

57
Lej



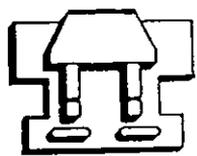
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
CAMPUS IZTACALA

VARIACION DE LA ABUNDANCIA DE BACTERIAS PLANCTONICAS, ANTES, DURANTE Y DESPUES DEL FLORECIMIENTO ALGAL ANUAL EN EL LAGO DE ALCHICHICA, PUEBLA.

TESIS PROFESIONAL
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A :
JANNETT PEREZ LOPEZ

DIRECTOR DE TESIS: M.en C. ALFONSO LUGO VAZQUEZ



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEXICO

1999

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

27 1875



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Al **M. en C. Alfonso Lugo Vázquez** por su valiosa dirección y constante apoyo moral e intelectual durante la realización del presente trabajo.

A mis revisores de tesis por sus acertadas sugerencias y valiosos comentarios :

Biol. Guadalupe Oliva
Dra. Ma. del Rosario Sánchez Rodríguez
Dra. Gloria Vilaclara Fatjó
Dr. Javier Alcocer Durand

A las compañeras (os) del proyecto CyMA en especial a : **Biol. Martha G., Biol. Gloria M., Biol. Laura P., Biol. Lupita O., Biol. Angeles G.** y al **Biol. Delfin C.** Por los comentarios acertados, sugerencias y apoyo moral, durante la elaboración del presente trabajo, sobretodo por las "noches de café" en el laboratorio.

Al proyecto clave 25430 - T, dirigido por el **Dr. Javier Alcocer Durand**, el cual fue apoyado por CONACyT.

Al proyecto CyMA, en especial al lab. de Ecología Acuática y a la ENEPI por permitirme crecer como profesionista y como ser humano.

Dedicatorias

A mis padres :

Maria de los Angeles y Héctor por el gran apoyo brindado durante toda mi educación, gracias por ser mi guía en éste mundo tan difícil.

A mis dolores de cabeza :

Jacqueline, Evelyn, Héctor, Enepey y Jazmín, Diana, Lina y Sergio, aunque de manera indirecta han sido un estímulo para terminar éste difícil reto.

A mi motorcito de los 90's.:

Delfín, gracias por soportarme y quererme en las buenas y en las malas, sé que tu apoyo es incondicional así como tu amor brindado durante toda nuestra formación educativa y moral.

A mis profesoras:

Rosario Sánchez y Gloria Vilaclara, por ser un motivo de superación y un ejemplo como ser humano y como profesionistas.

A los ausentes en este mundo y que fuerón un simbolo de lucha y constante sacrificio.

A todos los compañeros del laboratorio de Ecología Acuática y a todos aquellos que de alguna manera aportaron comentarios, sugerencias y "buenos deseos" para la terminación de este trabajo.

A TODOS USTEDES MIL GRACIAS.

ÍNDICE

	pág.
Resumen	1
Introducción	2
Área de estudio	6
Antecedentes	9
Material y Métodos	10
Resultados y discusión	
Parámetros físicos y químicos	13
Resultados biológicos	32
Conclusiones	38
Referencias Bibliográficas	39

RESUMEN

Las bacterias del plancton tienen una función importante en la regeneración de nutrimentos (principalmente N y P) y en la transferencia de energía (circuito microbiano). El conocer el número de bacterias puede ser un indicador de la cantidad de materia orgánica; sin embargo, su cuantificación presentaba problemas. En el presente estudio se cuantificó el número de bacterias planctónicas antes, durante y después de un florecimiento de cianobacterias y se estableció su relación temporal y espacial con las condiciones ambientales presentes en el lago-cráter oligotrófico de Alchichica, Puebla. Se realizaron seis muestreos en el lago entre los meses de marzo y septiembre de 1995. En cada muestreo se registraron perfiles de temperatura del agua, oxígeno disuelto, K_{25} , pH, potencial redox y % de saturación de oxígeno. Adicionalmente se cuantificaron las concentraciones de nutrimentos (N en amoníaco, nitritos, nitratos y ortofosfatos) y de clorofila *a*. Las bacterias se cuantificaron mediante la técnica de microscopía de epifluorescencia usando el fluorocromo DAPI.

En relación a las condiciones ambientales, la temperatura del agua presentó un intervalo de variación de 5 °C con una estratificación térmica clara durante los meses de verano. El oxígeno disuelto se encontró en mayor cantidad durante el florecimiento de cianobacterias y condiciones anóxicas se midieron en la parte profunda del lago durante los muestreos correspondientes al período de estratificación. La descomposición bacteriana de la materia orgánica generada durante el florecimiento es en parte responsable del surgimiento de las condiciones anóxicas en el fondo del lago. El pH varió entre 8.8 y 9.4, lo cual atribuye un carácter de basicidad al lago.

Las densidades bacterianas variaron entre 0.31 y 1.63×10^5 bac ml⁻¹ y éstas resultaron menores que las cuantificadas en la mayoría de otros lagos oligotróficos. La mayor densidad se encontró en la parte superior y media del lago. Las mayores densidades de bacterias a lo largo de toda la columna de agua se midieron en abril, asociadas con el florecimiento de cianobacterias, mientras que durante la estratificación térmica las mayores densidades puntuales se relacionaron con la profundidad del metalimnion. El tamaño de las bacterias fue $< 1 \mu\text{m}$ y esto puede ser un mecanismo adaptativo a las condiciones pobres en nutrimentos o una forma de protección contra el consumo por el zooplancton. La biomasa osciló entre 1.08 y 4.6 $\mu\text{g C l}^{-1}$. Este intervalo es considerablemente menor que los datos obtenidos en otros lagos oligotróficos. Se determinaron dos morfotipos de bacterias, de los cuales los cocos fueron los más abundantes. Las densidades de las bacterias totales mostraron una relación directa con la concentración de clorofila; sin embargo, las densidades de bacilos fueron indicadoras de la presencia de elevada concentración de clorofila y de nutrimentos, mientras que los cocos fueron más abundantes en épocas de menor concentración de clorofila *a*.

Las concentraciones de nutrimentos fueron bajas, con excepción de la época del florecimiento cuando el N y el P se incrementaron. Durante la estratificación, el P se convirtió en el nutrimento limitante pero durante el florecimiento el N fue claramente limitante. Durante la época de estratificación pudo haber existido competencia por el P entre las bacterias y el fitoplancton.

INTRODUCCIÓN

La función de las bacterias en los ambientes acuáticos no empezó a ser conocida hasta el siglo XIX. La mayoría de las bacterias acuáticas son quimiorganoheterótrofas, es decir, que se alimentan de sustancias orgánicas utilizando ya sea oxígeno, nitratos, fosfatos o sulfatos como aceptores de electrones. Sin embargo, las bacterias son el grupo de organismos que presentan la mayor variedad de modos de nutrición y sus formas incluyen, además de la ya mencionada, organismos fotolitoautótrofos, fotoorganoheterótrofos, quimiolitoautótrofos, quimiolitoheterótrofos y quimioorganoautótrofos (Rheinheimer 1987; Margulis *et al.* 1990).

Las bacterias tienen gran importancia debido a que son los principales descomponedores de la materia orgánica en numerosos ecosistemas. Los cuerpos acuáticos no son la excepción y en ellos las bacterias degradan la materia orgánica generada dentro del mismo cuerpo de agua o la que llega como material contaminante a través de los afluentes. Las bacterias siempre se han reconocido como fundamentales dentro del proceso de autodepuración que ocurre en los cuerpos de agua contaminados por materiales orgánicos (Branco 1984).

Dentro del proceso de autodepuración, las bacterias quimiorganoheterótrofas son las más importantes debido a que transforman los materiales orgánicos complejos en sustancias sencillas como CO₂ y agua (Pike 1975). La descomposición de la materia orgánica por las bacterias aerobias es el proceso responsable del "consumo de aceptores de electrones terminales" que provoca el agotamiento del oxígeno, propiciando el surgimiento de condiciones anóxicas en donde proliferan bacterias anaerobias que generan sulfuro de hidrógeno y metano. Estos compuestos alteran el potencial redox y el pH de la columna de agua y de los sedimentos afectando adversamente la calidad de agua (Jones 1982 en Gasol *et al.* 1993).

El número de bacterias en un cuerpo de agua depende de la cantidad de materia orgánica presente y de la capacidad de las mismas para sobrevivir y multiplicarse. La reproducción está en función de la cantidad de alimento, del oxígeno disuelto, del pH y de la temperatura. El agua que contiene materia orgánica facilita el crecimiento de una población microbiana abundante en comparación con el agua pura (Brock 1976). Por el contrario, diferentes factores -entre los cuales pueden mencionarse el consumo por diversos organismos, la lisis celular, la sedimentación, los virus y la presencia de sustancias antibióticas- provocan el descenso en los números de bacterias (Pace 1988).

A pesar de que el conocimiento de la importancia de las bacterias en el proceso de autodepuración es muy antiguo, hasta hace pocos años se reconoció la función del bacterioplancton en los cuerpos de agua no contaminados. En 1983, Azam *et al.* propusieron el modelo teórico de funcionamiento de la comunidad planctónica marina, en el cual fundamentaron la importancia de los microorganismos (incluyendo a las bacterias) dentro de la transmisión de materia y energía a través de las cadenas tróficas planctónicas. Los mismos autores denominaron "circuito microbiano" (microbial loop) a un conjunto de pasos de energía a través de diferentes grupos de microorganismos, desde el fitoplancton, pasando por las bacterias planctónicas, a los protozoos flagelados heterótrofos y ciliados (Gifford 1991).

Según se ha comprobado, una parte muy importante (hasta un 50%) de la materia orgánica generada por la fotosíntesis del fitoplancton es excretada hacia el ambiente en forma de materia disuelta. Ésta se incorpora a la cadena trófica gracias a la acción de las bacterias del plancton, las cuales la consumen y, a la vez, son consumidas por otros organismos mayores, como los protozoos flagelados y ciliados. De esta manera, gracias a la acción de las bacterias planctónicas, toda esa materia y energía no se desperdician sino que entran por una vía alterna hacia las cadenas tróficas tradicionales (Fenchel 1977, Laybourn-Parry 1994).

La densidad poblacional en la cadena microbiana de alimentos es probablemente regulada por la interacción del suministro de nutrientes y la presión de consumo (Wright 1988 en Berninger *et al.* 1991a). En el "circuito microbiano", las bacterias heterótrofas aprovechan el carbono orgánico y, posteriormente, son consumidas por flagelados heterótrofos y pequeños ciliados que constituyen el nanoplancton heterótrofo (tamaño > 2 y $< 20 \mu\text{m}$). Estos son, a su vez, consumidos por ciliados mayores y microzooplancton desde donde puede pasar a los niveles tróficos superiores, como son los peces y otros organismos (Laybourn-Parry 1994)

El circuito se completa con la mineralización y la excreción de nitrógeno, fósforo y otros nutrientes que utilizan los organismos autótrofos. Otras vías alternas de nutrientes como la mixotrofia de ciertas algas, el consumo de ciliados y otro microzooplancton sobre bacterias y el consumo directo de pequeñas algas por flagelados heterótrofos podrían ser también importantes dentro del circuito microbiano.

Se conoce relativamente poco acerca de la cadena microbiana de alimentos en las aguas dulces, las cuales son más variables que el mar en términos de química de agua y en el intervalo de productividad biológica que soportan; las aguas dulces menos productivas son similares a las aguas abiertas del océano, encontrándose en ambos casos densidades bacterianas entre 10^3 y 10^6 bacterias ml^{-1} , pero muchos cuerpos de agua dulce son extremadamente productivos y su abundancia de bacterias y protozoos puede ser mucho más alta (Berninger *et al.* 1991b).

Los organismos del nanoplancton tienen una función relevante en la cadena de alimentos microbiana por su capacidad única para filtrar relativamente grandes volúmenes de agua, conteniendo suspensiones diluidas de bacterias (Fenchel 1987, Berninger *et al.* 1991a). El estudio sobre la función de las bacterias y sus principales depredadores, los protozoos bacterívoros, se ha desarrollado recientemente. Tradicionalmente, se asume que las bacterias fueron los primeros agentes para la remineralización de la mayoría de los nutrientes contenidos en la materia orgánica disuelta y particulada, y la función principal de los protozoos bacterívoros es el mantener en un nivel elevado la actividad metabólica bacteriana. (Caron *et al.* 1988).

La función de las bacterias como descomponedores primarios en la mayoría de los ambientes acuáticos está bien establecida (Caron y Goldman 1990). Muchos autores opinan que estos microorganismos desempeñan también una función fundamental en la regeneración de nutrientes, especialmente en los casos del nitrógeno y fósforo (Güde 1993, Gasol *et al.* 1993, Pinel-Alloul y Letarte 1993, Pelczar 1981). Este punto de vista no es compartido por otros autores, quienes consideran que las bacterias pueden ser un "sumidero" de nutrientes en el

ambiente acuático; lo anterior significa que una parte considerable del fósforo y nitrógeno contenido en la materia orgánica queda atrapada en el interior de las bacterias degradadoras y, de esa manera ya no continúa su camino por la cadena trófica (Johannes 1968, en Caron y Goldman 1990). Hasta el momento no hay un criterio uniforme y existen trabajos que apoyan ambos puntos de vista (Caron 1991).

Los estudios más recientes sobre el "circuito microbiano" han demostrado la relación directa que generalmente se establece entre los números de algas y de bacterias (Pinell-Alloul y Letarte 1993). Cuando las algas liberan mayores cantidades de materia orgánica disuelta las bacterias aprovechan e incrementan su abundancia. Por la razón anterior, los florecimientos algales, que consisten en un elevado crecimiento de las poblaciones de fitoplancton que ocurre en algunos lagos, también provocan el incremento del número de organismos del bacterioplancton.

El destino de la producción bacteriana en los ecosistemas acuáticos sigue siendo una cuestión incierta debido a que los microorganismos generalmente presentan altas tasas de crecimiento acopladas con variaciones pequeñas de la abundancia. Los diversos factores de pérdida de bacterias (consumo, sedimentación, lisis, virus, antibióticos) pueden igualar aproximadamente el crecimiento bacteriano. Los protozoos, principalmente los nanoflagelados heterótrofos, se consideran los principales responsables del control de los números de bacterias. La ingestión directa por diversos metazoos tales como rotíferos, apendicularias, salpas, cladóceros y copépodos ha sido también demostrada en varios estudios (ver referencias en Gifford 1991). Sin embargo, la función trófica del bacterioplancton permanece poco clara, especialmente su contribución en la dieta de los organismos del zooplancton que se alimentan de partículas en suspensión. Mientras algunos estudios concluyen que el bacterioplancton puede ser una fuente importante de alimento (Starkweather *et al.* 1979, Caumette *et al.* 1983, Bern 1987, Wylie y Currie 1991), otros consideran que la aportación es insignificante (Forsyth y James 1984, Seaman *et al.* 1986). Además, pocos estudios se han enfocado a las relaciones entre las bacterias y los zooplanctones filtradores en ecosistemas tropicales o subtropicales (Bouvy *et al.* 1994)

El florecimiento algal en un cuerpo de agua depende de muchas variables tales como el tipo y concentración de nutrientes, del clima, la especie algal, la luz solar y otros factores dependientes de las condiciones físicas y químicas que afectan al cuerpo de agua (Wetzel 1981). Los florecimientos algales son frecuentemente formados por la proliferación de cianobacterias. La presencia de este tipo de florecimientos es común en los lagos eutróficos durante los días sin viento. Las condiciones que favorecen el desarrollo de los florecimientos de cianobacterias o de algas son la abundancia de nutrientes, una adecuada cantidad de luz y la falta de movimiento del agua (Estévez 1988).

Durante la intensa actividad metabólica de las algas en un florecimiento se observan diferentes efectos, como es la capacidad de modificar el pH. Dicha capacidad se basa en el retiro continuo de CO₂ del agua, lo cual origina una alteración en las cantidades relativas del ácido carbónico solubilizado, de bicarbonatos y carbonatos, con el resultado final del ocasionar

una alcalinización -si el medio no está suficientemente amortiguado con una elevada reserva alcalina- y la subsiguiente precipitación de carbonato cálcico.

El conocimiento de la variación de los números de bacterias del plancton durante el surgimiento y desarrollo de un florecimiento algal puede ser un indicador de las cantidades de materia orgánica que están siendo liberadas en el medio por el fitoplancton, pues numerosos autores han encontrado una relación positiva entre el estado trófico de un cuerpo de agua y las densidades de bacterias (ver referencias en Bird y Kalff 1984). La cuantificación de las densidades de bacterias en los ambientes acuáticos fue durante mucho tiempo inadecuada (Margalef 1983). Los primeros intentos se realizaron utilizando técnicas de cultivo, las cuales -por ser muy selectivas- arrojaron resultados considerablemente inferiores a los reales. Fue hasta los años 70's en que se inició el uso de los flourocromos, especialmente del anaranjado de acridina, que pudieron obtenerse cuantificaciones más precisas de las densidades bacterianas.

A principios de la década de los 80's empezó el uso del DAPI, el cual rápidamente se popularizó debido a algunas ventajas importantes sobre el anaranjado de acridina: 1) no es cancerígeno; 2) es más selectivo (sólo se une al ADN); 3) la fluorecencia dura más tiempo. En la actualidad, la cuantificación de las densidades bacterianas mediante el DAPI es considerada una técnica estándar y muy confiable. Sin embargo, algunos autores consideran que los métodos de epifluorecencia sobreestiman los números de bacterias, debido a que son incapaces de distinguir aquellas bacterias muertas o inactivas (Hebert 1990).

La aplicación de la técnica de DAPI para la evaluación de las densidades bacterianas en lagos mexicanos es muy escasa. Esta técnica permite una evaluación más real del número de bacterias y, por tanto, de la biomasa bacteriana y de la importancia del bacterioplancton en un determinado cuerpo de agua. El Lago de Alchichica, a pesar de ser oligotrófico, genera durante un corto lapso del año un florecimiento muy conspicuo de fitoplancton, que provoca que las condiciones ambientales varíen fuertemente. Por este motivo se consideró interesante evaluar y comparar las densidades de bacterioplancton en el Lago de Alchichica antes, durante y después del mencionado florecimiento como una forma de conocer la función de las bacterias del plancton en diferentes condiciones de producción primaria. Adicionalmente, los números y la biomasa de las bacterias heterótrofas planctónicas se relacionaron con las condiciones ambientales y las concentraciones de nutrimentos.

OBJETIVOS

Cuantificar el número de bacterias planctónicas, diferenciadas por morfotipos, presentes en la zona fótica de la columna de agua del Lago de Alchichica antes, durante y después del florecimiento algal (marzo a septiembre de 1995).

Establecer la relación temporal y espacial (vertical) entre el número de bacterias y las condiciones ambientales.

AREA DE ESTUDIO

En el último tercio del Cuaternario, en la región que hoy es la cuenca hidrográfica de Oriental, comprendida en una zona que abarca parte de los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala, se formaron numerosos conos producto de una intensa actividad volcánica. Muchos de los volcanes formaron cráteres de manera explosiva cuando el magma entró en contacto con el agua del manto freático muy próximo a la superficie. Las aguas subterráneas inundaron poco a poco el fondo de los cráteres dando origen a lagos cráter del tipo "maars" (Lugo *et al.* 1994).

Los lagos "maars" tienen comúnmente diámetros de menos de 2 km, y sus cuencas resultan del contacto de la lava con el agua freática del suelo o la desgasificación súbita del magma, presentan normalmente una forma circular, y pueden ser muy profundos (más de 100 m) en relación con su pequeña área superficial (Wetzel 1981).

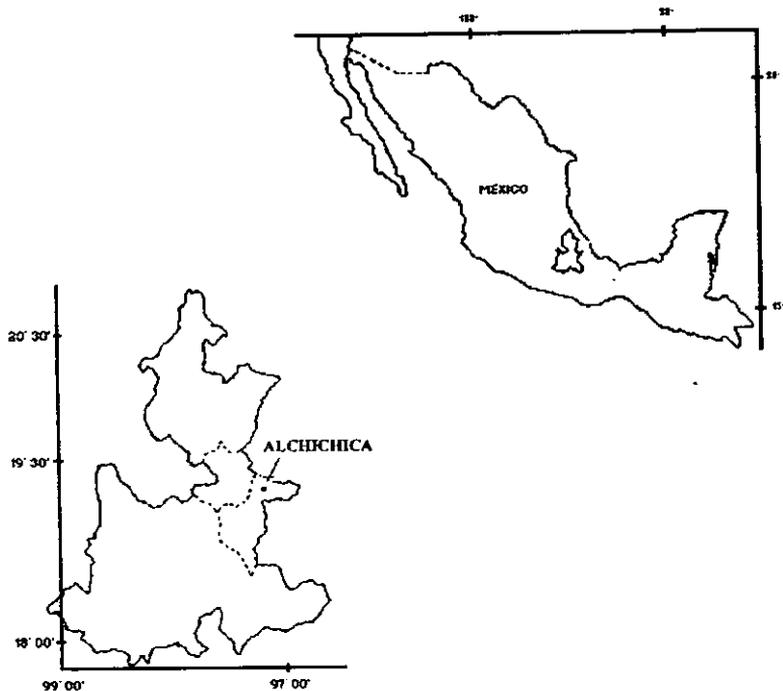
Los seis lagos "maars" de la cuenca Oriental son denominados localmente como axalapazcos (vocablo náhuatl que significa "vasija de arena llena de agua") (Vilaclara *et al.* 1993). Se trata de estructuras volcánicas con forma de cono y en cuyo cráter se aloja un lago; algunos de ellos son profundos (más de 40 m de profundidad) y son alimentados principalmente por las aguas del manto freático y, en menor medida, por la precipitación pluvial directa (Álvarez 1950).

El lago de Alchichica es uno de los lagos cráter de la Cuenca de Oriental y se localiza en el estado de Puebla, en las coordenadas 19° 24' 13" de latitud N y 97° 24' 00" de longitud O, a una altitud de 2345 m.s.n.m. (Fig. 1). Tiene una forma circular, con una longitud máxima de 1733 m, un área de 1.81 km², una profundidad máxima de 64 m y un volumen de 69.6 millones de m³ (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983).

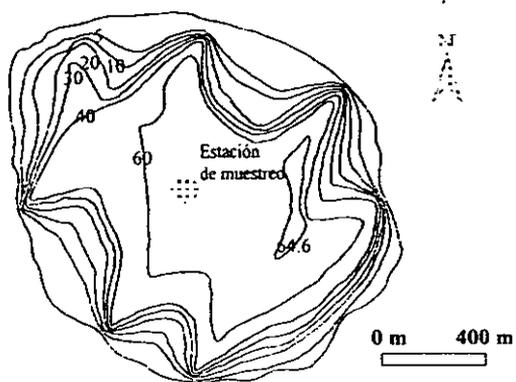
Las paredes del lago son muy inclinadas, incrementándose bruscamente la profundidad al alejarse de la orilla (Fig. 2). Esta acentuada inclinación finaliza en una plataforma a los 60 m, desplazada ligeramente hacia el NE y cortada por la parte más profunda, que alcanza aproximadamente los 64 m. En la zona litoral, casi a lo largo de toda la orilla, se presentan bajos o salientes de roca volcánica, que configuran una pequeña plataforma, sobre todo hacia el NE, N y NO (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983).

La zona donde se encuentra el lago tiene un clima templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica del tipo BS₁kw(i'')w". La temperatura promedio anual es de 13 °C y la precipitación total anual de 372 mm (García 1988). La evaporación en la zona es considerablemente mayor que la precipitación (Arredondo-Figueroa *et al.* 1984).

Desde el punto de vista geológico, la cuenca del lago es un cono cinerítico con una composición litológica no simétrica: en la parte occidental, las capas de pómez y tezontle están interstratificadas con derrames basálticos (Reyes 1979).



ESTADO DE PUEBLA



La vegetación acuática presenta dos especies: *Ruppia marítima*, y al parecer alguna vez estuvo presente *Potamogeton pectinatus* (Ramírez-García y Novelo 1984).

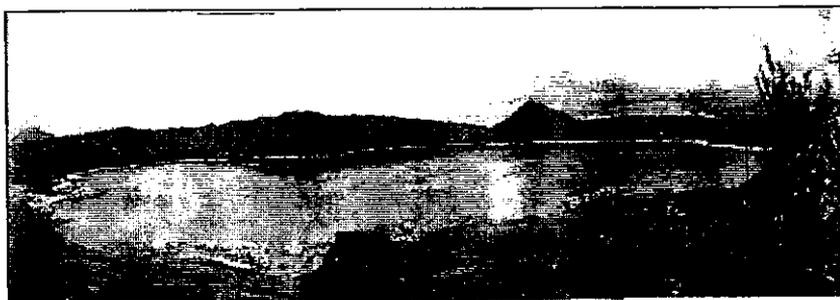


Figura 2. Fotografía del Lago de Alchichica, Puebla

ANTECEDENTES

Existen estudios de diversa índole sobre los axalapazcos de la Cuenca de Oriental y específicamente sobre el Lago de Alchichica.

Uno de los trabajos más antiguos es el realizado por Ordóñez (1906), quien describió el origen y la constitución geológica de los lagos. Posteriormente, otros autores como Fuentes (1972), Reyes (1979) y Gasca (1981) realizaron trabajos sobre la geología de la zona o de los lagos. Arredondo-Figueroa *et al.* (1983) obtuvieron la morfometría y batimetría de los seis lagos maars. Datos sobre la composición química del agua de los lagos se presenta en Álvarez (1950), C.F.E. (1960), Díaz-Pardo y Guerra (1979), Arredondo-Figueroa *et al.* (1984), Ramírez-García y Novelo (1984), Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) y Vilaclara *et al.* (1993).

Los estudios biológicos realizados en el Lago de Alchichica incluyen la descripción del pez aterínido endémico de este lago: *Poblana alchichica* (De Buen 1945). Álvarez (1950) estudió la ictiofauna de los lagos, mencionando la presencia de la especie endémica de charal que el denominó *Poblana alchichica alchichica*. Taylor (1943) describió a la también especie endémica de anfibio ambistómido de Alchichica, *Ambystoma subsalsum*. La descripción fue posteriormente corregida por Brandon *et al.* (1981), quienes cambiaron el nombre por *A. taylorii*. Osorio-Tafall (1942) describió, con base en un holotipo obtenido de Alchichica, una nueva especie de copépodo calanoideo a la que denominó *Diaptomus garciai*. Wilson y Yaetman (1959) consideraron que esta especie era una sinonimia de *D. novamexicanus* Herrick, criterio que ha prevalecido a lo largo del tiempo.

Otros estudios biológicos en el lago son el de la composición y variación estacional del fitoplancton realizado por Arredondo *et al.* (1984), el de Ramírez-García y Novelo (1984) y el de Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) sobre aspectos taxonómicos y ecológicos de las macrofitas. Garzón (1990) evaluó el estado saprotrófico del lago. Lugo (1993) y Lugo *et al.* (1993) estudiaron la composición de la comunidad litoral de protozoos y evaluaron el estado trófico del lago con base en la colonización de sustratos artificiales por protozoos; Alcocer *et al.* (1993 a,b), Úbeda y Estrada (1994), Montoya y Peralta (1995) y Alcocer (1995) investigaron diferentes aspectos de la composición y ecología de los organismos bentónicos de la zona litoral.

El único estudio en los lagos cráter en el que se consideraron las bacterias planctónicas es el de Macek *et al.* (1994) realizado en el lago de Atexcac, muy próximo a Alchichica. Sánchez *et al.* (1998) cuantificaron las bacterias del plancton en cinco cenotes y dos cuevas sumergidas del estado de Quintana Roo. Con excepción de estos trabajos, no se tienen antecedentes de cuentas de bacterias planctónicas en lagos mexicanos utilizando la técnica de DAPI.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizaron 6 muestreos en la zona limnética del lago, en una estación central localizada en la parte profunda (62 m, ver Fig. 1). En cada ocasión se tomaron 5 muestras en las siguientes profundidades: 0.5, 10, 20, 30 y 40 m considerando abarcar la totalidad de la profundidad de la zona fótica del lago. Las muestras fueron de 50 ml obtenidas mediante una botella Van Dorn de 5 l de capacidad. Las muestras se vaciaron en frascos ámbar de 75 ml y se fijaron inmediatamente con formol hasta una concentración final de 2%. Las fechas en que se realizaron los muestreos fueron: 31 de marzo (antes del florecimiento), 22 de abril, 29 de abril, 6 de mayo (durante el florecimiento), 26 de junio y 9 de septiembre de 1995 (después del florecimiento).

CARACTERIZACION AMBIENTAL

En cada muestreo se midieron *in situ* perfiles verticales de las siguientes variables: temperatura del agua, pH, oxígeno disuelto, % de saturación de oxígeno, conductividad específica estandarizada a 25 °C (K_{25}), salinidad (SDT) y potencial rédox (E_h) utilizando una sonda multiparámetro marca Hydrolab modelo Datasonde 3 equipada con un Surveyor 3. Además, en las mismas profundidades en donde se tomaron las muestras bacteriológicas se obtuvieron muestras de 4 l de agua que fueron mantenidas en refrigeración (4 °C) hasta su procesado en el laboratorio para la medida de concentraciones de nutrimentos y de clorofila *a*.

TRABAJO DE LABORATORIO

Tres litros de esta muestra se usaron para medir la concentración de clorofila *a* mediante espectrofotometría y usando metanol en frío (4 °C) como extractor (Marker *et al.* 1980)). El resto del agua se empleó para medir, mediante un laboratorio portátil HACH modelo DREL/2000 las concentraciones de los siguientes nutrimentos: N-NH₃ (método de Nessler), N-NO₂ (Método del NitriVer 3), N-NO₃ (Método del NitraVer 5) y fósforo reactivo disuelto (PO₄⁺³, método del FosVer) (HACH 1993)

La cuenta de bacterias planctónicas en la columna de agua del Lago de Alchichica se realizó mediante la técnica de epifluorescencia utilizando el fluorocromo DAPI (4'6-diamino-2 fenilindol) (Porter y Feig 1980) con ligeras modificaciones que se explican posteriormente. La tinción de fluorescencia (DAPI) es una tinción altamente específica para ADN, es usada como una prueba citoquímica para ADN nuclear, mitocondrial, cloroplastos y para ADN presentes en niveles indetectables (Porter y Feig 1980). La fluorescencia DAPI provee cuentas de bacterias más exactas en aguas ricas en materia orgánica, e incrementa el tiempo permitido para almacenar muestras y contarlas. Como puede verse en la Fig. 3, la distinción y cuatificación de las bacterias por este método resulta sencilla.

La tinción y cuenta de las bacterias se realizó de la siguiente forma:

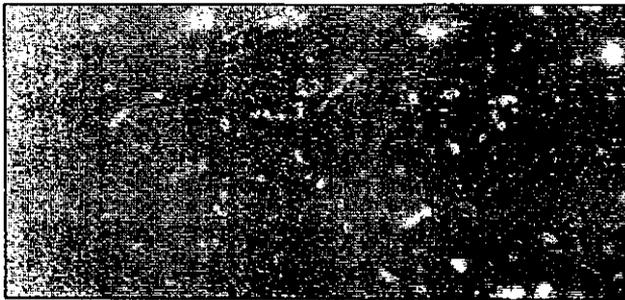


Figura 3. Imágen al microscopio de bacterias teñidas con DAPI e iluminadas con epifluorescencia (1250×)

Se tomaron filtros Millipore de $0.22 \mu\text{m}$ de apertura de poro (Tipo GS, 47 mm de diámetro) y se recortaron hasta un diámetro de 13 mm para posteriormente teñirse con negro clorazol disuelto en agua durante un período de más de 12 horas. Al cabo de este lapso los filtros se enjuagaron con agua destilada y se dejaron secar. Posteriormente se colocó un filtro en un portafiltros tipo Swinnex (Millipore) de 13 mm de diámetro y con una jeringa se filtró un volumen de 20 ml de muestra. Cuando quedaba en la jeringa un volumen de aproximadamente 2 ml se agregaron 0.2 ml de una solución de DAPI de concentración $0.1 \mu\text{g ml}^{-1}$ y se permitió que reaccionara durante un período de 5 min (Porter y Feig 1980). Una vez transcurrido el período se concluyó con el filtrado y se sacó el filtro del portafiltros colocándolo sobre un portaobjetos para que se secase. Una vez seco, se depositó una gota de aceite de inmersión sobre un portaobjetos, sobre ella el filtro, otra gota de aceite de inmersión y un cubreobjetos quedando lista la muestra para su observación al microscopio.

Para observar y contar el número de bacterias se utilizó un Fotomicroscopio III marca Zeiss equipado con luz ultravioleta y un juego de filtros G365 FT395 LP420, a un aumento de 1250X. Las bacterias se contaron en un mínimo de 40 campos o 400 bacterias en total con lo cual se logró un intervalo de confianza para la media de $\pm 10\%$ (Wetzel y Likens 1979). Las bacterias se diferenciaron de acuerdo con su forma y tamaño. Se tomaron fotografías (Fig. 3) que fueron posteriormente utilizadas para realizar medidas exactas de las bacterias y poder realizar la estimación del biovolumen mediante la aproximación de la forma de los cocos a una esfera y de los bacilos a un cilindro. El factor de transformación de biovolumen a biomasa en forma de fg de carbono por célula se realizó de acuerdo con la fórmula de Norland (1993, citado en Simeck *et al.* 1996): $C = 120 \times V^{0.72}$

Posteriormente se realizó un análisis gráfico de los resultados de las variables y de las cuentas de bacterias. Para establecer relaciones entre las variables ambientales y las densidades bacterianas se realizó un análisis de correlación multivariado empleando el coeficiente de correlación de Pearson mediante el paquete estadístico Statgraphics versión 5.0 (1991). Los datos de las variables fueron transformados a valores de $\log(n)$ (temperatura, K_{25} , OD, % saturación

de oxígeno y clorofila *a*) o $\log (n + 1)$ (N-NH₃, N-NO₂, N-NO₃ y P-PO₄). Al pH únicamente se le restaron 7 unidades a todos los valores.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

PARAMETROS FÍSICOS Y QUÍMICOS

PERFILES DE TEMPERATURA Y OXÍGENO DISUELTO

Los procesos de estratificación térmica y circulación del agua en los lagos son de fundamental importancia para numerosos procesos físicos, químicos y biológicos que ocurren en ellos (Margalef 1983). En el caso del Lago de Alchichica esta aseveración se cumple claramente.

Perfiles de temperatura del agua.

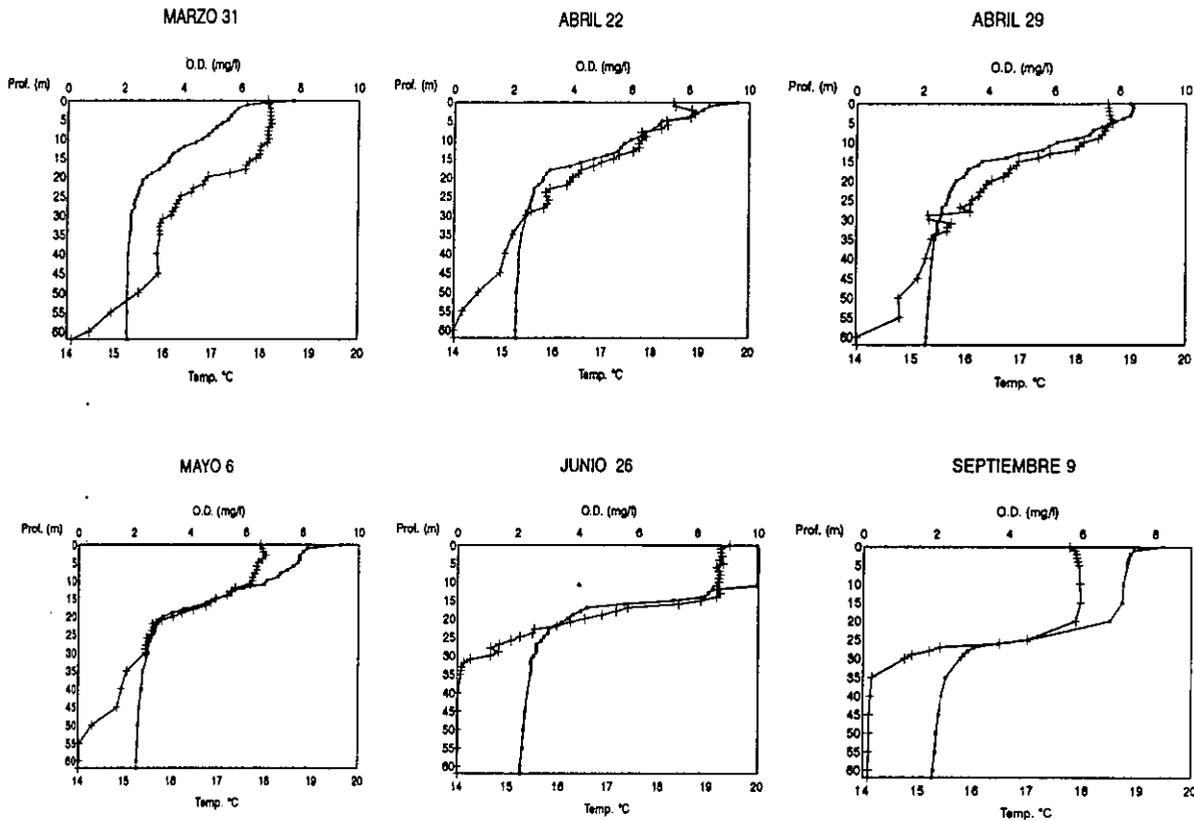
Este parámetro está influenciado por la hora de muestreo y las características propias de cada estación, como son condiciones climáticas y la profundidad. En el presente estudio todos los muestreos se realizaron entre las 9:00 y las 12:00 horas, por lo que las condiciones de hora del día fueron similares.

La variación de la temperatura se comportó estacionalmente. En el mes de marzo, al final de la época de frío y sequía, el intervalo de temperatura registrado a lo largo de la columna de agua varió entre 15.2 (fondo) y 18.7 °C (superficie). La temperatura de la zona superficial se incrementó durante abril y mayo (19.0 -19.8 °C) y el aumento continuó hasta alcanzar el valor máximo en el mes de junio (20.0 °C), ya en la época cálida y lluviosa. En septiembre, al final del verano, la temperatura máxima presentó un ligero descenso (19.5 °C). En contraste, la temperatura de la parte más profunda varió muy poco, manteniéndose muy cercana a los 15 °C durante todo el período estudiado.

La temperatura del agua presentó una variación de 5 °C, diferencia que fue suficiente para causar una estratificación térmica durante una parte del lapso estudiado. En marzo, el lago se encuentra al final del período de circulación que ocurre durante la época fría del año (A. Lugo, com. pers). La diferencia de temperatura es todavía muy pequeña y la estratificación térmica no existe. Durante los muestreos de abril y mayo, aunque la diferencia de temperatura entre la parte superficial y la del fondo se incrementó, puede considerarse que la estratificación es todavía incipiente. Para finales de junio ya se puede observar una estratificación mucho más marcada y en septiembre la estratificación es muy clara (Gráf. 1)

Durante la época de estratificación el epilimnion abarcó desde la superficie hasta aproximadamente 25 m de profundidad. El metalimnion, considerado como la capa donde se presentaron las mayores diferencias de temperatura por metro de profundidad (es decir, la termoclina), se encontró a partir de los 25 y hasta los 30 m de profundidad.

El patrón de circulación del Lago de Alchichica sólo fue reconocido recientemente. En su artículo de 1984 Arredondo *et al.* consideran que Alchichica es un lago polimíctico que se estratifica y circula varias veces al año. Lo mismo opinan Díaz y Guerra (1979). Sin



Gráf. 1 Perfiles de temperatura (PUNTOS) y oxígeno disuelto (CRUCES) 1995.

embargo, Garzón (1990) afirma que Alchichica es un lago monomítico cálido y este punto de vista es confirmado por los datos de Lugo *et al.* (1998). Los datos del presente estudio, aunque no abarcan un ciclo anual, también coinciden en señalar la presencia de una estratificación estable y permanente a partir de la mitad de la época cálida y lluviosa y un posible período de circulación durante la época seca y fría del año.

Perfiles de oxígeno disuelto.

En las aguas estratificadas, el movimiento vertical de los solutos y de los gases a través de la termoclina es muy lento. Como resultado, los nutrientes orgánicos e inorgánicos, liberados por la descomposición bajo la termoclina no retornan a la zona eufótica para mantener la producción primaria mientras perdura la estratificación. Al mismo tiempo, la descomposición de la materia orgánica en las aguas profundas puede dar lugar a una disminución de oxígeno disuelto (OD) incluso la anoxia y acumulación de productos de fermentación. y de H_2S .

En general, se considera que la presencia de un hipolimnion anóxico durante el verano es característico de los lagos eutróficos templados, relativamente poco profundos y ricos en nutrientes. También se considera que en los lagos oligotróficos (poco nutridos) la producción es limitada por la baja disposición de los nutrientes y no se produce un hipolimnion anóxico (Wetzel 1981).

La reincorporación de los nutrientes a la zona eufótica tiene lugar cuando el paulatino enfriamiento de la capa superficial durante la época fría del año causa la desaparición de la estratificación y con frecuencia se revela por el florecimiento de las algas, principalmente cuando los nutrientes se encuentran disponibles. El Lago de Alchichica es especialmente interesante debido a que a pesar de que muchas de sus características (elevada profundidad, alta transparencia, bajos números de algas) corresponden con las de un ambiente oligotrófico durante la mayor parte del tiempo, en el lapso de una corta temporada del año sus características cambian dramáticamente: la transparencia disminuye notablemente y se incrementan considerablemente los números fitoplanctónicos. Al parecer, esta época tiene un efecto posterior en la generación de un hipolimnion anóxico durante la estratificación anual.

Los lagos atalasoalinos presentan una capacidad disminuida para la disolución de gases conforme se incrementa la salinidad, es decir, la saturación ocurre a más bajas concentraciones a una temperatura dada. Esta concentración también varía con relación a la fotosíntesis de las algas, la descomposición orgánica, la temperatura del agua y la acción del viento (Alcocer 1995). Entre los gases, el oxígeno es esencial para el metabolismo de todos los organismos acuáticos que presentan una respiración aerobia. Las propiedades de solubilidad y, sobre todo, la distribución del oxígeno en los lagos son esenciales para comprender la distribución, el comportamiento y el crecimiento fisiológico de los organismos acuáticos.

Los aportes de oxígeno disuelto procedentes de la atmósfera y de los procesos fotosintéticos y la distribución hidromecánica del oxígeno, tienden a ser compensados por el metabolismo de consumo. La proporción de utilización de oxígeno con respecto a su síntesis y

el establecimiento de una bomba de oxígeno, permiten una evaluación efectiva del metabolismo del lago como un todo. (Margalef 1983).

Por otro lado, el % de saturación de OD expresa el porcentaje de oxígeno presente con respecto al máximo que puede disolverse en un cuerpo de agua de acuerdo con las condiciones de altitud, temperatura y salinidad (Wetzel y Likens 1979).

En relación con el OD, en el Lago de Alchichica y durante el período estudiado varió entre 0 y 9 mg l⁻¹. Los valores más elevados se midieron en la parte superficial del lago, correspondiente a la zona fótica, mientras que en la parte profunda el OD estuvo ausente durante 5 de los 6 muestreos. En marzo, el OD estuvo presente en toda la columna de agua, aunque en la parte más profunda (> 60 m) las concentraciones fueron inferiores a 1 mg l⁻¹. El valor máximo en este mes (7 mg l⁻¹) se midió a los 6 m de profundidad. Durante los muestreos de abril, la concentración de OD se incrementó debido a la presencia de un florecimiento de cianobacterias, los valores máximos medidos fueron de 8.2 mg l⁻¹ (3 m, abril 22) y 7.8 mg l⁻¹ (5 m, abril 29). Durante el muestro del 6 de mayo el florecimiento de cianobacterias había prácticamente concluido y esto se reflejó en una considerable disminución del máximo observado (6.6 mg l⁻¹, 3 m).

El mes con mayor cantidad de OD es abril, sobre todo el primer muestreo, con 8 mg l⁻¹, entre los 0.5 y 10m, que es la zona donde se desarrolla el florecimiento algal y donde la actividad fotosintética es mayor. Este muestreo corresponde al inicio de dicho florecimiento.

Por otro lado, las condiciones anóxicas (OD < 1 mg l⁻¹, Nürnberg 1995) van aumentando a través del tiempo debido a la oxidación que se da por parte de las bacterias para descomponer la materia orgánica sedimentada principalmente. En marzo dichas condiciones se presentan a partir de los 60 m, en abril 22 a partir de los 55 m, en abril 29 y en mayo a partir de los 50 m, y en junio y septiembre, cuando la estratificación térmica es más marcada, aproximadamente a partir de los 30 m (Gráf. 1)

Las condiciones de anoxia parecen ser causadas por la gran cantidad de materia orgánica generada durante el florecimiento de cianobacterias. Las cianobacterias muertas se convierten en materia orgánica demandante de oxígeno para su descomposición e inician su sedimentación hacia la parte profunda del lago. La dificultad de paso del OD a través del metalimnion durante la época de estratificación es otro factor que determina la ausencia de oxígeno en la parte más profunda del lago durante una parte del año.

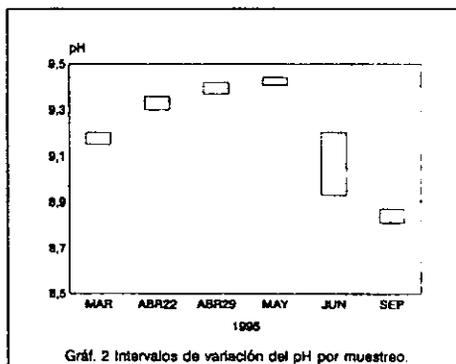
En relación con el porcentaje de saturación de oxígeno, los valores presentan un comportamiento fuertemente relacionado con la concentración de OD. La saturación de oxígeno en Alchichica siempre fue menor al 100%. Los valores observados oscilaron entre 0 y 93%. Los valores más altos se midieron en el muestreo de abril 22, durante el máximo florecimiento, entre los 3 y 4 m de profundidad. En el resto de los muestreos el porcentaje de saturación disminuyó a valores generalmente inferiores al 80% en la zona superficial y de 0 a 20% en la capa profunda. Los valores de subsaturación parecen estar relacionados con la baja producción

primaria que predomina en el lago. De acuerdo con Wetzel (1981) valores ligeramente por debajo o por encima de la saturación pueden considerarse como normales en cuerpos de agua oligotróficos. Díaz y Guerra (1979) determinaron que el % de saturación de oxígeno en Alchichica varió entre 33 y 82 %, lo cual aparentemente significa que no encontraron condiciones anóxicas en el lago. Sin embargo, en un trabajo realizado en la misma época, Arredondo *et al.* (1984) sí mencionan la presencia de condiciones anóxicas en la parte profunda del lago.

pH

El pH determina la acidez o basicidad en un cuerpo de agua. Los valores elevados de este parámetro pueden deberse a la presencia de altas concentraciones de sustancias básicas o también a la actividad fotosintética de las algas, que, al consumir bióxido de carbono disuelto en el agua, provocan que el equilibrio CO_2 -bicarbonatos-carbonatos, se desplace hacia el lado de los bicarbonatos y carbonatos, aumentando el pH. Esto ocurre especialmente en aguas con baja reserva alcalina que presentan una reducida capacidad de amortiguamiento de los cambios del pH (Wetzel 1981).

A lo largo del estudio, el intervalo de variación del pH en el Lago de Alchichica fue de 8.8 a 9.4 (Gráf. 2) indicando en todo momento la presencia de condiciones básicas y considerándose que la variación, de aproximadamente media unidad de pH, fue moderada. En el mes de marzo, antes del florecimiento, los valores oscilaron entre 9.1 y 9.2. En los muestreos de abril y mayo, realizados durante el florecimiento algal, los valores se incrementaron ligeramente y variaron entre 9.3 y 9.4. En los meses de junio y septiembre, cuando el florecimiento había desaparecido, el intervalo de pH descendió a valores entre 8.8 y 8.9 (Gráf. 2).



Gráf. 2 Intervalos de variación del pH por muestreo.

La explicación de esta variación puede encontrarse en el efecto del florecimiento algal. Durante marzo los valores fueron elevados debido a la presencia de la fase final del florecimiento de invierno. En abril y mayo se observaron los valores más altos del estudio causados por la intensa actividad fotosintética del florecimiento de *Nodularia*. A pesar del fuerte consumo de bióxido de carbono durante el florecimiento el aumento del pH es pequeño debido a la elevada alcalinidad del agua del lago (Arredondo *et al.* 1984, Vilaclara *et al.* 1993). En los muestreos de junio y septiembre, ya desaparecido el florecimiento, la actividad fotosintética disminuyó y lo mismo ocurrió con el pH.

El intervalo de pH medido en el presente estudio fue un poco más variable que el presentado en el trabajo de Garzón (1990) y en el de Vilaclara *et al.* (1993) quienes informan

de valores de pH en la columna de agua de 9 ± 0.1 . Valores muy parecidos midieron Díaz y Guerra (1979) quienes encontraron un intervalo de 9.0 a 9.2. Sin embargo, otros trabajos informan de intervalos más amplios como el de Arredondo *et al.* (1984) quienes midieron pH entre 8.5 y 9.9; el de Ramírez-García y Novelo, en el cual el intervalo fue de 8.7 a 9.1 o el de C.F.E. (1960) que encontró valores desde 8.1 hasta 10.0. El intervalo de pH en el presente estudio corresponde con la parte media del intervalo medido por lo autores mencionados.

POTENCIAL RÉDOX

El potencial redox (E_h) es una variable relacionada con los efectos de un desequilibrio por el acúmulo de materia orgánica en los sistemas acuáticos. Es una medida del estado de óxido-reducción de los materiales disueltos en una muestra de agua, es decir, es una medida de las ganancias en electrones o en hidrógenos; o a la pérdida de oxígenos (reducción) o viceversa (oxidación) de los materiales del agua. Da una medida de la energía contenida en el agua en forma de enlaces entre átomos y moléculas (Seki 1982).

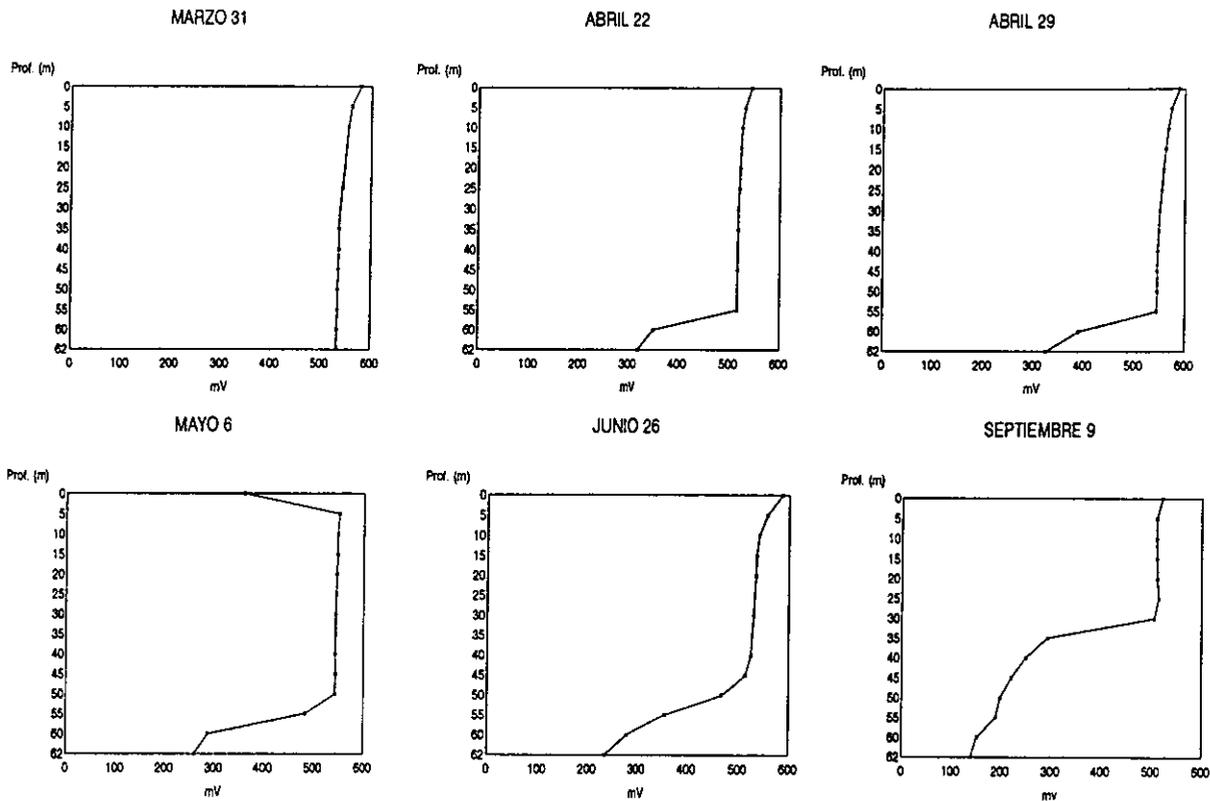
El E_h teórico en el agua varía entre +800 y -400 mV. Esta variable está relacionada con el pH y con la concentración de oxígeno disuelto. El E_h disminuye 59 mV por cada unidad que aumenta el pH y el valor de esta variable cuando el pH es 7 y el oxígeno disuelto 0, es de +200 mV (Jorgensen 1989).

Los valores de E_h referidos al electródo de hidrógeno medidos en Alchichica variaron entre 589 y 139 mV. Esto se relacionó con condiciones cercanas a la saturación de oxígeno en la superficie del lago durante el florecimiento de cianobacterias y condiciones de anoxia en la parte profunda del lago, especialmente en junio y septiembre, meses de estratificación térmica (Gráf. 3). La literatura indica que cuando se alcanzan valores de +100 se inicia la desnitrificación. A pesar de que el valor mínimo en la capa de agua ubicada sobre el fondo fue de +139 mV se notó en las muestras profundas la presencia de sulfuro de hidrógeno, cuando teóricamente se requieren valores de E_h de -100 mV para que ocurra la reducción de los sulfatos a sulfuro de hidrógeno. La explicación más sencilla consiste en pensar que en el interior del sedimento el E_h es menor y se alcanzan los valores requeridos para la producción bacteriana del H_2S , el cual se difunde hacia el agua (Jorgensen 1989).

CONDUCTIVIDAD ESPECÍFICA A 25 °C (K_{25})

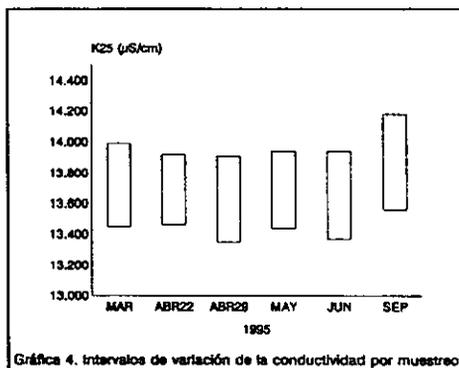
La conductividad es una expresión numérica que representa la habilidad de una solución para conducir la corriente eléctrica, la cual depende de los iones presentes así como de su concentración total, valencia, movilidad, concentración relativa y la temperatura de medida (A.P.H.A. *et al.* 1985).

La conductividad específica del agua a 25 °C en Alchichica durante los muestreos varió entre 13 350 y 14 180 $\mu S\ cm^{-1}$, valores que indican una cantidad elevada de sales en el lago en relación al agua dulce; las fluctuaciones en la K_{25} a lo largo del período de estudio pueden considerarse moderadas.



Gráf. 3 Perfiles de potencial rédox 1995

El mes con la K_{25} más elevada fue septiembre, donde se alcanzaron valores ligeramente superiores a los $14\ 000\ \mu\text{S cm}^{-1}$ a partir de los 25 m de profundidad. Los menores valores de K_{25} se presentaron en el muestreo del 29 de abril cuando el intervalo de variación fue de $13\ 350$ a $13\ 860\ \mu\text{S cm}^{-1}$. En los otros cuatro muestreos la variación de la conductividad fue muy parecida y osciló entre $13\ 400$ y $13\ 900\ \mu\text{S cm}^{-1}$ (Gráf.4) Arredondo *et al.* (1984) mencionan que la K_{25} en Alchichica alcanza valores de hasta $10\ 000\ \mu\text{mhos cm}^{-1}$ (esto es $10\ 000\ \mu\text{S cm}^{-1}$), valor que es inferior a los medidos en este estudio.



Gráfica 4. Intervalos de variación de la conductividad por muestreo.

Por otra parte, C.F.E. (1960) presenta datos de conductividad específica para muestras de Alchichica (aunque no menciona a que temperatura están expresados) que varían entre $11\ 820$ y $13\ 700\ \mu\text{mhos cm}^{-1}$. Vilaclara *et al.* (1983) midieron una K_{25} promedio de $13\ 000\ \mu\text{S cm}^{-1}$, que concuerda bastante con las medidas de este estudio.

El incremento en la conductividad del lago que parece haber ocurrido en estos últimos años puede estar asociado a la disminución que se ha observado en el volumen de Alchichica y de los otros axalapazos de Puebla y que se atribuye fundamentalmente a la sobreexplotación del acuífero de la Cuenca de Oriental (Alcocer y Escobar 1990, Alcocer *et al.* 1998).

La salinidad del agua de Alchichica fue calculada a partir de los valores de conductividad mediante la aplicación de un factor obtenido de los datos de conductividad promedio y sólidos disueltos totales promedio que presentan Vilaclara *et al.* (1993) según lo propuesto en A.P.H.A. *et al.* (1985). De acuerdo con esta aproximación los valores de salinidad del agua del Lago de Alchichica variaron entre 8.7 y $9.3\ \text{g l}^{-1}$

Williams (1964) considera que son lagos salinos todos aquellos cuya salinidad es mayor a $3\ \text{g l}^{-1}$. Hammer *et al.* (1990) clasifican a los lagos salinos de acuerdo con su concentración de sales; según estos autores, los lagos hiposalinos son aquellos cuya concentración salina es $> 3 < 20\ \text{g l}^{-1}$ intervalo dentro del cual se encuentran los valores de salinidad de Alchichica.

Los valores de salinidad medidos en este estudio fueron más elevados que los de Arredondo *et al.* (1984), quienes señalan que la salinidad de Alchichica es de 7.1% (un aparente error tipográfico dice 7.1%), aunque parece ser un dato no medido directamente por ellos. Alvarez (1950) midió la cantidad de sólidos disueltos totales y obtuvo un resultado de $8237.6\ \text{ppm}$. Díaz y Guerra (1979) presentan valores de salinidad para Alchichica de entre 5.5 y 10% aunque no mencionan mediante qué método fueron obtenidos. Vilaclara *et al.* (1993) también midieron la concentración de sólidos disueltos totales y encontraron valores de $8.5 \pm 0.2\ \text{g l}^{-1}$, mientras que Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) calcularon la salinidad

mediante la suma de cationes y aniones y obtuvieron un resultado alto de 14.03 g Kg⁻¹; los valores de sólidos disueltos totales obtenidos por Álvarez (1950) y Vilaclara *et al.* (1993) son indicativos de que los datos obtenidos en el presente estudio se aproximan bastante a la realidad.

La salinidad del Lago de Alchichica, si bien no es muy elevada comparada con la medida en otros lagos salinos del mundo (hasta 300 g l⁻¹) se encuentra dentro del intervalo que de acuerdo con el estudio de Williams *et al.* (1990) presenta la mayor influencia adversa sobre la riqueza específica que habita los cuerpos de agua.

NUTRIMENTOS

NITRÓGENO COMO AMONIACO (N-NH₃)

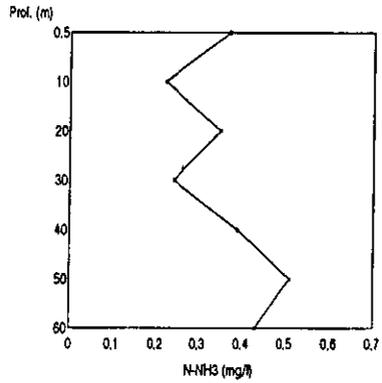
El amoníaco (NH₃) es una de las formas más comunes en que es eliminado el nitrógeno excedente del metabolismo de muchos organismos acuáticos. Sin embargo, la principal fuente de amoníaco hacia el agua es el generado durante la descomposición de la materia orgánica por las bacterias heterótrofas (Wetzel 1981). Una vez en el agua el amoníaco es rápidamente ionizado a ión amonio (NH₄⁺). El nitrógeno contenido en el amonio puede ser utilizado como nutrimento por algunas algas.

Dentro de los organismos, el nitrógeno fijado y el asimilado en forma de nitrato o de amonio sufren una aminación, convirtiéndose en compuestos orgánicos nitrogenados. Bajo condiciones de aerobiosis, el amonio es, en su mayor parte, oxidado antes que el nitrato, produciéndose la liberación concomitante de energía libre, que es usada por las bacterias nitrificantes para la descomposición de los compuestos orgánicos. Muchas bacterias utilizan, preferentemente oxígeno, nitritos y nitratos como aceptores de hidrógeno.

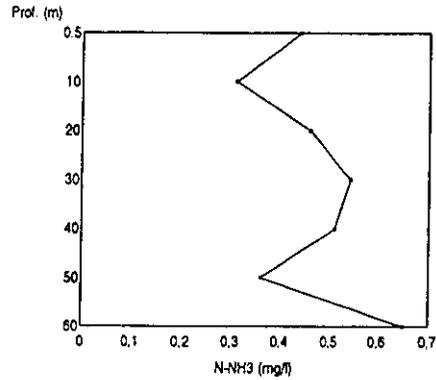
Las concentraciones de N-NH₃ en el Lago de Alchichica variaron entre 0.01 mg l⁻¹ (medidos el 29 de abril a una profundidad de 0.5m), hasta 0.67 mg l⁻¹ (el 8 de septiembre a los 60 m). Según Wetzel (1981), las concentraciones de N-NH₄ en las aguas naturales no contaminadas varían entre 0 y 5 mg l⁻¹ (entre 0 y 3.9 mg l⁻¹ como N-NH₃), encontrándose los valores de Alchichica dentro de este intervalo.

La variación temporal y vertical de las concentraciones de N-NH₃ en el Lago de Alchichica fue la siguiente: en el mes de marzo se encontraron valores elevados que oscilaron entre 0.22 (10 m) y 0.51 mg l⁻¹ (50 m). En el muestreo del 22 de abril, cuando el florecimiento de cianobacterias estaba en su nivel máximo, se observaron también las concentraciones globales más elevadas de nitrógeno amoniacal en la columna de agua (0.31-0.65 mg l⁻¹), probablemente asociadas con la descomposición bacteriana de los exudados de materia orgánica de las

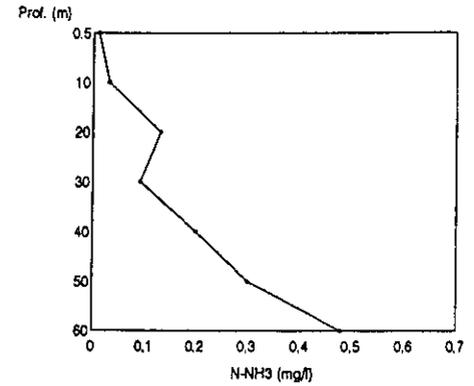
MARZO 31



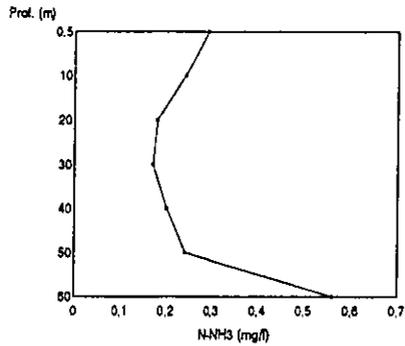
ABRIL 22



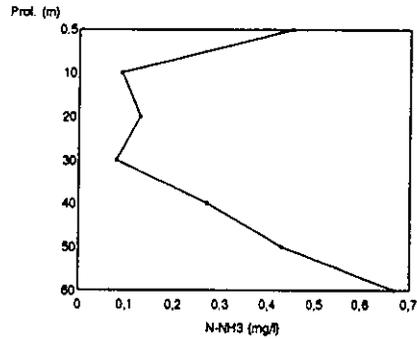
ABRIL 29



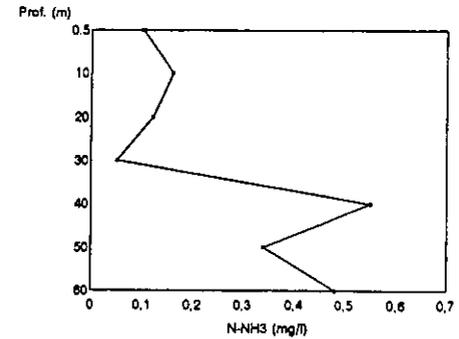
MAYO 6



JUNIO 26



SEPTIEMBRE 9



Gráf. 5 Perfiles de N-NH₃

cianobacterias(Gráf. 5).

Para el muestreo del 29 de abril el florecimiento ya está en una fase final y las concentraciones de nitrógeno amoniacal muestran un inicio de estratificación con bajas concentraciones en la zona superficial ($<0.15 \text{ mg l}^{-1}$) y concentraciones más elevadas a partir de los 40 m ($0.2-0.48 \text{ mg l}^{-1}$). Estos valores más elevados en la capa profunda se deben al inicio de la descomposición de las cianobacterias muertas.

Una semana después (mayo 6) el florecimiento prácticamente ha finalizado y quizá como un reflejo de la descomposición de las cianobacterias las concentraciones de nitrógeno amoniacal se incrementan en toda la columna de agua ($0.17-0.56 \text{ mg l}^{-1}$). Sin embargo, las concentraciones en la capa profunda siguen siendo mayores que en la zona superficial.

En el mes de junio, con una estratificación térmica y de oxígeno mucho más marcada y ya sin la influencia del florecimiento de cianobacterias, la estratificación del nitrógeno amoniacal es también muy evidente. Los valores ($<0.16 \text{ mg l}^{-1}$) en los primeros 30 metros son considerablemente menores que los de la capa anóxica profunda ($0.48-0.55 \text{ mg l}^{-1}$). Esta misma situación se mantuvo en el mes de septiembre cuando, con excepción de la zona superficial que presentó un valor elevado (0.45 mg l^{-1}), el resto de las profundidades hasta los 30 m tuvieron concentraciones muy bajas ($0.07-0.13 \text{ mg l}^{-1}$). En cambio, la concentración en la capa profunda se incrementó ($0.27-0.67 \text{ mg l}^{-1}$) como consecuencia de unas condiciones cada vez más en ausencia de oxígeno que favorecen la generación de amoníaco (Wetzel 1981).

Según el esquema generalizado que presenta Wetzel (1981) del comportamiento de las concentraciones de nitrógeno amoniacal en los lagos, Alchichica se comporta de manera más parecida a un lago eutrófico que a uno oligotrófico. La estratificación del nitrógeno amoniacal es típica de lagos eutróficos con hipolimnion anóxico. En el caso de Alchichica, la materia orgánica generada durante el florecimiento algal genera las condiciones anóxicas en el fondo que favorecen la liberación de nitrógeno amoniacal por la acción de las bacterias anaerobias.

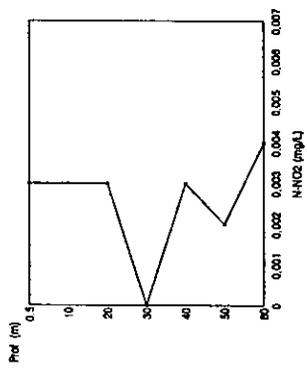
NITRÓGENO COMO NITRITOS (N-NO_2)

Los nitritos son una forma de transición entre el amonio y los nitratos y su formación se debe fundamentalmente, a la acción de las bacterias nitrificantes como las pertenecientes al género *Nitrosomonas*. Las concentraciones de este compuesto en los ambientes acuáticos son bajas, variando entre 0 y 0.01 mg l^{-1} (Wetzel 1981).

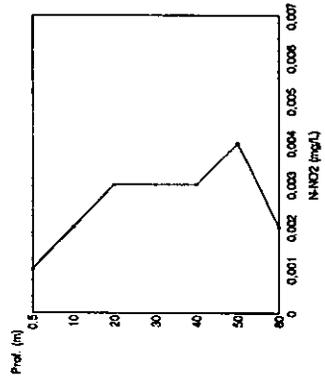
En Alchichica los valores de N-NO_2 fueron generalmente bajos, variando entre 0 y $7 \mu\text{g l}^{-1}$.

Durante el mes de marzo los valores en casi toda la columna de agua fueron de $3 \mu\text{g l}^{-1}$, no detectándose nitritos a los 30 m de profundidad. En abril 22, durante el florecimiento, los nitritos mantuvieron su concentración pero se observó un ligero pico ($4 \mu\text{g l}^{-1}$) a los 50. En abril 29 el pico a los 50 m se incrementó a $6 \mu\text{g l}^{-1}$ y así se mantuvo para el muestreo de mayo. En junio la concentración de N-NO_2 en toda la columna de agua disminuyó ligeramente y el pico

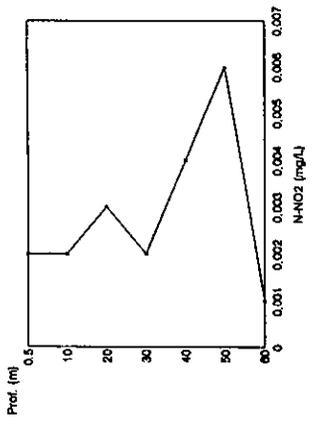
MARZO 31



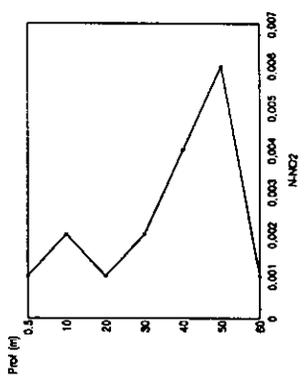
ABRIL 22



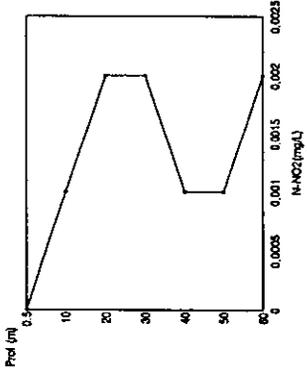
ABRIL 29



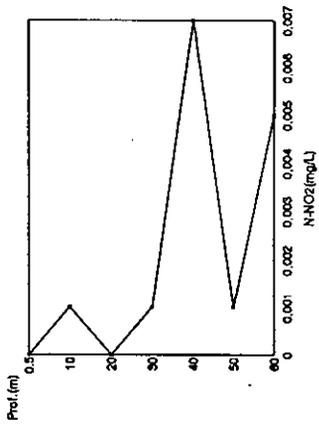
MAYO 6



JUNIO 26



SEPTIEMBRE 9



Gráf.6 Perfiles de N-NO₂ 1995.

de los 50 m desapareció. Finalmente, en septiembre, ya con una estratificación muy marcada, se midió la mayor concentración de nitritos ($7 \mu\text{g l}^{-1}$) a una profundidad de 40 m. Margalef (1983) señala que en el mar es común encontrar un pico de nitritos a los 100 m de profundidad. En la mayor parte de las áreas marinas estratificadas se presenta un notable máximo de nitrito por debajo de la zona fótica, debido a que, cuando el fitoplancton vivo se sedimenta y pasa de capas iluminadas con baja concentración de compuestos de nitrógeno a capas sin luz y ricas en nitratos las células absorben nitrato e inician su reducción con la energía disponible, que no puede pasar de la forma de nitrito, que ya no se asimila sino que se excreta al medio. El mismo efecto, repetido por una lluvia continua de células da origen a una capa de pequeño espesor, de metros y aún de fracción de metros, con concentraciones relativamente elevadas de nitrito. En el mar el máximo de nitrito generalmente se encuentra alrededor de los 100 m.

En estos niveles una respuesta de las células (clorofíceas) a la concentración alta de nitratos consiste en la rápida síntesis de clorofila a (cociente D_{430}/D_{665} más bajo).

Además, el pico de N-NO_2 en Alchichica, generalmente se encontró a la profundidad en donde el potencial redox se encontraba más cercano a los +400 mV señalados por Wetzel (1981) como el valor límite para que pueda ocurrir la transformación bacteriana del amonio en nitritos. (Gráf. 6).

NITRÓGENO COMO NITRATOS (NO_3^-)

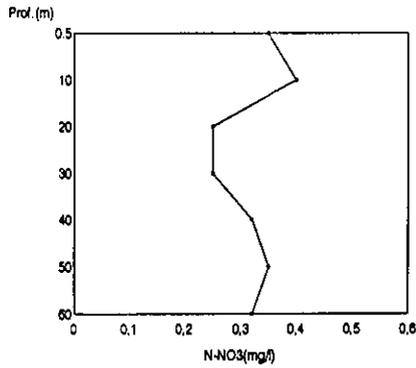
La mayor parte del nitrógeno de la biósfera proviene de la fijación del nitrógeno molecular atmosférico. El ciclo constituye un proceso bioquímico en el cual se produce nitrógeno molecular por la fijación, asimilación y la desnitrificación. En los lagos el nitrógeno es de naturaleza microbiana: la oxidación y la reducción bacteriana de los compuestos de nitrógeno están asociados a la asimilación fotosintética y a su utilización por las algas y las plantas acuáticas. El nitrógeno es uno de los principales elementos del protoplasma celular de los organismos, junto con el fósforo, el carbono y el hidrógeno, constituye un importante nutriente de las aguas dulces (Wetzel 1981).

La concentración de N-NO_3 en Alchichica fluctuó entre 0.05 y 0.58 mg l^{-1} (Gráf. 7). La concentración promedio más elevada en columna de agua se cuantificó durante los muestreos de abril, en donde el florecimiento de *Nodularia spumigena* fue más notorio. En los muestreos de junio y septiembre, las concentraciones fueron considerablemente menores en toda la columna.

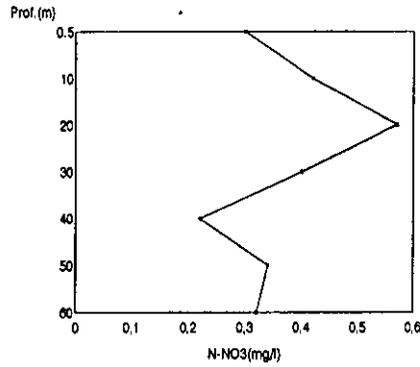
La evidencia indica que las concentraciones más elevadas de N-NO_3 están relacionadas con el florecimiento de *Nodularia spumigena*, cianobacteria fijadora de nitrógeno atmosférico. Cuando el florecimiento desaparece, gradualmente disminuye la concentración de nitrógeno en forma de nitratos y se convierte en nitritos.

Wetzel (1981) señala que las concentraciones de N-NO_3 en las aguas dulces no contaminadas pueden variar entre 0 y 10 mg l^{-1} , por lo que las concentraciones medidas en este estudio pueden considerarse bajas. Sin embargo, Garzón (1990) midió concentraciones aún menores pues el valor

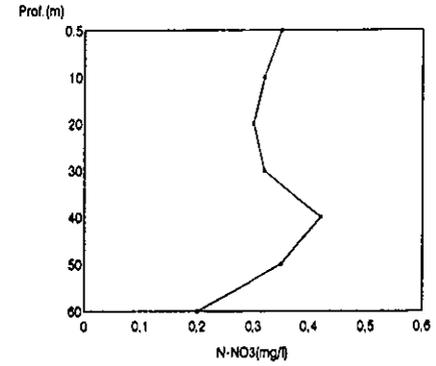
MARZO 31



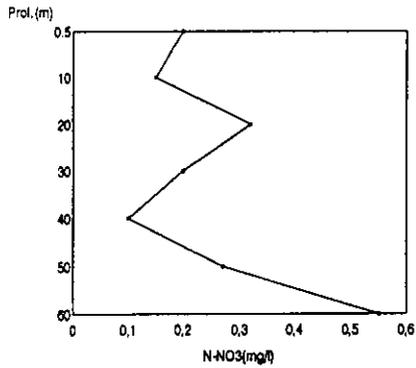
ABRIL 22



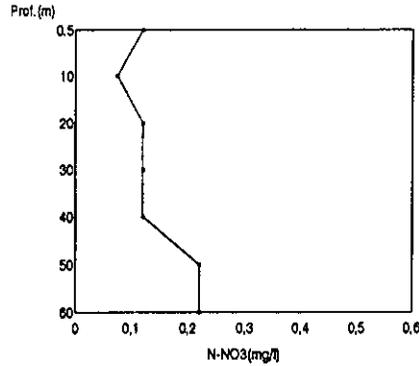
ABRIL 29



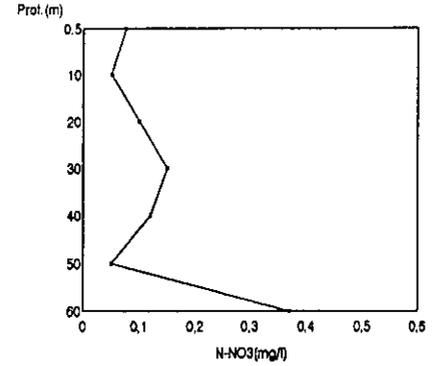
MAYO 6



JUNIO 26



SEPTIEMBRE 9



Gráf. 7 Perfiles de N-NO₃ 1995

promedio de N-NO_3 que midió en Alchichica fue de 0.038 mg l^{-1} (con una desviación estándar de 0.045 mg l^{-1}). En fuerte contraste con estos resultados, Díaz y Guerra (1979) midieron concentraciones de entre 0.55 y 2.18 mg l^{-1} .

ORTOFOSFATOS DISUELTOS (PO_4^{3-})

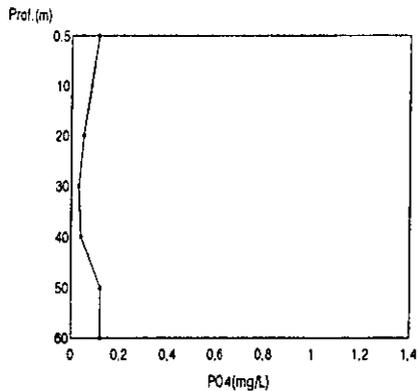
Los ortofosfatos son la forma de fósforo más fácilmente asimilable por las algas (Margalef 1983), por lo que su medida es un indicador importante de la capacidad de producción que puede tener un cuerpo de agua.

Las concentraciones de PO_4^{3-} disueltos medidos en el presente estudio variaron desde no detectables (es decir $< 0.01 \text{ mg l}^{-1}$) hasta 1.36 mg l^{-1} . Estos valores son muy variables y se encuentran dentro del ámbito señalado por Wetzel (1981) para las aguas dulces que varían entre $1 \mu\text{g l}^{-1}$ hasta 200 mg l^{-1} en lagos salinos. Considerando que Alchichica es un lago hiposalino puede explicarse la presencia temporal de concentraciones relativamente elevadas de PO_4 . Garzón (1990) encontró un valor promedio para la columna de agua de Alchichica de 0.261 mg l^{-1} de PO_4 (0.087 mg l^{-1} como P-PO_4). Díaz y Guerra (1979) encontraron concentraciones de ortofosfatos en Alchichica de entre 0.03 y 0.84 mg l^{-1} .

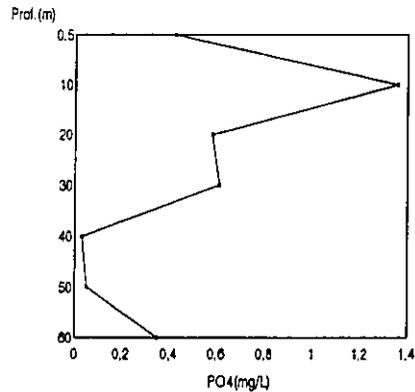
La concentración de ortofosfatos mostró una clara variación temporal y vertical (Gráf. 8). En el muestreo de marzo los valores a lo largo de toda la columna de agua son muy bajos (0.03 - 0.12 mg l^{-1}), pero para el muestreo del 22 de abril los valores se incrementaron hasta alcanzar los máximos (0.05 - 1.36 mg l^{-1}) durante el pico del crecimiento del florecimiento de cianobacterias. Durante este muestreo los valores más altos (0.42 - 1.36 mg l^{-1}) se asociaron con la zona fótica, hasta los 30 m de profundidad. Una semana más tarde, cuando el florecimiento empieza a declinar, los PO_4 disueltos disminuyen su concentración (0.03 - 0.725 mg l^{-1}) y las concentraciones más altas se observaron en el nivel superficial y en el nivel más profundo, siendo menores las concentraciones en el resto de la columna. El 6 de mayo, cuando el florecimiento prácticamente había desaparecido, nuevamente se incrementó la concentración de ortofosfatos (0.04 - 0.94 mg l^{-1}) en prácticamente toda la columna de agua con la excepción de la superficie y el nivel de 40 m . En el mes de junio, ya con el lago estratificado térmicamente la concentración de fósforo disminuyó considerablemente (0.01 - 0.3 mg l^{-1}) y también mostró una estratificación vertical. Las concentraciones menores (0.01 - 0.09 mg l^{-1}) se midieron en el epilimnion y a partir de los 30 m de profundidad las concentraciones se incrementaron notablemente (0.12 - 0.3 mg l^{-1}). Este mismo panorama, pero acentuado, se encontró en el mes de septiembre en donde las concentraciones en el epilimnion fueron notablemente menores (No detectable- 0.01 mg l^{-1}) que en el muestreo anterior y las concentraciones en el hipolimnion, ahora considerado a partir de los 40 m , se incrementaron (0.12 - 0.44 mg l^{-1}).

Es claro que la variación de la relación entre nitrógeno y fósforo desempeña una función de gran importancia en la dinámica biológica del Lago de Alchichica. El valor de la relación NO_3/PO_4 indica qué elemento es el limitante. Valores inferiores a 7 denotan limitación por nitrógeno mientras que valores superiores a 7 indican que el nutrimento limitante es el fósforo (Garzón 1990). Durante el muestro de marzo todos los valores de la relación (14 a 36) fueron

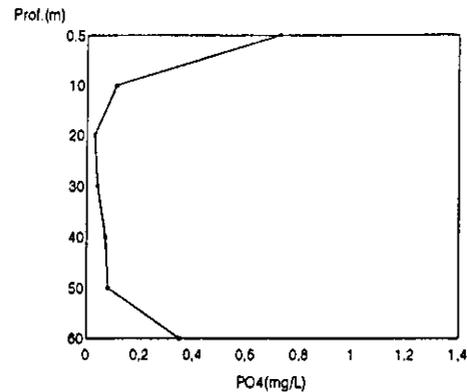
MARZO 31



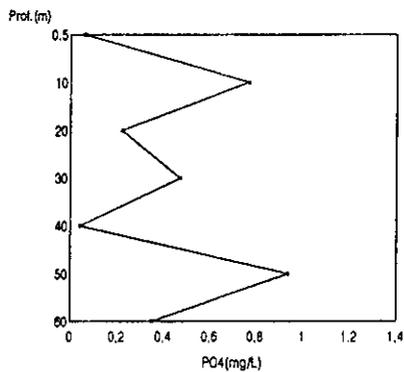
ABRIL 22



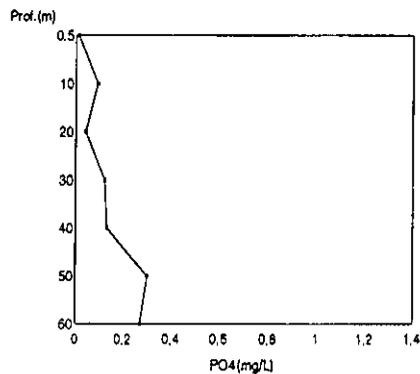
ABRIL 29



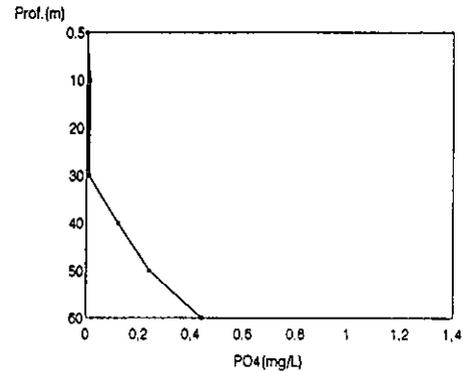
MAYO 6



JUNIO 26



SEPTIEMBRE 9



Gráf.8 Perfiles de PO₄1995

superiores a 7 señalando al fósforo como limitante. Durante abril y mayo las concentraciones de fosfatos fueron elevadas. Esto produce un desequilibrio en la relación N:P y favorece la proliferación de cianobacterias capaces de fijar nitrógeno atmosférico, que presentan ventajas competitivas cuando el nitrógeno es el elemento limitante, permitiendo el surgimiento del florecimiento de cianobacterias que ocurre en Alchichica. Durante los muestreos de abril y mayo los valores de la relación $\text{NO}_3 / \text{PO}_4$ fueron generalmente menores a 7 (intervalo de 1.3 a 4.3), señalando al nitrógeno como el elemento limitante. A partir del muestreo de junio la mayoría de los valores de la relación aumentaron considerablemente y pasaron a ser mayores de 7 (intervalo 13.2 a 66), indicando que el fósforo es el elemento limitante durante la época de estratificación.

CLOROFILA *a*.

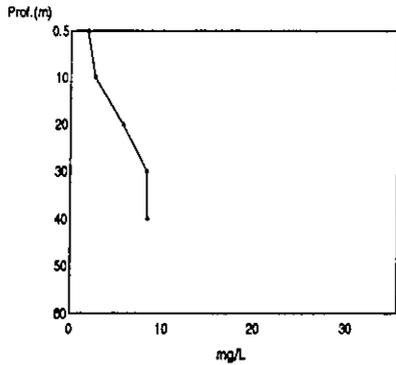
La determinación de clorofila *a* permite la aproximación de la biomasa fitoplanctónica, la clorofila *a* se encuentra presente en todos los organismos fitoplanctónicos aunque la proporción es variable dependiendo del grupo taxonómico de que se trate.

Las concentraciones de clorofila *a* en Alchichica variaron entre 0 y 35 $\mu\text{g l}^{-1}$ (Graf.9). El valor máximo se asoció con la presencia del florecimiento de cianobacterias, mientras que los valores más bajos se encontraron en el hipolimnion durante la época de estratificación (junio-septiembre). Si se considera el promedio ponderado (es decir el promedio considerando el grosor de cada estrato) de concentración en toda la columna de agua los valores de clorofila *a* variaron entre 2 (junio) y 8 (abril 22) $\mu\text{g l}^{-1}$. El valor máximo está por encima de los 5 $\mu\text{g l}^{-1}$ que según Margalef (1983) separan a las aguas oligotróficas de las eutróficas. Sin embargo, debe considerarse que durante cuatro (abril 29, mayo, junio y septiembre) de los seis muestreos realizados la concentración promedio de clorofila *a* en Alchichica estuvo por debajo de los 5 $\mu\text{g l}^{-1}$. Por lo anterior, el lago puede considerarse como oligotrófico con tendencia hacia la mesotrofia. A esta misma conclusión llegó Garzón (1990), después de su análisis de nutrientes y clorofila *a* en Alchichica.

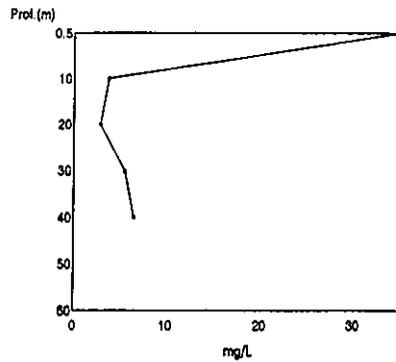
Verticalmente la distribución de la clorofila *a* mostró bastante heterogeneidad (Gráf. 9) Durante marzo los valores más altos se midieron entre los 30 y 40 m de profundidad. En abril 22, como consecuencia del florecimiento de *Nodularia spumigena* y debido a que esta cianobacteria tiene la capacidad de producir vacuolas de gas para regular su flotación, el pico de clorofila *a* se midió a los 0.5 m mientras que el resto de la columna de agua presentó concentraciones bastante inferiores. A partir de este momento, la clorofila *a* disminuyó en toda la columna de agua y durante los meses de estratificación el valor más elevado se presentó en el inicio del metalimnion (aproximadamente a los 30 m de profundidad).

Los valores de clorofila medidos por Garzón (1990) en la columna de agua de Alchichica fueron de $6 \pm 6 \mu\text{g l}^{-1}$ (media \pm desv. estándar). También este autor muestreó durante el florecimiento del lago y menciona que midió concentraciones de clorofila *a* superiores a los 30 $\mu\text{g l}^{-1}$ en ese lapso. Estos resultados concuerdan con los intervalos de clorofila *a* medidos en el presente estudio.

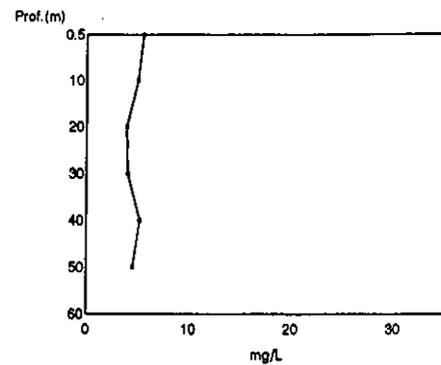
MARZO 31



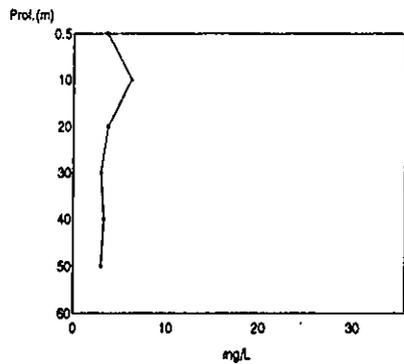
ABRIL 22



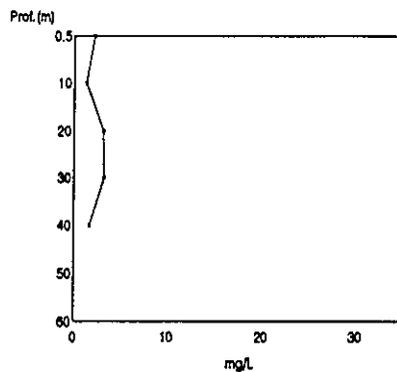
ABRIL 29



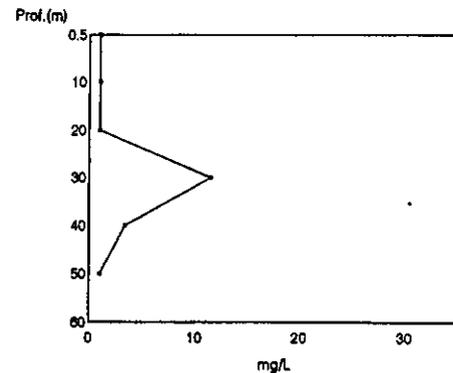
MAYO 6



JUNIO 26



SEPTIEMBRE 9



Gráf.9 Perfiles de clorofila a 1995

En conclusión, las concentraciones de nutrimentos y de clorofila *a* indican que el Lago de Alchichica es oligotrófico. Los intervalos de los nutrimentos y de clorofila se encuentran en la parte baja de los intervalos dados por Wetzel (1981) para las aguas interiores del mundo.

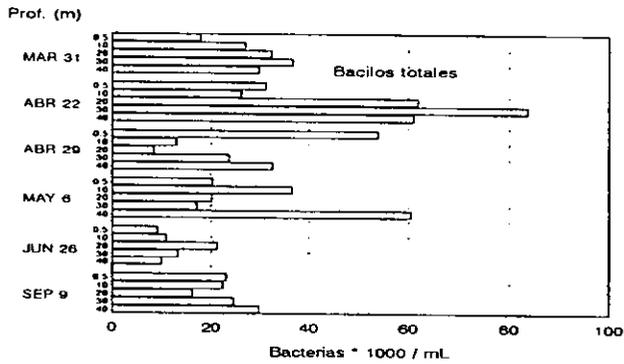
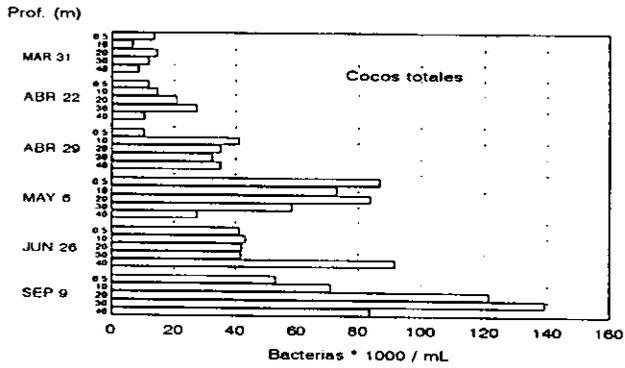
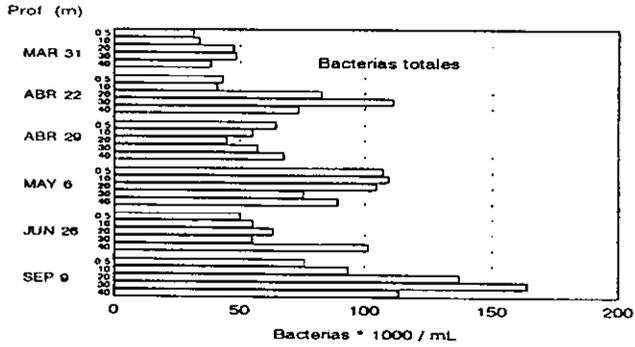
RESULTADOS BIOLÓGICOS

DENSIDADES BACTERIANAS

Las densidad de bacterias del plancton medida en la zona limnética del Lago de Alchichica varió entre 0.31295 y 1.63×10^5 bacterias por ml (bac. ml⁻¹). Margalef (1983) presenta un intervalo para los lagos oligotróficos de 100-10000 bac. ml⁻¹; sin embargo, estos datos fueron obtenidos con técnicas antiguas y pueden considerarse poco exactos. Pero incluso los datos modernos no son totalmente claros respecto a las abundancias bacterianas. Por ejemplo, Simeck *et al.* (1996) mencionan que el intervalo de densidad de bacterias en el plancton de los cuerpos acuáticos es de 1 a 5×10^6 bac. ml⁻¹. En cambio, Berninger *et al.* (1991) dan un intervalo de 10^3 a $> 10^7$ bac ml⁻¹. Numerosos autores (ver referencias en Bird y Kalff 1984) han sugerido que existe una relación directa entre la densidad de bacterias y el estado trófico de los cuerpos de agua dulce y marino. Los cuerpos de agua más enriquecidos albergan abundancias bacterianas mayores.

De acuerdo con el criterio antes mencionado, los lagos oligotróficos poseen menores densidades bacterianas. Comparado con otros lagos oligotróficos, Alchichica presentó, en general, valores bajos de densidades bacterianas. Por ejemplo, Scavia y Laird (1987) encontraron densidades de 0.67 a 1.04×10^6 bac ml⁻¹ en el Lago Michigan (E.U.A.). Ochs *et al.* (1995) midieron densidades de entre 0.5 y 7×10^6 bac ml⁻¹ en el también oligotrófico Lago Mirror (E.U.A.). Macek *et al.* (1994) estudiaron otro de los lagos cráter de la Cuenca de Oriental: Atexcac; las densidades de bacterias que encontraron en este lago -igualmente oligotrófico pero con la presencia temporal de un florecimiento de *Nodularia spumigena*- variaron entre 0.46 y 6.54×10^6 bac ml⁻¹. En contraste con estos resultados, Pinel-Alloul y Letarte (1993) cuantificaron densidades bacterianas en tres lagos oligotróficos canadienses que variaron de 2 050 a 15 350 bac ml⁻¹. Lugo *et al.* (1998), en un estudio anual con muestreos mensuales, encontraron que la densidad bacteriana en el Lago de Alchichica varió entre 10^5 y 10^6 bac ml⁻¹, midiendo dos picos de densidad bacteriana asociados a dos florecimientos de fitoplancton. Durante el resto del año, los valores fueron más bajos (10^3 bac ml⁻¹). En ambientes ultraoligotróficos, como son los cenotes y cuevas sumergidas de Quintana Roo, Sánchez *et al.* (1998) cuantificaron densidades de bacterias que variaron de 5.8×10^2 a 8×10^3 . Como puede observarse en ambientes ultraoligotróficos las densidades de bacterias son considerablemente más reducidas.

El comportamiento estacional de la densidad de bacterias en el plancton del Lago de Alchichica fue el siguiente (Gráf. 10): durante el mes de marzo los números observados fueron bajos ($0.31-0.47 \times 10^3$) y esto se atribuye a las temperaturas frías de ese mes, pues la concentración de nutrimentos y de algas (expresada como clorofila *a*) es elevada. En los dos muestreos de abril y en mayo, cuando el florecimiento de cianobacterias estuvo en su máximo y luego disminuyó, los valores de bacterias se incrementaron, quizá como una respuesta a la generación de fuertes cantidades de materia orgánica, primero como exudados disueltos y después en forma de cianobacterias muertas, y a la presencia de nutrimentos fundamentales como fósforo y nitrógeno. En el mes de junio las densidades bacterianas disminuyeron. Finalmente en



Gráf. 10 Densidades de bacterias totales, cocos y bacilos

septiembre, durante la estratificación más marcada, se cuantificó la mayor densidad a 30 m, profundidad a la cual se inicia el metalimnion. En esta zona se produce, debido al cambio de densidad, una acumulación de materia orgánica muerta y de algas vivas que favorecen el crecimiento de las bacterias heterotrofas.

Las densidades bacterianas fueron más elevadas en la capa superior e intermedia del lago, correspondientes al epilimnion y metalimnion. La densidad durante el periodo de estratificación fue de 2 a 4 veces mayor que en la época de mezcla. La estratificación permite la proliferación local de cepas adaptadas a la explotación de las condiciones precisas de cada nivel. La mezcla vertical perturba esta situación y favorece a los oportunistas; por lo tanto, la densidad de bacterias y fitoplancton es menor, la cual se debe a la diferente dependencia de la luz y a la segregación de materiales. La distribución vertical y de su actividad se relaciona con el gradiente vertical de potencial de oxidorreducción y también con la luz (Margalef 1983).

Las bacterias se encontraron en dos morfotipos: cocos y bacilos. Los cocos tuvieron densidades que variaron desde 0.0006 hasta 1.39×10^3 bac ml⁻¹; el valor más reducido fue registrado en el mes de marzo a la profundidad de 10 m. La densidad de los cocos aumentó en el mes de abril, aunque el valor más alto se encontró en el mes de septiembre (Gráf. 10).

Las densidades de bacilos fueron considerablemente menores (0.0846 a 0.836×10^3 bac ml⁻¹) y mostraron un comportamiento inverso al de los cocos: las densidades mayores se obtuvieron durante la época del florecimiento (abril) y las menores en la época de estratificación (junio y septiembre). Este comportamiento relaciona a los bacilos con las épocas más productivas del lago y a los cocos con las condiciones de menor concentración de nutrientes y de fitoplancton (Gráf. 10)

BIOMASA BACTERIANA

Los cocos tuvieron densidades más elevadas; sin embargo, su aportación a la biomasa fue inferior, ya que el biovolumen, en general, es mucho menor (ver Tabla 1). Aunque el volumen máximo de los cocos fue parecido al volumen máximo de los bacilos, los cocos de tamaño grande fueron muy escasos, predominando ampliamente los cocos de tamaño muy pequeño. Lo contrario sucedió con los bacilos, ya que -aunque sus densidades fueron menores- su tamaño (y, en consecuencia, su biovolumen) fueron considerablemente mayores, por lo cual su aportación a la biomasa resultó la más importante.

Valor	Biovolumen μm^3		Biomasa fg cél.	
	Cocos	Bacilos	Cocos	Bacilos
Máximo	0.51	0.56	74	79
Mínimo	0.019	0.065	7	17

Tabla 1. Valores mínimos y máximos de biovolumen y biomasa por morfotipos bacterianos en el Lago de Alchichica

En relación con el tamaño de las bacterias, Pinel-Alloul y Letarte (1993) mencionan que la reducción en el tamaño puede ser un mecanismo adaptativo a condiciones pobres en nutrientes y también una forma de protección contra el consumo por el zooplancton. En Alchichica, todas las bacterias tuvieron longitudes inferiores a $1 \mu\text{m}$ y el diámetro de los cocos osciló entre 0.1 y $0.3 \mu\text{m}$, mientras que la longitud de los bacilos varió entre 0.1 y $0.51 \mu\text{m}$. De lo anterior se infiere que las bacterias del plancton fueron muy pequeñas, como ha sido informado para otros ambientes oligotróficos.

Según Cole (1995) las bacterias de ambientes anóxicos tienen tamaños mayores a las de ambientes con oxígeno. En el presente trabajo se confirmó parcialmente esta visión pues algunas de las bacterias de mayor tamaño se observaron a los 40 m de profundidad cuando el lago estaba completamente estratificado (junio y septiembre) y a esa profundidad ya no existía OD. Sin embargo, también se observaron abundantes bacterias pequeñas.

Durante los muestreos la biomasa osciló entre los $1.08 \mu\text{gC l}^{-1}$ (marzo a 5 m) y los $4.6 \mu\text{gC l}^{-1}$ (septiembre a los 30 m) (Fig. 11). En dos de los muestreos la biomasa bacteriana aumentó considerablemente: éstos fueron en abril y septiembre. El primero coincidió con el florecimiento de cianobacterias, en donde se cuantificó una biomasa máxima de $4.1 \mu\text{g C l}^{-1}$ (a 30 m de profundidad). El otro pico, con una biomasa máxima de $4.6 \mu\text{g C l}^{-1}$ también a los 30 m , se presentó en el mes de septiembre cuando la estratificación térmica fue muy marcada. La estratificación del agua permite la proliferación local de cepas adaptadas a la explotación de las condiciones precisas de cada nivel; la mezcla vertical perturba esta situación y favorece especialmente a los oportunistas (Margalef 1983).

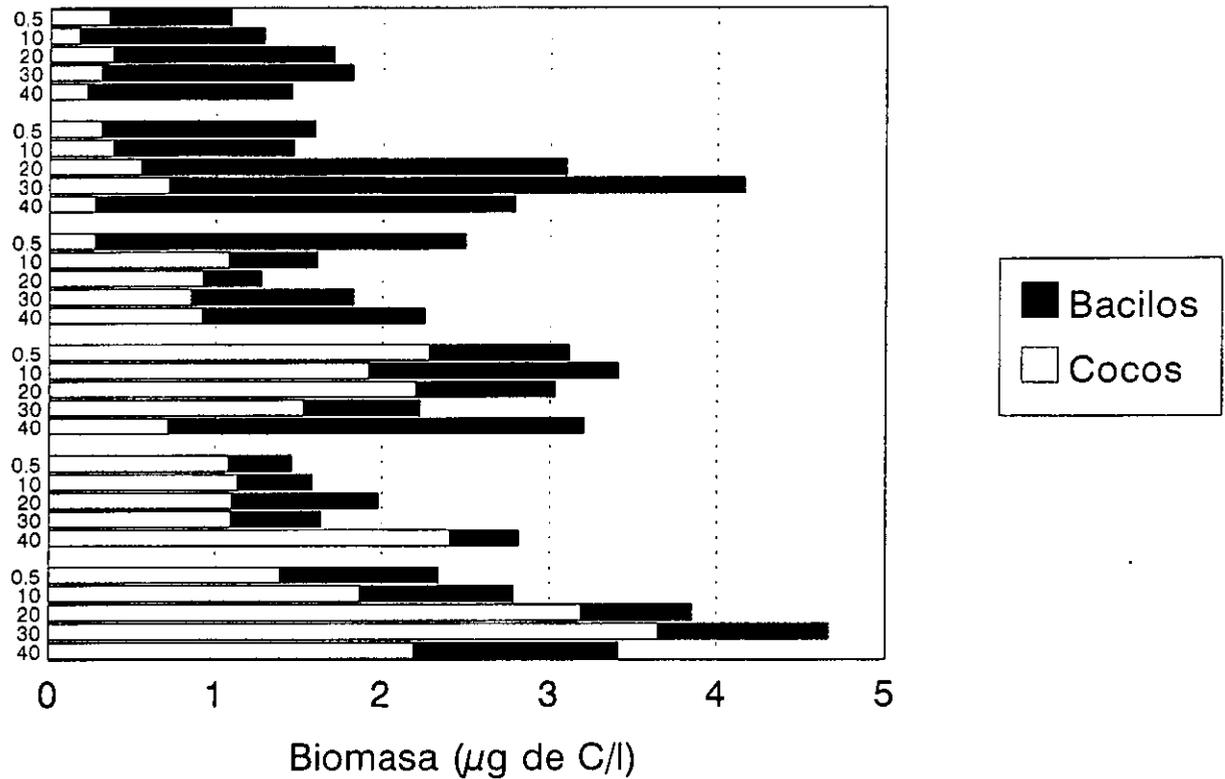
Los valores de biomasa bacteriana del Lago de Alchichica fueron considerablemente menores en relación con los medidos por otros autores en otros lagos. En el lago mesotrófico Constanza (Weissse *et al.* 1990) los valores de biomasa bacteriana variaron entre 30 y 180 mgC m^{-3} . Vadstein *et al.* (1990) encontraron valores de 17 - 190 mgC m^{-3} . En el lago oligotrófico Mirror, Ochs *et al.* (1995) midieron biomazas de entre 24 y $60 \mu\text{gC m}^{-3}$. Los factores más importantes que causan la diferencia son el pequeño tamaño de las bacterias de Alchichica y las densidades menores comparadas con otros lagos donde la magnitud más común es de por lo menos $10^6 \text{ bact ml}^{-1}$.

ANÁLISIS DE CORRELACIÓN

Se realizó un análisis de correlación entre las variables ambientales y las densidades de bacterias totales y por morfotipo. Las densidades de bacterias totales tuvieron una correlación negativa significativa ($p < 0.05$) con la concentración de N-NO_3 ($r = -0.38$) y con la concentración de OD ($r = -0.42$).

En cuanto a las correlaciones por morfotipo las densidades de bacilos estuvieron relacionadas positiva y significativamente ($p < 0.05$) con las concentraciones de clorofila *a* ($r = 0.40$) y con el pH ($r = 0.45$). Ambas variables indican la relación de los bacilos con las condiciones de florecimiento de cianobacterias y de elevadas concentraciones de nitrógeno y

Prof. (m)



Gráf. 11 Variación de la biomasa bacteriana en el Lago de Alchichica

fósforo. Durante esta época la clorofila *a* se incrementó notablemente debido a la gran cantidad de productores primarios presentes; al mismo tiempo, la actividad fotosintética de estos organismos provocó que el pH ascendiera ligeramente durante la misma temporada, relacionando a los bacilos con la etapa de intensa producción y de elevación del pH en el lago. En contraste, las densidades de cocos mostraron una correlación inversa significativa ($r = -0.37$ $p < 0.05$) con la concentración de clorofila *a*, indicando el predominio de los cocos en la época en que la densidad de productores primarios fue baja. No se encontraron otras correlaciones significativas de las densidades bacterianas con variables ambientales.

También se realizó el análisis de correlación de los resultados biológicos. Confirmando lo señalado anteriormente, se encontró una correlación inversa significativa ($r = -0.43$, $p < 0.05$) entre las densidades de cocos y bacilos, hecho que comprobó el predominio de cada grupo en diferentes condiciones. Ya se mencionó que los cocos fueron los dominantes, pero las mayores densidades de bacilos se asociaron con épocas de elevadas disponibilidades de nutrientes y altas concentraciones de clorofila *a*. En cambio, los cocos estuvieron presentes -aunque en números menores- durante la época de abundancia de alimento y fueron claramente dominantes en los muestreos en que el florecimiento de cianobacterias ya había desaparecido y las concentraciones de clorofila *a* fueron considerablemente menores. Este comportamiento se reflejó en una correlación significativa negativa ($r = -0.37$ $p < 0.05$) de los cocos con la concentración de clorofila *a*.

Los cocos y las bacterias totales también tuvieron una correlación significativa ($r = 0.77$ $p < 0.05$), pero en este caso, directa; lo anterior refleja el hecho de que, generalmente, la mayor proporción de las bacterias totales fueron cocos.

PAPEL DE LAS BACTERIAS EN EL PLANCTON DEL LAGO DE ALCHICHICA

Puede concluirse que las densidades de bacterias en el plancton del Lago de Alchichica fueron bajas, hecho que parece estar relacionado con el estado oligotrófico del lago. Las bajas concentraciones de clorofila que generalmente existen parecen indicar una reducida producción primaria en el lago. Sin embargo, cuando la concentración de clorofila aumenta, el número de bacterias también se incrementa, señalando una rápida respuesta de las bacterias a la existencia de una mayor cantidad de sustrato.

El circuito microbiano en Alchichica parece no tener un lugar muy preponderante dentro de las relaciones tróficas del plancton del lago. Las densidades bajas de bacterias no soportan un elevado número de organismos bacterívoros. Los protozoos no son muy abundantes en el lago y tampoco existen organismos del mesozooplancton para los cuales las bacterias constituyan una fracción importante de su alimentación (como podrían ser algunos cladóceros). En consecuencia, la cantidad de energía que fluye a través de las bacterias hacia niveles tróficos superiores parece ser baja. Para el caso del Lago de Alchichica, los organismos del zooplancton parecen consumir de manera directa a los organismos del fitoplancton y las bacterias constituyen únicamente una fracción menor de la energía que llega a los niveles tróficos superiores.

CONCLUSIONES

Los perfiles de temperatura medidos mostraron una época con pequeñas diferencias en la columna de agua durante los meses de marzo a mayo y una estratificación térmica bien marcada durante los muestreos de junio y septiembre. Asociado a esta estratificación, el oxígeno disuelto se estratificó claramente a partir del mes de junio, desapareciendo de la parte profunda del lago.

Las densidades bacterianas en Alchichica fueron bajas, lo cual concuerda con el estado oligotrófico del lago.

Al igual que se ha encontrado en otros trabajos, se observó una relación directa entre la concentración de clorofila y las densidades de bacterias totales.

El morfotipo bacteriano predominante fueron los cocos, los cuales predominaron en épocas de baja concentración de clorofila. Las mayores abundancias de bacilos se asociaron a la época de mayor producción fitoplanctónica del lago.

El tamaño de las bacterias fue $< 1 \mu\text{m}$. Esto se reflejó en una contribución pequeña de cada célula a la biomasa bacteriana. Los valores de biomasa, en consecuencia, se ubicaron por debajo de los medidos en otros lagos oligotróficos.

La distribución de bacterias en la columna de agua mostró generalmente valores mayores en la zona fótica. La aparición de las condiciones anóxicas en el fondo del lago disminuyó las densidades bacterianas en el nivel muestreado más profundo.

Durante la estratificación las mayores densidades bacterianas se asociaron al nivel del metalimnion.

El florecimiento de cianobacterias que se presentó durante una corta temporada en el lago favoreció el incremento de las densidades de bacterias planctónicas.

En el presente estudio, el conteo y diferenciación bacteriológica con la técnica de fluorescencia (DAPI), resultó ser un buen instrumento para determinar densidades bacterianas en un cuerpo de agua.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcocer, J. y E. Escobar. 1990. The drying up of the Mexican Plateau axalapazcos. *Salinet* 4: 34-36.
- Alcocer, J., M.L. Flores, E. Kato, A. Lugo y E. Escobar. 1993a. La ictiofauna remanente del Lago de México. Actas del VI Congreso Español de Limnología. Granada, España. 33: 315-321.
- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda y E. Escobar. 1993b. Littoral chironomids of a Mexican Plateau athalassohaline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 444-447.
- Alcocer, J. 1995. Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 106pp.
- Alcocer, J., A. Lugo, M.R. Sánchez, M. Chávez y E. Escobar. 1998. Threats to the saline lakes of the Oriental basin, Mexico, by human activities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 1383-1386.
- Álvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos, estado de Puebla (México). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* 6 : 81-107.
- APHA, AWWA y WPCF. 1985. *Standard methods for the examination of water and waste water*. 16. ed. American Public Health Association (ed.). Washington. 1269 pp.
- Arredondo-Figueroa, J.L., L.E. Borrego-Enríquez, R.M. Castillo-Domínguez y M.A. Valladolid-Laredo. 1983. Biometría y morfometría de los lagos "maars" de la Cuenca Oriental, Puebla, México. *Biótica* 8: 37-47.
- Arredondo-Figueroa, J.L., O.Vera y A.O.Ortíz. 1984. Análisis de componentes principales y cúmulos de datos limnológicos, en el Lago de Alchichica, Pue. *Biótica* 9: 23-39pp.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, R.A. Meyer-Reil y F.Thingstad. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263.
- Bern, L. 1987. Zooplankton grazing on methyl ³H thymidine labelled natural particle assemblages: determination of filtering rates and food selectivity. *Freshwater Biol.* 17: 151-159.
- Berninger, U.-G., B.J. Finlay y P. Kuuppo-Leinikki. 1991b. Protozoan control of bacterial abundances in fresh water. *Limnol. Oceanogr.* 36: 139-147.

- Berninger, U.-G., D.A. Caron, R.W. Sanders y B.J. Finlay. 1991a. Heterotrophic flagellates of planktonic communities: their characteristics and methods of study. En: Patterson, D.J. y Larsen, J. (eds.). *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Clarendon Press, Oxford. Pp. 39-56.
- Bird, D.F. y J. Kalff. 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41:1015-1023.
- Bouvy, M., R. Arfi, D. Guiral, M. Pagano y L. Saint-Jean. 1994. Role of bacteria as food for zooplankton in a eutrophic tropical pond (Ivory Coast). *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*. 28: 167-174.
- Branco, S.M. 1984. *Limnología sanitaria, estudio de la polución de las aguas continentales*. Serie Biología, Monografía 28. Sría. Gral. O.E.A., Prog.Reg.Des.Cient. y Tecnol. (Ed.). Washington. 120 pp.
- Brandon, R.A., E.J. Maruska y W.T. Rumph. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, México. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 80:112-125.
- Brock, D. T. 1976. *Biología de los microorganismos*. Omega. Barcelona. pp 385-406.
- Caron, D.A. y J.C. Goldman. 1990. Protozoan nutrient regeneration. En: Capriulo, G.M.(ed.). *Ecology of marine protozoa*. Oxford University Press, Nueva York. pp.283-306.
- Caron, D.A., J.G. Goldman y M.R. Dennett. 1988. Experimental demonstration of the roles of bacteria and bacterivorous protozoa in plankton nutrient cycles. *Hidrobiologia* 159:27-40.
- C.F.E. 1960. Análisis químicos del agua de las lagunas de El Carmen, Alchichica, Quechulac, La Preciosa y Atexcac en Puebla. Comisión Federal de Electricidad. Junio 1960 a Nov de 1962. Reporte inédito.
- Cole, J.J. y M.L. Pace. 1995. Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters. *Limnol. Oceanogr.* 40 (6):1019-1027.
- Caumette, P., M. Pagano y L. Saint Jean. 1983. Répartition verticale du phytoplancton des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Biétri, Lagune Ebrié, Cote d' Ivory. Relations trophiques. *Hydrobiologia* 106: 135-148.
- De Buen, F. 1945. Investigaciones sobre la ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México*. 16: 475-532.
- Díaz, P.E. y M.C. Guerra. 1979. Estudio limnológico de los axalapascos del estado de Puebla; resultados preliminares. Lab. de Cordados. Depto. de Zoología. Escuela Nacional de

Ciencias Biológicas. I.P.N. Reporte inédito.

- Estévez, F. de A. 1988. *Fundamentos de Limnología*. Ed. Interciencia/FINEP. Brasil. 575 pp.
- Fenchel, T. 1977. The significance of bacterivorous protozoa in the microbial community of detrital particles. En: Cairns J. Jr. (ed). *Aquatic Microbial Communities*. Garland. Nueva York, pp. 529-544.
- Fenchel, T. 1987. Ecology of protozoa. The Biology of free-living phagotrophic protist. *Science Tech Publishers y Springer - verlag*. Michigan. 197 pp.
- Forsyth, D.J. y M. R. James. 1984. Zooplankton grazing on lake bacterioplankton and phytoplankton. *J. Plankton Res.* 6: 803-810.
- Fuentes, A.L. 1972. *Regiones naturales del estado de Puebla*. Dirección de Publicaciones de la Universidad Nacional Autónoma de México. México. 143 pp.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. E. García. México. 217 pp.
- Gasol, M.J., B. Sander y M. Schallenberg. 1993. Production of bacteria in freshwater sediments : Comparison of different cell-specific measurements to mineralization rates. *Verh. Internat. Verein. Limnol* 25: 325-330.
- Garzón, M.A. 1990. Caracterización saprotrófica de los lagos cráter de la región de los Llanos, Pue. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México. 101 pp.
- Gasca, D.A. 1981. *Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la Cuenca Oriental*. Puebla-Tlaxcala-Veracruz. Colección Científica Prehistoria No. 98. Inst. Nal. Antrop. Hist. de México, México. 55pp.
- Gifford, D.J. 1991. The Protozoan- Metazoan throphic link in pelagic ecosystems. *J. Protozool.* 38 : 81-86.
- Güde, H. 1993. Participation of bacterioplankton in epilimnetic phosphorus cycles of Lake Constance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 816-820.
- HACH. 1993. *Procedures manual*. DREL/2000 advanced water quality laboratory. HACH Company.. 166pp.
- Hammer, U., J.S. Sheard y J. Kranabeter. 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 173-192.
- Hebert, R. A. 1990. Methods for enumerating microorganisms and determining biomass in

- natural environments. En: Grigorova, R. y Norris, J.R. (eds.). *Methods in Microbiology* 22: 1-39.
- Jorgensen, S. E. 1989. Changes of redox potential in aquatic ecosystems. En : Mitsch. W.J. y S.E. Jorgensen (eds). *Ecological engineering*. An. Intr. to ecotechnology. Wiley Chichester. 341-355.
- Laybourn-Parry, J. 1994. Seasonal successions of protozooplankton in freshwater ecosystems of different latitudes. *Mar. Microb. Food Webs*. 8: 145-162.
- Lugo, A. 1993. Estudio de las comunidades litorales de protozoarios en seis lagos cráter del estado de Puebla, mediante el método de colonización de sustratos artificiales. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 76 pp.
- Lugo, A., J. Alcocer, Ma. del R. Sánchez y A. Escobar. 1993. Trophic status of tropical lakes indicated by littoral protozoan assemblages. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 441-443.
- Lugo, A., J. Alcocer, M. Chávez, G. Vilaclara, M. Gaytán y Ma. R. Sánchez. 1994. Los axalapazcos de Puebla. Seis joyas en el desierto. *Información Científica y Tecnológica*. 16(209): 32-36.
- Lugo, A., J. Alcocer, M. R. Sánchez, E. Escobar y M. Macek. 1998. Temporal and spatial variation of bacterioplankton abundance in a tropical, warm-monomictic, saline lake: Alchichica, Puebla, Mexico. *Societas Internationalis Limnologiae. XXVII Congress. Book of abstracts*. Dublin, Irlanda. pp 315.
- Macek, M., G. Vilaclara y A.Lugo. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar. Microb. Food Webs* 8:235-244.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Madrid. 1010 pp.
- Margulis, L., J.O. Corliss, M. Melkonian y D.J. Chapman. 1990. *Handbook of Protoctista*. Jones and Bartlett. Boston. 914 pp.
- Marker A.F.H., C.A. Crowther y R.J.M. Gunn. 1980. Methanol and acetone as solvents for estimating chlorophyll *a* and phaeopigments by spectrophotometry. *Archiv. Hydrobiol. Beih. Ergebnisse der Limnologie* 14: 52-69.
- Montoya, M. y L. Peralta. 1995. Ecología de los oligoquetos de los lagos maars de la porción suroriental del altiplano Mexicano. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. México. 62 pp.
- Nürnberg, G.A. 1995. Quantifying anoxia in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1100-1111.

- Ochs, C. A., J.J. Cole J. y G. E. Likens. 1995. Population dynamics of bacterioplankton in an oligotrophic lake. *J. Plankton Res.* 17(2): 365-3391.
- Ordoñez, E. 1906. Los axalapazcos del Estado de Puebla. Segunda Parte. Parergones del Instituto Geológico de México. 1(10):347-393-iii planos-viii láminas.
- Osorio-Taffal, B.F. 1942. Un nuevo "*Diaptomus*" (Copepoda, Diaptomidae) del México central. *Rev. Brasil. Biol.* 2: 147-154.
- Pace, M. 1988. Bacterial mortality and the fate of bacterial production. *Hydrobiologia* 159: 179-188.
- Pelczar, J.M. 1981. *Elementos de microbiología*. McGraw-Hill. México. pp 627-665.
- Pike, E.B. 1975. Aerobic Bacteria. En: Curds, C.R. y Hawkes H.A. (Eds.). *Ecological Aspects of Used-water Treatment*. Academic Press. London. 1: 1-65.
- Pinel-Alloul, B. and Y. Letarte. 1993. Relationships between small and large bacterioplankton and primary producers in Québec lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 321-324.
- Porter, K.G. y Y.S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948.
- Psenner, R. y R. Sommaruga. 1992. Are rapid changes in bacterial biomass caused by shifts from top-down to bottom-up control. *Limnol. Oceanogr.* 37(5): 1092-1100.
- Ramírez-García, P. y A. Novelo. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. México* 46: 75-88.
- Ramírez-García, P. y F. Vázquez-Gutiérrez. 1989. Contribuciones al estudio limno-botánico de la zona litoral de seis lagos cráter del Estado de Puebla. *An. Inst. Cienc. Mar y limnol. Univ. Nat. Autón. México.* 16: 1-16 .
- Rheinheimer, G. 1987. *Microbiología de las aguas*. Acribia. Zaragoza. España. 299 pp.
- Reyes, C.M. 1979. Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. Colección Científica Prehistoria 71. *Inst. Nat. Antrop. Hist. de México*, México. 62pp.
- Sánchez, M., J. Alcocer, A. Lugo, M.R. Sánchez y E. Escobar. 1998. Variación temporal de las densidades bacterianas pláncicas en cinco cenotes y dos cuevas sumergidas del NE de Quintana Roo, México. In : J.M. Mancilla y G. Vilaclara (comps.). *Cuadernos de investigación interdisciplinaria en ciencias de la salud, la educación y el ambiente*. Vol. 1 pp. 66-80.

- Scavia, D. y G.A. Laird. 1987. Bacterioplankton in Lake Michigan: dynamics, controls and significance to carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* 32: 1017-1033.
- Seaman, M.T., M. Gophen, B.Z. Cavari y B. Azoulay. 1986. *Brachionus calyciflorus* Pallas as agent for the removal of *E. coli* in sewage ponds. *Hydrobiologia* 135: 55-60.
- Seki, H. 1982. *Organic materials in aquatic ecosystems*. CRC Press, Florida. 201 pp.
- Simek, K. J. Macek, V. Pernthaler, Straskrabova y R. Psenner. 1996. Can freshwater planktonic ciliates survive on a diet of picoplankton ?. *J. Plankton Res.* 18(4):597-613.
- Starkweather, P.L., J.J. Gilbert y T.M. Frost. 1979. Bacterial feeding of the rotifer *Brachionus calyciflorus*: clearance and ingestion rates, behavior and population dynamics. *Oecologia* 44: 26-30.
- Taylor, E.H. 1943. A new ambystomid salamander adapted to brackish water. *Copeia* 3: 151-156.
- Ubeda, M. y S. Estrada. 1994. Variación temporal de las comunidades macrobentónicas de los lagos de la región de Los Llanos, Puebla, México (Composición, abundancia, distribución, asociaciones). Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM. 44pp.
- Vadstein, O., A. Jensen, Y. Olsen, y H. Reinertsen. 1990. The role of planktonic bacteria in cycling carbon and phosphorus in lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol* 24: 200.
- Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of crater lakes basic chemistry in Puebla state, México. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 435-440.
- Weisse T., H. Müller y M. Pinto-Coelho. 1990. Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol. Oceanogr.* 35(4):781-794.
- Wetzel, R.G. 1981. *Limnología*. Omega. Barcelona. 679 pp.
- Wetzel, R.G. y G.R. Likens. 1979. *Limnological Analyses*. Saunders. Filadelfia. 357pp.
- Williams, W.D. 1964. A contribution to lake typology in Victoria, Australia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 15: 158-163.
- Williams, W.D., A.J. Boulton y R.G. Taaffe. 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hidrobiologia* 197: 257-266.
- Wilson, M.S. y H.C. Yeatman. 1959. Free-living copepoda. En: Edmonson, W.T. (ed.). *Fresh Water Biology*. Wiley, Nueva York. pp. 753-861.

Wylie, J.L. y D.J. Currie. 1991. The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 36: 708-728.