

La cadena trófica en los sistemas de depuración biológicos. ¿Quién se come a quién?

Meritxell Mas Aceves. Hydrolab Microbiologica. c/ Blanco 38 08028 Barcelona.
meritxellmas@hydrolabmicrobiologica.com

Abstract

Los microorganismos presentes en los sistemas de depuración biológicos forman una red trófica más o menos sencilla donde todos están relacionados entre sí. La materia orgánica que entra al sistema con el influente es asimilada por el componente bacteriano así como por algunos pequeños protozoos flagelados y gimnamebas. La mayoría de los protozoos nanoflagelados y ciliados se nutren de las bacterias, ya sea de las bacterias dispersas, de las bacterias floculantes y/o de las bacterias filamentosas. Algunos protozoos ciliados pueden capturar e ingerir otros protozoos; es el caso de los protozoos carnívoros. Los diferentes estratos nutricionales da lugar a toda una serie de estrategias tróficas dentro el grupo de los protozoos: los protozoos filtradores y reptantes generan con cilios o flagelos corrientes de agua para concentrar y capturar bacterias; los protozoos que se alimentan de microorganismos filamentosos presentan una estructura compleja (nasa faríngea) que permite la engullición de los filamentos; algunos protozoos carnívoros disponen de complejos sistemas de captura de sus presas, como toxicistos o tentáculos adherentes. Conocer las diferentes estrategias alimenticias permite comprender mejor las eficiencias de transferencia del alimento de un estrato trófico a otro y, así mismo, conocer mejor la fisiología de los sistemas de depuración.

1. Introducción

Los sistemas de depuración biológicos pueden ser entendidos como ecosistemas sometidos a condiciones extremas donde diferentes microorganismos compiten por el alimento. De entre estos microorganismos se distinguen dos tipos principales, los que se nutren de la materia orgánica disuelta (fundamentalmente, bacterias y hongos) y los denominados consumidores, que se alimentan de bacterias y otros microorganismos (incluyen a protozoos y pequeños metazoos) (Madoni, 1994; Salvadó, 2001) (Fig 1).

La cantidad de alimento determina la biomasa de microorganismos que puede soportar el sistema, mientras que el tipo de alimento determina el grupo nutricional que se puede desarrollar. En términos de biomasa, el componente bacteriano es el más abundante, seguido por los protozoos ciliados, los cuales actúan como consumidores primarios y secundarios dentro de la red trófica (Curds, 1992; Madoni, 1994). Así mismo, pueden habitar en los sistemas de depuración pequeños metazoos, como rotíferos, nemátodos, gastrotricos, tardígrados y oligoquetos.

Aproximadamente se han observado 230 especies de protozoos en los diferentes tipos de sistemas de depuración, y de éstas 33 especies pertenecen al grupo de los flagelados, 25 al de los rizópodos, 6 al de los actinozoos y 160 al de los ciliados (Madoni, 1991).

La mayoría de los protozoos presentes en los sistemas de depuración biológicos se alimentan de bacterias dispersas. Algunos se alimentan de bacterias floculantes e incluso de bacterias filamentosas. Otros son depredadores de otros protozoos e incluso de pequeños metazoos. Y otros pueden depredar sobre bacterias, otros protozoos y sobre pequeños metazoos.

Los protozoos se alimentan básicamente por fagocitosis, proceso por el cual la membrana plasmática de la célula incluye las partículas alimenticias, formando vacuolas donde se efectúa la digestión. Se alimentan por fagocitosis tanto los protozoos filtradores como los carnívoros y omnívoros. Estos tres tipos se distinguen por el tamaño de la partícula que ingieren. Los protozoos filtradores ingieren partículas de pequeño tamaño, fundamentalmente bacterias libres, las cuales son concentradas antes de ser ingeridas. Los protozoos carnívoros ingieren partículas de mayor tamaño, como pequeños flagelados, algas, otros protozoos e incluso pequeños invertebrados, las cuales son ingeridas una a una. Los protozoos omnívoros pueden ingerir tanto bacterias como otros protozoos y algas (Rius y Salvadó, 2004).

El tipo de alimento y, sobre todo, la forma de alimentación de cada especie en concreto dentro del grupo de los protozoos de los sistemas de depuración es poco conocida, especialmente en el caso de los protozoos carnívoros y omnívoros. En la Tabla 1 se listan las especies de protozoos ciliados observadas en las muestras de fangos activos analizadas así como el régimen alimentario de cada una según Foissner y Berger, (1996), Pauli (2001) y GBS y Zornoza (2006). Observaciones realizadas han manifestado que el régimen alimenticio descrito para algunas especies es incompleto. Así pues, en este trabajo nos proponemos aportar más datos sobre el comportamiento nutricional de algunas especies de protozoos presentes en los sistemas de depuración biológicos.

2. Material y métodos

2.1. Toma de muestras

Se han analizado un total de 320 muestras de fangos activos pertenecientes a 52 depuradoras diferentes, tanto urbanas como industriales. Las muestras se han extraído del tanque aerobio, en un punto donde la homogenización del tanque fuera buena, preferentemente en la salida del reactor y evitando la recolección de espumas. El volumen recolectado ha sido aproximadamente de 250 ml en un bote de 500 ml para mantener una cámara de aire durante el transporte hasta el laboratorio, el cual se ha realizado en menos de 24 horas.

2.2. Determinación y recuento de microorganismos

La determinación de los protozoos flagelados y ameboideos se ha realizado a partir de individuos vivos siguiendo a Patterson y Hedley (1992), determinando a nivel de familia, género o especie según los casos, dependiendo de la dificultad existente en la determinación de los individuos.

La identificación de los protozoos ciliados se ha realizado a partir de muestras en vivo así como utilizando diversos métodos de tinción: tinciones vitales con verde de metilacético para la observación de núcleos y impregnaciones de carbonato de plata amoniacal (Fernández-Galiano, 1994) para la observación de la infraciliación y del aparato nuclear. La clasificación de los protozoos ciliados se ha realizado a nivel específico según Foissner y Berger (1996), Foissner *et al.* (1991, 1992, 1994, 1995).

El recuento de individuos por ml correspondientes a los diferentes grupos se ha realizado a partir de la observación microscópica de submuestras de 25 μ l. Los recuentos de protozoos ciliados, de protozoos ameboideos de tamaño medio (entre 20 y 50 μ m), de protozoos ameboideos de gran tamaño (mayores de 50 μ m) y de protozoos flagelados de gran tamaño (mayores de 20 μ m) se han realizado mediante microscopía de campo claro o de contraste de fases a 100 aumentos. Los

recuentos de protozoos flagelados y ameboideos de pequeño tamaño se han realizado mediante microscopía de contraste de fases a 400 aumentos.

2.3. Capacidad filtradora y tasa de ingestión de bacterias

La capacidad filtradora y la tasa de ingestión de bacterias se han realizado utilizando la metodología de FLB (*fluorescence-labeled bacteria*, bacterias marcadas con fluoresceína) modificada a partir de Sherr y Sherr (1987), Sherr *et al.* (1988), Sherr y Sherr (1993) y Šimek *et al.* (2000). Se marcaron las bacterias presentes en fango activo con fluoresceína (FLB) y se dosificaron en alícuotas de cultivo puro de *Tetrahymena pyriformis*, *Drepanomonas revoluta* y *Paramecium aurelia* a diferentes tiempos (0, 5, 10, 15, 40 y 60 minutos), fijando las alícuotas justo después de la adición de las FLB y se marcaron los depredadores con DAPI. Así, en el mismo campo se pudieron observar los depredadores con las bacterias ingeridas en su interior (Fig. 2).

2.4. Técnicas de observación

Las observaciones se han realizado en vivo mediante microscopía de campo claro y de contraste de fases con un microscopio Nikon Eclipse 50i. Los vídeos y fotografías han sido tomados con una cámara digital Olympus Coolpix 4500 de 4 Megapíxels.

La capacidad filtradora de las especies de ciliados *Tetrahymena pyriformis*, *Drepanomonas revoluta* y *Paramecium aurelia* se han determinado mediante microscopía de fluorescencia con un microscopio Leica.

3. Resultados y discusión

De todas las especies de protozoos ciliados observadas en el conjunto de muestras de fangos activos analizadas hemos detectado que la mayoría de las especies (el 65%) están descritas por Foissner, y Berger, (1996) como bacterívoras, seguidas por especies carnívoras (21%), siendo las menos abundantes las especies omnívoras (9%) y las que se alimentan de algas (5%) (Fig. 3). Así pues, el papel principal de los protozoos ciliados, tal y como ya ha sido repetidamente descrito (Curds y Vandyke, 1966; Curds *et al.*, 1968; Curds y Cockburn, 1968; Curds, 1975; Ratsak *et al.*, 1994) es el de purificar el agua tratada de bacterias, especialmente bacterias dispersas.

3.1. Protozoos bacterívoros filtradores

Los protozoos filtradores se caracterizan por utilizar los cilios o flagelos para concentrar y acercar las partículas alimenticias hacia la zona de ingestión de la célula (Fig. 4 y 5). Tanto cilios como flagelos generan corrientes de agua que acercan las partículas hacia la zona oral, donde tiene lugar la selección de las partículas antes de que éstas sean finalmente ingeridas. *Epistylis coronata* induce corrientes que pueden llegar a velocidades superiores a 180 μm por segundo cerca de la célula, siendo capaz de remover aproximadamente $10^6 \mu\text{m}^3$ de agua por segundo (Fried y Lemmer, 2003).

Se ha estudiado la capacidad filtradora y la tasa de ingestión de tres especies de ciliados bacterívoros filtradores libre-nadadores extraídos de muestras de fangos activos y mantenidos en cultivos puros: *Tetrahymena pyriformis*, *Drepanomonas revoluta* y *Paramecium aurelia* (Fig. 6).

Tetrahymena pyriformis puede medir entre 20 y 90 μm de longitud (usualmente 50 μm), con el cuerpo en forma de pera y uniformemente ciliado. La ciliatura oral está compuesta por una membrana ondulante dispuesta en el lado derecho de la cavidad oral y tres membranelas muy poco conspicuas en el lado izquierdo. La membrana ondulate genera corrientes de agua hacia el interior de la cavidad oral mediante las que concentra e ingiere las bacterias dispersas del medio.

Drepanomonas revoluta es un ciliado de pequeña talla (18 a 35 μm de longitud y de 10 a 15 μm de anchura), comprimido dorsalmente, y con ciliatura somática más reducida en la parte dorsal que en la parte ventral. El citostoma se encuentra dentro de una pequeña depresión situada en el lado izquierdo de la célula, en la zona media de la célula. La cavidad oral cuenta con una faringe formada por varillas resistentes así como con una membranela situada en la zona anterior izquierda.

Paramecium aurelia es un ciliado de 120 a 180 μm de longitud, de forma más o menos ovalada, con un vestíbulo oral que se extiende en una amplia depresión en forma de “embudo”, oblicua respecto al eje longitudinal de la célula, denominada infundíbulo. El citostoma se localiza al final del infundíbulo. En la cavidad oral se hallan una pequeña membrana ondulante y dos membranelas denominadas penículos.

La capacidad filtradora de FLB para estas tres especies se muestra en la Tabla 2. Se observa *Paramecium aurelia* presenta una mayor tasa de ingestión y de filtración por individuo aunque por unidad de volumen la especie más eficiente es *Drepanomonas revoluta*. Estos resultados corroboran la tendencia descrita por Ratsak (1996) sobre la mayor eficiencia de los ciliados de pequeño tamaño respecto a los de gran tamaño tanto en capacidad filtradora como en capacidad de ingestión.

A lo largo del tiempo la dinámica de ingestión y de filtración de las tres especies estudiadas también difiere (Fig. 7 y 8). Mientras que *Drepanomonas revoluta* y *Tetrahymena pyriformis* siguen una tendencia exponencial (a más bacterias, más ingestión y a medida que disminuye la concentración de bacterias su eficiencia filtradora y de ingestión disminuye), *Paramecium aurelia* mantiene un ritmo de ingestión y filtración constante.

3.2. Protozoos bacterívoros reptantes

Los protozoos reptantes bacterívoros son aquellos que presentan una elevada afinidad al sustrato (flóculo o biopelícula) sin estar fijados a él, y que se alimentan de bacterias que van arrancando de la superficie con la acción de diferentes estructuras, como cilios, cirros, varillas rígidas, etc. Son ejemplos de protozoos bacterívoros reptantes los géneros *Euplotes*, *Aspidisca*, *Holosticha*, etc. (Fig.8).

Tanto los hipotricos como los esticotricos presentan una zona adoral de membranelas asociada a la cavidad oral. Estos protozoos generan corrientes de agua con los cirros (Fig. 9) que arrancan las partículas alimenticias presentes en los flóculos y las acercan a la cavidad oral donde la zona adoral de membranelas, la cual selecciona las partículas a ingerir de las partículas a desechar por tamaño, reteniendo las partículas de tamaño medio en caso del género *Euplotes* (Fenchel, 1987). La zona oral de *Euplotes* tiene forma de copa y a lo largo del margen presenta una fila de penachos de cilios asociados entre sí (zona adoral de membranelas) que dirigen las partículas alimenticias hacia el interior de la cavidad oral, donde se halla el citostoma, que engulle las partículas seleccionadas en vacuolas digestivas. La selección, el rechazo y la engullición del

alimento es un proceso complicado donde interviene un aparato sensorial que reviste la cavidad oral.

3.2.1. Protozoos depredadores de microorganismos filamentosos.

Los microorganismos filamentosos están presentes en prácticamente todos los sistemas de depuración y, en el caso de los fangos activos, son un elemento muy importante en la formación de los flóculos, dando lugar a su macroestructura. Sin embargo, un exceso de microorganismos filamentosos genera problemas de decantación en el tanque de sedimentación secundaria, dando lugar a un funcionamiento deficiente del sistema (fenómeno conocido como *bulking* filamentoso). Además, algunos microorganismos filamentosos causan problemas de espumas, las cuales se escapan con el efluente, empeorando su calidad.

Se ha observado que en condiciones de elevadas concentraciones de microorganismos filamentosos aparecen una serie de protozoos ciliados capaces de contrarrestar el crecimiento masivo de los filamentos. Densidades de 1000 individuos/ml de *Trochiloides* y concentraciones de 2000 individuos/ml de *Chilodonella* son suficientes para controlar episodios de *bulking* filamentoso en pocos días (Fig. 11) (Pauli, 2001). Cabe decir que son pocos los ciliados capaces de alimentarse de microorganismos filamentosos; son ejemplos los géneros *Trochiloides*, *Trithigmotoma*, *Trochilia*, *Chilodonella*, *Pseudomicrothorax*, etc.

El mecanismo de ingestión y digestión de microorganismos filamentosos por parte de *Pseudomicrothorax* ha sido ampliamente estudiado (Hauser y Hausmann, 1982; Pauli, 2001; Hausman, 2002). Este protozoo ciliado presenta una nasa faríngea que consiste en una funda de microfilamentos y en un haz de microtúbulos. Los movimientos de los microtúbulos facilitan la ingestión de los microorganismos filamentosos hacia el interior de la célula, donde se forma una vacuola digestiva dentro de la cual toda una serie de vesículas vierten su contenido de lisozimas para llevar a cabo la digestión de las paredes del filamento (Fig. 12).

3.3. Protozoos carnívoros

Los ciliados carnívoros incluyen a los protozoos que se alimentan de otros protozoos y de pequeños metazoos. Los sistemas dedicados a la alimentación en los protozoos carnívoros son muy complejos, tanto en la selección de la presa como en los métodos de su captación e ingestión. Estos microorganismos son capaces de distinguir sus presas del resto de organismos presentes en el medio y de otros individuos de su misma especie, habiéndose observado pocos casos de canibalismo, aunque sí puede ocurrir en algunos casos, especialmente en condiciones de cultivo. Son ejemplos de ciliados carnívoros géneros como *Didinium*, *Phialina* (Fig. 13), así como el grupo de los pleurostomados, por ejemplo *Spathidium* (Fig. 13) y *Litonotus* (Fig. 14), y el grupo de los suctores, como *Podophrya* (Fig. 15) y *Tokophrya* (Fig. 16).

Algunos ciliados depredadores, como *Homalozoon vermiculare* presentan unas estructuras denominadas toxicistos situadas cerca del citostoma que en contacto con su presa son inyectadas hacia el interior de la presa para adormecerla e inmovilizarla (Fig. 17). La expulsión de los toxicistos ocurre debido al contacto mecánico del organismo con su presa y dura sólo unos pocos milisegundos. Seguramente el reconocimiento químico de la presa está también involucrado en la en este fenómeno (Hausmann, 2002).

Los sectores presentan una serie de tentáculos encargados de captar e ingerir las presas (Fig. 18). La presa es capturada por el tentáculo; los haptocistos del extremo del tentáculo entran en

contacto con la membrana plasmática de la presa, la cual se rompe en la zona de contacto. Seguidamente dos microtúbulos se extienden a lo largo del tentáculo. El citoplasma de la presa se va englobando en una vacuola digestiva y es invaginado rápidamente a través del tentáculo (Fig. 18).

En cuanto a las poblacionales de los protozoos carnívoros respecto a sus presas han sido estudiadas por varios autores. Se ha descrito que cultivos combinados de materia orgánica soluble como sustrato, bacterias correspondientes a *Enterobacter aerogenes* y los ciliados *Paramecium primaurelia* y *Didinium nasutum* en aireación mostraron que los cuatro niveles tróficos siguieron el modelo matemático basado en la cinética de Monod (Gram. y Raymond, 1982). En base a nuestros análisis hemos observado que el protozoo ciliado *Acineria uncinata* sigue el modelo depredador-presa establecido por Lotka y Volterra (Fig. 19).

3.4. Protozoos omnívoros

Los protozoos omnívoros son aquellos que pueden depredar tanto sobre bacterias como sobre otros protozoos o pequeños metazoos. Se han descrito como ciliados omnívoros a géneros como *Stentor*, *Blepharisma*, *Coleps* (Fig. 20), *Holophrya* (Fig. 21)...

A partir de nuestras observaciones hemos seguido el hábito alimenticio de la especie *Plagiocampa rouxi*, que según Foissner y Berger (1996) se alimenta de bacterias y algas no diatomeas, incluyendo los flagelados autotróficos. Podemos documentar que *Plagiocampa rouxi* puede también alimentarse de nanoflagelados heterótrofos e incluso de ciliados y pequeños metazoos (Fig. 22).

4. Conclusiones

- Los microorganismos presentes en los sistemas de fangos activos componen una red trófica compleja donde las bacterias se alimentan de la materia orgánica disuelta y los protozoos y pequeños metazoos se alimentan de las bacterias principalmente (bacterívoros) aunque hay especies que pueden depredar sobre otros protozoos y metazoos (carnívoros) e incluso sobre bacterias, protozoos y metazoos (omnívoros).
- Existen variadas estrategias alimenticias dentro del grupo de los protozoos para capturar su alimento: creación de corrientes de agua por parte de los filtradores y reptantes, estructuras complejas como la nasa faríngea de los citofaríngeos para capturar y digerir microorganismos filamentosos, tentáculos y toxicistas para depredar sobre otros protozoos o metazoos...
- Las diferentes estrategias alimenticias aportan diferentes eficiencias en la captura del alimento y ello las especies se van sucediendo unas a otras a medida que el sistema cambia sus condiciones.
- Aún queda mucha información por descubrir sobre el comportamiento alimenticio de muchas de las especies de protozoos presentes en los fangos activos.

5. Bibliografía

- Curds, C.R. (1975). Protozoa. In: Ecological aspects of used-water treatment. Volume I – The organisms and their ecology. Curds, C.R. and Hawkes, H.H. (eds.), Academic Press, London, New York, San Francisco, pp: 203-268.
- Curds, C.R. (1982). The ecology and role of protozoa in aerobic sewage treatment processes. *Ann. Rev. Microbiol.*, 36: 27-46.
- Curds, C.R. (1992). *Protozoa and the Water Industry*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Curds, C.R.; Cockburn, A. (1970). Protozoa in biological sewage-treatment processes II. Protozoa as indicators in the activated sludge process. *Wat. Res.*, 4: 237-249.
- Curds, C.R.; Cockburn, A.; Vandyke, J.M. (1968). An experimental study of the role of the ciliated protozoa in the activated sludge process. *Wat. Pollut. Control*, 1968: 312-329.
- Curds, C.R.; Vandyke, J.M. (1966). The feeding habits and growth rates of some fresh-water ciliates found in activated-sludge process. *J. Appl. Ecol.*, 3: 127-138.
- Fenchel, T. (1987). *Ecology of protozoa*. Springer-Verlag. Berlin. 196 pp.
- Foissner, W.; Berger, H. (1996). A user friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwat. Biol.*, 35: 375-482.
- Foissner, W.; Berger, H.; Blattner, H.; Kohmann, F. (1995). Taxonomische und ökologische revision der ciliaten des Saprobiensystem. Band IV, Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München, 540 pp.
- Foissner, W.; Berger, H.; Kohmann, F. (1992). Taxonomische und ökologische revision der ciliaten des Saprobiensystem. Band II, Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München, 502 pp.
- Foissner, W.; Berger, H.; Kohmann, F. (1994). Taxonomische und ökologische revision der ciliaten des Saprobiensystem. Band III, Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München, 548 pp.
- Foissner, W.; Blattner, H.; Berger, H.; Kohmann, F. (1991). Taxonomische und ökologische revision der ciliaten des Saprobiensystem. Band I, Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München, 471 pp.
- Fried, J.; Lemmer, H. (2003). On the dynamics and function of ciliates in sequencing batch biofilm reactors. *Wat. Sci. & Tech.*, 47(5): 189-196.
- GBS; Zornoza, A. (2006). *Álbum fotográfico de microorganismos presentes en fangos activos*. Tecnología del Agua, coleccionable.
- Graham, J.M.; Raymond, P. C. (1982). Experimental and modeling studies of a four-trophic level predator-prey system. *Earth and Environmental Science*, 8 (3): 217-232.
- Hausmann, K. (2002). Food acquisition, food ingestion and food digestion by protists. *Jpn. J. Protozool.*, 35(2): 85-95.
- Hausmann, K.; Hülsmann, N.; Radek, R. (2003). *Protistology*. 3rd edition. Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 379pp.

- Kitching, J.A. (1952). Observations on the Mechanism of Feeding in the Suctorian Podophrya. *Journal of Experimental Biology*, 29: 255-266.
- Madoni, P. (1991). Role of protozoans and their indicator value in the activated sludge process. *Biological Approach to Sewage Treatment Process: Current Status and Perspectives*. pp.: 21-27. Perugia.
- Madoni, P. (1994). A sludge biotic index (SBI) for the evaluation of the biological performance of activated sludge plants based on the microfauna analyses. *Wat. Res.*, 28: 67-75.
- Mauser, M.; Hausmann, K. (1982). Electron Microscopic Localization of ATPase Activity in the Cytopharyngeal Basket of the Ciliate *Pseudomicrothorax dubius*. *Differentiation*, 22 (1-3): 67-72.
- Patterson, D.J. (1992). *Free-Living Freshwater Protozoa*. Wolfe Publishing Ltd. 223 pp.
- Pauli, W.; Jax, K.; Berger, S. (2001). Protozoa in Wastewater Treatment: Function and Importance. In: *The Handbook of Environmental Chemistry*. Vol 2K: Biodegradation and Persistence. Beek, B. (ed.). Springer, Berlin. Pp: 203-252.
- Raloff, J. (2006). Protozoa Aid Food-Poisoning Germs. *Science News Online*, 169 (11) <http://www.sciencenews.org/articles/20060318/food.asp>.
- Ratsak, C.H.; Kooi, b.W; van Verseveld, H.W. (1994). Biomass reduction and mineralization increase due to the ciliate *Tetrahymena pyriformis* grazing on the bacterium *Pseudomonas fluorescens* *Wat. Sci. Tech.*, 29 (7): 119-128.
- Ratsak, C.H.; Maarsen, K.A.; Kooijman, SALM. (1996) Effects of protozoa on carbon mineralization in activated sludge. *Water Res.*, 30: 1-12.
- Rius, M.; Salvadó, H. (2004). L'ús de la microfauna en el control dels sistemes de depuració per fangs activats. Volum de ponències. I Jornades tècniques de gestió d'estacions depuradores d'aigües residuals. Agència Catalana de l'Aigua. Barcelona.
- Salvadó, H. (2001). La microscopía como técnica para optimizar el control del tratamiento biológico de las aguas residuales mediante fangos activos. In: *Ciencia y tecnología*. Vol. 2. Tibidabo Edicions. Barcelona.
- Sherr, B.F., E.B. Sherr, and F. Rassoulzadegan. 1988. Rates of digestion of bacteria by marine phagotrophic protozoa: temperature dependence. *Appl. Environ. Microbiol.* 54:1091-1095.
- Sherr, E.B., and B.F. Sherr. (1987). High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature*, 325: 710-711.
- Sherr, E.B.; Sherr, B.F. (1993). Protistan grazing rates via uptake of fluorescently labeled prey. In: Kemp, P.F.; Sherr, B.F.; Sherr, E.B.; Cole, J.J. (Eds) *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publ, Boca Raton, pp 695-701.
- Šimek K, Jürgens K, Nedoma J, Comerma M, Armengol J. (2000). Ecological role and bacterial grazing of *Halteria* spp.: small oligotrichs as dominant pelagic ciliate bacteriovores. *Aquat Microb Ecol.*, 22:43-56.

Figuras

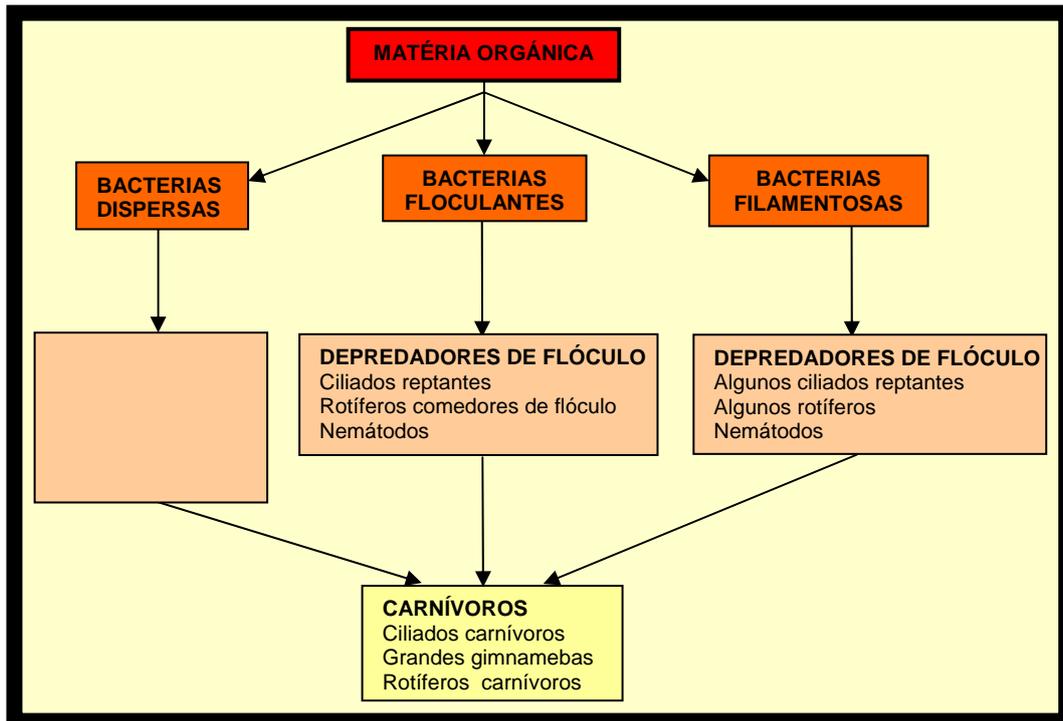


Fig. 1. Relaciones tróficas entre los microorganismos presentes en los sistemas de depuración biológica (modificado a partir de Madoni, 1994).

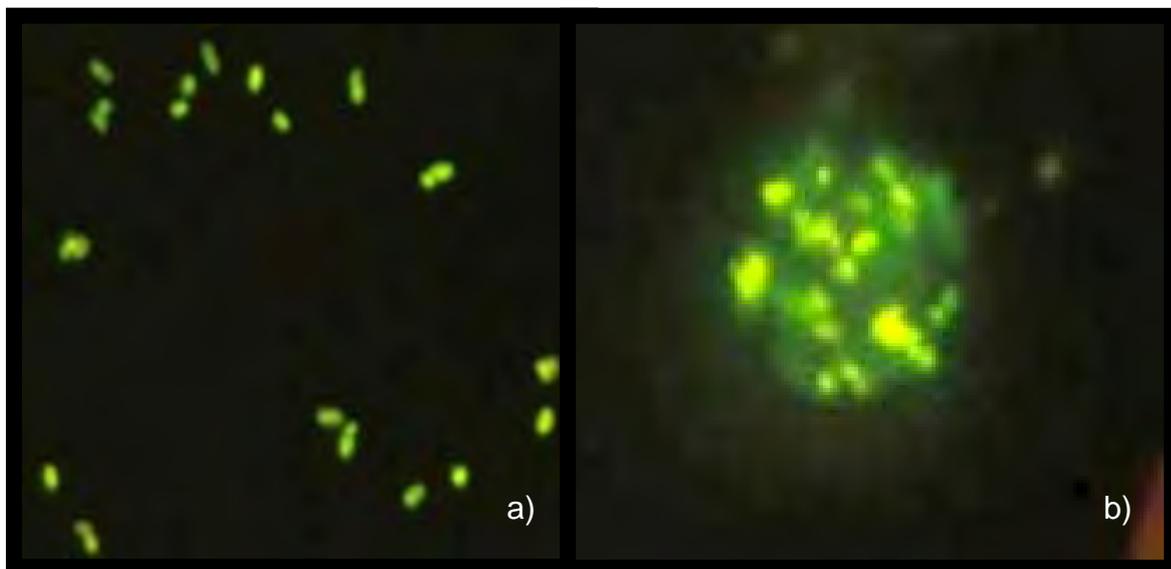


Fig. 2. Técnica de marcaje con FLB: a) Bacterias libres marcadas con fluoresceína (FLB libres); b) Bacterias marcadas con fluoresceína ingeridas por un protozoo (FLB ingeridas) (Merixell Mas).

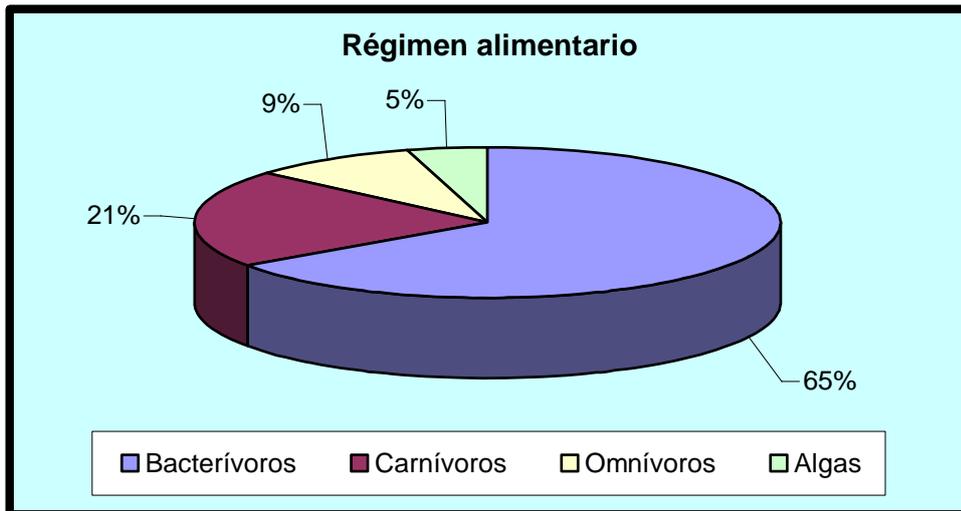


Fig. 3. Proporción de especies de protozoos ciliados según el régimen alimentario descrito por Foissner y Berger (1996).

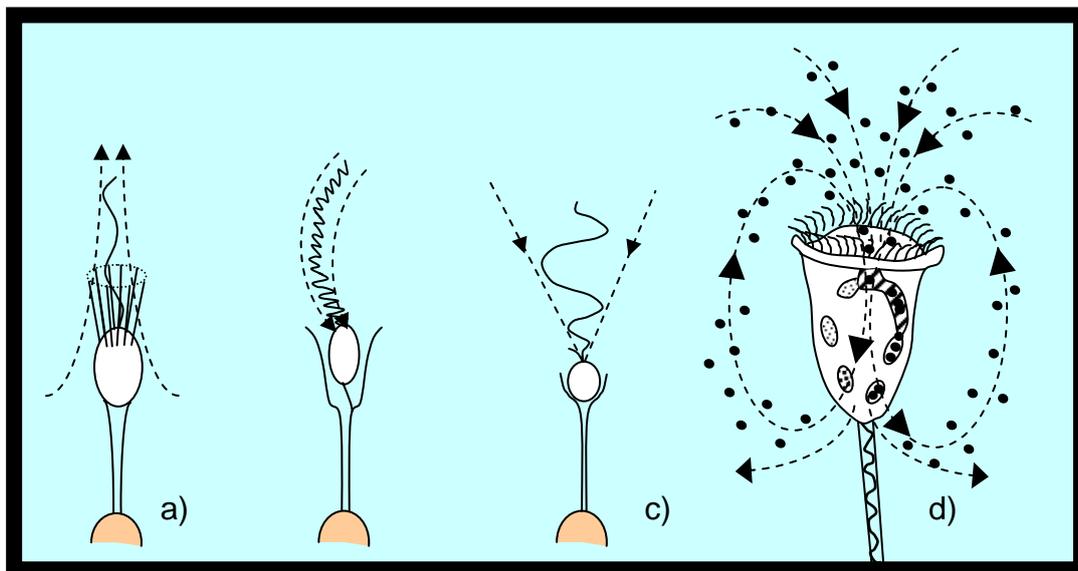


Fig. 4. Corrientes de agua generadas por distintos protozoos sésiles: a) *Codonosiga* (nanoflagelado), b) *Bicosoeca* (nanoflagelado), c) *Ochromonas* (nanoflagelado) y d) *Vorticella* (ciliado peritrico).

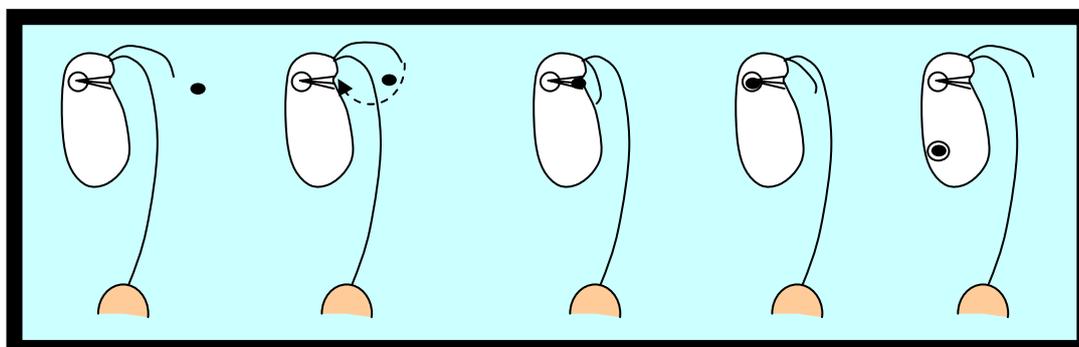


Fig. 5. Proceso de ingestión de partículas del nanoflagelado heterótrofo *Bodo saltans*. El flagelo posterior se adhiere al sustrato y con el flagelo anterior genera corrientes de agua para acercar las partículas a una invaginación de la célula, por donde ingiere el alimento.

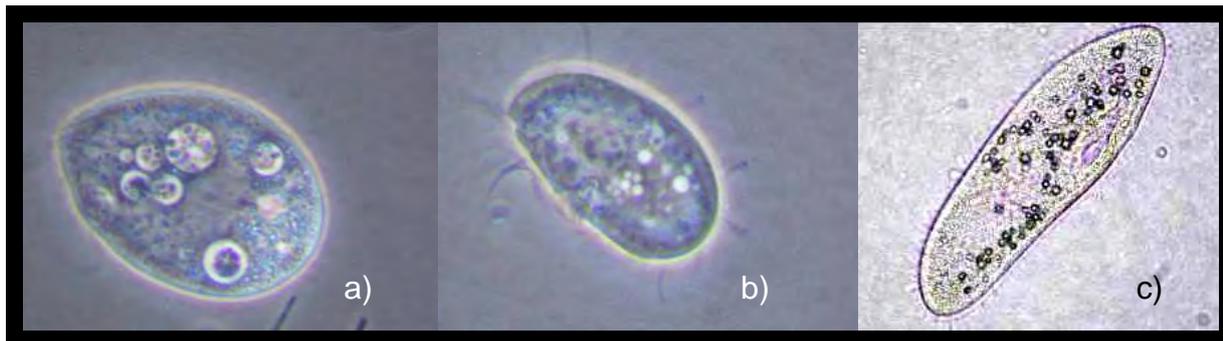


Fig. 6. Protozoos ciliados bacterívoros filtradores libre-nadadores: a) *Tetrahymena pyriformis*, b) *Drepanomonas revoluta* y c) *Paramecium aurelia* (Meritzell Mas).

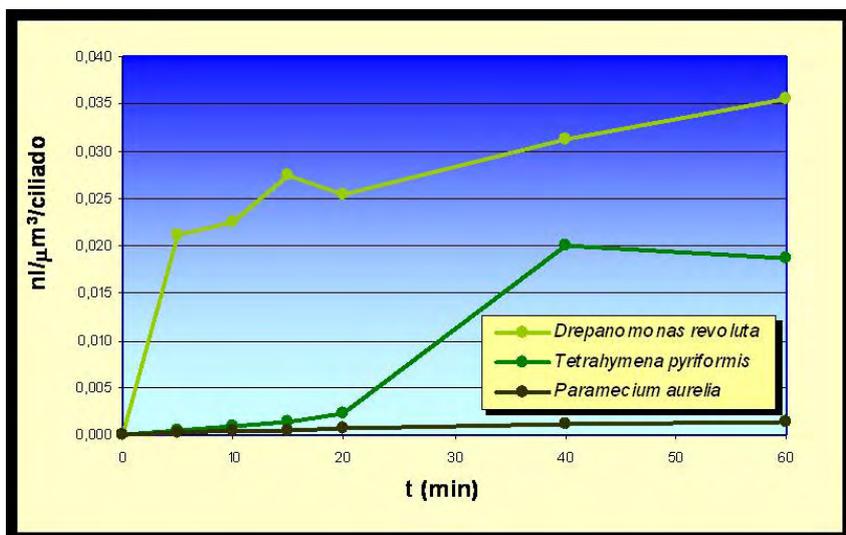


Fig. 7. Capacidad filtradora de FLB de *Drepanomonas revoluta*, *Tetrahymena pyriformis* y *Paramecium aurelia* cultivadas a partir de muestras de fangos activos.

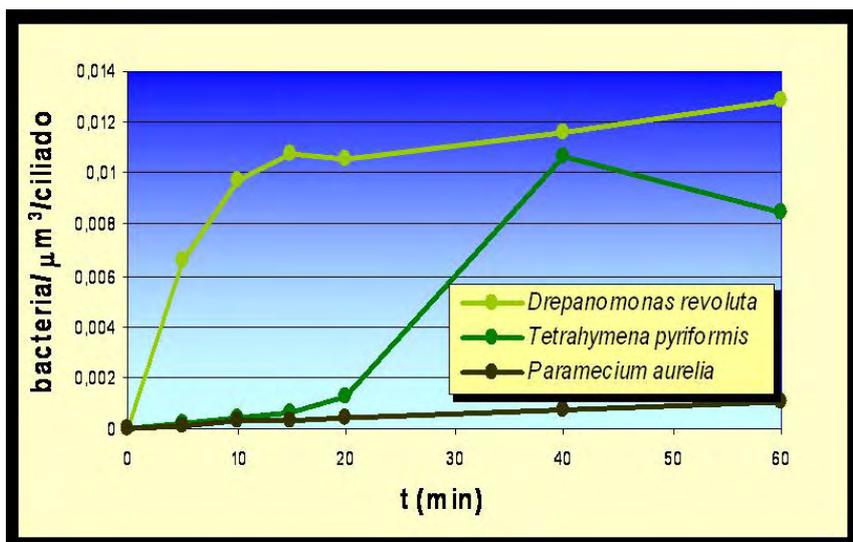


Fig. 8. Tasa de ingestión de FLB de *Drepanomonas revoluta*, *Tetrahymena pyriformis* y *Paramecium aurelia* cultivadas a partir de muestras de fangos activos.

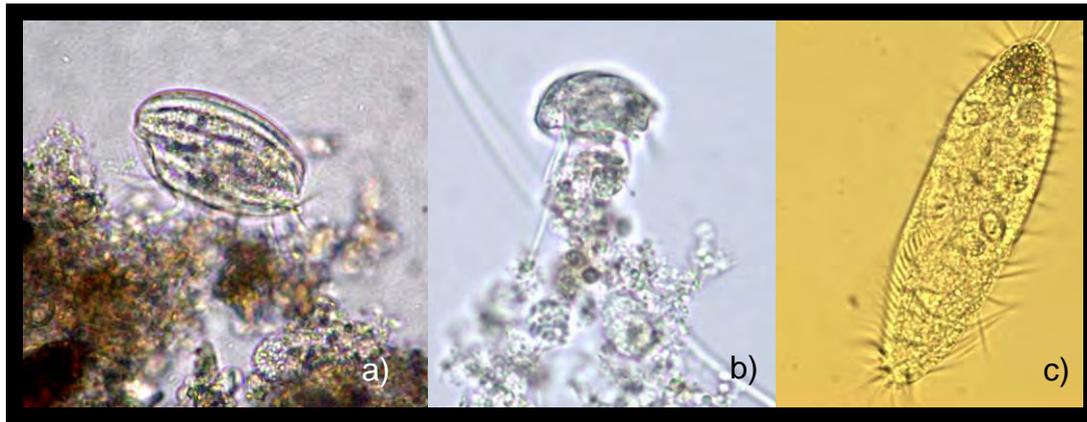


Fig. 9. Protozoos bacterívoros reptantes: a) *Euplotes*; b) *Aspidisca*; c) *Holosticha* (Meritxell Mas).

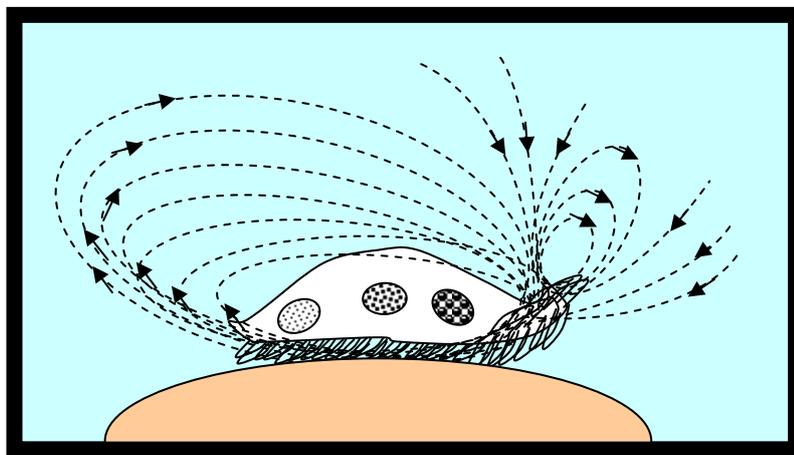


Fig. 10. Esquema de las corrientes de agua generadas por *Euplotes* para arrancar y capturar las partículas alimenticias del sustrato.

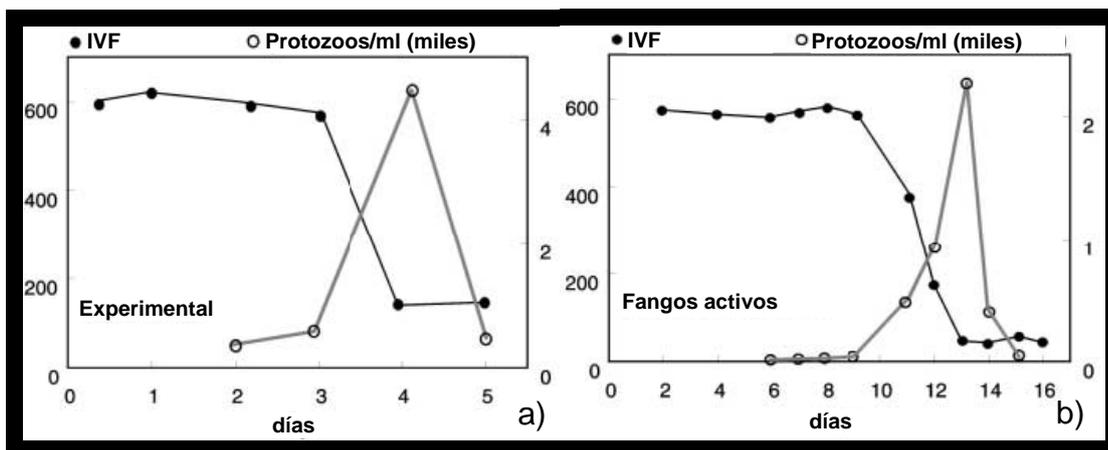


Fig. 11. Desaparición del *bulking* filamentoso (disminución del índice volumétrico de fangos: IVF) por acción del protozoo ciliado *Trochiloides recta*: a) en condiciones experimentales de laboratorio y b) en un tanque aerobio de fangos activos (Pauli, 2001).

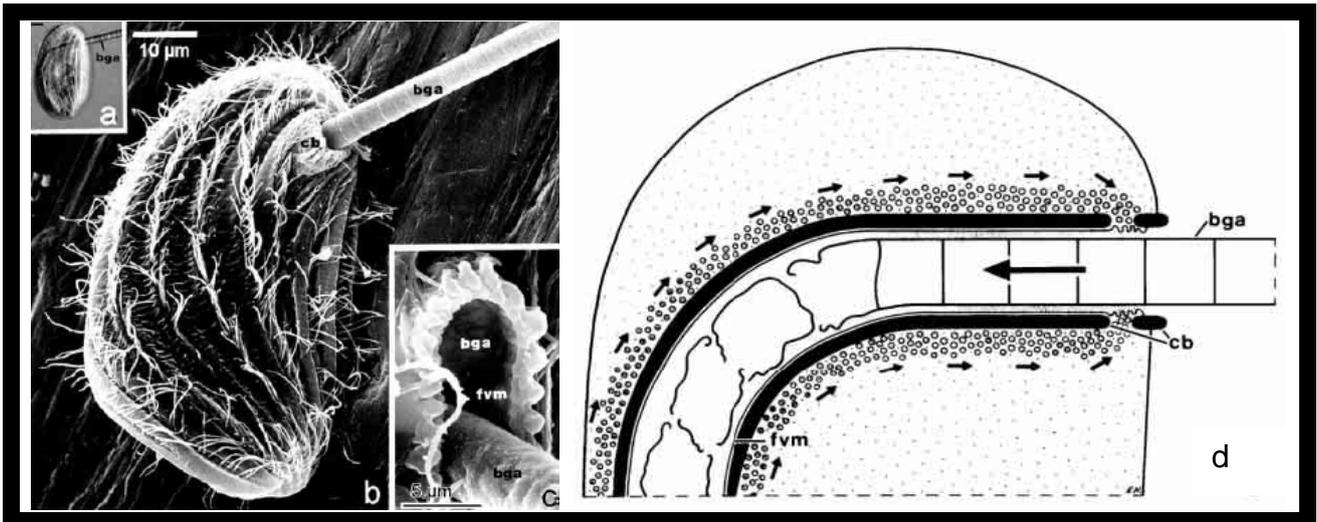


Fig. 12. *Pseudomicrothorax dubius* ingiriendo un microorganismo filamentososo: a) en vivo mediante microscopía de campo claro. b) microscopía electrónica de barrido. c) detalle de la nasa faríngea. d) esquema del proceso de ingestión: las flechas pequeñas indican la dirección de las vesículas de lisosomas, contraria a la dirección de ingestión del microorganismo filamentososo (flecha grande). Las vesículas se funden con la membrana de la vacuola digestiva incipiente y vierten su contenido en su interior para una rápida destrucción de las paredes de los microorganismos filamentosos. (bga = microorganismo filamentososo, fvm = membrana de la vacuola digestiva, cb = nasa faríngea) (Hausmann, 2002).

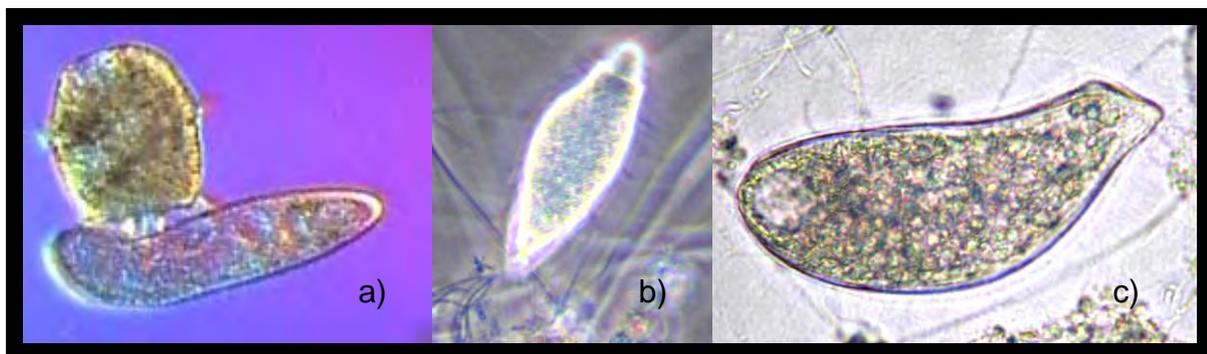


Fig. 13. Protozoos depredadores libre-nadadores: a) *Didinium* (ebiomedica.com/prod/ProtistsVideoDVD.html), b) *Phialina*, c) *Spathidium* (Meritxell Mas).



Fig. 14. Secuencia de captación e ingestión de una *Vorticella* por parte del depredador libre-nadador *Litonotus* (www.mikroskopie-muenchen.de/bewieserie.html).

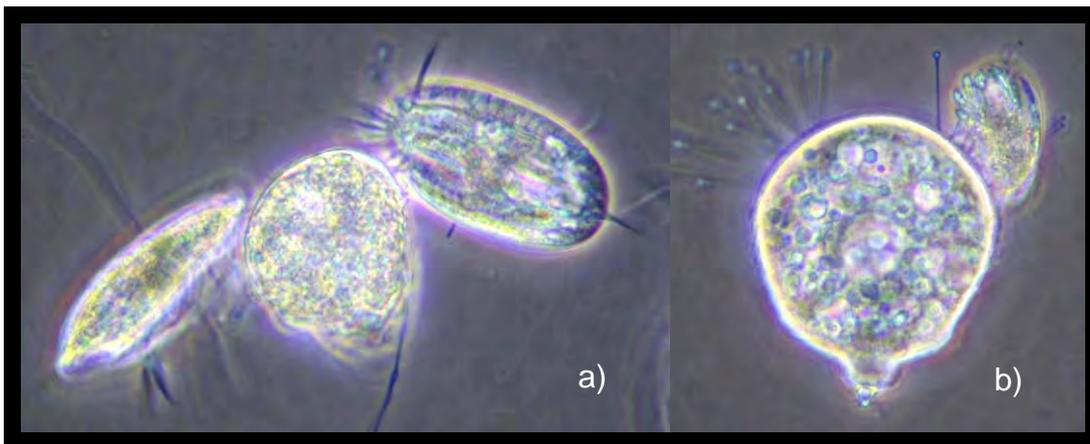


Fig. 15. Protozoo *Tokophrya* alimentándose de dos *Euplotes* (a) y de una *Aspidisca* (b) (Merixell Mas).



Fig. 16. *Podophrya* alimentándose de una *Acineria* (a) y de un *Spirostomum* (b, c) (Merixell Mas).

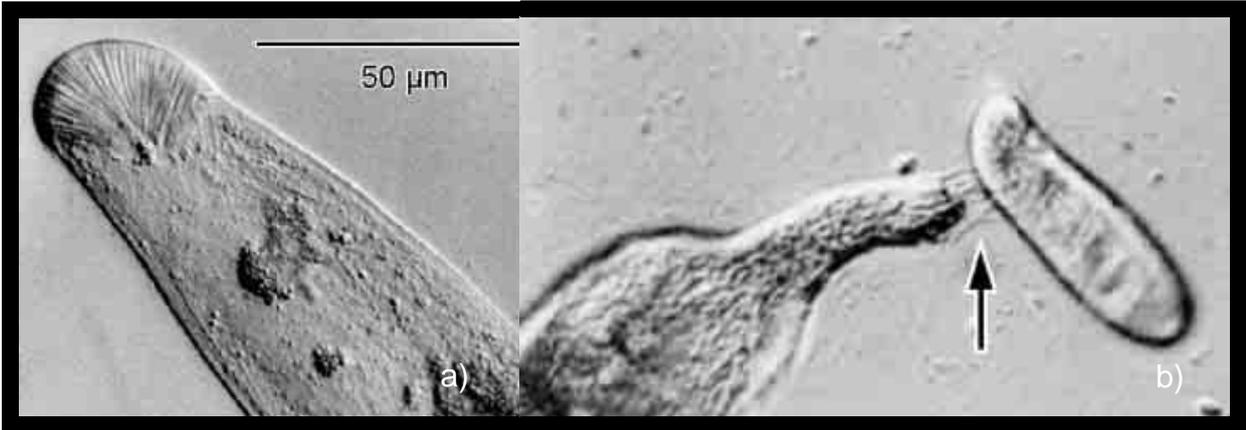


Fig. 17. a) Toxicistos de *Heliozoon vermiculare*. b) Expulsión de los toxicistos al contacto con una presa (Hausmann, 2002).

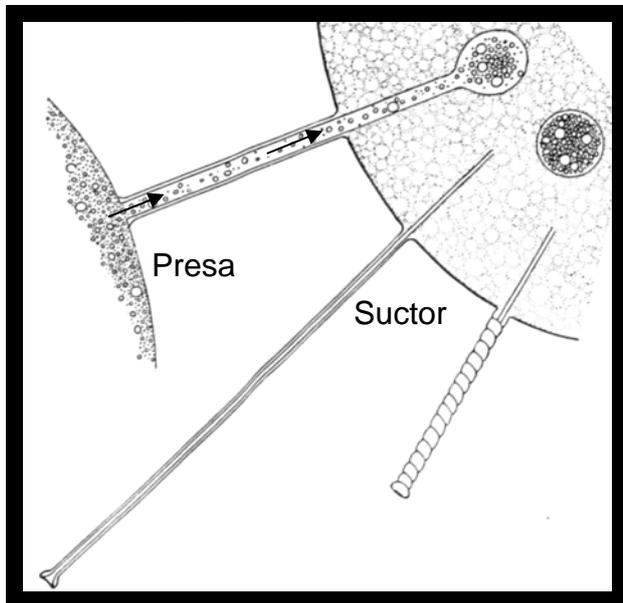


Fig. 18. Esquema de la estructura de los tentáculos de los sectores (Kitching, 1951).

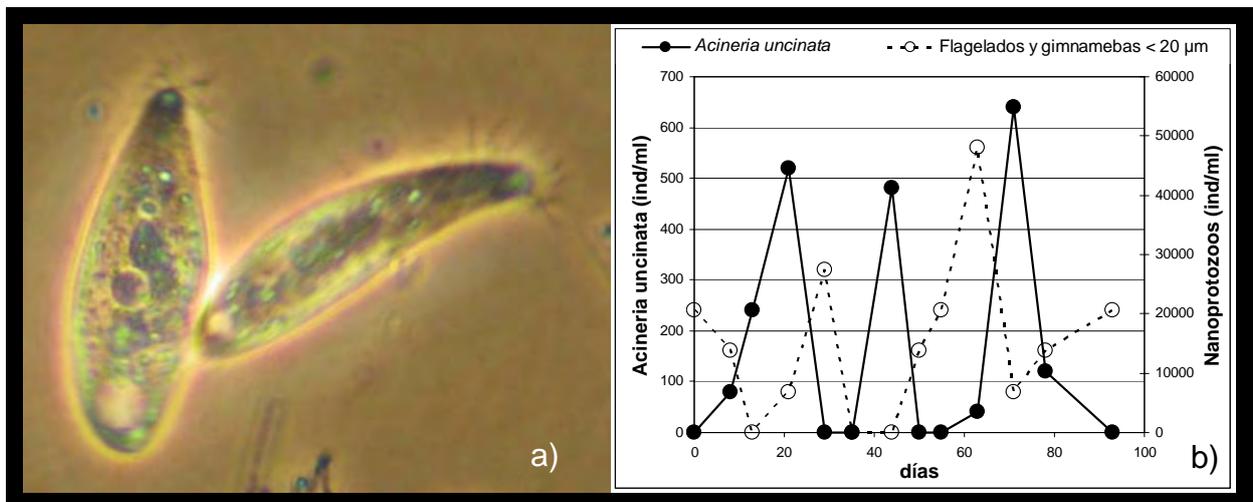


Fig. 19. a) Individuos correspondientes a *Acineria uncinata*. b) Relación entre *Acineria uncinata* y protozoos de pequeño tamaño, que le sirven de alimento (Meritxell Mas).

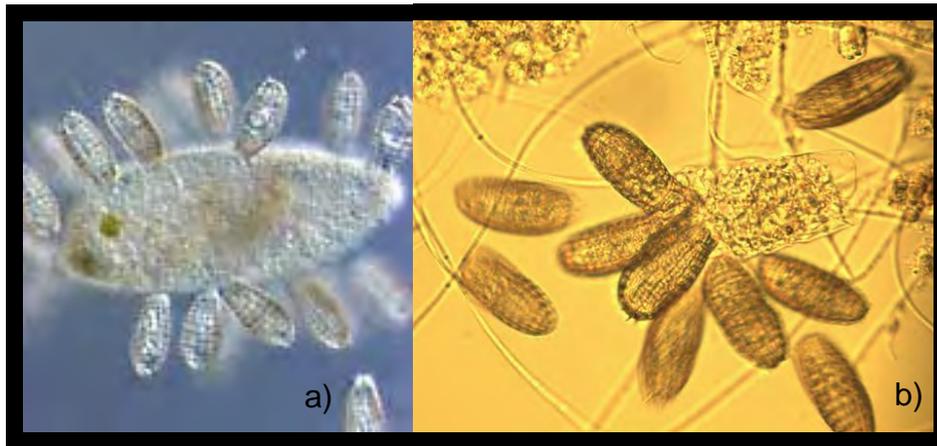


Fig. 20. Diversidad alimenticia del protozoo omnívoro *Coleps*: a) Depredando sobre *Paramecium* (<http://ebiomedica.com/prod/ProtistsVideoDVD.html>); b) depredando sobre un rotífero (Meritxell Mas).



Fig. 21. Diversidad alimenticia del protozoo omnívoro *Holophrya*: a) y b) Depredando sobre un rotífero (Meritxell Mas); b) nutriéndose de materia flocular (internt.nhm.ac.uk/.../list.dsml?beginIndex=450&).

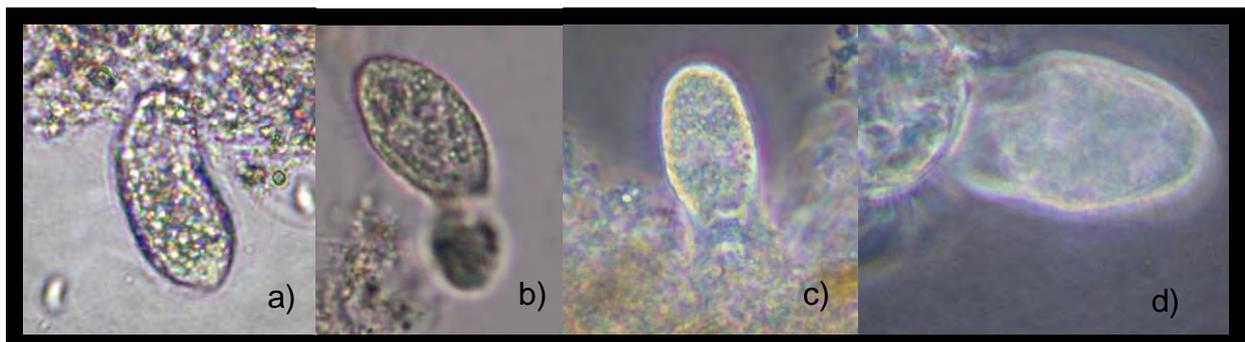


Fig. 22. Diversidad alimenticia de *Plagiocampa rouxi*: a) Depredando sobre bodónidos; b) depredando sobre nanoflagelado del género *Monas*; c) engullendo flóculo; e) depredando sobre un protozoo ciliado (Meritxell Mas).

Tablas

| Especie | Régimen alimenticio |
|-----------------------------------|---|
| <i>Acineria incurvata</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Acineria uncinata</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Acineta tuberosa</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Aspidisca cicada</i> | Bacterias. |
| <i>Aspidisca lynceus</i> | Bacterias. |
| <i>Calypotricha lanuginosa</i> | Bacterias, algas (excepto de diatomeas, pero incluyendo los flagelados autotróficos) y flagelados heterótrofos. |
| <i>Carchesium polypinum</i> | Bacterias. |
| <i>Chaetospira muelleri</i> | Bacterias, diatomeas y flagelados heterótrofos. |
| <i>Chilodonella uncinata</i> | Bacterias. |
| <i>Cinetochilum margaritaceum</i> | Bacterias y algas (excepto de diatomeas, pero incluyendo los flagelados autotróficos). |
| <i>Coleps hirtus</i> | Omnívoros (se alimenta de organismos autótrofos y de protozoos, a veces hasta de pequeños metazoos). |
| <i>Colpidium kleini</i> | Bacterias. |
| <i>Colpoda steinii</i> | Bacterias. |
| <i>Cyclidium glaucoma</i> | Bacterias. |
| <i>Dexiostoma campylum</i> | Bacterias, flagelados heterótrofos y algas (excepto diatomeas, pero incluyendo los flagelados autotróficos). |
| <i>Dexiotricha granulosa</i> | Bacterias. |
| <i>Didinium nasutum</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Drepanomonas revoluta</i> | Bacterias. |
| <i>Epistylis chrysemydis</i> | Bacterias y algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos). |
| <i>Epistylis coronata</i> | Bacterias. |
| <i>Epistylis entzii</i> | Bacterias. |
| <i>Epistylis plicatilis</i> | Bacterias. |
| <i>Euplotes aediculatus</i> | Omnívoros (se alimenta de organismos autótrofos y de protozoos, a veces hasta de pequeños metazoos). |
| <i>Euplotes affinis</i> | Bacterias, diatomeas, algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos) y flagelados heterótrofos. |
| <i>Glaucoma reniforme</i> | Bacterias y algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos). |
| <i>Heliophrya minima</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Holophrya discolor</i> | Omnívoros (se alimenta de organismos autótrofos y de protozoos, a veces hasta de pequeños metazoos). |
| <i>Kahlilembus attenuatus</i> | Bacterias. |
| <i>Lagynus elegans</i> | Omnívoros (se alimenta de organismos autótrofos y de protozoos, a veces hasta de pequeños metazoos). |
| <i>Leptopharynx costatus</i> | Bacterias y algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos). |
| <i>Litonotus lamella</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Litonotus varsaviensis</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Metacineta mystacina</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Microthorax pusillus</i> | Bacterias. |
| <i>Opercularia articulata</i> | Bacterias. |
| <i>Opercularia asymetrica</i> | Bacterias. |
| <i>Opercularia coarctata</i> | Bacterias. |
| <i>Oxytricha</i> sp | Bacterias y flagelados. |

| | |
|--|--|
| <i>Paramecium aurelia</i> | Bacterias. |
| <i>Phialina</i> sp | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Plagiocampa rouxi</i> | Bacterias y algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos). |
| <i>Podophrya</i> sp | Carnívoro. |
| <i>Pseudoblepharisma tenue</i> | Bacterias. |
| <i>Pseudochilodonopsis fluviatilis</i> | Diatomeas. |
| <i>Pseudocohnilembus pusillus</i> | Bacterias. |
| <i>Spirostomum minus</i> | Bacterias. |
| <i>Spirostomum teres</i> | Bacterias sulfurosas, bacterias, algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos) y diatomeas. |
| <i>Stentor muelleri</i> | Bacterias, algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos) y diatomeas. |
| <i>Tetrahymena pyriformis</i> | Bacterias (también tejidos, por ejemplo se alimentan de las células que están muriendo o de metazoos muertos). |
| <i>Thigmogaster oppositevacuolatus</i> | Bacterias. |
| <i>Thuricola kelicottiana</i> | Algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos) y diatomeas. |
| <i>Tokophrya infusionum</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Tokophrya lemnae</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Tokophrya quadripartita</i> | Depredador (se alimenta de protozoos, sobre todo de ciliados, alguna especie ingiere hasta pequeños metazoos). |
| <i>Trachelophyllum apiculatum</i> | Omnívoros (se alimenta de organismos autótrofos y de protozoos, a veces hasta de pequeños metazoos). |
| <i>Trimyema compressum</i> | Bacterias. |
| <i>Trithigmostoma cucullulus</i> | Diatomeas, algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos), cianobacterias y bacterias. |
| <i>Trithigmostoma steini</i> | Cianobacterias. |
| <i>Trochilia minuta</i> | Bacterias. |
| <i>Uronema nigricans</i> | Bacterias y flagelados heterótrofos. |
| <i>Vorticella aquadulcis</i> | Bacterias y algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos). |
| <i>Vorticella campanula</i> | Bacterias y algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos). |
| <i>Vorticella convallaria</i> | Bacterias. |
| <i>Vorticella infusionum</i> | Bacterias. |
| <i>Vorticella microstoma</i> | Bacterias y algas (excepto de diatomeas, pero incluidos los flagelados autotróficos). |

Tabla 1. Régimen alimenticio según Foissner, W. y Berger, H. (1996), Pauli (2001) y GBS y Zornoza (2006) de las especies de protozoos ciliados observadas en las muestras de fangos activos analizadas.

| Taxón | Biovolumen (μm^3) | Tasa de ingestión (bacteria/ciliado/h) | Tasa de filtración | |
|-------------------------------|--------------------------------|--|--------------------|---------------------------------|
| | | | (nl/ciliado/h) | (nl/ μm^3 ciliado/h) |
| <i>Paramecium aurelia</i> | 150000 | 15757 | 21267 | 0,001 |
| <i>Tetrahymena pyriformis</i> | 15000 | 127 | 279 | 0,019 |
| <i>Drepanomonas revoluta</i> | 1000 | 13 | 36 | 0,036 |

Tabla 2. Biovolumen, capacidad de ingestión de FLB y capacidad de filtración de *Paramecium aurelia*, *Tetrahymena pyriformis* y *Drepanomonas revoluta* por individuo y por unidad de volumen de ciliado.