

03096

4



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA
ESPECIALIZACION EN LIMNOLOGIA

VARIACION DE LA CLOROFILA "a"
FITOPLANCTONICA Y SUS MECANISMOS DE
CONTROL EN UN LAGO ATALASOHALINO TROPICAL

TRABAJO DE TESIS
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
DEL MAR Y LIMNOLOGIA
P R E S E N T A :
BIOL. MALINALI | SANCHEZ REYES

DIRECTOR DE TESIS: DR. JAVIER ALCOCER DURAND

MEXICO, D. F.

2001

297559

OK

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



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 está 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.

ÍNDICE

Índice de figuras.....	II
Índice de tablas.....	IV
Resumen.....	2
Introducción.....	3
Objetivo.....	8
Área de estudio.....	8
Material y métodos.....	11
Resultados y discusión.....	15
I.- Variables ambientales.....	15
i) Temperatura.....	15
ii) Oxígeno disuelto.....	20
iii) Luz.....	24
iv) Nutrientes.....	26
Ortofosfatos (PO_4).....	26
Nitrógeno como nitratos ($N-NO_3$).....	27
Nitrógeno como nitritos ($N-NO_2$).....	32
Nitrógeno como amoníaco ($N-NH_3$).....	35
Nitrógeno inorgánico disuelto.....	38
Relación DIN/SRP.....	39
II.- Fitoplancton.....	42
i) Clorofila "a" (espectrofotometría).....	42
Relación clorofila-nutrientes.....	48
ii) Distribución de perfiles de clorofila "a" mediante fluorescencia <i>in vivo</i>	48
iii) Fracciones por tallas del fitoplancton.....	51
Conclusiones.....	59
Referencias bibliográficas.....	61

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del lago Alchichica, Puebla.....	9
Figura 2. Diagrama profundidad-tiempo de isotermas (°C) en el lago Alchichica, 1998-1999.....	17
Figura 3. Perfiles verticales de temperatura (°C) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).....	18
Figura 4. Diagrama profundidad-tiempo de oxígeno disuelto (mg/L) en el lago Alchichica, 1998-1999.....	21
Figura 5. Perfiles verticales de oxígeno disuelto (% y mg/L) en el lago Alchichica durante 1998.....	22
Figura 6. Perfiles verticales de oxígeno disuelto (% y mg/L) en el lago Alchichica durante 1999.....	23
Figura 7. Evolución de la zona fótica con relación a la base de la termoclina en el lago Alchichica.....	25
Figura 8. Diagrama profundidad-tiempo de isopletras de PO_4^{3-} (mg/L).....	28
Figura 9. Perfiles verticales de PO_4^{3-} /L (mg/L) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).....	29
Figura 10. Diagrama profundidad-tiempo de isopletras de N-NO_3^- (mg/L).....	30
Figura 11. Perfiles verticales de N-NO_3^- (mg/L) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).....	31
Figura 12. Diagrama profundidad-tiempo de isopletras de N-NO_2^- ($\mu\text{g/L}$).....	33
Figura 13. Perfiles verticales de N-NO_2^- ($\mu\text{g/L}$) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).....	34
Figura 14. Diagrama profundidad-tiempo de isopletras de N-NH_3 (mg/L).....	36
Figura 15. Perfiles verticales de N-NH_3 (mg/L) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).....	37
Figura 16. Diagrama profundidad-tiempo de la concentración de clorofila "a" ($\mu\text{gCl "a"/L}$) en el lago de Alchichica, 1998-1999.....	43
Figura 17. Perfiles verticales de clorofila "a" ($\mu\text{g/L}$) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).....	44
Figura 18. Concentración de clorofila "a" integrada para la columna de agua de Alchichica.....	46

- Figura 19. Diagrama profundidad-tiempo de la concentración de clorofila "a" en la fracción $>2\mu\text{m}$ en el lago Alchichica, 1998-1999.....53
- Figura 20. Diagrama profundidad-tiempo de la concentración de clorofila "a" en la fracción $<2\mu\text{m}$ en el lago Alchichica, 1998-1999.....54
- Figura 21. Contribución porcentual por tallas al fitoplancton de Alchichica, CB: Florecimiento de cianobacterias, D: Florecimiento de diatomeas ($\square <2\mu\text{m}$, $\square >2\mu\text{m}$)....55

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Cocientes N:P registrados en Alchichica, ■ N:P < 10, □ N:P > 10. (Epi: epilimnion, Meta: metalimnion, Hipo: hipolimnion).....	40
--	----

RESUMEN

El presente trabajo describe los cambios observados en la biomasa del fitoplancton y las condiciones o variables que la regularon en el lago Alchichica a través de dos periodos anuales (1998 y 1999). El lago estudiado se ubica en la Cuenca de Oriental, la cual comprende parte de los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Se estudió la columna de agua del lago en la parte central y más profunda del mismo. Del análisis de los perfiles de temperatura se desprendió que Alchichica es un lago monomíctico cálido que permaneció estratificado la mayor parte del año (abril-diciembre) y se mezcló completamente desde finales de diciembre hasta principios de marzo. El oxígeno disuelto, los nutrimentos y la clorofila "a" fluctuaron a lo largo del año de acuerdo con la hidrodinámica del lago (estabilización-desestabilización de la columna de agua). El oxígeno fue homogéneo en los meses de mezcla (90-100% de saturación de oxígeno disuelto), mientras que en el periodo de estratificación se observó un perfil clinógrado con una oxiclina bien marcada y anoxia o microaerofilia a partir del mes de mayo por debajo de los 40m, con condiciones de sobresaturación ligera en el epilimnion. Los nutrimentos fueron homogéneos en la columna de agua en el periodo de mezcla (≈ 0.4 mgN-NH₃/L, $\approx 1\mu\text{g}$ N-NO₂/L, ≈ 0.2 mg N-NO₃/L, ≈ 0.2 mg PO₄³⁻/L) mientras que en la estratificación se observó un agotamiento de éstos en el epilimnion y un enriquecimiento hacia los 50m debido a los procesos de remineralización de la materia orgánica. Cuando la columna de agua se encontraba mezclada, las concentraciones de clorofila "a" fueron homogéneas en toda la columna de agua (≈ 4 -5 μgCl "a"/L). Durante este periodo, el movimiento constante de la columna de agua favoreció los organismos con altas tasas de sedimentación, como es el caso de las diatomeas, generándose un florecimiento invernal de estos organismos. Las condiciones de estabilidad de la columna de agua favorecieron al fitoplancton que es capaz de mantenerse en suspensión, como las cianobacterias con vacuolas de gas, generándose un florecimiento (≈ 5 μgCl "a"/L) al inicio del periodo de estratificación (mayo), en donde se conjuntaron estabilidad, una temperatura mayor y nutrimentos disponibles. Los perfiles de fluorescencia mostraron la presencia de un máximo de clorofila profundo (DCM, por sus siglas en inglés "Deep Chlorophyll Maximum") a lo largo del periodo de estratificación, generalmente localizado entre los 20 y 35m de profundidad. Las concentraciones registradas en este DCM llegaron a ser incluso más elevadas que las presentes en los dos florecimientos del lago (≈ 8 μgCl "a"/L a principios de diciembre '98 y ≈ 13 μgCl "a"/L en agosto '99). El fitoplancton registrado para la mayor parte del periodo de muestreo y en todas las profundidades estuvo conformado en su mayoría por organismos de talla $>2\mu\text{m}$ ($\approx 70\%$), pertenecientes a las especies *Cyclotella choetawhatcheeana* que dominó el florecimiento de diatomeas y *Nodularia spumigena* en el florecimiento de cianobacterias, además de la contribución de otras especies como *Chaetoceros elmorei*, *Monoraphidium minutum*, *Oocystis submarina* y *Cyclotella quillensis*, entre otras. De esta manera, la hidrodinámica del lago tuvo una fuerte influencia sobre la variación del fitoplancton, que en última instancia puso a su disposición los nutrimentos remineralizados en el hipolimnion durante el periodo de estratificación del lago. El nutrimento limitante para el fitoplancton de Alchichica, al parecer mostró una alternancia entre el nitrógeno y el fósforo: el primero de ellos es limitante en la época de mezcla y el segundo lo es en los periodos de estabilidad de la columna de agua.

INTRODUCCIÓN

En las comunidades acuáticas, tanto marinas como epicontinentales, el fitoplancton tiene un papel central ya que –normalmente– constituye la fuente más importante de materia y energía para la cadena trófica (Capblancq y Catalan 1994).

Los productores primarios se distribuyen a lo largo de varios gradientes ambientales como, por ejemplo, la temperatura, los movimientos del agua, la radiación, la concentración de nutrimentos y el oxígeno disuelto. La luz y los nutrimentos, además de los factores biológicos como la depredación, son los más importantes (Westlake 1980).

En el fitoplancton la captación de la energía luminosa necesaria para la fotosíntesis se realiza a través de los pigmentos fotosintéticos presentes. El captador principal es la clorofila "a", presente en todos los organismos fitoplanctónicos, incluidos los procariontes (Capblancq y Catalan 1994). La absorción máxima de la clorofila "a" ocurre en dos bandas: 430 y 665 nm. Otros pigmentos, llamados accesorios, amplían el espectro de absorción, haciendo más eficiente la utilización de la luz (Reynolds 1984). Algunos ejemplos son las clorofilas "b" y "c", β -carotenos, xantofilas, ficoeritrina y ficocianina, entre otros.

La mayor parte de la energía luminosa que llega a la superficie de un cuerpo acuático se pierde por reflexión y absorción, y solo un porcentaje pequeño se encuentra realmente disponible para los organismos fotosintéticos (Payne 1986). La radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) se ubica entre los 400 y los 700nm, es decir, es el rango que corresponde al espectro visible de la radiación electromagnética. Se considera, además, que la fotosíntesis es insignificante a niveles de luz inferiores al 1% de la radiación incidente en superficie. La luz decrece exponencialmente con la profundidad, por lo que el coeficiente de extinción de la luz es importante para determinar la zonación vertical de los organismos (Westlake 1980). La extinción de la luz genera varias regiones en un cuerpo acuático. Por arriba de la profundidad de limitación de la luz, la fotosíntesis alcanza un valor máximo, es decir, la actividad fotosintética está saturada por la luz. Así, aunque haya un incremento en la intensidad luminosa, no habrá mayor actividad fotosintética. La profundidad de saturación por la luz ocurre en un lugar variable dependiendo del grosor de la columna de agua, las características tróficas y de turbidez que tenga el cuerpo acuático,

además de la disponibilidad de nutrientes. Muy cerca de la superficie la actividad fotosintética está aparentemente deprimida debido a una fotoinhibición (Reynolds 1984). En cuerpos de agua con poco material particulado la inhibición del aparato fotosintético se presenta a mayor profundidad mientras que en lagos más turbios la inhibición se presenta cercana a la superficie (Westlake 1980).

Además de la luz, los nutrientes, en especial nitrógeno y fósforo, son otro factor que limita la producción del fitoplancton (Lampert y Sommer 1997). La mayor parte de los estudios indican que un incremento en el fitoplancton es consecuencia de un incremento previo en los nutrientes (Westlake 1980). En lagos donde el catión dominante es el calcio, el fósforo soluble se encuentra limitado porque se precipita con el calcio formando fosfato de calcio. De esta manera, para estos ecosistemas se considera que el fósforo es el elemento limitante de la producción (Margalef 1983, Hall y Northcote 1990). Sin embargo, la absorción de fósforo no es paralela al aumento de la densidad de organismos ya que las células lo toman en exceso y excretan muy poco de fósforo al medio (Margalef 1983). El fósforo usualmente se encuentra en forma de ortofosfatos, dicha forma es evidentemente la fuente principal de fósforo para el fitoplancton, el cual es rápidamente tomado por células deficientes en este elemento, hasta que su concentración en el agua llega a ser muy baja o se agote (Reynolds 1984).

En lagos alcalino-sódicos donde existe poco calcio, se evita que haya mecanismos de precipitación del fósforo y el elemento limitante llega a ser el nitrógeno (Margalef 1983, Alcocer y Escobar 1992). El nitrógeno se encuentra en el agua bajo diferentes formas y se espera que su asimilación sea diferencial (Margalef 1983), es decir, que las formas más reducidas sean las más favorables para las algas desde el punto de vista energético. Los compuestos del nitrógeno son solubles y desde ese punto de vista son más asequibles para los organismos en comparación con el fósforo que forma compuestos insolubles y mantiene un equilibrio con las rocas y los sedimentos (Margalef 1983, Reynolds 1984).

Una vez que el carbono orgánico ha sido producido por la actividad fotosintética, puede ser remineralizado en la zona fótica o exportado fuera de ella a través de dos rutas: a) su transferencia a otros miembros de la cadena trófica (zooplancton) y b) sedimentación del carbono orgánico particulado hacia aguas "profundas" por debajo de la termoclina (Legendre y Rassoulzadegan 1996).

El camino que siga el carbono orgánico depende fundamentalmente de la estructura por tallas de los productores primarios y de las presiones de depredación. En general, se asume que existe un control hidrodinámico sobre las fracciones del fitoplancton a través de una sedimentación diferencial en la que las células de mayor talla ($> 2\mu\text{m}$) sedimentan más rápidamente que las de menor talla ($< 2\mu\text{m}$) (Frenette *et al.* 1996). Se presentan sedimentaciones masivas de fitoplancton que no fue consumido después de los florecimientos de nanoplancton (células de talla $2\text{-}20\mu\text{m}$, Reynolds 1997) debido a la ausencia del mesozooplancton en el momento en que se presenta el florecimiento. Sin embargo, bajo situaciones de no florecimiento ocurre una fuerte presión de depredación sobre el nanoplancton por parte del mesozooplancton. Por otro lado, el picoplancton (células de talla $0.2\text{-}2\mu\text{m}$, Reynolds 1997) es consumido por el microzooplancton y sus velocidades de sedimentación son menores por lo que el consumo y remineralización de estas células es más probable que se presente en la zona fótica (Legendre y Rassoulzadegan 1996).

La morfología de un cuerpo acuático y su exposición relativa a los efectos del viento, lo cual influencia la estabilidad de la columna de agua, juegan un papel primordial en la composición por tallas del fitoplancton de los lagos. Por ejemplo, en una columna de agua estratificada predominan las cianobacterias ya que son capaces de mantenerse en flotación en comparación, por ejemplo, con las diatomeas que presentan tasas de sedimentación más elevadas y por lo tanto, se ven favorecidas cuando la columna de agua se encuentra circulando (Boland y Griffiths 1996).

El estudio del fitoplancton abarca tradicionalmente la determinación de la biomasa y de la productividad primaria (Vollenweider 1969). Las mediciones de clorofila son la forma de aproximación más rápida para conocer, cuantitativamente, la biomasa fitoplanctónica en un cuerpo de agua (Cullen 1982, Lewis 1990). Se considera que la clorofila "a" presenta una relación lineal con la biomasa del fitoplancton (Wright *et al.* 1997). Debido a su presencia constante en todos los grupos algales, la determinación de clorofila "a" es el método más utilizado para estimar dicha biomasa (Capblancq y Catalan 1994).

La gran mayoría de los trabajos realizados acerca de la producción primaria y determinación de biomasa del fitoplancton se han realizado en lagos de áreas templadas. Sin embargo, los pocos estudios limnológicos realizados en la zona tropical muestran diferencias importantes entre ambos tipos de ambientes. Por ejemplo, al

comparar la biomasa del fitoplancton entre lagos templados y tropicales, se observa que estos últimos presentan menores variaciones en la biomasa a lo largo del año (Lewis 1990).

Las fluctuaciones del fitoplancton de las regiones templadas se explican por factores ambientales como la radiación solar y la temperatura, pues estos factores son altamente variables a lo largo del año. A diferencia de lo que ocurre en las regiones templadas, en los lagos de las regiones tropicales la variación del fitoplancton está controlada por la disponibilidad de nutrientes y la radiación que logra penetrar el agua (radiación subacuática) (Esteves 1988). La disponibilidad de nutrientes está a su vez controlada por factores hidrodinámicos, es decir, la turbulencia y la frecuencia con la que la columna de agua se estabiliza y desestabiliza (Legendre y Rassoulzadegan 1996).

En general, la productividad primaria es más alta en los lagos tropicales que en los templados. En los primeros existe una pequeña biomasa fitoplanctónica debido a la falta de nutrientes, sin embargo, la alta velocidad de reciclamiento de los nutrientes justifica la productividad que se ha registrado. Una mayor temperatura media presente en los lagos tropicales es el factor que determina la mayor velocidad de las tasas de reciclamiento y de absorción de nutrientes por parte del fitoplancton tropical (Payne 1986, Esteves 1988).

La información con que se dispone acerca de los mecanismos de control de la productividad primaria en los lagos tropicales es aún escasa y los procesos que la controlan se desconocen. Más aún, pocos estudios se han hecho que consideren al menos un periodo anual; la mayoría de éstos toman en cuenta solo algunas épocas del año o muestreos esporádicos (Esteves 1988, Lewis 1990); de ahí la importancia de estudiar los lagos tropicales.

Alrededor de un 50% de los lagos presentan un contenido apreciable de sales ($\geq 3\text{g/L}$). A este tipo de lagos se les conoce como *atalasohalinos*. Un factor relevante en las aguas atalasohalinas es su producción primaria la cual puede llegar a ser mucho mayor que la determinada para las aguas dulces (Hammer 1981). Dentro de este tipo de lagos, los lagos alcalino-sódicos (con dominancia de los iones Na^+ y CO_3^{2-}) forman parte de los ecosistemas más productivos del mundo (Alcocer y Escobar 1992). A pesar de su abundancia, poca atención se les ha puesto y se necesita una intensa

investigación en éstos para conocer su dinámica (Hammer 1981).

En los lagos atalasoalinos los productores primarios están representados por algas planctónicas y perifíticas. Muchas veces, el perifiton puede contribuir significativamente a la producción total. Asimismo, se ha mencionado que el plancton pequeño (picoplancton) de las aguas atalasoalinas puede fijar más carbono que el plancton de mayor tamaño (Alcocer y Escobar 1992).

México cuenta con un número elevado de lagos salinos (Alcocer y Williams 1993), tal es el caso de algunos de los lagos-cráter ubicados en el estado de Puebla. De este grupo de seis lagos, Alchichica es el de mayor tamaño y profundidad (Arredondo-Figueroa *et al.* 1984) y es, además, salino. Los lagos salinos presentan ventajas para los estudios ecológicos dada su simplificación expresada como, por ejemplo, en su homogeneidad de hábitat y reducida diversidad de taxa (Alcocer y Williams 1993).

Con base en lo anterior, la primer interrogante planteada en este estudio es conocer la magnitud, la ubicación y el patrón de variación temporal de la biomasa del fitoplancton en un perfil vertical de la zona limnética (pelágica) del lago-cráter Alchichica. La hipótesis planteada es que la biomasa del fitoplancton se eleva durante el periodo de mezcla, cuando los nutrientes atrapados en el hipolimnion son puestos a disposición del fitoplancton, mientras que en periodos de estabilidad la biomasa del fitoplancton será menor. Además, la biomasa del fitoplancton estará distribuida homogéneamente en toda la columna de agua cuando esté en circulación. En el periodo de estratificación la biomasa fitoplanctónica disminuirá y se ubicará en donde la luz y los nutrientes se encuentren disponibles.

La segunda pregunta propuesta es el conocer cómo fluctúan temporalmente las fracciones/tallas del fitoplancton, así como identificar a los principales grupos de organismos que componen cada fracción. La hipótesis planteada es que, como ocurre en otros ambientes tropicales, la fracción del fitoplancton más importante será en general, la de menor tamaño ($<2\mu\text{m}$ =picoplancton). Bajo condiciones de estratificación, células pertenecientes a la fracción del picoplancton o bien, aquéllas con una buena capacidad de flotación tendrán una contribución mayor a la biomasa total en comparación con periodos de mezcla, en que la inestabilidad de la columna de agua favorecerá la presencia de organismos con mayores tasas de sedimentación, como es

el caso de células de mayor talla (nano y mesoplancton).

La tercer pregunta a resolver es conocer qué variables ambientales regulan la fluctuación de la biomasa fitoplanctónica en este lago. La hipótesis planteada en este caso es que las variables ambientales que regulan la variación de la biomasa son la luz y los nutrimentos y que éstas estarán a su vez determinadas por la hidrodinámica del lago. Se espera que la concentración de nutrimentos sea el factor ambiental más importante ya que la luz y la temperatura, por tener variaciones menores a lo largo del año en los lagos tropicales, ejercerán una menor influencia en la dinámica de la biomasa del fitoplancton de Alchichica.

El objetivo del presente estudio es conocer los mecanismos que regulan la concentración de clorofila "a" a lo largo del perfil vertical de la zona limnética del lago-cráter Alchichica, Puebla. Para cumplir con este objetivo, se plantean las siguientes metas:

- ◆ Evaluar la clorofila "a" en la columna de agua del lago Alchichica, Puebla.
- ◆ Evaluar el porcentaje de contribución de las fracciones (tallas) del fitoplancton a la biomasa total.
- ◆ Determinar en qué porcentaje contribuyen cada fracción del fitoplancton en relación a la biomasa total.
- ◆ Determinar las variaciones temporales y verticales de los parámetros ambientales que mayor influencia tienen sobre la distribución y variación de la clorofila "a" (p.e., luz, temperatura, nutrimentos).

ÁREA DE ESTUDIO

La región de estudio se encuentra ubicada en la región de los Llanos o Cuenca de Oriental. Es una cuenca endorréica localizada en la región central de México y comprende parte de los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Alcocer *et al.* 1993). Limita al este por el Citlaltépetl o Pico de Orizaba, al oeste y el noroeste por la Sierra Madre de Puebla, al norte por el cerro Pizarro y al sur la delimitación es imprecisa (Álvarez 1950, Arredondo-Figueroa *et al.* 1984). En esta cuenca se encuentran seis lagos-cráter conocidos localmente como axalapazcos. Estos lagos son estructuras volcánicas de forma cónica que se alimentan por aguas del manto freático y en menor grado por la precipitación pluvial directa (Álvarez 1950).

el caso de células de mayor talla (nano y mesoplancton).

La tercer pregunta a resolver es conocer qué variables ambientales regulan la fluctuación de la biomasa fitoplanctónica en este lago. La hipótesis planteada en este caso es que las variables ambientales que regulan la variación de la biomasa son la luz y los nutrimentos y que éstas estarán a su vez determinadas por la hidrodinámica del lago. Se espera que la concentración de nutrimentos sea el factor ambiental más importante ya que la luz y la temperatura, por tener variaciones menores a lo largo del año en los lagos tropicales, ejercerán una menor influencia en la dinámica de la biomasa del fitoplancton de Alchichica.

El objetivo del presente estudio es conocer los mecanismos que regulan la concentración de clorofila "a" a lo largo del perfil vertical de la zona limnética del lago-cráter Alchichica, Puebla. Para cumplir con este objetivo, se plantean las siguientes metas:

- ◆ Evaluar la clorofila "a" en la columna de agua del lago Alchichica, Puebla.
- ◆ Evaluar el porcentaje de contribución de las fracciones (tallas) del fitoplancton a la biomasa total.
- ◆ Determinar en qué porcentaje contribuyen cada fracción del fitoplancton en relación a la biomasa total.
- ◆ Determinar las variaciones temporales y verticales de los parámetros ambientales que mayor influencia tienen sobre la distribución y variación de la clorofila "a" (p.e., luz, temperatura, nutrimentos).

ÁREA DE ESTUDIO

La región de estudio se encuentra ubicada en la región de los Llanos o Cuenca de Oriental. Es una cuenca endorréica localizada en la región central de México y comprende parte de los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Alcocer *et al.* 1993). Limita al este por el Citlaltépetl o Pico de Orizaba, al oeste y el noroeste por la Sierra Madre de Puebla, al norte por el cerro Pizarro y al sur la delimitación es imprecisa (Álvarez 1950, Arredondo-Figueroa *et al.* 1984). En esta cuenca se encuentran seis lagos-cráter conocidos localmente como axalapazcos. Estos lagos son estructuras volcánicas de forma cónica que se alimentan por aguas del manto freático y en menor grado por la precipitación pluvial directa (Álvarez 1950).

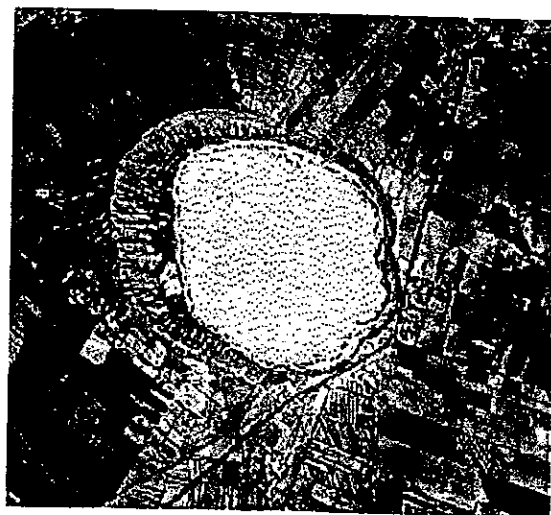
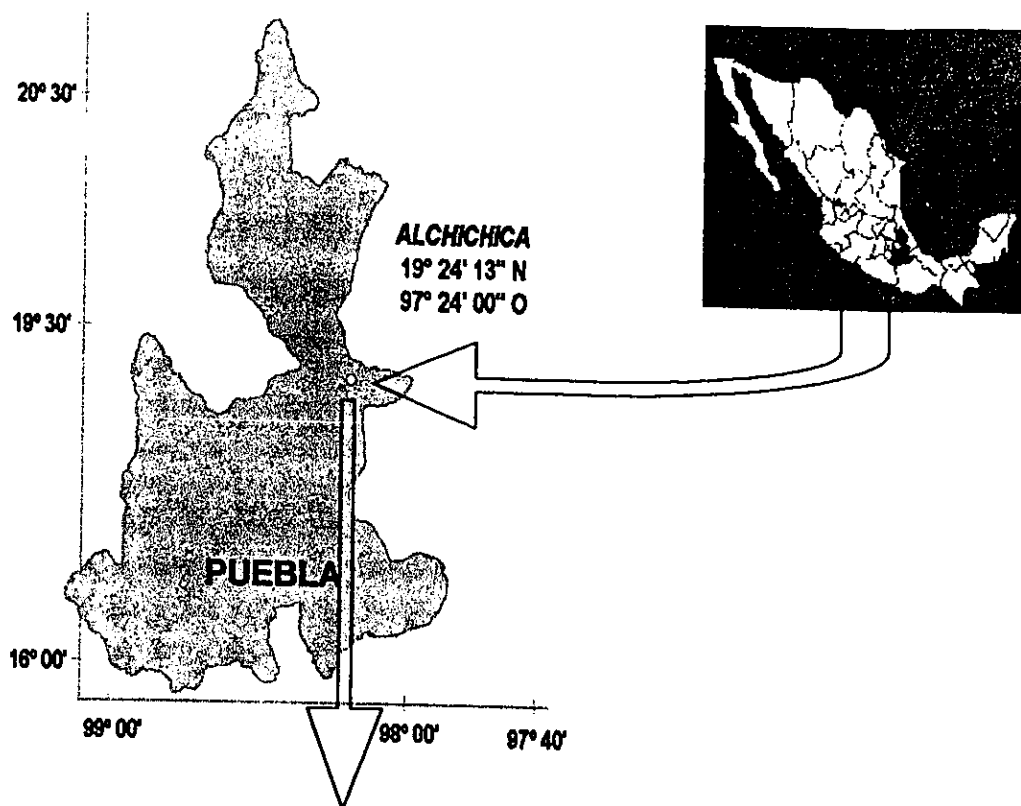


Figura 1. Ubicación geográfica del lago Alchichica, Puebla.

Los lagos se ubican en dos grupos, cuatro de ellos, Alchichica, Atexcac, Quechulac y La Preciosa en los Llanos de San Juan, mientras que Aljojuca y Tecuítlapa en los Llanos de San Andrés. Ambos llanos son de origen lacustre y se encuentran al noroeste de la meseta de Puebla, entre los poblados San Salvador el Seco y Perote (Reyes 1979). De acuerdo con García (1988), el clima en los Llanos de San Juan es templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica, mientras que en los Llanos de San Andrés el clima es templado subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura media anual es de 18° C y se registran dos máximos de lluvias separados por dos estaciones secas.

Alchichica es uno de los lagos de mayores dimensiones de la Cuenca y se localiza en los 19° 24' 13" de latitud norte y 97° 24' 00" de longitud oeste a una altura de 2,345 msnm (Figura 1). El lago posee una longitud máxima de 1.8km en dirección noroeste-sureste, una profundidad media de 38.55m y una profundidad máxima de 64m. El perímetro del lago (línea de costa) corresponde a 5.06km, su área es de 1.8km² y su volumen es de 69.92 x 10⁶m³ (Arredondo-Figueroa *et al.* 1983). Alchichica es un lago salino con predominancia de los iones Na⁺ y Cl⁻ (8.5±0.2g/L de salinidad; 13±0.5mS/cm de conductividad -K₂₅-) y pH básico (9.0±0.1) (Vilaclara *et al.* 1993).

En la biota vegetal del lago se reconocen dos especies de macrófitas enraizadas sumergidas que son *Ruppia maritima* y *Cyperus laevigatus*, las cuales se ubican a lo largo de la zona litoral y mesolitoral (Ramírez-García y Novelo 1984). Han sido analizadas la composición y el significado de las asociaciones entre protozoos litorales (Lugo 1993), además de referir el zooplancton del lago (Lugo *et al.* 1999), así como las variaciones espaciales y temporales del bacterioplancton (Lugo *et al.* en prensa). Dentro de los invertebrados se reconoce una amplia gama de organismos macrobentónicos entre los que destacan los quironómidos por su diversidad taxonómica y los tubificidos y anfípodos por su abundancia (Alcocer *et al.* 1993). Los vertebrados que habitan el lago son el pez aterfínido endémico *Poblana alchichica alchichica* (Álvarez 1950), así como el anfibio ambistomátido, también endémico, *Ambystoma taylorii* (Brandon *et al.* 1981).

Con relación al fitoplancton del lago, Vera y Ortiz (1980) analizan la diversidad y distribución vertical del fitoplancton a lo largo de un ciclo anual. Arredondo-Figueroa *et al.* (1984) aplican un análisis de componentes principales al fitoplancton de la zona limnética y a los parámetros físico-químicos del lago Alchichica encontrando cambios

en la composición del fitoplancton a lo largo del año, con dominancia de diatomeas y clorofitas en el invierno y de cianobacterias y diatomeas en el verano y otoño, sin embargo ambos trabajos no toman en cuenta las fracciones del fitoplancton como elementos determinantes en la ruta de la materia orgánica en el lago ni mencionan la importancia de la hidrodinámica del lago para la permanencia de determinados grupos del fitoplancton en la columna de agua.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio comprendió dos ciclos anuales con muestreos mensuales durante el periodo 1998-1999. Se estableció un sitio de muestreo en la parte central del lago que presenta una profundidad de 62m. Se realizaron perfiles continuos con ayuda de equipos multisensores para determinar los parámetros ambientales y por otro lado, se establecieron cinco profundidades de muestreo para el análisis de los parámetros biológicos y nutrimentos.

Las cinco muestras distribuidas a lo largo de la columna de agua se establecieron a diferentes profundidades ubicadas de acuerdo con la detección de alguna clina en algún parámetro (temperatura, oxígeno, etc.). Para tomar las muestras de agua se utilizó una botella tipo Niskin de 6 litros de capacidad.

Los siguientes parámetros ambientales se determinaron *in situ* a lo largo del perfil vertical (toma de lectura cada metro desde la superficie hasta el fondo) con ayuda de un equipo multisensor de monitoreo de calidad de agua Hydrolab Datasonde 3/Surveyor 3 previamente calibrado: pH, Eh, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, temperatura, conductividad -K₂₅-, y turbidez. La distribución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) -400 a 700nm- se determinó también a lo largo del perfil vertical mediante un irradiómetro escalar instalado en un perfilador de fluorescencia Biospherical (PNF-300). Además, se determinó la zona fótica definida con base en la profundidad a la cual se presenta el 1% de la radiación solar en la superficie, así como su relación con la profundidad del disco de Secchi (visibilidad vertical).

Adicionalmente, se empleó un perfilador de fluorescencia Biospherical PNF-300A, el cual mide la radiancia de emisión a 683nm, la irradiancia escalar (PAR: 400-700nm), la irradiancia superficial, la temperatura y la profundidad. Estos parámetros

en la composición del fitoplancton a lo largo del año, con dominancia de diatomeas y clorofitas en el invierno y de cianobacterias y diatomeas en el verano y otoño, sin embargo ambos trabajos no toman en cuenta las fracciones del fitoplancton como elementos determinantes en la ruta de la materia orgánica en el lago ni mencionan la importancia de la hidrodinámica del lago para la permanencia de determinados grupos del fitoplancton en la columna de agua.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio comprendió dos ciclos anuales con muestreos mensuales durante el periodo 1998-1999. Se estableció un sitio de muestreo en la parte central del lago que presenta una profundidad de 62m. Se realizaron perfiles continuos con ayuda de equipos multisensores para determinar los parámetros ambientales y por otro lado, se establecieron cinco profundidades de muestreo para el análisis de los parámetros biológicos y nutrimentos.

Las cinco muestras distribuidas a lo largo de la columna de agua se establecieron a diferentes profundidades ubicadas de acuerdo con la detección de alguna clina en algún parámetro (temperatura, oxígeno, etc.). Para tomar las muestras de agua se utilizó una botella tipo Niskin de 6 litros de capacidad.

Los siguientes parámetros ambientales se determinaron *in situ* a lo largo del perfil vertical (toma de lectura cada metro desde la superficie hasta el fondo) con ayuda de un equipo multisensor de monitoreo de calidad de agua Hydrolab Datasonde 3/Surveyor 3 previamente calibrado: pH, Eh, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, temperatura, conductividad -K₂₅-, y turbidez. La distribución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) -400 a 700nm- se determinó también a lo largo del perfil vertical mediante un irradiómetro escalar instalado en un perfilador de fluorescencia Biospherical (PNF-300). Además, se determinó la zona fótica definida con base en la profundidad a la cual se presenta el 1% de la radiación solar en la superficie, así como su relación con la profundidad del disco de Secchi (visibilidad vertical).

Adicionalmente, se empleó un perfilador de fluorescencia Biospherical PNF-300A, el cual mide la radiancia de emisión a 683nm, la irradiancia escalar (PAR: 400-700nm), la irradiancia superficial, la temperatura y la profundidad. Estos parámetros

pueden ser utilizados para calcular la concentración de clorofila "a" y la producción primaria mediante los algoritmos propuestos por Kiefer y Chamberlin (1989). La concentración de clorofila "a" mediante este método proporciona una alta resolución en la distribución vertical, lo que fue utilizado para determinar la presencia del máximo de clorofila profundo (DCM).

Las muestras para los análisis de nutrientes, obtenidas a partir de agua filtrada (filtro de $0.45\mu\text{m}$ de apertura de poro), se mantuvieron en refrigeración hasta su análisis en el laboratorio. Los nutrientes evaluados fueron fósforo (ortofosfatos) y nitrógeno (nitratos, nitritos y amonio). Las determinaciones se realizaron con ayuda de un laboratorio portátil de calidad de agua HACH DREL/2000.

Los ortofosfatos, en forma de PO_4^{3-} , (ámbito de detección de $0\text{-}2.5\text{mg/L PO}_4^{3-}$) fueron analizados a través del método del ácido ascórbico empleando el reactivo PhosVer 3. El amonio, en forma de N-NH_3 , fue evaluado mediante el método de Nessler, con un ámbito de detección de $0\text{-}2.5\text{mg/L N-NH}_3$. Los nitritos, en forma de N-NO_2^- , fueron evaluados mediante el método de diazotización utilizando el reactivo Nitriver 3, con un ámbito de detección de $0\text{-}0.300\text{mg/L N-NO}_2^-$. Los nitratos, evaluados como N-NO_3^- , fueron analizados mediante el método de reducción de cadmio empleando el reactivo Nitriver 5, con un ámbito de detección de $0\text{-}30\text{mg/L N-NO}_3^-$ (HACH/DREL 2000).

La biomasa del fitoplancton, se estimó a partir de la medición de la clorofila "a" mediante dos métodos diferentes: a) por extracción y lectura por espectrofotometría para conocer el valor de la clorofila total (Vollenweider 1969) y b) por extracción y lectura por fluorometría para conocer la contribución de clorofila "a" en cada fracción por tallas del fitoplancton (Evans *et al.* 1987).

Para la determinación espectrofotométrica de la biomasa fitoplanctónica, se concentró la clorofila "a" con ayuda de equipos de filtración Millipore. La cantidad de agua filtrada fue de 3L para cada profundidad de muestreo a través de filtros Millipore tipo HVLP de $0.45\mu\text{m}$ de apertura de poro. Una vez filtrado todo el volumen de agua, la extracción de la clorofila se realizó con metanol concentrado, ya que, para cuerpos de agua con una densidad importante de cianobacterias la extracción es más eficiente con metanol en comparación con la acetona (Vollenweider 1969, Margalef 1983). El periodo de extracción fue de 24 horas a la oscuridad y en frío (4°C). Posteriormente, el

extracto se centrifugó y el sobrenadante se utilizó para la lectura en el espectrofotómetro HACH/DREL 2000. La clorofila "a" tiene su pico de absorción máximo a 663-665nm. Se midió además, la densidad óptica a 750nm como una medida aproximada de la absorción dada por otros materiales. Por lo tanto, dicho valor se restó de las mediciones de densidad óptica hechas a 663-665nm. La concentración de clorofila "a" (en $\mu\text{g/L}$) se obtuvieron con la siguiente fórmula (Vollenweider 1969):

$$\text{Chl "a"} = 13.9 D_{665} \times V/B$$

donde D_{665} es la absorbancia a 665nm menos la obtenida a 750nm, V es el volumen del extracto en metanol (en ml) y B es el volumen filtrado (en L).

La determinación de la clorofila "a" por fluorometría, para la evaluación de fracciones, se llevó a cabo a partir de la técnica de Evans *et al.* (1987). El volumen de agua filtrado para conocer el valor de la clorofila total fue de 300ml debido a la mayor sensibilidad de la técnica. Para el análisis fraccionado se filtraron otros 300ml de muestra a través de un filtro Millipore tipo TTTP de $2\mu\text{m}$ de apertura de poro, para separar al nanofitoplancton. Esta muestra ya filtrada, se hizo pasar por un filtro Whatman de fibra de vidrio tipo GF/F de $0.47\mu\text{m}$ de apertura de poro para concentrar la fracción correspondiente al picofitoplancton. Los filtros GF/F fueron macerados con ayuda de un macerador con punta de teflón. Una vez obtenidos los filtros, fueron colocados separadamente en tubos para centrifuga con 10ml de acetona al 90% para la extracción de clorofila "a" por un periodo de 20 horas a la oscuridad y a 4°C . Después de la extracción, las muestras fueron centrifugadas y la lectura del sobrenadante se realizó en el fluorómetro Turner Designs 10-AU previamente calibrado con estándares de clorofila de concentraciones conocidas. De esta forma el aparato proporciona las lecturas directas de clorofila en $\mu\text{g/L}$. El empleo de la acetona se debe a que el fluorómetro Turner Designs 10-AU está calibrado para ser usado con la acetona. La menor efectividad de extracción de la acetona en muestras con cianobacterias se ve compensada debido a que la muestra se macera y por lo tanto las células se rompen, facilitando la extracción (Evans *et al.* 1987).

Las determinaciones de temperatura, oxígeno disuelto, nutrientes (fósforo y nitrógeno) y clorofila (total y fraccionada) fueron graficadas mediante isólineas en función de la profundidad y el tiempo mediante el programa Surfer Versión 6.04 utilizando el método de interpolación de distancia inversa al cuadrado. Asimismo, los

resultados fueron graficados considerando el tiempo para observar claramente la distribución vertical de cada uno de los parámetros mediante el programa Harvard Graphics para Windows Versión 3.0. Se obtuvo asimismo, la integración para toda la columna de agua, de las concentraciones de clorofila "a" mediante el método de punto medio (Payne 1986).

Para evaluar la relación existente entre la concentración de clorofila y de nutrientes, así como entre las bases de la zona fótica y la termoclina, los datos fueron normalizados mediante transformación logarítmica, utilizando el coeficiente de Pearson y el programa Statistica Versión 6.0.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. Variables ambientales

i) Temperatura

La temperatura de la columna de agua de Alchichica fluctuó de 14.5 a 20.8°C, en donde el valor máximo correspondió al mes de mayo de 1999 (en superficie) y el mínimo al mes de febrero (en el fondo del lago) de 1998. La temperatura promedio fue de 16.2 ± 1.6 °C. Del análisis de los perfiles de temperatura se observa que existen en Alchichica dos periodos en el año: el de circulación (convección) que abarca de enero a marzo y que se caracteriza por presentar una temperatura baja y homogénea en toda la columna de agua, y el de estratificación de abril a diciembre, en el que se observan diferencias verticales en la temperatura de la columna de agua con la formación de una termoclina (Figura 2).

La temperatura de la columna de agua de Alchichica durante 1998 fluctuó de 14.5 a 20.1°C con un valor promedio de 16.4 ± 1.8 °C. En 1999 la fluctuación fue similar, de 14.7 a 20.8°C y el valor promedio de 15.9 ± 1.4 °C ligeramente menor al año anterior. El valor máximo para ambos periodos se presentó en el mes de mayo en superficie y el mínimo en el mes de febrero '98 y marzo '99 en el fondo del lago.

La columna de agua se mantuvo mezclada con temperaturas homogéneas en tres meses de ambos años (enero a marzo de 1998 y diciembre a febrero de 1999). La diferencia máxima en estos meses (enero-marzo) en un perfil vertical fue de 1.2°C en 1998, y de 1.8°C en 1999. Ambas diferencias se registraron en el mes de marzo, es decir, al final del periodo de circulación del lago. La temperatura promedio en este periodo fue de 14.9 ± 0.3 °C en 1998 y de 15.2 ± 0.4 °C en 1999.

La estratificación térmica se empezó a generar en los meses de marzo-abril y se mantuvo hasta finales del mes de diciembre de 1998 y de noviembre de 1999, es decir, en 1999 el lago inició la circulación antes (y también la estratificación), pues desde diciembre se encontró la columna de agua con una temperatura baja y homogénea (≈ 15 °C). En el periodo de estratificación, la diferencia máxima de temperatura en la vertical fue de 5.5°C en mayo en 1998 y de 6.0°C en 1999, ligeramente más elevada que el año anterior. La mínima diferencia fue de 1.8°C en 1998 y se registró en el mes

de diciembre, mientras que en 1999 también fue mayor, de 2.1°C, y se presentó en el mes de noviembre. Ambas diferencias coinciden con el fin del periodo de estratificación en donde la termoclina está a punto de romperse (Figura 3). La temperatura promedio en el periodo de estratificación fue de $16.8 \pm 1.8^\circ\text{C}$ en 1998 y de $16.2 \pm 1.6^\circ\text{C}$ en 1999.

En el periodo de estratificación, el epilimnion, -en un inicio delgado (0-15m en junio y julio)- alcanza hasta 40m en el mes de diciembre de 1998 y 38m en noviembre de 1999, justo antes del inicio del periodo de circulación. La termoclina -originalmente ancha (13 a 21m en mayo'98 y 10 a 27m en mayo'99)- se encuentra cercana a la superficie (10-20m de profundidad) y progresivamente se va profundizando (39-43m en diciembre'98 y 38-46m en octubre'99) y adelgazando (4m al final de la estratificación) hasta que finalmente se rompe. El hipolimnion también presenta cambios, pues es más ancho al inicio de la estratificación (de 21 a 62m de mayo a junio) y más angosto hacia el final del periodo (de 43 a 62m en diciembre'98 y 42 a 62 en noviembre'99). El cambio máximo de temperatura en el metalimnion fue muy similar en los dos años, con valores promedio de $0.3 \pm 0.2^\circ\text{C}$ por metro y de $0.3 \pm 0.3^\circ\text{C}$ por metro para 1998 y 1999. La diferencia máxima de temperatura en el metalimnion fue en 1998 de 1°C por metro y se registró en el mes de julio, mientras que en 1999 tal diferencia fue de 1.4°C , la cual se presentó tanto en julio como en septiembre.

De manera general, ambos años registran periodos de mezcla y estratificación similares, sin embargo en 1999 la circulación se inicia un mes antes y la temperatura promedio es ligeramente menor. Las diferencias en la temperatura en el perfil vertical son mayores lo cual es evidente al observar la figura 2, en donde las isóneas de 1999 refieren un hundimiento de la termoclina más pronunciado en comparación con el año anterior en donde los cambios tienden a ser más graduales.

La diferencia de temperatura en el metalimnion registrada en Alchichica (de $1-1.4^\circ\text{C}$) es suficiente para establecer una barrera térmica que limita la difusión de nutrientes y de fitoplancton en los lagos ubicados en latitudes tropicales. Esto es debido a que, a temperaturas mayores ($\geq 20^\circ\text{C}$) se genera una estabilidad importante, aun cuando las diferencias de temperatura entre la superficie y el fondo de un cuerpo de agua sean mínimas ($1.0-1.5^\circ\text{C}$) -debido a que el cambio de densidad es mayor-, por lo que un lago ubicado en latitudes tropicales puede mantenerse estratificado la mayor parte del año (Lewis 1996).

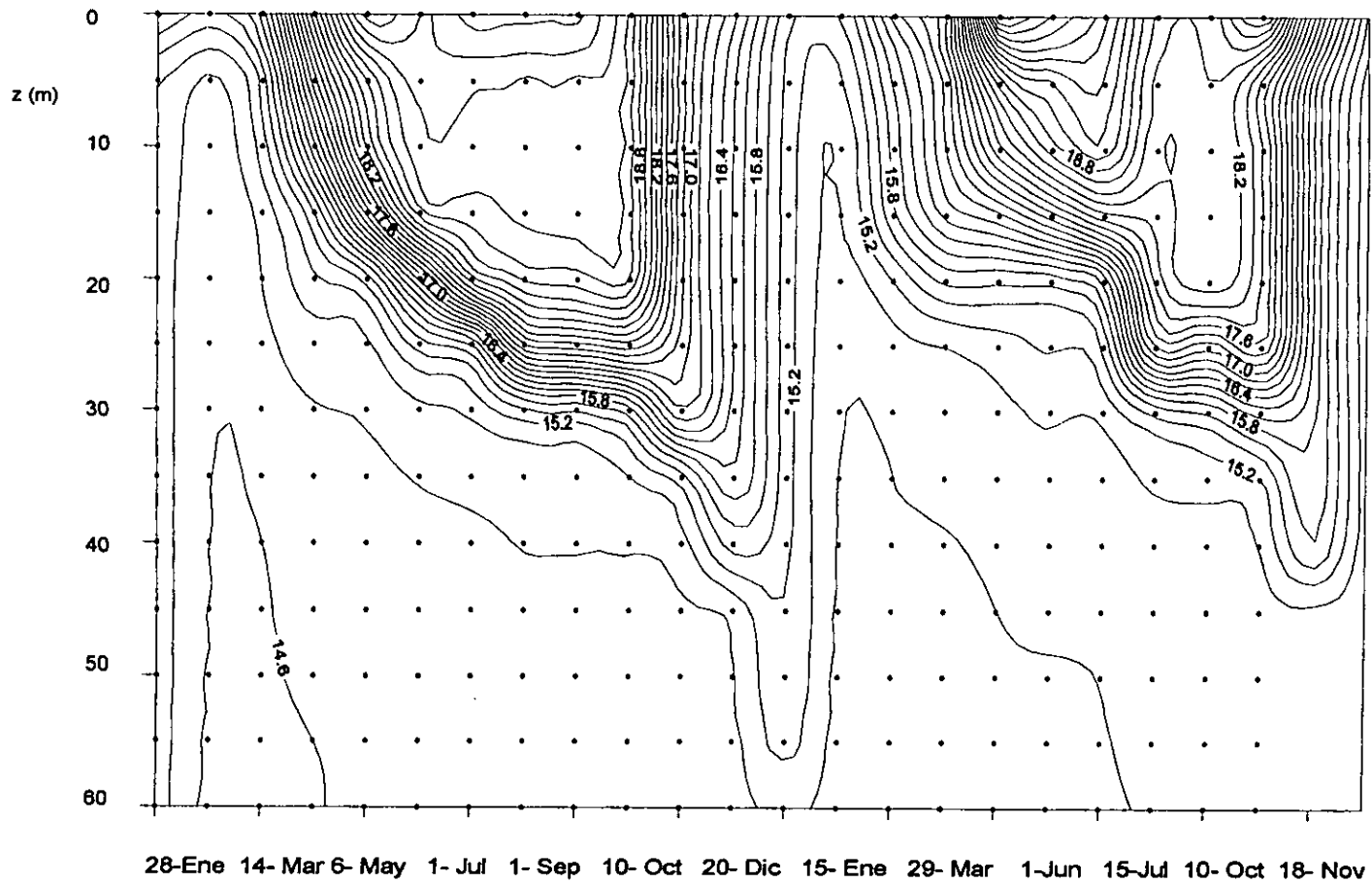


Figura 2. Diagrama profundidad-tiempo de isotermas ($^{\circ}\text{C}$) en el lago Alchichica, 1998-1999
(los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

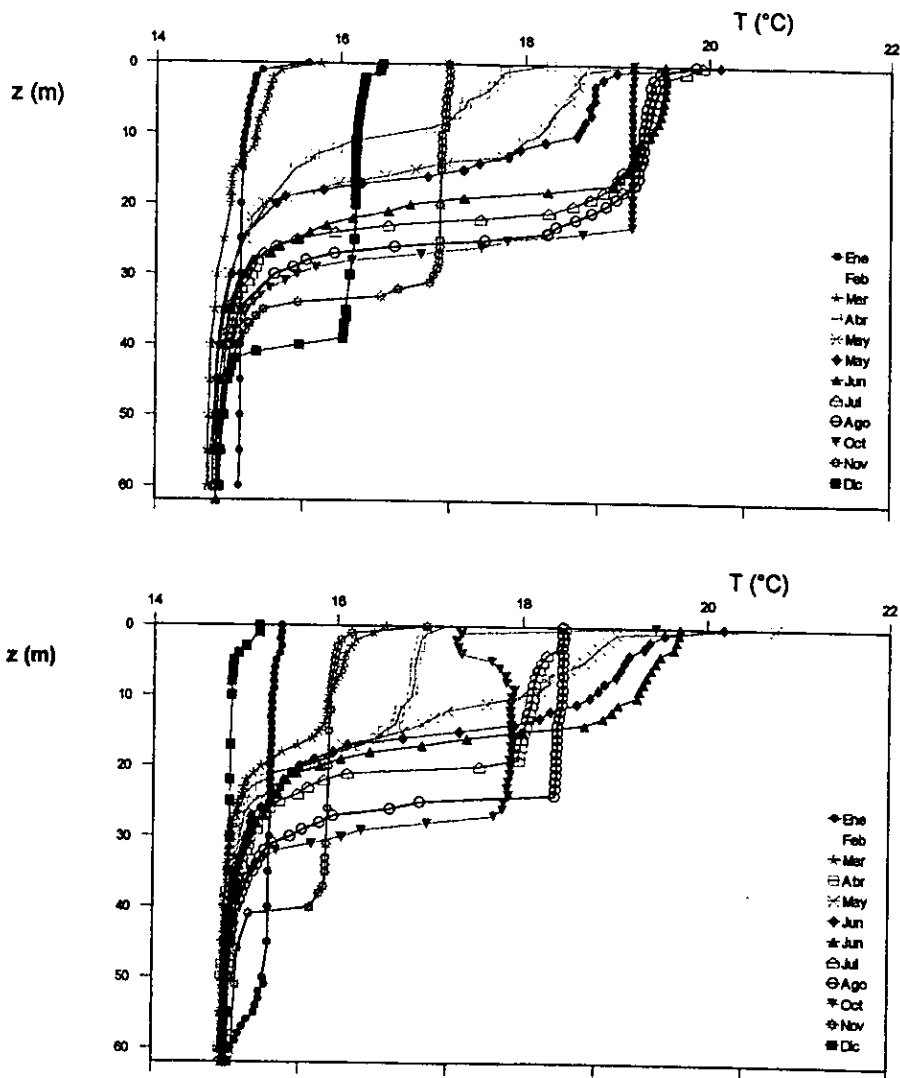


Figura 3. Perfiles verticales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).

El comportamiento térmico de Alchichica lo ubica como un lago monomítico cálido, lo cual ha sido registrado previamente para este lago por Lugo *et al.* (en prensa) y Alcocer *et al.* (en prensa). Se presenta un periodo de mezcla al año que inicia entre el mes de diciembre y el de enero y concluye entre marzo y abril. El periodo de estratificación se inicia a finales del mes de marzo o principios de abril y se mantiene hasta mediados del mes de diciembre. El final del periodo de estratificación coincide con el periodo invernal el cual está relacionado con una irradiación y temperatura ambiental mínima (Lewis 1996) lo cual debilita la estabilidad de la columna de agua hacia finales del mes de diciembre.

Los lagos tropicales se clasifican, de acuerdo a su frecuencia de mezcla y estabilización de la columna de agua en monomítico cálido, oligomítico o polimítico (Lewis 1983). Los monomíticos cálidos incluyen aquellos lagos que son suficientemente profundos para estratificarse y tienden a mezclarse en un periodo particular del año, el cual, de acuerdo a Lewis (1983), puede abarcar hasta 8 semanas. En el caso de Alchichica el periodo de mezcla varía de 8 hasta incluso 12 semanas. En la mayoría de los casos, la época de mezcla coincide con el periodo de irradiación mínima, es decir, el periodo invernal en el hemisferio norte (Lewis 1996). De esta manera, la dinámica térmica que se observa en los lagos se debe principalmente al intercambio de calor por la superficie; sin embargo, la velocidad del viento juega un papel importante en la distribución del calor en la columna de agua y la profundidad de la termoclina. La alteración en alguno de estos factores pueden producir cambios en la estabilidad durante la estratificación (Hambright *et al.* 1994).

Dentro de los lagos monomíticos cálidos tropicales registrados en el mundo están el lago Amvrakia en Grecia (Danielidis *et al.* 1996), el lago Kinneret en Israel (Hambright *et al.* 1994), el lago Valencia en Venezuela (Lewis 1986) y los lagos Julius y Mondarra en Australia (Boland y Griffiths 1996) entre otros. En México, y además de Alchichica, se reconocen como monomíticos cálidos, Atexcac también de la cuenca de Oriental (Macek *et al.* 1994), Zirahuén en Michoacán (Bernal 1998), y Zacatal y Escondida en Veracruz (Torres-Orozco *et al.* 1996). Todos estos lagos presentan una dinámica de oxígeno, nutrientes y de clorofila "a" muy similares a la registrada en Alchichica.

ii) Oxígeno disuelto

La concentración de oxígeno disuelto de la columna de agua de Alchichica fluctuó durante el periodo 98-99, desde condiciones anóxicas hasta 121% de saturación (8.2mg/L). El valor mínimo se observó en el hipolimnion del lago durante los periodos de estratificación (mayo-diciembre de 1998 y mayo-noviembre de 1999) y el máximo se registró en mayo de 1999 en superficie (Figura 4).

Durante 1998, el oxígeno disuelto fluctuó de 0 a 115% de saturación (8.2mg/L), en donde el valor mínimo se observó a partir del mes de mayo a 60m y progresivamente hasta abarcar todo el hipolimnion (de 35 a 60m en octubre), y el valor máximo fue subsuperficial a 10m de profundidad en el mes de abril (Figura 5). En 1999 la fluctuación en la concentración de oxígeno fue similar, de condiciones anóxicas hasta 121% de saturación (8.2mg/L). Al igual que en el periodo anterior, la anoxia se registró en el hipolimnion del lago cuando se encontraba estratificado, especialmente en los meses de junio (a 60m) y julio (de 45 a 60m), mientras que el valor máximo se observó en el mes de mayo en superficie (Figura 6).

En el periodo de circulación de ambos años (enero-marzo), el oxígeno se encontró homogéneo en toda la columna de agua y con valores cercanos a la saturación. La diferencia máxima en la vertical fue de 26% (1.8mg/L) en 1998 y de 63% (4.3mg/L) en 1999, ambas diferencias registradas en el mes de marzo, periodo en el que comienza a generarse la estratificación del lago.

Se registraron valores de sobresaturación en los primeros 10m del lago en los meses de abril, mayo y junio de ambos años, lo cual tiene que ver con el florecimiento de cianobacterias ligado a ese periodo (Lugo *et al.* en prensa). Conforme transcurre el periodo de estratificación, el oxígeno en el hipolimnion se va agotando hasta encontrar valores de microaerofilia ($\leq 1\text{mg/L}$) (Nürnberg 1995) o anoxia a partir de julio y que se mantienen hasta diciembre. El oxígeno se agotó en el hipolimnion de este lago de mayo hasta diciembre de 1998 y por un periodo más corto en 1999 (junio a noviembre). La presencia de un hipolimnion anóxico se debe a la descomposición bacteriana de la materia orgánica que alcanza esta región, además de la respiración de los propios organismos (Alcocer *et al.* en prensa). Se observó una oxiclina bien marcada desde mayo hasta el final del periodo de estratificación de ambos años; sin embargo, en 1999 la oxiclina es más pronunciada y profunda, especialmente en el periodo agosto-

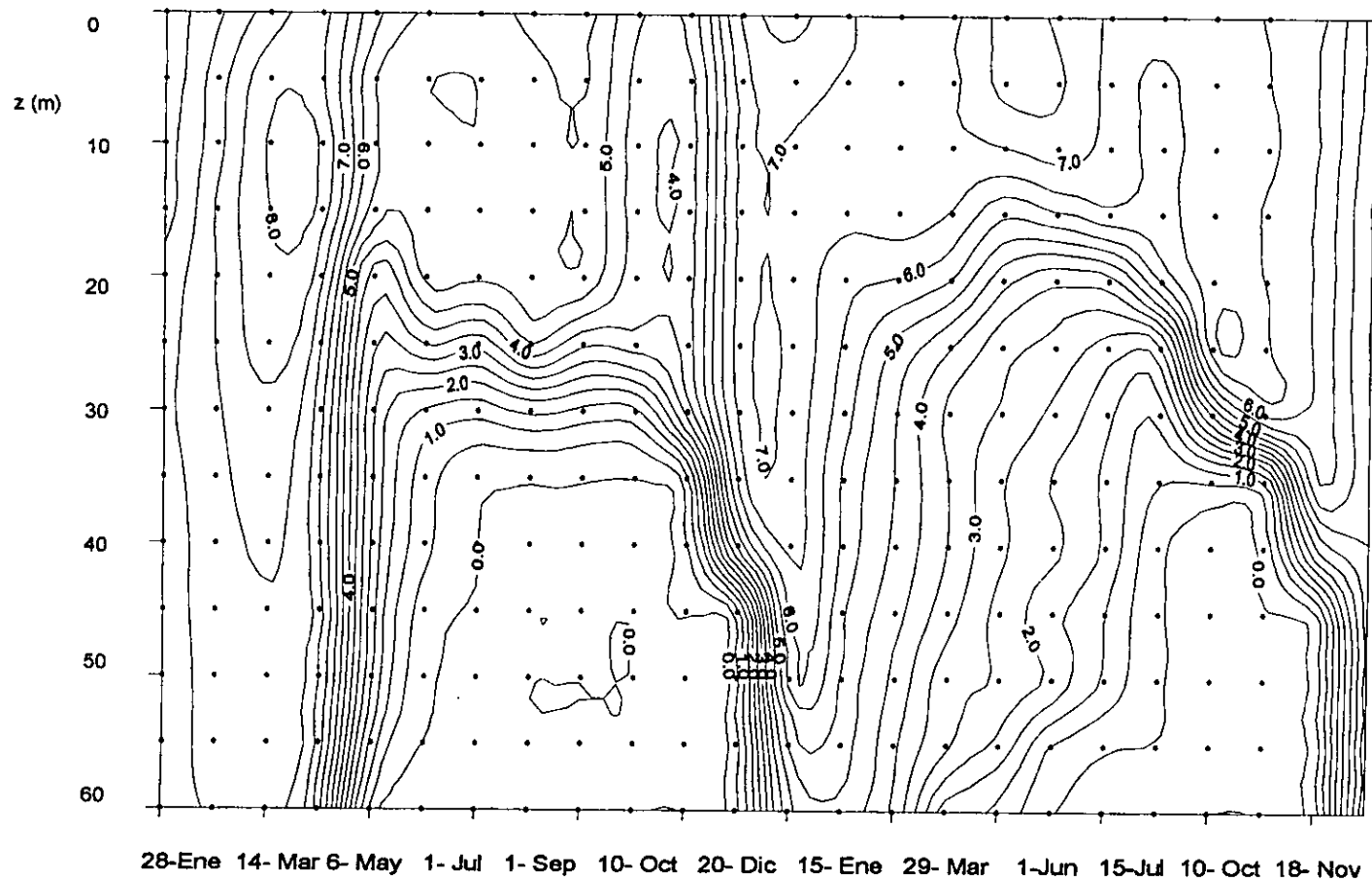


Figura 4. Diagrama profundidad-tiempo de oxígeno disuelto (mg/L) en el lago Alchichica, 1998-1999 (los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

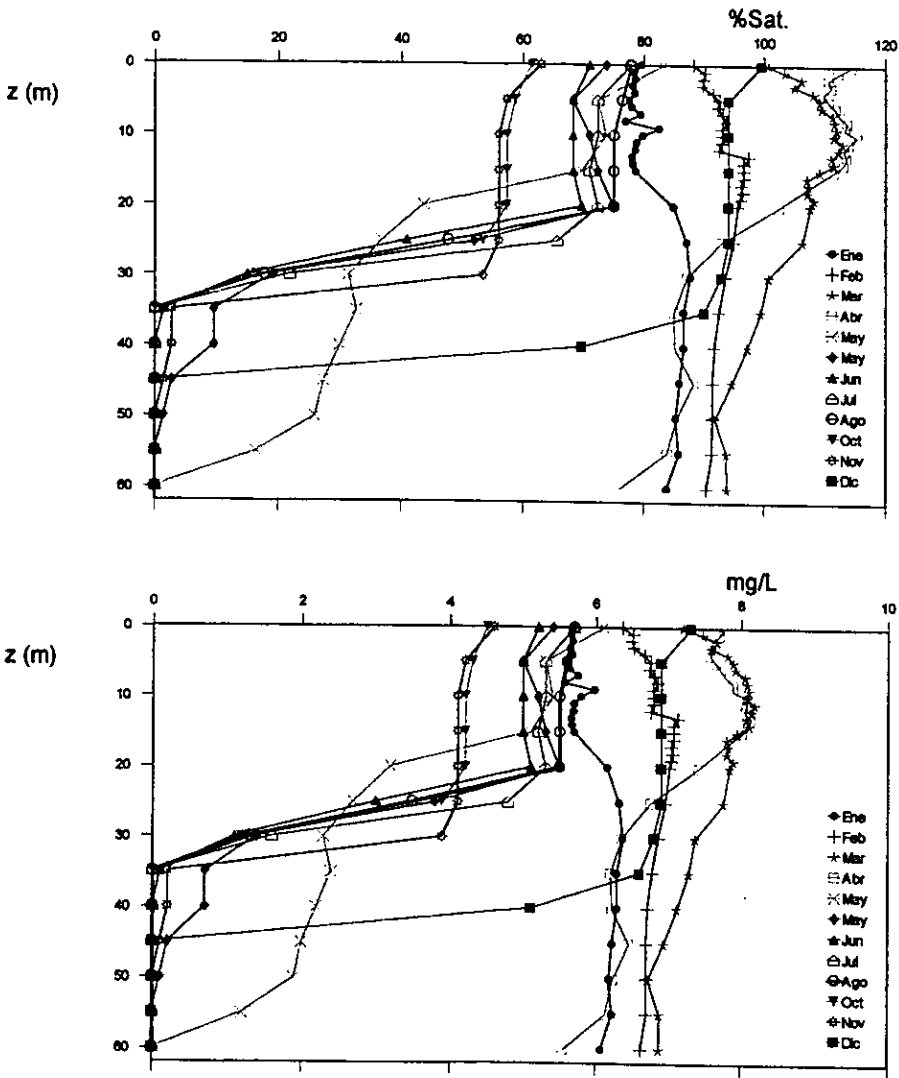


Figura 5. Perfiles verticales de oxígeno disuelto (% y mg/L) en el lago Alchichica durante 1998.

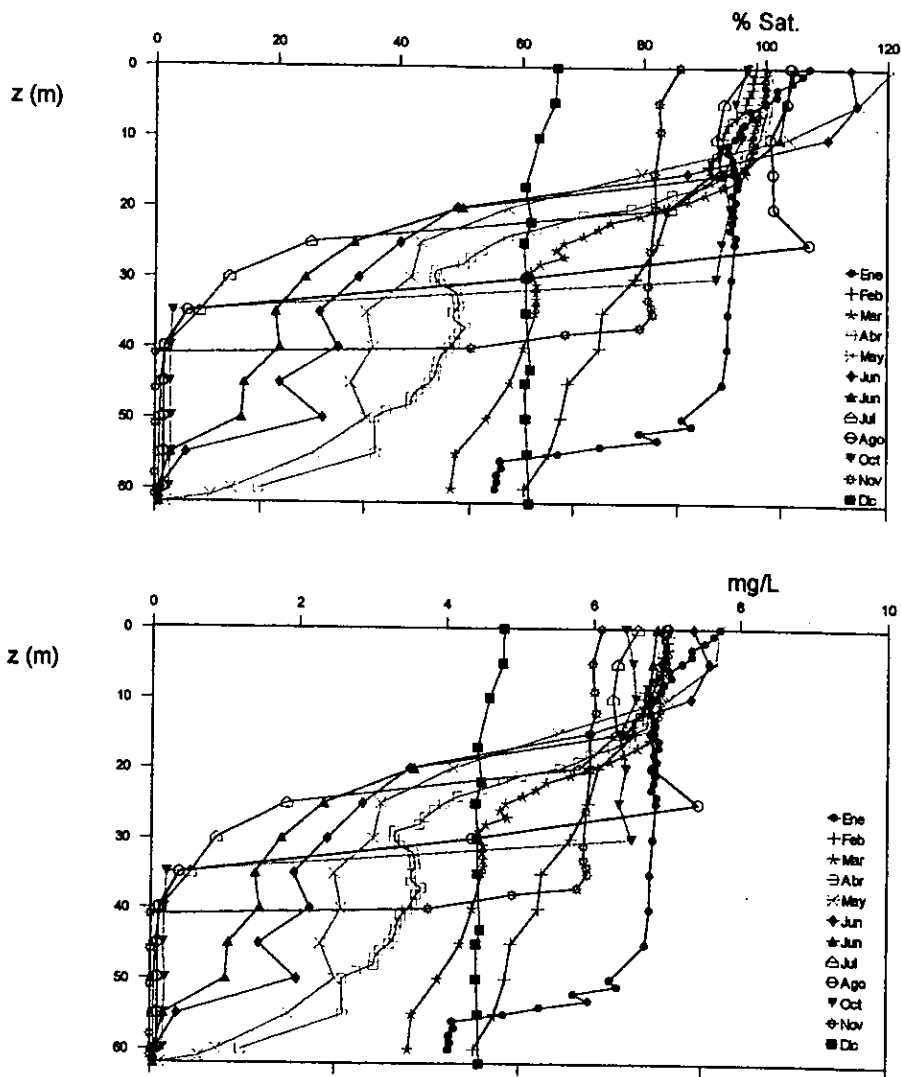


Figura 6. Perfiles verticales de oxígeno disuelto (% y mg/L) en el lago Alchichica durante 1999.

noviembre (Figura 4). En el periodo de estratificación, la diferencia máxima vertical en la concentración de oxígeno fue de 7.3mg/L (equivalente al 100% de saturación) en 1998 y de 7.8mg/L (119% de saturación) en 1999.

El perfil de oxígeno observado es de tipo clinógrado; se presenta generalmente en los lagos que están estratificados la mayor parte del año (Lampert y Sommer 1997) y comúnmente se reconoce que los lagos tropicales monomícticos cálidos y que además tienden a ser eutróficos, desarrollan un hipolimnion anóxico (Gardner *et al.* 1998), con una dinámica de oxígeno similar a la observada en Alchichica (Danielidis *et al.* 1996).

En este tipo de lagos, la concentración de oxígeno es homogénea durante la mezcla; en la estratificación, el oxígeno disuelto decrece considerablemente en el hipolimnion, llegando a ser completamente anóxico, mientras que en el epilimnion las condiciones son de sobresaturación (Gardner *et al.* 1998). En Alchichica, el epilimnion llega a presentar condiciones cercanas a la saturación y con sobresaturación en los meses del florecimiento de cianobacterias. En este perfil clinógrado se presentan dos regiones bien marcadas en la columna de agua: una zona superior aerobia -oxilimnion-, que comprende el epilimnion y parte del metalimnion, y una zona inferior anaerobia o con concentraciones bajas de oxígeno -anoxilimnion-, que comprende el hipolimnion y parte del metalimnion (Esteves 1988). En el caso de Alchichica, la región aerobia abarca epilimnion y metalimnion, mientras que la región microaerofílica-anaerobia abarca la parte inferior del metalimnion y el hipolimnion (desde los 35-40m hasta el fondo). Los perfiles de oxígeno coinciden con los de temperatura, en su definición de las tres regiones del lago.

iii) Luz

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) presentó amplias fluctuaciones a lo largo del periodo de muestreo, registrando valores máximos en superficie desde 212 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ hasta 3100 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Los valores más bajos registrados en superficie se asocian con días nublados en los que la irradiancia fue mínima.

La zona fótica, delimitada a la profundidad donde se ubica el 1% de la PAR superficial (Gervais *et al.* 1997) fluctuó entre 15 y 30m, con un valor promedio de 23m. La distribución de la luz en el perfil vertical permitió identificar una zona fótica más angosta en el periodo de circulación (15m), mientras que el grosor mayor se presentó

hacia el final de la estratificación (31m). Se registró un acoplamiento (Figura 7) entre el límite inferior de la zona fótica y la base de la termoclina expresado a través de una correlación elevada entre dichas profundidades ($r=0.8$, $p < 0.05$, $n=15$), es decir, la base de la termoclina se ubica hasta donde logra penetrar la luz durante el periodo de estratificación, mientras que en la circulación y hacia el final de la estratificación el 1% del PAR se presenta por debajo y por encima de la termoclina, respectivamente (Figura 7).

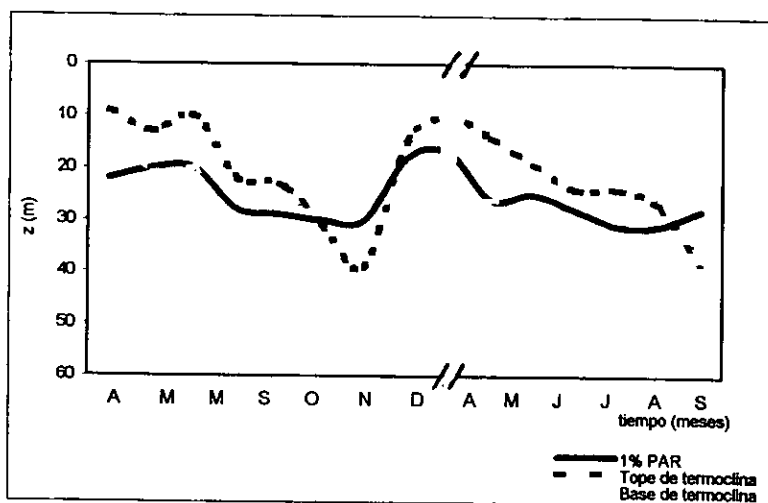


Figura 7. Evolución de la zona fótica con relación a la base de la termoclina en el lago Alchichica.

La zona fótica se ubicó dentro de la porción aerobia de la columna de agua, mientras que en la zona afótica las concentraciones de oxígeno fueron bajas o nulas. La zona fótica abarcó generalmente epilimnion y metalimnion, y sólo hacia el final de la estratificación (meses de diciembre'98 y noviembre'99), debido al ensanchamiento del epilimnion, el metalimnion quedó excluido de la zona fótica.

iv) Nutrientes

Ortofosfatos (PO_4^{3-})

La concentración de fósforo soluble reactivo (PO_4^{3-}) (SRP por sus siglas en inglés) presentó una fluctuación global de N.D. (no detectable) a 0.68 mg PO_4^{3-} /L, con un valor promedio de 0.08 ± 0.12 mg PO_4^{3-} /L. El valor mínimo se presentó en el periodo de estratificación, ya sea en el epilimnion y en el metalimnion, mientras que el valor máximo se presentó durante los periodos avanzados de la estratificación en el hipolimnion del lago.

En 1998, los ortofosfatos presentaron una concentración promedio de 0.1 ± 0.13 mg PO_4^{3-} /L con una fluctuación de N.D. a 0.68 mg PO_4^{3-} /L. En 1999 el valor promedio se ubicó en 0.05 ± 0.07 mg PO_4^{3-} /L, –concentraciones que corresponden a la mitad de las registradas el año anterior– y la fluctuación en la concentración fue de N.D. a 0.27 mg PO_4^{3-} /L. Concentraciones por debajo del límite de detección se presentaron a lo largo de varios meses durante la estratificación (junio-noviembre) y generalmente en superficie o a profundidades intermedias (2-30m). La concentración máxima se presentó durante 1998 en el mes de diciembre a 50m, mientras que durante 1999 el valor máximo fue en el hipolimnion (50m) del mes de octubre (Figuras 8 y 9).

Se observó un enriquecimiento creciente en ortofosfatos en el hipolimnion conforme avanzó la estratificación. Este enriquecimiento en fósforo seguramente se asocia a la liberación de este nutriente desde los sedimentos hacia la columna de agua, debido a las condiciones anóxicas del hipolimnion y a la remineralización de la materia orgánica (Lampert y Sommer 1997).

Las concentraciones promedio de ortofosfatos registradas son generalmente bajas y similares a las presentes en otros lagos tropicales (Vincent *et al.* 1984, Lewis 1986, Mukankomeje *et al.* 1993, Umaña y Jiménez 1995, Boland y Griffiths 1996, Danielidis *et al.* 1996, y Philips *et al.* 1997). Las concentraciones más altas (0.68 mg PO_4^{3-} /L en 1998 y 0.21 mg PO_4^{3-} /L en 1999) corresponden al enriquecimiento del hipolimnion que se presenta en el periodo de estratificación. Tales enriquecimientos de fósforo se han registrado para los mismos periodos en otros lagos tropicales (Mukankomeje *et al.* 1993), lo cual tiene relación con la hidrodinámica del lago, es decir,

por el acumulación de fósforo en el hipolimnion durante la estratificación (el valor máximo de diciembre '98 y octubre '99 en el hipolimnion).

Nitrógeno como nitratos (N-NO₃⁻)

El N-NO₃⁻ registró una fluctuación de N.D. a 1.0 mg N-NO₃⁻/L y una concentración promedio de 0.22 ± 0.15 mg N-NO₃⁻/L. El valor mínimo se presentó en varias ocasiones, tanto en el epilimnion, el metalimnion como en el hipolimnion, mientras que el valor máximo se registró en la época de circulación.

En 1998, el N-NO₃⁻ registró una concentración promedio de 0.20 ± 0.13 mg N-NO₃⁻/L con una fluctuación de 0.1 a 1 mg N-NO₃⁻/L. El valor mínimo fue observado en varios meses durante todo el periodo anual tanto en superficie (2 y 5m) como en el fondo (50m). En el mes de octubre toda la columna de agua presentó concentraciones por debajo del límite de detección. El valor máximo correspondió al mes de diciembre y fue registrado en el hipolimnion (50m). Esta concentración es probablemente consecuencia de la remineralización de los nutrientes que quedan atrapados en esa profundidad durante el periodo de estratificación. La circulación de la columna de agua en los primeros meses del año propicia que la concentración de N-NO₃⁻ se eleve ligeramente en superficie y se mantenga homogénea a lo largo de la columna de agua (Figuras 10 y 11).

Durante 1999, la concentración promedio fue de 0.23 ± 0.17 mg N-NO₃⁻/L, valores más elevados que los registrados en 1998, al igual que para las otras formas de nitrógeno. La fluctuación en la concentración de este nutriente fue de N.D. a 0.7 mg N-NO₃⁻/L. El valor mínimo se registró en julio (5m), octubre (toda la columna de agua, al igual que en 1998) y noviembre (5 y 20m) y el máximo en enero (20m) (Figuras 10 y 11).

Las concentraciones de este nutriente registradas en Alchichica son similares a las presentes en el lago Amvrakia (Danielidis *et al.* 1996), pero más elevadas que las presentes en los lagos Valencia (Lewis 1986), Titicaca (Vincent *et al.* 1984) y Awasa, este último en Etiopía (Kifle y Belay 1990). Valores menores también se han registrado en los lagos australianos Julius y Mondarra. En estos últimos las concentraciones más altas estuvieron asociadas con la época de lluvias (hasta 0.3 mg N-NO₃⁻/L) y los valores más bajos con la época de secas (0.01 a 0.03 mg N-NO₃⁻/L) (Boland y Griffiths 1996).

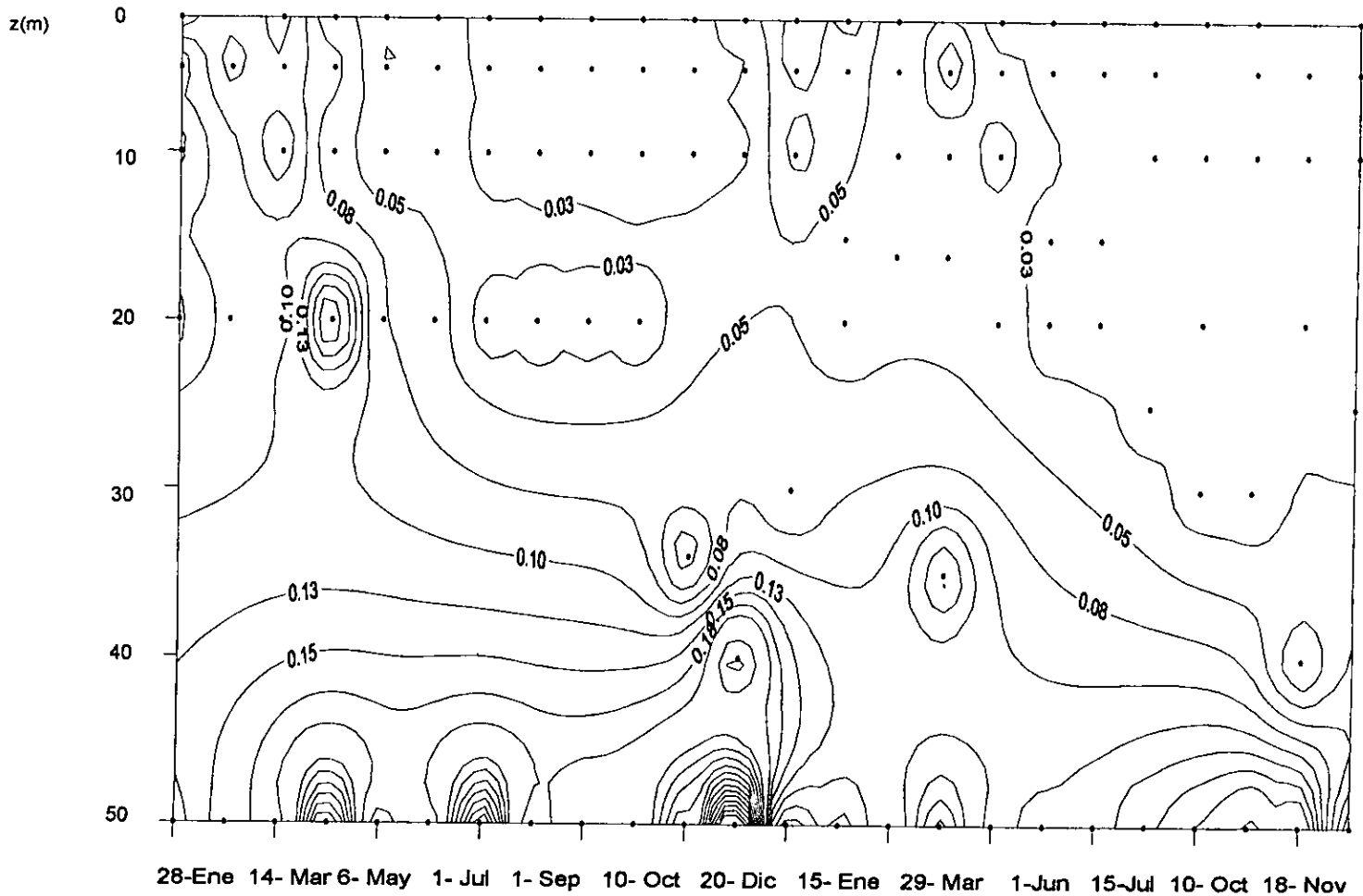


Figura 8. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de PO4 (mg/L) (los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

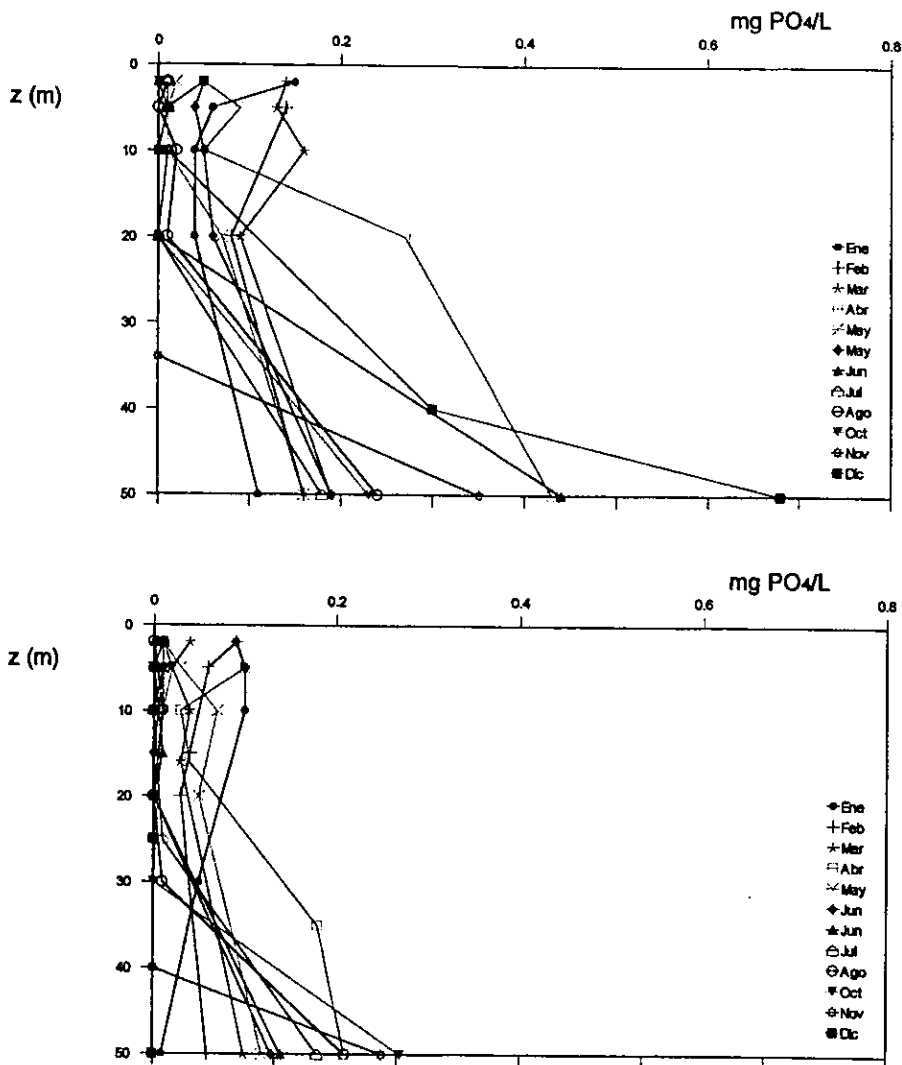


Figura 9. Perfiles verticales de PO_4/L (mg/L) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).

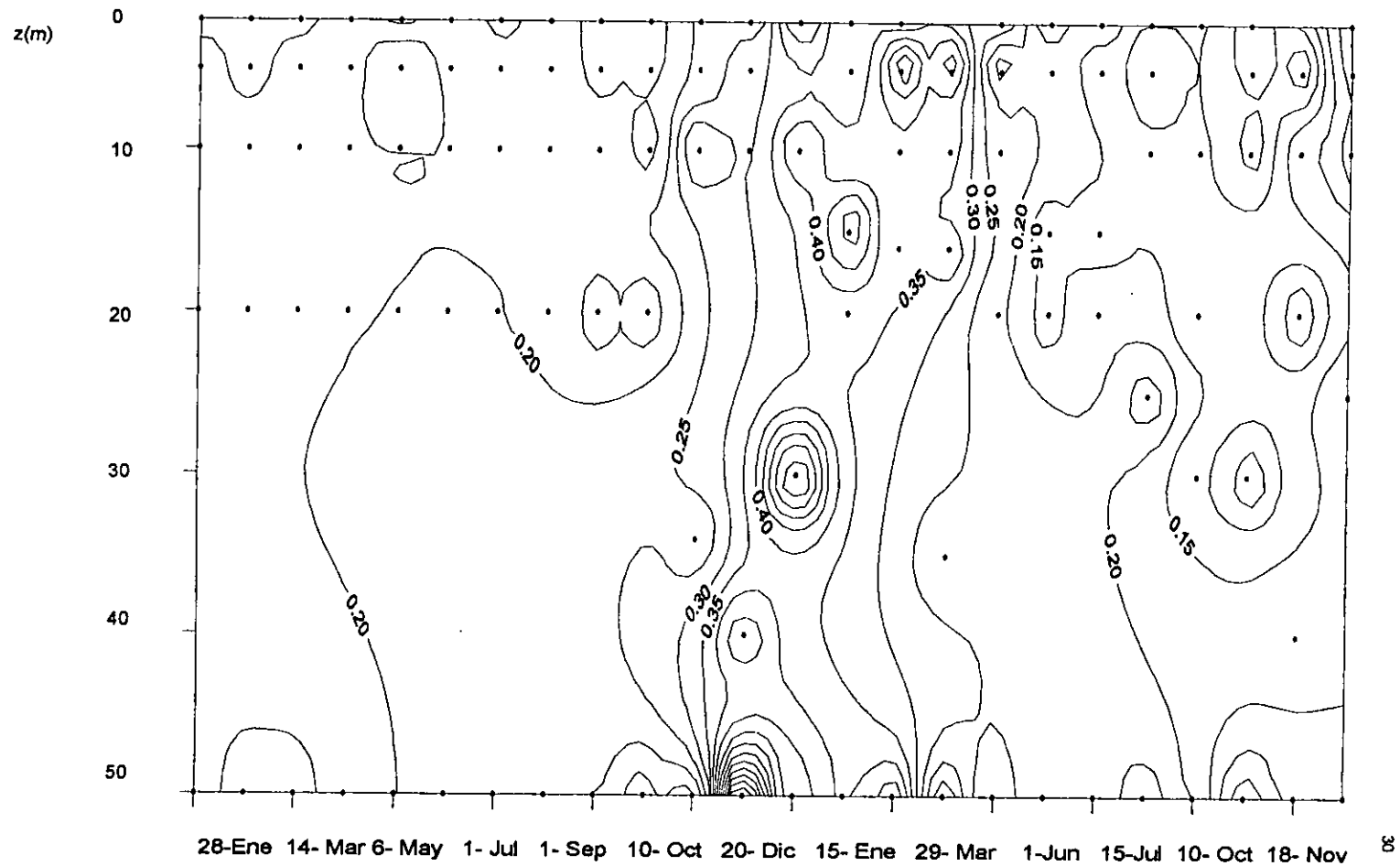


Figura 10. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NO₃ (mg/L) (los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

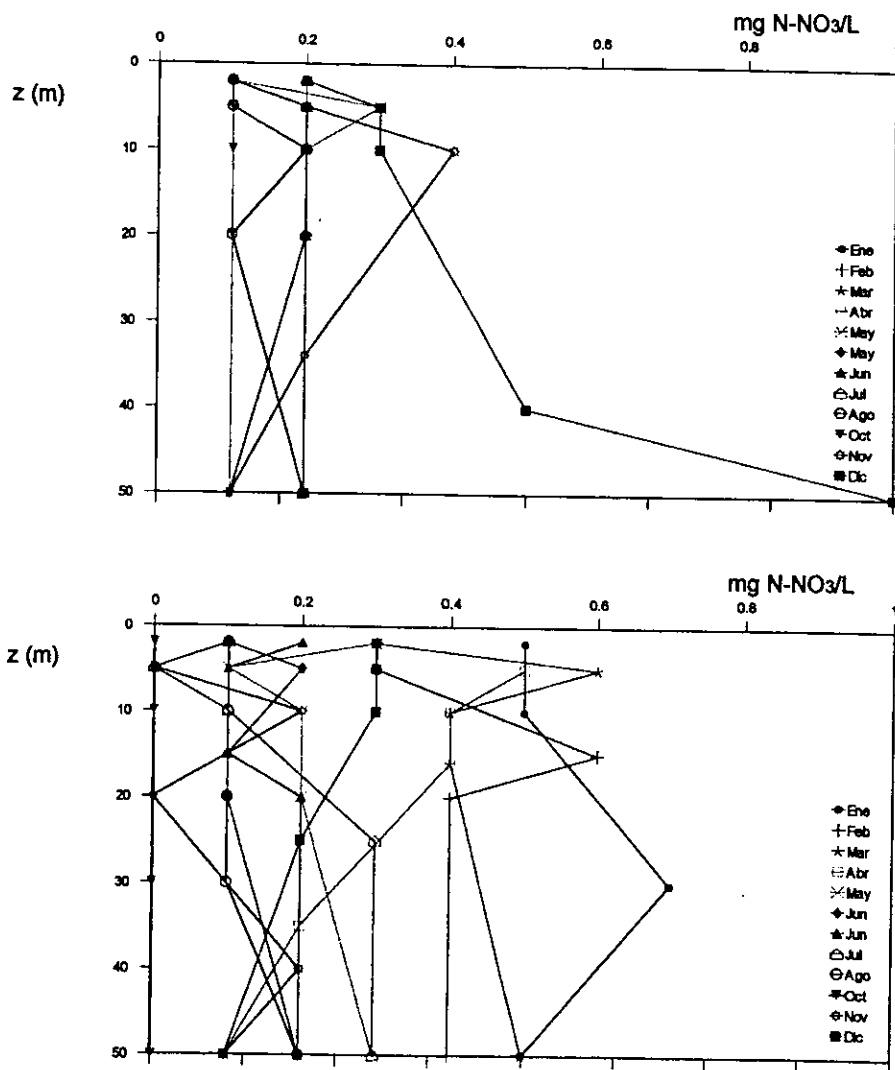


Figura 11. Perfiles verticales de N-NO_3 (mg/L) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).

En el lago subtropical Okeechobee, en Florida, el N-NO_3^- fue de 0.01 a 0.05 mg $\text{N-NO}_3^-/\text{L}$ y hasta de 0.08 mg $\text{N-NO}_3^-/\text{L}$ en secas (Philips *et al.* 1997). En el lago-cráter Cerro Chato, en Costa Rica, el N-NO_3^- es extremadamente bajo (0.005-0.006 mg $\text{N-NO}_3^-/\text{L}$) (Umaña y Jiménez 1995).

En el caso de Alchichica las diferencias en la concentración de todos los nutrimentos, —no únicamente del N-NO_3^- , ocurrieron acopladas a los periodos de circulación y estratificación del lago, debido a que los cambios más importantes en la concentración de los nutrimentos se presentaron asociados a los procesos de mezcla y estabilización de la columna de agua.

Nitrógeno como nítritos (N-NO_2^-)

El N-NO_2^- registró una fluctuación desde N.D. hasta $14\mu\text{g N-NO}_2^-/\text{L}$, con un valor promedio de $2.08 \pm 2.27\mu\text{g N-NO}_2^-/\text{L}$. Periodos de concentraciones mínimas se registraron en el epilimnion y metalimnion, cuando la columna de agua estaba estratificada, y concentraciones máximas en el hipolimnion, también en periodos de estratificación bien establecida. Como puede observarse, las concentraciones obtenidas de N-NO_2^- son mucho menores, esto es debido a que, usualmente esta forma de nitrógeno es una fase de transición entre el N-NO_3^- y el N-NH_3 .

Durante 1998, este nutrimento registró una concentración promedio de $1.6 \pm 1.2\mu\text{g N-NO}_2^-/\text{L}$ y una fluctuación de N.D. a $7.0\mu\text{g N-NO}_2^-/\text{L}$. En 1999, la concentración promedio fue de $3.0 \pm 3.0\mu\text{g N-NO}_2^-/\text{L}$ y su fluctuación de N.D. a $14.0\mu\text{g N-NO}_2^-/\text{L}$, valores que correspondieron al mes de agosto (30m) y junio (50m), respectivamente. La concentración promedio de este nutrimento fue más elevada a la registrada en 1998, así como el valor máximo, que fue del doble.

En los meses de estratificación del lago, se presenta generalmente un máximo de N-NO_2^- en el hipolimnion, mientras que durante la circulación la concentración fue homogénea en toda la columna de agua como resultado de la mezcla completa de la columna de agua (Figuras 12 y 13). El máximo de N-NO_2^- registrado en el hipolimnion es común que se presente en los lagos que permanecen estratificados la mayor parte del año, en los que las concentraciones de este nutrimento permanecen bajas en el epilimnion pero se van incrementando gradualmente en el hipolimnion conforme avanza el periodo de estratificación (Danielidis *et al.* 1996).

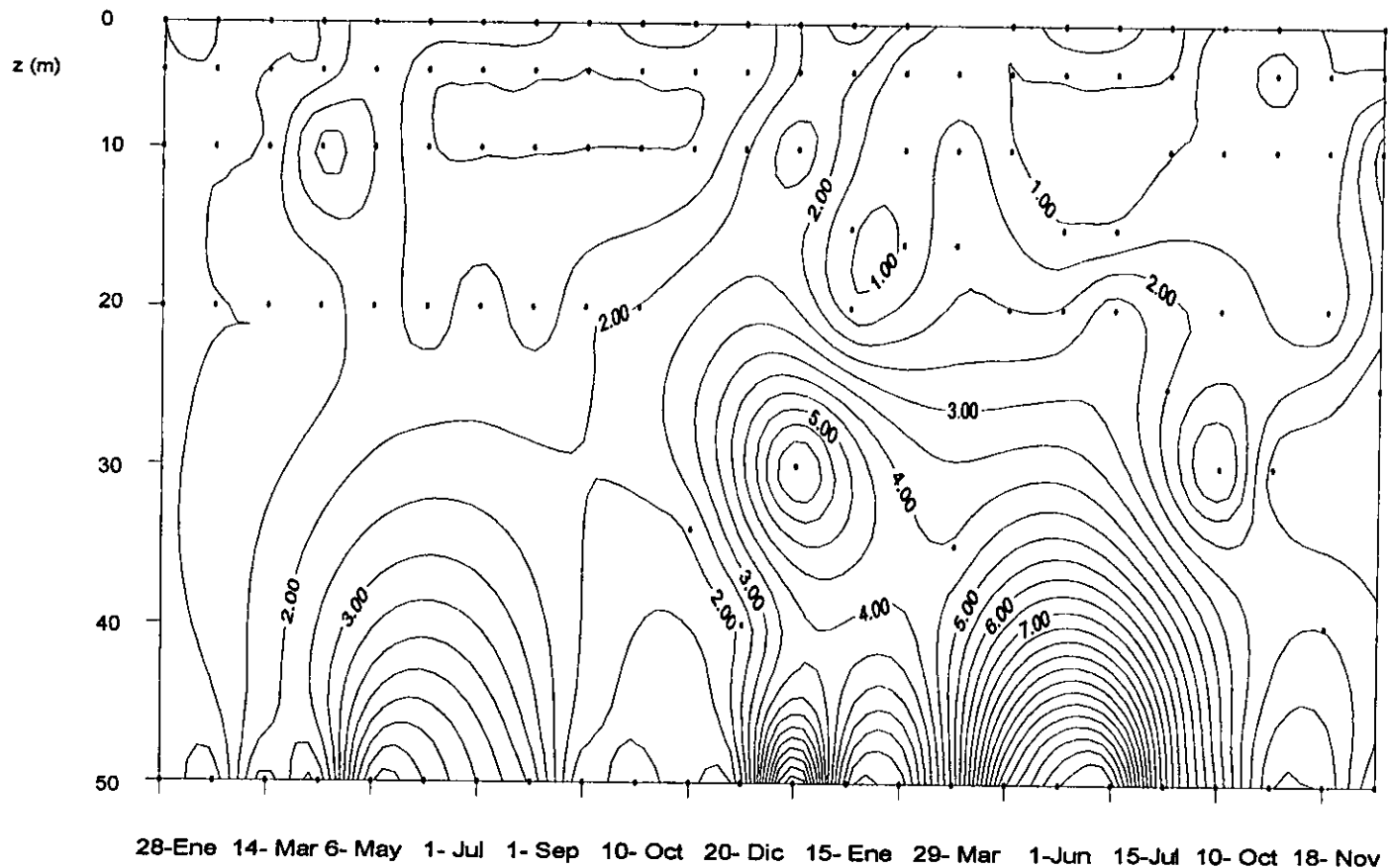


Figura 12. Diagrama profundidad-tiempo de Isopletas de N-NO₂ (µg/L) (los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

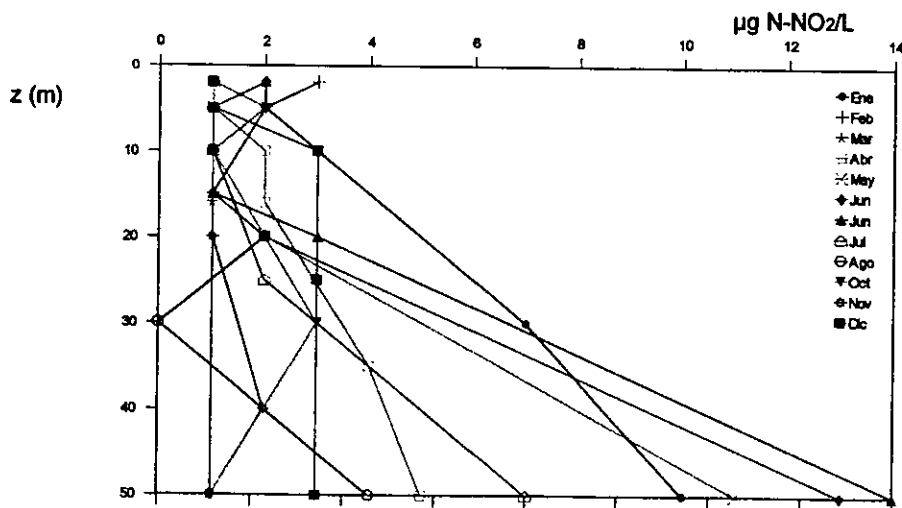
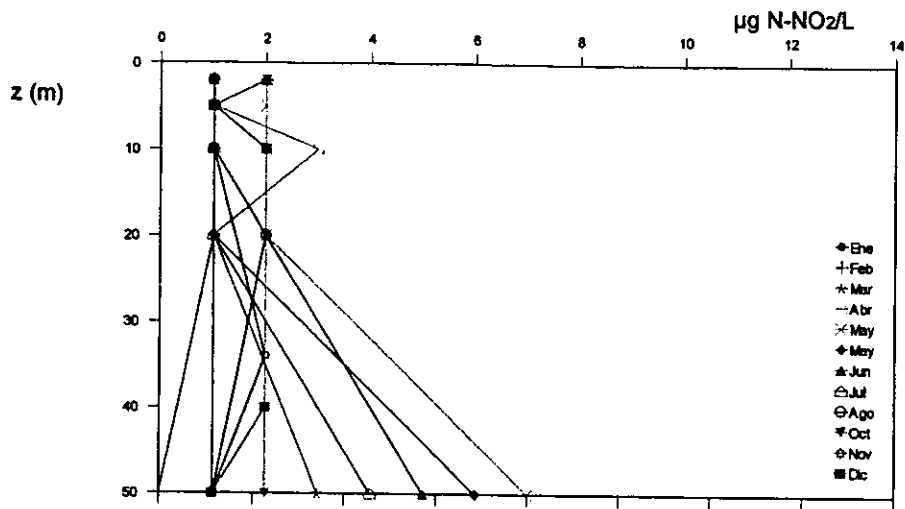


Figura 13. Perfiles verticales de N-NO₂ (µg/L) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).

Nitrógeno como amoníaco (N-NH₃),

El N-NH₃ presentó una fluctuación global de N.D. (por debajo del límite de detección) a 0.98 mg N-NH₃/L con un valor promedio de 0.14 ± 0.17 mg N-NH₃/L. En 1998 el N-NH₃ tuvo un valor promedio de 0.17 ± 0.19 mg N-NH₃/L y una fluctuación desde N.D. hasta 0.98 mg N-NH₃/L, valores que correspondieron a abril y junio en superficie y el máximo a mayo a 50m. Se observa que hacia el inicio del año las concentraciones de este nutriente fueron homogéneas y elevadas (0.3 ± 0.1 mg N-NH₃/L) en la columna de agua, mientras que a partir del mes de mayo y hasta diciembre las concentraciones de N-NH₃ permanecen bajas en el epilimnion (0.06 ± 0.03 mg N-NH₃/L), a la vez que en el hipolimnion los valores se van incrementando (0.5 ± 0.3 mg N-NH₃/L) hasta alcanzar un máximo de 0.8mg N-NH₃/L justo antes del inicio de la circulación (Figuras 14 y 15).

En 1999 se registró un valor promedio de 0.12 ± 0.14 mg N-NH₃/L, similar al año anterior. La fluctuación en la concentración de este nutriente fue de N.D. a 0.71 mg N-NH₃/L. El valor mínimo se presentó en los meses de junio (5m) y agosto (20m) y el máximo en marzo a una profundidad de 20m, justo antes del inicio de la estratificación y de la aparición del florecimiento de cianobacterias (Figuras 14 y 15).

La concentración de N-NH₃ registrada en Alchichica es superior a la registrada en otros lagos tropicales. Danielidis *et al.* (1996) registraron concentraciones que fluctuaron entre 0.005 - 0.007 mg N-NH₃/L en el lago Amvrakia. Además, al igual que en Alchichica, registraron un acumulamiento de este nutriente en el hipolimnion del lago hacia el final del periodo de estratificación (0.01-0.14mg N-NH₃/L); sin embargo, tales concentraciones siempre fueron menores a las registradas en Alchichica. Lewis (1986) también registró concentraciones bajas de este nutriente en el lago Valencia (<0.002 mg N-NH₃/L). Vincent *et al.* (1984) registraron para el lago Titicaca un acumulamiento de N-NH₄ de hasta tres veces más que en aguas superficiales en periodos de estratificación en la región más profunda del lago. Tal enriquecimiento se observó aún cuando las regiones más someras de este cuerpo de agua presentan estratificaciones débiles debido a un comportamiento polimíctico de la columna de agua. En el lago Muzahi, en Ruanda, el N-NH₃ presentó concentraciones crecientes debajo de la capa mezclada hasta un valor máximo de 1.4 mgN-NH₃/L en el fondo del lago (Mukankomeje *et al.* 1993)

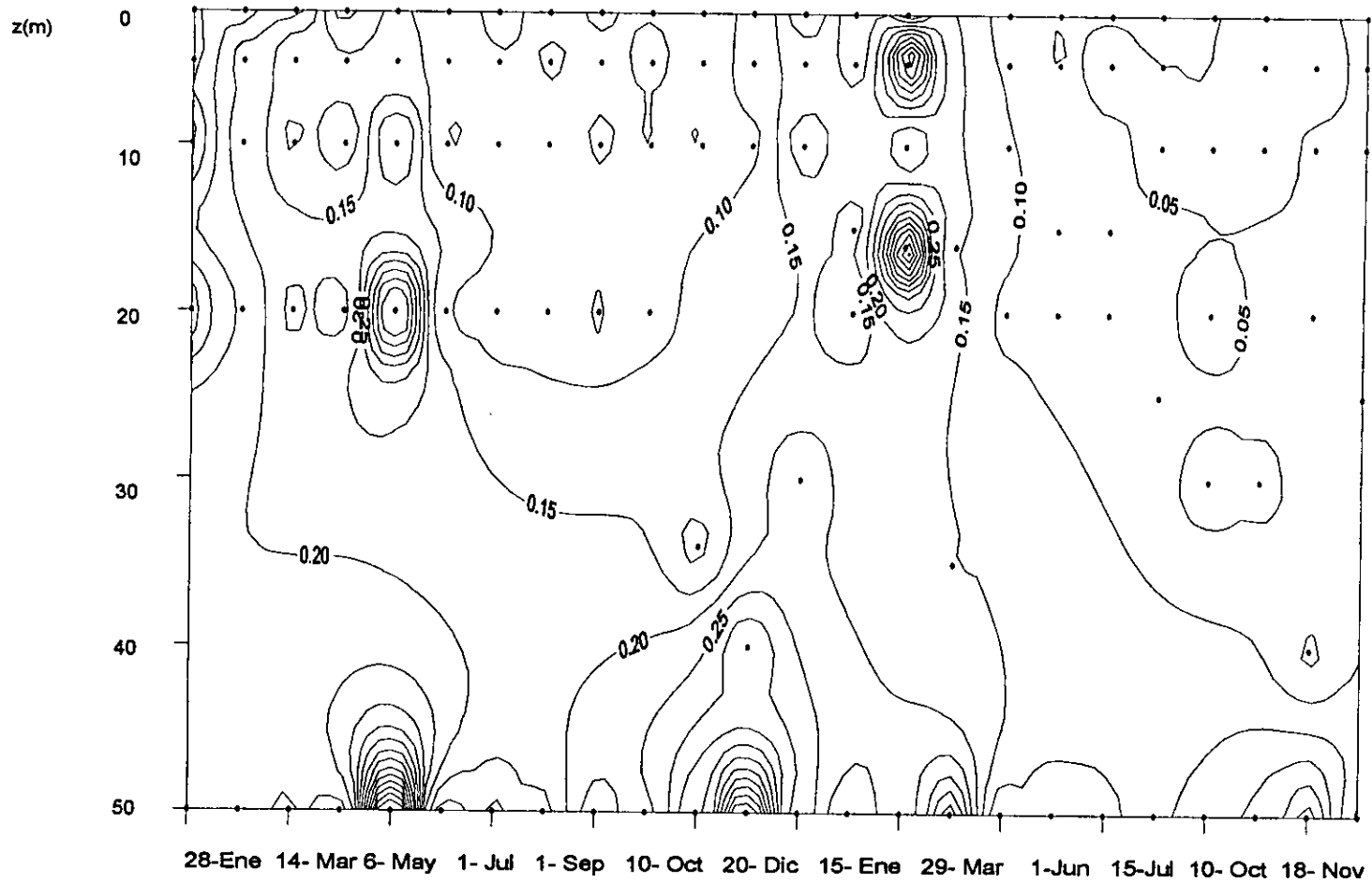


Figura 14. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NH_3 (mg/L) (los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

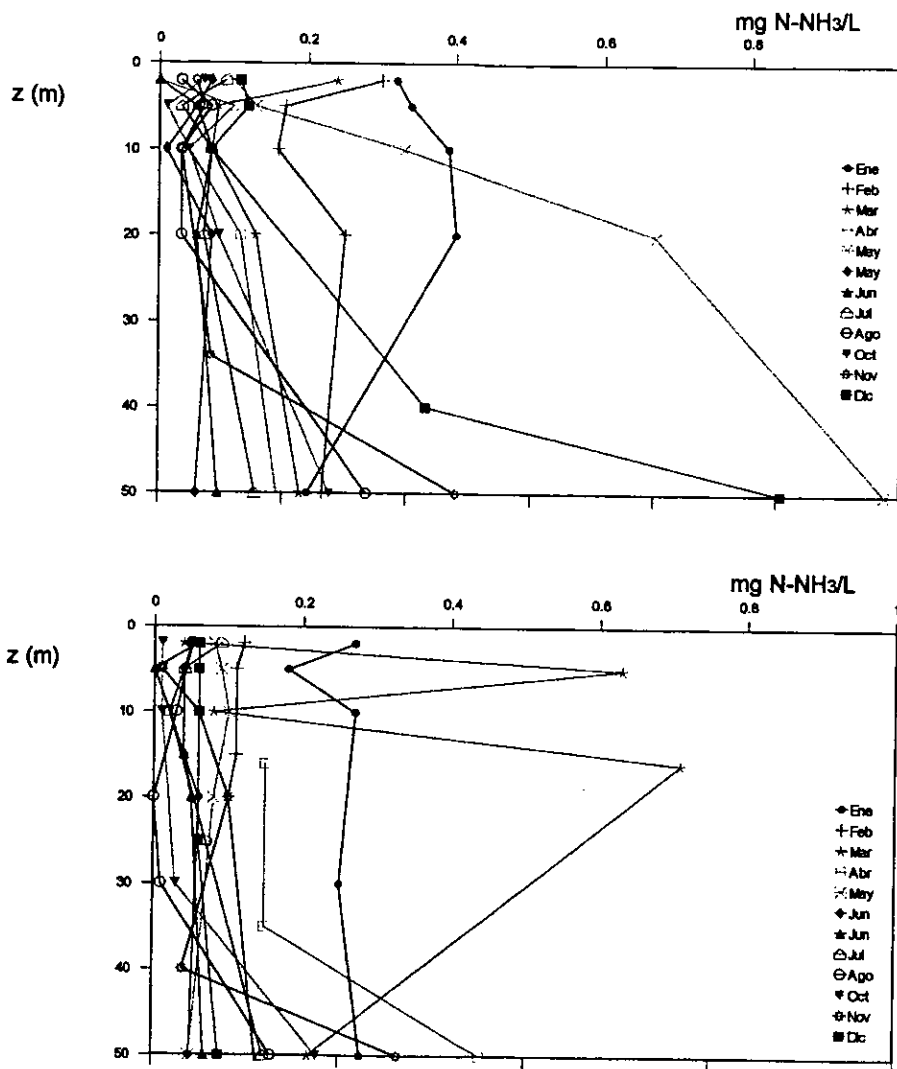


Figura 15. Perfiles verticales de N-NH_3 (mg/L) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).

Estas tres formas de nitrógeno (N-NH_3 , N-NO_2^- y N-NO_3^-) son consumidas por el fitoplancton (especialmente el N-NH_3 , por ser la forma de nitrógeno más reducida), por lo que generalmente presentan una concentración mínima a la profundidad de máxima fotosíntesis (la cual se ubica a profundidades intermedias en el caso de Alchichica) y un máximo ubicado en la región profunda de los lagos estratificados como consecuencia de la remineralización de la materia orgánica (Lampert y Sommer 1997). La concentración homogénea en toda la columna de agua de N-NO_3^- observada en los periodos de circulación es probablemente resultado del proceso de nitrificación bacteriana intensa ocurrida en los periodos anteriores de estratificación ($\text{NH}_4^+ + \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}^+ + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^-$) en las capas metalimnéticas oxigenadas y por la difusión de los NO_3^- desde el hipolimnion (aun cuando esta difusión física tiende a ser muy lenta), mientras que las concentraciones de los otros compuestos de nitrógeno (aumento gradual hacia el hipolimnion de NO_2^- y NH_3) se pueden atribuir a la desnitrificación heterótrofa ($\text{Materia orgánica} + \text{NO}_3^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CO}_2 + \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O}$) en las capas superiores del hipolimnion anóxico (Danielidis *et al.* 1996).

Nitrógeno inorgánico disuelto

El nitrógeno inorgánico disuelto (DIN, por sus siglas en inglés) se calcula por medio de la adición de las tres formas de nitrógeno inorgánico más comunes: NH_3 , NO_2^- y NO_3^- . El DIN registró, en 1998, una concentración promedio de 0.4 ± 0.3 mg/L. La fluctuación fue de 0.1 a 1.8 mg DIN/L. El valor máximo se presentó en diciembre en el hipolimnion, justo antes del inicio de la circulación y el valor mínimo fue en julio en superficie. En 1999 la concentración promedio fue similar al año anterior (0.3 ± 0.3 mg DIN/L) y la fluctuación en la concentración fue de 0.01 a 1.23 mg DIN/L. El valor máximo se presentó en marzo (5m) y el mínimo en octubre (2 y 30m) y noviembre (2m). La concentración de DIN fue en general, más baja durante la estratificación de ambos años, excepto el valor elevado de mayo '98 en el fondo, el cual fue generado por una concentración alta en N-NH_3 . La concentración de DIN vuelve a elevarse en el hipolimnion justo antes de la circulación de 1998, manteniendo valores altos (en comparación con el periodo anterior) durante la circulación e inicios de la estratificación del siguiente año (enero-abril).

Relación DIN/SRP

Los valores bajos (<10) del cociente DIN/SRP ($\text{DIN/SRP}=\text{N/P}$) son indicativos de una limitación por nitrógeno, mientras que valores más elevados (>10) suponen una limitación por fósforo (Danielidis *et al.* 1996). En los lagos tropicales se considera que la limitación por nitrógeno es la más importante (Vincent *et al.* 1984), ya que presentan cocientes DIN/SRP más bajos en comparación con los lagos de las regiones templadas (Lewis 1996). En Alchichica este cociente fluctuó ampliamente, registrando en el epilimnion una fluctuación de 0.2 a 43.2 en 1998 y de 0.6 a 79.7 en 1999. En la región del metalimnion también se presentó una fluctuación importante (de 0.5 a 53.2 en 1998 y de 1.1 a 37.2 en 1999), mientras que en el hipolimnion la fluctuación fue reducida en 1998 registrándose cocientes menores a 10 (de 0.6 a 7.4). En 1999, la fluctuación también fue reducida; sin embargo, se presentaron dos valores mayores a 10 en enero y diciembre (Tabla 1).

En general los valores más bajos (limitación por nitrógeno) se registraron en la época de mezcla y los más elevados (limitación por fósforo) a mediados del año, tanto en el epilimnion como en el metalimnion, es decir, cuando se encontró una estratificación muy marcada de la columna de agua.

La fluctuación en el cociente DIN/SRP (0.6-79), registrado en Alchichica, es similar a la de otros lagos tropicales. En el lago Titicaca, el cociente fue extremadamente bajo en el periodo de mezcla (1.2-5.9) como resultado del aumento del fósforo en el epilimnion y del acumulamiento del nitrógeno por parte del fitoplancton (Vincent *et al.* 1984). En el lago Amvrakia se registraron cocientes elevados (15-45) en el periodo de estratificación, mientras que en el periodo de mezcla y al inicio de la estratificación se registraron valores bajos (<10) (Danielidis *et al.* 1996).

En Alchichica, el cociente N/P fue menor a 10 a lo largo de la columna de agua en el periodo de mezcla del año 1998 y en el epilimnion de 1999. En los periodos de estratificación se hicieron evidentes los valores mayores a 10, en especial a partir del mes de junio de ambos años. Cocientes menores a 10 se presentaron en el hipolimnion, tanto en época de mezcla como de estratificación; debido posiblemente a que desde los sedimentos se libera fósforo, además del que se remineraliza en esa profundidad y el cociente disminuye indicando una limitación por nitrógeno (Tabla 1).

La limitación por nitrógeno se presenta en un gran número de lagos tropicales del mundo, en especial en los lagos alcalino-sódicos en los que el fósforo disuelto se presenta en concentraciones elevadas debido a que la precipitación con calcio está ausente y a que la salinidad favorece la liberación de fósforo (Alcocer y Escobar 1992). Una excepción es el lago Sonachi, África, en donde incluso se registran correlaciones negativas de clorofila "a" con los cocientes N:P, sugiriendo la importancia del fósforo para este lago. En este lago el nutrimento limitante es el fósforo (cocientes DIN/SRP de 88 a 150) debido a que se encuentra atrapado en un monimolimnion anóxico (Njuguna 1988).

Concluyendo, el nitrógeno es limitante principalmente en la época de mezcla, donde el fósforo acaba de ser liberado del hipolimnion y está disponible. En el resto del año, durante la estratificación -aunque ambos nutrimentos se alternan el papel regulador- la predominancia es del fósforo como nutrimento limitante. De junio a noviembre de 1998 el fósforo es limitante en el epilimnion y metalimnion, mientras que en 1999 es limitante de junio a agosto en esas mismas regiones. En el hipolimnion la disponibilidad de fósforo genera que el cociente disminuya, indicando una limitación por nitrógeno (Tabla 1).

1998	Circulación			Estratificación								
Región	Ene	Feb	Mar	Abr	May	May	Jun	Jul	Ago	Oct	Nov	Dic
Epi: 2m	■	■	■	■	■	■	□	□	□	□	□	■
Epi: 5m	■	■	■	■	■	■	□	□	□	□	□	■
Epi: 10m	■	■	■	■	■	■	□	□	□	□	□	■
Meta: 20-30m	■	■	■	■	■	■	□	□	□	□	□	■
Hipo: 50m	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
1999	Circulación			Estratificación								
Región	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jun	Jul	Ago	Oct	Nov	Dic
Epi: 2m	■	■	■	■	■	□	□	□	□	■	■	■
Epi: 5m	■	■	■	■	■	□	□	■	□	■	■	■
Epi: 10m	■	■	■	■	■	□	□	□	□	■	■	■
Meta: 20-30m	■	■	■	■	■	□	□	□	□	■	■	■
Hipo: 50m	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Tabla 1. Cocientes N:P registrados en Alchichica, ■ N:P < 10, □ N:P > 10.
(Epi: epilimnion, Meta: metalimnion, Hipo: hipolimnion).

La presencia de florecimientos de la cianobacteria fijadora de nitrógeno atmosférico, *Nodularia*, al inicio del periodo de estratificación en Alchichica (Lugo *et al.* 1999), es indicativo de una limitación por nitrógeno (como lo indica también el cociente N/P) ya que estos organismos se ven favorecidos en condiciones de poco nitrógeno en el agua (Philips *et al.* 1997).

II. Fitoplancton

i) Clorofila "a" (espectrofotometría)

La concentración de clorofila "a" presenta fluctuaciones temporales importantes. Se registraron periodos de concentraciones mínimas en los meses de marzo-abril y junio-septiembre para ambos años y diciembre de 1998. Estos periodos coinciden con el final de la circulación (marzo-abril) y con la estratificación bien establecida (junio-septiembre). Los periodos de concentración máxima coinciden con los florecimientos de diatomeas en época de circulación (enero de 1998 y diciembre de 1999) y con los florecimientos de cianobacterias en las fases tempranas de la estratificación (mes de mayo) (Figura 17). Ambos florecimientos ya han sido registrados previamente para este lago (Lugo *et al.* 1999). Se presentaron otros dos periodos de elevada concentración de clorofila: uno en noviembre de 1998 y el otro en agosto de 1999 (Figura 16). Ambos periodos de elevada concentración se explica como un proceso de evolución de la termoclina, ya que la barrera térmica está próxima a romperse y en el límite de esa barrera presentan una coincidencia tanto los nutrientes como la luz, permitiendo el desarrollo del fitoplancton.

Periodos de concentración elevada de clorofila pueden también explicarse a través del fenómeno de atelomixis, como ha sido registrado para otros lagos tropicales (Lewis 1986). Concentraciones puntuales de clorofila "a" elevadas en periodos no coincidentes con el florecimiento de diatomeas –a inicios de la circulación–, ni con el de cianobacterias –a inicios de la estratificación–, se han registrado en otros lagos tropicales y templados (Lewis 1990). En lagos que se estratifican, se espera que el fitoplancton se presente hasta que un nutriente limitante se agote y la biomasa por lo tanto decline si los nutrientes no llegan de nuevo hacia la capa mezclada desde las capas profundas o del sedimento. De esta forma, la biomasa del fitoplancton debería disminuir en los lagos tropicales que permanecen estratificados por largos periodos. Sin embargo, la estabilidad de la columna de agua se ve alterada por periodos anómalos climáticos que disminuyen la estabilidad térmica de la columna de agua generando mezclas irregulares y parciales que engrosan al epilimnion y traen nutrientes atrapados o remineralizados en la termoclina hacia la zona fótica (epilimnion) donde son empleados en la regeneración de la biomasa (Lewis 1990). Tal es el caso del lago Valencia, en donde se han observado crecimientos del fitoplancton durante periodos de estratificación bien establecida. Durante este periodo, el grosor de la capa mezclada

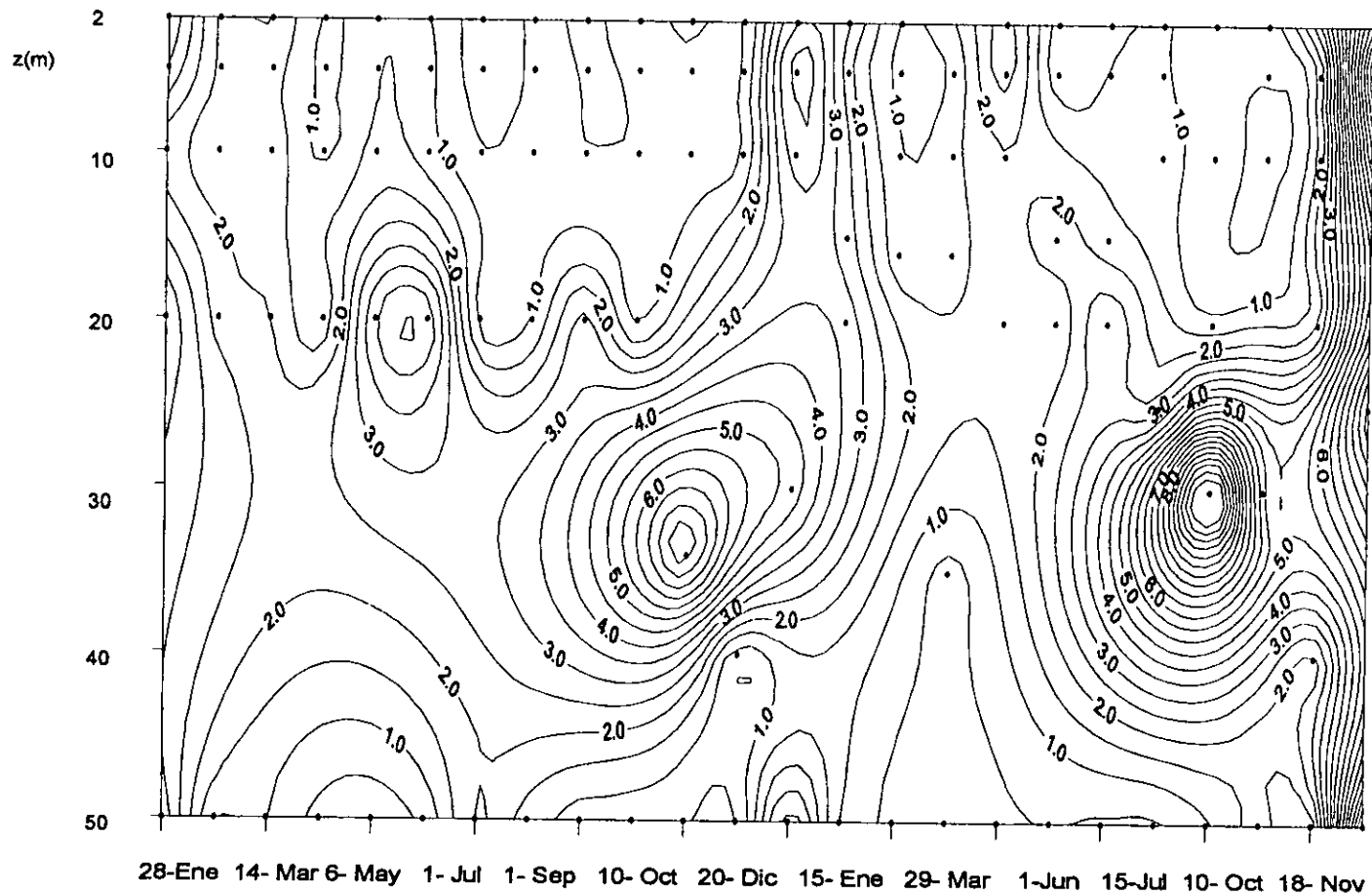


Figura 16. Diagrama profundidad-tiempo de la concentración de clorofila "a" ($\mu\text{gCl "a"}/\text{L}$) en el lago de Alchichica, 1998-1999 (los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

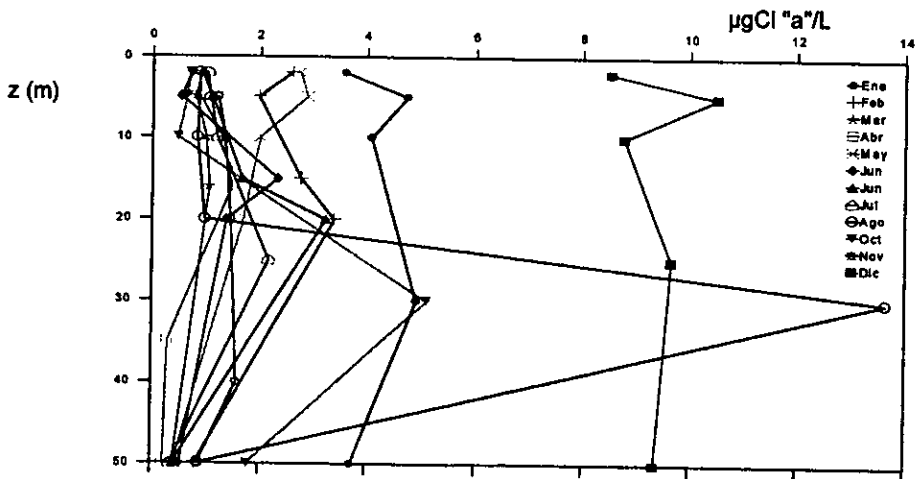
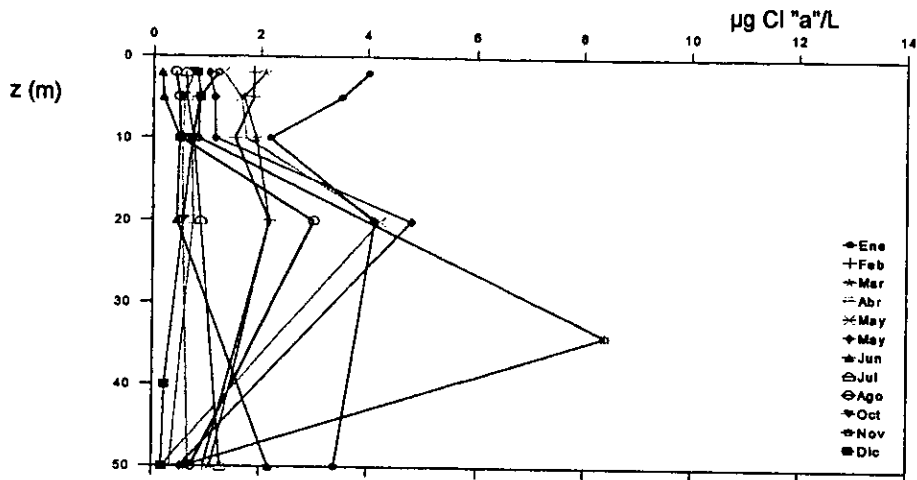


Figura 17. Perfiles verticales de clorofila "a" ($\mu\text{g/L}$) en el lago Alchichica (1998 = arriba, 1999 = abajo).

aumenta, ya que puede llegar a ser más profunda de forma repentina debido a periodos cortos de vientos fuertes y disminución de la temperatura asociado a días nublados y con viento, lo cual erosiona la parte superior de la termoclina. Este fenómeno, conocido como *atelmixis*, es de gran importancia para el fitoplancton (Lewis 1986).

En 1998 las concentraciones de clorofila "a" fluctuaron entre 0.2 y 8.4 $\mu\text{gCl "a"/L}$, con una concentración promedio de $1.4 \pm 1.4 \mu\text{gCl "a"/L}$. El valor mínimo se presentó en el mes de junio a 2m, mientras que la concentración máxima se registró en noviembre a una profundidad de 34m. Durante 1999, la fluctuación fue de 0.1 a 13.6 $\mu\text{gCl "a"/L}$ con una concentración promedio más elevada que el año anterior ($2.5 \pm 2.9 \mu\text{gCl "a"/L}$). El valor mínimo se presentó en abril a 50m y el máximo en agosto a 30m (Figura 17).

La integración de los valores de clorofila "a" en la columna de agua durante 1998 mostró una concentración promedio de $110 \pm 81 \mu\text{gCl "a"/m}^2$, siendo el valor más alto el que correspondió al mes de noviembre con una concentración total de $300 \mu\text{g Cl "a"/m}^2$. El siguiente valor más elevado fue el de enero ($214 \mu\text{g Cl "a"/m}^2$), lo cual se relaciona con las concentraciones de clorofila "a" elevadas y homogéneas que se observan en toda la columna de agua durante el periodo de mezcla, resultado del florecimiento de diatomeas. Durante el florecimiento de cianobacterias en mayo (Lugo *et al.* 1999), las concentraciones integradas de la columna fueron intermedias (140 y $150 \mu\text{g Cl "a"/m}^2$ para el 6 y 12 de mayo respectivamente), porque las cianobacterias se concentran, debido a sus sistemas de flotación, solamente en la porción superior del lago (20m), mientras que en el resto de la columna de agua la concentración de clorofila "a" disminuye drásticamente. Finalmente, el valor más bajo fue en diciembre con $30 \mu\text{g Cl "a"/m}^2$ (Figura 18).

La integración de los valores de clorofila en 1999 registró una concentración promedio de $200 \pm 184 \mu\text{g Cl "a"/m}^2$, siendo el valor más alto el del mes de diciembre ($624 \mu\text{gCl "a"/m}^2$), lo cual es consecuencia, al igual que en 1998, del florecimiento de diatomeas que se registra cuando la columna de agua está circulando (Lugo *et al.* 1999). Este valor fue mayor que el de agosto, el cual fue el siguiente más elevado con $492 \mu\text{gCl "a"/m}^2$ lo cual se debe a una elevada concentración de clorofila a 30m, mientras que el resto de la columna de agua se mantuvo con bajas concentraciones. El valor de marzo fue el más bajo, con $47 \mu\text{gCl "a"/m}^2$. El florecimiento de cianobacterias no fue evidente al realizar la integración, pues el valor registrado fue bajo ($93 \mu\text{gCl "a"/m}^2$). A partir de los valores de integración, al parecer los florecimientos de

cianobacterias alteran poco la naturaleza trófica del lago, a pesar del cambio cualitativo importante que se presenta por la predominancia de las cianobacterias (Figura 18).

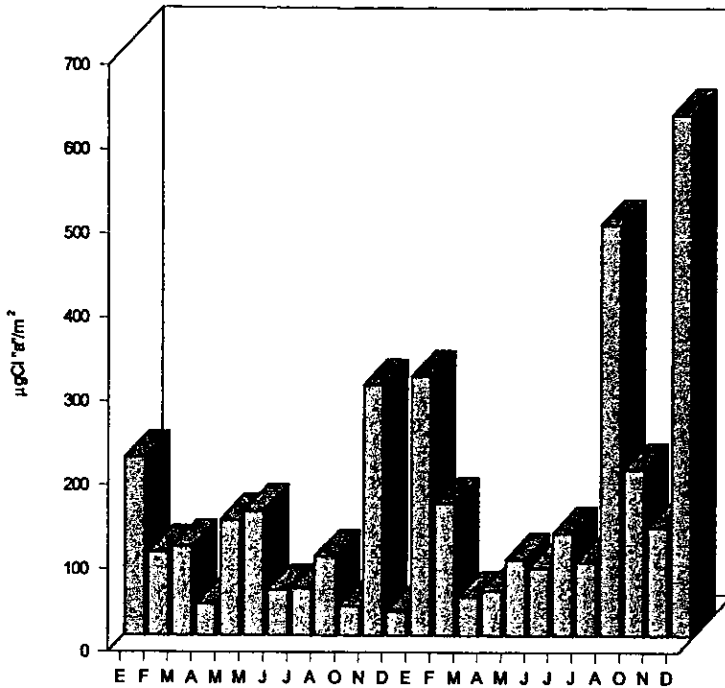


Figura 18. Concentración de clorofila "a" integrada para la columna de agua de Alchichica.

Las concentraciones de clorofila "a" registradas para Alchichica en la mayor parte del año (salvo las épocas de florecimiento y las concentraciones puntuales de clorofila elevadas) indican condiciones oligotróficas ($<5\mu\text{gCl "a"/L}$). En latitudes templadas, los lagos de elevada transparencia considerados como oligotróficos, registran concentraciones promedio de clorofila "a" menores a $5\mu\text{gCl "a"/L}$ (Priscu y Goldman 1982, Moll *et al.* 1984, Shortreed y Stockner 1990, Gervais *et al.* 1997). En lagos tropicales, concentraciones menores a $5\mu\text{gCl "a"/L}$ también los ubican como lagos oligotróficos; tal es el caso de los lagos australianos Julius y Mondarra (Boland y Griffiths 1996), el lago Amvrakia (Danielidis *et al.* 1996), el lago-cráter Cerro Chato, en Costa Rica (Umaña y Jiménez 1995). En el lago Tangañika la clorofila no excede el valor de $0.5\mu\text{gCl "a"/L}$, debido a lo cual es considerado como ultraoligotrófico (Hecky y Kling 1981).

En enero (98 y 99), mayo (98 y 99), noviembre 98 y agosto 99 las concentraciones de clorofila "a" registradas alcanzaron entre 8 y 13 $\mu\text{gCl "a"}/\text{L}$, lo cual corresponde a valores que sobrepasan el nivel de condiciones oligotróficas y colocaría al lago en condiciones oligo-mesotróficas (Mukankomeje *et al.* 1993, Philips *et al.* 1997, Gardner *et al.* 1998, Kotut *et al.* 1998).

Como se ha mencionado, en el mes de mayo de 1999 se registró la presencia de un florecimiento superficial de cianobacterias (Lugo *et al.* en prensa), el cual no fue tan evidente en los perfiles obtenidos durante mayo de 1998. Este comportamiento de mayo 98 es "atípico" ya que sí se encontraron cianobacterias pero en número más bajo al esperado (Alcocer y Lugo *com. pers.*). El florecimiento de cianobacterias es un fenómeno regular (anual) en el lago, el cual es fácilmente distinguible por el color verde que adquiere el agua. Los habitantes de la región lo conocen como la "enfermedad del lago" y saben que se repite más o menos por la misma época cada año.

En el mes de enero (1998 y 1999) se presentan concentraciones más elevadas de clorofila en comparación con el resto del año, correspondientes al florecimiento anual de diatomeas. Este florecimiento se dispara por el inicio del periodo de circulación con el cual se pone a disposición de los productores primarios los nutrientes regenerados en el hipolimnion durante la estratificación. El éxito de las diatomeas en este periodo se relaciona con una disminución de la tasa de sedimentación favorecida por la constante circulación de toda la columna de agua (Boland y Griffiths 1996).

A diferencia de las diatomeas que tienden a ser eliminadas de la región iluminada de la columna de agua debido a su sedimentación elevada durante la estratificación (Boland y Griffiths 1996, Danielidis *et al.* 1996), las cianobacterias se ven favorecidas bajo condiciones de estabilidad de la columna de agua debido a su habilidad para permanecer en suspensión mediante la presencia de vacuolas de gas en sus células (Lewis 1986). El desarrollo de florecimientos de cianobacterias al inicio del periodo de estabilidad de la columna de agua (mayo en el caso de Alchichica) ha sido registrado en otros lagos tropicales del mundo (Boland y Griffiths 1996, Philips *et al.* 1997).

La concentración de clorofila registrada en Alchichica es baja en relación a las concentraciones registradas para otros lagos salinos del mundo, en especial los lagos alcalino-sódicos de África. Esto se debe, entre otras cosas, a que Alchichica es

hiposalino, mientras que los lagos con estas elevadas concentraciones de clorofila son hipersalinos y su composición iónica es diferente (cloruro de sodio como sal dominante en Alchichica y los lagos africanos tienen una composición dominante de carbonatos y bicarbonatos de sodio). Los lagos soda africanos han registrado concentraciones de clorofila muy elevadas, inclusive de $5000 \mu\text{g Cl}^* \text{a}^* \text{L}$ (Wood y Talling 1988). Estos lagos se caracterizan por tener una alta concentración de nutrientes lo cual se refleja en una productividad y concentración de clorofila elevada. Otros lagos africanos tienen concentraciones de clorofila menores, por ejemplo el lago Sonachi en Kenya ($25\text{--}54 \mu\text{g Cl}^* \text{a}^* \text{L}$), en comparación con otros lagos salinos. Los lagos soda de África tropical se consideran entre los ecosistemas más productivos del mundo (Njuguna 1988). Otro lago soda alcalino, el Elmenteita en Kenya, presenta concentraciones muy fluctuantes de clorofila (de 16 a $310 \mu\text{g Cl}^* \text{a}^* \text{L}$), lo cual se relaciona con cambios considerables en la salinidad (Melack 1988).

Relación clorofila-nutrientes.

Durante el periodo de circulación, el fitoplancton se vio favorecido por la concentración de nutrientes, ya que se registraron para ese periodo, correlaciones significativas ($p < 0.05$) entre los datos de clorofila y de N-NH_3 ($r = 0.85$, $n=8$), N-NO_3^- ($r = 0.53$, $n=8$), N-NO_2^- ($r = 0.58$, $n=8$) y PO_4^{3-} ($r = 0.72$, $n=8$). De esta manera, el florecimiento de diatomeas es disparado por el aumento en la concentración de nutrientes como consecuencia de la mezcla total de la columna de agua. A diferencia de lo que ocurre en la época de mezcla, en los periodos de estabilidad de la columna no se registran correlaciones significativas entre nutrientes y clorofila ($r = 0.04$, $n=40$, $r = -0.2$, $n=40$). La falta de correlación entre los nutrientes y la clorofila "a" en los periodos de estratificación puede deberse a que, en ambientes oligotróficos, los nutrientes son tomados inmediatamente por los organismos, es decir, su disponibilidad no puede ser inferida a partir de las concentraciones reales (disueltas) medidas en la columna de agua (Frenette *et al.* 1994).

ii) Distribución de perfiles de clorofila "a" mediante fluorescencia *in vivo*

La concentración de clorofila "a" calculada con base en la fluorescencia *in vivo* a través del perfilador de fluorescencia registró concentraciones menores de clorofila "a" en comparación con las obtenidas mediante la lectura obtenida por extracción con metanol. La concentración obtenida por fluorescencia *in vivo* fue, en promedio, cinco

veces menor a la registrada *in vitro*. Las cianobacterias forman parte importante del fitoplancton de Alchichica (Lugo *et al.* 1999), lo cual ocasiona una subvaloración en los valores de fluorescencia, ya que estos organismos presentan cocientes muy elevados de fotosíntesis/fluorescencia, con la consecuente subvaloración de la concentración de clorofila "a" (Kiefer y Chamberlin 1989). Existe una coincidencia temporal y espacial, mas no en magnitud, de las lecturas obtenidas por fluorescencia y las obtenidas por espectrofotometría.

Debido a la alta resolución vertical de los valores de clorofila "a" detectados por fluorescencia *in vivo* se registró la presencia de un máximo de clorofila profundo (DCM por sus siglas en inglés) durante la fase de estratificación del lago como una característica persistente del lago.

Los DCM que registraron una concentración puntual mayor son los correspondientes a los meses de mayo, septiembre y noviembre de 1998, así como junio, julio, agosto y octubre de 1999. En los meses donde se registran DCM, la columna de agua permanece con concentraciones de clorofila bajas, a excepción de la región donde se presenta el DCM (entre 20 y 40m). De acuerdo con Shortreed y Stockner (1990), las concentraciones de clorofila en el DCM pueden ser de tres hasta diez veces mayores que las presentes en aguas superficiales. En Alchichica, la concentración de clorofila "a" en el DCM llega a ser desde 5 (mayo 98) hasta 15 veces (agosto 99) mayor que la presente en el resto de la columna de agua. El fitoplancton del DCM en Alchichica estuvo integrado por un conjunto de especies que incluye a las diatomeas *Cyclotella choctawhatcheeana*, *C. quillensis* y *Nitzschia*, las clorofitas *Monoraphidium minutum* y *Oocystis submarina* y la cianobacteria *Synechocystis aquatilis* (Oliva *et al.* 1999). Los DCM generalmente están conformados por una mezcla de fitoplancton que se acumula en la base de la termoclina aprovechando las inyecciones periódicas de nutrientes que vienen del hipolimnion, permitiendo un crecimiento rápido del fitoplancton, (Scharek *et al.* 1999), o bien cuando la zona fótica llega a abarcar la nutriclina, como ocurre en Alchichica.

El DCM se ha registrado tanto en los ambientes marinos como epicontinentales de todo el mundo (Cullen 1982). En el lago Awasa, Etiopía, se registró un DCM cuya profundidad de ubicación dependió de la transparencia del lago y se ubicó generalmente entre el 10 y el 20% del PAR superficial (Kifle y Belay 1990). En el embalse tropical Solomon, en Australia, se registraron DCM en la base del epilimnion

(Hawkins y Griffiths 1993). Otros lagos tropicales con presencia de DCM son el Titicaca (Vincent *et al.* 1984) y el Amvrakia (Danielidis *et al.* 1996). En estos últimos lagos, el DCM fue ubicado en el límite entre el epilimnion y el metalimnion.

A pesar de que el DCM ha sido descrito en todas las latitudes, tiende a ser más profundo y persistente en los trópicos, en donde ocurre cerca o en la base de la zona fótica (McManus y Dawson 1994). En general, el DCM tropical se ubica a una profundidad mayor debido a una mayor penetración de la luz en latitudes bajas (Strass y Woods 1991). En el caso de Alchichica, el DCM se ubicó cerca de la base de la zona fótica (1-7% del PAR). Esta fluctuación en la posición del DCM puede ser debida a la presencia de movimientos de la columna de agua (p.e., olas internas) o por cambios en la intensidad luminosa en la superficie del agua, lo cual genera una alta variabilidad en la energía radiante disponible para el fitoplancton concentrado a esa profundidad. Debido a que la mayoría de los grupos del fitoplancton que se encuentran conformando el DCM no son migradores activos y a que se encuentran cerca de los valores límites de la intensidad de la luz, las variaciones lumínicas son importantes en la definición de la profundidad de localización del DCM (Letelier *et al.* 1993).

En las latitudes tropicales, tanto en el océano como en los lagos, se ha encontrado un acoplamiento entre los procesos físicos y biológicos que generan los DCM, que están controlados a su vez por la llegada de nutrientes del agua subsuperficial. Este DCM está asociado con la nutriclina que, a su vez, se relaciona con la termoclina, lo cual es característico no sólo de los sistemas tropicales sino también de otros sistemas oligotróficos (Varela *et al.* 1994). De acuerdo con Cullen (1982), los perfiles verticales de clorofila en sistemas tropicales (estructura típica tropical) son muy característicos, en los que el máximo de clorofila se encuentra cerca o en la base de la nutriclina. El DCM actúa como una trampa de nutrientes muy eficiente, al capturar casi todos los nutrientes disponibles, permitiendo que sólo una pequeña fracción alcance las aguas superficiales. En Alchichica, los DCM que mostraron una concentración mayor (mayo, septiembre, diciembre de 1998, junio, julio, agosto y octubre de 1999) presentaron el máximo de clorofila justo a la profundidad donde se localizó la nutriclina, cuya presencia fue continua en todo el periodo de estratificación.

iii) Fracciones por tallas del fitoplancton

Durante 1998 la concentración de clorofila "a" en la fracción $>2\mu\text{m}$ (nano y microfitoplancton) fluctuó de 0.1 a $13.8\mu\text{gCl "a"/L}$, concentraciones que correspondieron a abril a 10m y noviembre a 34m, respectivamente (Figura 19). El valor de clorofila "a" medido en la fracción $<2\mu\text{m}$ (picofitoplancton) fue de 0.04 a $1.9\mu\text{gCl "a"/L}$. La concentración menor se presentó en diciembre a 40m y la mayor en marzo a 20m (Figura 20). El aporte de cada una de las fracciones fue constante y de alrededor del 70 y del 30% para las fracciones mayor y menor a $2\mu\text{m}$, respectivamente. Sin embargo, se presentaron cambios mayores en el nano y microfitoplancton debido a la presencia de los florecimientos de diatomeas y de cianobacterias integrados por células de talla mayor a $2\mu\text{m}$. El aporte constante, al menos del picofitoplancton, se ha observado en otros lagos como el Tantaré en Québec (Frenette *et al.* 1994) y el Biwa en Japón (Frenette *et al.* 1996). La constancia en la biomasa del picofitoplancton indica que su crecimiento y sus procesos de pérdida son equivalentes, esto es, la mayor parte del picoplancton se recicla en la zona fótica, por lo que su producción está en general, en balance con el metabolismo y respiración de la comunidad (Tremblay *et al.* 1997). En contraste, el plancton de talla mayor a $2\mu\text{m}$ experimenta cambios mayores debido a que es más sensible a los cambios en el medio, por ejemplo cambios en la cantidad de luz y en la concentración de nutrientes. Además, las células grandes sedimentan más rápido y por lo tanto hay procesos de pérdida de materia orgánica hacia aguas profundas (Frenette *et al.* 1994). Las células pequeñas tienen ventajas competitivas pues se aclimatan rápidamente a condiciones cambiantes en la concentración de nutrientes (cocientes superficie/volumen elevados) (Frenette *et al.* 1996).

La contribución porcentual a la concentración total de clorofila en 1998 fue mayor en el nano y microfitoplancton ($67 \pm 24\%$), que en el picofitoplancton ($33 \pm 14\%$). Tal comportamiento se mantuvo constante durante todo el año y a lo largo de la columna de agua de muestreo, excepto en los meses de marzo y abril, en donde la contribución mayor (70-90%) fue de la fracción menor, tanto en superficie (2m) como a profundidades intermedias (10-20m) (Figura 21). Estos dos periodos (marzo y abril) coinciden con la recién establecida estratificación en la que disminuye drásticamente la tasa de sedimentación de los organismos manteniéndolos mas tiempo en la zona fótica.

En 1999 la concentración de clorofila "a" medida en la fracción $>2\mu\text{m}$ tuvo una concentración entre 0.1 y $13.8\mu\text{gCl "a"/L}$, valores que correspondieron a abril a 50m y

diciembre a 25m, respectivamente (Figura 19). El picofitoplancton registró concentraciones de 0.01 a 5.2 $\mu\text{gCl}^{-1}\text{a}^{-1}\text{L}^{-1}$, las cuales se presentaron en abril a 5m y agosto a 30m, respectivamente (Figura 20).

La contribución porcentual en 1999 fue de un $71 \pm 19\%$ y $29 \pm 9\%$ para las fracciones mayor y menor a $2\mu\text{m}$, respectivamente. Al igual que en 1998, para todas las profundidades muestreadas y para las diferentes épocas del año, la contribución más importante fue en la fracción mayor, excepto en agosto a 50m, en donde la fracción menor tuvo una contribución porcentual de 93%. En este año también se registró un aporte mayor (60%) del picoplancton en el mes de marzo; sin embargo, fue menos evidente que en el año anterior (Figura 21).

La fracción del fitoplancton $>2\mu\text{m}$ es la más importante en Alchichica. De esta forma, un porcentaje alto de estos organismos no son incorporados directamente a la cadena trófica planctónica tradicional, como lo propone el modelo de flujo de carbono en el océano de Legendre y Rassoulzadegan (1996). Este modelo es aplicable a los sistemas epicontinentales (Legendre 1999) en el cual se asume que si el fitoplancton está conformado por células de mayor tamaño ($>2\text{-}5\mu\text{m}$), la producción no es consumida por el zooplancton y, en su caso, se sedimenta (exportación de materia orgánica hacia el fondo). Por el contrario, cuando la producción está conformada por picoplancton ($<2\mu\text{m}$), las células pueden ser consumidas y transferidas a la cadena trófica y remineralizadas en la zona fótica; es decir, que no hay exportación o ésta es muy reducida. Del análisis de la literatura disponible tanto para el océano como para los lagos ubicados en latitudes templadas, Legendre (1999) indica que la producción del fitoplancton está conformada por células grandes que, de acuerdo al modelo, sedimentan y muy poca de esa producción llega a ser consumida por el zooplancton, en especial cuando ocurren florecimientos masivos de cianobacterias, como sucede en Alchichica. Existen algunos ejemplos de lagos tropicales similares a Alchichica en cuanto a su hidrodinámica, en donde las tallas mayores son las dominantes en el fitoplancton. Tal es el caso del lago subtropical Kinneret, en Israel, en el que se ha observado que la producción está conformada en un 87% por fitoplancton $>2\mu\text{m}$ que es muy poco depredado en la columna de agua y que la mayor parte de las células sedimentan hacia el fondo (Stone *et al.* 1993). De esta manera, es posible que en Alchichica la mayor parte de las células que conforman el fitoplancton se sedimentan al fondo, contribuyendo así a la generación de la anoxia en el hipolimnion del lago.

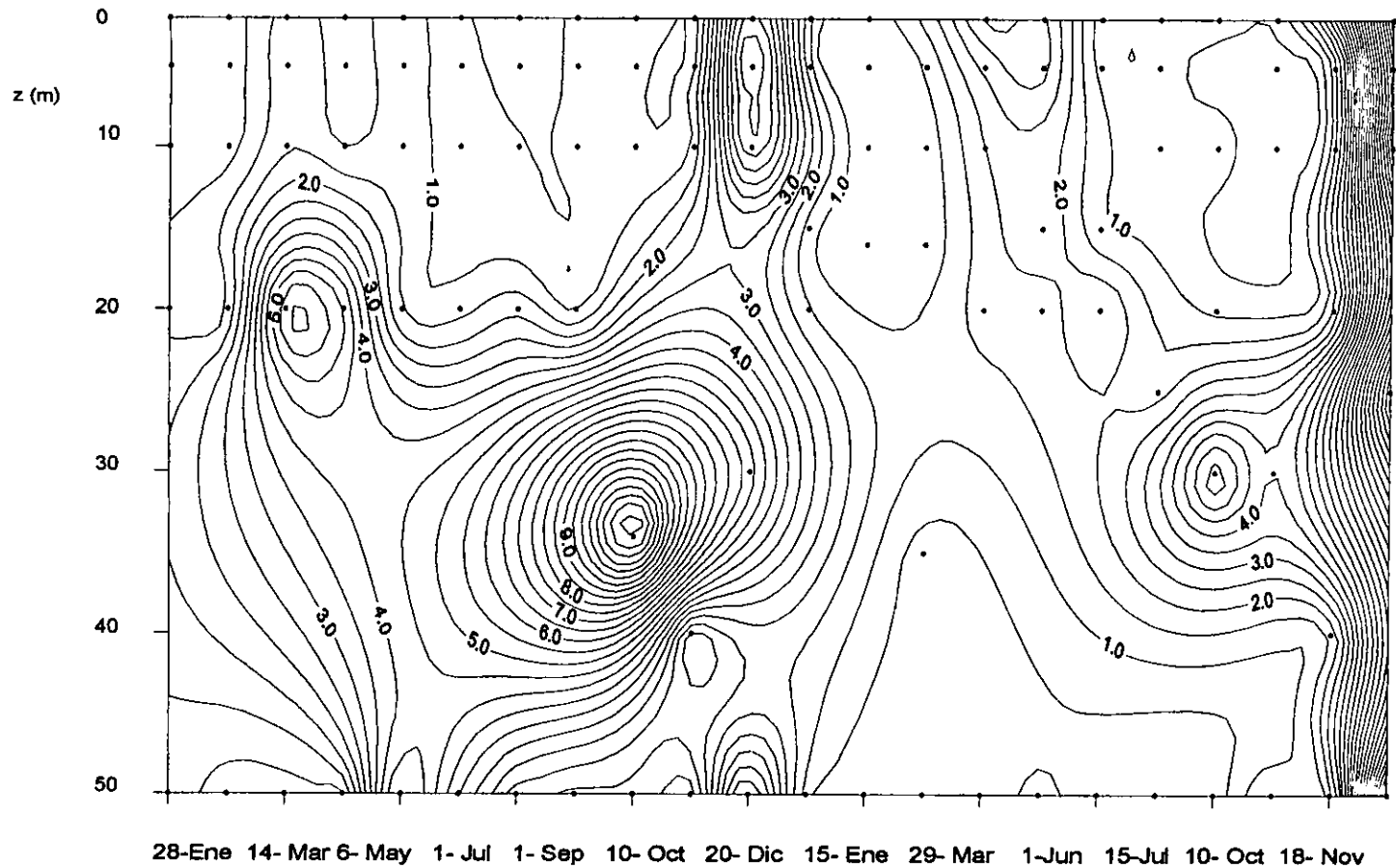


Figura 19 . Diagrama profundidad-tiempo de la concentración de clorofila "a" en la fracción $>2\mu\text{m}$ en el lago Alchichica, 1998-1999 (los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

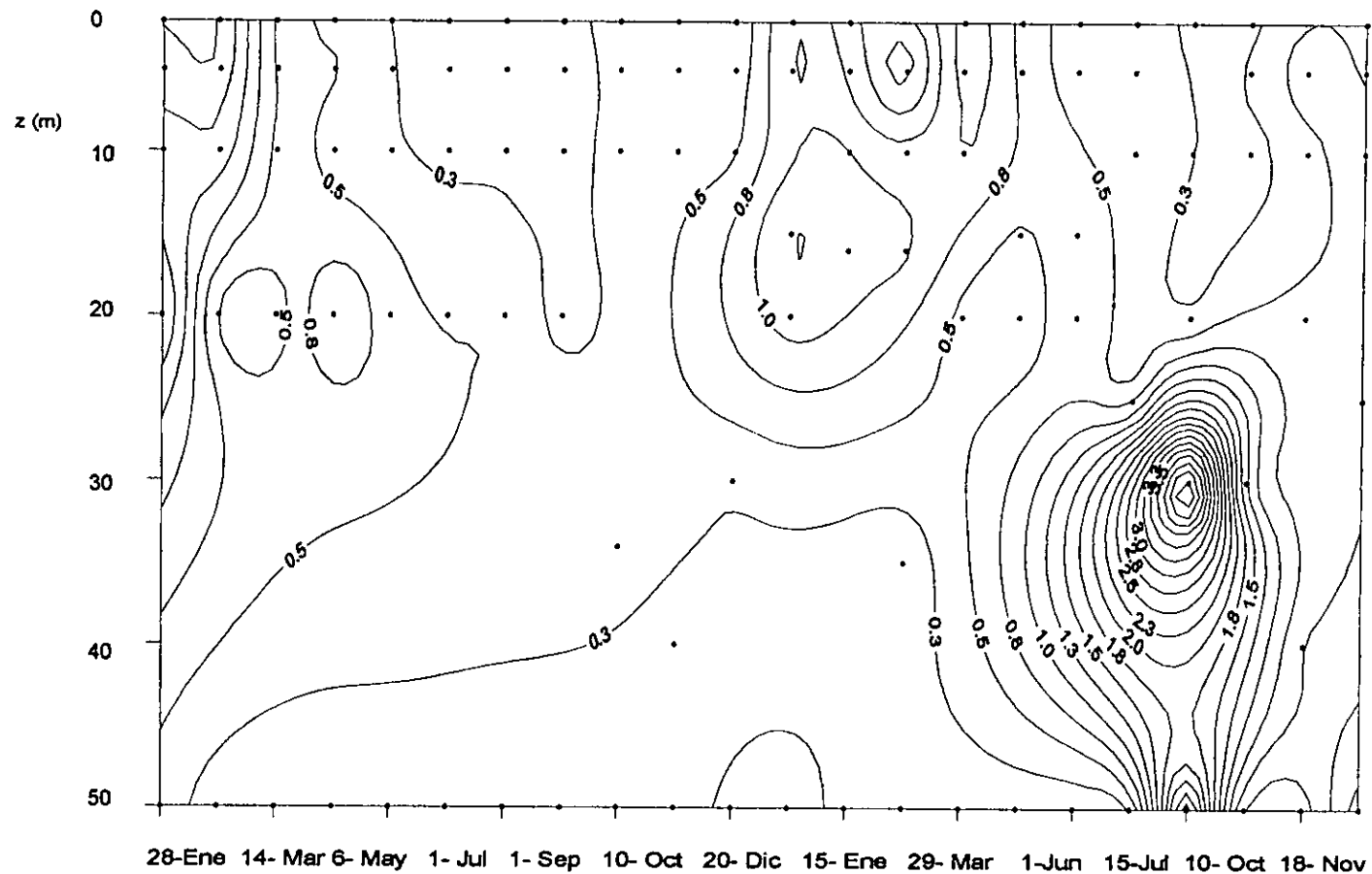


Figura 20 . Diagrama profundidad-tiempo de la concentración de clorofila "a" en la fracción $<2\mu\text{m}$ en el lago Alchichica, 1998-1999 (los puntos indican los sitios exactos de muestreo).

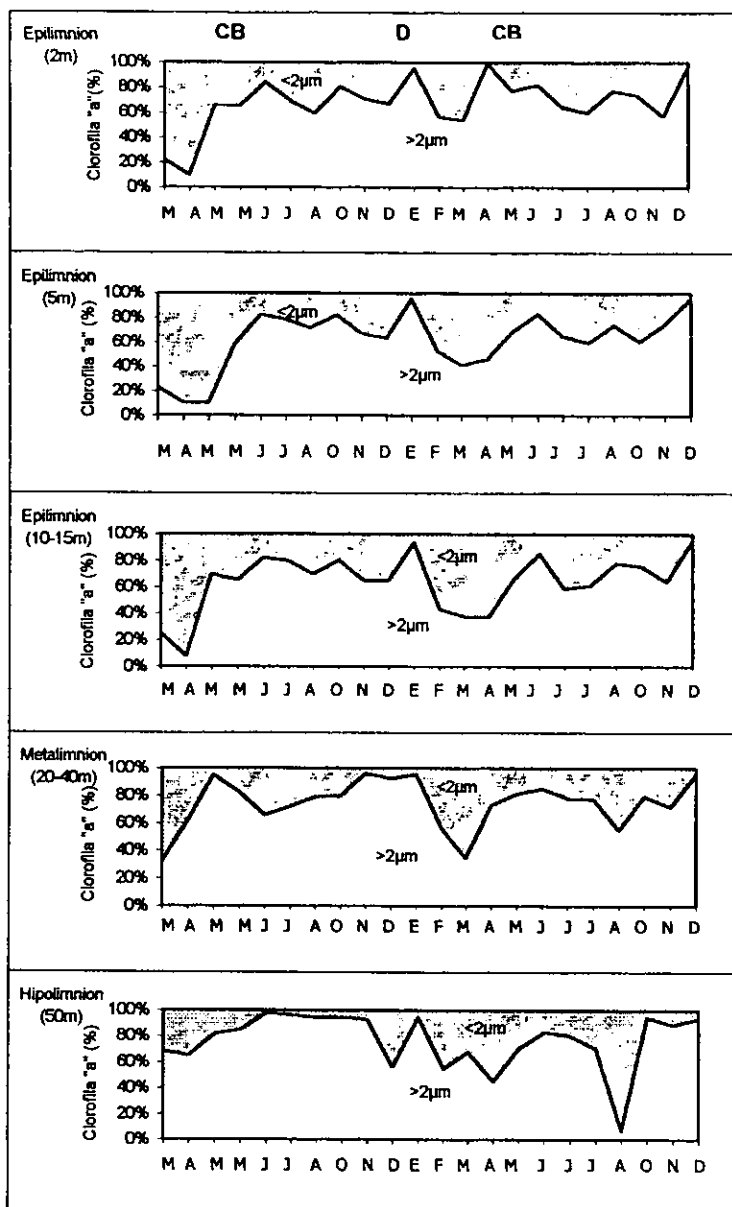


Figura 21. Contribución porcentual por tallas al fitoplancton de Alchichica, CB: Florecimiento de cianobacterias, D: Florecimiento de diatomeas ($<2\mu\text{m}$, $>2\mu\text{m}$).

Sin embargo, el picoplancton autótrofo (tallas de 0.2-2 μ m) es un componente importante de las comunidades limnéticas y oceánicas debido a su participación como parte del circuito microbiano y de todo el flujo de energía en los sistemas planctónicos. El picoplancton posee tasas de crecimiento y de asimilación de nutrientes mucho más elevadas que el plancton de mayor talla (Weisse 1988), por lo que, aunque en Alchichica la biomasa del picoplancton (expresada como clorofila "a") sea menor a la del plancton >2 μ m, su importancia como transformadores y como vía de transporte de la energía hacia niveles superiores de producción debe ser considerada.

Los grupos de organismos que conforman el fitoplancton de Alchichica varían a lo largo del año: diatomeas en el florecimiento invernal y cianobacterias en el florecimiento primaveral. Ambos grupos de organismos pertenecen, como se ha mencionado, a células >2 μ m y están representados por las especies *Cyclotella choctawhatcheeana* (Oliva *et al.* 1999) en el caso de las diatomeas y *Nodularia spumigena* en el caso de las cianobacterias (Lugo *et al.* 1999, Oliva *et al.* 1999). *Nodularia spumigena* ha registrado florecimientos masivos en una gran variedad de ambientes salinos, incluyendo al lago Atexcac, cercano a Alchichica (Macek *et al.* 1994), así como el mar Báltico, estuarios y aguas salinas interiores de latitudes templadas y tropicales de todo el mundo (Hammer 1986). La importancia de esta cianobacteria radica en que es una fuente muy importante de materia orgánica y nitrógeno que se aporta al sistema. La sedimentación de células de *Nodularia* hacia el fondo se ha asociado con el consumo de oxígeno en el hipolimnion, generando condiciones microaeroflicas o de anoxia (Galat *et al.* 1990). De esta manera, las condiciones de anoxia que se observan en Alchichica en periodos de estratificación pueden relacionarse con la sedimentación masiva de estas células, además de la contribución de otros grupos, como es el caso de las diatomeas, hacia el fondo.

Tanto las diatomeas como las cianobacterias registran su densidad mayor en cada uno de los florecimientos, respectivamente, manteniendo densidades menores el resto del año (Oliva *et al.* 1999). En el florecimiento invernal se registran también otras especies que se ven favorecidas por las condiciones de concentración elevada de nutrientes, tales como *Mycrocystis* sp., *Monoraphidium minutum*, *Oocystis parva* y *Glenodinium* sp. -pertenecientes a la fracción >2 μ m- y *Synechocystis aquatilis* y *Chroococcus* sp. -en la fracción <2 μ m-. En el mes de marzo continúa registrándose *Monoraphidium minutum* y aparecen algunas diatomeas de forma esporádica pertenecientes a los géneros *Aulacoseira*, *Fragilaria*, *Rhopalodia* y *Cocconeis*. En abril,

justo antes del florecimiento primaveral, se presenta la clorofita *Oocystis submarina*, además de *Nodularia spumigena*, aun cuando su abundancia no corresponde todavía a la del florecimiento. En mayo, el florecimiento primaveral se encuentra ya establecido con la cianobacteria *Nodularia spumigena*; sin embargo, a este periodo se suman también otras especies de menor importancia, como las clorofitas *Oocystis submarina*, *O. parva*, *Monoraphidium minutum*, las cianobacterias unicelulares *Microcystis*, *Synechocystis aquatilis*, la diatomea *Cyclotella choetawhatcheeana*, el euglénido *Euglena*, y los dinoflagelados *Glenodinium* y *Cryptomonas*. En los periodos de estratificación bien establecida (julio-diciembre) se presenta una mezcla de especies, entre las que destacan, *Cyclotella choetawhatcheeana*, *Cymbella*, *Achnanthes*, *Nitzschia*, *Chaetoceros elmorei*, *Monoraphidium minutum*, *Oocystis parva*, *Synechocystis aquatilis*, *Chroococcus* y *Glenodinium* (Oliva et al. 1999).

La sucesión de grupos de fitoplancton observada en Alchichica (diatomeas en circulación y cianobacterias a inicios de la estratificación) se ha registrado en otros lagos tropicales (Philips et al. 1997). La disponibilidad de nutrimentos, la cantidad de luz y la temperatura son los parámetros de mayor importancia que son alterados por los ciclos de estratificación y circulación, y por lo tanto, que afectan la sucesión del fitoplancton en lagos tropicales. Por ejemplo, la dinámica de nutrimentos en el lago Tangafika muestra una relación inversa entre la concentración de ortofosfatos y la clorofila, mientras que con el nitrógeno no se observa ninguna relación. Esto se debe a que durante los máximos algales, el fósforo se reduce mucho más rápido que el nitrógeno y llega a ser limitante; sin embargo, el nitrógeno puede agotarse antes que el fósforo -que permanece en pequeñas concentraciones- y permitir el desarrollo de cianobacterias fijadoras de nitrógeno hasta que éste también se agota. La presencia de cianobacterias en la parte central de Tangafika sugiere el uso de nitrógeno atmosférico por parte del fitoplancton (Hecky y Kling 1981). En Alchichica, la limitación por nitrógeno observada durante los periodos de florecimiento indica que las cianobacterias están aprovechando el fósforo disponible y fijando nitrógeno atmosférico que está limitado en la columna de agua (Falcón com. pers.).

En embalses tropicales se han registrado los mismos patrones de sucesión que en lagos. Tal es el caso del embalse australiano Solomon, en donde el fitoplancton estuvo dominado por diatomeas en invierno y por cianobacterias en verano (Hawkins y Griffiths 1993). También se presentaron picos de producción debidos a pequeñas especies (euglénidos) debido a su incursión en el hipolimnion (pueden moverse con sus

flagelos) o bien a una profundización de la termoclina antes de que se mezcle completamente la columna, (atelmixis). La desaparición abrupta de las diatomeas coincide con el reestablecimiento de la estratificación térmica y, además, a su mayor velocidad de sedimentación en comparación con aquellas especies móviles o con capacidad de flotación. Adicionalmente, se sabe que la velocidad de sedimentación de las diatomeas aumenta bajo condiciones de estrés en los nutrientes (en especial por el agotamiento de sílice). En este embalse se registra un florecimiento de cianobacterias en verano, comparable al de finales de primavera en Alchichica; y después de este florecimiento, existe un periodo en donde la comunidad está formada por una mezcla de dinoflagelados, euglenofitas y clorofitas, antes que aparezcan de nuevo diatomeas. Probablemente, estas especies más oportunistas son menos susceptibles que las diatomeas a la inhibición por productos metabólicos liberados en la columna de agua por las cianobacterias (Hawkins y Griffiths 1993).

La presencia del florecimiento de cianobacterias en Alchichica al principio de la etapa de estratificación puede deberse a las mismas causas del florecimiento de primavera en los lagos templados. Durante la mezcla, las aguas de superficie se enriquecen con nutrientes y, si la mezcla se interrumpe, ocurre el crecimiento rápido del fitoplancton (no necesariamente cianobacterias) en la parte superior de la columna de agua. De manera general, el máximo de biomasa ocurre cuando la capa mezclada es delgada, pues es cuando se presentan las mejores condiciones de luz. Cuando el lago está estable y la capa mezclada no cambia, el declinamiento del máximo de biomasa se explica por la disminución de nutrientes.

Se sugiere (Boland y Griffiths 1996) que las diatomeas responden a la mezcla más rápido que otros taxa y que se ven menos favorecidas por termoclinas estables en comparación con las cianobacterias. La sucesión de especies en un lago profundo inicia con la mezcla y concluye cuando la estabilidad de la columna se rompe nuevamente. En los lagos templados, los cambios en la sucesión son dictados por la disminución de los nutrientes y por cambios en la transparencia (similar a lo que ocurre en Alchichica). Las diatomeas ocurren en etapas tempranas de la sucesión, las clorofitas ocurren después de las diatomeas y las cianofíceas después de las clorofitas. Esta sucesión puede aplicarse a algunos lagos tropicales como el Valencia y también a Alchichica; sin embargo, el número de episodios de sucesión y el intercalamiento de más grupos de fitoplancton llega a ser mayor debido a los drásticos cambios ocasionales del grosor de la capa mezclada (atelmixis) (Lewis 1986).

CONCLUSIONES

Alchichica se clasifica como un lago monomítico cálido de acuerdo a la dinámica térmica registrada.

El oxígeno disuelto tuvo un comportamiento ligado a la dinámica térmica con una oxiclina marcada en la estratificación y concentraciones homogéneas en los periodos de mezcla.

Se registraron concentraciones nulas de oxígeno en el hipolimnion del lago durante los periodos de estratificación.

El 1% del PAR se ubicó siempre dentro del metalimnion, excepto al final de la estratificación.

Los nutrientes tuvieron una dinámica ligada a los periodos de mezcla y estabilización de la columna de agua, siendo bajos en el epilimnion y con concentraciones mayores en el hipolimnion durante la estratificación, mientras que en los periodos de mezcla sus concentraciones fueron homogéneas en toda la columna de agua.

El nutriente limitante en Alchichica varía a lo largo del año con una predominancia del nitrógeno en periodos de mezcla y del fósforo en periodos de estratificación.

La concentración de clorofila "a" muestra fluctuaciones importantes a lo largo del año con valores que corresponden desde condiciones oligotróficas ($<5\mu\text{g Cl "a"/L}$) hasta condiciones mesotróficas ($\approx 13\mu\text{g Cl "a"/L}$).

Los valores más elevados de clorofila "a" corresponden a dos florecimientos importantes: uno profundo de diatomeas invernal (durante el periodo de mezcla) y otro superficial de cianobacterias primaveral (al inicio de la estratificación).

Se registraron otros dos periodos de concentración máxima profundos en periodos de estratificación bien establecida explicados a través de un proceso de evolución de la termoclina.

Fue registrado un DCM persistente durante la fase de estratificación del lago, lo cual es una condición habitual en cuerpos de agua que se estratifican.

La fracción del fitoplancton más importante para Alchichica fue la correspondiente al nano y al microfitoplancton ($>2\mu\text{m}$) con una contribución porcentual promedio al valor total de clorofila de un 70%.

La predominancia de células de tamaño mayor a $5\mu\text{m}$ en el fitoplancton de Alchichica, indica que la producción del fitoplancton es poco consumida en la columna

de agua, por lo que sedimenta hacia el fondo, contribuyendo así a la generación de anoxia en el hipolimnion.

Los procesos de mezcla y estabilización de la columna de agua, es decir la hidrodinámica, son los mecanismos más importantes para la definición del comportamiento biológico y de nutrimentos en Alchichica.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcocer, J., A. Lugo, S. Estrada, M. Ubeda y E. Escobar. 1993. La macrofauna bentónica de los axalapazcos mexicanos. *Actas del VI Congreso Español de Limnología* 33: 409-415.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara. En prensa. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, México. *Vehr. Internat. Verein. Limnol.* 27
- Alcocer, J. y E. Escobar. 1992. La producción primaria en aguas athalasohalinas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 43: 101-108.
- Alcocer, J. y W.D. Williams. 1993. *Lagos salinos mexicanos*. Pp. 849-865. In: Salazar-Vallejo S.I. y N.E. González (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. Com. Nat. Biodiversidad y CIQRO. México.
- Alvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la región de los Llanos, estado de Puebla (México). *An. Esc. nac. Cienc. biol., México* 1-4: 81-107.
- Arredondo-Figueroa, J.L., L.E. Borrego-Enríquez, R.M. Castillo-Domínguez y M.A. Valladolid-Guerrero. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biotica* 8(1): 37-47.
- Arredondo-Figueroa, J.L., O.Vera y A.O. Ortiz. 1984. Análisis de componentes principales y cúmulos, de datos limnológicos, en el Lago de Alchichica, Puebla. *Biotica* 9(1): 23-39.
- Bernal, F.W. 1998. The lakes of Michoacan (Mexico): a brief history and alternative point of view. *Freshwater Forum* 10: 20-34.
- Boland, K.T. y D.J. Griffiths. 1996. *Water column stability as a major determinant of shifts in phytoplankton composition – evidence from two tropical lakes in northern Australia*. Pp. 89-99. In: Schiemer, F. y K.T. Boland (eds.). Perspectives in tropical limnology. SPB Academic Publishing bv. Amsterdam. The Netherlands.
- Brandon, R.A., E.J. Maruska y W.T. Rumph. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, Mexico. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 3: 112-125.
- Capblancq, J. y J. Catalan. 1994. *Phytoplankton: which, and how much?*. In: Margalef, R. (ed.). Limnology now: A paradigm of planetary problems. Elsevier Science B.V. Pp. 9-36.
- Cullen, J.J. 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll "a". *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 791-803.

- Danielidis, D.B., M. Spartinou y A. Economou-Amilli. 1996. Limnological survey of lake Amvrakia, western Greece. *Hydrobiologia* 318: 207-218.
- Esteves, F.A. 1988. *Fundamentos de Limnologia*. Interciencia/Finep. Río de Janeiro. 575pp.
- Evans, C.A., J.E. O'Reilly y J.P. Thomas. 1987. *A handbook for the measurements of chlorophyll "a" and primary production*. Texas A&M University. Texas. 114pp.
- Frenette, J.J., S. Demers, L. Legendre, M. Boulé y J. Dodson. 1994. Mixing, stratification and the fate of primary production in an oligotrophic multibasin lake system (Québec, Canada). *J. Plankton Res.* 16(9): 1095-1115.
- Frenette, J.J., S. Demers, L. Legendre y M. Boulé. 1996. Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system. *J. Plankton Res.* 18(1): 45-61.
- Galat, D.L., J.P. Verdin y L.L. Sims. 1990. Large-scale patterns of *Nodularia spumigena* blooms in Pyramid lake, Nevada, determined from Landsat imagery: 1972-1986. *Hydrobiologia* 197: 147-164.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. E. García. México. 217pp.
- Gardner, W.S., J.F. Cavaletto, H.A. Bootsma. P.J. Lavrentyev y F. Troncone. 1998. Nitrogen cycling rates and light effects in tropical lake Maracaibo, Venezuela. *Limnol. Oceanogr.* 43(8): 1814-1825.
- Gervais, F., J. Padisák y R. Koschel. 1997. Do light quality and low nutrient concentration favour picocyanobacteria below the thermocline of the oligotrophic Lake Stechlin? *J. Plankton Res.* 19(6): 771-781.
- Hall, K.J. y T.G. Northcote. 1990. Production and decomposition processes in a saline meromictic lake. *Hydrobiologia* 197: 115-128.
- Hambright, K.D., M. Gophen y S. Serruya. 1994. Influence of long term climatic changes on the stratification of a subtropical, warm monomictic lake. *Limnol. Oceanogr.* 39(5): 1233-1242.
- Hammer, U.T. 1981. Primary production in saline lakes: A review. *Hydrobiologia* 81/82: 47-58.
- Hawkins, P.R. y D.J. Griffiths. 1993. Artificial destratification of a small tropical reservoir: effects upon the phytoplankton. *Hydrobiologia* 254: 169-181.

- Hecky, R.E. y H.J. Kling. 1981. The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of lake Tanganyika: Species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution. *Limnol. Oceanogr.* **26(3)**: 548-564.
- Kiefer, D.A. y W.S. Chamberlin. 1989. Natural fluorescence of chlorophyll a: Relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific gyre. *Limnol. Oceanogr.* **34(5)**: 868-881.
- Kifle, D. y A.Belay. 1990. Seasonal variation in phytoplankton primary production in relation to light and nutrients in lake Awasa, Ethiopia. *Hydrobiologia* **196**: 217-227.
- Kotut, K., L. Krienitz y F.M. Muthuri. 1998. Temporal changes in phytoplankton structure and composition at the Turkwel Gorge Reservoir, Kenya. *Hydrobiologia* **368**: 41-59.
- Lampert, W. y U. Sommer. 1997. *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. Oxford. 382pp.
- Legendre, L. y F. Rassoulzadegan. 1996. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **145**: 179-193.
- Legendre, L. 1999. Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Jpn. J. Limnol.* **60(1)**: 1-10.
- Letelier, R.M., R.R. Bidigare, D.V. Hebel, M. Ondrusek, C.D. Winn y D.M. Karl. 1993. Temporal variability of phytoplankton community structure based on pigments analysis. *Limnol. Oceanogr.* **38(7)**: 1420-1437.
- Lewis, W.M. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 1779-1787.
- Lewis, W.M. 1986. Phytoplankton succession in lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia* **138**: 189-203.
- Lewis, W.M. 1990. Comparisons of phytoplankton biomass in temperate and tropical lakes. *Limnol. Oceanogr.* **35(8)**: 1838-1845.
- Lewis, W.M. 1996. *Tropical lakes: how latitude makes a difference*. Pp. 43-64. In: Schiemer, F. y B.T. Boland (eds.). *Perspectives in tropical limnology*. SPB Academic Publishing bv. Amsterdam. The Netherlands.
- Lugo, A., J. Alcocer, M.R. Sánchez, E. Escobar y M. Macek. En prensa. Temporal and spatial variation of bacterioplankton abundance in a tropical, warm-monomictic, saline lake: Aichichica, Puebla, México. *Vehr. Internat. Verein. Limnol.* **27**
- Macek, M., G. Vilclara y A. Lugo. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Marine Microbial Food Webs* **8**: 235-249.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1,010pp.

- McManus, G.B. y R. Dawson. 1994. Phytoplankton pigments in the deep chlorophyll maximum of the Caribbean Sea and the western tropical Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **113**: 199-206.
- Melack, J.M. 1988. Primary producer dynamics associated with evaporative concentration in a shallow, equatorial soda lake (Lake Elmenteita, Kenya). *Hydrobiologia* **158**: 1-14.
- Moll, R. A., M. Z. Brahece y T. P. Peterson. 1984. Phytoplankton dynamics within the subsurface chlorophyll maximum of Lake Michigan. *J. Plankton Res.* **6(5)**: 751-766.
- Mukankomeje, R., P-D. Plisnier, J.P. Descy y L. Massaut. 1993. Lake Muzahi, Rwanda: limnological features and phytoplankton production. *Hydrobiologia* **257**: 107-120.
- Njuguna, S.G. 1988. Nutrient-phytoplankton relationships in a tropical meromictic soda lake. *Hydrobiologia* **158**: 15-28.
- Nürnberg, G.K. 1995. Quantifying anoxia in lakes. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 1100-1111.
- Oliva, M.G., A. Lugo, J. Alcocer y L. Peralta. 1999. Phytoplankton dynamics in a tropical hiposaline deep lake. *Proceedings of the 7th International Conference on Salt Lakes.* s/p.
- Payne, A.I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers.* Wiley
- Philips, E.J., M. Cichra, K. Havens, C. Hanlon, S. Badylak, B. Rueter, M. Randall y P. Hansen. 1997. Relationship between phytoplankton dynamics and the availability of light and nutrients in a shallow sub-tropical lake. *J. Plankton Res.* **19(3)**: 319-342.
- Priscu, J.C. y C.R. Goldman. 1982. Seasonal dynamics of the deep-chlorophyll maximum in Castle Lake, California. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 208-214.
- Ramírez-García, P. y A. Novelo. 1984. La vegetación acuática en seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. México* **46**: 75-88
- Reyes, C.M. 1979. *Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala.* Colección Científica Prehistoria No. 71. Inst. Nal. Antrop. Hist. México, México. 50pp.
- Reynolds, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press. Cambridge. 384pp.
- Reynolds, C.S. 1997. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory.* Ecology Institute. Oldendorf. 371pp.
- Scharek, R., L. M. Tupas y D. M. Karl. 1999. Diatom fluxes to the deep sea in the oligotrophic North Pacific gyre at Station ALOHA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **182**: 55-57.

- Shortreed, K.S. y J. G. Stockner. 1990. Effect of nutrient additions on lower trophic levels of an oligotrophic lake with a seasonal deep chlorophyll maximum. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 262-273.
- Stone, L., T. Berman, R. Bonner, S. Barry y S.W. Weeks. 1993. Lake Kinneret: a seasonal model for carbon flux through the planktonic biota. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 1680-1695.
- Strass, V.H. y J. D. Woods. 1991. New production in the summer revealed by the meridional slope of the deep chlorophyll maximum. *Deep-Sea Res.* **38(1)**: 35-56.
- Tremblay, J.E., L. Legendre y J.C. Theriault. 1997. Size-differential effects of vertical stability on the biomass and production of phytoplankton in a large estuarine system. *Est. Coastal and Shelf Sci.* **45**: 415-431.
- Torres-Orozco, R.E., C. Jiménez-Sierra y A. Pérez-Rojas. 1996. Some limnological features of three lakes from Mexican neotropics. *Hydrobiologia* **341**: 91-99.
- Umaña, G. y C. Jiménez. 1995. The basic limnology of a low altitude tropical crater lake: Cerro Chato, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* **43(1-3)**: 131-138.
- Varela, R.A., A. Cruzado y J. Tintoré. 1994. A simulation analysis of various biological and physical factors influencing the deep-chlorophyll maximum structure in oligotrophic areas. *J. Mar. Syst.* **5**: 143-157.
- Vera, M.O. y L.M.O.A. Ortiz. 1980. Estudio de la diversidad del fitoplancton y su distribución vertical a lo largo de un ciclo anual y su relación con algunos parámetros físicos y químicos en el lago cráter de Alchichica, Puebla, México. Reporte de Servicio Social. CBS, Zootecnia. UAM Iztapalapa, México. 51pp.
- Vílaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 435-440.
- Vincent, W.F., W. Wurtsbaugh, C.L. Vincent y P.J. Richerson. 1984. Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high-altitude lake (Lake Titicaca, Peru-Bolivia): Application of physiological bioassays. *Limnol. Oceanogr.* **29(3)**: 540-552.
- Vollenweider, R.A. 1969. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. Blackwell Scientific Publications. Londres. 213pp.
- Weisse, T. 1988. Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance. *J. Plankton Res.* **10(6)**: 1179-1188.
- Westlake, D.F. 1980. *Primary production*. Pp. 141-246. In: Le Cren E.D. y R.H. Lowe-McConnell (eds.). *The functioning of freshwater ecosystems*. International Biological Programme 22. Cambridge University Press. Cambridge.

- Wood, R.B. y J.F. Talling. 1988. Chemical and algal relationships in a salinity series of Ethiopian inland waters. *Hydrobiologia* **158**: 29-67.
- Wright, S.W., S.W. Jeffrey y R.F.C. Mantoura. 1997. *Evaluation of methods and solvents for pigment extraction*. Pp. 261-282. In: S.W. Jeffrey, R.F.C. Mantoura y S.W. Wright. (eds.). *Phytoplankton pigments in oceanography: Guidelines to modern methods*. UNESCO. Paris.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Javier Alcocer Durand por la invaluable formación profesional que me ha brindado durante todos estos años, por ser la guía y el apoyo principal para que este trabajo pudiera ser concluido, por su amistad, gracias.

A todos los miembros de mi comité tutorial por sus acertados comentarios y clara dirección que dieron a esta tesis.

A la Biól. Ma. Guadalupe Oliva, por su ayuda en la descripción taxonómica de las especies de Alchichica; una vez más pude contar con su experiencia y apoyo; sin los cuales esta tesis no hubiera podido ser concluida.

A la Dra. Elva Escobar por sus comentarios que le dieron forma a este trabajo de investigación y por la facilidad prestada para el uso de las instalaciones y equipo del laboratorio de ecología del bentos del ICMYL, UNAM.

Al Dr. Martín Merino por su asesoría y apoyo para el cumplimiento de los objetivos de esta tesis y por la disponibilidad de las instalaciones y equipo de su laboratorio. A Pati y a Sergio gracias por resolver las dudas que surgieron.

Al laboratorio de Limnología de la ENEP Iztacala, UNAM, por sus instalaciones y equipo proporcionados para la realización de esta tesis. A todos sus miembros, mil gracias por el apoyo y amistad recibidos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por haberme otorgado una beca para realizar los estudios de maestría, apoyo sin el cual difícilmente se hubiera podido concluir este trabajo.

A la Dirección General de Estudios de Posgrado por otorgarme el complemento de beca para la realización de estudios de maestría, apoyo esencial para la terminación de esta tesis.

DEDICATORIA

A mi esposo, *Rafael R. Malpica González*, por su apoyo incondicional y su enorme insistencia para concluir este trabajo de investigación. Por su amor y comprensión, mil gracias.

A mi padre, *Juvenal Sánchez Arceo (+)*, que está siempre presente en mi corazón y en mis pensamientos, siempre al lado de cada meta alcanzada.

A mi madre, *Agustina Reyes Mejorada*, a la cual se que le da mucho gusto ver esta tesis terminada. Este esfuerzo es producto del trabajo y responsabilidad que ha sabido sembrar en mi.

A mi hermana, *Citlali Sánchez Reyes*, por el ejemplo de trabajo y esfuerzo que día a día muestra hacia los demás.

A mi sobrina, *Sri Itzel Ruíz Sánchez*, por la compañía y las alegrías que siempre me brinda. Sigue adelante.