

0038/24



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA
PRODUCCIÓN PRIMARIA DE UN CUERPO DE
AGUA DE ALTA MONTAÑA Y SU RELACIÓN
CON EL MEDIO A TRAVÉS DE LA APLICACIÓN
DE MODELOS MULTIVARIADOS**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

**P R E S E N T A
REBECA GONZÁLEZ VILLELA**

**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. GUADALUPE JUDITH DE LA LANZA ESPINO**

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2002

✓



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ÍNDICE

1	RESUMEN	3
2	INTRODUCCIÓN	5
3	OBJETIVOS	16
4	ANTECEDENTES	18
5	ÁREA DE ESTUDIO	25
6	METODOLOGÍA	29
	6.1 Obtención de las muestras	29
	6.2 Tratamiento de los datos	32
	6.3 Modelos Dinámicos	35
	6.4 Análisis de Componentes Principales	36
7	RESULTADOS	37
	7.1 Relaciones intra compartimentos	37
	7.2 Relaciones entre compartimentos	41
	7.3 Análisis de Componentes Principales	46
8	DISCUSIÓN	54
	8.1 Modelo Dinámico intra compartimentos	54
	8.2 Modelo Dinámico entre compartimentos	66
	8.3 Análisis de Componentes Principales	71
9	CONCLUSIONES	85
10	BIBLIOGRAFÍA	88

1 RESUMEN

El presente estudio comprende el análisis integrativo y descriptivo (aproximación ecosistémica) de la dinámica climática, fisicoquímica y biológica (producción primaria, diversidad y abundancia de fitoplancton) del lago cráter de alta montaña El Sol, a través de modelos dinámicos y jerárquicos obtenidos del análisis multivariado de la variación anual de 24 variables y 441 observaciones (mayo de 1982 - abril 1983). Los datos (10,548) fueron clasificados en compartimentos (meteorológico, fisicoquímico y biológico). El tipo y grado de relación intra y entre variables se obtuvo del análisis estadístico de Correlación Lineal de Pearson, así como la categorización de las variables en la dinámica lacustre, estacionalidad y gradación ambiental en relación con la producción primaria del Análisis de Componentes Principales. Los modelos dinámicos resaltaron a la temperatura mínima del aire con la mayor influencia, hecho que la define como una determinante térmica en una zona fría. Las relaciones entre los SO_4^{2-} , dureza, conductividad, NO_3^- , NH_4^+ y relación N/P, las señalan como principales electrolitos en el lago, atribuibles a la naturaleza ígnea de las rocas y al tipo de escorrentías en el lago. Resaltan asimismo, las correlaciones entre el CO_2 , pH, O_2 , NO_2^{2-} y temperatura del agua señalando los procesos de respiración y fotosíntesis, solubilidad de los gases y condiciones de oxidación y reducción para el lago El Sol. Entre compartimentos, las correlaciones más significantes muestran a la clorofila relacionada con el suministro de energía y nutrientes, determinados por la nubosidad, precipitación y velocidad del viento. El fitoplancton estuvo dominado por pirrofitas y crisofitas (*Peridinium willei*, *P. lomnickii* y *Dinobryon cylindricum* v. *alpinum*, respectivamente). La diversidad de pigmentos (D_{430}/D_{665}) presentó picos simultáneos con la precipitación y nutrientes durante el verano, coincidentes con un incremento de especies fitoplanctónicas con mayores contenidos de clorofila *b*, como: *Desmidiium* sp, *Gonatozygon* spp, *Scenedesmus* spp, *Closterium* spp, *Pediastrum* spp, y *Cosmarium* sp (20 especies de clorofitas), resultados que explican las correlaciones entre la diversidad de pigmentos y la clorofila *b*, precipitación, NO_2^{2-} y NO_3^- . Las variables climáticas como: la temperatura mínima y media del aire y velocidad del viento explicaron el 36% de la variación total del sistema en estudio en el Análisis de Componentes Principales. La precipitación y los nutrientes definieron el segundo componente y la iluminación, clorofila *a*, temperatura del agua y CO_2 el tercer componente. El gradiente climático, los nutrientes y el metabolismo del lago determinaron los patrones de variación en la dinámica lacustre sugiriendo un significativo tiempo de letargo entre las entradas físicas y las salidas biológicas. La definición de dos temporadas, una seca y otra lluviosa coincidieron con el mínimo y el máximo de producción fitoplanctónica, respectivamente. El efecto preponderante del clima sobre los aspectos fisicoquímicos y de éstos sobre la concentración de clorofila, contrasta con los lagos tropicales altitudinalmente bajos donde la luz y los nutrientes son los factores limitantes de la producción.

Abstract

The statistical treatment of large volumes of limnological data permits the proposal and exploration of hypotheses concerning the makeup and function of a lacustrine system. To evaluate these relationships in a tropical zone with environmental conditions similar to those of temperate regions, the relationships between meteorological and physico-chemical features and phytoplanktonic chlorophyll *a*, *b* and *c* concentration in the water from the tropical high mountain lake El Sol, were explored. Twenty-four environmental variables and 441 observations on the horizontal and vertical profiles obtained from May 1982 to April 1983. The data were analyzed through the correlations ($P < 0.05$ and $P < 0.01$) within and among the meteorological, physico-chemical and biological compartments, and Principal Components Analysis in order to classify it in agreement with its influence on this tropical but cold aquatic ecosystem. The correlations in the meteorological compartment describe the cold climatic conditions. In the physico-chemical module, the most significant correlations were those between dominant electrolytes with conductivity and hardness, and water temperature with gas content and pH, emphasizing the nutrients and redox reactions in the lacustrine metabolism. Among compartments, the most significant correlations were those between chlorophyll and the supply of energy and nutrients, as determined by cloudiness, rainfall and wind speed. Phytoplankton was dominated by *Peridinium lomnickii*, *Peridinium willei* and *Dinobryon cylindricum v. alpinum*. Pigment diversity (D_{430}/D_{665}), rainfall and nutrients show simultaneous peaks in summer, coinciding with an increase in phytoplanktonic chlorophytes. This behavior explains the correlation between pigment diversity and chlorophyll *b*, rainfall, NO_2^{2-} and NO_3^- . The first three principal components (PC) explained 73.5% of the variation. Minimum and average air temperature, wind speed, sulfates and hardness had greatest weights on the 1st PC, which explained 35.9% of the data variation. Rainfall, nitrates, TN/P- PO_4 ratio and conductivity, contrasting with chlorophyll *b*, maximum air temperature and nitrite and explained 19.8% of the data variation. Cloudiness, water temperature, CO_2 and pH contrasting with light and Chlorophyll *a* had greatest weights on the 3rd PC, which explained 17.8% of the data variation. Biplot of PC1 vs PC2 showed a meteorological gradient, which was determined, through evaporation and rain, that together with a chemical gradient in the water, grouping the samples into cold-dry and warm-rainy seasons. Also, a secondary gradient of nitrate and ions, contrasting with maximum air temperature and nitrite, was defined. Finally, a third gradient of shadow (cloudiness), water temperature, CO_2 and pH, contrasting with light percent and Chlorophyll *a* was defined, suggesting a significant time lag between physical inputs and biological outputs. The preponderant effect of climate on the physico-chemical features and then, on the Chlorophylls concentration, was of different way to altitudinally lower tropical lakes, where light and nutrients are the limiting factors of primary production.

2 INTRODUCCIÓN

La producción primaria, la productividad y el flujo de energía son propiedades integrales de los cuerpos de agua estudiados por el campo de la Limnología contemporánea que presta mayor atención a las leyes de la termodinámica que a la ley de la evolución por selección natural (Lehman, 1986).

La productividad primaria acuática, varía significativamente con las condiciones ambientales prevalecientes (Wetzel, 1983). El comportamiento anual de los factores climáticos determina la sucesión de las estaciones y modifica las características fisicoquímicas del lago al diluir o concentrar alternadamente la solución acuosa; asimismo cambia la circulación y turbulencia que distribuye los solutos en la masa de agua (Schindler, 1978). La heterogeneidad espacial generada por la variación de los factores climáticos y fisicoquímicos en la masa de agua modifica el crecimiento de las diferentes especies determinando la estructura de la comunidad fitoplanctónica y regulando su productividad (Nixdorf *et al.*, 1992).

La energía radiante disponible es uno de los factores que modifica a la producción o biomasa fitoplanctónica en los lagos, pero los nutrientes son también factores que pueden limitar la producción (Brlinsky y Mann, 1973).

Acorde con Gorham (1961), Likens y Bormann (1974), Fee y Hecky (1992), el aporte de sólidos totales al agua depende de la relación:

$$\frac{\text{Área de la Superficie de Drenado}}{\text{Área Superficial del Lago}}$$

siendo más transparentes los lagos con áreas de drenado pequeñas, como los de alta montaña, pues el aporte de sólidos generalmente proviene únicamente de la lluvia que cae sobre la superficie del lago y de las escorrentías de las laderas interiores del cráter cuando se trata de lagos volcánicos (Wurtsbaugh *et al.*, 1985; Pedrozo *et al.*, 1993).

La pobreza de nutrientes en los lagos volcánicos y de alta montaña es extrema debido a las características geológicas y geográficas (prácticamente fuera de la influencia humana), y a las limitantes climáticas sobre la vegetación terrestre de los alrededores. Por lo mismo, los nutrientes en estos lagos tienen implicaciones ecológicas importantes, puesto que el crecimiento de las poblaciones algales está sujeto a las variaciones espaciales y temporales de su suministro y reciclado (Banderas *et al.*, 1991).

El viento influye en los procesos de producción al mover la masa de agua y generar turbulencia, lo que provoca fluctuaciones frecuentes en los recursos del medio y aunque los organismos fitoplanctónicos son capaces de adaptarse a dichas fluctuaciones, las variaciones en su producción son tan marcadas que las

oportunidades para explotar el medio pueden reducirse (Webster, 1990). La turbulencia retarda el asentamiento gravitacional del fitoplancton en el fondo de la columna de agua, mientras que la mezcla vertical homogeneiza la distribución de los solutos, favorece el intercambio de gases disueltos y a la fotosíntesis distribuyendo a las algas por el gradiente luminoso. La turbulencia también favorece el crecimiento algal al reducir el grosor de la capa de nutrientes agotada alrededor de la célula (Reynolds, 1984). La variación en la profundidad de la capa de mezcla iluminada altera el crecimiento algal con pérdidas o ganancias de biomasa, lo que conlleva a la variación en la composición de la comunidad (Talling, 1986).

Las clorofilas son aceptables indicadoras de los procesos productivos en los lagos (Lami *et al.*, 1992), pero como dependen de diversos factores (luz, nutrientes y temperatura) las relaciones que en ocasiones se establecen entre ellas y/o con otros factores no son tan sencillas, por lo mismo los índices basados en las relaciones de pigmentos tiene meramente el valor de un indicador ecológico y, en este sentido, pueden ser criticados. Sin embargo, algunos de los factores (luz, nutrientes y temperatura), que habitualmente determinan el cambio en el tipo de clorofilas y por lo tanto el índice de pigmentos varían de manera paralela, las distribuciones en el tiempo y en el espacio del índice de pigmentos muestran con frecuencia gran coherencia con la distribución de estos factores, por lo tanto, la concentración de pigmentos puede considerarse como propiedad

sintética del ecosistema (Margalef, 1983), como lo muestra la relación estrecha en el modelo de regresión lineal que obtuvo Del Giorgio y Peters (1993), entre la producción algal y la tasa volumétrica con la concentración de clorofila en lagos de una amplia franja del trópico. Frenette *et al.* (1996), señala que la concentración de clorofila está relacionada con la fotosíntesis máxima, el volumen celular, la temperatura del agua y la tasa de feopigmentos para un sistema de lagos oligotróficos de Canadá. Asimismo Kopáček *et al.* (1996), para los lagos de alta montaña de Tatra en Eslovaquia obtuvieron en un análisis de regresión la dependencia de la clorofila *a* con respecto al fósforo.

El ambiente fluctuante puede llegar a definirse mediante una función lineal. Estos modelos determinísticos basados en numerosos coeficientes generalmente obtenidos de la literatura o del muestreo de un sólo ecosistema, por un lado contribuyen poco al conocimiento íntegro y manejo de los cuerpos de agua porque son demasiado complejos debido al alto grado de interacciones climáticas, fisicoquímicas y biológicas que tienen que ser tomadas en consideración para su aplicación, por lo mismo son confusos y frecuentemente no son muy utilizados para la predicción, sobre todo cuando existe un remplazo de especies en los lagos; o por el contrario se tiende a simplificar tanto la información en el modelo que no se representa adecuadamente la realidad del sistema en estudio. Sin embargo, es necesario encontrar y explicar estas relaciones entre compartimentos (meteorológico e hidrológico), para distinguir y

evaluar la influencia antropogénica incontenible que modifica a los sistemas limnéticos (Wetzel, 1991).

Con el conocimiento óptimo de los sistemas limnéticos (geografía, climatología, morfología, hidrología y biología) el manejo y la prevención de la contaminación de las aguas epicontinentales es posible, por lo tanto, es necesario comprender primero la dinámica climática, fisicoquímica y biológica de los cuerpos de agua para poder predecir después el comportamiento de los lagos. Los estudios de mesocosmos (a través del análisis multivariado) son un paso intermedio entre el bioensayo y el conocimiento del ecosistema, y sienta las bases para el manejo de los recursos acuáticos. Es necesario determinar el estado de los sistemas lacustres para implementar las acciones adecuadas que aseguren su futuro funcionamiento, puesto que el impacto de la sociedad sobre los recursos acuáticos a través de sus demandas de explotación pone en peligro su integridad ecológica (Schindler, 1987; Reynolds, 1993).

Los análisis fisiológicos experimentales de las especies y poblaciones acuáticas (enfoque reduccionista), y el análisis multivariado del ecosistema (enfoque holístico), representan medios efectivos complementarios para obtener un conocimiento adecuado del funcionamiento de estos sistemas altamente complejos e interactivos (Wetzel, 1989).

Por el lado holístico, la aplicación de las técnicas de ordenación a los datos permite comparar en forma simultánea a las comunidades de los cuerpos de agua y distinguir a los factores ambientales que determinan la distribución de las especies o su metabolismo, con el fin de clasificar los ambientes (Izaguirre *et al.*, 1990).

El enfoque holístico y el predominio de la óptica termodinámica e ingenieril, no son nuevos y se manifestaron desde el trabajo precursor de Forbes en 1887, donde se encuentran afirmaciones como: equilibrio entre la síntesis y la descomposición de la biomasa; balances de materia y energía en los cuerpos de agua, etc. Asimismo Lund y Talling (1957), utilizan los conceptos termodinámicos de: energía, trabajo, calor, eficiencia termodinámica, etc. Este punto de vista fue madurando y finalmente fue formalizado por Lindeman (1941) en un artículo que hizo época y que promovió, dentro del contexto mas amplio de la bioenergética una ciencia híbrida entre la termodinámica y la ecología, denominada ecología de sistemas, la cual marcó el paso de la orientación empírica a la teoría en ecología y que, además, fue el sustrato del Programa Biológico Internacional.

Posteriormente se realizaron textos específicos sobre productividad en sistemas acuáticos (Valenweider, 1969; Russell-Hunter, 1970; Downing y Rigler; 1972; Goldman, 1974), y el término sistema o ecosistema pasa a formar parte del léxico científico común. Wetzel (1983), concilia la visión hidrobiológica, con la

visión americana mas ingenieril aportadora del Indice Trófico (Carlson, 1977) y es uno de los primeros autores que maneja el término de demófora que se define como el concepto de crecimiento que comprende los efectos combinados de la población en un sentido biológico, y de consumo-producción en un sentido tecnológico. Así, se introduce al campo de la investigación sobre un tópico moderno, la contaminación acuática. Margalef (1983), en sus objetivos y métodos pretende ser mas integrativo y predictivo, basado en el manejo de leyes y variables fisicoquímicas y de las respuestas conjuntas de la comunidad, como son la productividad y la respiración; en lugar de conocer la ecofisiología, dinámica de poblaciones, de comunidades o el análisis de la vegetación en los cuales la biología de especies, sus adaptaciones individuales o conjuntas y su evolución ocupan un interés central. Por su parte, la etapa limnobiológica es mas a fin con la historia natural y reconoce dos puntos de vista en la limnología.

- El naturista (al que el mismo se apega) similar al enfoque limnobiológico y hace énfasis en temas relacionados al origen, composición y estructura de las especies y comunidades acuáticas y a los factores que las determinan, especialmente los evolutivos, tratados con una perspectiva biogeográfica.

- Y el que puntualiza en el medio físico y los ciclos biogeoquímicos (balances de materia y energía), y que no se ocupa mucho de los organismos involucrados ni de su origen histórico y geográfico.

Para Lehman (1986) los cuerpos de agua pueden estudiarse de dos maneras: considerando sus propiedades integrales (biomasa, productividad y flujo de nutrientes), o como entidades biológicas al nivel de poblaciones o comunidades, que para Stráskrabá y Gnauck (1985) estas dos facetas están comprendidas dentro de la ingeniería de procesos y la ingeniería de sistemas respectivamente, tal dicotomía conceptual es una divergencia entre la atención primaria a las leyes de la termodinámica y a la ley de la evolución por selección natural.

Acorde con Peters (1986) en una revisión del uso de modelos y del análisis de regresión en la limnología predictiva, asevera que este enfoque atrae a quienes están dispuestos a sacrificar la precisión y el detalle de la descripción por la generalización y la aplicación en la predicción. La diferencia entre estos puntos de vista no está en sus estructuras teóricas, sino en la selección de variables y modelos de cada subdisciplina.

El detalle de la descripción no es antagónico con la predicción. Utilizando ciertas combinaciones de modelos y variables es posible resumir la información del conjunto de la comunidad (o una porción específica de ella), o del ambiente, en variables compuestas que si bien no tienen una explicación trivial, ofrecen una información interpretable de manera correlativa con otras variables ya sean

simples o múltiples. Por este motivo, ciertos estudios actuales deberían combinar el potencial integrador y predictivo de los modelos empíricos surgidos del análisis de regresión, con los modelos estadísticos de carácter descriptivo en las comunidades, analizando con un enfoque sistémico, de manera estructurada y resumida, la respuesta conjunta de la comunidad a las variaciones ambientales (Banderas y González-Villela, 1996). Además el aspecto evolutivo se aprecia mejor a través de comparaciones, para lo cual se requiere también del análisis comparativo regional entre lagos mexicanos, lo que a su vez demanda la unificación de los métodos de estudio, o conocer la equivalencia entre los resultados de los diferentes métodos utilizados para evaluar las mismas variables, como lo plantearon Brilinsky y Mann (1973), en uno de los primeros análisis estadísticos de la productividad primaria a nivel mundial, donde hacen un estudio limnológico comparativo regional utilizando los factores que gobiernan la productividad en los lagos y reservorios de la zona ártica a la tropical, y en el que hacen un análisis jerárquico de los diferentes componentes del ecosistema mediante el análisis por compartimentos.

El predominio de estudios descriptivos en limnología (Bourget y Fortín, 1995), que si bien son necesarios y pueden ser muy precisos en las descripciones, no alcanzan a determinar el funcionamiento del sistema en su totalidad porque tienen un enfoque reduccionista y porque no son validados experimentalmente, o cuando lo son, no se utilizan criterios biológicos para la

validación, situación que invita a establecer una vinculación profesional mas estrecha entre los diferentes enfoques en la investigación limnológica: a) el limnobiológico relacionado con el origen, composición y estructura de las especies y comunidades acuáticas y los factores que las determinan, especialmente los evolutivos, tratados con una perspectiva biogeográfica, y b) el que utiliza modelos matemáticos y hace énfasis en el medio físico y los ciclos biogeoquímicos, que no se ocupa mucho de los organismos involucrados ni de su origen histórico y geográfico, que se inclina mas hacia el estudio de la propiedades integrales de los sistemas. Enfoque que se desarrolla en el presente estudio.

Por lo tanto, es conveniente determinar el estado de los ecosistemas acuáticos bajo una visión holística, integrativa y comparativa a través del análisis cuantitativo y multivariado de las variables climáticas, hidrológicas y biológicas (aproximación ecosistémica), que resuma el conocimiento del conjunto de la comunidad (o una porción específica de ella) para lograr la adecuada planeación sostenible y el mantenimiento de la biodiversidad a través de la minimización del impacto humano.

En el presente estudio se efectuó el análisis multivariado de 24 variables ambientales y 441 observaciones de tipo biológico de un lago pequeño de alta montaña tropical de dinámica simple y bajo condiciones ambientales similares a

las de los lagos templados del mundo, los mejor estudiados en el orbe (Nilssen, 1984), y del cual se pudieron obtener: 1) el tipo y tendencias de los factores ambientales que afectaron la producción primaria del lago El Sol, 2) la selección de las variables de mayor influencia en los procesos de producción, y; 3) comportamiento y gradación ambiental en relación con la producción primaria bajo la hipótesis nula de que las variables meteorológicas, fisicoquímicas y biológicas no se encuentran correlacionadas entre sí ($r=0$).

3 OBJETIVOS

La importancia de los lagos de alta montaña tropicales radica en que su localización los protege de las perturbaciones humanas (excepto el cambio climático global), por lo que se convierten en laboratorios naturales para probar y comparar diversas hipótesis sobre la diversidad de especies y la estabilidad de las comunidades, así como de la importancia relativa de los factores que determinan y regulan su productividad, tanto en relación a los lagos de las regiones templadas del planeta, como de las zonas bajas de México (Thomasson, 1956; Banderas *et al.*, 1991). En este sentido los objetivos de este estudio son:

- 1) Analizar con un enfoque sistémico las dinámicas climática, fisicoquímica y biológica del lago El Sol, considerándolas individualmente y en conjunto.
- 2) Definir los gradientes ambientales que se presentan en el sistema por efecto de la variación anual meteorológica, fisicoquímica y biológica en el lago El Sol.
- 3) Agrupar y jerarquizar la influencia de las variables climáticas, fisicoquímicas y de producción primaria.

- 4) Comparar y adecuar los resultados contenidos en los modelos propuestos con los de otros cuerpos de agua similares anteriormente analizados.

- 5) Comparar las metodologías estadísticas aplicadas en el estudio de la dinámica climática, fisicoquímica y biológica del lago El Sol.

4 ANTECEDENTES.

Existen diversidad de modelos ecológicos. Los modelos matemáticos o determinísticos constan generalmente de cinco componentes: 1) funciones de fuerza o factores externos no controlables que influyen el estado del ecosistema (la temperatura, la radiación solar, etc.) o funciones de fuerza o variables externas controlables tales como: el ingreso de contaminantes, el consumo de combustibles fósiles, etc.; 2) las variables de estado que describen al ecosistema (concentración de biomasa, productividad, cantidad de nutrientes), 3) los procesos físicos, químicos y biológicos que se dan en un determinado momento dentro del ecosistema y que pueden ser representados mediante una ecuación matemática; 4) Las ecuaciones (relaciones entre las funciones de fuerza y las variables de estado); 5) la representación matemática (ecuaciones) de los procesos que ocurren en el ecosistema y sus coeficientes o parámetros que pueden considerarse constantes para un ecosistema específico o para parte de él en un momento dado, (las constantes universales como la constante de los gases, pesos moleculares, etc., que no están sujetas a calibración; Jorgensen y Vollenweider, 1989).

En los modelos causales o empíricos los parámetros deben de tener una definición precisa y exacta para que mediante la calibración se encuentre la mejor concordancia entre las variables de estado analizadas y observadas. En muchos

modelos estocásticos, las velocidades en los procesos están dadas como valores promedio en un intervalo de tiempo dado, para los cuales no se requiere de una calibración. En cambio, en los modelos de simulación la dinámica de los procesos ecológicos requieren de la calibración para validar el modelo.

En la mayoría de los casos los parámetros sólo se conocen dentro de ciertos límites. Hay que tener en cuenta que una sola ecuación no representa un proceso dado en todos los contextos ecológicos. La mayoría de los procesos tienen varias representaciones matemáticas igualmente válidas debido a su complejidad o a las circunstancias específicas de simplificación. Los modelos constituyen una herramienta eficaz para el estudio de los sistemas complejos, debido a que: generalmente revelan algunas propiedades del sistema en estudio que posteriormente son utilizadas para el establecimiento de las estrategias de investigación y en la generación de hipótesis (Allen, 1977).

Existen diferentes enfoques en los modelos: básicamente los analíticos (descriptivos) que proporcionan una visión holística e integrativa de los sistemas en estudio, y los modelos predictivos y de simulación que son frecuentemente utilizados en biología debido a su capacidad para resumir la información que contienen los datos de campo y generalmente son aplicados en estudios de bioensayo cuando es posible ejercer un control minucioso en las condiciones experimentales; los estudios de mesocosmos mediante modelos determinísticos

no son recomendados por la alta variabilidad e impredecibilidad de los ambientes naturales. Los estudios determinísticos a menudo son irrelevantes en el mundo real donde es imposible poseer un perfecto conocimiento de la forma en que se comporta un sistema complejo (Wetzel, 1991).

La dinámica de fluidos, la meteorología y la ecología utilizan modelos matemáticos cada vez más elaborados e ininteligibles, que deben ser continuamente corregidos con nuevos agregados para poder representar y explicar el fenómeno de estudio. Los sistemas no-lineales sólo pueden ser descritos por la interacción de sus variables y no por la mera adición de ellos, porque constantemente están variando drásticamente ante cambios mínimos en sus componentes. El carácter aleatorio de todo pronóstico parecería deberse a la imposibilidad de dominar todos los parámetros significativos. Sin embargo, todos los sistemas pueden ser descritos en forma estadística.

El determinismo es aplicable para los sistemas simples con pocos grados de libertad, la estadística para los sistemas complicados con muchos grados de libertad sea aleatorio o no aleatorio. Aunque los modelos de predicción y simulación son útiles deben de ser considerados y tomados en cuenta mas bien como una guía de investigación del comportamiento del sistema biológico y no como una solución final. El desarrollo y prueba de estos modelos requieren de una visión interdisciplinaria (Ritter *et al.*, en prensa)

Los modelos matemáticos en limnología frecuentemente son utilizados como herramienta en la evaluación de los efectos que generan las políticas y estrategias de restauración (reducción en la carga de nutrientes, manipulación de la red alimentaria o sus combinaciones) muchos ofrecen la descripción balanceada de la red trófica (basados en el flujo de materia orgánica) para lo cual es necesario contar con en el mayor número de datos posibles. Existen modelos que se restringen a una pequeña parte del ecosistema, como: a la carga de nutrientes y sus efectos sobre el florecimiento fitoplanctónico, a la biomasa algal y su relación con la transparencia. Otros describen la interacciones biológicas entre dos o mas componentes del ecosistema (fitoplancton-zooplancton, o a la dinámica de dos especies de peces) llamados micromodelos-semiacuáticos (Jansen *et al.*, 1995).

En el Seminar on Ecosystem Approach to Water Management (UN/ECE), celebrado en Oslo (1991), se planteó la importancia del enfoque holístico y la necesidad del manejo ecosistémico de los recursos acuáticos a través del análisis multivariado (Reynolds, 1993). Así mismo, Vallentyne (1999), hace énfasis en la importancia actual de la integración holística del conocimiento de los cuerpos de agua continentales, para la planificación, resolución de problemas y establecimiento de políticas en torno al manejo de los recursos acuáticos.

Los modelos de producción primaria en lagos generalmente se han desarrollado en países con condiciones ambientales diferentes al nuestro. En

México se cuenta con algunos estudios de producción primaria en cuerpos de agua dulce con un enfoque sistémico y con apoyo matemático-estadístico, como el de: Arredondo, *et. al.* (1982), y Ponce y Arredondo (1986), quienes aplicaron diversos modelos descriptivos, así como el análisis multivariado en varios sistemas lacustres y embalses temporales, y el de González-Villela (1991), que utilizó los análisis de correlación y regresión múltiples con el fin de describir y predecir la producción primaria de el lago El Sol.

Sin embargo, existen algunos estudios de tipo descriptivo y predictivo en cuerpos de agua continentales en los que se analizan diferentes tópicos, como el de: Arredondo (1987), quien evaluó con técnicas multivariadas la calidad de tres tipos de fertilizantes empleados en acuicultura. Banderas (1988), usó la estadística descriptiva combinada con el análisis exploratorio de datos para definir unidades morfométricas en poblaciones algales bentónicas y para regionalizar al lago a través de la comunidad fitobentónica. Banderas (1994), utilizó el modelo de regresión junto con los modelos estadísticos descriptivos para analizar la respuesta conjunta de la vegetación ficobentónica de un lago a las variaciones ambientales.

En el ámbito internacional Bourget y Fortín (1995), señalan que entre 1980 y 1990, la mayoría de los trabajos limnológicos fueron descriptivos en un 60% y únicamente el 30% utilizaron una aproximación experimental. Del 27% de los

estudios que presentaron modelos, únicamente el 3% validaron el modelo utilizando datos de campo. Pocos estudios utilizaron métodos numéricos o multivariados para el tratamiento de los datos (50%), y una alta proporción de trabajos efectuaron un análisis estadístico sin un criterio sistémico real.

Aunque para los 90's la tendencia mas bien apunta hacia la creciente utilización de modelos y métodos estadísticos que manejan el potencial integrador y predictivo para la descripción de las comunidades de los cuerpos de agua, como son el trabajo de: Cordella y Salmaso (1992), que a través del análisis de componentes principales analizan la ciclicidad anual de las características fisicoquímicas y productividad de lagos del norte de Italia, Demers y Kalff (1993) Utilizan la estadística para generar un modelo de estratificación para lagos subtropicales.

Del Giorgio y Peters (1993), utilizan el modelo de regresión para establecer las relaciones entre la producción fitoplanctónica y la respiración del plancton en algunos lagos de Canadá. Catalán *et al.* (1994), efectúan una comparación de la composición fisicoquímica de los diferentes cuerpos de agua de los Pirineos, utilizando el análisis de correlación. Larson *et al.* (1994), utilizando modelos estadísticos realiza un estudio integrativo de la limnología de algunos lagos de alta montaña y subalpinos en Mount Rainier Park, USA. Camarero *et al.* (1995), efectuó una comparación química entre los lagos de alta montaña de los Alpes y

los Pirineos, utilizando herramientas estadísticas. Momen *et al.* (1996), aplicó el análisis multivariado de Clusters y Componentes Principales para definir la variación química del lago George en Nueva York.

Si se considera que los estudios limnológicos en lagos de alta montaña son escasos y por lo mismo necesarios porque se conoce muy poco sobre ellos (Larson *et al.*, 1994), la frecuente utilización de las técnicas estadísticas en los estudios limnológicos en lagos de altitud durante los 90's, refleja la importancia que está adquiriendo actualmente el uso de estas herramientas para lograr el análisis integrativo (enfoque holístico) y comparativo de los cuerpos de agua.

5 ÁREA DE ESTUDIO

Los lagos como El Sol son escasos en América tropical debido a que el clima que los caracteriza (frío de tundra alta) se encuentra limitado a las zonas más altas de las cordilleras (Thomasson, 1956; Loëffler, 1972). Cabe mencionar que El Sol es un sistema único en el territorio mexicano y poco frecuente en las regiones tropicales del mundo. Las tierras altas y accidentadas donde se encuentra se originaron a partir de la intensa actividad volcánica entre el Terciario y el Pleistoceno, pero principalmente durante el Mioceno y el Plioceno (Waitz, en Deevey, 1975). Se encuentra en la región alpina, o páramo de altura, del volcán Nevado de Toluca, a una altitud de 4,170 m y unos 200 m por arriba del límite boscoso. El volcán está emplazado en el Eje Neovolcánico y sus coordenadas geográficas son 99° 45' W y 19° 08' N (Figura 1).

El Sol es un pequeño lago cráter de alta montaña de origen volcánico erosivo combinado. Presenta una profundidad máxima de 14 m, una área de 233,819 m², un volumen de 1,589,721 m³, una longitud máxima de 795.1m (SSE-NNE), un ancho máximo de 482.4 m, un ancho medio de 298.5 m, una profundidad media de 6.05 m (Alcocer, 1980), agua transparente con circulación continua, bajo contenido de clorofila *a* y carácter oligotrófico.

El clima del cráter es del tipo E(T)Chwi, frío como el de la tundra alta; isotérmico debido a la variación anual de la temperatura de entre 2 y 5 °C, con lluvias en verano y un promedio de precipitación anual de 1,100 mm. En El Sol la temperatura diaria del aire presenta una variación máxima de 20 °C, por lo que ocupa un lugar intermedio entre el tipo puna y el de tipo páramo. La temperatura invernal llega a congelar la capa superficial de agua con una frecuencia intermedia entre el congelamiento anual de los lagos templados de mayores latitudes, y el congelamiento esporádico de los lagos de alta montaña ecuatoriales (Banderas *et al.*, 1991).

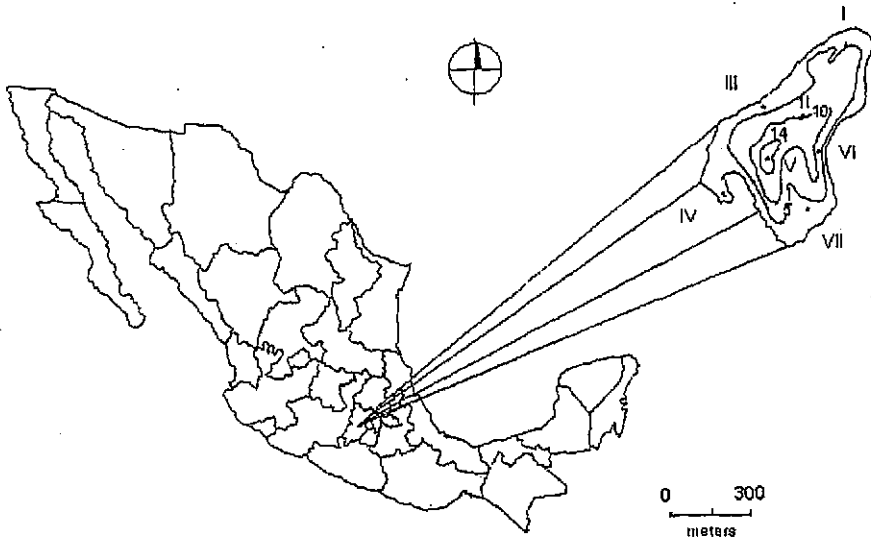


Figura 1. Características batimétricas del lago El Sol (Alcocer, 1980) y localización de las estaciones de muestreo con números en romano.

El Sol no presenta estratificación térmica, puesto que el clima frío, con fuertes vientos, alta insolación y cambios de temperatura extremos, mantiene el agua en circulación continua. La estratificación apenas se perfila durante el verano presentando masas de agua medias, pero con una diferencia entre superficie y fondo casi siempre menor a los 3 °C, salvo durante la época de calentamiento, a principios de la primavera, cuando el agua del fondo se encuentra a 4 °C y la superficial alcanza los 8 °C (Banderas y González-Villela, 1995).

En El Sol, la temperatura del agua varió entre los 4 y 13 °C. con un promedio anual de 8.85 °C. El balance térmico anual es de 25.1 kJ cm⁻² cantidad muy pequeña de calor considerando que se encuentra en una zona tropical. Esto debido a su pequeño tamaño y el ambiente frío y ventilado en el que se encuentra, que impide el acumulamiento de calor por la masa de agua. El agua es anormalmente clara y la radiación solar penetra hasta la máxima profundidad. En ciertas épocas del año presenta características de ultraoligotrófico, con un pH ligeramente ácido y salinidad baja. El piso del lago sostiene una comunidad algal mucho mas diversa (excluyendo a las diatomeas) que la del lago Titicaca en Sudamérica (Banderas, 1997). La única fuente de agua es la precipitación y el deshielo de los periglaciares de los alrededores. La vegetación es típica de la tundra alta, dominada por líquenes, musgos, gramíneas y compuestas.

Un domo, tapona la chimenea principal y forma la margen oriental del lago. A juzgar por la altura que presenta dicho domo con respecto al nivel del suelo, puede deducirse que el piso del cráter ha ido descendiendo debido al hundimiento de la estructura subyacente en la cámara magmática vacía del volcán, de una manera similar a la descrita por Hutchinson (1975), que dio origen al Lago Cráter de Oregon (Banderas *et al.*, 1991).

6 METODOLOGÍA

6.1 *Obtención de las muestras*

Los datos de la variación anual de la nubosidad (NUB), temperatura mínima (TMIN), media (TMED) y máxima (TMAX) del aire, velocidad del viento (VV) y precipitación (LLUVIA) se obtuvieron de los registros de la estación meteorológica Nevado de Toluca de la SARH-CNA ubicada en el área del volcán.

Obedeciendo a la orientación, perímetro lacustre y profundidad del lago, se establecieron siete sitios de muestreo con dos o tres subniveles, obteniéndose 16 puntos en total de diferente profundidad (0.5, 2.0, 2.5, 3.0, 4.0, 5.0, 7.5, 10.0, 14.0 m) distribuidos estratégicamente en el lago (Figura 1). El muestreo de los 16 puntos se realizó durante un año (mayo 1982 - abril 1983), excepto en invierno debido a condiciones meteorológicas desfavorables (la capa superficial de agua del lago se congeló). Los datos fisicoquímicos y biológicos (producción primaria) se obtuvieron del análisis de las muestras de agua obtenidas con una botella Van Dorn de 2 L.

El sitio de muestreo se localizó con una ancla y cuerda previamente marcada (PROF) y se midió la temperatura del agua (TAGUA) con un termómetro de 0.5 °C de precisión. El (%) de atenuación de la radiación en el perfil vertical

(ILUM) se obtuvo a través de la fórmula propuesta por Strickland (1958). En el laboratorio el pH se determinó con un potenciómetro marca Corning Mod. 610 A y la conductancia (COND) con un conductímetro marca YSI Mod. 33 (S.C.T. meter). El oxígeno (O₂) mediante la técnica de Winkler con modificación acida. Los nutrientes (NH₄⁺, NO₃⁻, NO₂²⁻ y PO₄³⁻) mediante las técnicas espectrocolorimétricas. El bióxido de carbono (CO₂) mediante titulometría. Los SO₄²⁻ por la técnica turbidimétrica y la dureza total (DUR) por titulometría con EDTA (American Public. Health Association, APHA, 1976; Banderas, 1984) y se calculó la relación N/P. La producción primaria se evaluó a través de la concentración de clorofilas *a*, *b* y *c* (Cl-*a*, Cl-*b* y Cl-*c*) y fueron determinadas por el método tricromático (Strickland y Parsons, 1968; González-Villela, 1984). La diversidad de pigmentos (DIV) mediante el índice D₄₃₀/D₆₆₅ (Margalef, 1983) y la abundancia relativa de las especies de fitoplancton por medio de la cuantificación en el microscopio invertido.

Para el análisis del fitoplancton se estudiaron 23 puntos localizados en la parte profunda del lago, para su selección se tomaron en consideración las marcadas diferencias en las características ambientales, como: tipo de sustrato, profundidad, orientación y forma del perímetro lacustre.

Para los sitios ubicados en las orillas del lago se obtuvieron muestras para cada metro de incremento en la profundidad, con excepción de los transectos

localizados centralmente en el que los sitios corresponden con las isóbatas de 10 m y máxima profundidad. Distribución que se estableció considerando que el área susceptible de ser muestreada en el lago va disminuyendo con la profundidad como función de la forma de la cuenca, de esta manera, en cada nivel de profundidad o estrato del lago, se tuvieron una cantidad diferente de muestras, siendo mayor su número en la superficie y menor conforme aumentó la profundidad, de tal manera, el perfil promedio del lago y el número decreciente de estaciones en el perfil vertical fue proporcional; diseño que permitió obtener la máxima representatividad y balanceo.

Debido al carácter oligotrófico (en ocasiones ultraoligotrófico) del lago, el análisis del fitoplancton sólo corresponde a las muestras obtenidas del fondo donde el número de organismos fue lo suficientemente abundante para su cuantificación debido a que: 1) la cantidad de agua que tenía que vertirse en las cubetas de sedimentación para registrar algún organismo excedía los límites impuestos por la capacidad de estas mismas, y; 2) el fitoplancton sedimentado es representativo del total de la columna de agua para cada profundidad analizada, principio ampliamente utilizado por los paleolimnólogos en el análisis del fitoplancton fósil.

El análisis del fitoplancton se realizó con un microscopio equipado con cámara clara, elaborando los dibujos correspondientes a las diferentes especies

encontradas. Posteriormente, se observaron dos o más submuestras extraídas de cada frasco analizándolas en forma detallada, ordenando a las especies de acuerdo a la abundancia de individuos, y repitiendo este procedimiento hasta que el parecido entre las tablas elaboradas a partir de cada submuestra del mismo frasco se homogeneizaba. Las tablas obtenidas con estos datos se integraron al material algal colectado, y ambos se depositaron en el Herbario MEXU del Instituto de Biología de la UNAM (Banderas, 1986).

6.2 Tratamiento de los Datos.

La matriz completa de datos constituida por los resultados de la variación anual de las variables meteorológicas, fisicoquímicas y biológicas (24 variables y 441 observaciones que en total sumaron 10,548 datos) fue analizada a través del método de Correlación Lineal y Análisis de Componentes Principales con ayuda del paquete estadístico Statistica (1991).

El coeficiente de correlación es la medida de la mutua relación entre dos variables, es una expresión cuantitativa de la similitud comúnmente observada entre dos variables o la medida del grado de estrechez de la relación lineal entre variable dependiente e independiente. El coeficiente de correlación lineal es un número sin unidades que siempre cae entre -1 y +1. Los valores positivos de r

indican una tendencia directamente proporcional y los valores negativos de r una relación indirecta. Las correlaciones mas grandes, ya sean positivas o negativas señalan una mayor relación o estrechez en la relación lineal de dos variables, y la hipótesis nula a probar consiste en que las variables consideradas no se encuentran correlacionadas ($r=0$). Hay que tener en cuenta que pueden obtenerse correlaciones aparentes, falsas o casuales que no son debidas a la influencia de variables consideradas en el estudio. El problema principal de este tipo de correlaciones es que no se conocen los factores o agentes que los causan. Sin embargo, en casi todos los casos se puede deducir el origen de esos agentes o factores causales y se pueden utilizar las correlaciones parciales para conocer cuales son las variables específicas que influyen en la variación (Snedecor y Cochran, 1979).

La interpretación del análisis multivariado puede efectuarse a través de diferentes tipos de arreglos: cronológico, correlativo, gráfico, geométrico, de ordenación y de clasificación. Sin embargo, la aproximación cronológica de los datos, puede ser insuficiente para el análisis de toda la información. La aproximación geométrica y simple graficación tridimensional se limita al análisis de la información de las especies en orden cronológico (Digby y Kempton, 1987).

El análisis de ordenación es capaz de efectuar el estudio de las muestras, especies y factores ambientales en sus respectivos espacios, a través de una

aproximación gráfica donde los atributos o entidades son representados como puntos en dos o tres ejes. La relativa posición de los puntos en los ejes de ordenación hace posible el análisis de las diferencias en el sistema de estudio. La ordenación por Componentes Principales, es una técnica donde el único punto fijo a través del cual los ejes de ordenación pueden pasar, es la posición del punto promedio hipotético del centro de gravedad del punto de aglomeración en el n espacio. La orientación de los ejes es determinada por la rotación alrededor del promedio (la media de las líneas y la media de las columnas), las cuales dependen de la naturaleza de los puntos muestreados o de las entidades o atributos. Por rotación de los ejes es posible expresar el punto de aglomeración mas eficiente, definido por un nuevo sistema de coordenadas de tres componentes principales. El primero pasa a través del eje mayor de la elipse y como es definido a través del análisis de varianza, este contiene la mayor información acerca del agrupamiento total de los datos que cualquiera otro de los ejes del sistema original de coordenadas. El segundo componente pasa a través del siguiente eje mas largo del agrupamiento y el tercero expresa la variación del agrupamiento que no puede ser expresado por los dos ejes anteriores.

El análisis de Componentes Principales proporciona información sobre la forma matemática mas eficiente de analizar la información. La ordenación es un tratamiento matemático el cual permite organizar la información de manera que los puntos con mayores similitudes en composición y abundancia relativa,

aparecen mas cercanos en una gráfica, mientras que los datos que difieren enormemente aparecen muy aparte en el espacio gráfico (Allen *et al.*, 1977). Las hipótesis nulas a considerar en este método son: 1) la distribución de las variables es normal, y; 2) la correlación entre las variables es nula.

La distribución de las muestras fue normal para prácticamente todas las variables y como el tamaño de las muestras fue suficientemente grande (20 veces mas casos que variables), los resultados del análisis multivariado son completamente robustos (Stevens, 1986), por lo mismo el análisis fue efectuado sin la transformación de las variables.

6.3 Modelos Dinámicos.

Acorde con el enfoque de sistemas las variables fueron agrupadas en tres compartimentos: 1) variables meteorológicas (nubosidad, temperatura mínima, media y máxima del aire, precipitación y velocidad del viento); 2) variables fisicoquímicas (% de atenuación de la radiación, profundidad, temperatura del agua, pH, CO₂, O₂, NO₂²⁻, NO₃⁻, NH₄⁺, PO₄³⁻, SO₄²⁻, conductividad, dureza y relación N/P); y 3) variables biológicas (concentración de clorofila *a*, *b* y *c*, diversidad de pigmentos a través del cociente D₄₃₀/D₆₆₅, para determinar el estado de productividad de las poblaciones de fitoplancton y abundancia relativa de las especies de fitoplancton).

Para la aproximación ecosistémica del lago El Sol, se procedió a la cuantificación y determinación del tipo y grado de relación de las variables meteorológicas, fisicoquímicas y biológicas del cuerpo de agua, mediante la aplicación del análisis de correlación lineal de Pearson. Las correlaciones seleccionadas para validar los diagramas relacionales intra y entre variables, o intra y entre compartimentos en el sistema lacustré fueron las significativas a un nivel de $p < 0.05$ (*) y $p < 0.01$ (**) y dieron lugar a los modelos dinámicos.

6.4 Análisis de Componentes Principales.

Para la aplicación del Análisis de Componentes Principales, la matriz total de datos (meteorológicos, físicos, químicos y biológicos) fue tomada en consideración en forma conjunta y totalitaria para determinar la ordenación, agrupación y jerarquización de las variables en el sistema léntico en estudio. Técnica que permitió analizar y describir al lago por su capacidad para resumir la información que contienen los datos de campo y su habilidad para indicar tendencias generales, así mismo permitió la obtención de información sobre la estructura de las comunidades a través del conocimiento e identificación del comportamiento de las variables en el sistema biológico.

7 RESULTADOS

La descripción y análisis de las relaciones entre las variables meteorológicas, fisicoquímicas y biológicas (aproximación ecosistémica) en El Sol se obtuvo de los diagramas relacionales o modelos dinámicos intra y entre variables a través de las correlaciones significativas al interior de los compartimentos (Figuras 2, 3 y 4) y entre los compartimentos (Figuras 5, 6 y 7) mismas que permitieron apreciar cuales presentaron mayor número de correlaciones, y por lo tanto las que condicionaron al ambiente.

7.1 Relaciones Intra-compartimentos

La temperatura media estuvo más relacionada con la temperatura mínima que con la máxima, hecho que define a una determinante térmica en una zona fría (Figura 2). A su vez, la temperatura mínima se correlacionó mejor con la velocidad del viento indicando la relación del enfriamiento de la atmósfera y la generación de corrientes de aire, mientras que la máxima se correlacionó negativamente con la precipitación, indicando mas bien un efecto de enfriamiento de la atmósfera al caer la lluvia, y no en el sentido de su relación con la estación cálida cuando se da el periodo de mayor precipitación. Por su parte, la nubosidad impide los decrementos extremos de la temperatura mínima a través del efecto

de invernadero, mientras que en la época de lluvias en verano la velocidad del viento es menor, lo que explica la relación negativa de la nubosidad y la velocidad del viento.

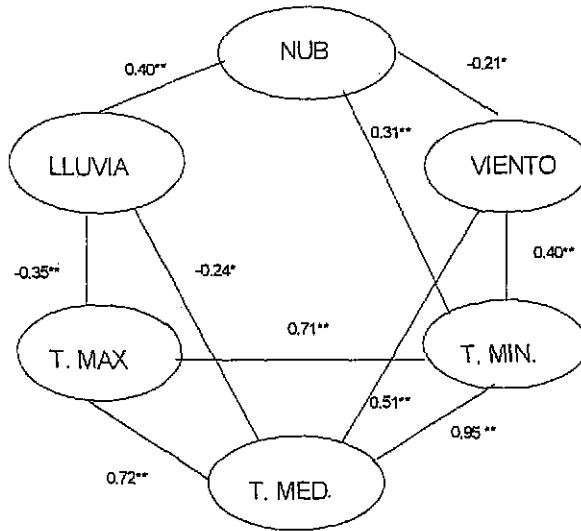


Figura 2. Modelo dinámico al interior del compartimento meteorológico (los números sobre la línea indican las correlaciones significativas, (*) $p < 0.05$ ó (**) $p < 0.01$).

En el compartimento fisicoquímico (Figura 3), resaltan las correlaciones de los sulfatos con la dureza y de la conductividad con la dureza, con los nitratos, con los sulfatos, con el amonio, y con la relación N/P señalando la dinámica de los electrolitos en el lago.

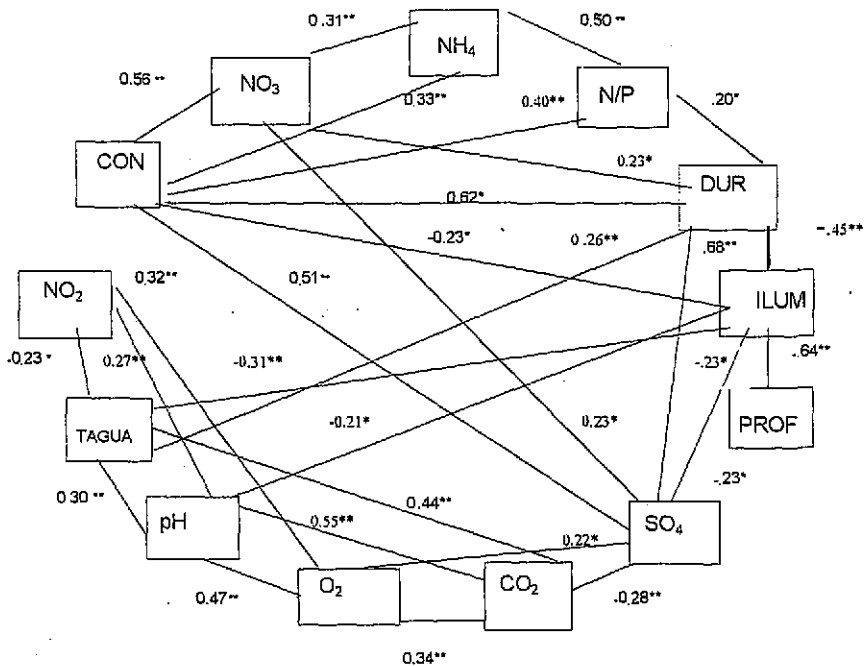


Figura 3. Modelo dinámico al interior del compartimento físicoquímico (los números sobre la línea indica las correlaciones significativas, (*) $p < 0.05$ ó (***) $p < 0.01$).

La relación directa del pH con el oxígeno disuelto así como del pH con el bióxido de carbono, implican la utilización del CO₂ por la fotosíntesis y la influencia de la temperatura en la variación de los procesos de respiración y fotosíntesis, procesos que en forma conjunta hacen variar el pH del agua del

lago. Las correlaciones significativas de los nitritos con el O_2 , el pH, la temperatura del agua, y del pH con el O_2 , resumen junto con las relaciones anteriormente mencionadas (CO_2 , pH, O_2 y TAGUA) la dinámica metabólica y condiciones de oxidación y reducción en el lago El Sol.

La relación inversa del % de radiación con la profundidad del agua expresa el efecto de atenuación de la luz en el perfil vertical de agua y su relación indirecta con algunos factores fisicoquímicos como con el pH y la conductividad del agua por la fotosíntesis. En El Sol el PO_4^{3-} no mostró ninguna relación significativa intra y entre compartimentos, por lo mismo el nitrógeno puede ser señalado como el nutriente limitante de los procesos productivos.

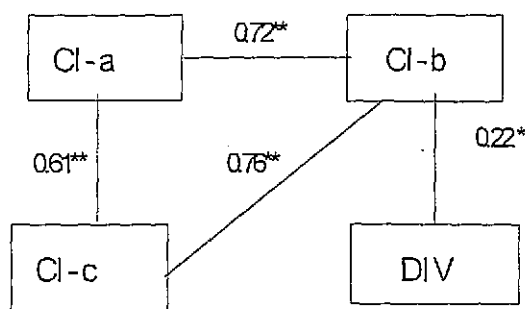


Figura 4. Modelo dinámico al interior del compartimento biológico (los números sobre la línea indica las correlaciones significativas, (*) $p < 0.05$ ó (**) $p < 0.01$).

En el compartimento biológico las clorofilas *a*, *b* y *c*, mostraron correlaciones positivas entre sí (Figura 4), señalando incrementos o decrementos paralelos entre ellas. Sin embargo, la diversidad (D_{430}/D_{665}) sólo se encuentra correlacionada con la clorofila *b*, debido al tipo de organismos presentes en el fitoplancton con mayores contenidos de clorofila *b* que son más abundantes durante la época de lluvias (20 especies de clorofitas).

7.2 Relaciones entre-compartimentos

Las correlaciones más altas y numerosas entre compartimentos (Figuras 5, 6 y 7), destacan la influencia de los factores meteorológicos en la dinámica del sistema. Las correlaciones entre la NUB-ILUM, NUB-TAGUA, NUB-CO₂, NUB-Cla, NUB-CIb, NUB-CIc, LLUVIA-Cla Y LLUVIA-TAGUA (Figura, 5), implican la influencia de la nubosidad sobre la cantidad de irradiación que ingresa al lago (condiciones de luz en el perfil vertical), temperatura del agua y procesos fotosintéticos, así como su relación en El Sol con la temporada de lluvias que es máxima durante el verano, época de mayor producción fitoplanctónica, estación cálida de relativa mayor estabilidad atmosférica, cuando se perfila la tendencia a la estratificación en el lago, favorecida por una disminución en la velocidad del viento.

Sin embargo hay que hacer énfasis que, en el lago El Sol por las condiciones climáticas imperantes (frío con fuertes vientos, y grandes contrastes

térmicos durante el día y la noche) aunque la velocidad del viento disminuya en comparación con otras épocas del año siempre se da la circulación diaria de la masa de agua.

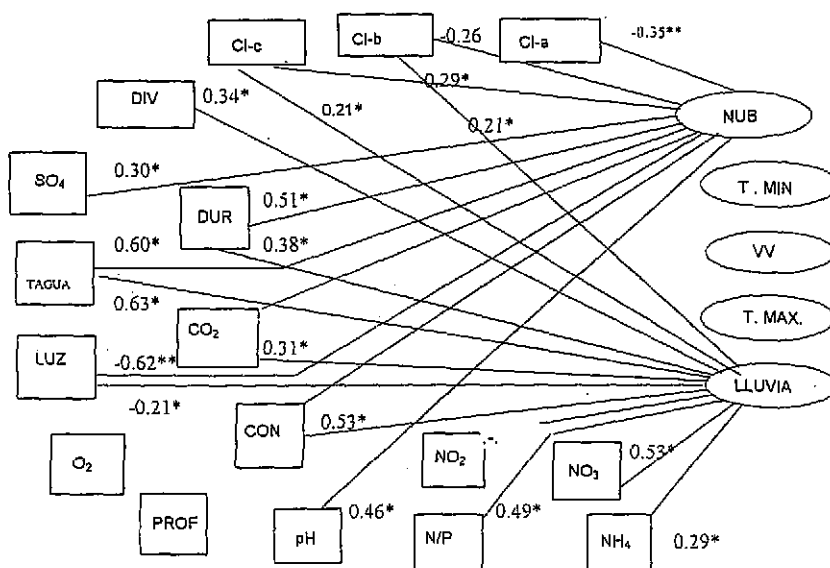


Figura 5. Modelo dinámico entre compartimentos destacando a la nubosidad y precipitación (los números sobre la línea indica las correlaciones significativas, (*) $p < 0.05$ ó (**) $p < .01$).

La relación de la nubosidad con la dureza, el SO_4^{2-} y la conductividad, puede ser indirectamente a través de la precipitación que solubiliza sulfatos de

las laderas del volcán y origina electrolitos en el lago, aumentando con esto la dureza y la conductividad del agua.

La precipitación es la variable meteorológica que muestra el mayor número de correlaciones entre los compartimentos, principalmente con la concentración de nutrientes a través del nitrato, conductividad, relación N/P, dureza, nítrito, O₂ y amonio.

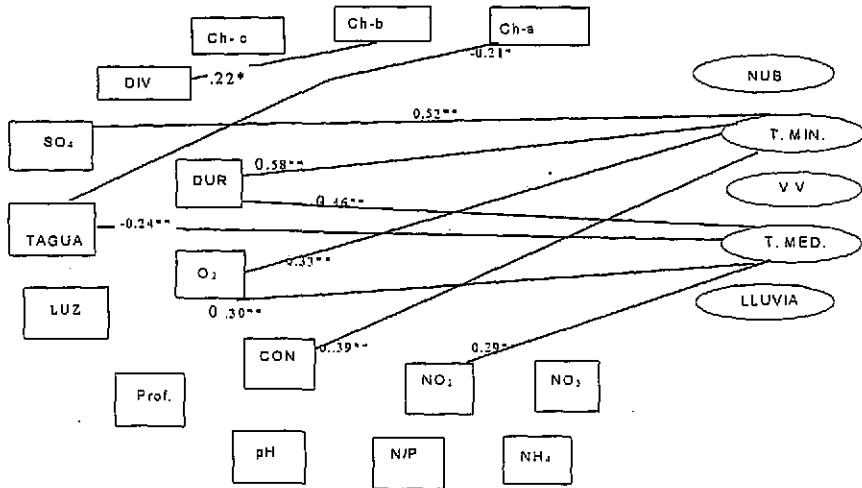


Figura 6. Modelo dinámico entre compartimentos destacando a la temperatura del aire (los números sobre la línea indica las correlaciones significativas, (*) $p < 0.05$ ó (**) $p < 0.01$).

Es importante señalar que las variables biológicas mostraron mayor número de correlaciones con los factores meteorológicos que con los fisicoquímicos, implicando una mayor dependencia de la dinámica de la comunidad con respecto al clima.

La temperatura media del aire muestra correlaciones muy similares a las de la temperatura mínima, indicando la mayor influencia de la temperatura mínima en el sistema lacustre (Figura 6).

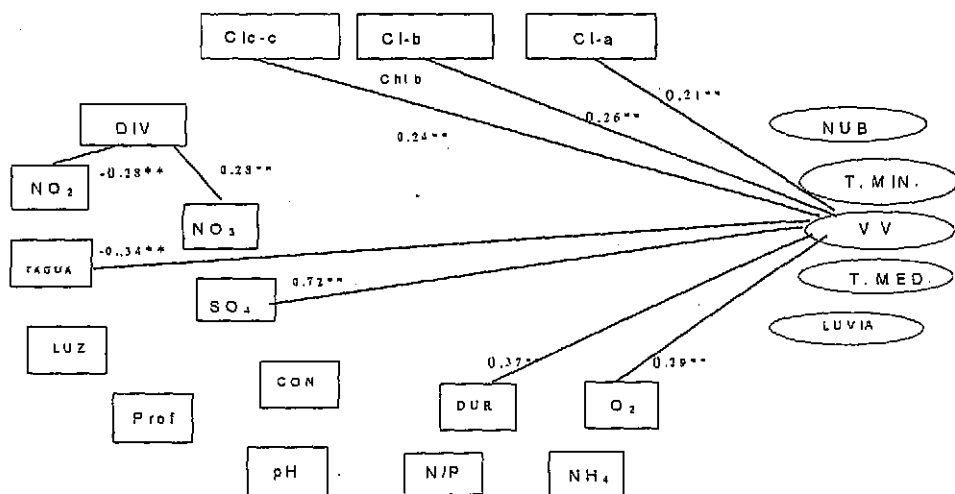


Figura 7. Modelo dinámico entre compartimentos destacando al viento y a las variables biológicas (los números sobre la línea indican las relaciones significativas, (*) $p < 0.05$ ó (**) $p < 0.01$).

La velocidad del viento y su relación con la TAGUA, SO_4^{2-} , Cl-a, Cl-b y Cl-c señala su influencia en los procesos de mezcla en el lago. La relación VV- SO_4^{2-} en este estudio no parece tener ninguna explicación.

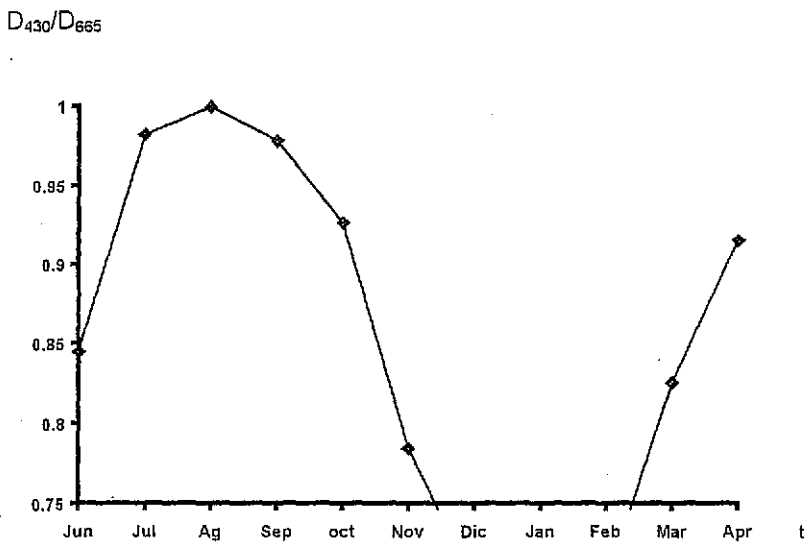


Figura 8. Diversidad (D_{450}/D_{665}) en el tiempo.

De acuerdo con el espectro del índice de diversidad (D_{430}/D_{665}) en el tiempo (Figura 8), este es mayor en el verano cuando se tiene mayor precipitación, concentración de compuestos nitrogenados, mayor producción fitoplanctónica,

así como la aparición de especies de fitoplancton con mayores contenidos de clorofila *b* (principalmente clorofitas no dominantes), como: *Desmidium* sp, *Gonatozygon* spp, *Closterium* spp, *Pediastrum* spp, *Cosmarium* spp, y *Scenedesmus* spp (20 especies de clorofitas fitoplanctónicas que representan el 57% del total registrado para el lago El Sol durante este periodo de muestreo), que poseen mayores contenidos de clorofila *b* en su aparato fotosintético y por lo mismo puede asociárseles con el incremento en los índices de diversidad en El Sol, que van de 0.78 en el mes de noviembre a 1 en el mes de agosto.

Sin embargo, los organismos dominantes en El Sol fueron las peridinales y las crisofitas como *Peridinium willei* Huitfeldt-Kaas, *P. Lomnikii* Woloszynska y *Dinobryon cylindricum* v. *alpinum* Mihof Bachmann respectivamente.

7.3 Análisis de Componentes Principales.

La variación, agrupación y jerarquización anual de las variables meteorológicas, fisicoquímicas y biológicas (producción primaria) se efectuó a través del análisis de ordenación, técnica que redujo la complejidad de los datos, enfatizó las tendencias generales y detectó gradientes a gran escala en los factores ambientales definidos por la posición relativa de las muestras en los ejes de ordenación gráfica. En ecología generalmente el método de componentes

principales es utilizado para la generación y comprobación de hipótesis acerca de las relaciones entre la composición de especies en un sitio y ciertos factores ambientales.

En éste estudio sobre la dinámica climática, fisicoquímica y biológica (producción primaria) del lago El Sol, el Cuadro 1 muestra la varianza de los cinco primeros componentes principales (CP), calculados sobre la matriz de correlaciones. Los tres primeros explicaron el 73.5% de la variación total. A partir del cuarto componente, la varianza individual para cada uno de ellos es menor del 10%, y acorde con el criterio de Kaiser (1958) y Cattell (1966) no se incluyen en los análisis posteriores.

Cuadro 1. Varianza simple y acumulada para los componentes principales en el lago El Sol.

COMPONENTE PRINCIPAL	VARIANZA RELATIVA CUADRADA ACUMULADA
1	0.3588
2	0.5569
3	0.7354
4	0.8180
5	0.8776

Los pesos de las variables (o valores críticos) en los tres primeros componentes principales definen una composición para el primer componente

(CP1) de: temperatura media (-0.893) y mínima (-0.851) del aire, velocidad del viento (-0.738) y temperatura del agua (0.264) variables implicadas en los procesos de estratificación y mezcla de los lagos. En este componente también pesan el SO_4^{2-} (-0.812), y la dureza del agua (-0.617) demostrando una variación relativamente alta de los sulfatos de Ca^{2+} y Mg^{2+} durante el año. La temperatura del agua y la iluminación contrastan ligeramente con las variables anteriores en este componente (Figura 9).

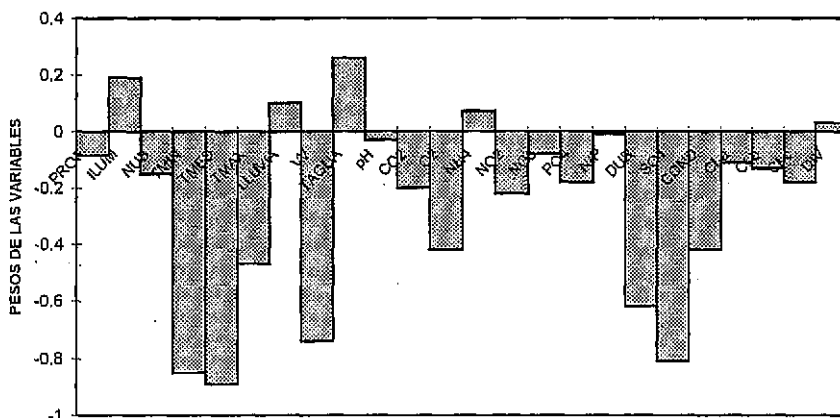


Figura 9. Pesos de las variables del CP1.

El segundo componente (CP2) es una composición entre la precipitación (-0.813), el NO_3^- (-0.719), la conductancia (-0.648), la relación N/P (-0.662) y la clorofila b (-0.541) en forma contrastante con la temperatura máxima del aire (0.480) y los nitritos (0.372), Figura 10.

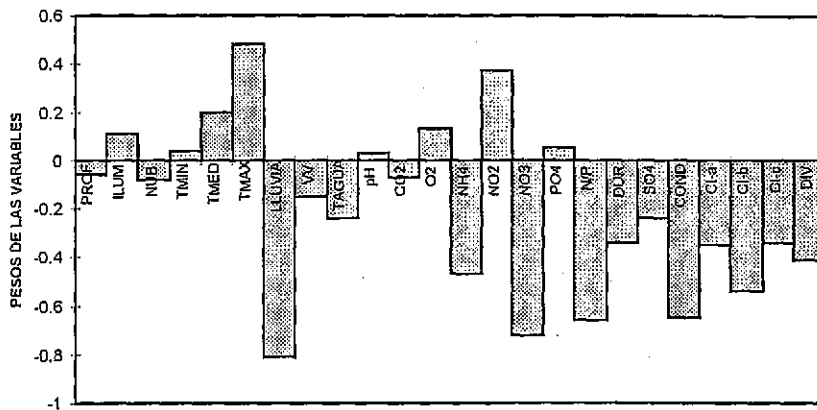


Figura 10. Pesos de las variables del CP2.

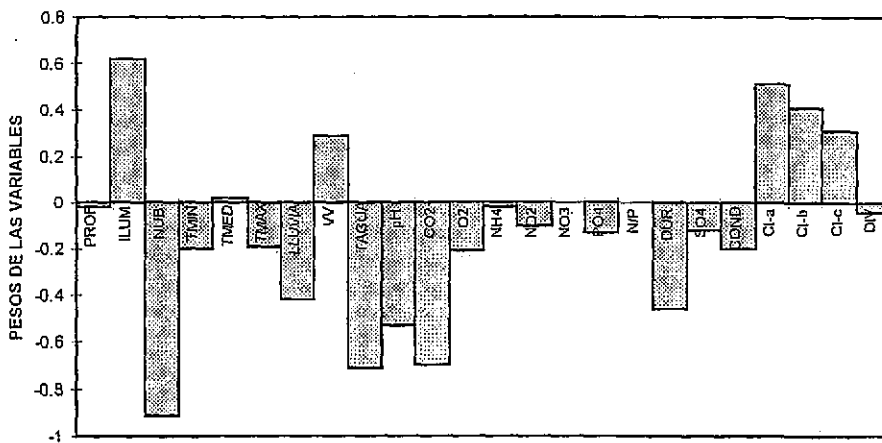


Figura 11. Pesos de las variables del CP3.

El tercer componente (CP3) es un contraste entre la nubosidad (-0.909), la temperatura del agua (-0.715) y el CO_2 (-0.705), con la iluminación (0.621) y la clorofila a (0.510), este componente establece claramente la influencia de las condiciones de luz sobre la producción primaria en el lago (Figura 11).

En la Biplot de los pesos y marcas de la Figura 12 de los dos primeros componentes principales, los puntos se aglutinan por meses y definen por lo menos dos grupos que se distribuyen sobre un gradiente definido por la temperatura del aire y los sólidos disueltos, ubicándose los meses de noviembre, marzo y abril en el cuadrante II, caracterizado por bajas temperaturas (época seca y fría) e incremento en las concentraciones de NH_4^+ .

En el cuadrante III y IV se encuentran los meses de Julio, agosto y septiembre periodo de mayor precipitación, y en el cuadrante I el mes de octubre característico por la alta iluminación, valores medios de temperatura del aire, moderada precipitación y bajas concentraciones de NO_3^- , NO_2^{2-} y NH_4^+ . El mes de junio se encuentra en una zona intermedia y corresponde a un periodo de transición.

La Biplot del CP1 contra el CP3 (Figura 13), presenta una distribución similar a la de los CP1 y 2 con un patrón cíclico de distribución temporal compuesto por dos grupos. El cuadrante III y IV en el extremo negativo del CP3

incluye los meses de junio y julio agosto y septiembre época cálida y húmeda con alta producción, caracterizado por una alta nubosidad y CO₂. Noviembre, marzo y abril en el Cuadrante II, señala la estación fría y seca con baja productividad. El mes de octubre en el Cuadrante I, separado de los otros meses, está caracterizado por la alta insolación, poco viento, baja precipitación y descenso en la concentración de nutrientes y señalan el período de transición entre la estación húmeda y la época de estiaje.

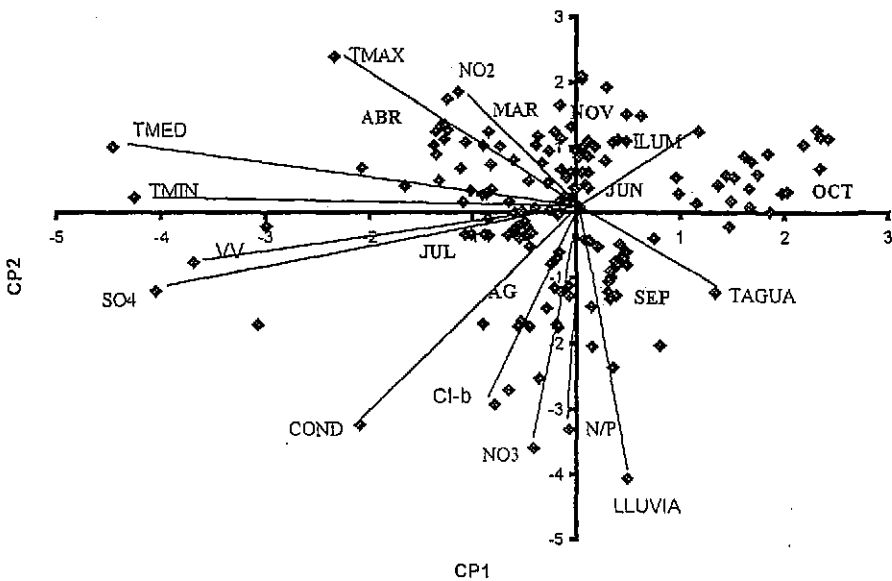


Figura 12. Biplot de los pesos y componentes 1 Vs 2.

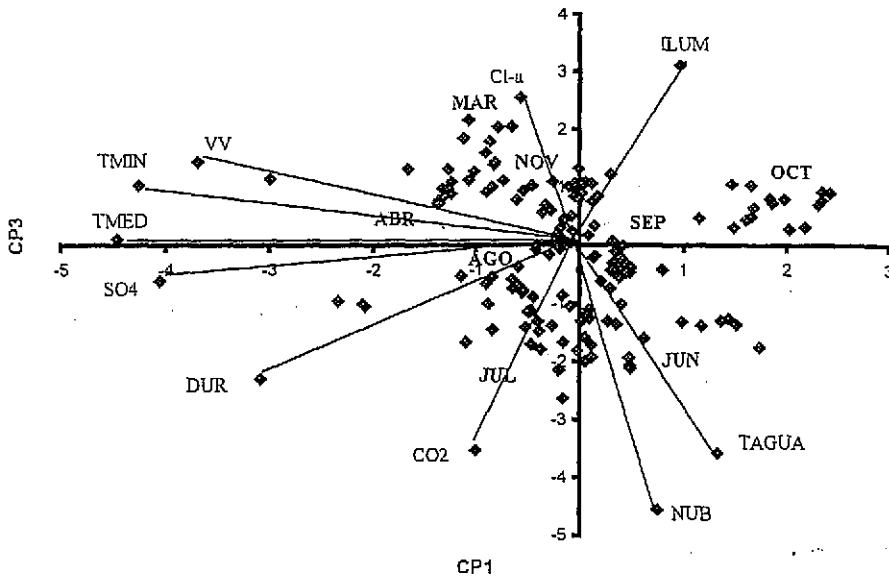


Figura 13. Biplot de los pesos y componentes 1 Vs 3.

La Biplot para los componentes principales CP2 y CP3 (Figura 14), muestra dos grupos, uno compuesto por los meses de la época fría y seca (noviembre, marzo y abril), y otro por los de la época húmeda y cálida (junio, julio, agosto, septiembre y octubre), que coinciden con las temporadas de menor y mayor producción en el lago respectivamente. Así mismo, se observa una secuencia estacional y mensual en el espacio gráfico definidos por los nutrientes, la iluminación, la temperatura máxima del aire y del agua.

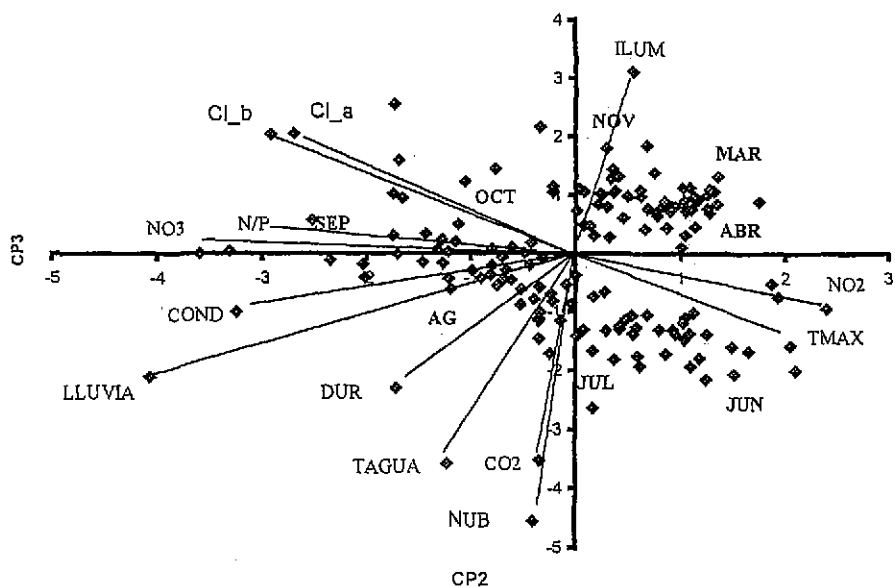


Figura 14. Biplot de los pesos y componentes 2 Vs 3

8 DISCUSIÓN

5.1 Modelo Dinámico Intra-compartimentos.

El manejo de grandes cantidades de datos y su estudio estadístico, no proporcionan información sobre los mecanismos de operación y regulación de los ecosistemas acuáticos, pero sí permiten la exploración de hipótesis acerca de la constitución y funcionamiento de los sistemas lacustres al suponer que éstos están constituidos por compartimentos que se influyen mutuamente, o entre los cuales existen flujos definibles de materia y de energía, aspectos que son importantes en el manejo preliminar de los recursos acuáticos (Wetzel, 1989).

La combinación de la temperatura mínima del aire, la velocidad del viento y la precipitación a través del año en El Sol (Figura 2) determinaron el patrón climático de la zona. A través de este tipo de variables y análisis estadísticos se pueden caracterizar diferentes climas a la manera de Mazzoleni *et al.* (1991), quienes definieron regiones climáticamente similares en el mediterráneo utilizando los diagramas de temperatura del aire, precipitación pluvial y evaporación. En el lago El Sol, los factores climáticos están determinados por la altitud (4,170 m.s.n.m.) que determinan un clima frío con fuertes contrastes térmicos estacionales que movilizan intensamente la atmósfera, y una precipitación que se concentra durante el verano.

En el compartimento fisicoquímico (Figura 3), resaltan las correlaciones de los sulfatos con la dureza y de la conductividad con la dureza, con los nitratos, con los sulfatos, con el amonio, y con la relación N/P indicando que los principales electrólitos en el lago son los sulfatos de calcio y magnesio, seguidos por los nitratos de calcio, magnesio y amonio, puesto que el SO_4^{2-} es el anión predominante en el lago, y el calcio y el magnesio los iones más abundantes (Banderas, 1991). Características atribuibles a la naturaleza ígnea de las rocas y a la escasez de áreas de descarga en El Sol. Situación similar a la encontrada en el lago Escondido en los Andes (Díaz y Pedrozo, 1993) y a un sistema de lagos del Norte de la Patagonia en Argentina (Pedrozo *et al.*, 1993) donde la composición química del agua corresponde a una solución muy diluida dominada por bicarbonato de calcio y donde el Ca^{++} , Mg^{++} , Na^+ , K^+ , SO_4^{2-} , CO_3^{++} y Cl^- se encuentran por debajo de los valores promedio.

La relación directa del pH con el oxígeno disuelto, así como del pH con el bióxido de carbono (Figura 3), implican la utilización del CO_2 por la fotosíntesis, mientras que las correlaciones de la temperatura del agua con el pH, el CO_2 y de éste último con el O_2 , señalan por un lado la influencia de la temperatura en la variación de los procesos de respiración y fotosíntesis y por el otro los cambios de temperatura que hacen variar la solubilidad del CO_2 , hecho que influye en la respiración. Estos procesos en forma conjunta hacen variar el pH del agua del lago, en forma similar a las observaciones efectuadas por otros autores en

diferentes cuerpos de agua (Heaney, 1976; Schindler, 1978; George, 1981 y Yan, 1983), donde el contenido de oxígeno y pH en las aguas superficiales, fueron debidas a la actividad metabólica de las poblaciones algales.

Las correlaciones del NO_2^{2-} , NO_3^- y NH_4^+ entre sí y con el pH, O_2 , temperatura del agua y relación N/P (Figura 3) señalan a las reacciones de nitrificación y desnitrificación, procesos importantes del ciclo del nitrógeno en los lagos, que muchas veces contribuyen a la regulación del estado trófico de las aguas. Estos procesos son importantes en la remoción de nitrógeno. Una tasa alta de nitrificación generalmente está asociada con una tasa similar de desnitrificación. Al producirse NO_3^- la nitrificación sirve como sustrato fuente para los procesos de desnitrificación y no pueden llevarse a cabo bajo las mismas condiciones de pH (DeLaune y Lindau, 1989).

Vincent *et al.* (1985) en el lago Titicaca en Perú, señalan que las variaciones en la temperatura del agua y concentración de O_2 , modificaron las tasas de nitrificación y desnitrificación, situación que originó las variaciones en la relación N/P y concentración de NO_3^- y NH_4^+ en este lago sudamericano.

También Gahnström *et al.* (1993), encontraron en algunos lagos oligotróficos de Suecia que las elevadas concentraciones de NO_3^- afectaban el pH del medio y cuando la concentración de sulfato se reducía se observaba el

amortiguamiento del pH del agua. Asimismo observaron una correlación entre el NO_2^- y el pH, y mencionan que este proceso pudo haber estado relacionado con la dependencia de la nitrificación respecto del pH del agua. También señalan que las tasas de desnitrificación durante la primavera y el otoño en los sedimentos de la zona litoral fueron debidas a la alta temperatura y el movimiento vigoroso de las aguas que facilitó el transporte de los solutos de los sedimentos a la zona intersticial y señalaron que factores como la temperatura, suministro de NO_3^- y/o sustrato orgánico más O_2 en el medio fueron importantes en este proceso. En general para estos lagos Suecos la producción de N_2O se incrementó cuando la temperatura, pH o suministro de sustrato orgánico se encontraron bajos y la concentración de disulfuro de hidrógeno alta. Para Gahnström *et al.* (1993), el nitrato en los lagos puede agotarse debido a tres procesos: 1) por asimilación y reducción a nitrógeno orgánico por las plantas y microorganismos; 2) por la desasimilación y reducción a N_2 o N_2O a bajas concentraciones de oxígeno (desnitrificación); y 3) desasimilación y reducción bajo condiciones anaeróbicas a N_2O o NH_4^+ . Además observaron el aporte de NO_3^- a los lagos por la precipitación y las escorrentías, y señalan que el NO_3^- puede incrementarse en los lagos a través de la oxidación del NH_4^+ . Tanto la nitrificación como la desnitrificación son procesos que se efectúan bajo diferentes condiciones de pH y concentración de O_2 .

Para Catalán *et al.*, (1994), en los lagos de los Pirineos la variabilidad en la concentración y distribución del nitrógeno en relación con las diferentes formas de oxidación varía según la combinación de variables fisiográficas y químicas como: 1) cambios en los aportes atmosféricos, tormentas y precipitación, 2) la tasa de absorción y oxidación en el área de carga, 3) la presencia de macrofitas acuáticas, 4) el pH del agua, 5) composición de los sedimentos, 6) la actividad microbial en la columna de agua, 7) la fusión del hielo y su efecto de dilución diferencial en el agua que genera picos iniciales en la concentración de nitrógeno en los lagos, seguida por su dilución en el agua del lago.

Características muy similares a las encontradas en el lago El Sol, donde los efectos de la actividad industrial sobre la lluvia en esta zona deben de ser un factor a considerar, puesto que, el desarrollo urbano en la ciudad de Toluca produce lluvia ácida con valores mínimos de pH de 3.6 (Calderón y Arzate, 1989), que claramente señalan que el lago no tiene las fuentes de carbonato necesarias para permitir la neutralización de la lluvia ácida (Banderas *et al.*, 1991). Las curvas anuales de nutrientes y precipitación, la correlación entre la precipitación y la concentración de NO_3^- , NH_4^+ , NO_2^{2-} y relación N/P en los modelos dinámicos, señalan la influencia de la lluvia y las tormentas con respecto a la concentración de compuestos nitrogenados. Las correlaciones entre el NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^{2-} entre sí y con el pH, O_2 , TAGUA y relación N/P señalan su vínculo con el metabolismo del lago, tasas de nitrificación y desnitrificación, actividad

microbial y su relación con el pH del agua. La presencia de abundantes algas y macrofitas acuáticas bentónicas, que junto con los sedimentos del lago influyen en el reciclamiento de nutrientes. Las macrofitas acuáticas en los cuerpos de agua no sólo son importantes en el reciclado de nutrientes. Barko *et al.* (1977), señalan que la vegetación del bentos en los lagos contribuyen en muchas ocasiones hasta con el 61% a la productividad primaria total de los cuerpos de agua, actividad que también modifica el pH del agua. Por último, los pequeños incrementos en la concentración de NO_3^- y NH_4^+ al inicio de la primavera en las curvas anuales de nutrientes (Banderas, 1984), señalan la influencia del deshielo de los periglaciares en forma similar a los lagos de los Pirineos. Sin embargo, las condiciones de desasimilación y reducción debido a las bajas concentraciones de O_2 (condiciones anóxicas) mencionadas por Gahnström *et al.* (1993), en lagos oligotróficos de Suecia no son factibles en el lago El Sol, debido a la distribución homogénea y los valores de sobresaturación de oxígeno (105% en promedio) en toda la columna de agua durante el periodo de estudio.

El PO_4^{3-} ha sido convencionalmente utilizado como el factor limitante en las aguas dulces, mientras que el nitrógeno ha sido considerado como limitante periódico en los lagos que reciben una carga antropogénica de P y N desbalanceada. Sin embargo, más que el desbalance en la carga de N y P en los lagos oligotróficos sin perturbaciones, con largos periodos de retención como sucede en el algunos lagos oligotróficos y acidificados de Suecia, la productividad

del fitoplancton es altamente dependiente del ciclo interno de nutrientes y existe por lo tanto un balance estrecho entre la limitación de N o P.

Si la población de fitoplancton llega a estar limitada por N, puede esperarse un cambio de las especies no fijadoras de nitrógeno (eucarióticas) a fijadoras de nitrógeno (cianofíceas). La forma en la cual se encuentra presente el nitrógeno inorgánico en los sistemas acuáticos (como NH_4^+ o como NO_3^-), puede también constituir un factor importante en la determinación de la estructura de la comunidad. Cambios en la estructura de las comunidades de fitoplancton puede llegar a tener consecuencias graves en los diferentes niveles tróficos, si las especies de fitoplanctónicas favorecidas son de menor valor nutricional para el zooplancton (Gahnström *et al.*, 1993).

Moss *et al.* (1994), en un grupo de lagos ingleses (The West Midland Meres) también encontraron que el nitrógeno fue un factor importante en los lagos profundos alejados de la influencia de las tierras agrícolas con una fuerte relación entre la disponibilidad de nutrientes, la clorofila a y la presencia de cierto grupo de organismos durante el año, como las cianofitas en los periodos de baja concentración de nitrógeno. Jansen *et al.* (1995), en un modelo empírico lacustre sobre el ciclo de nutrientes en la columna de agua de un lago somero, señalan al nitrógeno como el factor limitante para el fitoplancton, no obstante de las altas cargas de nitrógeno, debido a la presencia de macrofitas y resaltan la importancia

de estas dentro de la estabilidad de los sistemas acuáticos a través de su papel en el ciclo de nutrientes y como factor de hábitat óptimo.

En el Sol la curva de diversidad anual de pigmentos (D_{430}/D_{665} , con los valores máximos en verano; Figura 8), sucesión fitoplanctónica (Pirrofitas-Crisofitas, Clorofitas y Cianofitas-Euglenofitas), curvas de nutrientes (mayor concentración de NO_3^- en verano y mayores concentraciones de NH_4^+ a finales del otoño; Banderas, 1984) y relación N/P < 16/1 obtenida durante el año (con valores mas altos de 16/1 solo en agosto y noviembre) reflejan la importancia del nitrógeno en los procesos de producción y sucesión fitoplanctónica.

Aunque en El Sol debido a la relación N/P obtenida el nitrógeno es el factor limitante de la producción fitoplanctónica la mayor parte del año, y cuando la relación N/P es baja las algas fijadoras de nitrógeno están prácticamente ausentes (*Nostoc paludosum* Kützing, *Pseudoanabaena constricta* (Szafer) Lauterborn y *Tolypothrix nodosa* Bharadw; Banderas, 1986), los aportes de NO_3^- y PO_4^{3-} a través de la lluvia y escorrentías (junio - septiembre) y el nitrógeno mineralizado y nitrificado dentro de la superficie oxidada del sedimento (invierno - diciembre) si bien son escasos, no llegan a disminuir la relación N/P total por debajo del nivel crítico.

Campos *et al.* (1990), encontraron que en el lago Todos los Santos en Chile, la disponibilidad de nutrientes en la capa eutrófica influyó la abundancia

y composición del fitoplancton, observando un cambio de especies que comúnmente aparecen en condiciones de baja concentración de nutrientes, altas temperaturas e irradiación solar, con un patrón o sucesión determinada por Bacillariofitas (en invierno e inicio de la primavera) Crisofitas (al final de la primavera) Cianofitas y Crisofitas (durante el verano) en el fitoplancton, con un máximo de biomasa en primavera y otro mayor durante el verano, coincidentes con las mayores concentraciones de fósforo después del pico de fitoplancton y una concentración de nitrógeno mayor durante el florecimiento fitoplanctónico, características que menciona como propias de los lagos oligotróficos.

Para el lago El Sol, el comportamiento de la producción primaria durante el año, con un pequeño incremento durante la primavera y un máximo durante el verano, coincidente con las altas concentraciones de nitratos durante el mayor florecimiento fitoplanctónico y "altos" valores en la concentración de P después del máximo de producción primaria, así como las bajas concentraciones de nutrientes en general (oligotrofia) y alta irradiación solar son aspectos que coinciden con el lago Todos los Santos. Sin embargo en El Sol las bajas temperaturas son predominantes durante la mayor parte del año y el patrón de sucesión estuvo determinado por la presencia de Pirrofitas y Crisofitas durante la primavera y principios del verano (*P. willei* Huitfeldt-Kaas, *Peridinium lomnickii* Woloszynska y *Dinobryon cylindricum* v. *alpinum* Imhof Bachmann,

respectivamente), las Clorofitas (*Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini, *P. duplex* Meyen, *Scenedesmus* spp, *Gonatozygon aculeatum* Hastings, *G. monotaenium* de Bary, *Closterium* spp, *Demidium swartzii* Agardh, *Cosmarium* spp) durante el verano y principios del otoño y las Cianofitas y Euglenofitas en invierno y principios de la primavera (*Nostoc paludosum* Kützing, *Pseudoanabaena constricta* (Szafer) Lauterborn y *Tolypothrix nodosa* Bharadw *Microcystis aeruginosa* Kützing, *Microcystis robusta* (= *wesenbergii*) (Clark) Nygaard y *Euglena acus* v. *acus* Ehrenberg, respectivamente) sucesión que guarda mayores similitudes con la comunidad fitoplanctónica encontrada en varios lagos de alta montaña y subalpinos de Mount Rainier National Park, USA, representada por Clorofitas, Crisofitas y Cianobacterias (Larson *et al.*, 1994),.

En El Sol, las correlaciones entre las clorofilas, así como entre la clorofila *b* con la diversidad de pigmentos (D_{430}/D_{665} , Figuras 4 y 6), concuerda con la sucesión de especies obtenida para El Sol, donde las clorofitas (con mayores contenidos de clorofila *b*, como: *Scenedesmus* spp, *Closterium* spp, *Gonatozygon* spp, *Desmidium* sp, *Pediastrum* spp, *Cosmarium* sp y *Desmidium* sp) aparecen durante el verano. Aunque es importante señalar que las especies dominantes del fitoplancton en el lago El Sol fueron para las peridiniales y crisofitas (con mayor contenido de clorofila *c* en su aparato fotosintético, como: *Peridinium* y *Dinobryon* spp). De manera que los mayores cambios anuales en la composición del fitoplancton en El Sol fue para las especies productoras de almidón, entre las

que destacan las clorofitas que junto con las peridiniales y crisofitas producen la mayor variación en la estructura del fitoplancton.

Lami *et al.* (1992), mencionan que los pigmentos en general son aceptables indicadores estadísticos de la biomasa algal, estructura de la comunidad y sucesión del fitoplancton, especialmente cuando existen diatomeas, dinoflagelados y cianobacterias aspecto que se cumple para los dos últimos grupos en el lago El Sol. Asimismo Del Giorgio y Peters (1993), afirman que la producción algal y la respiración del fitoplancton en una amplia franja del trópico están estrechamente relacionadas con la concentración de clorofila. Acorde con Wojciechowska (1989), la estructura taxonómica del fitoplancton repercute en el contenido de clorofila, biomasa fitoplanctónica y diferencias en las concentraciones de clorofilas entre sí, por lo tanto la estructura y dominancia de las especies de la comunidad fitoplanctónica pueden estimarse modestamente a través de los pigmentos fotosintéticos y utilizarse para el estudio ecológico del fitoplancton.

La temperatura del agua en El Sol varía entre 4 y 13 °C durante el ciclo anual tomando en consideración este rango de temperatura, en condiciones normales la solubilidad del CO₂ cambia paralelamente un 30.8% si la temperatura aumenta, y 44.6% si desciende. Estas variables junto con la iluminación, la conductancia y la variación del pH, pueden ser asociadas con los procesos de

respiración y fotosíntesis, que en conjunto constituyen el metabolismo del cuerpo de agua, situación coincidente con el lago South Basin of Windermere en Inglaterra (George, 1981), quien asoció los altos valores de conductividad, asimilación de CO_2 por los productores primarios y variación del pH del agua con la acumulación de fitoplancton, modificaciones fisicoquímicas del medio que generaron a su vez alteraciones en las tasas de fotosíntesis.

Para algunas correlaciones era de esperarse un resultado contrario en cuanto al signo, como por ejemplo: el pH con el CO_2 , y de la temperatura media del aire con la temperatura del agua. En este sentido y acorde con Harris (1987), la variabilidad en las muestras de agua esta dada por: 1) la advección horizontal de las diferentes masas de agua en los diferentes sitios de muestreo, 2) por la mezcla convectiva de la masa de agua inducida por el viento, 3) por la dinamica biológica del crecimiento, toma de nutrientes, sedimentación y resuspensión de los organismos del medio, y 4) al error de tipo analítico de las muestras analizadas.

Es el desacople entre los procesos físicos de la capa de mezcla y los procesos biológicos que se dan en la columna de agua debido a las diferentes fases de letargo entre las entradas físicas y salidas biológicas las que genera en muchas ocasiones los valores contrarios a los esperados en las correlaciones obtenidas.

8.2 Modelo Dinámico Entre-compartimentos.

Las correlaciones de la nubosidad, la precipitación y la velocidad del viento con las diferentes clorofilas (Figuras 5 y 7) indican que la luz (limitada por la nubosidad), los nutrientes (aportados por la lluvia), y el mezclado del agua (efectuado por el viento), influyen en la dinámica de la comunidad fitoplanctónica tal como lo han señalado Bradford y Webster (1994). La influencia del clima, así como las condiciones geofísicoquímicas de los lagos, sobre la estructura de las comunidades acuáticas ha sido comprobada en numerosos trabajos (Allen y Skagen, 1973; Allen *et al.*, 1977; Izaguirre *et al.*, 1990).

Fee y Heackey (1992) también encuentran que las variables meteorológicas en constante cambio durante el año ejercen su influencia en las comunidades de los lagos Shield en Canadá y señalan que aunque los cambios y alteraciones en el flujo de nutrientes (el nitrógeno y fósforo pueden limitar la biomasa fitoplanctónica), la luz y la temperatura pueden en ocasiones ser colimitantes del desarrollo algal y reemplazar a los nutrientes como factores limitantes primarios. Así mismo Fee *et al.* (1992), señalan que la lluvia en muchas ocasiones es la única fuente significativa de nutrientes y por lo tanto la producción fitoplanctónica varía en forma proporcional a la precipitación, y por otro lado la intensidad de la turbulencia que es generada por el viento puede estimular la fotosíntesis del

fitoplancton debido a la mayor disposición de nutrientes para el fitoplancton como parece suceder en el lago El Sol.

La relación inversa de la nubosidad con la iluminación y la concentración de clorofilas *a* y *b* contiene implícito el efecto de la radiación en la actividad y eficiencia fotosintética de los organismos fitoplanctónicos a través de la variación en la concentración de clorofila (Figura 5). Al mismo tiempo, la nubosidad participa en el aporte de nutrientes al lago a través de la precipitación, por lo que influye en la producción primaria. Esta influencia puede apreciarse también a través de sus correlaciones con la dureza, el CO_2 y las clorofilas *b* y *c*. A su vez, la velocidad del viento interviene en la mezcla de la masa de agua y en la distribución de sólidos disueltos y nutrientes para los organismos con menor capacidad de movimiento, facilitando su crecimiento y con ello la concentración de pigmentos (Figura 7; Kromkampy y Walsby, 1990; Blomquist *et al.*, 1993; Bradford y Webster, 1994).

La temperatura mínima del aire influye a través de la temperatura del agua en el coeficiente de solubilidad de los solutos y gases y, por lo tanto, en la conductividad y variables relacionadas, como la DZA, el SO_4^{2-} y el O_2 (Figura 6).

La correlación de la clorofila *a* con la temperatura del agua indica su influencia sobre la productividad, que puede ser directa sobre el Q_{10} , e indirecta sobre la solubilidad del bióxido de carbono y el oxígeno. Frenette *et al.* (1996),

encontraron una correlación débil de la temperatura con la producción primaria, y señalan que la temperatura no es un buen predictor de la productividad fitoplanctónica, mas bien otros factores como los nutrientes y la luz se relacionan mejor con la concentración de fitoplancton, volumen celular, concentración de pigmentos y clorofila *a*. Las adaptaciones de las especies para enfrentar las bajas temperaturas (ciclo de vida complejo con producción de estructuras de resistencia, tiempo de generación corto que da tiempo suficiente para que prevalezcan a cualquier temperatura y capacidad de locomoción en las especies dominantes), funcionan en el sentido de disminuir la correlación (cf. Fee *et al.*, 1992; Banderas y González-Villela, 1995).

La relación directa de la clorofila *c* con la nubosidad (a diferencia de la relación inversa con las clorofilas *a* y *b*; Figura 5), e inversa con la velocidad del viento (Figura 7), puede explicarse por la capacidad de locomoción de las especies flageladas dominantes durante la mayor parte del año (*Peridinium* y *Dynobryon* spp, con mayores contenidos de clorofila *c* en su aparato fotosintético), característica que les permite localizar los niveles óptimos de luz, temperatura y nutrientes dándoles mayor independencia y capacidad de adaptación en la columna de agua (Orlik, 1992). Willén (1992), encontró en el lago Vättern de la zona templada en Suecia, que la comunidad planctónica dominante en el verano eran los flagelados, y menciona que representan un

grupo con una especial ventaja competitiva en los lagos expuestos al viento, como sucede con el lago El Sol.

Los organismos flagelados pueden considerarse especiales dentro de los ecosistemas de agua dulce. La ventaja más obvia es su locomoción independiente y controlada para regular su distribución espacial y alterar su posición en el plano vertical evitando el hundimiento. Los planctontes móviles tienen la propiedad de distribuirse en forma contraria a la impuesta por la turbulencia, y donde ésta es mínima, pueden regular con gran precisión su posición en respuesta a los gradientes ambientales verticales esenciales como la iluminación, e independizarse de la difusión para obtener nutrientes (Jones e Ilmavirta, 1988). En especial, *Peridinium willei* Huitfeldt-Kaas pertenece a un grupo ecológico con una adaptabilidad ilimitada, lo que explica el por qué compiten con éxito con otras especies, y está considerada como especie propia de los lagos de alta montaña (Orlik, 1992).

Acorde con Margalef (1983), el índice de diversidad de pigmentos (D_{430}/D_{665}) en una comunidad fitoplanctónica disminuye cuando se trata de poblaciones con una menor tasa de renovación de especies por envejecimiento, o cuando se tiene una elevada producción primaria con el predominio de una o unas pocas especies que al mismo tiempo contienen una máxima proporción de clorofila *a*, lo que minimiza el valor del índice pigmentario D_{430}/D_{665} . En este

estudio los máximos valores de precipitación, concentración de compuestos nitrogenados, producción fitoplanctónica, predominio de *Peridinium* spp y *Dynobryon* sp y la aparición de especies con mayor contenido de clorofila *b* como: *Closterium* spp, *Pediastrum* spp, *Cosmarium* spp y *Scenedesmus* spp., *Gonatozygon* spp, etc., pueden explicar las correlaciones de la DIV (D_{430}/D_{665}) con la Cl_b , la PP, el NO_2^{2-} , el NO_3^- y curva de diversidad en el tiempo, situación similar a la encontrada por Díaz y Pedrozo (1993) en el Lago Escondido (pequeño lago andino de la Patagonia en Argentina), donde los dinoflagelados dominaron todas las profundidades y la máxima diversidad se registró para la época de verano y la mínima en invierno y primavera.

Los periodos de crecimiento (en época de lluvias) para estos lagos determinan la mayor diversidad debido a los aportes de nutrientes tan escasos en las regiones altas, que generalmente constituyen el principal factor limitante de la producción fitoplanctónica. Por el contrario en el lago Vättern en Suecia (Willén, 1992); en algunos lagos oligotróficos finlandeses (Margalef, 1983) y eslovacos (Kopáček et al, 1996), el mínimo de diversidad se observa en el verano durante el periodo de estratificación y los máximos durante el pico de producción y biomasa en la primavera cuando el contenido de nutrientes es máximo. Diferencia atribuible a la acentuada importancia del deshielo en el aporte de nutrientes en estos ecosistemas que incrementan la concentración de sólidos en los lagos en relación directa con el tipo de suelo de los alrededores.

Para estos lagos los aportes de nutrientes a través de la precipitación en el verano no son tan importantes, debido a la estratificación térmica que limita la disposición de nutrientes en las capas superficiales de agua provocando su agotamiento rápido y con ello la limitación en el crecimiento fitoplanctónico

8.3 Análisis de Componentes Principales.

Las variables climáticas como: la temperatura mínima y media del aire, la velocidad del viento, la precipitación y la nubosidad en el análisis de componentes explicaron prácticamente el 73.5% de la variación total en la dinámica fisicoquímica y biológica para El Sol (CP1, 2 y 3), colocando en primer término a las variables meteorológicas (factores relacionados con el clima) por su mayor peso (Figura 8), asociadas principalmente con la concentración de nutrientes (sulfatos, nitratos, nitritos, relación N/P, dureza, conductividad), condiciones de luz en el perfil vertical, temperatura del agua y producción primaria (clorofila a).

Demers y Kalft (1993), en un análisis de regresión univariada y bivariada aplicado a datos de 70 lagos templados de Norteamérica, Europa y Asia encontraron que la temperatura del aire junto con el viento fueron los factores que explicaron la mayor proporción de la variación, así mismo señalan que la

temperatura del aire fué mas importante que el viento en la determinación de la estratificación, estructura y productividad de las comunidades fitoplanctónicas.

En el lago Kinneret, la temperatura del aire y del agua, así como la velocidad del viento fueron factores que determinaron la distribución y absorción de calor y la profundidad de la termoclina e hicieron variar algunos de los procesos químicos y biológicos en el epilimnion e hipolimnion (Hambricht *et al.*, 1994). Verhagen (1994) en un modelo de manchones de fitoplancton para lagos, señala que el viento es el factor que determina los patrones de circulación, distribución del fitoplancton y nutrientes. También Frenette *et al.* (1996), señalan que los factores climáticos influyeron en la mezcla estacional y estratificación del sistema de lagos oligotróficos de Tantaré en Canadá, afectando las tasas fotosintéticas a través de la irradiancia y la disponibilidad de nutrientes. Hecho que demostró que la producción primaria estuvo directamente relacionada con los procesos hidrodinámicos a través de los efectos del clima sobre la composición del fitoplancton y que repercutió posteriormente también en el flujo del carbón en el sistema lacustre.

En forma similar Alvarez *et al.* (1995), al aplicar el análisis de componentes principales (ACP) a un cuerpo de agua dulce obtuvieron en el primer componente a las condiciones atmosféricas, señalándolas como factores primordiales en la dinámica del fitoplancton y en el segundo componente el efecto del nitrógeno,

temperatura del aire y la irradiación solar. Acorde con este autor, aunque la aplicación del ACP es relativamente nuevo en ecología del plancton y del bentos en los sistemas lacustres, el análisis multivariado ayuda a reducir la complejidad, ofreciendo una oportunidad para lograr la interpretación de la variación de los ecosistemas (aproximación ecosistémica).

También los análisis correlativos (o modelos dinámicos) en El Sol destacaron a la nubosidad, a la precipitación y a la velocidad del viento, con el mayor número de correlaciones con las variables de los compartimentos físico, químico y biológico. Aunque hay que tener en cuenta que la distribución y abundancia de los organismos no depende solamente del medio, su participación a través de los procesos metabólicos, el pastoreo, la mortalidad, etc., modifican el hábitat circundante y deben de ser considerados (Reynolds, 1984; Carpenter y Kitchell, 1988).

La temperatura del aire (CP1) y la precipitación (CP2) indican por un lado el efecto amortiguante de los cambios climáticos en el área del volcán y por el otro, la relación de la precipitación con la cantidad de nutrientes. Asimismo la precipitación y nutrientes en el CP2 y la nubosidad e iluminación en el CP3 (Figuras 9 y 10), indican que el compartimento hidrológico y biológico se encuentran supeditados al compartimento meteorológico, cuyos factores están directamente relacionados con el suministro de energía radiante y mecánica (Fee

y Hecky, 1992; Webster, 1990; Frenette *et al.*, 1996). Los diferentes solutos representado por los SO_4^{2-} y la dureza en el CP1; los NO_3^- , la relación N/P, la conductancia y los NO_2^{2-} en el CP2 relaciona a los nutrientes con la productividad primaria (a través de la clorofila *b* del CP2) y se colocan en segundo término en la dinámica de El Sol.

Combinando los factores climáticos, fisicoquímicos y biológicos del CP2, pueden explicarse dos efectos de la precipitación: como regulador del clima, al amortiguar la temperatura máxima del aire y como aportador de electrolitos y nutrientes nitrogenados al lago. La presencia de la clorofila *b* en este componente indica, además que los organismos fitoplanctónicos con mayores contenidos de clorofila *b* en su aparato fotosintético (*Desmidiium* sp, *Gonatozygon* spp, *Closterium* spp, *Pediastrum* spp, *Scenedesmus* spp. y *Cosmarium* spp), se encuentran favorecidos durante las épocas de lluvias, periodo cálido caracterizado por las altas concentraciones de nitratos, máximos valores en la relación N/P, mayores concentraciones de solutos disueltos y cuando los valores de diversidad pigmentaria son mas elevados. Sin embargo, es importante mencionar que las especies fitoflageladas como: *Peridinium willei*, *P. Lomnikiee* y *Dynobryon cylindricum* fueron las especies dominantes la mayor parte del año (caracterizadas por su alta adaptabilidad a medios extremos donde generalmente son dominantes Jones e Ilmavirta, 1988; Orlik, 1992; Díaz y Pedrozo, 1993). Talling (1986) también encontró para varios lagos de Sudáfrica que la precipitación tuvo

implicaciones en el renovamiento del agua y su contenido químico, así como un comportamiento estrictamente estacional que influyó en la densidad y composición del fitoplancton. En el lago oligotrófico Constance II, en Alemania la concentración de fitoplancton, acumulación de biomasa y crecimiento fitoplanctónico estuvieron controlados prácticamente por los nutrientes (Sommer *et al.*, 1993).

El comportamiento contrastante entre el NO_3^- y el NO_2^{2-} en el CP2, nuevamente es resaltado y puede explicarse a través de la relación del pH, el O_2 y la temperatura del agua (CP3), en los procesos de nitrificación y desnitrificación o reacciones de fijación o remoción de nitrógeno que poseen tasas complementarias comentadas ampliamente con anterioridad en los modelos dinámicos (Figura 3). La forma en la que se encuentra el nitrógeno en los sistemas acuáticos (NH_4^+ o NO_3^-) puede representar también un factor importante en la estructura de la comunidad fitoplanctónica. La sucesión del fitoplancton en El Sol (pyrofitas- chrisofitas en la primavera, clorofitas en el verano y cianofitas-euglenofitas en invierno; González-Villela *et al.*, 2000), asociadas con las curvas de nutrientes (mayores concentraciones de NO_3^- en verano y mayores concentraciones de NH_4^+ al final del otoño, Banderas, 1984) muestran la importancia del nitrógeno en los procesos de producción y sucesión fitoplanctónica. Cambios en la estructura de las comunidades fitoplanctónicas pueden tener graves consecuencias a diferentes niveles tróficos, si las especies

de fitoplancton son favorecidas o tienen un valor nutricional bajo para el zooplancton (Gahnström *et al.*, 1993; Catalán *et al.*, 1994).

También Sommer *et al.* (1993), encontraron que en el lago oligotrófico Constance II ubicado en Alemania, la variación en la composición taxonómica del fitoplancton respondía principalmente a las variaciones en la concentración de nutrientes (principalmente de nitrógeno y fósforo) observando una sucesión fitoplanctónica similar a la de El Sol cryptophytes-bacillariophytes en primavera, posteriormente chrysophytes-chlorophytes y las cyanophytes-dinophytes que estuvieron presentes todo el tiempo. La productividad de estos ecosistemas mas bien depende del balance interno de nutrientes más que la alternancia en la limitación de nitrógeno o fósforo, como parece suceder tambien en los lagos oligotrofos del centro y sur de Suecia (Gahnström, 1993), en varios lagos de alta montaña ubicados in Mount Rainier National Park, USA (Larson *et al.*, 1994) y en lagos de High Tatra Mountains, Slovakia (Kopáček *et al.*, 1996).

La influencia del clima (principalmente las condiciones de luz en el perfil vertical) sobre la producción primaria y el balance metabólico del lago se fortalece nuevamente en el CP3 (Figura 10), al encontrarse la iluminación y la clorofila *a* en el extremo positivo en contraste con la nubosidad, el CO₂ y la temperatura del agua en el extremo negativo, indicando influencias opuestas sobre el metabolismo lacustre. Fee *et al.* (1992) analizando el efecto del tamaño de los

lagos en las tasas fotosintéticas encontraron correlaciones significativas entre los valores promedio de fotosíntesis y saturación de la clorofila *a* por la luz y señala que las variables meteorológicas tales como la irradiación afectan el desarrollo de las comunidades de fitoplancton en los lagos en forma conjunta con la temperatura del agua aunque ésta última en menor grado.

Los y Brinkman (1988), encontraron para el lago Valuwe en Netherlands que la luz y el nitrógeno fueron los factores limitantes de la producción fitoplanctónica al utilizar un modelo de optimización donde las variables a considerar en la calibración y validación fueron la temperatura, concentración de nutrientes y radiación solar (profundidad y turbidez). También Vila *et al.* (1996), señalan en un modelo de irradiancia para ecosistemas de agua dulce (fitoplancton-radiación solar) que los principales factores que controlaron las condiciones de luz en la columna de agua en muchos lagos fueron las características de atenuación del medio y la radiación solar incidente en la superficie del agua, que a su vez fueron dependientes de las condiciones meteorológicas. Hambright *et al.* (1994), para un sistema de lagos oligotróficos en Canadá y Frenette *et al.* (1996), en el lago Kineret encontraron también que la irradiancia y la temperatura del aire influían en la fotosíntesis y la producción primaria.

Fee y Heackey (1992), mencionan que entre los principales factores que controlan las condiciones de luz en la columna de agua de muchos lagos se

encuentran las características de atenuación del medio y la radiación solar incidente en la superficie del agua, las cuales dependen de las condiciones meteorológicas existentes. La atenuación vertical de la luz y su distribución espectral son también relacionados con los procesos de absorción del agua y los componentes adicionales de ésta, tales como: los organismos fitoplanctónicos, las partículas suspendidas y los compuestos solubles.

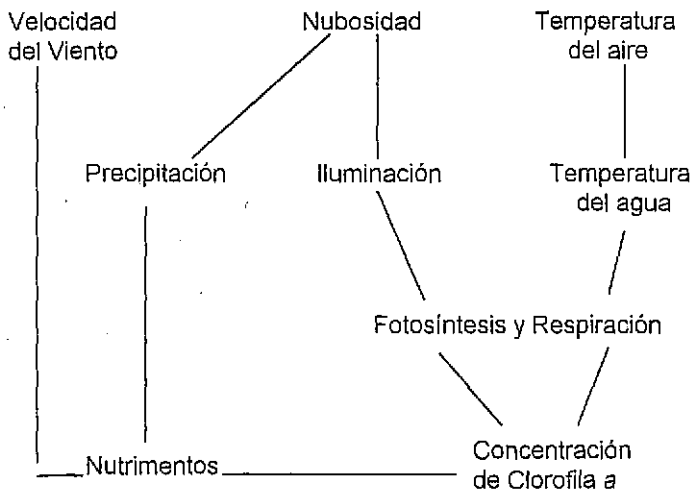
La distribución de las muestras en dos grupos en el espacio gráfico de los componentes principales (Figuras 12, 13 y 14) se asocia con dos épocas: una cálida, lluviosa (verano - otoño) correspondiente a los meses de junio, julio, agosto, septiembre y octubre caracterizados por el gradiente de temperatura, luz, precipitación y nutrientes, cuando se observan los máximos valores en el índice pigmentario (D_{430}/D_{665}), concentración de nutrientes, relación N/P, producción primaria y presencia de organismos fitoplanctónicos no dominantes con mayores contenidos de clorofila *b*; y otro periodo frío, seco (invierno - primavera) correspondiente a los meses de noviembre, diciembre, marzo y abril, cuando se observa una menor producción primaria y tasas N/P menores de 16/1, con dominancia de organismos fitoflagelados como *Peridinium willei* Huitfeldt-Kaas, *P. Lomnikii* Woloszyńska, *Dinobryon cylindricum* v. *alpinum* Imhof Bachmann y *Euglena acus* v. *acus*. Ehrenberg, caracterizados por su alta adaptabilidad a ambientes extremos (Jones e Ilmavirta, 1988; Orlik, 1992). Esto sugiere, por un lado, que los nutrimentos (NO_3^- y NH_4^+) son un factor importante en la

determinación de la producción y estructura de la comunidad fitoplanctónica y por el otro que existe una dinámica climática, fisicoquímica y biológica determinada por la época seca y fría y otra húmeda y cálida.

El comportamiento cíclico de las muestras (agrupadas por meses en las gráficas; Figuras 12, 13 y 14), son un reflejo de la regularidad estacional en los patrones climáticos, físicos, químicos y biológicos. Estos resultados concuerdan con los patrones encontrados en el análisis de componentes principales aplicado en algunos lagos Españoles (Margalef, 1983), en el lago Todos Los Santos en Chile, donde el régimen térmico y la disponibilidad de nutrientes fueron el regulador de la abundancia y composición del fitoplancton (Campos *et al.*, 1990), y en lagos y reservorios del norte de Italia, Cordella y Salmaso (1992) al utilizar el método de componentes principales en el análisis de la variación climática, fisicoquímica y biológica encontraron una clara ciclicidad anual en todas las características fisicoquímicas y biológicas del agua que les sugirió una regularidad relevante en todos los mecanismos activos en los lagos. Aunque es difícil predecir el agrupamiento de las especies a través de la concentración de clorofilas, es posible inferir la respuesta de la comunidad a diferentes condiciones ambientales con un alto grado de confiabilidad.

El modelo de ordenación obtenido en este estudio estuvo restringido a una parte del ecosistema acuático (ambiente - producción primaria) y permitió el

análisis de la producción y factores ambientales en sus respectivos espacios a través de la aproximación gráfica. La jerarquización de variables con respecto a la dinámica climática fisicoquímica y de producción en el lago al señalar el tipo de factores de mayor peso en el sistema y el análisis de las diferencias, comportamiento y gradación entre las variables a través de la posición relativa de las muestras en los ejes de ordenación (la agrupación por meses de las muestras en el espacio gráfico). Resultados que sugieren la organización de las variables climáticas, fisicoquímicas y biológicas (producción primaria) mediante el siguiente modelo.



Este modelo señala para la El Sol la influencia del clima sobre el ambiente acuático, y la dependencia de la producción primaria con respecto de las condiciones fisicoquímicas del medio, característica propia de lagos oligotróficos templados. Por el contrario en los lagos de regiones bajas o tropicales las condiciones de luz en el perfil vertical (turbidez) son más importantes, como sucede en el Lago de Chapala, donde la luz y el nitrógeno son los factores limitantes de la productividad primaria, y la alta turbidez de origen inorgánico propicia que las altas concentraciones de fósforo inorgánico en relación con las pequeñas cantidades de nitrógeno en el lago no puedan ser metabolizadas por el fitoplancton y por lo tanto permanece en solución (Limón y Lind, 1990).

Thébault y Saleçon (1993), señalan que los cuerpos de agua naturales o artificiales generalmente satisfacen múltiples necesidades, que en muchas ocasiones resultan hasta contradictorias. El manejo de estos recursos requiere de su preservación y balance ecológico, el cual demanda del completo y profundo entendimiento de su dinámica, por lo tanto es indispensable la aplicación de estudios multidisciplinarios donde se combine el modelaje con la prueba de hipótesis. Shindler (1987) asimismo, menciona que es necesario el monitoreo de áreas relativamente libres de la perturbación antropogénica para poder definir los periodos normales y la amplitud de los ciclos naturales en el crecimiento de las poblaciones, así como de las variables fisicoquímicas en los

ecosistemas, porque la información con la que se cuenta para estos biomas es todavía escasa.

Acorde con Reynolds (1993), sólo a través del análisis multivariado de los sistemas lacustres se logra el objetivo de "Aproximación a los Ecosistemas", enfoque holístico que comprende:

- el control de la calidad del agua en lagos y áreas de descarga de los ríos,
- la explotación sustentable de los recursos acuáticos,
- el mantenimiento de la biodiversidad dentro de los lagos, ríos y reservorios,
- así como, la minimización del impacto antropogénico.

Objetivos que sólo se cumplen a través de: 1) el conocimiento de los subclimas en la cual se encuentran los diversos ecosistemas, 2) el análisis de la estructura y comportamiento de los ecosistemas y la forma en que pueden ser explotados racionalmente, 3) la profundización en los métodos de investigación ambiental, 4) la evaluación de la calidad de los métodos de medición, y 5) implementación adecuada de las iniciativas de recuperación, puntualizando que la calidad de la información y la actitud son ingredientes necesarios para el adecuado manejo de los ecosistemas, estrategia que conduce a la correcta planeación y evaluación de las medidas de restauración, que tiene como propósito minimizar el impacto humano sobre los ecosistema acuáticos y la finalidad de compartir el hábitat con otros componentes del ecosistema (Banderas y González-Villela, 2002).

La naturaleza debe de ser considerada como un todo si se desea conocerla en detalle. El universo esta considerado como una trama dinámica de sucesos relacionados entre sí. Ninguna de las propiedades de cualquier parte de esta trama es fundamental todas ellas siguen el ejemplo de las propiedades de las demás partes, y la consistencia total de sus interrelaciones mutuas determinan la estructura de todo el entramado. Para el biólogo integrista, la biología no puede reducirse a la física y a la química. La integración otorga a los sistemas propiedades que no tienen sus elementos. Asimismo la ecología, con su facultad integradora, muestra que el comportamiento del ecosistema es entendible con el lenguaje de las matemáticas, unidad indivisible y armoniosa con múltiples relaciones dinámicas. Conceptos que obligan a la investigación biológica a ir mas allá del enfoque reduccionista y mecanicista, a fin de desarrollar una visión orgánica holística y ecológica en el sentido de la teoría general de sistemas y de otras herramientas matemáticas (Ritter y Patiño, 1998).

Por último, este estudio fue efectuado con datos de un ciclo anual (físicoquímicos y biológicos). La pregunta ¿de qué tanto puede ser los suficientemente estable el ecosistema para utilizar los datos de las características de un año en la dinámica de un largo período?

Pareciera necesario la obtención de información de mas de un año de muestreo para generar información sobre la dinámica del lago. Sin embargo, este estudio puede ser representativo del comportamiento promedio de la producción primaria, porque acorde con Banderas (1997):

- 1) Excepto para las variaciones anuales observadas en este estudio, el lago no muestra los suficientes cambios dramáticos como para producir un cambio sustancial en las condiciones oligotróficas o en la calidad de otros componentes del medio acuático. El ambiente es completamente predecible. Acorde con Talling (1986), Snoeijs y Prentice (1989), la composición de especies de la comunidad fitoplanctónica y ficobentónica muestra una propiedad conservativa a menos que haya un evento catastrófico que radicalmente cambie las características del agua o de las tierras de los alrededores que, puedan en turno, originar la contaminación del agua o inducir un cambio en las condiciones tróficas.

- 2) El medio acuático dentro del volcán como lo es El Sol, restringe la colonización por especies tropicales de las regiones bajas.

9 CONCLUSIONES

Las variables meteorológicas (nubosidad, precipitación, temperatura del aire y velocidad del viento) determinaron el patrón climático de la zona, (frío con fuertes contrastes térmicos estacionales que movilizan intensamente la atmósfera, y una precipitación que se concentra durante el verano), como pudo observarse en las relaciones obtenidas en el modelo dinámico al interior del comportamiento climático

Las variables fisicoquímicas señalaron a las reacciones de nitrificación y desnitrificación como importantes en el lago El Sol y determinaron en parte el estado trófico del lago (poco productivo u oligotrófico) y ciclo del nitrógeno al señalar altas correlaciones del NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^{-2} con el pH, O_2 , y temperatura agua; así como, su presencia en el segundo componente principal en el análisis de ordenación.

La curva del índice de diversidad pigmentario (D_{430}/D_{665}) con un máximo en verano, coincidente con la época de lluvias, mayor producción fitoplanctónica, mayores concentraciones de NO_3^- , la presencia de organismos fitoplanctónicos no dominantes con mayores contenidos de clorofila b (*Closterium* spp, *Pediastrum* spp, *Cosmarium* spp y *Scenedesmus* spp., *Gonatosygon* sp) a finales de primavera principios del verano, así como la relación N/P > 16/1 durante este

periodo señalan al nitrógeno como principal factor limitante de la producción primaria, de la estructura de la comunidad y sucesión del fitoplancton.

El clima fue el factor de mayor influencia en la dinámica fisicoquímica y biológica del lago El Sol (variables directamente relacionados con el suministro de nutrientes y energía para la producción primaria) al señalar a la nubosidad, a la precipitación y a la velocidad del viento con el 36% de la variación total en el análisis de componentes principales y mayor número de correlaciones con las variables fisicoquímicas y biológicas.

La precipitación y los nutrientes (principalmente los compuestos nitrogenados, en el CP2) representaron el segundo factor en la determinación de la producción primaria explicando el 20% de la variación total del sistema.

La interacción de los factores meteorológicos, fisicoquímicos y biológicos definió los patrones de variación anual, así como la segregación de la producción primaria en dos épocas: 1) una fría y seca, y la otra 2) cálida y húmeda más productiva reflejada en la distribución cíclica de los puntos en el espacio gráfico de los componentes principales.

Los patrones de variación climática, fisicoquímica y de producción primaria en el lago El Sol señalaron una alta coherencia con los resultados obtenidos a

través de los Modelos Dinámicos (análisis estadísticos correlativos) y de ordenamiento numérico (ACP), y permitieron definir en primer término al clima como el factor con mayor preponderancia, en segundo a los nutrientes y por último a los procesos metabólicos (respiración y fotosíntesis).

El análisis correlativo fue útil en el establecimiento del tipo de relación entre las variables climáticas, fisicoquímicas y biológicas, determinando por lo tanto, la relación directa o indirecta para cada una de las variables. La identificación de interacciones intra y entre compartimentos, así como su grado de asociación entre ellas describieron la dinámica del sistema lacustre.

El análisis de componentes principales redujo la complejidad en el análisis de la información de los datos de campo. Confirmó las tendencias principales del sistema en estudio a través de la selección de las variables más importantes involucradas en los procesos de producción primaria. Jerarquizó la importancia de cada una de las variables en los procesos de producción primaria por medio del análisis de la variación de los datos, y detectó a gran escala los gradientes ambientales en la relación: producción primaria - ambiente.

10 BIBLIOGRAFÍA

- Alcocer, D. J., 1980. Aportaciones limnológicas al estudio del lago El Sol y lago de La Luna, Nevado de Toluca, Estado de México. Tesis de licenciatura. UAM-I. 15 p.
- Allen, T. F.H. y S. Skagen, 1973. Multivariate geometry as an approach to algal community analysis. *Br. Phycol. J.* 8: 267 - 287.
- Allen, T.F.H., S. M. Bartell y J. F. Koonce, 1977. Multiple stable configurations in ordination of phytoplankton community change rates. *Ecology*, 58: 1076 - 1084.
- Álvarez, C. M., M. Verdugo, y C. Rojo. 1995. Time Series of multivariate data in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57(3): 185-198.
- American Public Health Association, 1976. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. Washington, USA, 1193 p.
- Arredondo, F.J., A. Hernández, R.M. Ochoa y P.J. Ponce, 1982. Aplicaciones de técnicas de análisis multivariado en el estudio de embalses temporales. Comunicaciones Técnicas. IIMASS, UNAM. Serie Naranja 300. 60 p.
- Banderas, T. A., 1984. Estudio anual de la limnología y del fitobentos del lago El Sol, Nevado de Toluca. Tesis de Licenciatura. UNAM. 93 p.
- Banderas, T. A., 1986. (Ined.). Colección de algas bentónicas del lago El Sol, en el cráter del volcán Nevado de Toluca, México: Guía de Consulta. Instituto de Biología, Herbario MEXU. UNAM. 11 p.
- Banderas, T. A., 1988. Análisis de la estructura algal bentónica del lago El Sol. Tesis de Maestría. UNAM. 97 p.
- Banderas, T. A., R. González-Villela y G. De la Lanza E., 1991. Limnological aspects of a high-mountain lake in Mexico. *Hydrobiologia*, 224: 1-10.
- Banderas, T. A., 1994. Limnología del lago El Sol. Nevado de Toluca, México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. 146 p.
- Banderas, T. A., González-Villela, R., 1995. Limnología del Sol, un lago alpino tropical. En: Lagos y Presas de México. (Eds.) De la Lanza E. G., J. L. García Calderón. Centro de Ecología y Desarrollo. 320 p.
- Banderas, T. A., González-Villela, R. 1996. La limnología, una revisión del concepto. *Ingeniería Hidráulica en México*, 9 (1): 77 - 84.
- Banderas, T. A., 1997. Phycoflora of the tropical high mountain lake El Sol, Central Mexico, and some biogeographical relationships. *Hydrobiologia*. 1 - 24.
- Banderas, T. A. y González-Villela, R. 2002. La investigación limnológica y el manejo de los recursos acuáticos. En: Lagos y Presas de México. (Eds) De la Lanza, E. y García-Calderón, J. L. AGT Editor, S.A. México. 680 p.
- Barko, J. W., P. G. Murphy y Wetzel., 1977. An investigation of primary production and ecosystem metabolism in a lake Michigan dune pond. *Arch. Hydrobiol*, 81(2): 155 -187.

- Blomquist, P., R.T. Bell, H. Olofsson, U. Stensdotter y K. Vrede, 1993. Pelagic ecosystem responses to nutrient additions in acidified and limed lakes Sweden. *Ambio*, 22 (5): 283 - 289.
- Bourget, E. y Fortín M. J., 1995. A comentary on current approaches in the aquatic sciences. *Hydrobiologia*, 300/301: 1 - 16.
- Bradford, S. S. y I. T. Webster, 1994. A model for the light limited growth of bouyant phytoplankton in a shalow turbid waterbody. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 45: 847- 862.
- Brilinsky, M. y K. M. Mann, 1973. An analysis of factor governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. and Oceanogr.* 18 (1): 1-14.
- Calderón, C. m. Y V. Arzate, 1989. Évaluación de las precipitaciones ácidas de la zona metropolitana de la Cd. De Toluca, Edo. De México. Tesis de Maestría. Fac. De Química, UAEM.
- Camarero, L., J. Catalán, A. Boggero, A. Marchetto, R. Mosello y R. Psenner, 1995. Acidification in high mountain lakes in Central, Southwest and Southeast Europe (Alps, Pyrennees, Pirin). *Limnologica*, 25(2): 141 -156.
- Campos, H., W. Steffen, G. Aguero, O. Parra y L. Zúñiga, 1990. Limnological study of lake Todos los Santos (Chile). Morphometry, physics, chemistry, plankton, and primary productivity. *Arch. Hydrobiol.* 117 (4): 453 - 484.
- Carlson, R. E., 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22: 361 - 369.
- Catalán, J., L. Camarero, E. García, E. Ballesteros y M. Felip, 1994. Nitrogen in the pyrenean lakes (Spain). *Hydrobiologia*, 274: 17 - 27.
- Cattell, R. B., 1966. The scree test for the number of factors. *Multivariate Behavioral Research* 1: 254-276.
- Carpenter, S. R. y J. F. Kitchell, 1988. Consumer control of lake productivity. *BioScience*, 38(11): 764 - 769.
- Cordella, P. y N. Salmaso, 1992. Studies on some reservoirs and lakes in North-East Italy. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 50:259-271.
- Deevey, E. S., 1975. Limnologic studies in Middle America. *Trans. Conn. Acad. Art and Sciences*, 39: 213 - 328.
- DeLaune, R. N. y CH. W. Lindau, 1989. Nitrification and nitrate reduction in bottom sediment of Louisiana's Baratarian basin. *Northeast Gulf Science*, 10 (2):163.
- Del Giorgio, P. A. y R. H. Peters, 1993. Balance between phytoplankton production and plankton respiration in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50 (2): 282 - 289.
- Demers E. y J. Kalff, 1993. A simple model for predicting the date of spring stratification in temperate and subtropical lakes. *Limnol. and Oceanogr.*, 38 (5): 1077 - 1081.
- Díaz, M. M. y F. L. Pedrozo, 1993. Seasonal succession of phytoplankton in a small Andean patagonian lake (Rep. Argentina) and some considerations about the PEG Model. *Arch. Hydrobiol.* 127(2):167-184.

- Digby, P.G.N. y R. A. Kempton, 1987. Multivariate analysis of ecological communities. Population and Community. Biology Series. Usher, M.B. & M.L. Rosenzweig (Eds.) Chapman & Hall. London. 206 p.
- Downing, J.A. y F.H. Rigler, 1972. A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. 2a. Ed. Oxford Blackwell Scientific Publications. 501 p.
- Fee, E. J. y R. E. Hecky, 1992. Introduction to the Northwest Ontario Lake (Size Series NOLSS), 49 (12): 2434 - 2444.
- Fee, E. J., J. A. Shearer, E. R. Debruny y E.U. Schindler, 1992. Effects of lake size on phytoplankton photosynthesis. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49 (12): 2445 - 2459.
- Frenette, j. j., S. Demmers, L. Legendre y M. Boublé, 1996. Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system. Journal of Plankton Research, 18(1): 54 - 61.
- Gahnström, G., P. Blomquist y S. Fleischer, 1993. Are key nitrogen fluxes changed in the acidified aquatic ecosystem. Ambio. 22: 318 - 324.
- George, D. G., 1981. The spatial distribution of nutrients in the South Basin of Windermere. Freshwat. Biol. 11: 405 - 424.
- Goldman, Ch. R., (Ed.). 1974. Primary Productivity in Aquatic Environments. California (464 p). Univ. Calif. Press.
- González-Villela, R., 1984. Estudio de la productividad primaria del "Lago El Sol" en el volcán Nevado de Toluca, Edo. De México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Biología. UNAM. 53 p.
- González-Villela, R., 1991. Modelo descriptivo y predictivo de la producción primaria de un cuerpo de agua de alta montaña tropical. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 73 p.
- González-Villela, R., G. De la Lanza y Banderas, T. A. 2000. Dynamic models of primary productivity in tropical mountain lake, El Sol, Mexico. Ecovision.
- González-Villela, R., Banderas, T. A. y G. De la Lanza E. 2002. Multivariate analysis of the primary production in a tropical high-mountain lake in Mexico. Journal freshwater Ecology 17 (1): 75 - 83.
- Gorham, E., 1961. Factors influencing supply of mayors ions to inland waters, with special reference to the atmosphere. Geol. Soc. of Am. Bull. 72: 795 - 840.
- Hambright, K. D., M. Gophen y S. Serruya, 1994. Influence of long-term climatic changes on the stratification of a subtropical, warm monomictic lake.
- Harris, G. P., 1987. Time series analysis of water quality data from Lake Ontario: implications for the measurement of water quality in large and small lakes. Freshwat. Biol., 18: 389-403.
- Heaney, S. I., 1976. Temporal and spatial distribution of the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*, Muller, within a smal productive lake. Freshwat. Biol. 6: 531 - 542.

- Hutchinson, G. E., 1975. A treatise on limnology. Volúmen I, II, III y IV. John Wiley & Sons, Inc. 540 p.
- Izaguirre, I., P. Del Giorgio, I. O'Farrell y G. Tell, 1990. Clasificación de 20 cuerpos de agua andino-patagónicos (Argentina) en base a la estructura del fitoplancton estival. *Cryptogamie, Algol.* 11(1):31 - 46.
- Jansen, J. H., E. VanDonk y R. D. Gulati., 1995. Modelling nutrient cycles in relation to food web structure in a biomanipulated shallow lake. *Netherland Journal of aquatic ecology.* 29(1) : 67 - 79.
- Jones, R. I. y V. Ilmavirta, 1988. Flagellates in freshwater ecosystems. Concluding remarks. *Hydrobiologia*, 161: 271 - 274.
- Jorgensen, S. E. y Vollenweider, R. A., 1989. Directrices para la gestión de lagos. Principios generales sobre gestión de lagos. Volumen I. Comité Internacional de Ambientes Lacustres. Japón. 176 p.
- Kaiser, H. F. 1958. The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika* 23: 187-200.
- Kopáček, J., E. Stuchlík, V. Vyhnálek y D. Závodský, 1996. Concentration of nutrients in selected lakes in the High Tatra Mountains Slovakia. Effects of season and watershed. *Hydrobiologia*. 319: 47 - 55.
- Kromkampy, J. y A. E. Walsby, 1990. A computer model of buoyancy and vertical migration in cyanoobacteria. *Journal of Plankton Research* 12(1): 161 - 183.
- Lami, A., P. Guilizzoni, D. Ruggini, B. Polli, M. Simona y A. Barbieri, 1992. Role of pigments on algal communities and photosynthesis. *Aquatic Sciences.* 54(3/4): 321 - 330.
- Lehman, J. T., 1986. The goal of understanding in limnology. *Limnol. Oceanogr* 31:1160 - 1166.
- Limón M. J. G. y Lind O. T., 1990. The management of Lake Chapala (Mexico): Considerations after significant changes in the water regime. *Lake and reservoir management*, 6(1): 61 - 70.
- Larson, G. L., A. Wones, C. F. McIntire y B. Samora, 1994. Integration limnological characteristics of high mountain lakes into the landscape of natural area. *Environmental Management.* 18(6): 871 - 888.
- Likens, G. E. y F. H. Bormann, 1974. Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Bioscience*, 24 (8): 447 - 456.
- Lindeman, R., 1941. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 379-418.
- Loëffler, H., 1972. Contribution to the limnology of High-mountain lakes in Central America. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* 57 (3): 397 - 408.
- Los, F. J. y J. J. Brinkman, 1988. Phytoplankton modelling by means of optimization: A 10-year experience with BLOOM II. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 790 - 795.
- Lund, J. W. G. y J. F. Talling, 1957. Botanical limnological methods with special reference to the algae. *Bot. Rev.*, 23: 489 - 583.
- Margalef, R., 1983. *Limnología*. Ed. Omega. Barcelona. 1010 p.

- Mazzoleni, S., A. Loporto y C. Blasi, 1991. Multivariate analysis of climatic patterns of the mediteranean basin. *Vegetatio*, 98: 1-12.
- Momen, B., L.W. Eichler, C. W. Boylen y J. P. Zehr., 1996. Application of multivariate statistics in detecting temporal and spatial patterns of water chemistry in lake George, New York. *Ecological Modelling*, 91: 183 - 192.
- Moss, B., S. McGowan y L. Carvalho. 1994. Determination of phytoplankton crops by top-down and bottom-up mechanisms in a group of English lakes, The West Midland Meres. *Limnol. Oceanogr.* 39(5): 1020 - 1029.
- Nixdorf, B., P. Wolf-Gunther y B. Horst, 1992. Mixing depth and its influence in primary production in a shallow lake. *Int. Revue. Gues. Hydrobiol.* 77 (3): 349 - 360.
- Nilssen, J. P., 1984. Tropical lakes-functional ecology and future development. The need for a process orientated approach. *Hydrobiologia*, 113: 231 - 242.
- Orlik, K., 1992. Ecology of *Peridinium willei* and *P. volzzi* (Dinophyceae) in Danish lakes. *Nord. J. Bor.* 12 (5): 557 - 568.
- Pedrozo, F., S. Chillrud, P. Temporetti y M. Díaz, 1993. Chemical composition and nutrient limitation in rivers and lakes of northern Patagonian Andes (39.5° - 42° S; 71° W) (Rep. Argentina). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 207 - 214.
- Peters, R. H., 1986. The role of prediction in limnology. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 1143 - 1159.
- Ponce, P. J. y F. J. L. Arredondo, 1986. Aporte al conocimiento limnológico de un embalse tropical por medio de la aplicación de modelos multivariados. *Ann. Inst. Cienc. Mar y Limnol., UNAM.* 13(2): 47 - 66.
- Reynolds, C. S., 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. London. 384 p.
- Reynolds, C.S., 1993. The ecosystems approach to water management. The main features of the cosystems concept. *Journal of Aquatic Ecosystem Health*, 2: 3 - 8.
- Ritter, O. W. y R. Patiño, 1998. Flujos y procesos energéticos del clima, la vida y la producción. *Ciencia y Desarrollo*. 23(137): 58 - 67.
- Ritter, O. W., P. A. Mosiño y R. P. Mercado, (En prensa). Fórmulas de éxito en la naturaleza y situaciones de incapacidad de predicción Newtoniana.
- Russell-Hunter, W. D., 1970. *Aquatic Productivity*. New York. MacMillan Publ. Co. Inc. 306 p.
- Schindler, D. W., 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwater. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 478 - 486.
- Schindler, D. W., 1987. Detecting Ecosystem Responses to anthropogenic stress. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 44 (Suppl. 1): 6 - 25.
- Sommer, U., U. Gaedke y A. Schweizer, 1993. The first decade of oligotrophication of lake Constance II. The response of phytoplankton taxonomic composition. *Oecologia*, 93: 276 - 284.

- Snedecor G. W. y W. G. Cochran, 1979. *Métodos Estadísticos*. sexta edición. Compañía Editorial Continental, S. A., México. 703 p
- Snoeijs, P. J. M. y I. C. Prentice, 1989. Effects of cooling water discharge on the structure and dynamics of epilithic algal communities in the northern Baltic. *Hydrobiologia* 184: 99-123.
- Statistica, 1995. *Statistic I, II*. 2nd. Edition. Statsoft. 3001-3765.
- Stevens, J. 1986. *Applied multivariate statistics for the social sciences*. Hillsdale, NJ. Erlbaum.
- Strickland, J. D. H., 1958. Solar radiation penetrating the ocean, a review of requirements, data and practical handbook of seawater analysis. *Methods of measurement with particular reference to photosynthetic productivity*. J. Fish Res. B. Can., 15(3). 453 - 493.
- Strickland, J. D. H. y T. R. Parsons. 1968. *A practical handbook of seawater analysis*. J. Fish. Res. Bd. Can. Otawa, 172 p.
- Stráskravá, M. y A. Gnauck, 1985. *Freshwater Ecosystems. Developments in Environmental Modelling*, Vol. 8, 309 p.
- Talling, J. F., 1986. The seasonality of phytoplankton in African Lakes. *Hydrobiologia*, 138: 139 - 160.
- Thébault, J. M. y M. J. Salençon, 1993. Simulation model of a mesotrophic reservoir (Lac de Pareloup, France): Biological model. *Ecological Modelling*, 65: 1 - 30.
- Thomasson, K., 1956. Reflections on arctic and alpine lakes. *Oikos*, 7(1): 117 - 143.
- Vallentyne, J. R., 1999. Infusing Ecology into politics. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 2: 83-90.
- Verhagen, J. H. G., 1994. Modeling phytoplankton patchiness under the influence of wind-driven current in lake. *Limnol. Oceanogr.*, 39(7): 1551 - 1565.
- Vila, X., J. Colomer y S. J. García Gil, 1996. Modelling spectral irradiance in freshwater in relation to phytoplankton and solar radiation. *Ecological Modelling*, 87: 59 - 68.
- Vincent, W. R., C. L. Vincent, M. T. Downes y P. J. Richerson. 1985. Nitrate cycling in Lake Titicaca (Perú-Bolivia): The effects of High-altitude and tropicality. *Freshwat. Biol.*, 15: 31 - 42.
- Vollenweider, R. A. 1969. *A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments*. 2 ed. Oxford I.B.P. Blackwell Scientific Publications. 225 p.
- Webster, I. T., 1990. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 35(5): 989 - 1001.
- Wetzel, R. G., 1983. *Limnology*. 2d. Edición. Saunders College Publishing. Phil. 767 p.
- Wetzel, R. G., 1989. *Freshwater ecology: Changes, predictions and requirements*. Bull. New Jersey Acad. Sci., 43(2): 21 - 29.

- Wetzel, R.G., 1991. Reservoir ecosystems. Conclusions and speculations. In: Reservoir limnology. Ecological Perspectives. (Eds): Thornton, K.W. New York. 564 p.
- Willén, E., 1992. Long-term changes in the phytoplankton of large lakes in response to changes in nutrient loading. Nord. J. Bot. 12: 575 - 587.
- Wojciechowska, W., 1989. Correlation between biomass chlorophyll A, photosynthesis and phytoplankton structure in a lake. Ecologia Polska. 37 (1-2): 59 - 82.
- Wurtsbaugh, W. A., W. F. Vincent, R. Alfaro Tapia, C. L. Vincent y P. J. Richerson. 1985. Nutrient limitation of algal growth and nitrogen fixation in a tropical alpine lake, Lake Titicaca (Perú-Bolivia). Freshwat. Biol. 15(2).
- Yan, N. D., 1983. Effects of changes in pH on transparency and thermal regimes of Lohi Lake, near Sudbury. Ontario. Can. Fish. Aquat. Sci. 40(5): 621 - 626.