ha señalado que si bien las diatomeas grandes son probablemente más difíciles de comer que las pequeñas, en el zooplancton sucede lo contrario y la evasión de los depredadores se logra frecuentemente con una disminución de la talla corporal. Está bien documentado que un incremento en la presión de planctívoros puede llevar a la exterminación de las especies grandes de dáfnidos y su subsecuente reemplazo por especies más pequeñas (Brooks, 1968; Zaret y Suffern, 1976). Igualmente, se ha señalado que las especies más grandes son presa de un número mayor de especies de depredadores (Zaret, 1980; Dodson, 1988). En virtud de lo anterior, la composición por tamaños del plancton de Laguna Escondida sugiere la existencia de intensas presiones de pacimiento y depredación.

La ictiofauna de Laguna Escondida está compuesta principalmente por los poecílidos *Xiphophorus helleri*, *Xiphophorus maculatus*, *Poecilia mexicana*, *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmecae*, además de especies de *Astyanax*, *Cichlasoma*, *Agonostomus* y *Synbranchus* (Meyer y Espinosa-Pérez, 1990). Los poecílidos son abundantes, pero no existen estimaciones del tamaño de sus poblaciones en el lago. Es muy probable que estos peces sean los principales depredadores del plancton, pues la gran mayoría son omnívoros y comen una mezcla de invertebrados terrestres y acuáticos, detritos, algas y plantas vasculares, tomando con frecuencia el ítem más abundante (Meffe y Snelson, 1989).

Evidencias recientes, derivadas tanto de observaciones en el campo (Zaret y Suffern, 1976; Stich y Lampert, 1981; Gliwicz, 1986b; Gilwicz y Pijanowska, 1988; Bollens y Frost, 1989; Levy, 1990) como de trabajos experimentales (Johnsen y Jakobsen, 1987; Dodson, 1988; Leibold, 1990; Neill, 1990; Loose y Dawidowicz, 1994), soportan el punto de vista de que la conducta migratoria en el zooplancton ha sido seleccionada como un medio para evitar a los depredadores visuales, principalmente a los peces. Pero si bien existe consenso en señalar que el descenso diario del zooplancton conlleva el beneficio de abatir la depredación, los beneficios del ascenso nocturno son aún tema de discusión.

Aunque difieren en los detalles, la mayoría de los estudios coinciden en señalar que la MVD es una adaptación que permite encarar la disyuntiva entre la evasión de los depredadores y las oportunidades de forraje (Dodson, 1990) o, dicho en otras palabras, entre el riesgo de morir de hambre en las aguas profundas y el riesgo de ser comido

en la superficie (Johnsen y Jakobsen, 1987). Si aceptamos que en esta hipótesis se da por hecho que las aguas superficiales son más ricas en alimento, el ascenso nocturno resulta una respuesta lógica a un imperativo de índole trófica.

Existe, sin embargo, una posible explicación alternativa. Aunque la abertura de malla de la red empleada para la colecta del plancton (54 μm) sin duda permitió el escape de las formas del micro y nanofitoplancton, que muy probablemente constituyen el alimento principal del zooplancton migrante, también es posible que la posición preferencial de las diatomeas, alrededor de los 5 m de profundidad, sea un buen indicador de la distribución del alimento en la columna de agua de Laguna Escondida. Si tal suposición fuese correcta, ¿qué beneficio obtendría el zooplancton en su ascenso nocturno cuando el alimento se deja atrás? Aunque se descartara el beneficio trófico se retendrían los beneficios derivados de la temperatura más alta que impera en las aguas superficiales: un crecimiento más rápido y, por ende, una reducción del tiempo necesario para alcanzar la edad reproductiva.

En varias ocasiones se ha sugerido que las especies migrantes del zooplancton obtienen ventajas en su adecuación si pasan la mayor parte del día en las aguas superficiales más cálidas (Stich y Lampert, 1981; Orcutt y Porter, 1983; Leibold, 1990), pero apenas recientemente Loose y Dawidowicz (1994), con base en los resultados obtenidos en una serie de experimentos de laboratorio y en el análisis de las evidencias de campo, descartaron el beneficio trófico como elemento fundamental de la disyuntiva que da origen a la conducta migratoria del zooplancton y propusieron que la MVD es un comportamiento de defensa antipredadores estructurado por el balance costo-beneficio ("trade-off") entre un alto riesgo de depredación en las aguas superficiales y un crecimiento reducido en las aguas profundas.

La conducta migratoria fue muy clara en los microcrustáceos y las volvocáceas, pero no en las diatomeas. Éstas, sin embargo, también mostraron cambios en su ubicación espacial. Dado que las diatomeas no poseen estructuras especializadas para el movimiento activo, los cambios en su posición en la columna de agua sugieren la existencia de corrientes verticales cuya dirección e intensidad cambian a través del día. Así, por ejemplo, el descenso de las diatomeas que se observa hacia las 3:25 horas podría reflejar el enfriamiento nocturno del agua superficial, la cual, al perder calor, aumentaría su densidad y se precipitaría hacia partes más profundas de la columna de agua, arrastrando consigo al plancton con menor capacidad natatoria. Por otra parte, la permanencia de la comunidad

de diatomeas alrededor de los 5 m de profundidad a lo largo del día sugiere que en este nivel las especies dominantes encuentran la combinación de factores ambientales más adecuada para su desarrollo (ver Fig. 3).

Las amplitudes de migración del zooplancton de Laguna Escondida fueron moderadas (Tabla 1). La transparencia ejerce una importante influencia en la distribución vertical y la amplitud de los movimientos de migración en el zooplancton, e incluso se han desarrollado modelos para predecir M a partir de la profundidad del disco de Secchi (p.ej. Dodson, 1990). Así, en los ambientes en donde la transparencia es alta, y/o en donde las poblaciones de peces planctívoros exhiben a su vez conducta migratoria, se registran las mayores amplitudes de migración (Johnsen y Jakobsen, 1987). Pero si en Laguna Escondida la visibilidad del disco de Secchi es baja (1.2 m) y los principales peces depredadores prefieren las aguas someras (la boca superior y el dorso deprimido de los poecílidos son adaptaciones características de peces que se alimentan en la superficie) y no migran, una migración de gran amplitud significaría un gasto inútil de energía para el zooplancton, pues a las presas les bastaría con colocarse unos cuantos metros de profundidad por debajo del depredador para reducir sustancialmente el riesgo de ser comidas.

La mayor M registrada en el plancton de Laguna Escondida correspondió a la comunidad de las volvocáceas (3.7 m), la cual estuvo constituida en más de un 90% por especies de *Eudorina*. Aunque las M en el fitoplancton móvil no suelen rebasar a las observadas en el zooplancton, se sabe que en el lago tropical Cahora Bassa *Volvox* realiza una migración vertical de más de 18 m de amplitud, con velocidades de desplazamiento vertical de 1.8 a 3.6 m por hora (Sommer y Gliwicz, 1986).

La ausencia de relaciones aparentes entre los movimientos verticales de los crustáceos del plancton y las características físicas y químicas del agua concuerda con las observaciones de Huntley (1985), quien señaló que la mayoría de los factores físicos y químicos de la columna de agua no parecen ser importantes para la MVD y que si bien estos factores pueden actuar como influencias modificadoras no ejercen el control del proceso. Por su parte, en el caso del fitoplancton móvil, Sommer y Gliwicz (1986) y Salonen *et al.* (1984) explicaron el descenso nocturno de *Volvox* como una adaptación a la falta de fósforo disponible en las capas de agua superiores; en nuestros datos, sin embargo, la relación entre las volvocáceas y el fósforo no es clara, pues aunque el lago estaba estratificado y las concentraciones de ortofosfatos y fósforo total fueron mayores en la superficie las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó con el financiamiento otorgado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana -Iztapalapa. Agradecemos a nuestros compañeros de laboratorio Alberto Pérez Rojas, Elizabeth Camps, Emilio Revueltas y Sandra Zanatta su asistencia en el trabajo de campo; al personal de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" de la UNAM, su apoyo y hospitalidad, y a Kurt Dreckmann y José Luis García Calderón, la lectura crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- APHA, AWWA y WPCF, 1992. Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales. Díaz de Santos, Madrid. 872 p.
- BOLLENS, S. M. y B. W. FROST, 1989. Zooplanktivorous fish and variable diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography* 34(6): 1072-1083.
- BOURRELLY, P., 1968. *Les algues d'eau douce. Initiation a la systématique. II. Les algues jeunes et brunes: Chrysophycées, Phaeophycées, Xanthophycées et Diatomées*. N. Boubée, Paris. 438 p.
- BOURRELLY, P., 1970. *Les algues d'eau douce. Initiation a la systématique. II. Les algues bleues et rouges: Les Eugleniens, Peridiniens et Cryptomonadines*. N. Boubée, Paris. 569 p.
- BOURRELLY, P., 1972. *Les algues d'eau douce. Initiation a la systématique. I. Les algues vertes*. N. Boubée, Paris. 560 p.
- BROOKS, J. L., 1968. The effects of prey size selection by lake planktivores. *Systematic Zoology* 17: 272-291.
- DIRZO, R. y A. MIRANDA, 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- DODSON, S., 1988. The ecological roll of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behaviour in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 33 (6, part. 2): 1431-1439.
- DODSON, S., 1990. Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnology and Oceanography* 35(5): 1195-1200.
- EDMONDSON, W. T., 1959. *Fresh Water Biology*. Wiley, New York. 1248 p.
- GLIWICZ, Z. M., 1986a. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320: 746-748.
- GLIWICZ, Z. M., 1986b. A lunar cycle in zooplankton. *Ecology* 67: 883-897.
- GLIWICZ, Z. M. y J. PIJANOWSKA, 1988. Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton. *Bulletin of Marine Science* 43: 695-709.

- HUNTLEY, M., 1985. Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. pp. 71-90. En: M. A. RANKIN (Comp.). Migration: Mechanism and adaptive significance. *Contributions in Marine Science (Suppl.)* 27.
- HUTCHINSON, G. E., 1967. *A treatise on Limnology, Volume II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. Wiley, New York. 1115 p.
- JOHNSEN, G. H. y P. J. JAKOBSEN, 1987. The effect of food limitation on vertical migration in *Daphnia longispina*. *Limnology and Oceanography* 32(4): 873-880.
- KERFOOT, W. C., 1985. Adaptive value of vertical migration: Comments on the predation hypothesis and some alternatives. pp. 91-113. En: M. A. RANKIN (Comp.). Migration: mechanisms and adaptive significance. *Contributions in Marine Science (Suppl.)* 27.
- KOSTE, W., 1978. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Ein Bestimmungswerk berg. von Max Voigt. Überordnung Monogononta. Vol. 1-2. 673 p. + 234 pl.
- LEIBOLD, M. A., 1990. Resources and predators can affect the vertical distributions of zooplankton. *Limnology and Oceanography* 35(4): 938-944.
- LEVY, D. A., 1990. Reciprocal diel vertical migration behaviour in planktivores and zooplankton in British Columbia Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1755-1764.
- LOOSE, C. J. y P. DAWIDOWICZ, 1994. Trade-off in diel vertical migration by zooplankton. *Ecology* 75(8): 2255-2263.
- MCLAREN, I. A., 1963. Effects of temperature on the growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 20: 685-727.
- MEFFE, G. K., y F. F. SNELSON JR., 1989. An ecological overview of poeciliid fishes. pp. 13-31. En: G. K. MEFFE y F. F. SNELSON JR. (Eds). *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- MEYER, M. K. y H. ESPINOSA-PÉREZ, 1990. *Priapella olmecae* sp. n.; a new species from Veracruz (México) (Teleostei: Poeciliidae). *Zoologische Abhandlungen* 45(12): 121-126.
- NEILL, W. E., 1990. Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. *Nature* 345: 525-526.
- ORCUTT, J. D., JR., y K. G. PORTER, 1983. Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 28(4): 720-730.
- PENNAK, R. W., 1978. *Fresh-Water Invertebrates of the United States*. Wiley, New York. 803 p.
- RANKIN, M. A. (Comp.), 1985. Migration: mechanisms and adaptive significance. *Contributions in Marine Science (Supplement)* 27.
- SALONEN, K., R. Y. JONES y L. ARVOLA, 1984. Hypolimnetic phosphorus retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton. *Freshwater Biology* 14: 431-438.
- SCHWÖERBEL, J., 1975. *Métodos de hidrobiología*. H. Blume, Madrid. 262 p.
- SOMMER, U. y Z. M. GLIWICZ, 1986. Long range vertical migration of *Volvox* in tropical lake Cahora Bassa (Mozambique). *Limnology and Oceanography* 31(3): 656-653.
- SOTO ESPARZA, M., 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver. pp. 70-111. En: A. GÓMEZ-POMPA et al. (Comps.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. GECSA, México.
- STICH, H. B. y W. LAMPERT, 1981. Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature* 294(1): 396-398.
- THORP, H. J., y A. P. COVICH, 1991. *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, San Diego. 911 p.
- TILZER, M. M., 1973. Diurnal periodicity in the phytoplankton assemblage of a high mountain lake. *Limnology and Oceanography* 18: 15-30.
- TORRES-OROZCO B., R., C. JIMÉNEZ-SIERRA y A. PÉREZ-ROJAS, 1996. Some limnological features of three lakes from Mexican Neotropics. *Hydrobiologia* 341: 91-99.
- WETZEL, R., 1984. *Limnology*. W. B. Saunders, Philadelphia. 743 p.
- WHITFORD, L. A. y G. R. SCHUMACER, 1969. *A manual of fresh water algae in North Carolina*. The North Agriculture Experimental Station, USA. 313 p.
- ZARET, T. M., 1980. *Predation and freshwater communities*. Yale University Press, New Haven, CT. 187 p.
- ZARET, T. M. y J. S. SUFFERN, 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography* 21(6): 804-813.

Recibido: 2 de septiembre de 1997.

Aceptado: 7 de octubre de 1997.