



00387

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

Las desmidiáceas (Conjugatophyceae, Chlorophyta) en el lago Zirahuén: un análisis hidrobiológico de su presencia y abundancia

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA

VÍCTOR MANUEL MARTÍNEZ ALMEIDA

DIRECTOR DE TESIS: DRA. ROSA LUZ TAVERA SIERRA

MÉXICO, D.F.



NOVIEMBRE, 2005

COORDINACIÓN

m. 35 2157



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Victor Manuel Martínez Almeida
FECHA: 21 - NOV - 2005
FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 15 de agosto del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **MARTÍNEZ ALMEIDA VÍCTOR MANUEL** con número de cuenta **501093666**, con la tesis titulada: "Las desmidiáceas (Conjugatophyceae, Chlorophyta) en el lago Zirahuén: un análisis hidrobiológico de su presencia y abundancia", bajo la dirección del **Dra. Rosa Luz Tavera Sierra**.

Presidente:	Dr. Eberto Novelo Maldonado
Vocal:	Dr. Javier Alcocer Durand
Vocal:	Dr. Alfonso Lugo Vázquez
Vocal:	Dr. Miroslav Macek
Secretario:	Dra. Rosa Luz Tavera Sierra
Suplente:	Dr. Enrique Arturo Cantoral Uniza
Suplente:	Dr. Fernando Bernal-Brooks

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria D.F., a 7 de octubre del 2005


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

VÍCTOR MANUEL MARTÍNEZ ALMEIDA

Alumno

Doctorado en Ciencias Biológicas

El Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas en su reunión del día 21 de abril del año en curso, en uso de las atribuciones señaladas en los artículos 22 y 23 del Reglamento General de Estudios de Posgrado y del artículo 5 de las Normas Operativas del Programa, analizó y aceptó el Dictamen Positivo emitido el pasado día 27 de marzo del año en curso, por el Jurado constituido por los doctores:

Guillermina Alcaraz Zubeldía
Eberto Novelo Maldonado
Ma. del Rosario Sánchez Rodríguez
Nandini Sarma
Javier Alcocer Durand

En consecuencia, por acuerdo de Comité Académico se le otorga a usted la denominación de

CANDIDATO A DOCTOR EN CIENCIAS

Aprovecho la oportunidad para exhortarlo a mantener su desempeño con el mismo nivel de excelencia para que de acuerdo a lo previsto por su Comité Tutorial y dentro de los plazos que establece el plan de estudios de nuestro programa, obtenga usted el grado doctoral.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., 22 de abril 2003

DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTIZ
COORDINADORA

Original 1: Alumno
Original 2: DGAE
Copia 1: Tutor
Copia 2: Expediente en la Coordinación con sello DGAE.

A mis padres María Caridad Almeida y Alberto Martínez con cariño y admiración, por su amor y enseñanzas.

A mis suegros Antonio Sandar (†) y Alicia González, por las palabras de aliento y acogerme como un hijo.

A mi esposa Alicia M. Sandar por el apoyo incondicional y entrega durante ya gran parte de las etapas de mi vida.

A mis hijas Ingrid y Giselle por el tiempo preciado separado de ellas, porque este trabajo represente una de sus metas a alcanzar.

A toda la familia y amigos (as).

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Rosa Luz Tavera Sierra por la dirección principal de esta tesis, sus ideas y por su confianza y apoyo.

Al Dr. Javier Alcocer Durand, Dr. Enrique Cantoral Uriza y Dra. Rosa Luz Tavera Sierra por sus atinados comentarios, sugerencias y asesoría durante los exámenes tutorales.

Al Dr. Eberto Novelo Maldonado, Dr. Javier Alcocer Durand, Dr. Alfonso Lugo Vázquez, Dr. Miroslav Macek, Dra. Rosa Luz Tavera Sierra, Dr. Enrique Arturo Cantoral Uriza y Dr. Fernando Bernal-Brooks miembros del comité sinodal por sus valiosos y enriquecedores aportes al manuscrito de tesis.

Al Dr. Fernando Bernal-Brooks por el amplio apoyo durante el trabajo de campo.

A la Lic. Gilda Velázquez Portilla directora de la Comisión Municipal de Pesca en Pátzcuaro, Michoacán por las facilidades en el uso de las instalaciones y medios de la Institución.

Al Capitán Gustavo Luna, responsable del puerto de la Marina del lago Zirahuén por los permisos para las tomas de muestras en la localidad estudiada.

A la Facultad de Ciencias y el postgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM por el financiamiento y apoyo logístico de esta investigación.

Al CONACyT y DGEP por las becas otorgadas para una estancia sin dificultades económicas.

A la dirección del Centro de Estudios Ambientales de Cienfuegos (CEAC), la Delegación Territorial del CITMA en Cienfuegos, Cuba por el apoyo brindado.

Al Dr. Augusto Comas González por sus valiosos aportes en mi formación profesional.

A mis compañeros y amigos de trabajo del laboratorio en Cienfuegos por los momentos y experiencias inolvidables.

Al M en C. Gerardo Rivas por sus valiosas sugerencias en la parte estadística así como por su amistad.

A los alumnos (Ariadna, Claudia, Gaby, Itzel, Marianita, Mónica, Miriam, Oscar, Panchito, Rocío y Yenni) y los profesores (Doctores Dení Rodríguez, Gustavo Montejano, Javier Carmona, Hilda León y Norma López) del laboratorio de Ficología de la Facultad de Ciencias por los gratos momentos y el apoyo brindado durante mi estancia.

A mi vecina Betty por las edificantes pláticas.

A los amigos Patty, Eduardo, Tere, Cecilia, Ovidio, Ory y Gilberto, mi familia en México.

CONTENIDO

	Página
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes que fundamentan el planteamiento del estudio	6
Objetivo General	7
Objetivos Particulares	7
Área de estudio	8
Antecedentes	15
Métodos	17
Resultados	23
1. Condiciones ambientales	
1.1. Radiación subacuática y profundidad de visibilidad de disco de Secchi	24
1.2. Temperatura	26
1.3. Oxígeno disuelto y porcentaje de saturación de oxígeno	28
1.4. Conductividad específica	31
1.5. pH	33
1.6. Nutrientes	
1.6.1. Fósforo Reactivo Soluble (P-PO ₄ ³⁻)	33
1.6.2. Fósforo total (P-P _{TOT})	34
1.6.3. Nitrógeno como nitrato (NO ₃ ⁻)	34
1.6.4. Nitrógeno como amonio (NH ₄ ⁺)	34
1.6.5. Relación N:P	35
1.6.6. Magnesio y calcio	35
2. Comunidad fitoplanctónica y clorofila <i>a</i>	
2.1. Riqueza específica y abundancia.	39
2.1.1. Fitoplancton en general.	39
2.1.2. Patrón temporal del fitoplancton en la columna de agua	40
2.1.3. Magnitud de variación en las densidades fitoplanctónicas	41
2.1.4. Desmidiáceas	41
2.2. Taxonomía	
2.2.1. Desmidiáceas. Descripción y distribución.	46
2.2.2. Otros grupos taxonómicos.	56
2.3. Biomasa. Clorofila <i>a</i>	63
3. Relación de las condiciones ambientales con la comunidad fitoplanctónica y la clorofila <i>a</i>	63
Discusión	67
Conclusiones y aspectos sobresalientes del lago Zirahuén	89
Perspectivas	92
Referencias	93
Anexos	109

RESUMEN

La presencia y abundancia de desmidiáceas (Chlorophyta: Conjugatophyceae) es poco común en el fitoplancton de lagos mexicanos. En la búsqueda de rasgos ambientales que se relacionen con esta distribución limitada, se efectuaron muestreos en el Lago de Zirahuén, Michoacán, uno de los sitios con registros previos de este grupo algal en México. Las recolecciones de fitoplancton en la columna de agua del sitio de mayor profundidad, contemplaron el registro simultáneo de variables físicas y químicas así como el análisis de la concentración de clorofila *a* durante el período de Julio 2001 a Julio 2002. Los mayores contribuyentes del fitoplancton fueron la diatomea central *Cyclotella ocellata* PANTOCSEK (dominante durante todo el estudio) y las desmidiáceas *Staurastrum anatinum* COOKE et WILLIS; *S. smithii* (G.M. SMITH) TEILING; *S. leptocladum* NORDSTEDT y *Cosmarium bioculatum* BRÉBISSON. Además se detectaron florecimientos de la clorofita *Elakatothrix* sp. y de la cianoprocariote *Snowella septentrionalis* KOMARÉK et HINDÁK en Febrero y Mayo, respectivamente. Se registraron correlaciones notables entre clorofila *a* con: la densidad total de desmidiáceas, el biovolumen de las desmidiáceas más abundantes y con el fósforo total en las capas epilimnéticas profundas y en el metalimnion. Las concentraciones de fósforo total (0.00-0.03 mg l⁻¹) y clorofila *a* (0.23-3.98 µg l⁻¹) indican un lago oligotrófico. Esta condición trófica unida a: alta transparencia ($Z_{EU} = 12.5 \pm 3.0$ m) y promedios en el agua de temperatura tibia (18.4 ± 1.9 °C), pH circumneutro (7.2 ± 0.3), conductividad específica baja (132 ± 6 µS cm⁻¹) y concentración de calcio baja (4 - 6 mg l⁻¹), lo definen como un ambiente favorable para el desarrollo de desmidiáceas. Zirahuén es un lago monomítico cálido tropical de altura, relativamente profundo, con un período de circulación coincidente con el invierno hemisférico y otro de estratificación (Marzo a Noviembre) con tres etapas: estratificación temprana, plena y tardía. La relación $Z_{EU}/Z_{MIX} > 1$ implicó una zona de mezcla iluminada durante al menos la mitad del año mientras que fue < 1 en los meses de extrema profundización del epilimnion (estratificación tardía). Los perfiles de temperatura y oxígeno, de tipo clinogrado durante la estratificación, correspondieron básicamente con el régimen climático de la región: meses fríos-secos y cálidos-lluviosos. Las densidades fitoplanctónicas reflejaron las condiciones hidrográficas (estructura y circulación de la columna de agua) alcanzando dos picos temporales: 1° inmediatamente posterior a la mezcla (Febrero, estratificación temprana) y el 2° durante la profundización del epilimnion (Octubre, estratificación tardía). El comportamiento de la clorofila *a* coincidió con la variación de la densidad de fitoplancton, mostrando también un patrón bimodal. Las desmidiáceas en Zirahuén, aunque frecuentemente sean llevadas a capas epilimnéticas profundas reciben radiación y nutrientes suficientes para el mantenimiento de sus poblaciones. En este estudio se propone que la atelomixis parcial, generadora de un epilimnion dinámico a escala diaria en lagos monomíticos cálidos, sea una fuerza que podría dirigir la selección de estas algas dependientes de la resuspensión por su baja relación superficie/volumen, y que en promedio, sus tasas de sedimentación diaria sean menores al grosor de la zona de mezcla.

ABSTRACT

The presence and abundance of desmids (Chlorophyta: Conjugatophyceae) is not common in the phytoplankton of Mexican lakes. In the search of environmental features that are related with this limited distribution, samplings were made in Lake Zirahuén, Michoacán, one of the places with previous registrations of this algal group in Mexico. The phytoplankton samples were taken from the water column in the deepest part of the lake, and contemplated the simultaneous registration of physical and chemical variables as well as chlorophyll *a* concentration analysis during July 2001 to July 2002. The biggest phytoplankton contributions were the central diatom *Cyclotella ocellata* PANTOCSEK (dominant year-round) and the desmids *Staurastrum anatinum* COOKE et WILLIS; *S. smithii* (G.M. SMITH) TEILING; *S. leptocladum* NORDSTEDT and *Cosmarium bioculatum* BRÉBISSON. Also, blooms of *Elakatothrix* sp. and the cyanoprocaroyote *Snowella septentrionalis* KOMARÉK et HINDÁK were detected in February and May, respectively. Remarkable correlations were registered among chlorophyll *a* with: total desmids density, biovolume of the most abundant desmids and with total phosphorus in deep epilimnetic layers and in the metalimnion. Total phosphorus (0.00-0.03 mg l⁻¹) and chlorophyll *a* (0.23-3.98 µg l⁻¹) concentrations indicate an oligotrophic lake. This trophy level condition together with: high transparency ($Z_{EU} = 12.5 \pm 3.0$ m) and averages of a warm water temperature (18.4 ± 1.9 °C), pH circum-neutral (7.2 ± 0.3), low specific conductivity (132 ± 6 µS cm⁻¹) and low calcium concentration (4 - 6 mg l⁻¹), define it as a favorable environment for desmids development. Zirahuén is a warm monomictic tropical lake at high elevation and relatively deep, with a period of coincident mixing with the hemispheric winter and another of stratification (March to November) with three stages: early, full and late stratification. The ratio $Z_{EU}/Z_{MIX} > 1$ implied an illuminated mixing zone during at least half of the year while, it was < 1 in the months of extreme deepening of the epilimnion (late stratification). The temperature and oxygen profiles were of clinograde type during the stratification and, corresponded basically with the climatic regime of the region: cold-dry and warm-rainy months. The phytoplankton densities reflected the hydrographic conditions (structures and circulation of the water column) reaching two temporal picks: 1st immediately after the mixing (February, early stratification) and the 2nd during the deepening of the epilimnion (October, late stratification). The chlorophyll *a* pattern coincided with the variation of the phytoplankton density, also showing two annual picks. Desmids in Zirahuén, although frequently are carried to deep epilimnetic layers, receive enough radiation and nutrients for their populations support. This study intends that the partial atelomixis, generating of a dynamic epilimnion to daily scale in warm monomictic lakes, probably could be a force that driving the selection of these re-suspension dependent algae because of their low surface/volume ratio and, on the average, their daily sedimentation rates which is smaller than the mixing zone thickness.

INTRODUCCIÓN

El fitoplancton es una porción bien definida del ecosistema acuático (FOGG 1991). El conocimiento de la dinámica fitoplanctónica está fundamentado básicamente sobre estudios en lagos templados (HUTCHINSON 1967; LUND 1961, 1964; MARGALEF 1983; REYNOLDS 1986, 1990, 1997 y SOMMER 1986), aunque se han ido experimentando ciertos avances en la percepción de los de la zona tropical (p.ej. HECKY y KLING 1987; HUSZAR y REYNOLDS 1997; KALFF y WATSON 1986; LEWIS 1978a, 1986, 1987, 1996; NWANKO 1996; TALLING 1966, 1986).

En los lagos templados la variación del fitoplancton muestra una constancia en su periodicidad resultado de la regularidad en la fluctuación de las condiciones climáticas. Los factores ambientales señalados como de mayor influencia para esta región son la radiación solar y la temperatura al ser altamente variables durante el año (WETZEL 2001). En los lagos tropicales, las oscilaciones en estos dos factores no son tan conspicuas como las observadas en las regiones templadas. Algunos autores plantean que, tal como los lagos templados, los tropicales también sufren cambios estacionales climáticos (especialmente los relacionados con la precipitación) que inducen modificaciones en las características físicas y químicas del agua (COSTA y SILVA 1995; HOOKER y HERNÁNDEZ 1991; PAYNE 1986). ESTEVES (1988) plantea que la variación fitoplanctónica no es tan regular en los lagos tropicales y se asocia en gran medida con las fluctuaciones en las condiciones ambientales locales, en particular está controlada por la disponibilidad de nutrientes y la profundidad de radiación subacuática. A su vez, de acuerdo con TALLING (1986), la disponibilidad de nutrientes está regida por factores hidrológicos (entrada o salida de agua al sistema) o hidrográficos (estructura de la columna de agua y la circulación).

Un hecho importante en la limnología de los lagos templados es que los nutrientes en la columna de agua generalmente proceden sin su retorno desde las capas más profundas ya que las aguas superiores normalmente no se mezclan con las inferiores hasta que ocurre la profundización estacional del epilimnion. Sin embargo, en latitudes bajas la alta variabilidad en el grosor de la capa de mezcla tiene numerosas implicaciones tanto en el orden químico, biológico como físico. Regularmente está acompañada por el resuministro de nutrientes, por un aumento de la biomasa y por movimientos de redistribución del fitoplancton hacia

profundidades mayores. Por tanto, los incrementos de nutrientes pueden presentarse aún antes de la regeneración causada por la mezcla anual. Se plantea, que dependiendo de la frecuencia de estos resuministros, y combinada con temperaturas medias altas y una mayor estabilidad de la radiación solar, el fitoplancton puede sobreponer la limitación causada por el consumo epilimnético durante el período estratificado logrando así alcanzar tasas importantes de regeneración (LEWIS 1996). En relación con esto, algunos estudios corroboran que las variaciones temporales en las comunidades fitoplanctónicas para las regiones del trópico no son despreciables (ver p.ej. GIANI 1994; LEWIS 1978a; PINTO-COEHLO y GIANI 1985; TALLING 1987).

Un aspecto apremiante, y sobre el cual debe profundizarse en el trópico, es que los diferentes grupos de algas dulceacuícolas no son conocidos taxonómica ni ecológicamente por lo que se requerirá considerable trabajo y esfuerzos para alcanzar el actual conocimiento de las zonas templadas. Esto se complementa con el estado no priorizado de la taxonomía a niveles institucional y académico aún siendo esta disciplina el primer paso en cualquier investigación científica. En particular, es notorio el número bajo de estudios sobre la periodicidad y florística de desmidiáceas (Chlorophyta: Conjugatophyceae) euplanctónicas en comparación con la de otros grupos taxonómicos de algas tales como clorococales, diatomeas y cianoprocarotes. En la búsqueda de información sobre la composición, distribución, ecología y variación temporal de desmidiáceas encontramos que la mayoría de los trabajos han sido realizados en regiones templadas (BLAND y BROOK 1974; BROOK 1965; CANTER y LUND 1966; GOUGH 1977; GOUGH y WOEKERLING 1976; LUND 1971; WOEKERLING 1976; WOEKERLING y GOUGH 1976).

Aspecto a tener en consideración es que las desmidiáceas como grupo (estimadas por GERRATH (1993) con alrededor de 3000 especies y numerosas variedades y formas en el mundo), probablemente tengan su origen evolutivo en las regiones de clima tropical (COESEL 1996). Consecuentemente, se ha reconocido que la riqueza y la importancia cuantitativa de las desmidiáceas planctónicas son mayores en los lagos tropicales de la actualidad. Aunque este fenómeno sea de gran significado para los ficólogos y ecólogos no existe una discusión amplia de cómo las especies de este grupo, relativamente pesadas y no móviles, pueden ser abundantes en los cuerpos de agua de los trópicos, especificándose su relación con fenómenos atelomícticos (BARBOSA y PADISÁK 2002). La atelomixis parece ser un fenómeno

esencialmente tropical y quizá por ello, todavía insuficientemente documentado.

La variación temporal del fitoplancton relacionada con los fenómenos de mezcla y estratificación ha sido abordada y documentada en muy pocos lagos mexicanos (GARCÍA-RODRÍGUEZ y TAVERA 2002; OLIVA *et al.* 2001; TAVERA y CASTILLO 2000). Por otro lado es destacable el registro en el lago Alchichica (Estado de Puebla) de máximos profundos de clorofila probablemente relacionados a eventos atelomícticos (LUGO 2000, SÁNCHEZ 2001).

Con el fin de estudiar la estructura y variación particular de una comunidad fitoplanctónica se efectuaron recolecciones mensuales apoyadas con el registro simultáneo de parámetros fisicoquímicos y concentración de clorofila *a* en la zona profunda del lago Zirahuén durante el período de julio 2001 a julio 2002. Este cuerpo de agua ha sido bastante estudiado en México (BERNAL-BROOKS 1988; BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON 2000 a, b; BERNAL-BROOKS *et al.* 2002; CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ 1991; DE BUEN 1943; MENDOZA *et al.* 1985; ORDOÑEZ *et al.* 1982). Las características limnológicas más sobresalientes son su profundidad, transparencia y estado trófico, las cuales entran en aparente contradicción con el acentuado uso industrial y agrícola de la cuenca, además de una notoria influencia de desechos domésticos (BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON 2000b). En el aspecto hidrobiológico, los estudios realizados han aportado información valiosa sobre algunas comunidades de este lago, aunque en el caso del fitoplancton, no se ha evaluado con profundidad la taxonomía ni la variación temporal de la composición y abundancia de especies en la columna de agua. Los resultados son consistentes en el registro de las Chlorophyta como el grupo con mayor riqueza específica (más del 40 % de los taxones), destacándose particularmente las desmidiáceas, por ejemplo, en el trabajo de ALVARADO (1996) se registraron 33 taxones.

En el presente estudio se analizan la variación temporal en las densidades poblacionales, riqueza específica, biomasa (como clorofila *a*) y la composición del fitoplancton, con especial atención a las desmidiáceas, en la columna de agua de este lago oligotrófico, relativamente profundo y monomíctico cálido. Se relaciona la comunidad fitoplanctónica, sus densidades y biomasa con los factores fisicoquímicos. Nuestra aproximación se centra en el control físico (luz y mezcla) y químicos (nutrimentos) dada la repercusión de éstos sobre el fitoplancton en las regiones tropicales. La sola constancia de la presencia de desmidiáceas apunta hacia la existencia de condiciones *sui generis* en Zirahuén pues no están registradas en los trabajos florísticos sobre otros lagos de México (GARCÍA-RODRÍGUEZ y TAVERA 2002; KOMÁRKOVÁ

y TAVERA 2003; KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ y TAVERA 1996; LIND *et al.* 1992; OLIVA *et al.* 2001; OSORIO-TAFALL 1941).

ANTECEDENTES QUE FUNDAMENTAN EL PLANTEAMIENTO DEL ESTUDIO

Se plantea que las variables ambientales que regulan la variación de la biomasa en los lagos tropicales son la radiación subacuática y los nutrimentos (ESTEVEZ 1988) y éstas están determinadas por la hidrodinámica del lago (TALLING 1986). Esperamos que la concentración de nutrimentos sea el factor proximal ya que la luz (así como la temperatura), por tener variaciones menores a lo largo del año en el trópico (LEWIS 1996) ejercen una influencia menos acentuada en la variación temporal del fitoplancton, sobre todo con las características de alta transparencia de Zirahuén (BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON 2000b).

Algas como las desmidiáceas, dependientes de la resuspensión por su baja relación superficie / volumen e inmovilidad propia (REYNOLDS 1984), son recurrentes en el fitoplancton del lago Zirahuén (ALVARADO 1996; BERNAL-BROOKS 1988; DE BUEN 1943; MENDOZA *et al.* 1985). Pensamos que el régimen hidrográfico (estructura de la columna de agua y circulación) contribuye decisivamente en su permanencia temporal. La atelomixis parcial sensu BARBOSA y PADISÁK 2002 generadora de un epilimnion dinámico a escala diaria en lagos monomícticos cálidos probablemente sea una fuerza que podría dirigir la selección de algas con estas características así como que, en promedio, sus tasas de sedimentación diaria sean menores al grosor de la zona de mezcla.

Asimismo, si muchas desmidiáceas aparentemente son sensibles a la química del agua (BROOK 1981 y GERRATH 2003), su presencia constante en Zirahuén subraya la relevancia de las especies de este grupo como bioindicadoras cualitativas de un ambiente singular a diferencia de lo observado en otros lagos mexicanos.

OBJETIVO GENERAL

Determinar y evaluar la composición, abundancia, así como el patrón y magnitud de la variación temporal del fitoplancton, con especial atención a las desmidiáceas, en la columna de agua y sus relaciones con algunos factores físico-químicos durante un ciclo anual en el lago Zirahuén.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Disponer de los análisis físico-químicos básicos como referente ambiental para la construcción de una aproximación hidrobiológica.
- Determinar aquellas variables que revelen cierto orden y secuencia cronológica y vincularlas a las características de la región climática donde se ubica el lago y la hidrodinámica de éste.
- Evaluar la composición y abundancia de especies fitoplanctónicas, en particular de desmidiáceas, así como el patrón y magnitud de su variación temporal en la columna de agua.
- Valorar la concentración de pigmentos (clorofila *a*) en la columna de agua como medida indirecta de los cambios temporales de la biomasa fitoplanctónica.
- Relacionar las variables biológicas con los factores físico-químicos.
- Contribuir al conocimiento florístico-taxonómico y ecológico de las desmidiáceas en México.

ÁREA DE ESTUDIO

El Lago de Zirahuén pertenece a un conjunto de lagos volcánicos situados en el Eje Volcánico Transversal de la zona tropical mexicana (Fig. 1). Se ubica en la parte central del estado de Michoacán, dentro de la Región Hidrológica RH 18 formando parte de la cuenca del Balsas. Una actividad volcánica intensa ocurrió dentro de la cuenca, originalmente exorreica, durante el Terciario y aún más durante el Cuaternario (DEMANT 1975). Esto provocó que tanto la cuenca como el área aledaña fueran afectadas también por la actividad tectónica. Las elevaciones más importantes en la zona son: el cerro San Miguel o Zirahuén (2980 msnm) al Norte y el cerro Cumburinos (2900 msnm) al Noroeste del lago (CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ 1991). La acumulación de lava en la zona baja del oeste (2080 msnm) cerró el curso del agua del río original La Palma hacia el Océano Pacífico provocando el embalsamiento natural de este cuerpo de agua (Figs. 1 y 2). Actualmente, su único contribuyente reconocido es el río La Palma (TAMAYO y WEST 1964) así como el aporte de la lluvia. El lago, localizado a los 19° 26' N y 101° 44' O tiene forma circular con ligeras ondulaciones. Se encuentra a una altura de 2075 msnm y abarca el 4 % del área superficial de la cuenca (9.7 km²), con un volumen de 216 x 10⁶ m³ y una profundidad máxima (Z_{max}) de 40 m (BERNAL-BROOKS *et al.* 2002). La forma de su cubeta lacustre es de una "U", con tendencia a la sinusoidal. La única fuente evidente de pérdida de agua consiste en la evaporación superficial. El lago ha sido descrito como monomítico cálido por BERNAL-BROOKS (1988) y ORDOÑEZ *et al.* (1982) y con períodos alternos de estratificación (abril-diciembre) y mezcla (diciembre-marzo). En la Tabla 1 se presentan las principales características morfométricas y de ubicación altitudinal del lago.

Batimetría: Durante el primer registro batimétrico fue determinada una profundidad máxima de 46 m (DE BUEN 1943). Más recientemente, y basados en datos obtenidos en 1995, se observó una profundidad máxima de 39.4 m. (BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON 2000a). Según estos autores la reducción del nivel de agua del Lago Zirahuén es debida a la combinación de fluctuaciones climatológicas y del incremento de la entrada de sedimentos. Plantean que los sedimentos se acumulan siguiendo un gradiente desde la zona de entrada de máxima descarga (arroyo La Palma, al este) hasta un mínimo, en la zona profunda, al oeste (Fig. 1).

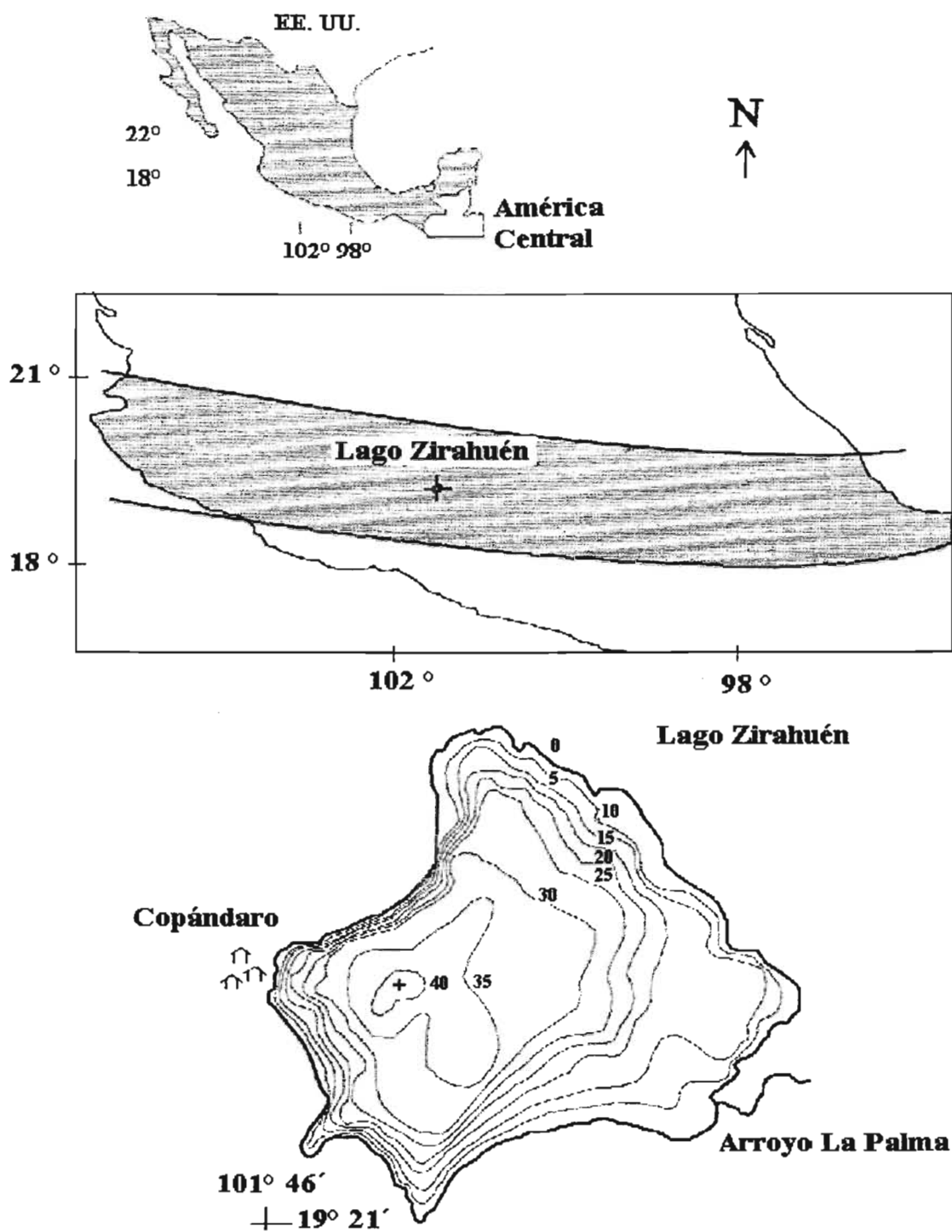


Figura 1. Morfometría y localización geográfica del lago Zirahuén. Ubicación de la zona de la estación de muestreo.



Figura 2. Vistas del lago Zirahuén, Michoacán.

Tabla 1. Morfometría y altitud del lago Zirahuén (tomado de BERNAL-BROOKS *et al.* 2002)

Altura (msnm)	2075
Área de la cuenca (km ²)	260
Longitud máxima (km)	4.7
Ancho máximo (km)	3.8
Profundidad máxima (m)	40
Profundidad media (m)	22
Área del lago (km ²)	9.7
Volumen (10 ⁶ m ³)	216

Clima: De acuerdo al sistema de clasificación de Köppen, modificado por GARCÍA (1988) es templado subhúmedo con temperatura media anual de 12-18 °C, régimen pluvial de verano (Cw₂) y con precipitación media anual de 800-1200 mm (GARCÍA 1990). Se presenta un régimen de vientos alisios y de monzón del Pacífico; la velocidad de viento predominante es de 2-4 m s⁻¹ (escala de Beaufort), con una energía menor a 10 W m⁻² (PÉREZ-VILLEGAS 1990a,b) La evapotranspiración real media anual, según la ecuación de Turc, es de 700-800 mm (MADEREY y TORRES-RUATA 1990). La insolación media anual es aproximadamente de 2000 horas; los meses de mínima y máxima insolación son enero (≈ 200 hrs.) y mayo (≈ 220 hrs.), respectivamente (ENGRACIA-HERNÁNDEZ 1990).

Las figuras 3 y 4 muestran los promedios mensuales históricos de temperatura y precipitación de los únicos datos disponibles en la estación meteorológica de Zirahuén. Según CRUZ (1995) la temperatura media anual registrada para el período de 1971 a 1992 fue de 16.1 °C, con máximo en junio (18.6 °C) y mínimo en enero (13.3 °C). El promedio anual de lluvia fue 1232 mm para los años de registro (1945-1947, 1950-1960, 1966-1969, 1971 y 1973-1992). El período de mayor lluvia es entre junio y octubre con el 85.8 % del total anual, con máximo en agosto (273.7 mm) y el de secas desde noviembre a mayo, especialmente febrero con sólo 10.6 mm. El promedio anual de evaporación fue de 1103 mm entre los años 1974-1992. La frecuencia de los vientos del SO equivale al 66.6 % del promedio anual, mientras que para los del sur fue 31.4 %; este patrón se manifiesta durante todo el año (CAMPOS *et al.* 1997).

Suelos: El dominante en el área es andosol, de origen volcánico con cenizas andesíticas y riolíticas, predominantemente andosol ócrico y úmbrico (LÓPEZ-GARCÍA *et al.* 1990),

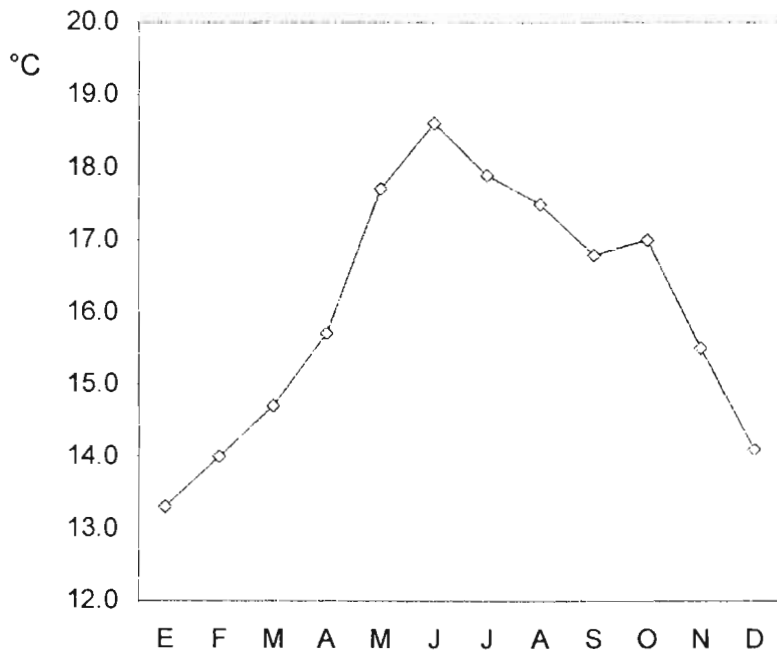


Figura 3. Promedio mensual de la temperatura ambiente (1971-1992). Estación meteorológica de Zirahuén. Tomado de CRUZ, 1995.

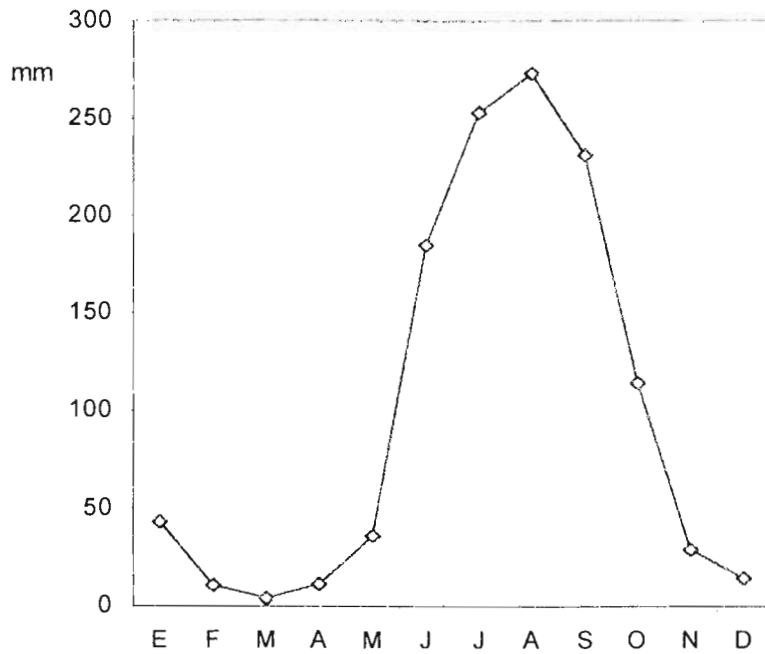


Figura 4. Promedio mensual de la precipitación (1945-1947, 1950-1960, 1966-1969, 1971, 1973-1992). Estación meteorológica de Zirahuén. Tomado de CRUZ, 1995

encontrándose hasta en un 75 % de la superficie de la cuenca, especialmente en las partes más altas del sistema (CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ 1991). No hay propiedades físicas o químicas que restrinjan su uso agrícola, la mineralización de materia orgánica es limitada y es fijador de fósforo (LÓPEZ-GARCÍA *et al.* *ibid*). Como suelo secundario se encuentra el litosol.

Hidrología: Según CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ (*ibid*) en ocasiones los escurrimientos son canalizados o se infiltran al terreno, sin embargo consideran que tiene un drenaje central centrípeto ya que la mayoría de las corrientes convergen hacia las depresiones lagunares, aún cuando en las zonas que conforman la cuenca de captación el drenaje es de tipo dendrítico.

En la cuenca del lago Zirahuén la corriente principal es de cuarto orden, esto indica una extensa red de corrientes. La corriente principal es perenne y corresponde al río La Palma que proviene de manantiales de los pueblos de San Gregorio y Opopeo, al este de la cuenca. Antes de llegar a Zirahuén, varios asentamientos humanos gradualmente incorporan aguas residuales tanto de uso doméstico como agrícola (BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON 2000a).

Para CAMPOS *et al.* (1977) la correlación de la intensidad del viento con el movimiento de las corrientes registrado a los 10 m de profundidad sugiere que el viento deja de ejercer efecto a esta profundidad observándose un patrón de acumulación con dirección dominante al norte. A los 20 y 30 m de profundidad se presentaron direcciones dominantes hacia el oeste y noroeste del lago. La altura de ola máxima estimada por estos autores fue 40 cm, en dirección SO-NE, con una velocidad de viento de 10 m s^{-1} .

Vegetación: Según RZEDOWSKI y REYNA-TRUJILLO (1990) la vegetación predominante es el bosque de coníferas y encino (*Pinus oocarpa* y varias especies de *Quercus*). Debido a las actividades productivas (aprovechamiento forestal, artesanía, agricultura, fruticultura y ganadería) se genera una amplia perturbación en las comunidades vegetales naturales de la cuenca. Como consecuencia se presenta un mosaico de asociaciones vegetales secundarias alternadas con las originales. La vegetación acuática ha sido descrita por PÉREZ (1991, citado por ROSAS 1997) y se encuentra representada por: enraizada emergente, especies dominantes: *Cyperus canus*, *C. hermaphroditus*, *C. prolixus*, *Juncus ebracteatus*, *Phragmites* sp., *Scirpus californicus* y *Typha* sp. y enraizada sumergida: *Potamogeton foliosus* var. *foliosus*, *P. illinoensis*, *Ceratophyllum* sp. y *Myriophyllum* sp.

Caracterización fisicoquímica: Según CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ (1991) los valores de acidez y alcalinidad indican que la fuente de carbono en el lago Zirahuén se encuentra distribuida básicamente en forma de bicarbonatos (63.8 mg l^{-1}) con un valor promedio de alcalinidad de $1.0\text{-}1.5 \text{ meq l}^{-1}$. La dureza se encuentra ligada más al magnesio que al calcio. Los valores de calcio detectados en el lago son considerados bajos, promedio de 1.77 mg l^{-1} . Estos autores indican que los cationes siguen la secuencia: $\text{Mg} > \text{Na} > \text{K} > \text{Ca} > \text{Fe}$.

Otros datos aportados en el trabajo de CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ (ibid) fueron: promedio de conductividad eléctrica, $75 \mu\text{S cm}^{-1}$ y pH 8.1, señalando que, en promedio el pH tiende a disminuir (6.5) hacia el fondo. Las concentraciones de amonio y nitritos son relativamente bajas, con un promedio de $45 \mu\text{g l}^{-1}$ y $10 \mu\text{g l}^{-1}$, respectivamente. Durante el período de estratificación (junio) observaron un aumento considerable en las concentraciones de amonio hacia la profundidad (máximo de $650 \mu\text{g l}^{-1}$ a 10 m), lo cual fue atribuido al acarreo de fertilizantes y a la descarga doméstica del poblado. Las concentraciones de nitratos tuvieron un valor promedio de $50 \mu\text{g l}^{-1}$. Estos autores plantean que las concentraciones de fósforo total en los últimos tiempos indican una fase de enriquecimiento del lago como reflejo del acelerado deterioro que está sufriendo la cuenca por la deforestación, el uso de fertilizantes, la erosión y el azolve. BERNAL-BROOKS (1988) registró concentraciones promedio de $5.0 \mu\text{g l}^{-1}$ de fósforo total mientras que CHACÓN (1989) registró un promedio de $8.7 \mu\text{g l}^{-1}$. Este último autor refiere que se observó un aumento similar en la concentración de fósforo reactivo soluble.

ANTECEDENTES

Los trabajos realizados en el lago de Zirahuén, Michoacán, México, contemplan aspectos descriptivos tanto físico-químicos, biológicos como sociales (BERNAL-BROOKS 1998).

Expongo los más sobresalientes y que tienen relación con el objeto y los objetivos de nuestro estudio.

Estudios sobre la física e hidroquímica.

Aunque la primera referencia reconocida es la de MATSUI y YAMASHITA (1936) que registran a Zirahuén como un cuerpo de agua profundo, accesible y con la presencia de diatomeas (de las cuales no se mencionan especies), la primera publicación formal es la de DE BUEN (1943). En este se detallan aspectos morfométricos, de transparencia, pH, oxígeno disuelto y temperatura. Durante décadas este cuerpo de agua ha sido objeto de investigación por varios limnólogos (BERNAL-BROOKS 1988; BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON 2000 a, b; BERNAL-BROOKS *et al.* 2002; CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ 1991; ORDOÑEZ *et al.* 1982). Dadas sus características es considerado como un lago monomítico cálido con períodos alternos de estratificación y mezcla (BERNAL-BROOKS *ibid*; CAMPOS *et al.* 1997; CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ *ibid*; ORDOÑEZ *et al.* *ibid*).

Los análisis de la calidad del agua, en términos generales, presuponen insensibilidad del lago a la elevada entrada de nutrimentos (BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON 2000 b). Según estos autores este fenómeno pudiera involucrar mecanismos internos de corrientes de densidad, filtraciones subterráneas y precipitación de nutrimentos.

Estudios de las comunidades fitoplanctónicas.

DE BUEN (1943) recolectó 4 muestras superficiales con red en diferentes días y horas, concluyendo que Zirahuén no es rico en plancton y que prácticamente todo el fitoplancton estaba constituido por clorofíceas con dominio absoluto de la desmidiácea *Staurastrum*, que OSORIO TAFALL (1941) había identificado como *S. limneticum* var. *cornutum* G.M. SMITH. La parte más variada de clorofíceas correspondió al centro del lago.

MENDOZA *et al.* (1985) registraron un total de 100 especies de algas en muestreos estacionales por arrastre superficial, durante los años 1978-1979 de las cuales 73 fueron detectadas en primavera, 61 en verano, 44 en otoño y 31 en invierno. Las clorofitas fueron las

más representadas (54 %), entre ellas las desmidiáceas con un total de 25 especies, las euglenofíceas fueron las menos diversas, sólo encontraron *Euglena acus* EHRENBERG y *Trachelomonas hispida* (PERTY) STEIN. Las especies más abundantes fueron: *Staurastrum paradoxum* MEYEN (primavera), *Peridinium bipes* STEIN (verano), *Gloeocystis ampla* KÜTZING (otoño). En invierno, donde las especies fueron escasas, sólo estuvo bien representada *Closterium aciculare* T. WEST (91 %).

BERNAL-BROOKS (1988) analizó el impacto cultural sobre el estado trófico del lago. Encontró que el 99 % de los organismos cuantificados correspondían a *Cyclotella kuetzingiana* THWAITES y que el grupo más diverso era las clorofíceas y, dentro de éstas, las desmidiáceas siendo el género *Staurastrum* el más abundante con 3 especies. Plantea que Zirahuén es un lago oligo-mesotrófico, que se estratifica en los meses de abril a noviembre y se mezcla, de diciembre a marzo.

ALVARADO (1996) registró un total de 189 especies y 24 variedades en muestreos mensuales combinados de red y botella desde octubre 1991 a octubre 1992. La similitud florística y riqueza de taxones fue alta entre las cuatro zonas de muestreo por lo que consideró que la comunidad se comporta de manera bastante homogénea en las diferentes zonas del lago. Las Chlorophyta fueron las de mayor representación de especies, luego en orden descendiente: Chrysophyta, Cyanophyta, Pyrrophyta y Euglenophyta. De acuerdo a sus resultados concluyó que Zirahuén es oligotrófico con tendencia a mesotrófico.

Para determinar posibles factores limitantes del desarrollo fitoplanctónico BERNAL-BROOKS *et al.* (2002) realizaron bioensayos de Potencial de Crecimiento Algal (AGP, por sus siglas en inglés). La respuesta ante la adición de nutrimentos mostró una colimitación de nitrógeno y fósforo para el lago y una limitación de fósforo para el afluente La Palma. Los resultados de este estudio hicieron sugerir a sus autores la existencia de flujos subacuáticos significativos de los nutrimentos que entran así como controles internos de movilización de éstos dentro de la trama alimentaria.

Según DAVIES (2000), las evidencias paleolimnológicas indican que el lago está progresando hacia la eutrofización en respuesta a la intensificación de la agricultura, el establecimiento de poblaciones humanas en la cuenca y el turismo. Esta autora plantea que los cambios más significativos en la flora de diatomeas han sido experimentados en los últimos 50 años y que durante este tiempo la composición de especies se ha hecho menos diversa.

MÉTODOS

Los muestreos se realizaron mensualmente durante el período de julio 2001 a julio 2002 entre las 11:00 y 13:00 horas, en la zona más profunda ($Z_{\max} \approx 40$ m), denominada estación Copándaro, distante de las orillas y ubicada hacia el este del centro del lago Zirahuén (Fig. 1). El criterio para determinar las profundidades de muestreos fue el comportamiento de la temperatura en la columna de agua, por lo que en primer lugar se realizó el perfil térmico de toda la columna, registrándose mediciones generalmente en 12 profundidades en cada análisis mensual (Tabla 2). Las muestras de agua fueron tomadas cada 5 m con botella van Dorn de 3 l excepto en la zona metalimnética donde el muestreo se realizó más intensivamente, cada metro. Cada muestra fue utilizada para los análisis físico-químicos, conteo de fitoplancton y clorofila *a*.

Tabla 2. Profundidades (m) de muestreo durante los meses de estudio. Julio 2001 a julio 2002.

Z	2001						2002						
	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul
1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
2	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
3	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
4	15	15	15	15	15	15	15	15	15	11	15	11	11
5	16	16	16	16	16	16	16	16	16	12	20	12	12
6	17	17	17	17	17	17	17	17	17	13	21	13	13
7	18	18	18	18	18	18	18	18	18	14	22	14	14
8	19	19	19	19	19	19	19	19	19	15	23	15	15
9	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	24	20	20
10	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
11	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
12	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35

Se determinó la profundidad de visibilidad del disco de Secchi (Z_{ds} , m). La distribución de la radiación subacuática en la columna de agua fue registrada en $W m^{-2}$ con un irradiómetro Kahl Scientific Instrument Corp. 268WA310 y luego llevada a $\mu E m^{-2} s^{-1}$ según la conversión $1 W m^{-2} = 1 J m^{-2} s^{-1} \approx 4.6 \mu E m^{-2} s^{-1}$ (WETZEL y LIKENS 1991). El coeficiente de atenuación

vertical de la radiación (K_d, m^{-1}) fue determinado de acuerdo a la fórmula $K_d = (\ln I_0 - \ln I_z) / Z$, según KIRK (1986) donde:

\ln = logaritmo natural

I_0 = radiación en la subsuperficie (a profundidad de 0.2 m)

I_z = radiación a la profundidad a determinar

Z = profundidad en metros

Análisis Biológicos: Las muestras originales para conteo consistieron de 250 ml de agua tomados directamente de la botella van Dorn, preservadas con lugol ácido a concentraciones finales en la muestra del 3 % en recipiente no transparente y mantenidas en la oscuridad. A partir de aproximadamente 15 días de sedimentación se retiraron (auxiliado por sifón) 150 ml del sobrenadante quedando los organismos concentrados en 100 ml. Para su cuantificación fue resuspendida la muestra y tomada una alícuota de 1 ml. Se siguió el procedimiento descrito en la literatura para el uso de la cámara de Sedgwick-Rafter (APHA 1989) a aumentos de 160-200x, utilizando un microscopio Carl Zeiss, Jena Docuval BA-2. Los conteos por taxones se realizaron hasta alcanzar 400 organismos (células, cenobios, colonias o filamentos) de la especie más abundante correspondiente a un error de cuantificación del 10 % (LUND *et al.* 1958). Para la determinación de las densidades algales ($org\ l^{-1}$) se consideró el número de transectos donde fueron contabilizados los organismos así como las concentraciones a que fueron sometidos.

Las muestras por arrastre horizontal de red fitoplanctónica (aproximadamente a 20 cm de profundidad) fueron fijadas inmediatamente con formaldehído (2.5 % de concentración final) para su posterior identificación y análisis cualitativo. La observación del fitoplancton obtenido por este medio fue directa sin procedimientos especiales, exceptuando la utilización de colorantes y técnicas de uso en microbiología para la observación de caracteres morfológicos. Para asegurar su permanencia se procedió al montaje de preparaciones permanentes con gelatina glicerínada (GONZÁLEZ y NOVELO 1986). Una selección de muestras fijadas y en preparaciones permanentes sirve como material de herbario en la Colección de la Facultad de Ciencias, UNAM.

La cuantificación de clorofila *a* se realizó filtrando 150 ml tomados de la misma botella van Dorn con filtros Whatman GF/F de 47 mm de diámetro y 0.7 µm de retención de partícula. Los filtros se guardaron en congelación en un lugar seco, con gel de sílice, y protegidos de la luz hasta su procesamiento. La extracción de pigmentos se realizó por macerado de los filtros (sólo uno por muestra) en solución de acetona al 90 % seguido de refrigeración durante 24 h. La fluorescencia del extracto de clorofila *a* fue medida en fluorómetro Turner Designs 10-AU utilizando el método USEPA 445.0 (2003).

Debido a la distribución irregular de las algas en la columna de agua y para facilitar la comparación de la variación temporal, los resultados biológicos se presentan como la integración (método de los trapecios) de las densidades fitoplanctónicas así como los de concentración de clorofila *a* por unidad de área, integrando desde superficie hasta una profundidad de 25 m. Este criterio fue considerado por ser la profundidad mayor alcanzada del epilimnion y estar por debajo de los alcances máximos de la radiación subacuática superficial (1% de I_0) y de los pulsos profundos de clorofila durante el estudio.

Para la identificación de los diferentes taxones encontrados fueron necesarias floras especializadas tales como: ANAGNOSTIDIS y KOMÁREK (1985, 1988), CROASDALE *et al.* (1983), KOMÁREK y ANAGNOSTIDIS (1986, 1989), KRAMMER y LANGE-BERTALOT (1986, 1988, 1991a, 1991b), KRIEGER (1933, 1937, 1939), PRESCOTT *et al.* (1972, 1975, 1977, 1981, 1982), RŮŽIČKA (1977, 1981) y TEILING (1967); estudios locales: MENDOZA *et al.* 1985, OSORIO-TAFALL (1941, 1944) y RIOJA y HERRERA (1951) así como aquellos del área neotropical: BOURRELLY y COUTÉ (1982), BOURRELLY y MANGUIN (1952), KRIEGER y BOURRELLY (1957), MARTÍNEZ-ALMEIDA (1989a,b; 1997, 2000), PRESCOTT (1966), SCOTT *et al.* (1965), THÉRÉZIEN (1985) y THOMASSON (1971).

Se confeccionaron ilustraciones de los organismos mediante el acople de una cámara clara Nikon Y-IDT al microscopio Nikon Eclipse E600. Las mediciones de los organismos se realizaron sobre la base de más de 20 organismos. Las fotos fueron tomadas con una cámara digital Olympus Modelo DP12 acoplada a microscopio Olympus BX51. En las descripciones se ofrecen los intervalos morfométricos de las especies y caracteres diacríticos más importantes.

Análisis Físico- Químicos: En cada uno de los niveles mencionados (Tabla 2) se midió *in situ*: temperatura, pH, conductividad específica a 25 °C (K_{25}) y oxígeno disuelto (O.D.). En el

laboratorio fueron determinados, tan pronto fue posible, los nutrientes solubles (NH_4^+ , NO_3^- , P-PO_4^{3-}) y el fósforo total (P-P_{TOT}) con muestras filtradas y sin filtrar, respectivamente. En tres ocasiones durante el estudio se rastreó la concentración de los cationes conservativos calcio y magnesio en las muestras sin filtrar.

La temperatura y el pH se registraron con el medidor portátil Horiba ES-14 y la conductividad con el equipo Conductronic PC18, cuyas respectivas resoluciones son: $0.1\text{ }^\circ\text{C}$., $0.01\text{ }\mu\text{S cm}^{-1}$ y 0.01 pH . El oxígeno disuelto (O.D.) fue determinado utilizando un oxímetro YSI 51B con electrodo de vidrio. El porcentaje de saturación de oxígeno (P.S.O.) se calculó siguiendo el nomograma de Mortimer (WETZEL 1975). Para el análisis de nutrientes, calcio y magnesio se utilizaron las técnicas y métodos descritos en el estándar internacional de HACH COMPANY (1997) basado en determinación espectrofotométrica utilizando un equipo DR/2010 (Tabla 3).

Tabla 3. Métodos empleados de determinación espectrofotométrica (HACH COMPANY 1997).

Compuesto	Método	Intervalo de detección (mg l^{-1})
NH_4^+	8038 (Nessler)	0 – 2.50
NO_3^-	8192 (Reducción con cadmio de nitrato a nitrito)	0 – 0.40
P-PO_4^{3-} (Fósforo Reactivo Soluble)	8048 (Ácido ascórbico, equivalente a USEPA 365.2)	0 – 2.50
Fósforo total (P-P_{TOT})	8190 (Digestión ácida con persulfato, equivalente a USEPA 365.2)	0 – 3.50
Calcio y Magnesio	8030 (indicador de color Calmagita)	0 – 4.00

Salvo alguna aclaración, se manejaron los nutrientes como promedios en la columna hasta los 25 m de profundidad. El cociente N:P fue calculado como la relación molar entre N ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) y P-PO_4^{3-} (FRS). Los nitritos no fueron considerados pues su contribución al nitrógeno total es baja (CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ 1991).

Tratamiento general y estadístico de los datos: Sobre la base del comportamiento de los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto se definieron los períodos de circulación y de

estratificación en el lago. El grosor de la zona de mezcla (Z_{MIX} , m), señalado con línea punteada en los gráficos de isolíneas, fue considerado mensualmente como la profundidad, desde la superficie, hasta donde hubo la interrupción más evidente y profunda de la temperatura en la columna de agua, complementándose con el perfil de oxígeno disuelto. A partir del comportamiento de la temperatura y oxígeno disuelto en la columna de agua y mediante la técnica clasificatoria de dendrograma (STATISTICA 2001) fueron agrupados los meses a los que, dadas las características de la región climática donde se ubica el lago denominamos meses fríos y meses cálidos. Se evaluaron las diferencias significativas entre los grupos obtenidos a partir del análisis de similitudes ANOSIM (CLARKE 1993; CLARKE y WARWICK, 1994). En este análisis la hipótesis nula se refiere a la igualdad de grupos y el estadístico de prueba queda construido a partir de la correlación que permite el rechazo de dicha hipótesis con base en una simulación de permutaciones entre los componentes de los grupos a comparar. Para determinar el nivel de significación de las diferentes variables analizadas entre los dos grupos de meses conformados, fue utilizada la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney que determina diferencias entre las medianas de dos muestras independientes.

La correlación lineal de *Pearson r* (o *Producto-Momento*) fue utilizada para determinar la relación variable contra variable. En el caso de comparaciones de variables que tuvieran diferentes escalas de medición, los datos físicos-químicos y biológicos fueron transformados para normalizar su distribución al linealizar sus relaciones, homogenizar varianzas o reducir el efecto de desproporciones de los valores grandes a través de $\log a$ y $\log a+1$, respectivamente. El pH se procesó con los datos originales. De modo particular para las densidades de desmidiáceas se aplicó un ANOVA con prueba de rango múltiple para determinar diferencias entre meses de muestreo durante el estudio. Fue escogido el método de Bonferroni pues determina diferencias significativas entre medias cuando el cociente F no es significativo y se desea un pequeño número de comparaciones. Tanto los cálculos estadísticos para examinar correlaciones y significación entre variables como la confección de dendrogramas de asociación, se obtuvieron mediante los programas SPSS 2003, STATGRAPHICS PLUS 2001 y STATISTICA 2001. La técnica de amalgamamiento para los dendrogramas fue el enlace completo y como función métrica se utilizó la distancia euclidiana que mide la longitud de la línea recta

trazada entre dos objetos a comparar. Para el análisis de similitudes (ANOSIM) se utilizó el programa PRIMER 5 (2001).

Particularmente en este estudio, ya que las desmidiáceas no son organismos coloniales, sino unicelulares, los cálculos basados en densidades (org l^{-1}) fueron considerados un buen descriptor para las correlaciones con las otras variables analizadas. No obstante, se utilizó para un análisis de correlación particular con la biomasa (clorofila *a*) el biovolumen de las cuatro desmidiáceas más abundantes. La determinación del biovolumen se basó en el cálculo del volumen a través de la fórmula geométrica más apropiada a cada taxón (NAUWERCK 1963). El término “dominante” en el texto está empleado a partir del cálculo de la dominancia relativa (DR) para aquella especie con mayor abundancia durante el estudio ($\text{DR} = \text{densidad especie} \times / \text{suma de la densidad de todas las especies}$) según KREBS 1985.

Los valores de temperatura, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, conductividad eléctrica, pH, nutrientes (PO_4^{3-} , P-P_{TOT} , NO_3^- y NH_4^+), densidad total de algas, densidad de desmidiáceas y clorofila *a* fueron graficados mediante isolíneas en función de la profundidad y el tiempo con el programa SURFER (2002) utilizando el método de interpolación Kriging. Este método geoestadístico es un interpolador muy flexible y exacto que produce mapas de datos visuales, irregularmente ubicados en el espacio, a través del cual expresan sus tendencias. Para la construcción de estos diagramas fueron utilizados días julianos enmarcados en semanas de transcurrido el estudio. Otros gráficos fueron confeccionados con el programa MICROSOFT-EXCEL 2000 para WINDOWS (2000).

RESULTADOS

El análisis físico y químico del lago constituye un primer referente ambiental utilizado para construir una aproximación hidrobiológica. Otro referente circunscribe un análisis general de la comunidad fitoplanctónica y la clorofila *a* (como medida de biomasa), enfatizando la presencia y la variación temporal de las desmidiáceas en la columna de agua y sus relaciones.

Las primeras tablas que se presentan resumen la comparación de variables físicas entre grupos de meses conformados por los datos de temperatura y oxígeno en la columna de agua (Tabla 4), los principales factores físico-químicos por estratos durante la estratificación (Tabla 5) y la comparación de otras variables ambientales entre los grupos de meses (Tabla 6).

Posteriormente se presentan las tablas relacionadas con la biología: número de taxones y su porcentaje de contribución por grupos taxonómicos al fitoplancton total (Tabla 7), la magnitud de cambio temporal de la densidad poblacional de los diferentes taxones durante el ciclo de estudio (Tabla 8) y la contribución de cada taxón de desmidiáceas a su grupo taxonómico y la temporalidad de los pulsos principales y secundarios (Tabla 9). Las tablas 10 y 11 presentan las correlaciones más importantes entre las variables físico-químicas y biológicas reforzando con éstas aspectos relevantes de los resultados. En las tablas 12 y 13 se muestra un análisis de las desmidiáceas registradas en los diferentes estudios así como su temporalidad con los meses que obedecen al régimen climático e hidrográfico de la región y del lago, respectivamente.

Los datos brutos de todas las variables registradas en la columna de agua y los principales estadígrafos se presentan detalladamente en forma de Anexos. Normalmente en todas las tablas y anexos se ofrecen los promedios y la desviación estándar así como los intervalos alcanzados con la intención de mostrar una medida de dispersión de los datos. Este tipo de medida considera el número total de observaciones (*n*) y permite interpretar directamente el grado de varianza cercano o alejado de la media. En casos particulares, se plantea el análisis estadístico empleado, su nivel de significación (*p*) así como el número de muestras (*n*).

1. Condiciones ambientales

1.1. Radiación subacuática y profundidad de visibilidad de disco de Secchi

La radiación subacuática tuvo un comportamiento exponencial al penetrar la columna de agua (Fig. 5 A). En el Anexo 2 se muestran los resultados de la aplicación de variables y/o ecuaciones utilizadas en la literatura limnológica tradicional relacionadas con la radiación como expresión de las características del comportamiento del factor luz en los cuerpos de agua.

La radiación (I_0) en subsuperficie (0.2 m) varió con relación a la luz climática; el promedio y desviación estándar anual fue $189.2 \pm 54.9 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, alcanzando el valor máximo en agosto ($248.4 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y el mínimo en enero ($38.0 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). La penetración de la luz ($Z_{\text{EU}} = 1\%$ de I_0) alcanzó su máxima profundidad en marzo (19 m) y la mínima (9 m) en diciembre (Fig. 5 A). La profundidad promedio de la Z_{EU} durante el estudio fue 12.5 ± 3.0 m y sus límites, en el período de estratificación, fueron mayores que las profundidades de mezcla ($Z_{\text{EU}}/Z_{\text{MIX}} = 1.22 \pm 0.9$) indicativo de un epilimnion iluminado, excepto en la medida que Z_{MIX} fue profundizándose de agosto a noviembre ($Z_{\text{EU}}/Z_{\text{MIX}} = 0.4 \pm 0.6$) y durante la circulación (Fig. 5 B). De estas variables físicas analizadas sólo la Z_{MIX} presentó diferencias significativas entre los meses fríos y cálidos (Tabla 4).

El promedio anual del coeficiente de atenuación vertical de la radiación (K_d) de la Z_{EU} fue $0.45 \pm 0.11 \text{ m}^{-1}$ con un valor mínimo de 0.27 m^{-1} y máximo de 0.60 m^{-1} correspondientes a los meses de marzo y diciembre donde, como mencionamos arriba, se alcanzaron la mayor y menor profundidad de Z_{EU} , respectivamente.

La profundidad promedio de visibilidad del disco de Secchi (Z_{DS}) fue 4.2 ± 1.4 m. Los valores mínimos se obtuvieron durante septiembre, octubre y diciembre (3.1-3.2 m). La máxima Z_{DS} (8.3 m) fue alcanzada en marzo, coincidente con el máximo de Z_{EU} . Con base en los promedios mensuales del cociente entre zona eufótica y de la visibilidad del disco de Secchi ($Z_{\text{EU}}/Z_{\text{DS}}$) se obtuvo una relación de 3.06 ($Z_{\text{EU}} = 3.06 \times Z_{\text{DS}}$). La correlación entre ambas medidas fue de tipo lineal y estuvo dada por la ecuación $Z_{\text{DS}} = (0.4223 \times Z_{\text{EU}}) - 1.1015$; $R^2 = 0.781$, $n = 13$ (Fig. 5 C). De igual manera, utilizando los valores promedio obtenidos en nuestros datos la relación entre K_d y Z_{DS} fue: $K_d = 1.89/Z_{\text{DS}}$.

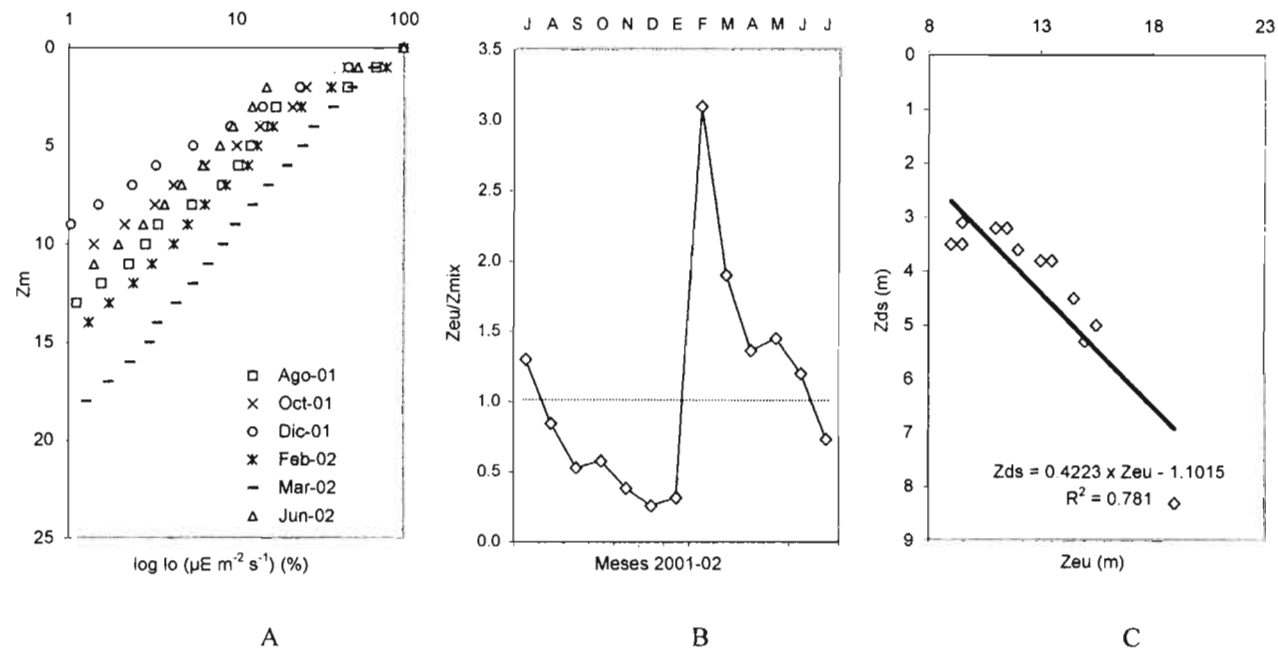


Figura 5. Radiación acuática: sus relaciones e implicaciones en el lago Zirahuén. Julio 2001-Julio 2002.

- A- Penetración exponencial, máxima profundidad coincidente con el período avanzado de secas y con una baja densidad de algas.
- B- Zona de mezcla generalmente bien iluminada ($Z_{mix}/Z_{eu} > 1$), excepto fase avanzada de estratificación.
- C- Relación de Z_{eu} (1% de I_0) con profundidad de transparencia del disco de Secchi (Z_{ds}).

Tabla 4. Comparación de variables físicas entre los grupos de meses conformados por los datos de temperatura y el oxígeno (Figs. 7 A y B). El asterisco representa significación estadística ($p < 0.05$). Prueba no paramétrica U de Mann-Whitney.

Variable	Meses fríos/secos (n = 5)		Meses cálidos/lluviosos (n = 8)	
	Intervalo	Promedio±D.E.	Intervalo	Promedio±D.E.
Z_{DS} (m)	3.2-8.3	4.7 ± 2.1	3.1-5.3	3.9 ± 0.7
Z_{EU} (m)	9.0-19.0	12.9 ± 4.4	9.5-5.0	12.5 ± 2.2
Z_{MIX} (m)*	5.0-35.0	22.0 ± 14.0*	10.0-20.0	13.5 ± 4.0*
Z_{EU}/Z_{MIX}	0.3-3.1	1.2 ± 1.3	0.5-1.5	1.0 ± 0.4
Kd (m ⁻¹)	0.27-0.60	0.44 ± 0.13	0.35-0.59	0.45 ± 0.10

1.2. Temperatura

La temperatura promedio de la columna de agua fue 18.4 ± 1.9 °C con mínima en enero y máxima en septiembre. La variación promedio superficial fue 19.9 ± 2.1 °C con mínima en enero y máxima en junio y la del fondo 16.7 ± 0.5 °C con mínimas en enero y febrero y máxima en diciembre. La diferencia promedio de temperatura entre el epi- y el hipolimnion durante los meses de estratificación fue 3.6 °C (Tabla 5).

Según los perfiles de temperatura se observó un período de valor bajo y homogéneo (perfil ortogrado) de toda la columna en diciembre y enero (Fig. 6 A). Este periodo es el denominado de circulación o mezcla y se caracterizó por presentar una diferencia superficie-fondo de 0.7 - 0.4 °C, respectivamente. Otro período fue en el que se observaron diferencias verticales con la formación de discontinuidades térmicas (termoclina). A este se le denominó período de estratificación y se caracterizó por presentar un perfil clinogrado, con una diferencia superficie-fondo de 1.7 - 6.6 °C. El promedio entre los límites superior e inferior de la termoclina fue 3.0 ± 1.5 °C y el cambio más abrupto ocurrió en mayo (4.7 °C) y junio (4.9 °C), a razón de 0.33 °C m⁻¹, éstos fueron considerados como los meses de máxima estratificación del lago (Fig. 6 A). El incremento de vientos y mantenimiento de las lluvias en septiembre profundizaron el epilimnion y como consecuencia éste alcanzó el grosor máximo en noviembre (25 m), antes de la mezcla. La diferencia superficie-fondo para este mes de noviembre fue 1.9 °C, empezando a aumentar en febrero 1.7 °C donde nuevamente comenzó una etapa de estratificación térmica y de oxígeno (Figs. 6 A, B y C).

Para el período estudiado, desde el punto de vista de la presencia y magnitud de la discontinuidad térmica en la columna de agua pueden considerarse 4 etapas en el lago Zirahuén:

- I- Circulación: diciembre-enero (homeotermia: 0.4 -0.7 °C).
- II- Estratificación temprana: febrero-marzo (1.2-1.3 °C)
- III- Estratificación plena: abril-septiembre (2.8-4.9 °C)
- IV- Estratificación tardía: octubre-noviembre (0.7-1.0 °C)

La Fig. 7 A muestra un análisis de agrupamientos entre los meses de muestreo. Este resultado reveló cierto orden y secuencia cronológica de la temperatura en la columna de agua durante el estudio. Pueden distinguirse 2 grupos: I- de noviembre a marzo (de menor temperatura) y II- de abril a octubre (de mayor temperatura), a los que dadas las características de la región climática donde se ubica el lago (Figs. 3 y 4) denominaremos meses fríos (< 15.5 °C de temperatura ambiental promedio histórico) y meses cálidos (>15.5 °C de temperatura ambiental promedio histórico). Estos meses fríos también son meses secos (< 100 mm de precipitación promedio histórico) mientras que, exceptuando abril y mayo, los meses cálidos conciernen a la temporada de lluvias (> 100 mm de precipitación promedio histórico). Estos grupos de meses corresponden con el invierno y verano hemisférico, respectivamente. Estadísticamente, a partir del Análisis de Similaridades (ANOSIM), se obtuvo diferencia significativa ($p = 0.001$) entre los dos grupos de meses. La Tabla 6 presenta el intervalo y promedio para los meses fríos-secos y cálidos-lluviosos y su significación estadística al emplearse la Prueba de U de Mann-Whitney.

Tabla 5. Resumen físico-químico por estratos de los meses con estratificación (n = 11). Promedio \pm desviación estándar.

ZONA	Grosor (m)	T (°C)	O.D. (mg l ⁻¹)	P.S.O. (%)	K ₂₅ ($\mu\text{s cm}^{-1}$)	pH (unidad)	NO ₃ ⁻ (mg l ⁻¹)	NH ₄ ⁺ (mg l ⁻¹)	P-PO ₄ ³⁻ (mg l ⁻¹)	P-P _{tot} (mg l ⁻¹)
EPILIMNION	13.5 \pm 5.7	20.2 \pm 1.4	7.6 \pm 1.4	108 \pm 21	127 \pm 4	7.6 \pm 0.5	0.04 \pm 0.01	0.03 \pm 0.03	0.01 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01
METALIMNION	11.1 \pm 3.2	17.9 \pm 1.3	3.8 \pm 2.5	52 \pm 35	134 \pm 5	7.0 \pm 0.6	0.07 \pm 0.04	0.06 \pm 0.10	0.01 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01
HIPOLIMNION	10.5 \pm 4.3	16.6 \pm 0.4	1.9 \pm 1.5	25 \pm 19	140 \pm 5	6.8 \pm 0.4	0.10 \pm 0.06	0.16 \pm 0.17	0.01 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01

Tabla 6. Comparación de variables ambientales en la columna de agua entre el Grupo I (meses fríos-secos, n = 48) y Grupo II (meses cálidos-lluviosos, n = 96) conformados por los datos de temperatura y oxígeno (Figs. 7 A y B). Prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. El asterisco representa significación estadística ($p < 0.05$).

Variable	Grupo I		Grupo II	
	Intervalo	Promedio±D.E.	Intervalo	Promedio±D.E.
T (°C)*	15.6-19.1	17.0 ± 0.9*	16.4- 23.1	19.1 ± 1.8*
O.D. (mg l ⁻¹)*	0.8-7.8	5.9 ± 1.8*	0.6-9.6	4.7 ± 3.3*
O.D. (%)*	11-105	79 ± 24*	8-144	67 ± 48*
K ₂₅ (μS cm ⁻¹)*	127-147	133 ± 5*	120-149	132 ± 7*
pH (unidad)	6.3-7.8	7.0 ± 0.3	6.4-8.7	7.3 ± 0.7
P-PO ₄ ³⁻ (mg l ⁻¹)	0.00-0.03	0.01 ± 0.01	0.00-0.02	0.01 ± 0.01
P-P _{TOT} (mg l ⁻¹)	0.00-0.03	0.01 ± 0.02	0.00-0.03	0.02 ± 0.01
NO ₃ ⁻ (mg l ⁻¹)	0.00-0.20	0.06 ± 0.05	0.01-0.18	0.06 ± 0.04
NH ₄ ⁺ (mg l ⁻¹)	0.01-0.45	0.09 ± 0.09	0.00-0.49	0.07 ± 0.11

1.3. Oxígeno disuelto y porcentaje de saturación de oxígeno

Como indicador, el porcentaje de saturación del oxígeno (P.S.O.) es la medida más correcta de expresar la cantidad de oxígeno disuelto (O.D.) en un cuerpo de agua pues considera las diferencias en presión parcial, salinidad y temperatura que afectan la disolución del oxígeno en el agua. No obstante, dado el uso indistinto de ambas en la literatura, brindamos las dos formas de presentación.

El promedio del O.D. en la columna de agua fue 5.1 ± 2.9 mg l⁻¹ (71 ± 42 %) con mínimo durante la estratificación plena (julio-2001) y máximo en circulación (enero). La concentración promedio superficial fue 8.0 ± 1.0 mg l⁻¹ (113 ± 18 %), con mínima en circulación y máxima durante junio. Contrario a una superficie generalmente sobresaturada, el fondo alcanzó y mantuvo valores mínimos de 0.6 mg l⁻¹ (8 %) durante julio y agosto y, máximo de 6.8 mg l⁻¹ (88 %) en enero.

El patrón térmico estuvo reflejado en la distribución del oxígeno en la columna de agua del lago Zirahuén. Como proceso subsiguiente de la estratificación térmica, donde se formaron capas aisladas de diferentes temperaturas, desde febrero hasta noviembre, se observó también una estratificación del oxígeno (oxiclina). Las diferencias mayores en la columna de agua se alcanzaron en los meses de mayo a julio (Figs. 6 B y C). El oxígeno estuvo prácticamente

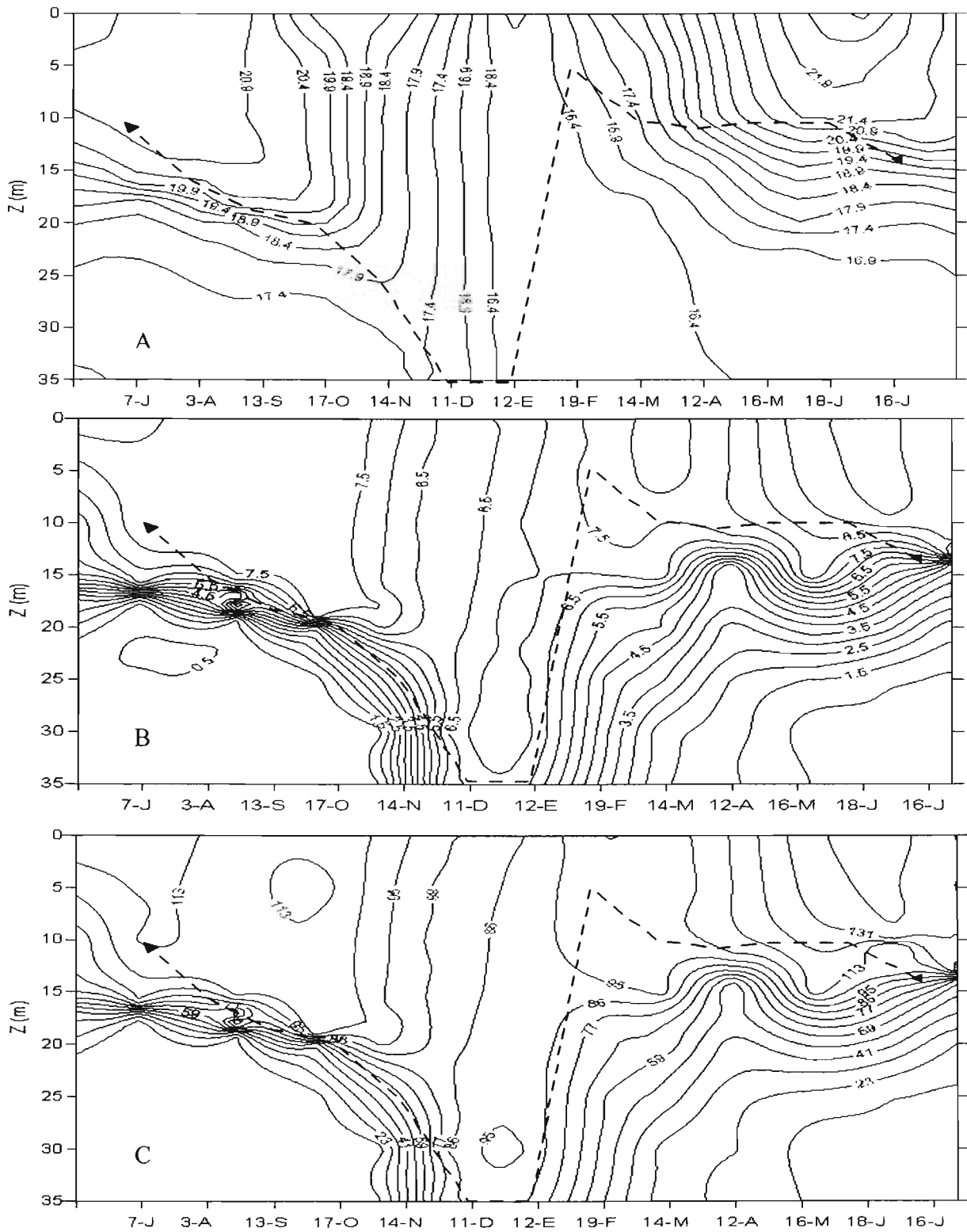


Figura 6. Diagrama profundidad-tiempo de: A. Temperatura ($^{\circ}\text{C}$); B. Oxígeno disuelto (mg l^{-1}); C. Porcentaje de saturación de oxígeno (%). Lago monomíctico cálido, circulación diciembre-enero, estratificación marzo-noviembre. Línea punteada indica límite de la zona de mezcla (Z_{mix}). Julio 2001-Julio 2002

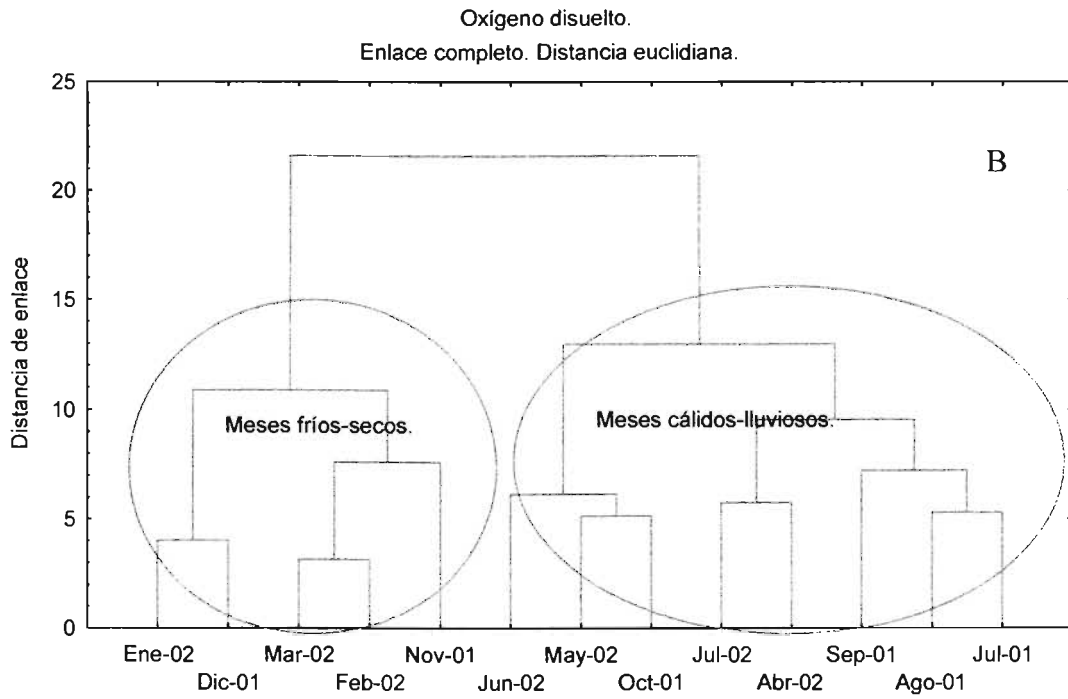
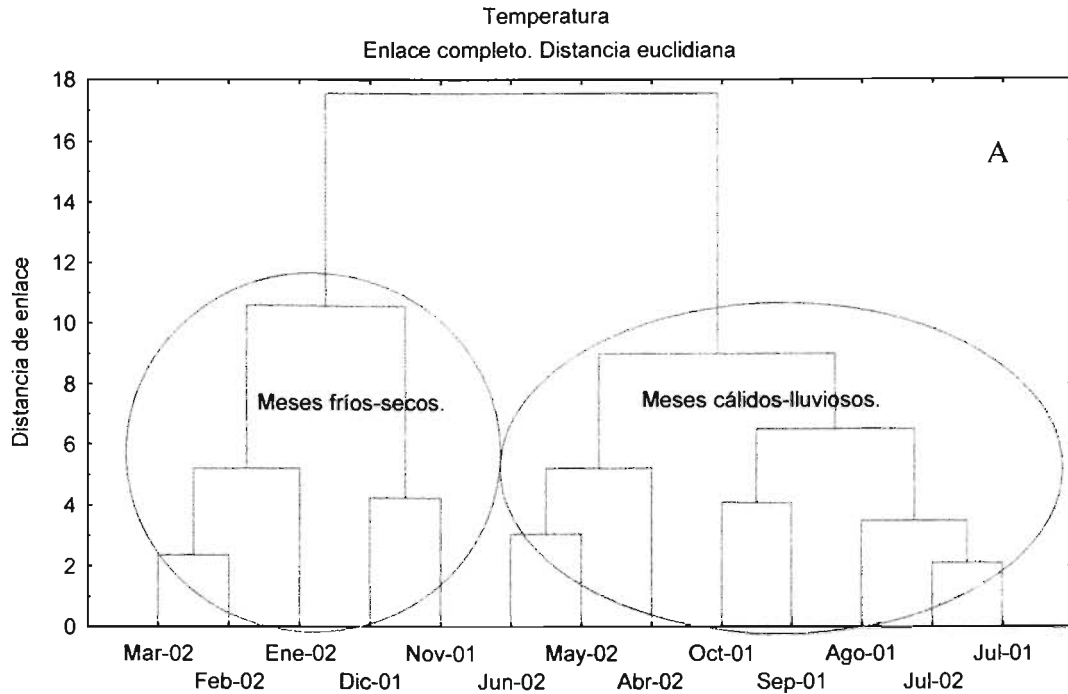


Figura 7. Dendrograma de similitud entre los meses de muestreo. Conformación de dos grupos de meses coincidentes para ambas variables. A. Datos de temperatura y B. Datos de oxígeno disuelto en la columna de agua. Julio 2001a Julio 2002.

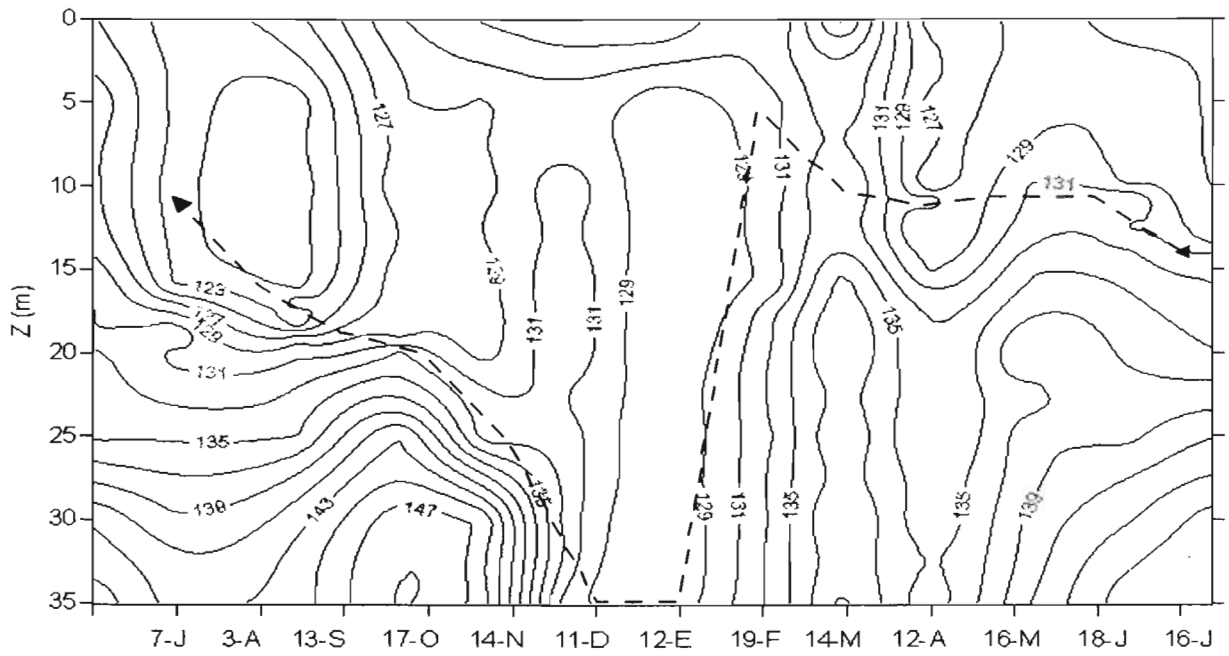
homogéneo en toda la columna durante el período de circulación con promedios de 6.2 ± 0.1 ($84 \pm 1 \%$) en diciembre y $7.1 \pm 0.2 \text{ mg l}^{-1}$ ($91 \pm 3 \%$) en enero. En general, los valores obtenidos hasta una profundidad de 15 m estuvieron por encima del 80 % de P.S.O. Al igual que la termoclina, la oxiclina tuvo una profundización paulatina durante el avance de la estratificación, llegando a alcanzar 18-30 m de profundidad en noviembre (estratificación tardía).

En la medida que avanzó la estratificación el oxígeno fue agotándose en el hipolimnion alcanzando valores por debajo de 1.0 mg l^{-1} (anoxia de acuerdo con NÜRNBERG 1995) a partir de mayo y hasta noviembre (Fig. 6 B). En la Tabla 5 se observa que la diferencia promedio de oxígeno entre el epi- y el hipolimnion durante los meses de estratificación fue 5.7 mg l^{-1} (83 %).

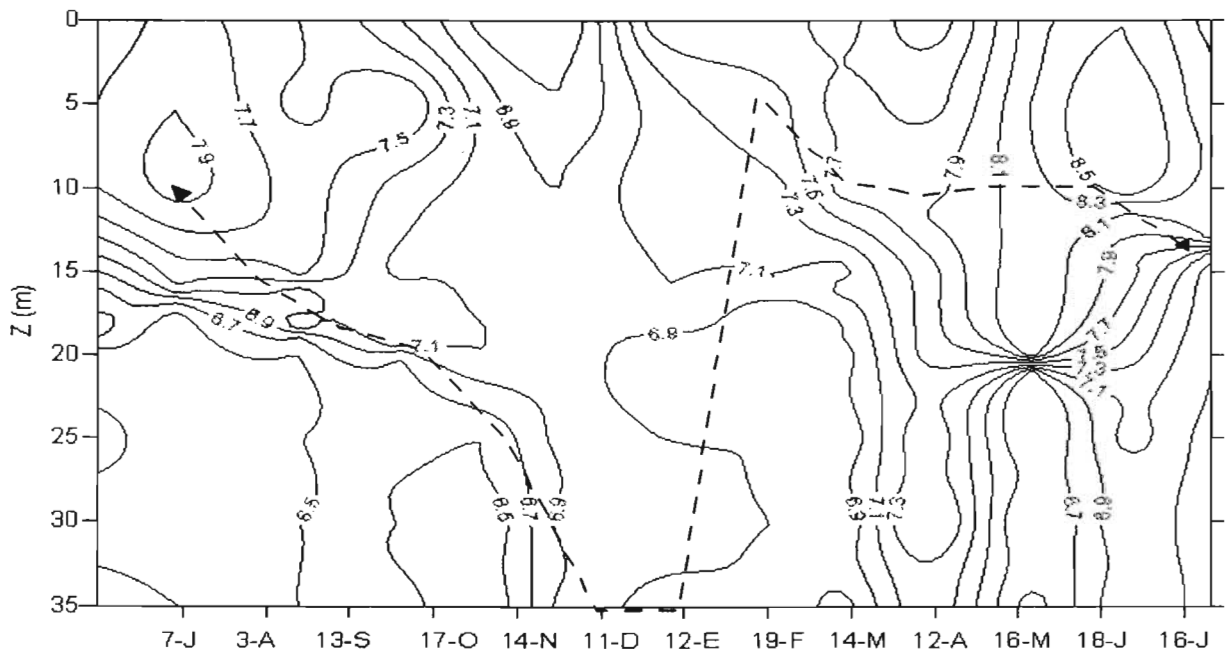
La Fig. 7 B muestra un análisis de agrupamientos entre los meses de muestreo. Este resultado reveló prácticamente el mismo orden y secuencia cronológica que la temperatura en la columna de agua (Fig. 7 A). Pueden distinguirse 2 grupos: I- de noviembre a marzo y II- de abril a octubre, a los que consecuentemente dado los resultados similares con la temperatura están relacionados con los meses fríos (todos secos) y meses cálidos (de lluvias, excepto abril y mayo). A partir del Análisis de Similaridades (ANOSIM) se obtuvo, estadísticamente, una diferencia significativa ($p = 0.002$) entre los dos grupos de meses. La Tabla 6 presenta el intervalo y promedio para los meses fríos y cálidos y su significación estadística al emplearse la Prueba de U de Mann-Whitney.

1.4. Conductividad específica

La conductividad específica (K_{25}) promedio en la columna de agua fue $132 \pm 6 \mu\text{S cm}^{-1}$ con mínimo en septiembre ($127 \pm 9 \mu\text{S cm}^{-1}$) y máximo en marzo ($138 \pm 2 \mu\text{S cm}^{-1}$). La variación promedio de la K_{25} superficial fue $129 \pm 5 \mu\text{S cm}^{-1}$ con mínima en agosto ($122 \mu\text{S cm}^{-1}$) y máxima en marzo ($140 \mu\text{S cm}^{-1}$) mientras que la del fondo fue $140 \pm 7 \mu\text{S cm}^{-1}$ con mínima en enero ($127 \mu\text{S cm}^{-1}$) y máxima en octubre ($149 \mu\text{S cm}^{-1}$) (Fig. 8 A). El promedio máximo en la columna de agua ocurrió en el hipolimnion y el menor en el epilimnion, la diferencia promedio entre el epi- y el hipolimnion durante los meses de estratificación fue $13 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 5).



A



B

Figura 8. Diagrama profundidad-tiempo de: A. Conductividad específica ($\mu\text{S cm}^{-1}$) y B. pH (unidades). Aumento de la conductividad y disminución del pH con la profundidad. Línea punteada indica límite de la zona de mezcla (Z_{mix}). Julio 2001 a Julio 2002.

Tomando como base los mismos dos grupos de meses conformados por la variación temporal de la temperatura y el oxígeno en la columna de agua (variables más reveladoras y ajustadas con el régimen climático donde se ubica el lago, Figs. 3, 4 y 7) la aplicación del Análisis de Similaridades (ANOSIM) determinó una diferencia estadística significativa ($p = 0.028$) entre los valores de K_{25} . La Tabla 6 presenta el intervalo y promedio para los meses fríos y cálidos y su significación estadística al emplearse la Prueba de U de Mann-Whitney.

Los parámetros abajo presentados no tuvieron diferencia significativa al aplicarse el mismo criterio de agrupamiento de meses fríos-secos y cálidos-lluviosos (Fig. 7 A y B)

1.5. pH

El valor promedio del pH en la columna de agua durante el ciclo de estudio osciló entre la neutralidad, éste fue 7.2 ± 0.6 con mínimo en noviembre (6.8 ± 0.3) y máximo en junio (7.9 ± 0.6). La variación promedio superficial fue 7.5 ± 0.6 con mínima en diciembre (6.5) y máxima de 8.5 durante junio, ésta última coincidente con los máximos valores de temperatura y oxígeno disuelto. La variación promedio del fondo fue 6.7 ± 0.3 con mínima en noviembre (6.3) y máxima en abril (7.3). El promedio máximo ocurrió en el epilimnion y el menor en el hipolimnion, la diferencia promedio entre el epi- y el hipolimnion durante los meses de estratificación fue 0.8 unidades (Tabla 5, Fig. 8 B). La Tabla 6 presenta el intervalo y promedio para los meses fríos y cálidos.

1.6. Nutrientes

Los diagramas profundidad-tiempo así como la variación temporal de los nutrientes se presentan en las Figs. 9 a 12. La Tabla 5 muestra el comportamiento epi-meta- e hipolimnético durante los meses de estratificación. La Tabla 6 presenta el intervalo y las concentraciones promedio en los meses fríos y cálidos.

1.6.1. Fósforo Reactivo Soluble

El valor promedio en la columna de agua durante el estudio fue $0.007 \pm 0.007 \text{ mg l}^{-1}$. Las concentraciones de FRS (P-PO_4^{3-}) registradas en la columna de agua hasta los 25 m de profundidad fueron generalmente bajas y muy variables (Fig. 11 A).

1.6.2. Fósforo total

El valor promedio en la columna de agua durante el estudio fue $0.02 \pm 0.01 \text{ mg l}^{-1}$. La variación promedio anual tanto superficial como del fondo coincidieron en valores, siendo alrededor de $0.02 \pm 0.01 \text{ mg l}^{-1}$ fluctuando desde valores no detectables hasta 0.03 mg l^{-1} . La variación temporal del P- P_{TOT} hasta los 25 de profundidad se presenta en la Fig. 11 B. Fueron observados dos pulsos puntuales, uno antes de la mezcla y el otro, de magnitud mayor, posterior a ella.

1.6.3. Nitrógeno como nitrato

El valor promedio del nitrato (NO_3^-) en la columna de agua durante el estudio fue relativamente bajo, $0.06 \pm 0.04 \text{ mg l}^{-1}$ con intervalos desde $0.03 \pm 0.01 \text{ mg l}^{-1}$ (octubre-diciembre) hasta $0.10 \pm 0.06 \text{ mg l}^{-1}$ (marzo). El promedio mínimo de concentración durante la estratificación ocurrió en el epilimnion ($0.04 \pm 0.01 \text{ mg l}^{-1}$) y el mayor en el hipolimnion ($0.10 \pm 0.06 \text{ mg l}^{-1}$) aunque en éste último la variación, reflejada a través de la desviación estándar, fue mayor (Tabla 5). De igual modo, las diferencias de los valores de la desviación estándar prueban la variación en la columna; durante la estratificación las concentraciones son heterogéneas mientras que previa y durante la circulación fueron bastante homogéneas (Fig. 11 C).

1.6.4. Nitrógeno como amonio

El valor promedio del amonio (NH_4^+) en la columna de agua durante el estudio fue $0.08 \pm 0.11 \text{ mg l}^{-1}$ con intervalos desde $0.02 \pm 0.01 \text{ mg l}^{-1}$ (marzo-abril) hasta $0.14 \pm 0.17 \text{ mg l}^{-1}$ (octubre y enero). Durante la mezcla se registraron valores intermedios ($0.14 - 0.15 \text{ mg l}^{-1}$). En la Tabla 5 se observa que el promedio mínimo de la concentración ocurrió en el epilimnion ($0.04 \pm 0.04 \text{ mg l}^{-1}$) y el mayor en el hipolimnion ($0.23 \pm 0.18 \text{ mg l}^{-1}$). El amonio incrementó constantemente desde julio 2001, alcanzando los valores superiores durante la estratificación tardía y la mezcla; posteriormente decreció abruptamente y se mantuvo constante a niveles por debajo de 0.04 mg l^{-1} (Fig. 11 D). Obsérvense las diferencias de los valores de la desviación estándar lo que nos da una idea de la variación en la columna; en octubre (estratificación tardía) las concentraciones fueron heterogéneas, más elevadas con la profundidad (D.E. = 0.17), mientras que, en diciembre (circulación) fueron bastante homogéneas (D.E. = 0.02).

1.6.5. Relación Nitrógeno: Fósforo

En la Fig. 12 se presenta la variación temporal del cociente de Redfield en el epilimnion. Fue encontrada una relación N:P > 16 (molar) de septiembre 2001 a enero 2002 y en los meses de marzo, mayo y julio 2002; un N:P < 16 en julio y agosto 2001 y un N:P = 16:1 en febrero, abril y junio 2002.

1.6.6. Magnesio y calcio

El magnesio es el catión bivalente predominante en el lago Zirahuén, alcanzó valores de 9 mg l⁻¹ mientras que la concentración de Ca fue 4 - 6 mg l⁻¹.

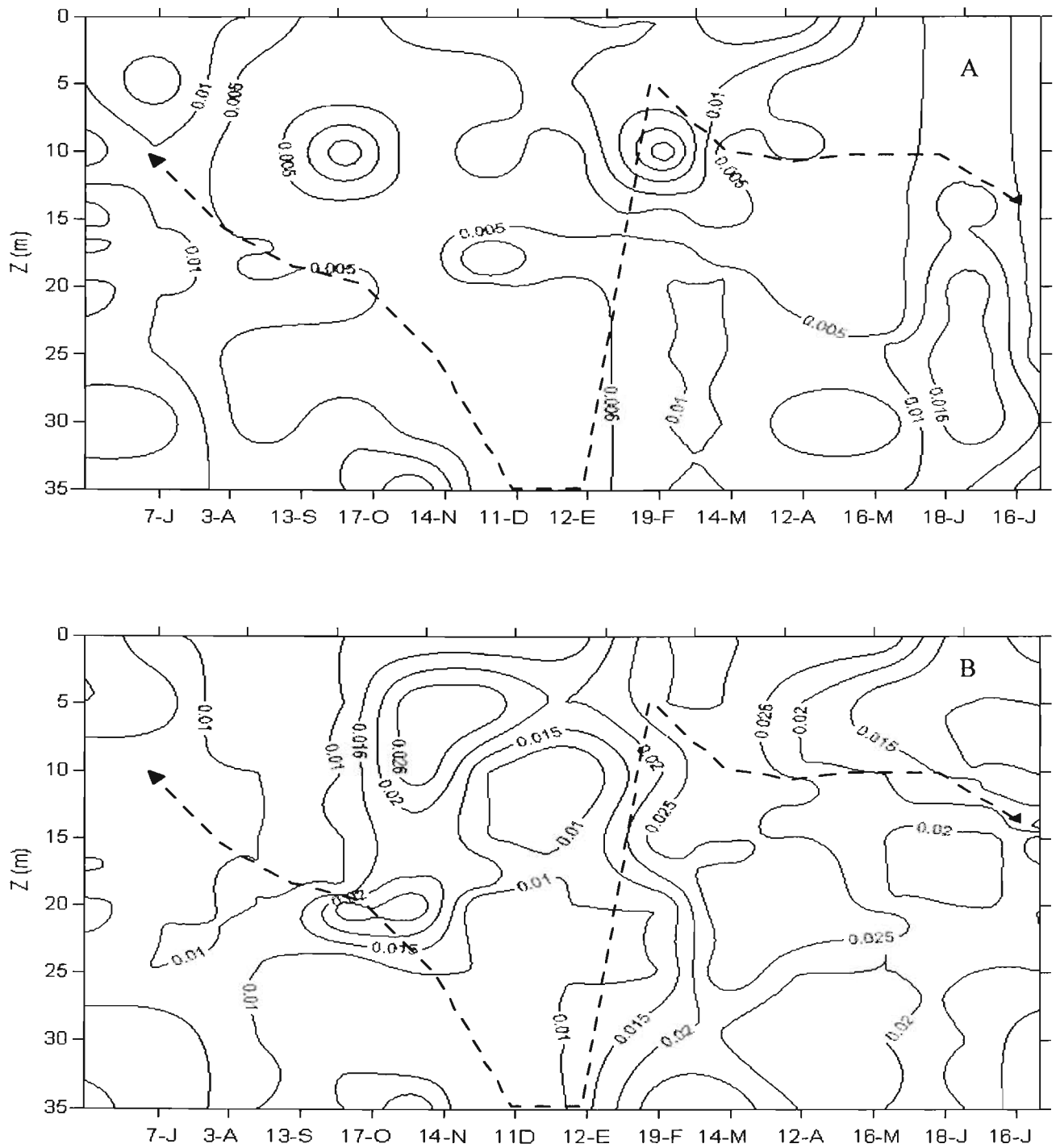


Figura 9. Diagrama profundidad-tiempo de: A. Fósforo reactivo soluble (FRS, mg l^{-1}); B. Fósforo total (P-Total, mg l^{-1}). Línea punteada indica límite de la zona de mezcla (Z_{mix}). Julio 2001-Julio 2002.

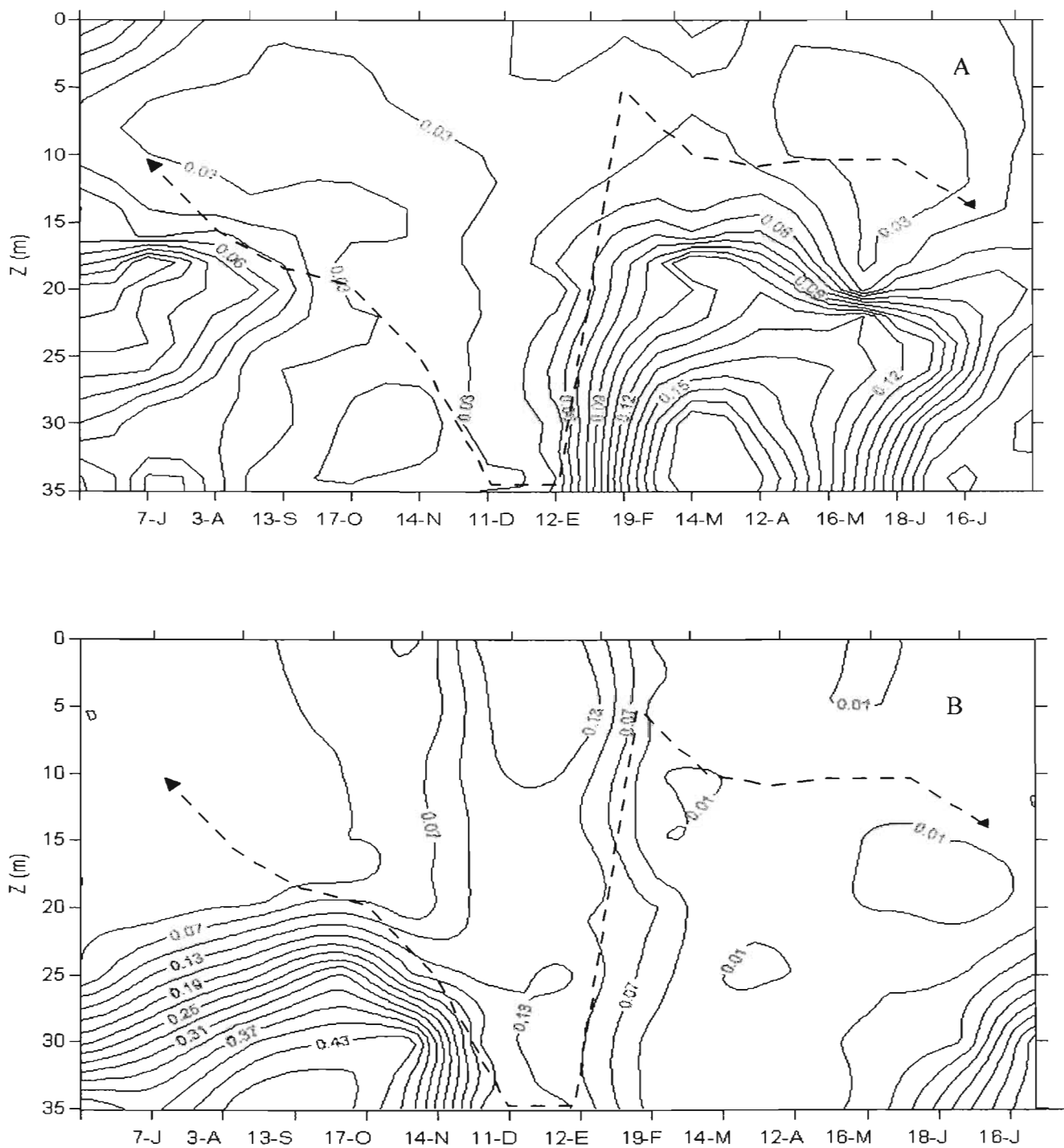


Figura 10. Diagrama profundidad-tiempo de: A. Nitrato (NO_3^- , mg l^{-1}); B. Amonio (NH_4^+ , mg l^{-1}). Línea punteada indica límite de la zona de mezcla (Z_{mix}). Julio 2001 a Julio 2002.

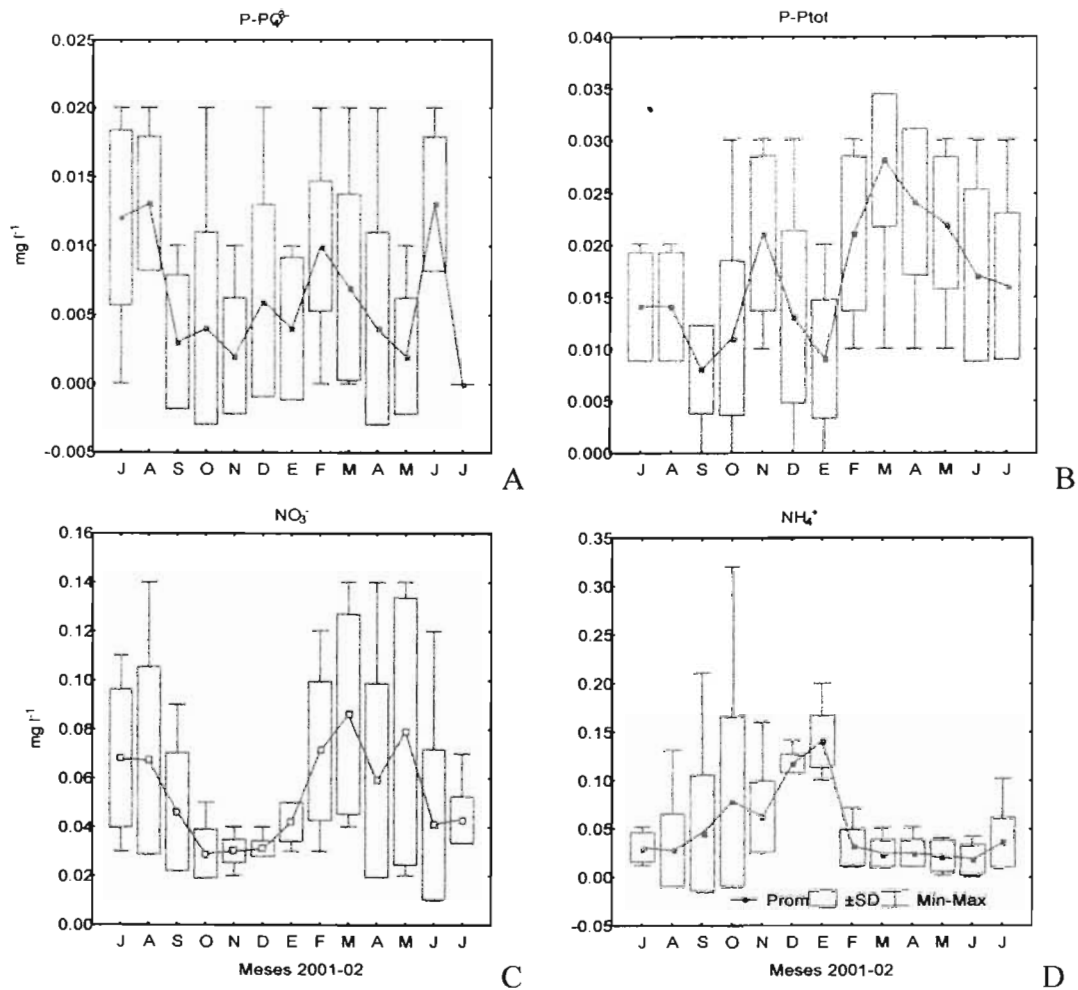


Figura 11. Variación temporal de los nutrientes inorgánicos disueltos (A, C y D) y fósforo total (B) en la columna de agua hasta profundidad de 25 m. Promedio, desviación estándar y valores mínimos y máximos.

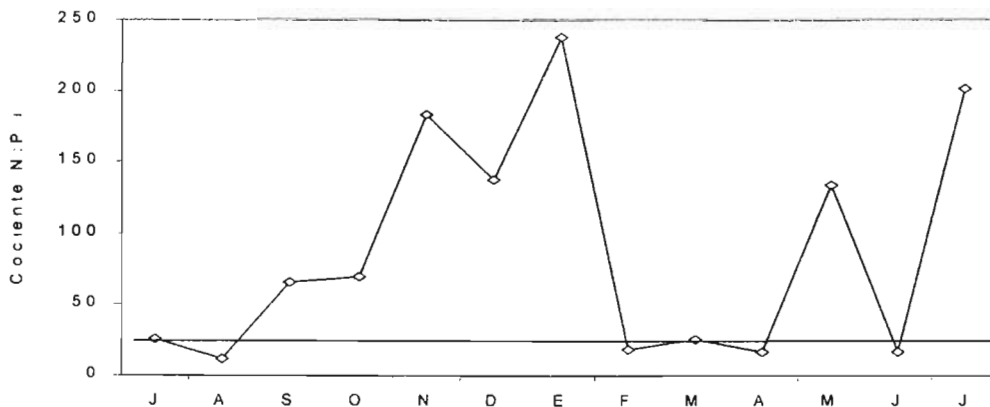


Figura 12. Variación temporal del cociente de Redfield (N:P). Probable alternancia del nutriente limitante. Un cociente mayor a 16 (limitación por fósforo) en la medida que avanza la estratificación y durante la mezcla. Datos del epilimnion. Julio 2001- Julio 2002

2. Comunidad fitoplanctónica y clorofila *a*

2.1. Riqueza específica y abundancia

2.1.1. Fitoplancton en general

Durante el presente estudio fueron registrados un total de 59 taxones pertenecientes a 37 géneros y 7 clases. Las Chlorophyta fueron la más representadas con un 59.9 %, en particular dos clases: Chlorophyceae y Conjugatophyceae, con 19 (31.6 %) y 16 (28.3 %) del total de taxones infragenéricos, respectivamente. De las Bacillariophyceae (diatomeas) fueron constatados 11 taxones infragenéricos (18.3 %). Los otros grupos de algas presentaron baja riqueza específica y bajo porcentaje de contribución al total del fitoplancton (Tabla 7).

Tabla 7. Número de taxones y su porcentaje promedio de contribución a la densidad total de la comunidad fitoplanctónica en el lago Zirahuén. Julio 2001-Julio2002

Grupo	Taxones infragenéricos	Porcentaje de contribución a la densidad total de la comunidad (%)
Heterokontophyta		
Bacillariophyceae	11	92.0
Chrysophyceae	3	0.4
Chlorophyta		
Chlorophyceae	19	2.0
Conjugatophyceae (Desmidiaceae)	16	3.2
Dinophyta	5	0.3
Cyanoprokaryota	3	2.2
Euglenophyta	2	0.01
Total	59	100

La distribución temporal del fitoplancton total en la columna de agua se muestra en la Fig. 13 A. La densidad promedio fue $39.5 \pm 26.1 \times 10^9 \text{ org m}^{-2}$ hasta los 25 m de profundidad y prácticamente presentó las mismas densidades en toda la columna durante la etapa de circulación. Producto de la similitud entre las densidades totales alcanzadas se conformaron dos grupos de meses. Los meses de mayor densidad, y que correspondieron a picos fitoplanctónicos, fueron febrero ($80.8 \times 10^9 \text{ org m}^{-2}$, estratificación temprana) y octubre ($93.5 \times 10^9 \text{ org m}^{-2}$, estratificación tardía), el resto quedó dentro de densidades menores de fitoplancton; en abril se alcanzó la densidad mínima ($11.1 \times 10^9 \text{ org m}^{-2}$). Basados en el

Análisis de Similaridades (ANOSIM) se obtuvo una diferencia significativa ($p = 0.01$) entre los grupos de mayor y menor densidad fitoplanctónica.

A nivel de grupos taxonómicos, las Bacillariophyceae superaron en un orden de magnitud a las más cercanas en abundancia, Conjugatophyceae y, en dos órdenes, a las Cyanoprokaryota y Chlorophyceae. La diatomea central *Cyclotella ocellata* fue la mayor representante durante todo el ciclo de estudio. Esta especie marcó, por su abundancia, la dinámica de su grupo taxonómico (99.7 %); los otros 10 taxones de diatomeas aparecieron muy esporádicamente. Consecuentemente su contribución también fue altamente significativa al fitoplancton total, alcanzando una dominancia relativa promedio anual del 87 %. Los individuos de *C. ocellata* fueron incrementando paulatinamente en número desde diciembre hasta febrero donde alcanzaron un primer pico ($71.4 \times 10^9 \text{ org m}^{-2}$). Tras un solo mes, y ya iniciada la estratificación (marzo), se efectuó un notable decremento en su abundancia, en más del 50 %. Su porcentaje de contribución al fitoplancton total para abril-mayo disminuyó a valores de 61 y 54 %, respectivamente, muy inferiores a su promedio durante el estudio. El segundo pico de *C. ocellata*, y su principal del ciclo anual ($90.5 \times 10^9 \text{ org m}^{-2}$), lo registró en octubre (Anexo I4).

Dentro de los 19 taxones de clorofíceas, *Elakatothrix* sp. fue la más representativa. Alcanzó un 79 % de contribución a la densidad total de su grupo taxonómico. El valor máximo de sus densidades fue alcanzado también en febrero ($4.6 \times 10^9 \text{ org m}^{-2}$), tras la mezcla. De las cianoprocaríotes, la colonial *Snowella septentrionalis* fue la de mayor contribución en su grupo (99 %). Un solo pulso fue observado, extendido entre los meses cálidos de abril a julio, con máximo de $4.7 \times 10^9 \text{ org m}^{-2}$ en mayo. Las otras especies de cianoprocaríotes aparecieron muy esporádicamente.

2.1.2. Patrón temporal del fitoplancton en la columna de agua

La mayoría de las especies con densidades significativas en el fitoplancton mostraron un patrón bimodal, que ya hemos referido con picos de abundancia en febrero y octubre y que marcaron el patrón temporal del fitoplancton en general del lago Zirahuén. Mayoritariamente, en el mes de febrero, tras la mezcla de toda la columna de agua, los diferentes taxones alcanzaron su pico principal, excepto *Cyclotella ocellata* que lo hizo en octubre. Sin embargo *Elakatothrix* sp. y *Snowella septentrionalis* aunque tuvieron sus ligeras oscilaciones

presentaron un solo pulso anual evidente en febrero y mayo, respectivamente. En marzo, segundo mes de la estratificación temprana, se efectuó un notable decremento de la abundancia de todos los organismos fitoplanctónicos (casi del 13 %), alcanzándose el valor mínimo del ciclo en abril de 2002.

2.1.3. Magnitud de variación en las densidades fitoplanctónicas

Los cambios de magnitud en la densidad dan una panorámica de los patrones temporales del fitoplancton. La amplitud anual de la densidad poblacional, expresada en órdenes de magnitud ($\approx \log [\text{densidad máxima} / \text{densidad mínima}]$), es una medida de la variabilidad temporal (TALLING 1986). Las densidades de las especies más representadas en el fitoplancton de Zirahuén mostraron diferentes magnitudes de cambios (Tabla 8).

Tabla 8. Magnitud de cambio temporal de la densidad poblacional de los taxones más abundantes. Julio 2001- Julio 2002.

Taxón	log (Densidad Máxima/Mínima)
<i>Cyclotella ocellata</i>	1.13
<i>Staurastrum leptocladum</i>	1.59
<i>S. anatinum</i>	1.20
<i>S. smithii</i>	2.05
<i>Cosmarium bioculatum</i>	1.47
<i>Snowella septentrionalis</i>	1.86
<i>Elakatothrix</i> sp.	1.90
Fitoplancton total	0.93

Basados en la mayor amplitud de oscilación, *Snowella septentrionalis* mostró el cambio temporal más conspicuo durante el ciclo de estudio, casi en 2 ordenes de magnitud. Entre las desmidiáceas con mayor abundancia, la magnitud de cambio temporal osciló entre *Staurastrum anatinum* (1.20) y *S. smithii* (2.05). La magnitud de cambio temporal del fitoplancton total fue 0.93 órdenes.

2.1.4. Desmidiáceas

Fueron identificados 16 taxones de desmidiáceas pertenecientes a 5 géneros: *Closterium* (3), *Cosmarium* (2), *Spondylosium* (1), *Staurastrum* (8) y *Staurodesmus* (2). En el Anexo 12 A y B se muestra la lista de especies y sus densidades durante el estudio.

Las variaciones temporal y espacial (en la columna de agua) de las desmidiáceas se ilustran con distintas aproximaciones (Figs. 13 B y 14 y 15). Durante la circulación se homogenizaron prácticamente en toda la columna, aunque difirieron en las densidades alcanzadas: 26300-32800 org l⁻¹ en diciembre y 64100-71400 org l⁻¹ en enero (Fig. 13 B), es decir una diferencia de alrededor de 2.3 veces.

Basados en la densidad temporal de desmidiáceas en la columna de agua fue identificado un grupo de meses que reunió a los de máximas densidades ($1.7-3.3 \times 10^9$ org m⁻²) y correspondió con los meses previos y posteriores a la circulación. A partir del Análisis de Similaridades (ANOSIM) se obtuvo una diferencia significativa ($p= 0.001$) con el resto de los meses. Estos pulsos en la columna de agua se registraron entre los meses de enero a marzo y de septiembre a octubre con picos, al igual que los del fitoplancton total, en febrero y octubre. Según la prueba para rangos múltiples, método de Bonferroni, el pico de febrero (3.3×10^9 org m⁻²) lo consideramos principal pues presentó una diferencia significativa con todos los meses del ciclo mientras que el de octubre (2.1×10^9 org m⁻²) fue significativo para un número menor de meses ($n = 118$ y $p = 0.05$). Las densidades mínimas alcanzadas, como integración de la columna, quedaron registradas en el mes de mezcla, diciembre y los de estratificación plena de abril a julio. Las especies de *Staurastrum* destacaron por su contribución individual, principalmente *S. anatinum*, *S. leptocladum* y *S. smithii* (Tabla 9 y Fig. 14).

Espacialmente, en la columna de agua, las máximas densidades de desmidiáceas se ubicaron mayoritariamente entre los 10 y 17 m de profundidad (Figs. 13 B y 17 A). En la Fig. 15 se observa que los pulsos de densidad estuvieron sobre el metalimnion (julio a noviembre) o inmersos en él (febrero a junio).

En cuanto a la temporalidad y magnitud de sus pulsos, las desmidiáceas presentaron ciertas variaciones individuales. *Staurastrum smithii* presentó el pulso secundario en septiembre; *S. leptocladum* presentó el pulso principal en enero y *S. anatinum* no registró una diferencia marcada entre el pulso principal y el secundario pues los dos alcanzaron la misma magnitud aunque estos sí coincidieron con los meses de febrero y octubre (Tabla 9 y Fig. 14).

Tabla 9. Contribución de cada taxón de desmidiáceas a su grupo taxonómico.
Aparición temporal de pulsos principales y secundarios en el lago Zirahuén. Julio 2001-Julio2002.

Taxón	Contribución (%)	Pulsos (x 10 ⁶ org m ⁻³)	
		Principal	Secundario
<i>Closterium aciculare</i>	1.7	127.8 (febrero)	-
<i>Cl. moniliferum</i>	0.8	21.5 (mayo)	-
<i>Cl. tortum</i>	0.3	14.5 (septiembre)	-
<i>Cosmarium bioculatum</i>	6.0	288.3 (febrero)	101.6 (octubre)
<i>C. punctulatum</i>	0.2	9.1 (mayo)	-
<i>Spondylosium planum</i>	0.01	1.2 (enero)	-
<i>Staurastrum anatinum</i>	24.8	690.6 (octubre)	658.7 (febrero)
<i>S. furcigerum</i>	0.8	35.5 (noviembre)	20.7 (febrero)
<i>S. leptocladum</i>	30.8	970.1 (enero)	-
<i>S. leptocladum var. elegans</i>	1.7	61.5 (enero)	31.8 (octubre)
<i>S. limneticum var. cornutum</i>	0.8	46.5 (octubre)	-
<i>S. longiradiatum</i>	1.9	103.3 (mayo)	-
<i>S. muticum</i>	0.7	26.6 (septiembre)	-
<i>S. smithii</i>	25.0	1276 (febrero)	808 (septiembre)
<i>Staurodesmus cuspidatus</i>	1.9	115.1 febrero)	-
<i>Std. subulatus</i>	2.7	73.8 (febrero)	-
Totales	100.0	3342 (febrero)	2069.1 (octubre)

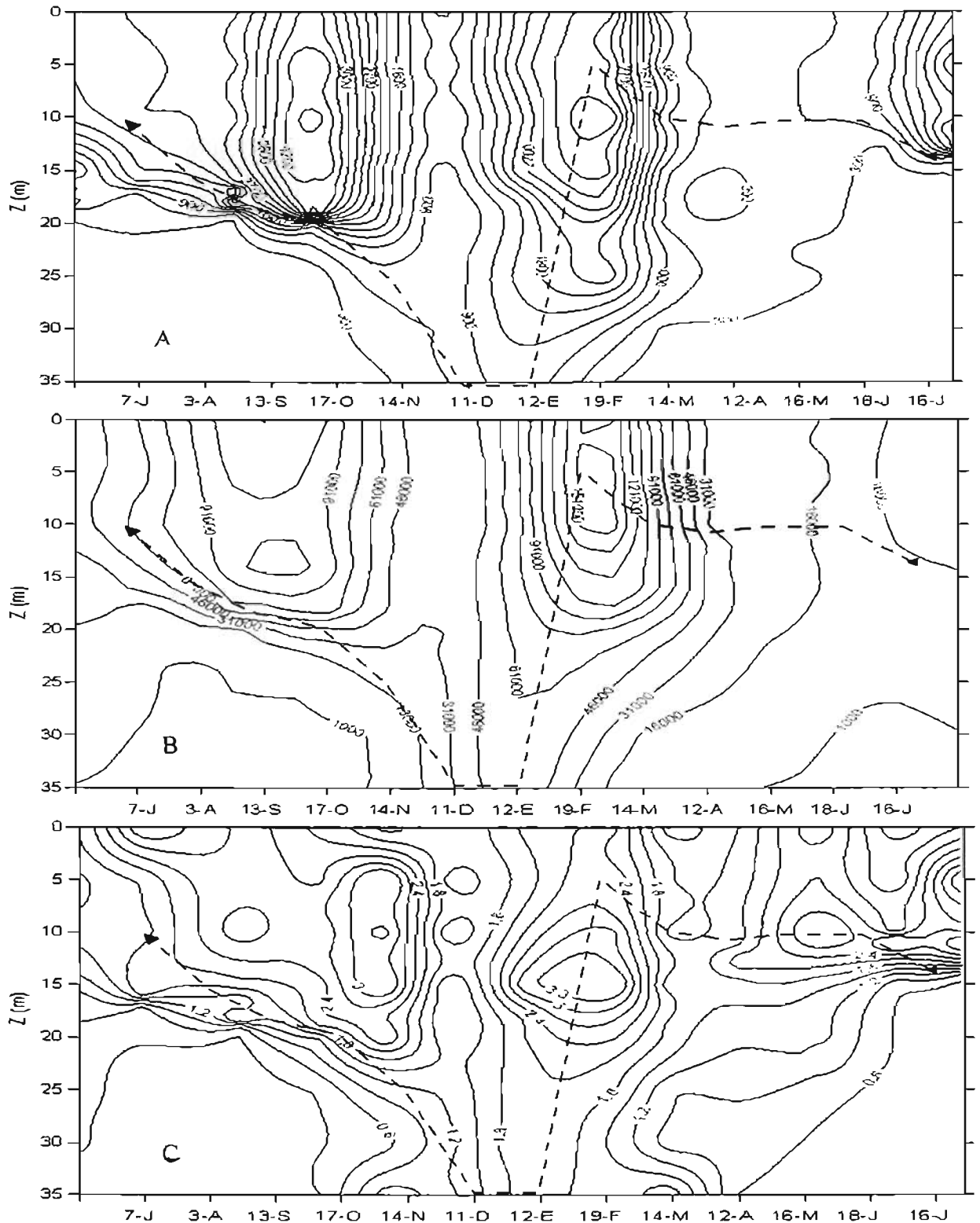


Figura 13. Diagrama profundidad-tiempo de: A. Densidad total de fitoplancton ($\times 1000 \text{ org l}^{-1}$); B. Densidad de desmidiáceas (org l^{-1}) y C. Concentración de clorofila a ($\mu\text{g l}^{-1}$). Dos pulsos temporales fitoplanctónicos y de biomasa: 1º inmediatamente posterior a la mezcla (estratificación temprana) y 2º durante la profundización máxima del epilimnion (estratificación tardía). Nótese también los pulsos profundos. Línea punteada indica límite de la zona de mezcla (Z_{mix}). Julio2001a Julio 2002.

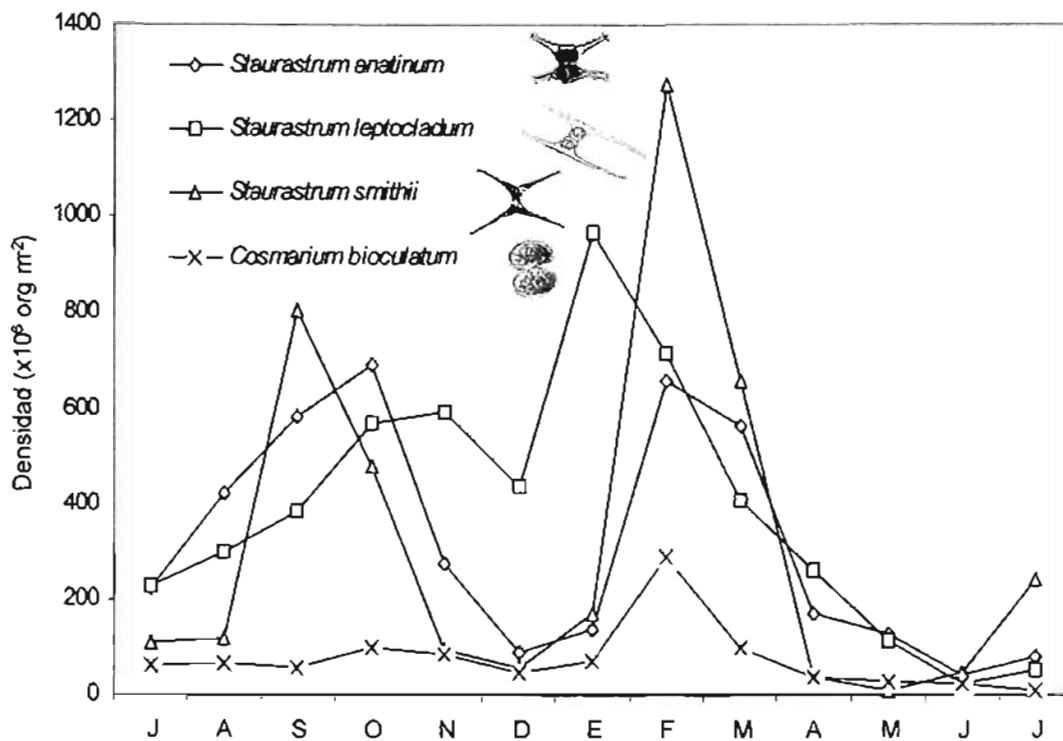


Figura 14. Comportamiento bimodal (dos picos temporales) de las desmidiáceas en la columna de agua ejemplificado con los cuatro taxones más abundantes y constantes durante el estudio. Julio 2001 a Julio 2002.

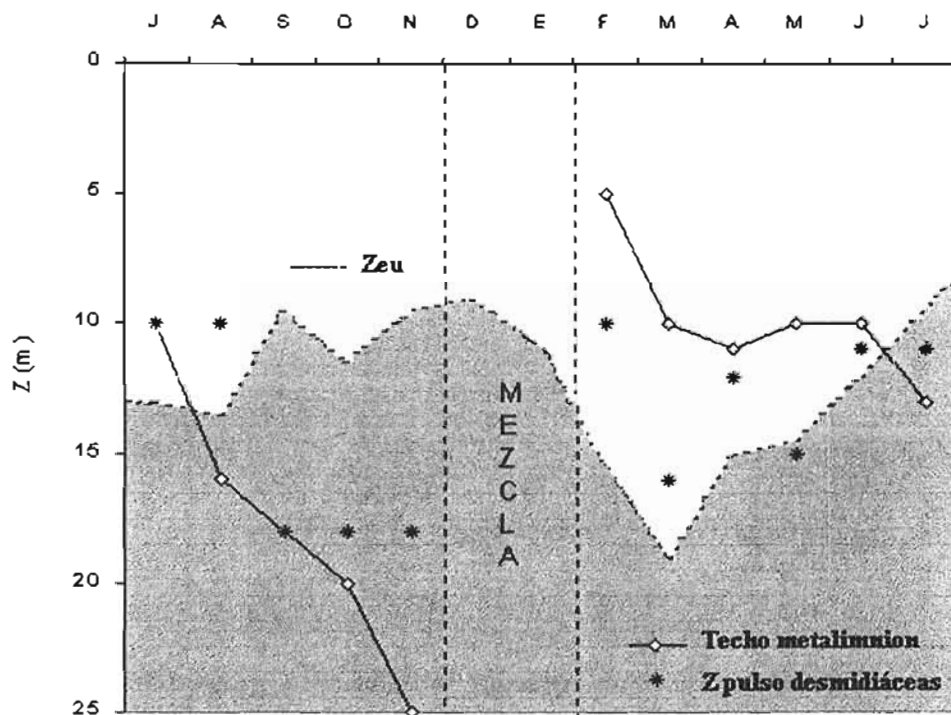


Figura 15. Pulsos de densidad de desmidiáceas observados reiteradamente a profundidades relacionadas con capas profundas del epilimnion y el metalimnion. Los pulsos (*) aparecen en zonas más profundas durante la profundización del epilimnion (-o-). La zona blanca superior en la gráfica representa la zona eufótica. El límite con la zona sombreada inferior marca la profundidad de esta zona (Zeu). Julio 2001a Julio 2002.

2.2. Taxonomía

2.2.1. Desmidiáceas. Descripción y distribución.

La taxonomía y descripción de las desmidiáceas están básicamente fundamentadas en la morfología externa, ornamentaciones de la pared y dimensiones de las células vegetativas. Por su peculiar estructura y simetría es importante observarlas en diferentes planos: frontal, lateral y apical. Las descripciones incluyen las características distintivas, que varían según cada taxón. Para cada identificación se refieren la autoridad, sinonimia, forma de vida, distribución en la región central de México y mundial, según obras de autores que han abordado este grupo taxonómico. Las ilustraciones, microfotos y dimensiones que se presentan son originales del material tratado.

Simbología utilizada para las dimensiones:

Lt: Largo total (con lóbulos) de la célula.

L: Largo de la célula.

At: Ancho total de la célula (incluye los lóbulos laterales)

A: Ancho de la célula (no incluye lóbulos ni espinas laterales).

Am: Ancho en la región media de la célula.

Ap: Ancho del ápice (polo).

I: Istmo.

G: Grosor.

Esp. Largo de la espina.

Lt/At: Relación largo total / ancho total de la célula.

Algunos términos empleados:

Euplancton: Taxón genuinamente planctónico. Que vive exclusiva y constantemente en suspensión.

Ticoplancton: Organismos procedentes de otras agrupaciones para los cuales el régimen de vida planctónico es excepcional. Generalmente son llevados a la zona pelágica por corrientes de agua o el viento desde lugares someros donde habitan.

Descripciones.

1- *Closterium aciculare* T. WEST 1860, *Trans Roy. Microsc. Soc.*, **II**, 8: 153, pl. 7, fig. 16

(Láminas 1: 1-2 y 4: 25-27)

Célula de 51 a 69 veces más larga que ancha, muy estrecha y alargada, casi recta en la mitad del largo total, gradualmente atenuadas de la región central hacia los ápices. Los polos aguzado-redondeados. La pared celular sin ornamentaciones ni color. De 4 a 8 pirenoides alineados en la región central del cloroplasto L: 412.0-510.0 μm ; A: 5.5-9.7 μm ; Ap: 2.0 - 4.5 μm .

Taxón euplanctónico, generalmente referido en aguas eutróficas, desde pH 6.7 a 8.5 (COESEL 1991) y con amplia distribución mundial. En la región central de México ha sido registrado en: estanque recreativo de Chapultepec, lago de Chapultepec y lago de Texcoco (SÁMANO 1934), laguna de Victoria (MENDOZA-GONZÁLEZ 1985), Lago de Pátzcuaro (OSORIO-TAFALL 1941), laguna de San Felipe Xochiltipec (RIOJA 1942) y lago Zirahuén (MENDOZA *et al.* 1985; ALVARADO 1996).

En Zirahuén observado durante todo el estudio. Promedio anual en la columna de agua: $777 \pm 1436 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 6700 org l^{-1} (febrero a profundidad de 0.2 y 10 m).

2- *Closterium moniliferum* (BORY) EHRENBERG ex RALFS 1848, *Brit. Desm.*, p. 166, pl. 28, fig. 3

(Láminas 1: 4-6 y 4: 28)

Célula de 5 a 6 veces más larga que ancha, moderadamente curvada, lunada. Margen externo convexo, el ventral recto o ligeramente inflado en la región central, ambos márgenes uniformemente atenuados hasta los ápices redondeados. Pared celular lisa, sin color o con tonalidad café claro. De 4 a 6 pirenoides alineados en la región central del cloroplasto de cada semicélula. L: 110-116.5 μm ; Am: 18-21.5 μm ; Ap: 2.5 μm .

Taxón registrado generalmente para aguas con pH entre 6.5-8.5, apareciendo en ocasiones en ambientes eutróficos (RŮŽIČKA 1977). Amplia distribución mundial. En la región central de México ha sido registrado en la Cuenca del Pánuco y el Valle de México: lago de Chapultepec, canales de Xochimilco, lago de Xochimilco y lago de Texcoco (SÁMANO 1934);

laguna de Victoria (MENDOZA-GONZÁLEZ 1985); Río Tula (CHANG 1989); Manantiales de San Lorenzo, Tehuacán (CUESTA 1993) y Valle de Tehuacán, Puebla (NOVELO 1998).

En Zirahuén observado durante todo el estudio. Promedio anual en la columna de agua: $331 \pm 437 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 1800 org l^{-1} (septiembre a profundidad de 18 m y junio a 11 m).

3- *Closterium tortum* GRIFFITHS 1925, *Journ. Linn. Soc. Bot. London* 47: 89, pl. 1, fígs. 4-6

[*Closterium parvulum* var. *tortum* (GRIFFITHS) SKUJA 1948, *Symbol. Bot.*

Upsal. 9:154]

(Lámina 1: 3)

Célula alrededor de 20 veces más larga que ancha, reduciéndose desde la zona central hasta los ápices que son estrechamente redondeados o agudos. Pared celular sin ornamentaciones ni color. De 3 a 5 pirenoides ordenados en serie en la región central del cloroplasto. L: $72.0 \mu\text{m}$; A: $3.6\text{-}4.5 \mu\text{m}$; Ap: $1.0 \mu\text{m}$;

Taxón euplancónico (RŮŽIČKA 1977) con consistente forma helicoidal que lo asemeja al género *Monoraphidium* de las Clorococales. Registrado para Norteamérica (Michigan), Norte de Europa (Gran Bretaña, Suecia) y algunas regiones de Europa Central. **Primer registro para México.**

En Zirahuén no fue observado en febrero ni abril de 2002. Promedio anual en la columna de agua: $142 \pm 255 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 900 org l^{-1} (septiembre a profundidad de 0.2 m y diciembre a 15 m)

4- *Cosmarium bioculatum* BRÉBISSON ex RALFS 1848, *Brit. Desm.*, p. 95, pl. 15, fig. 5

Basón. [*Heterocarpella bioculata* BRÉBISSON 1835, *Alg. Fał.*, p.56, t. 7]

(Láminas 1: 7 y 4: 1)

Célula ligeramente más larga que ancha (L/A= 1.24-1.28). Constricción media moderadamente profunda, seno amplio. Semicélulas elípticas, generalmente aplanadas en el ápice. En vista lateral, semicélulas subcirculares. En vista polar, célula oblonga-elíptica. Pared celular lisa o finamente punteada. Cloroplasto axial con un pirenoide. L: $20.5\text{-}25.5 \mu\text{m}$; A: $16.0\text{-}20.5 \mu\text{m}$; I: $3.5\text{-}6.0 \mu\text{m}$.

Taxón registrado como ticoplanctónico, habita generalmente en aguas oligo a mesotróficas con pH entre 5-8.5, ha sido localizado a alturas hasta de 2000 msnm (KRIEGER y GERLOFF 1962). Amplia distribución mundial. En la región central de México ha sido registrado en laguna de Victoria (MENDOZA-GONZÁLEZ 1985).

En Zirahuén observado durante todo el estudio. Alcanzó densidades relativamente altas principalmente en octubre y febrero. Promedio anual en la columna de agua: 2729 ± 3029 org l^{-1} ; densidad máxima registrada de 18200 org l^{-1} (febrero, a profundidad de 0.2 m).

5- *Cosmarium punctulatum* BRÉBISSON 1856, *Liste Desm.*, p. 129, pl.1. fig. 16

(Láminas 1: 8 y 4: 2-3)

Célula ligeramente más larga que ancha ($L/A = 1.14$). Constricción media profunda, el seno estrechamente lineal con extremo ligeramente dilatado. Semicélulas oblongas, márgenes inferiores redondeados, lados convexos, ápice anchamente truncado, recto o ligeramente convexo. Pared celular granulada, gránulos sólidos, pequeños, dispuestos en series oblicuas. En vista polar célula elíptica, con ligero abultamiento en la región central. L: $23.5 \mu m$; A: $20.7 \mu m$; I: $7.2 \mu m$.

Ha sido registrado como taxón ticoplanctónico en aguas con pH entre 5.1 - 8.2. (FÖRSTER 1982). Amplia distribución mundial. En la región central de México ha sido registrado en: laguna de Victoria (MENDOZA-GONZÁLEZ 1985) y laguna de Zempoala (KUSEL-FETZMANN 1973).

En Zirahuén observado a partir de enero hasta julio 2002. Promedio anual en la columna de agua: 108 ± 234 org l^{-1} ; densidad máxima registrada de 1200 org l^{-1} (julio-02, a profundidad de 12 m).

6- *Spondylosium planum* (WOLLE) W. WEST et G.S. WEST 1912. *Linn. Soc. Jour. Bot.*

40: 430, pl. 19, figs. 5-8

Báson. *Sphaerosoma pulchrum* var. *planum* WOLLE 1884, *Desm. U.S.*, p. 29, pl. 4. figs.

3,4

(Lámina 3: 6)

Célula subcuadrangular con bordes redondeados, seno obtuso y abierto ampliamente. Pared celular sin ornamentaciones. Células unidas en filamentos. L: 13.5-14.5 μm ; A: 15.0-16.5 μm ; I: 7.5-9.0 μm ; G: 10.0 μm .

Amplia distribución, en varios continentes. En la región central de México ha sido registrado en varios charcos de la cuenca del Pánuco (MARGAIN 1989) y en el lago Zirahuén (ALVARADO 1996).

En Zirahuén taxón ocasionalmente observado. Promedio anual en la columna de agua: 3 ± 28 org l^{-1} ; densidad máxima registrada de 300 org l^{-1} (enero, a profundidad de 15 m).

7- *Staurastrum anatinum* COOKE et WILLS, in COOKE 1881, *Grevillea* 9: p. 92. Pl.139, Fig. 6 (Láminas 2: 5 y 4: 14 -16)

Célula, con los lóbulos laterales, alrededor de 1.4-1.5 más ancha que larga. Constricción media profunda, seno agudo y abierto ampliamente. La parte basal hinchada, acampanada, hacia la mitad de la semicélula con una ligera constricción. Los márgenes laterales ligeramente divergentes hacia los ángulos apicales, con 3 ondulaciones y terminando en 4 dentículos bien definidos. Margen apical ligeramente elevado y verrugoso. Célula triangular en vista polar, los márgenes ligeramente convexos entre los lóbulos. Lt: 16.5-40.0 μm ; L: 17.4-24.0 μm ; At: 31.2-58.0 μm ; A: 12.5-18.0 μm ; I: 5.5-8.5 μm .

Especie con amplia distribución mundial. **Primer registro para México.**

En Zirahuén observado durante todo el estudio. Apareció en altas densidades principalmente en octubre y febrero. Promedio anual en la columna de agua: 11509 ± 11354 org l^{-1} ; densidad máxima registrada de 38700 org l^{-1} (octubre, a 0.2 m de profundidad).

8- *Staurastrum furcigerum* BRÉBISSON ex W. WEST, G.S. WEST et CARTER 1923, *Monogr.* V, p. 188, pl. 156, fígs. 7, 8 y 11

[*Staurastrum furcigerum* BRÉBISSON, Meneghini, Synop. Desmid. In Linneae 1840, p. 226]

[*Didymocladon furcigerus* BRÉBISSON ex RALFS 1848, British Desmidiaceae, pl. 33, fig. 12]

(Láminas 2: 6 y 4: 21-22)

Célula, con los lóbulos laterales, ligeramente más larga que ancha (L/At: 1.1). Constricción media profunda, seno agudo, abierto. De los márgenes laterales parten 6 lóbulos medianos, truncados que terminan en 2 espinas cada uno. Margen apical más o menos recto entre los lóbulos. En vista polar célula triangular, los márgenes ligeramente convexos entre los lóbulos. Lóbulos ubicados en dos niveles, 3 por cada uno. Lt: 80.5-84.7 μm ; L: 30.3-35 μm ; At: 73.5-78.7 μm ; A: 27.0 μm ; I: 9.7-14.5 μm .

Ampliamente distribuido en todos los continentes. En la región central de México ha sido registrado sólo para Zirahuén (MENDOZA *et al.* 1985).

En Zirahuén no observado en julio ni agosto del 2001. Promedio anual en la columna de agua: $381 \pm 501 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 2400 org l^{-1} (noviembre, a profundidad de 0.2 m).

9- *Staurastrum leptocladum* NORDSTEDT 1870, *Vid. Medd. Naturh. Foren Kjöbenhavn*
14/15: 228, pl. 4, fig. 57

(Láminas 1: 11-12 y 4: 9-10)

Célula, con los lóbulos laterales, mucho más ancha que larga (L/At: 0.22-0.37). Constricción media en forma de "V", el istmo relativamente abierto. Semicélulas subcampanuladas, ligeramente infladas en la base por encima del seno. Márgenes laterales cóncavos y subparalelos, los que divergen en lóbulos largos, delgados, cónicos, con márgenes crenulados y terminados en 2 denticulos robustos, generalmente el denticulo exterior más desarrollado. Márgenes apicales ligeramente convexos, elevados en raras ocasiones; raramente aparece una espina intramarginal corta que parte de la región central apical. En vista polar célula lanceolada. Lt: 24.0-46.0 μm ; L: 20.5-36.0 μm ; At: 107.0-126.0 μm ; A: 14.5-19.2 μm ; I: 6.0-9.5 μm ; G: 13.5-14.5 μm .

Amplia distribución mundial. En la región central de México ha sido registrado en: charcos de la cuenca del Pánuco (MARGAIN 1989) y en el lago Zirahuén (MENDOZA *et al.* 1985; ALVARADO 1996).

En Zirahuén observado durante todo el estudio. Apareció en altas densidades principalmente en octubre a noviembre de 2001 y enero 2002. Promedio anual en la columna de agua: $14309 \pm 11311 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 41900 org l^{-1} (enero, a profundidad de 15 m).

10 - *Staurastrum leptocladum* var. *elegans* G.S. WEST 1914 , *Mem. Soc. Neuchatel Sci.*

Nat. 4: 1045, pl. 21, fig. 31

(Láminas 1: 13 y 4: 8)

Célula con los lóbulos laterales de 1.2-1.4 veces más ancha que larga. Lóbulos alargados, divergentes (lo que la hace diferir de la especie tipo), con márgenes ondulados y que finalizan en 3 fuertes denticulos. El margen apical ondulado y ligeramente elevado. En vista apical célula fusiforme. Lt: 50-52 μm ; L: 24.2-25.5 μm ; At: 58.0-71.5 μm ; A: 12-16 μm ; I: 8.5-13.3 μm .

Registrado sólo para el continente americano. **Primer registro para México.**

En Zirahuén no observado en junio. Promedio anual en la columna de agua: $742 \pm 958 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 6100 org l^{-1} (enero, a profundidad de 25 m).

11- *Staurastrum limneticum* var. *cornutum* G.M. SMITH 1924, Wisconsin Geol. Nat. Hist.

Surv. Bull. 57 (2): 117, pl. 82, figs.1,2

(Láminas 2: 1-2 y 4: 23-24)

Célula, con los lóbulos laterales, casi 2 veces más ancha que larga. Semicélulas acampanadas. Constricción media profunda. Istmo relativamente amplio. Los márgenes apicales truncados y elevados, con 4 o 5 verrugas. En vista apical cada semicélula con 7 lóbulos laterales, cada lóbulo terminando en 3 denticulos bien definidos. Los lóbulos no están orientados simétricamente en ambas semicélulas, quedan desfasados alrededor de 20° . Lt: 53.2 μm ; L: 38.7 μm ; At: 92.0 μm ; A: 23.0 μm ; I: 13.3 μm .

Registrado sólo para Norteamérica (centro y este de los Estados Unidos y Canadá). En la región central de México ha sido registrado sólo en el lago Zirahuén (MENDOZA *et al.* 1985; ALVARADO 1996)

En Zirahuén no observado en enero 2001. Promedio anual en la columna de agua: $381 \pm 647 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 3000 org l^{-1} (octubre, a profundidad de 15 m).

12- *Staurastrum longiradiatum* W. WEST et G.S. WEST 1896, *Trans. Linn. Soc. London, Bot.*,

II, 5, p. 267. Pl. 17, Fig. 27

(Láminas 3: 1-2 y 4: 19-20)

Célula, con los lóbulos laterales, alrededor de 1.4-1.7 más ancha que larga. Constricción media moderada, seno en forma de U, redondeado en la base, el istmo relativamente ancho. Región central de la célula alargada, parte basal hinchada, hacia la mitad con una ligera constricción. Lóbulos laterales divergentes y ondulados (alrededor de 7 ondulaciones) desde los ángulos apicales. Al extremo de los lóbulos laterales 4 denticulos, poco desarrollados. Margen apical ligeramente elevado entre los lóbulos. En vista polar célula triangular, con márgenes ligeramente convexos entre los lóbulos. Lóbulos orientados simétricamente en ambas semicélulas Lt: 52.0-58.5 μm ; L: 44.5-47.2 μm ; At: 84.0-85.0 μm ; A: 18.0-22.0 μm ; I: 8.5-9.7 μm .

Taxón con amplia distribución en el mundo. En la región central de México ha sido registrado en: laguna de Atezca (SÁNCHEZ y VÁZQUEZ 1990), lago de Chapala (DEEVEY 1957), laguna de Zempoala (KUSEL-FETZMANN 1973) y en el lago Zirahuén (ALVARADO 1996).

En Zirahuén taxón observado durante todo el estudio. Promedio anual en la columna de agua: $903 \pm 1258 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 5700 org l^{-1} (abril, a profundidad de 14 m y mayo, a 15 m).

13- *Staurastrum muticum* BRÉBISSON ex RALFS 1848, *Brit. Desm.*, p. 125, pl. 21, fig. 4: pl. 24, fig. 13

[*Binatella muticum* BRÉBISSON 1835, *Alg. Fal.*, p.57, t.8]

(Láminas 1: 9-10 y 4: 4-5)

Célula ligeramente más larga que ancha ($L/A = 1.14-1.16$). Constricción media profunda, seno abierto, redondeado en su ápice. El margen apical convexo. Pared celular ligeramente punteada. En vista apical célula triangular, con lóbulos cortos y márgenes cóncavos entre los lóbulos. Lóbulos orientados simétricamente en ambas semicélulas. L: 19.5-21.5 μm ; A: 17.0-18.5 μm ; I: 7.5-8.5 μm .

Taxón con amplia distribución mundial. En la región central de México ha sido registrado sólo en el lago Zirahuén (ALVARADO 1996).

Taxón no frecuente ni abundante en Zirahuén, no observado de enero a abril 2002. Promedio anual en la columna de agua: $291 \pm 545 \text{ org l}^{-1}$; densidad máxima registrada de 2700 org l^{-1} (agosto, a profundidad de 10 m).

14- *Staurastrum smithii* (G.M SMITH) TEILING 1946, *Bot. Notiser* 1946, p. 82

[*Staurastrum contortum* G.M SMITH 1924, Wisconsin Geol. Nat. Hist. Surv. Bull. 57 (2): 98, pl. 76, figs. 17-20]

(Láminas 2: 3-4 y 4: 17-18)

Célula, con lóbulos laterales, más ancha que larga (Lt/At: 0.65-0.83). Semicélulas acampanadas. Constricción media en forma de U, ampliamente abierta. Márgenes basal y lateral del región media de la célula convexos hasta el ángulo apical desde el cual se proyectan lóbulos laterales alargados, ligeramente recurvados a horizontales, ondulados (alrededor de 8 ondulaciones) y terminando en 3 denticulos, poco desarrollados. Margen apical retuso en la región central. Célula en vista polar ligeramente elíptica en la zona media, los lóbulos laterales alargados y, comparados con la semicélula opuesta, se encuentran en un ángulo aproximadamente de 90° . Lt: 30.0-48.0 μm ; L: 12.0-18.5 μm ; At: 46.0-58.0 μm ; A: 7.5-14.5 μm ; I: 4.5-6.0 μm .

Probablemente con distribución mundial limitada (PRESCOTT *et al.* 1982). **Primer registro para México.** Este taxón podría corresponder a *St. contortum* G.M. SMITH registrado en el lago Zirahuén por ALVARADO 1996.

En Zirahuén observado durante todo el estudio, apareció en densidades altas en el plancton principalmente en septiembre y febrero. Promedio anual en la columna de agua: 11572 ± 16253 org l^{-1} ; valor máximo registrado de 78300 org l^{-1} (febrero, a profundidad de 10 m).

15- *Staurodesmus cuspidatus* (BRÉBISSON) TEILING 1948, *Bot. Notiser* 1948 (1): 60; 1967, *Ark. f. Bot.*, II, 6 (11): 534, pl. 9, fig. 13, 14; pl. 9, fig., 10, 11, 19.

Basón. *Staurastrum cuspidatum* (BRÉBISSON) RALFS 1848, p. 122, pl. 33, fig. 10

(Láminas 3: 3 y 4: 11-13)

Célula, sin incluir las espinas laterales, tan larga como ancha. Semicélula en vista frontal triangular. Pared celular sin ornamentaciones. Ápice plano o ligeramente convexo. La base de la semicélula alargada formando un istmo cilíndrico que une ambas semicélulas. Constricción media profunda. El seno ampliamente abierto y subrectangular. Tres espinas alargadas por semicélula, rectas, divergentes, cada una partiendo de la parte apical. En vista apical triangular. Los márgenes ligeramente cóncavos en la región central. Los ángulos del triángulo no están orientados simétricamente en ambas semicélulas, quedan desfasados alrededor de

10°. Lt- 30.0-31.0 μm ; L- 18.2-18.5 μm ; At- 29.0-30.0 μm ; A- 18.0-18.5 μm ; Esp. 7.0 - 8.0 μm ; Istmo. 5.0 μm .

Amplia distribución en el mundo. En la región central de México ha sido registrado en charcos de la Cuenca del Pánuco (MARGAIN 1989).

Taxón no observado en junio ni julio en Zirahuén. Promedio anual en la columna de agua: 792 \pm 1378 org l⁻¹; densidad máxima registrada de 6400 org l⁻¹ (febrero, a profundidad de 0.2 m).

16- *Staurodesmus subulatus* (KÜTZING) THOMASSON 1960, *Nova Acta Soc. Sci.*

Upsaliensis, ser. 4, 17 (12): 35

Basón. *Arthrodesmus subulatus* KÜTZING 1849, *Spec. Algar.*, p. 176

(Láminas 3: 4 -5 y 4: 6-7)

Célula, sin incluir las espinas laterales, alrededor de 1.2 veces más larga que ancha.

Semicélulas subelípticas. Pared celular lisa. Dos espinas salen de la parte media a superior de cada semicélula, una por cada ángulo; son espinas largas, generalmente rectas y paralelas, en ocasiones ligeramente divergentes. Constricción media profunda. Seno ampliamente abierto.

En vista apical semicélula elíptica, con las espinas partiendo de los extremos. L- 23.0-27.5 μm ; A- 20.0-24.5 μm ; At- 37.0-48.0 μm ; Esp. 12.0-13.0 μm ; distancia entre los extremos de las espinas de la semicélula adyacente- 16.0-17.5 μm . Istmo. 6.0-7.0 μm .

Taxón altamente polimórfico, tal como se ha planteado en la literatura (SCOTT y GRÖNBLAD 1957; GRÖNBLAD *et al.* 1958 y BICUDO y AZEVEDO 1976). Las variaciones fueron observadas en el tamaño y la dirección de las espinas así como en las formas de las semicélulas.

Amplia distribución, en varios continentes. **Primer registro para México.**

En Zirahuén observado durante todo el estudio. Promedio anual en la columna de agua: 1222 \pm 1181 org l⁻¹; densidad máxima registrada de 5100 org l⁻¹ (marzo, a profundidad de 16 m).

2.2.2. Otros grupos taxonómicos

En esta sección se enlistan los otros taxones registrados en el fitoplancton del lago Zirahuén durante el presente estudio. En el caso de los más abundantes se brindan sus descripciones, dimensiones, ilustraciones, forma de vida y distribución.

Heterokontophyta

Bacillariophyceae

17- *Aulacoseira granulata* (EHRENBERG) SIMONSEN 1979

18- *Cyclotella ocellata* PANTOCSEK 1901

(Lámina 3: 7)

Célula en forma de cilindro, solitaria, con tres cavidades grandes elipsoidales dispuestas radialmente en el campo medio. Diámetro celular de 3.5 a 15.5 μm , con un promedio de 8.4 μm . Ha sido observada en la región central de México. Encontrada en el plancton, bentos, litoral y perifiton (NOVELO 1998). Probablemente cosmopolita.

Esta especie pudo haber sido registrada anteriormente bajo otros epítetos para Zirahuén, son el caso de las identificaciones de BERNAL-BROOKS (1988) como *C. kuetzenghiana* THWAITES, y de ALVARADO (1996) como *C. meneghiniana* KÜTZING.

19- *Gomphonema acuminatum* EHRENBERG 1832

20- *Fragilaria crotonensis* KITTON 1869

21- *F. pinnata* EHRENBERG 1843

22- *Rhopalodia* sp.

23- *Pinnularia* sp.

24- *Diploneis elliptica* (KG.) CLEVE 1894

25- *Eunotia* sp.

26- *Navicula* sp.

27- *Nitzschia closterium* (EHRENBERG) W. SMITH

Chrysophyceae

28- *Mallomonas* sp. 1

29- *Mallomonas* sp. 2

30- *Mallomonas* sp. 3

Chlorophyta: Chlorophyceae

- 31- *Ankistrodesmus falcatus* (CORDA) RALFS 1848
- 32- *Ankistrodesmus turneri* (W. ET G.S. WEST) KOMÁREK et COMAS 1982
- 33- *Coelastrum indicum* TURNER 1892
- 34- *Coelastrum proboscideum* BOHLIN in WITTROCK, NORDSTEDT y LAGERHEIM 1896
- 35- *Coelastrum reticulatum* var. *reticulatum* (DANGEARD) SENN 1899
- 36- *Dictyosphaerium* cf. *tetrachotomum* PRINTZ 1914
- 37- *Elakatothrix* sp.

(Lámina 3: 8)

Células anchamente fusiformes, solitarias o formando cenobios de 2 células. Una de sus caras más convexa que la otra. Polos redondeados-truncados. Dimensiones: L- 14.0-16.5; A- 2.5-3.5 μm .

- 38- *Kirchneriella diana* (BOHLIN) COMAS 1980
- 39- *Nephrocytium* cf. *schilleri* (KAMM.) COMAS 1980
- 40- *Oocystis* cf. *lacustris* CHODAT 1897
- 41- *Pandorina morum* (O. F. MÜLLER) BORY 1824
- 42- *Pediastrum boryanum* (TURPIN) MENEGHINI 1840
- 43- *Pediastrum simplex* var. *biwaense* FUKUSHIMA 1956
- 44- *Pediastrum tetras* (EHRENBERG) RALFS 1844
- 45- *Desmodesmus brasiliensis* (BOHLIN) HEGEWALD 2000
- 46- *Desmodesmus* cf. *protuberans* (FRITSCH et RICH) HEGEWALD 2000
- 47- *Scenedesmus disciformis* (CHODAT) FOTT et KOMÁREK 1960
- 48- *Scenedesmus obliquus* var. *dimorphus* (TURPIN) HANSGIRG 1888
- 49- *Tetraedron minumum* (A. BRAUN) HANSGIRG 1888

Euglenophyta: Euglenophyceae

- 50- *Phacus* sp.
- 51- *Trachelomonas volvocina* (EHRENBERG) EHRENBERG 1838

Cyanoprokaryota

- 52- *Merismopedia* cf. *punctata* MEYEN 1839
- 53- *Oscillatoria* sp.

54- *Snowella septentrionalis* KOMÁREK et HINDÁK 1988

(Lámina 3: 9)

Colonias libres, solitarias, casi esféricas, multicelulares. Diámetro colonial promedio 41 μm , en ocasiones alcanza hasta 61 μm . Células esparcidas, dispuestas más o menos radialmente desde el centro de la colonia. Células esféricas, generalmente con un aerotopo central.

Dimensión celular: 1.9-2.4 μm . Aparece en el plancton y metafiton de lagos y charcos.

Distribuida hacia el norte de la región templada: Finlandia, Suecia, Canadá y lagos africanos (CRONBERG, com. pers).

Dinophyta: Dinophyceae

55- *Peridinium* sp.1

56- *Peridinium* sp.2

57- *Dinobryon* sp.

58- *Ceratium hirundinella* (O.F. MÜLLER) DUJARDIN 1841

59- *Gymnodinium* sp.

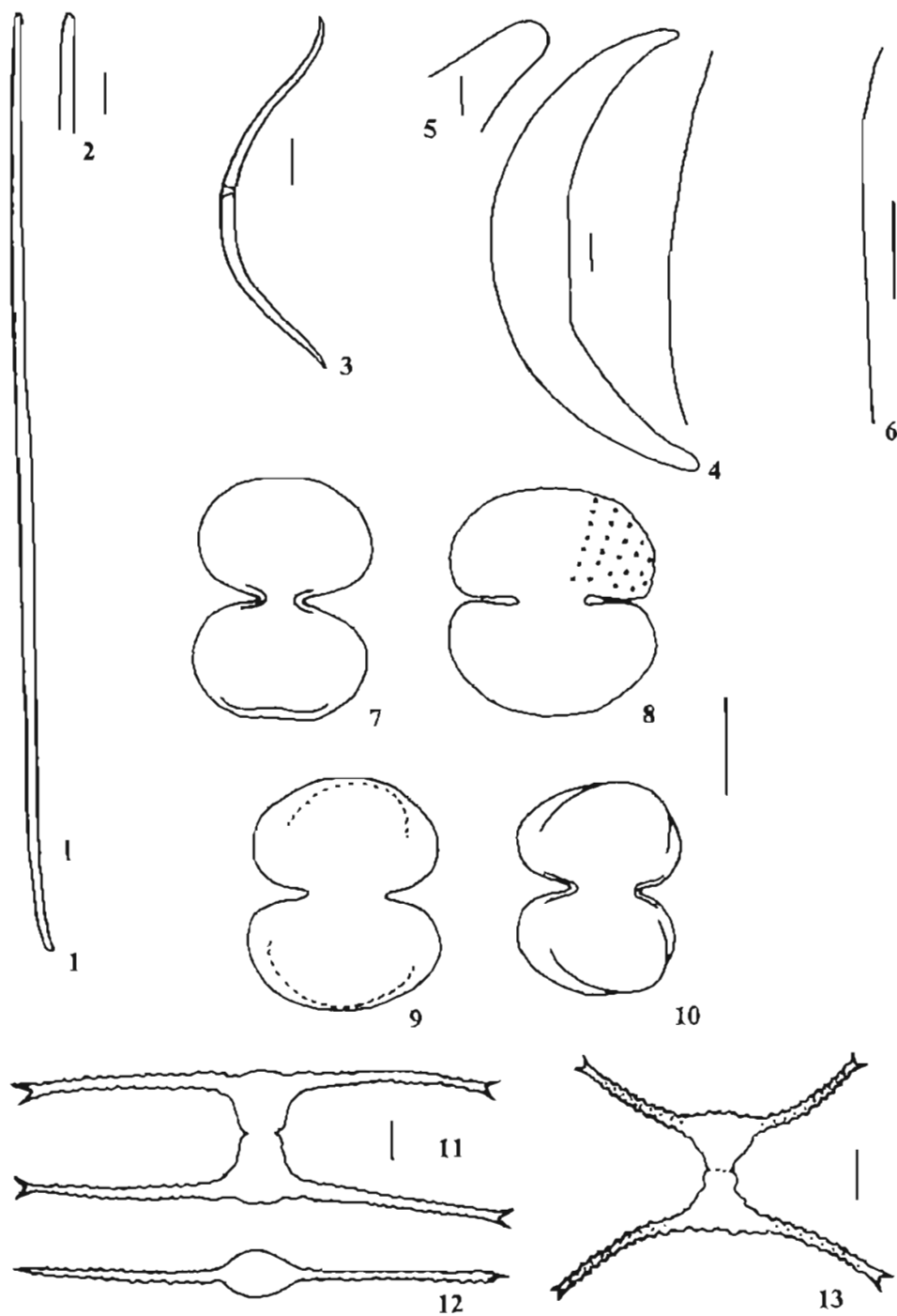


Lámina 1. 1-2. *Closterium aciculare* (2-detalle del ápice); 3. *Closterium tortum*; 4-6. *Closterium moniliferum* (5-detalle del ápice, 6- detalle región central); 7. *Cosmarium bioculatum*; 8. *Cosmarium punctulatum*; 9-10. *Staurastrum muticum*; 11-12. *Staurastrum leptocladum* (12-vista apical); 13. *Staurastrum leptocladum* var. *elegans*. Escala 10 μ m

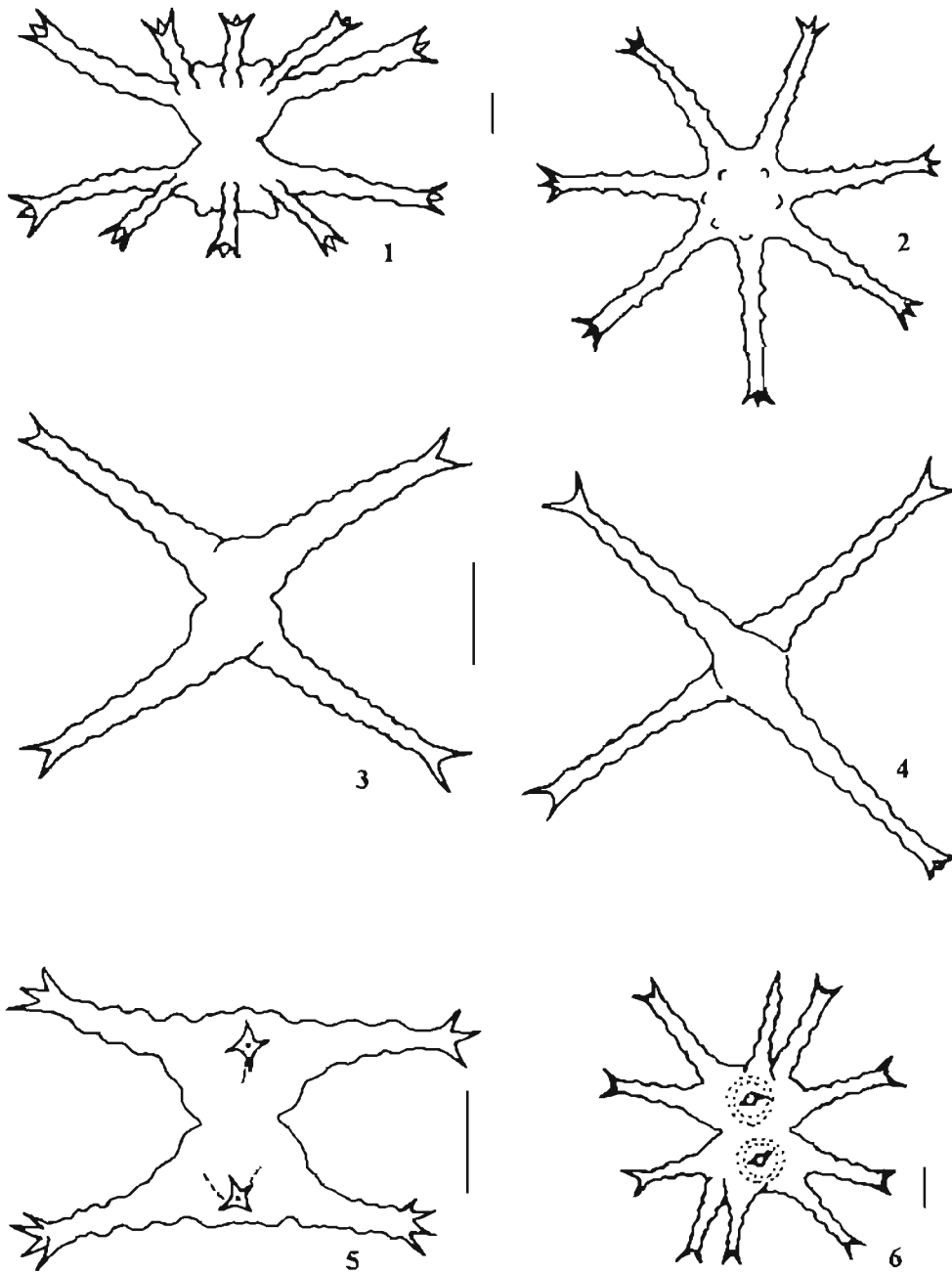


Lámina 2. 1-2. *Staurastrum limneticum* var. *cornutum* (2. vista apical); 3-4. *Staurastrum smithii* (4. vista apical); 5. *Staurastrum anatinum*; 6. *Staurastrum furcigerum*. Escala 10 μm

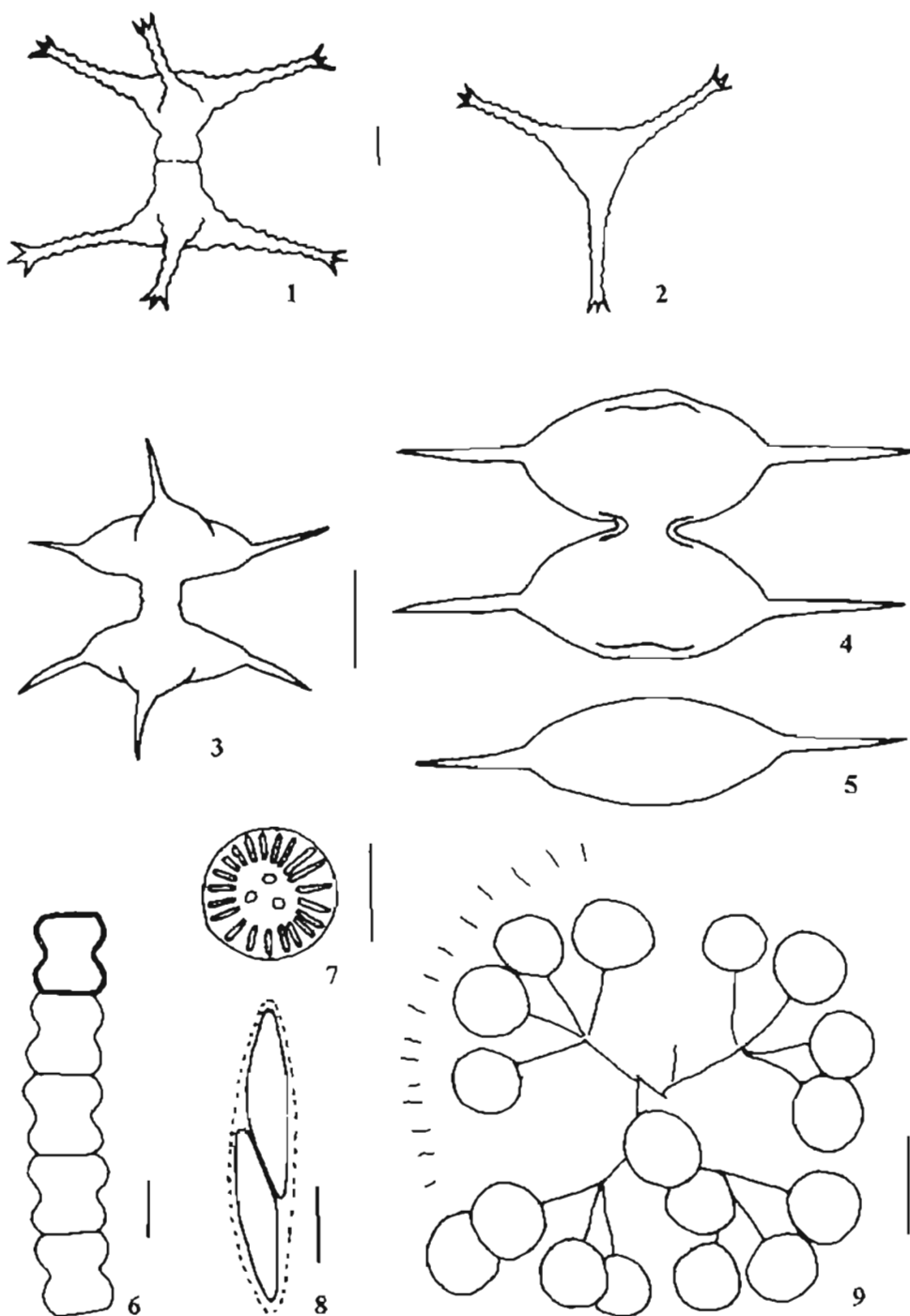


Lámina 3. 1-2. *Staurostrum longiradiatum* (2. vista apical); 3. *Staurodesmus cuspidatus*; 4-5. *Staurodesmus subulatus* (5. vista apical); 6. *Spondylosium planum*; 7. *Cyclotella ocellata*; 8. *Elakatothrix* sp.; 9. *Snowella septentrionalis*. Escala 10 μm

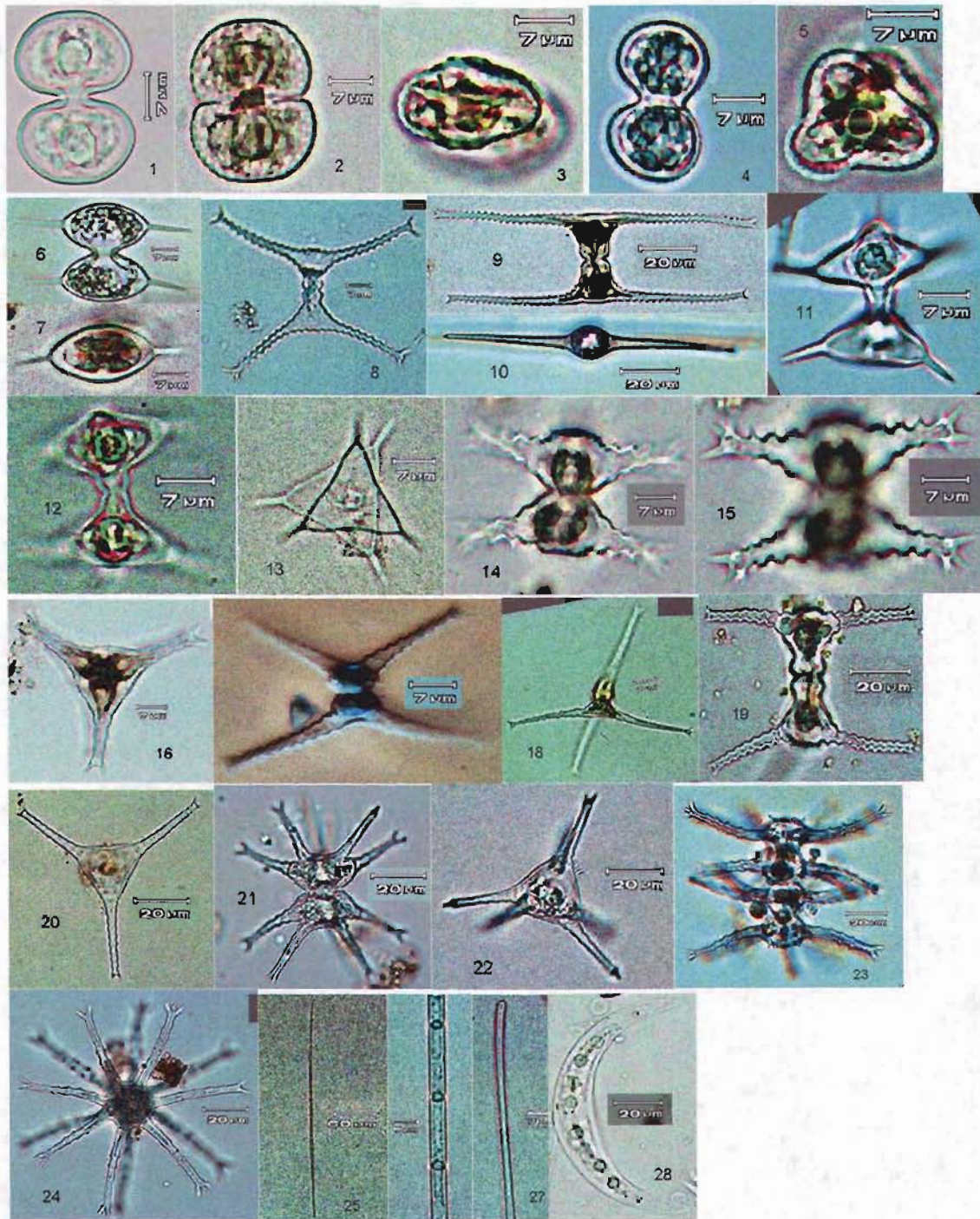


Lámina 4. 1- *Cosmarium bioculatum*; 2-3. *C. punctulatum* (3- vista apical); 4-5. *Staurastrum muticum* (5- vista apical); 6-7. *St. subulatus* (7- vista apical); 8- *Staurastrum leptocladum* var. *elegans*; 9-10. *S. leptocladum* Nordstedt (10- vista apical); 11-13. *Staurodesmus cuspidatus* (13- vista apical); 14-16. *Staurastrum anatinum* (16- vista apical); 17-18. *S. smithii* (18- vista apical); 19-20. *S. longiradiatum* (20- vista apical); 21-22. *S. furcigerum* (22- vista apical); 23-24. *S. limneticum* var. *cornutum* (23- en reproducción; 24- vista apical); 25-27. *Closterium aciculare* (26- detalle región central, 27- detalle ápice); 28. *C. moniliferum*

2.3. Biomasa. Clorofila *a*

La concentración de clorofila *a* osciló entre $0.23 \mu\text{g l}^{-1}$ (septiembre, a profundidad de 25 m) y $3.98 \mu\text{g l}^{-1}$ (mayo, a profundidad de 15 m). En la zona eufótica alcanzó un promedio de $2.18 \pm 0.79 \mu\text{g l}^{-1}$. El promedio de la integración hasta los 25 m de profundidad durante el estudio fue $45.90 \pm 14.08 \text{ mg m}^{-2}$, fluctuando desde 27.86 hasta 70.54 mg m^{-2} . Las concentraciones alcanzaron prácticamente los mismos valores en la columna durante la circulación (Fig. 13 C). Los dos picos principales obtuvieron valores bastante similares (Fig. 16): febrero (69.68 mg m^{-2}) y noviembre (70.55 mg m^{-2}). La amplitud temporal del cambio de biomasa, expresada entre el cociente de las concentraciones máximas y mínimas de clorofila *a* alcanzadas ($=\log [\text{clorofila } a \text{ máxima}]/[\text{clorofila } a \text{ mínima}]$) fue 0.41.

Fueron observados máximos profundos de clorofila *a* (MPC) en la columna de agua durante los meses de estratificación (Fig. 17 B). Estos pulsos se encontraron a profundidades entre los 10 y 17 m, con una frecuencia mayor a 15 m. Estas profundidades representaron, en su mayoría, radiaciones subacuáticas del 1 % de lo. Hubo correlaciones positivas notables entre la concentración de clorofila *a* y la densidad total de las desmidiáceas (Fig. 18 A), entre la concentración de clorofila *a* y la suma de los biovolúmenes de las cuatro desmidiáceas más abundantes (Fig. 18 B) así como entre la concentración de clorofila *a* con el fósforo total (Fig. 18 C) en las capas profundas del epilimnion y en el metalimnion.

3. Relación de las condiciones ambientales con la comunidad fitoplanctónica y la clorofila *a*.

La tabla 10 muestra el resultado de un análisis de correlaciones significativas entre las variables físico-químicas (variables ambientales) y las densidades de los dos grupos principales de algas (desmidiáceas y diatomeas), el fitoplancton total y la concentración de clorofila *a* (variables biológicas) para los meses fríos-secos y cálidos-lluviosos. La tabla 11 resume las correlaciones entre las variables biológicas analizadas.

2.3. Biomasa. Clorofila *a*

La concentración de clorofila *a* osciló entre $0.23 \mu\text{g l}^{-1}$ (septiembre, a profundidad de 25 m) y $3.98 \mu\text{g l}^{-1}$ (mayo, a profundidad de 15 m). En la zona eufótica alcanzó un promedio de $2.18 \pm 0.79 \mu\text{g l}^{-1}$. El promedio de la integración hasta los 25 m de profundidad durante el estudio fue $45.90 \pm 14.08 \text{ mg m}^{-2}$, fluctuando desde 27.86 hasta 70.54 mg m^{-2} . Las concentraciones alcanzaron prácticamente los mismos valores en la columna durante la circulación (Fig. 13 C). Los dos picos principales obtuvieron valores bastante similares (Fig. 16): febrero (69.68 mg m^{-2}) y noviembre (70.55 mg m^{-2}). La amplitud temporal del cambio de biomasa, expresada entre el cociente de las concentraciones máximas y mínimas de clorofila *a* alcanzadas ($=\log [\text{clorofila } a \text{ máxima}]/[\text{clorofila } a \text{ mínima}]$) fue 0.41.

Fueron observados máximos profundos de clorofila *a* (MPC) en la columna de agua durante los meses de estratificación (Fig. 17 B). Estos pulsos se encontraron a profundidades entre los 10 y 17 m, con una frecuencia mayor a 15 m. Estas profundidades representaron, en su mayoría, radiaciones subacuáticas del 1 % de I_0 . Hubo correlaciones positivas notables entre la concentración de clorofila *a* y la densidad total de las desmidiáceas (Fig. 18 A), entre la concentración de clorofila *a* y la suma de los biovolúmenes de las cuatro desmidiáceas más abundantes (Fig. 18 B) así como entre la concentración de clorofila *a* con el fósforo total (Fig. 18 C) en las capas profundas del epilimnion y en el metalimnion.

3. Relación de las condiciones ambientales con la comunidad fitoplanctónica y la clorofila *a*.

La tabla 10 muestra el resultado de un análisis de correlaciones significativas entre las variables físico-químicas (variables ambientales) y las densidades de los dos grupos principales de algas (desmidiáceas y diatomeas), el fitoplancton total y la concentración de clorofila *a* (variables biológicas) para los meses fríos-secos y cálidos-lluviosos. La tabla 11 resume las correlaciones entre las variables biológicas analizadas.

Tabla 10. Matriz de correlación de Pearson entre las variables físico-químicas y las biológicas. Meses fríos (F): noviembre- marzo (n = 38) y meses cálidos (C): abril-octubre (n = 80). Significación estadística ($p < 0.05$).

	Prof. (m)		Temp. (°C)		PSO (%)		Z _{EU} (m)		Z _{MIX} (m)		pH (unidad)	
	F	C	F	C	F	C	F	C	F	C	F	C
Conjugatophyceae	-	-0.30	-	0.59	0.41	0.65	0.67	-	-0.69	0.44	0.53	0.31
Bacillariophyceae	-	-0.30	-	0.70	0.35	0.57	-	-0.38	-	0.57	-	0.28
Total de Algas	-	-0.33	-	0.73	0.38	0.67	-	-0.29	-	0.52	-	0.38
Clorofila <i>a</i>	-	-0.36	-	0.70	0.40	0.85	-	-	-	-	-	0.75

Tabla 11. Matriz de correlación de Pearson entre las variables biológicas analizadas. Meses fríos (F): noviembre-marzo (n = 38) y meses cálidos (C): abril-octubre (n = 80). Significación estadística ($p < 0.05$).

	Conjugatophyceae		Bacillariophyceae		Total de algas		Clorofila <i>a</i>	
	F	C	F	C	F	C	F	C
Conjugatophyceae	1							
Bacillariophyceae	0.42	0.78	1					
Total de algas	0.50	0.86	0.99	0.98	1			
Clorofila <i>a</i>	0.53	0.68	0.75	0.55	0.77	0.67	1	

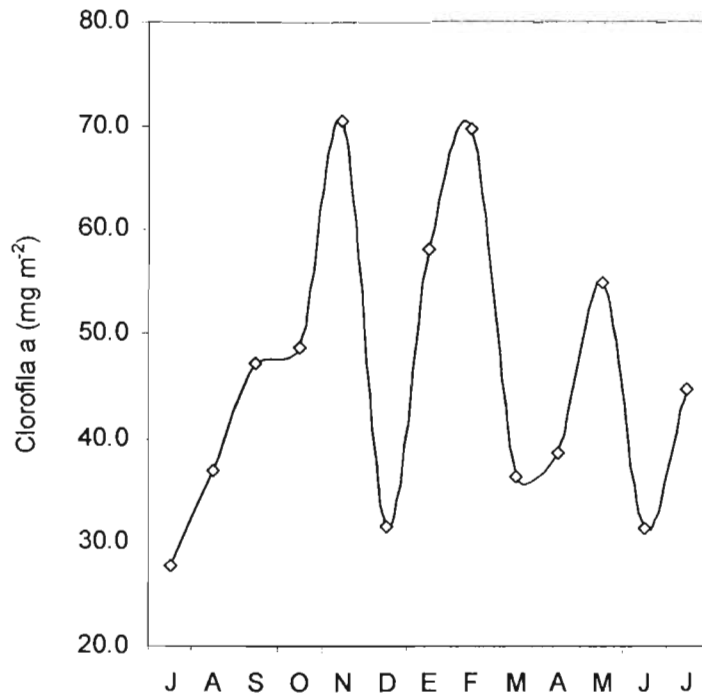


Figura 16. Comportamiento bimodal de la concentración clorofila *a* en la columna de agua. El ligero incremento observado en mayo probablemente se relacione con el pulso de la cianoprocarionte *Snowella septentrionalis* Julio 2001a Julio 2002.

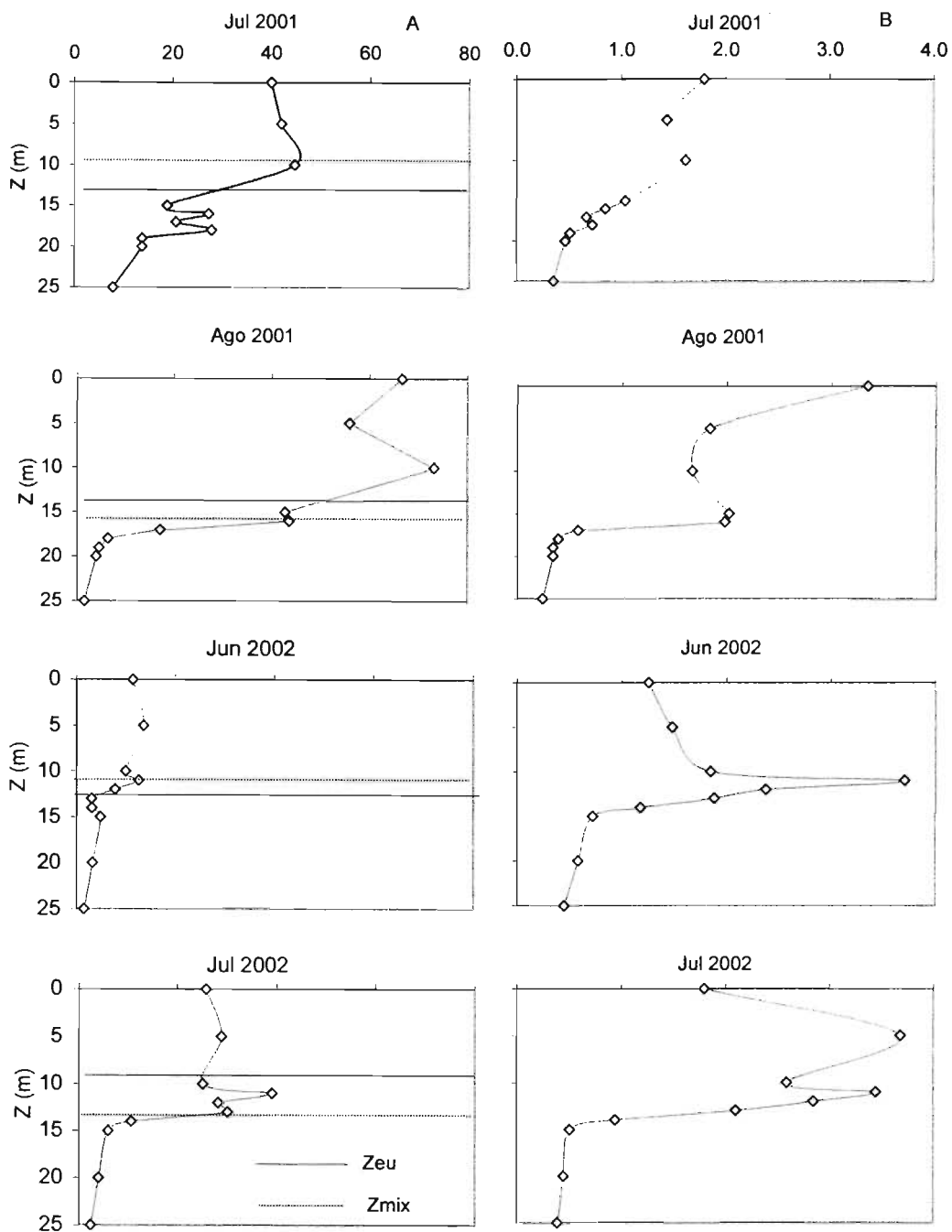
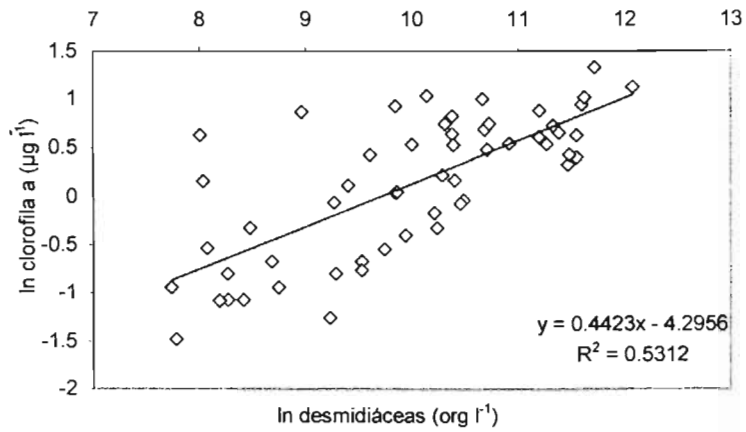
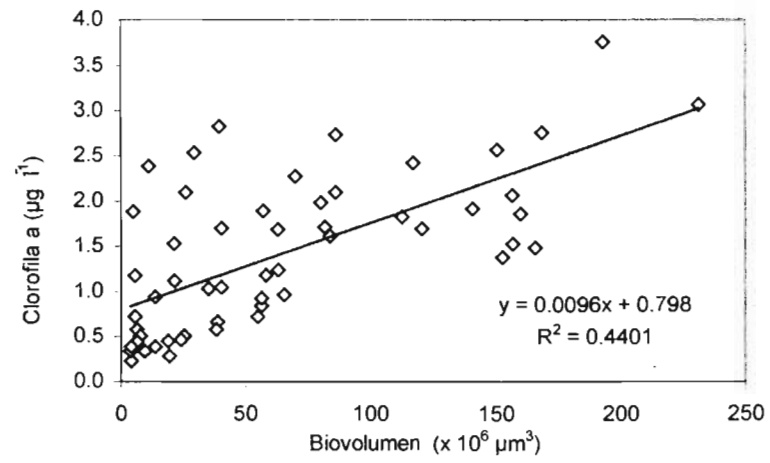


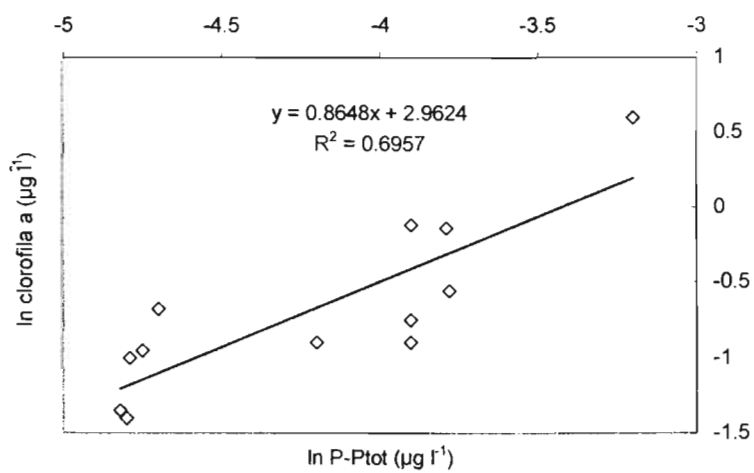
Figura 17. Comportamiento en la columna de agua de : A. Densidad total de desmidiáceas ($\times 1000 \text{ org l}^{-1}$); B. Concentración de clorofila a ($\mu\text{g l}^{-1}$). Los perfiles son similares, particularmente en la zona epilimnética profunda. La zona eufótica (Zeu) generalmente abarca el epilimnion (Zmix). Meses seleccionados.



A



B



C

Figura 18. Correlaciones positivas de la concentración de clorofila *a* en la zona profunda del epilimnion y en el metalimnion con: A. Densidad total de desmidiáceas (n = 54). B. Suma del biovolumen de las cuatro desmidiáceas más abundantes (n = 54). C. Concentración de fósforo total (n = 12). Julio 2001 a Julio 2002.

DISCUSIÓN

1. Condiciones ambientales

Radiación subacuática y profundidad de visibilidad de disco de Secchi

Un rasgo interesante de Zirahuén es la relación $Z_{EU}/Z_{MIX} > 1$, la cual implica que la zona mezclada de la columna de agua esté iluminada al menos con el 1 % de la radiación subsuperficial durante la mitad del año, excepto la relacionada con los meses de estratificación avanzada y la mezcla, de agosto a enero (Fig. 5 B). En este lago, el promedio anual de K_d correspondiente a la zona eufótica es bajo y relativamente constante (Anexo 2) y no se observa una diferencia estadística significativa entre los dos grupos de meses asociados a los períodos de lluvias y secas (Tabla 5), que fueron conformados por la dinámica de la temperatura y el oxígeno disuelto (págs. 27 y 31 y Figs. 7 A y B). Esto significa que la penetración de la luz en la columna de agua no está tan influenciada por el período de lluvias como podría esperarse. Las relaciones entre Z_{EU} con turbiedad de la columna o con cambios en la concentración de biomasa no son claras, así que la penetración de la luz parece disminuir, en relación con la profundidad de mezcla ($Z_{EU}/Z_{MIX} < 1$), simplemente porque ésta última se profundiza paulatinamente en la medida que avanza la estratificación y la radiación desde luego no puede llegar a esas profundidades extremas.

Al parecer en este lago no hay una relación tan directa o particular con alguno de los factores que causan una rápida extinción de la luz (material en suspensión y compuestos disueltos), sino a la baja contribución de cada uno de ellos en la columna de agua. En este sentido coincidimos con la apreciación de CHACÓN-TORRES y MUZQUIZ 1991 y BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON (2000b) que plantean que la relativa transparencia alta de este lago podría estar vinculada a una combinación de factores que incluyen la baja biomasa de fitoplancton en suspensión y los bajos niveles de detritos orgánicos e inorgánicos particulados. No obstante, debemos señalar que a pesar de no haber diferencias entre las temporadas como tal, de lluvias y de secas, puntualmente la máxima profundidad de penetración de la luz en marzo (19 m) coincide con el período avanzado de secas (Fig. 4) y con una baja densidad de algas (Fig. 13 A)

Aunque lo óptimo es medir la Z_{EU} con irradiómetro, consideramos que nuestras lecturas de profundidad del disco de Secchi (Z_{DS}) se comportan como un parámetro equivalente,

altamente confiable. Las constantes y relaciones ($Z_{EU}-Z_{DS}$ y $Kd-Z_{DS}$) a pesar de ser asumidas y referidas frecuentemente de la literatura, no son libres de incorrecciones. Sin embargo es interesante, que a pesar de las variaciones que podrían resultar, porque estos parámetros han sido obtenidos a partir de la media de diferentes tipos de agua. encontramos coincidencia de valores entre Zirahuén y lo que típicamente se ha referido como “estándares” en la literatura; por ejemplo: $Z_{EU} = 3.0 \times Z_{DS}$ (COLE 1975) y $Kd = 1.7/Z_{DS}$ (POOLE y ATKINS 1929).

Temperatura

En el aspecto de régimen térmico de la columna, la temperatura promedio de 20.2 °C en el epilimnion y de 16.6 °C en el hipolimnion de Zirahuén (Tabla 5) es suficiente para el establecimiento de una estratificación. Se ha subrayado que en los ecosistemas acuáticos con niveles superiores a los 20 °C, propio de los trópicos, no son necesarias grandes diferencias de temperatura entre las sucesivas capas para que se produzca una estratificación de la columna de agua (LEWIS 1983, 1987; RUTTNER 1938; TALLING y LEMOALLE 1998). El basamento físico para este planteamiento es que la alteración de la densidad del agua varía en función de la temperatura pero de manera no uniforme; la densidad del agua decrece desproporcionadamente con los incrementos de temperatura. De esta manera, con la elevación de la temperatura del agua, las diferencias de densidad y viscosidad entre diferentes capas se tornan cada vez mayores. Por tales razones, se plantea que un lago ubicado en latitudes tropicales puede mantenerse estratificado la mayor parte del año (LEWIS 1996). A esto se añade que Zirahuén es un lago lo suficientemente profundo ($Z_{max} \approx 40$ m) como para sostener una estratificación estable. Por tanto, la diferencia promedio de temperatura registrada entre el techo y la base del metalimnion de este lago (3.0 ± 1.5 °C) debe establecer una barrera que limita el transporte de nutrimentos, oxígeno y de fitoplancton entre las capas superficiales (epilimnion) y las más profundas (hipolimnion).

En el período estudiado, consideramos que la estratificación en Zirahuén inicia en febrero con una discontinuidad térmica en la columna mayor a 1 °C a partir de los 5 m de profundidad; este período lo reconocemos como estratificación temprana. Posteriormente, debido a una mayor radiación solar, al aumento de la temperatura ambiental y relativo poco viento, típico de los meses cálidos, ocurre una temperatura relativamente alta y sostenida en la parte superior del lago desde abril hasta septiembre, máximo en junio con 23.1 °C. Esto

permite el establecimiento de una termoclina (con una discontinuidad mayor a 3 °C) persistente y que se acentúa, alcanzando su máximo gradiente de temperatura (4.9 °C) en junio. Este período lo denominamos estratificación plena y su gradiente térmico es evidente entre los 10 a 20 metros de profundidad (Fig. 6 A).

El viento y las lluvias avanzadas de septiembre profundizan el epilimnion y como consecuencia éste alcanza su máxima profundidad en octubre-noviembre; este período lo reconocemos como estratificación tardía. Durante este período ocurre inicialmente un enfriamiento del epilimnion, posteriormente del metalimnion y, finalmente, toda la columna se convierte en homotérmica induciéndose el afloramiento de las aguas más profundas (período de circulación). Tal como se ha registrado en otros lagos tropicales (LEWIS 1996), la temperatura promedio mínima en la columna de agua coincide con el período de radiación solar mínima y consecuentemente de menor temperatura ambiental anual (Fig. 3).

El lago Zirahuén se comporta como monomíctico cálido, circulando en una etapa única y corta durante la temporada de secas y fría (diciembre-enero) que coincide con el invierno hemisférico, y manteniendo un patrón de estratificación desde febrero hasta noviembre. Según WETZEL (2001) este tipo de lagos se caracteriza porque: a) la temperatura no desciende por debajo de 4 °C; b) la circulación ocurre durante el invierno y c) la estratificación ocurre en los meses cálidos. El lago había sido descrito anteriormente con tal clasificación por BERNAL-BROOKS (1988); CHACÓN -TORRES y MUZQUIZ (1991) y ORDÓÑEZ *et al.* (1982). La repetición de los datos que lo identifican así nos permite afirmar que el patrón es constante. Patrones similares de mezcla y estratificación han sido registrados para otros lagos en México con características semejantes en cuanto latitud, altitud y profundidad, como Alchichica (ALCOCER *et al.* 2000; LUGO 2000 y SÁNCHEZ 2001) y Atexcac (MACEK *et al.* 1994) y de menor altitud (< 200 msnm) y profundidad (< 35 m) como Zacatal y La Escondida (TORRES-OROZCO *et al.* 1996). A manera de información general, en el mundo se han registrado como lagos monomícticos cálidos entre otros: Amvrakia y Trichonis, Grecia (DANIELIDIS *et al.* 1996 y TAFAS y ECONOMOU-AMILLI 1997, respectivamente); Dom Helvécio, Brasil (RUGANI 1980); Kinneret, Israel (HAMBRIGHTH *et al.* 1994); Valencia, Venezuela (LEWIS 1986) y Julius y Mondarra, Australia (BOLAND y GRIFFITHS 1996).

Una característica de gran relevancia en la ecología de lagos tropicales que se refiere al patrón térmico y de mezcla es el papel de la atelomixis parcial sensu BARBOSA y PADISÁK

(2002). Esta se refiere a la aparición de un mosaico de temperaturas en la capa epilimnética debido a la ganancia y pérdida térmica superficial diaria. Como resultado de esta “acumulación” de temperaturas aparece una capa de mezcla nueva y delgada, súper impuesta a la original la cual se modifica y desaparece en períodos relativamente cortos (día-noche). Esto supone la ocurrencia de un proceso progresivo y permanente en la formación de capas de diferentes densidades y viscosidades durante el período climático cálido y donde los recambios de estas masas pueden alcanzar las capas profundas del epilimnion tendiendo a modificar el grosor y la recirculación del agua mezclada a diario. Para el fitoplancton una mezcla vertical dinámica ejerce una influencia capital y puede ser considerada como fuerza directriz de la composición fitoplanctónica, aspecto que será discutido posteriormente (pág. 75). El régimen hidrodinámico de la columna, con períodos de ensanchamiento y acortamiento de la Z_{MIX} , podrían permitir a los organismos acceder a niveles mejor iluminados por períodos cortos superando así el posible déficit de luz para sus actividades fotosintéticas (REYNOLDS 1994).

Este lago, como elemento significativo, está localizado en una zona de viento leve, intermitente (VIDAL-ZEPEDA, 1990 a, b), en donde no existen fenómenos climáticos temporales intensos como los que se presentan en otros lagos tropicales, por ejemplo en el lago Lanao (LEWIS 1973). Sería importante corroborar si en Zirahuén, los movimientos de las posibles masas de agua pudieran asumir una mayor relevancia al provocar mezclas epilimnéticas continuas, pues según LEWIS (1987) el efecto de las pérdidas nocturnas de calor es mayor a bajas latitudes ya que consecuentemente como hemos planteado arriba, cuando la temperatura es alta, cierta pérdida de calor acompaña cambios mayores de la densidad en el agua. En este sentido, los resultados de ALVARADO (2003) durante un ciclo nictemeral evidencian que este lago no es un cuerpo de agua homogéneo sino que se encuentra en cambio constante a lo largo del día, atribuyéndosele al viento y las corrientes internas los elementos que influyen en la distribución de los organismos fitoplanctónicos en la columna de agua.

Oxígeno disuelto y porcentaje de saturación de oxígeno

El comportamiento del régimen de oxígeno en la columna de agua es coincidente con el de la temperatura (Figs. 6 y 7). Durante la mezcla la concentración de oxígeno presenta también un perfil ortogrado. No obstante, como en muchos lagos tropicales oligotróficos y mesotróficos,

el perfil de oxígeno es más conspicuo que el térmico durante la estratificación, incluidos aquellos períodos con una termoclina ligera. Esto es debido a que, en términos generales y en contraste con los lagos templados, la relativa temperatura alta del hipolimnion en los lagos tropicales y subtropicales pudiera proporcionar condiciones óptimas para una importante tasa de descomposición y un alto consumo de oxígeno los cuales resultan en perfiles verticales de tipo clinogrado (ESTEVEZ 1988).

En los ecosistemas acuáticos no contaminados y oligotróficos normalmente el oxígeno es alto cerca de la superficie, en parte procedente de la atmósfera y en parte debido a la producción fotosintética. Generalmente, según WETZEL (2001) los valores de P.S.O. en estos lagos oligotróficos varían ligeramente alrededor de la saturación. En Zirahuén hay tales niveles de oxígeno superficial como se esperarían en lagos meso- a eutróficos con una densidad fitoplanctónica mayor y donde la concentración de clorofila *a* suele superar los 10 $\mu\text{g l}^{-1}$ (LAMPERT y SOMMER 1997). En este lago, los valores de P.S.O. en capas superiores de la columna, principalmente en los meses cálidos de mayo y junio, parecen altos para el nivel trófico que presenta y para la concentración de clorofila *a*, que nunca sobrepasa los 4 $\mu\text{g l}^{-1}$, es decir de baja producción de biomasa. Sin embargo, a pesar del relativo incremento de la temperatura del agua en estos meses, pensamos que las concentraciones altas de oxígeno en la superficie son explicables considerando que aún pudiera mantenerse una tasa de solubilidad alta del oxígeno para esas temperaturas.

En Zirahuén, no deja de ser importante la presencia de un hipolimnion con concentraciones mínimas de oxígeno disuelto ($< 1 \text{ mg l}^{-1}$) durante la estratificación. Esto debe estar relacionado a una alta descomposición bacteriana de la materia orgánica que alcanza esta región así como de la respiración de los propios organismos que contribuyen al abatimiento del oxígeno (LAMPERT y SOMMER 1997). Es altamente posible que con frecuencia se alcance niveles anóxicos, pues han sido registrados en estudios precedentes (BERNAL-BROOKS y MACCRIMMON 2000 b).

Es destacable que descriptores clásicos como la temperatura y el oxígeno en la columna de agua sean las variables relacionadas con el régimen climático del lago (Figs. 3, 4 y 7). Esto nos sirvió de base para aplicar las agrupaciones obtenidas al resto de las variables analizadas en este trabajo; estas agrupaciones responden básicamente como hemos planteado a los grupos de meses fríos-secos y cálidos-lluviosos.

Conductividad específica

Durante la estratificación se observa un incremento gradual de la K_{25} con la profundidad (Fig. 8 A). Esto está probablemente asociado a la mineralización del hipolimnion y/o a la dilución en el epilimnion causada por las lluvias. Los promedios en la columna de agua, mínimo en septiembre y máximo en marzo, aparentemente están relacionados respectivamente con las temporadas de lluvias (promueve la dilución de electrolitos en la columna) y secas (promueve la concentración de electrolitos en la columna). Cabe aclarar que la K_{25} de Zirahuén indica baja mineralización de las aguas del lago. Según la clasificación de TALLING y TALLING (1965) pertenece a lagos Clase I ($< 600 \mu\text{S cm}^{-1}$). La conductividad en este lago presenta diferencias significativas entre los meses cálidos y los meses fríos (Tabla 6) lo que nos parece apoyar la relación que proponemos de la dilución/concentración de la columna en función de las temporadas de lluvias y de secas y que hemos observado de manera consistente con los parámetros de temperatura y oxígeno. BERNAL-BROOKS *et al.* (2002) y CHACÓN y MUZQUIZ (1991) registraron valores de 110-120 y de $75 \mu\text{S cm}^{-1}$ en 1998 y 1999, respectivamente. Esto puede indicar que las fluctuaciones en conductividad, en tanto que no sobrepasan la Clase I pueden ser debidas a la intensidad variable del régimen pluvial anual en la cuenca. Sin embargo observando los valores promedio relativamente bajos y sus variaciones en la columna a lo largo de nuestro estudio, así como la de los precedentes, este efecto no debe ser relevante para el fitoplancton, en particular para las desmidiáceas como se señalará más adelante (pág. 84).

pH

De modo inverso a la conductividad, se observa una disminución gradual del pH en la columna de agua con la profundidad (Fig. 8 B). Durante el período de estratificación fueron constantes los valores relativamente más bajos en el hipolimnion. En esta región se complementan para provocar un pH bajo, la producción de ácido carbónico a partir del dióxido de carbono disuelto en el agua, conjuntamente con ácidos orgánicos provenientes de la degradación incompleta de material orgánico por actividad microbacteriana (WETZEL 2001). Con un pH hipolimnético de 6.3 a 7.3 ante concentraciones bajas de oxígeno disuelto podríamos considerar que no hay alteraciones altas e importantes con respecto al epilimnion. No sorprende entonces que no haya diferencia significativa entre la temporada de lluvias y secas (Tabla 6). Los valores promedio de pH permanecen circumneutros, de manera que no

parece haber una relación importante con los procesos de dilución y concentración de la columna, sino que las variaciones pueden estar efectivamente más relacionadas con fotosíntesis en epilimnion y con los procesos descritos en hipolimnion. Es conocido que el proceso fotosintético aumenta el consumo de CO_2 , lo cual redundaría en elevaciones temporales del pH (LAMPERT y SOMMER 1997), lo que se observa en las capas superiores de este lago.

Nutrientes

Las fluctuaciones de las concentraciones de nitrato y amonio son inversas en la columna de agua, presentando ambas una tendencia temporal. Las consecuencias de la mezcla son evidentes en la variación temporal de ambos nutrientes nitrogenados al ascender las concentraciones de éstos en los 25 m superiores de la columna de agua y detectarse valores bastante homogéneos en la desviación estándar (Figs. 11 C y D). El NO_3^- se incrementa progresivamente a partir de la mezcla y estratificación temprana cuando es probable una nitrificación del amonio ante la presencia de oxígeno hasta capas profundas (WETZEL 2001). Posteriormente, a mediados de la estratificación plena y durante la estratificación tardía la tendencia del nitrato es a decrecer cuando existen concentraciones de oxígeno disuelto bajas en las capas más profundas. Avanzada la estratificación, las concentraciones de amonio altas en capas del hipolimnion indican conversión de nitrógeno orgánico a NH_4^+ como resultado de la remineralización de la materia orgánica por bacterias heterótrofas bajo condiciones de anoxia, proceso conocido como amonificación (LAMPERT y SOMMER 1997). Esto redundaría potencialmente en un transporte hacia capas superiores, por ejemplo durante fenómenos atelomícticos.

La concentración de FRS es baja y sus variaciones (Fig. 11 A) son más frecuentes que las de nitrato y amonio mientras que las concentraciones de fósforo total hipo- y metalimnéticas son similares a aquellas registradas en aguas superiores (Tabla 5). Esto sugiere que el fósforo podría estar suficientemente disponible sólo de manera eventual y apunta a que, al existir valores y variaciones de fósforo epilimnético bajos gran parte de éste pudiera quedar inmovilizado en el sedimento. El PO_4^{3-} es extremadamente reactivo e interactúa con varios cationes (p.ej. hierro y calcio) y forma, especialmente bajo condiciones de oxidación, compuestos relativamente insolubles que precipitan hacia los sedimentos. Los lagos con un perfil clinogrado de oxígeno generalmente muestran un marcado incremento de fósforo

soluble hacia las capas más profundas del hipolimnion. El metabolismo bacteriano de la materia orgánica es el mecanismo primario por el cual el fósforo orgánico es convertido a PO_4^{3-} en los sedimentos y es responsable de la creación de condiciones reductoras para la liberación del ión. Más del 95 % del fósforo, está asociado a fase particulada, como los microorganismos (WETZEL 2001). Con relación a esto, CARACO *et al.* (1991) plantean que los lagos en que no se efectúe la liberación de fósforo desde el sedimento bajo condiciones anóxicas conforman cierta excepción, son los denominados “lagos que rompen las reglas”. En estos casos, el fósforo es más eficientemente retenido en los sedimentos debido a concentraciones bajas de sulfatos, pues el fósforo sólo se libera en sedimentos anaeróbicos, si hay un metabolismo activo de sulfuros de hidrógeno por reducción bacteriana de sulfatos. Esto podría no ocurrir en Zirahuén pues este control sobre la movilización del fósforo se sobrepone a las condiciones anóxicas u oxigenadas (RODEN y EDMONDS 1997). De esta manera, BERNAL-BROOK *et al.* (2002) plantean que un posible control del sulfato (en Zirahuén son extremadamente bajas sus concentraciones) sobre la movilización del fósforo pudiera tener una influencia importante sobre la limitación de nutrientes y producción fitoplanctónica en este lago, tal como ha sido señalado para otros (CARACO *et al.* 1989, 1993; RODEN y EDMONDS *ibid*).

Las variaciones de las concentraciones de nutrientes que hemos encontrado están en concordancia con el trabajo de BERNAL-BROOKS *et al.* (*ibid*) lo que pudiera sugerir la posible limitación de alguno y probablemente la existencia de una colimitación del P y el N que gobierne la productividad de este lago. Según nuestros resultados, la zona epilimnética podría estar limitada por el fósforo ($\text{N:P} > 16$) la mayoría del año, mientras que la limitación por nitrógeno ($\text{N:P} < 16$) podría ocurrir principalmente durante mediados de la estratificación, julio a agosto (Fig. 12). Esto lo hace diferir de lo que particularmente transcurre en los lagos tropicales (p. ej., el lago Alchichica, SÁNCHEZ 2001) donde los valores más bajos (limitación por nitrógeno) se registran en la época de mezcla, es decir cuando ocurre resuspensión y disponibilidad alta del fósforo que permanecía atrapado en el hipolimnion. Aunque el N y el P pudieran alternar su papel regulador posiblemente en todos los sistemas acuáticos tropicales y templados, tanto en Alchichica como en Zirahuén, el fósforo parece ser el nutriente limitante durante la estratificación.

En términos generales, los nutrientes tienen una dinámica ligada a los períodos de mezcla y estratificación de la columna de agua en Zirahuén. Nuestros resultados muestran que no existe diferencia significativa para ninguno de los nutrientes si se aplica a los dos grupos de meses conformados por la dinámica de temperatura y oxígeno disuelto (Tabla 6), a pesar de que se ha resaltado el aporte evidente de éstos durante la temporada de lluvias en la región tropical (PAYNE 1986). Aparentemente los nutrientes no responden en la misma velocidad ni intensidad que la temperatura y el oxígeno a los cambios climáticos, sino que están más en “fase” con el producto de los cambios en la temperatura que producen cambios en la estratificación. Cuando se analizan nutrientes-meses, la separación entre grupos de meses no es significativa, porque el efecto de las condiciones químicas y biológicas (por ejemplo tasa de solubilidad, retención-liberación hacia la columna, consumo “local” en ciertas capas del gradiente de profundidad) es mayor sobre las variaciones verticales de nutrientes que el efecto de las condiciones físicas (como régimen de mezcla y recirculación, aporte desde la cuenca influenciado por las lluvias, entre otros).

2. Comunidad fitoplanctónica y clorofila *a*

Los mecanismos responsables de la estacionalidad fitoplanctónica han sido descritos por ASHTON 1985; BEADLE 1981; HART 1985; LEWIS 1978a, 1978b y TALLING 1986. En los lagos tropicales las variables ambientales que regulan las variaciones temporales del fitoplancton no son sólo la luz y la temperatura pues estos factores son considerados relativamente más constantes a lo largo del año. Otras variables que asumen una mayor relevancia en estos son: la precipitación, el viento, las fluctuaciones del nivel del agua y los procesos de estratificación y circulación, los cuales provocan patrones de variación en la disponibilidad de nutrientes y de la luz subacuática viéndose reflejadas en el ciclo fitoplanctónico (ESTEVEZ 1988).

MARGALEF (1963) plantea que toda sucesión fitoplanctónica comienza con un período de mezcla intensa y progresa en la medida que la columna de agua se estabiliza. Esto puede producir una, dos o varias sucesiones durante el año dependiendo del régimen físico particular.

Como punto de referencia consideraremos que el ciclo temporal comienza cuando la temperatura decrece (meses fríos) y los nutrientes se incrementan (relacionado con el proceso de mezcla) y termina, cuando la temperatura está en su máximo (meses cálidos) y los nutrientes decrecen en la capa superior de la columna de agua (relacionado con el proceso

de estratificación). La comunidad fitoplanctónica de Zirahuén está caracterizada por no poseer un número alto de especies y la abundancia alta de unas pocas. La tendencia temporal (mensual) de este lago oligotrófico, monomictico cálido, relativamente profundo y de altura es hacia una profundización del epilimnion en la medida que avanza la temporada fría, tal como la de los lagos templados (WETZEL 2001).

Se ha señalado que generalmente existe una relación directa entre los grandes eventos físicos y los cambios en la abundancia y biomasa del fitoplancton (KALFF y KNOECHEL 1978). De manera consecuente, en Zirahuén las fluctuaciones de abundancia fitoplanctónica coinciden con el período de circulación y etapas del período de estratificación. Las densidades fitoplanctónicas tienen la mayor variación (pulsos) alrededor de los meses de mezcla, lo cual es de esperarse pues la relación entre organismos y factores puede ser bastante más aleatoria que durante la relativa estabilidad de la columna durante el período estratificado. El mes de diciembre representa una inflexión negativa de abundancia de organismos entre los meses de noviembre y enero. El descenso de noviembre a diciembre significa una reducción de 2.8 veces la densidad total del fitoplancton, mientras que un ascenso de 2.9 veces ocurre hacia enero. Esto puede ser atribuible a varias causas, pero ante todo parece haber una redistribución de los organismos en toda la columna de agua provocada por el proceso de circulación (Fig. 13 A).

La variación del fitoplancton en Zirahuén está caracterizada por un patrón de coincidencia temporal de picos de abundancia principalmente de diatomeas (mayoritariamente *Cyclotella ocellata*) y desmidiáceas en febrero y octubre, meses a los que hemos referido como estratificación temprana y estratificación tardía y, un sostenimiento poblacional de éstas en la columna de agua durante el establecimiento de una termoclina en los meses cálidos (estratificación plena). En este lago, la estratificación y el desarrollo de condiciones de concentraciones mínimas de oxígeno disuelto resultan en un significativo aumento de nitrógeno, en forma de NH_4^+ , hacia el fondo. Contrariamente cantidades bajas de fósforo son registradas a causa de su posible retención en el sedimento (pág. 74). El proceso de profundización del epilimnion y la mezcla total ponen a recircular la masa de agua devolviendo prácticamente la totalidad de los compuestos de nitrógeno (normalmente estos se fijan al sedimento por tiempos cortos), homogenizándose en toda la columna, pero no así el fósforo, incrementándose consecuentemente la relación N:P en las capas superiores (Fig. 12).

Posterior al proceso de mezcla ocurre, durante la estratificación temprana, una mayor disponibilidad de nutrientes en el epilimnion y una relación N:P (16:1), la cual sugiere la probable no limitación de N o P para el desarrollo fitoplanctónico (REDFIELD 1958). Esto podría explicar el primer pico de fitoplancton en el mes de febrero. El aumento de la abundancia de fitoplancton durante la estratificación tardía debe estar vinculado de igual modo al aumento y disponibilidad de nutrientes hacia la zona de mezcla como consecuencia de la profundización y penetración de la termoclina hasta profundidades donde han quedado temporalmente atrapados y son reciclados a partir de la mineralización de la materia orgánica. Por tal motivo, de los tres patrones de variación del fitoplancton propuestos por MELACK (1979) para lagos tropicales, consideramos que Zirahuén podría estar más cercano al de “fluctuaciones de la lluvia y mezcla vertical” aunque como ya explicamos no presenta una variación tan relacionada con los cambios climáticos de la temporada de lluvias.

Independientemente de las fluctuaciones en las densidades del fitoplancton, es notable que *C. ocellata* sea la especie más abundante en Zirahuén. La estrategia de crecimiento de este taxón debe estar relacionada con la hidrodinámica del lago. El género *Cyclotella* ha sido señalado como el más característico y dominante en lagos oligotróficos (REYNOLDS 1997). La abrupta declinación de las densidades de *C. ocellata* en marzo de 2002, coincidente con el restablecimiento de la estratificación, pudiera ser resultado del decremento de FRS en la columna (Fig. 11 A), pues se ha manifestado que las diatomeas céntricas pequeñas tienen requerimientos relativamente altos de éste elemento (VAN DONK y KILHAM 1990). Los pulsos alcanzados por esta alga durante la estratificación temprana y tardía corresponden con lo señalado para otros lagos, tanto tropicales como templados, donde el grupo predominante en esta fase posterior a la mezcla y en el otoño son las diatomeas (LAMPERT y SOMMER 1997). En términos generales la dominancia de las diatomeas en los cuerpos de agua se ha justificado por sus “preferencias” a las concentraciones altas de nutrientes y condiciones de turbulencia del agua (FOGG y THAKE 1987). Esto corresponde, según REYNOLDS 1988 (y basados en la concepción de GRIME 1979), con los denominados estrategias-C (organismos “competidores”, oportunistas, de tamaño pequeño y rápido crecimiento y reproducción) y estrategias-R (organismos “ruderales”, que toleran, como consecuencia de turbulencias frecuentes o continuas en la columna de agua, el transporte a través de un gradiente en la calidad de la luz).

Con respecto a las cianoprocariotas se han planteado algunas hipótesis para explicar el éxito de éstas sobre otros grupos de algas. Entre ellas encontramos: las elevadas temperaturas, especialmente durante el verano (MACQUEEN y LEAN 1987; TILMAN y KIESLING 1984) y la supresión del crecimiento de otras algas a través de la excreción de compuestos orgánicos (KEATING 1978; MURPHY *et al.* 1976). Raramente existe un factor simple que sea responsable de la aparición masiva de cianoprocariones sino una combinación de varios de ellos, incluyendo hidrodinámicos (DOKULIL y MAYER 1996). En Zirahuén durante la estratificación plena, con un aumento de temperatura superficial hasta 18.3 °C, ocurre un solo incremento fitoplanctónico, el de la cianoprocarionte *Snowella septentrionalis*. En este contexto, fue inesperado el pulso de esta especie precisamente cuando la relación de N:P en el sistema era alta, probablemente con limitación de P (Fig. 12), pues, las cianoprocariotas son consideradas mejores competidores por el N que otros taxones fitoplanctónicos (BLOMQUIST *et al.* 1994). Sin embargo no todos los datos registrados en la literatura son consistentes con este supuesto (SMITH y BENNETT 1999). Por ejemplo, HEALEY (1982) plantea que la relación N:P no siempre es un buen predictor de la dominancia de estos organismos. VARIS (1990) encuentra que la biomasa de algunas cianoprocariotas, no pertenecientes a *Oscillatoria*, tienen una correlación negativa alta con el cociente de N:P inorgánico disuelto y con las concentraciones de nitrato, y una correlación positiva con el fósforo total y la temperatura. Probablemente existan otros factores involucrados con el florecimiento de *S. septentrionalis* en Zirahuén como podría ser la de un competidor favorable (esta especie florece cuando otras decrecientan) a través de un menor requerimiento de fósforo en comparación con otros taxones (según REYNOLDS 1988, estrategias-S, organismos tolerantes al estrés, y que operan bajo condiciones de decremento severo de algún nutriente esencial) así como el de su modo de vida colonial que resulta relativamente grande para ser consumida por el zooplancton. El florecimiento de cianoprocariotas durante la estratificación es un fenómeno regular (anual) en muchos lagos tropicales (BOLAND y GRIFFITHS 1996). Otro ejemplo en México, y coincidente en el mes de mayo, ha sido registrado con *Nodularia cf. spumigena* en el lago Alchichica (LUGO 2000; SÁNCHEZ 2001).

Elakatothrix sp. muestra su único pico de densidad en febrero. Se ha señalado que las clorofíceas no móviles se desarrollan rápidamente durante la estratificación temprana por las condiciones de alta turbulencia que las mantienen por un período mayor de tiempo en la zona

eufótica así como por el respectivo aumento de la disponibilidad de nutrientes (HAPPEY-WOOD 1988).

Patrón temporal y magnitud de variación del fitoplancton en la columna de agua

Los picos de febrero y de octubre representan un crecimiento desmesurado con respecto a las pérdidas. En Zirahuén consideramos que para estos meses el balance sea a favor del aumento de la tasa de crecimiento de los diferentes taxones producto de la disponibilidad de nutrientes así como la ayuda de la resuspensión y una luz subacuática adecuada. La magnitud entre los máximos y mínimos alcanzados por las densidades del fitoplancton en este lago está en correspondencia con los registros en la literatura para el trópico. Se ha planteado que la magnitud de cambio en los lagos de latitudes bajas es mucho menor, hasta de 20 veces, que la de los templados (FOGG 1965) a causa, como hemos señalado, de que en éstos las fluctuaciones anuales de luz, temperatura y disponibilidad de nutrientes son más conspicuas. Las diferencias en los pulsos temporales de las diferentes especies (Tabla 8) son posiblemente explicables por la variación de su "estrategia" de crecimiento (REYNOLDS 1993). Por ejemplo, las formas relativamente grandes que permanecen en la columna de agua dado determinados mecanismos regulatorios (caso de los *Staurastrum*), pueden llegar a ser especies comunes (KALFF y KNOECHEL 1978). Los valores de máxima densidad para estos, numéricamente representan un orden mayor que aquellos taxones de menor abundancia (Tabla 9).

Desmidiáceas

Existen pocos estudios cuantitativos sobre la periodicidad y el crecimiento poblacional de las desmidiáceas. Los trabajos más detallados son los de CANTER y LUND (1966) y LUND (1971) en el lago Windermere, Inglaterra por más de 25 años de seguimiento. De acuerdo a HAPPEY-WOOD (1988), en regiones templadas, el patrón de periodicidad está dado por una baja tasa de crecimiento (1 división celular cada 2-5 días) con un aumento correspondiente a los días largos y cálidos del verano avanzado o el otoño.

En el lago Zirahuén todos los trabajos han destacado la presencia de clorofitas, en particular desmidiáceas (ALVARADO 1996; BERNAL-BROOKS, 1988; DE BUEN, 1943; MENDOZA *et al.*, 1985). Un serio inconveniente es que no hay en estos una constancia documental de los taxones identificados, pues en general no existen ilustraciones,

descripciones ni datos morfométricos, excepto sólo 5 ilustraciones por MENDOZA *et al.* 1985. La identidad de estos ha pasado sin más prueba que una lista. Esto nos limita el objetivo de comparaciones del posible cambio de la desmidióflora, o de otros grupos, a través del tiempo en el lago. Desde el punto de vista de la riqueza de especies, aparentemente ha habido una disminución en el transcurso de los últimos 20 años (Tabla 12). No obstante, habría que considerar los métodos de muestreo de los autores precedentes, que en algunos casos comprendieron zonas cercanas al litoral por lo que la presencia de taxones ticoplanctónicos podrían estar sobreestimando a los euplanctónicos. A modo de comparación con nuestros resultados, citamos el trabajo de ALVARADO (1996). En este son enlistadas un total de 33 especies de desmidiáceas pertenecientes a 10 géneros, entre las de mayor frecuencia de aparición están: *Staurastrum contortum* G.M. SMITH, *S. leptocladum* NORSTEDT, *S. limneticum* var. *cornutum* G.M. SMITH, *S. longiradiatum* W. WEST et G.S. WEST y *S. paradoxum* MEYEN. Las especies con mayor abundancia durante su estudio son *Cosmarium sexangulare* LUNDELL y *Cyclotella meneghiniana* KÜTZING.

Según la literatura, de los 16 taxones identificados en nuestro trabajo, el 87.5 % presenta una amplia distribución mundial. Los referidos con limitada distribución a Norteamérica son: *Staurastrum leptocladum* var. *elegans* y *S. limneticum* var. *cornutum*. Es a destacar que un total de 5 taxones son considerados nuevos registros para la zona central de México, éstos son: *Closterium tortum*, *Staurastrum anatinum*, *S. leptocladum* var. *elegans*, *S. smithii* y *Staurodesmus subulatus*. Por otro lado, se conoce muy poco sobre los requerimientos nutricionales y ecológicos de las desmidiáceas que se encuentran particularmente en este lago. La mayoría de los taxones encontrados están referidos a hábitat oligo-mesotróficos (COESEL y KOOIJMAN-VAN BOKLAND 1991).

Tabla 12. Comparación del número de taxones de desmidiáceas registrados en diferentes estudios en el lago Zirahuén.

Géneros	MENDOZA et al. 1985	ALVARADO 1996	Estudio actual 2001-02
1- <i>Closterium</i>	2	4	3
2- <i>Pleurotaenium</i>	1	1	0
3- <i>Euastrum</i>	1	1	0
4- <i>Cosmarium</i>	3	7	2
5- <i>Micrasterias</i>	3	3	0
6- <i>Xanthidium</i>	2	0	0
7- <i>Staurastrum</i>	7	13	8
8- <i>Staurodesmus</i>	2 (identificados como <i>Arthrodesmus</i>)	1 (identificado como <i>Arthrodesmus</i>)	2
9- <i>Onychonema</i>	1	1	0
10- <i>Spondylosium</i>	0	1	1
11- <i>Hyalotheca</i>	1	1	0
12- <i>Desmidium</i>	2	0	0
Totales	25	33	16

Temporalmente en Zirahuén, los períodos de mayor y menor abundancia de desmidiáceas corresponden a las condiciones hidrográficas, es decir al proceso de circulación y a la estructura de la columna durante las diferentes etapas del proceso de estratificación del lago (Tabla 13). Basados en la integración de las densidades de desmidiáceas en la columna de agua, la conformación de un grupo con meses relacionados a disponibilidad de nutrimentos, ya sea por una capa de mezcla engrosada (septiembre-octubre) y durante la circulación o inmediatamente posterior a ella (enero a marzo) infiere la respuesta de estos organismos ante tales acontecimientos de hidrodinámica (Figs. 11 y 13 B). El grupo de meses de mayor abundancia coincide con una amplia resuspensión la cual provoca una disminución de las tasas de sedimentación, el mantenimiento de los organismos en un volumen más amplio de agua y un posible incremento de la tasa reproductiva. No obstante, la completa profundización de la Z_{MIX} , previa y durante el primer mes de circulación del sistema (noviembre y diciembre), implica una redistribución (dilución) a lo largo de toda la columna de agua y la posibilidad de un menor tiempo de exposición a la luz. En enero, a pesar de estar aún en mezcla, las desmidiáceas ya han respondido incrementando el número de organismos. El período de menor densidad, pero en el cual mantienen suficientes densidades que le permiten perdurar como especies holoplanctónicas, corresponde mayoritariamente a los meses de estratificación plena donde, en las capas superiores de agua, lo primario sea al parecer un decremento de nutrimentos (Fig. 11).

Desde el punto de vista espacial (en la columna de agua) en la medida que el epilimnion se profundiza desde julio a noviembre (a razón de 5 m por mes) la distribución vertical de las desmidiáceas se ajusta a la profundidad de éste (Fig. 13 B). Para las etapas de estratificación plena y tardía son destacables los pulsos profundos de densidades relacionados con el metalimnion (Fig. 15), lugar donde llegan por la sedimentación a pesar de las adaptaciones morfológicas que les permiten aumentar la relación superficie / volumen (S / V). De este modo quedan ubicadas al acceso del resuministro de nutrientes característicos de la zona metalimnética y ante una radiación subacuática suficiente para sus requerimientos (Figs. 15 y 17 A). Los pulsos aparecen al menos al 1 % de lo durante los primeros meses estratificados. Posteriormente, la Z_{FD} queda arriba y los pulsos alcanzan profundidades entre 0.02 y 0.08 % de la lo, alejándose de los requerimientos fotosintéticos. De tal modo que, las fluctuaciones de la densidad de las desmidiáceas temporal y espacialmente, están reguladas finalmente (factor proximal) por la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, entre ellas la probable colimitación de N y P en este lago tal como ha sido discutido previamente (pág. 74).

Tabla 13. Pulsos de desmidiáceas y su temporalidad con los meses fríos y cálidos y los de estratificación y circulación. Julio 2001 a Julio 2002.

Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Enc	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul
		Pulso secundario desmidiáceas				Pulso primario desmidiáceas						
Meses cálidos, temporada lluvias				Meses fríos, temporada de secas					Meses cálidos, temporada lluvias			
Estratificación plena			Estratificación tardía		Circulación		Estratificación temprana		Estratificación plena			

Aspectos hidrobiológicos que explican la presencia y dinámica de las desmidiáceas en Zirahuén

Un análisis de los aspectos hidrobiológicos que explican de manera directa o indirecta la presencia y dinámica de las desmidiáceas en Zirahuén son:

- A- En una columna turbulenta el tamaño del alga es importante, las dimensiones pequeñas en el fitoplancton contribuyen a que la tasa de sedimentación no sea tan alta (WETZEL 2001). Un número relativamente pequeño de desmidiáceas son realmente planctónicas (BROOK 1981). A estas algas generalmente se les asocia una compensación del tamaño con

“diseño funcional” para su forma de vida planctónica (p. ej. lóbulos alargados, pared celular ornamentada, forma de la célula dividida en dos semicélulas), aspectos que redundan en un aumento de la relación S / V . En nuestro estudio el punto de recolecta estuvo situado en la parte más profunda del lago, distante de las orillas y en donde a la mayoría de ellas se les observó en reproducción asexual, considerándoseles por esta razón como euplanctónicas (BROOK 1959). El número mayor de taxones representados en este lago pertenece a *Staurastrum* (9), tres de éstos fueron los más abundantes: *S. leptocladum*, *S. smithii* y *S. anatinum*. Este género, por presentar las características morfológicas y morfométricas que hemos indicado arriba, y que les facilita una disminución en la tasa de sedimentación. es uno de los mayores representantes de las desmidiáceas en el plancton de los lagos (GERRATH 2003).

B- A pesar de la compensación en las tasas de sedimentación mencionada arriba, en una columna turbulenta las desmidiáceas podrían pasar mucho tiempo en capas profundas. La luz podría ser uno de los factores que determinarían la selección negativa de estas algas que podrían ser ensombrecidas por largos períodos pues, por su tamaño, presentan un alto coeficiente de sedimentación (PADISÁK *et al.* 2003b; TAVERA y CASTILLO 2000). Las desmidiáceas toleran turbulencias frecuentes a través de un gradiente de luz, por lo que han sido señaladas como un grupo ruderal (estrategas-R, según el concepto de GRIME 1979 (REYNOLDS 1988)). Consecuentemente, debido a sus requerimientos de la zona de mezcla y como resultante de patrones de circulación profunda, las especies ruderales están mejor adaptadas a intensidades relativas bajas de luz (REYNOLDS 1984, 1997). Aspecto a favor es que, teóricamente en una columna de agua mezclada, aunque fuera amplia, todas las algas deben estar como promedio expuestas a las mismas condiciones de luz, con intervalos de alta intensidad en la superficie y bajas intensidades en las aguas profundas. En Zirahuén además, un factor altamente ventajoso es la conservación de una columna suficientemente transparente por lo que la luz no debe ser un elemento limitante.

C- El patrón de circulación y en particular la atelomixis parcial proporcionan la resuspensión de los organismos fitoplanctónicos y el resuministro de nutrientes, de los que de suma importancia es la concentración moderada de éstos en Zirahuén dada la sensibilidad alta de muchas especies a la eutrofia (BROOK 1981). Los cambios de temperatura día-noche en el epilimnion, como discutimos (pág. 70), influyen en la

profundidad y grosor de mezcla a diario y por tanto en la resuspensión de algas, en la disminución de pérdidas por sedimentación, en la disponibilidad de luz y en el suministro de nutrientes. Tales variaciones en el suministro de recursos pueden “dirigir” cambios en ventajas competitivas de las diferentes especies (LAMPERT y SOMMER 1997).

D- El efecto de la depredación es especulativo pues no realizamos cuantificación del zooplancton. En general, el fitoplancton está controlado por depredación y se esperarían fluctuaciones en densidad y sustituciones de especies más acentuadas de lo observado en este lago. Es conocido que la selección de los herbívoros filtradores está determinado por el tamaño y la forma del alga (REYNOLDS 1986). Puede considerarse que las especies de desmidiáceas representadas en el lago Zirahuén son de pequeño a mediano tamaño, con valores mínimos de 12-70 μm y los máximos de 20-120 μm ; sólo una especie, *Closterium aciculare*, supera los 400 μm de largo. Estas dimensiones, relativamente grandes en comparación con otros organismos del fitoplancton así como la presencia de lóbulos alargados, trae como consecuencia que la depredación pudiera no ser un factor significativo en el control de sus poblaciones, por ejemplo la mayoría de los *Staurastrum* son rechazados (HAPPEY-WOOD 1988). Por tal motivo, pensamos que las desmidiáceas podrían tener una selección favorable, que se mantiene constante para ciertas especies que escapan a la depredación, resultando en la predominancia de algunas sobre las demás. Sin embargo, probablemente, durante los períodos de aguas más cálidas y limitada circulación (estratificación plena) aumenten las oportunidades de infección parásita pues se ha planteado que el parasitismo es el mayor factor controlador del crecimiento de las desmidiáceas (CANTER y LUND 1969; LUND 1971). Durante esta época, efectivamente observamos varios organismos parasitados.

E. La condición oligotrófica de este lago unida a una alta transparencia y promedios en el agua de temperatura tibia, pH circumneutro, conductividad específica baja y concentración de calcio baja, constituyen un ambiente favorable para el desarrollo de desmidiáceas (BROOK 1981 y GERRATH 2003).

Biomasa. Clorofila *a*

La concentración de clorofila *a* es ampliamente aceptada como una medida indirecta y estimado conveniente de la biomasa fitoplanctónica (VOROS y PADISÁK 1991). La clorofila *a*

es el pigmento más abundante e importante en todas las algas, de tal modo que ha sido utilizada para propósitos de clasificación trófica (MARGALEF 1983). De acuerdo con la clasificación de MARGALEF (íbid) y SALAS y MARTINO (1991) el rango de concentración de clorofila *a* (0.23-3.98 $\mu\text{g l}^{-1}$) indica a Zirahuén como lago oligotrófico. Otros autores, durante sus muestreos temporales, han registrado valores máximos de clorofila *a* entre 2.3-2.5 mg m^{-3} en el mes de octubre y lo han clasificado como oligo u oligo-mesotrófico (ALVARADO 1996, 2003; BERNAL-BROOKS 1988).

Las variaciones temporales muestran un patrón bimodal (dos picos de concentración por año) que alcanzan nivel similar (Fig. 16). Los períodos de concentración máxima de clorofila *a* acompañan a los de densidades máximas totales fitoplanctónicas en la columna de agua (Figs. 13 A y C), por lo que consecucntemente son el resultado de los aportes de diatomeas y desmidiáceas durante la estratificación temprana y tardía. El incremento ligero observado en mayo debe corresponder con los pulsos de organismos de biovolumen mayor presentes para esta fecha como *Snowella septentrionalis* y algunas dinofíceas.

La acumulación de biomasa fitoplanctónica es debida a la maximización de factores que favorecen el crecimiento y la minimización de los factores de pérdidas. La magnitud de cambio temporal en las concentraciones de clorofila *a* (alrededor de 5 veces) durante el presente estudio indica que Zirahuén está dentro de los grupos de lagos tropicales que exhiben fluctuación ligera de biomasa. Esta amplitud anual de cambio de biomasa es menor que las especies individuales que alcanzaron mayor densidad, 1.13- 2.05 (Tabla 9). Según HARRIS (1986) el ciclo temporal de la biomasa es la suma de las abundancias individuales de todas las especies presentes, de modo que, la biomasa fluctúa menos que las abundancias de las especies individuales.

El comportamiento de la clorofila *a* en la columna de agua coincide también con la variación de la densidad fitoplanctónica con la profundidad. Se observan pulsos profundos de clorofila *a* durante los meses de estratificación. Estos pulsos se encuentran a profundidades entre los 10 y 17 m, con una frecuencia mayor a 15 m. Un período destacable de los pulsos de clorofila *a* metalimnéticos es durante los meses cálidos y estratificados de mayo a julio (Figs. 13 C y 17 B). Los taxones predominantes para esta época, como ha sido indicado, son *S. septentrionalis* y algunas dinofíceas. En estos se han señalado características que les facilitan movilidad o flotabilidad a posiciones ventajosas de acceso a la luz y los nutrimentos (WEITZEL

2001). Los pulsos de desmidiáceas coinciden de modo particular y espacial con los pulsos de clorofila *a* (Figs. 13 B, C y 17). Aún cuando las desmidiáceas no sea el único grupo ni el más abundante en la columna de agua, como algas verdes, y de relativo gran tamaño, presentan el mayor contenido de clorofila *a* (REYNOLDS 1984) y están relacionadas a capas profundas donde generalmente son transportados en función de su volumen celular. Un pequeño decremento en la velocidad de sedimentación es suficiente para causar una acumulación de organismos en las capas estables (HUTCHINSON 1957). Las capas profundas de clorofila ó máximos profundos de clorofila están frecuentemente relacionados con cianoprocariotas, tanto en lagos templados como en los tropicales (PADISÁK *et al* 2003 a). Estos pulsos generalmente están conformados por una mezcla de fitoplancton que se acumula en la base de la termoclina (SCHAREK *et al.* 1999). El desarrollo de densidades altas de algas en capas profundas es común en lagos oligotróficos con transparencia alta y son atribuidos a la disminución de factores como: presión de depredación, la radiación solar y la tasa de sedimentación así como una disponibilidad alta de nutrientes (FEE 1976; PILATI y WURTSBAUGH 2003; TILZER y SCHARTZ 1976).

En otros términos, los pulsos profundos pueden ser producto de una acumulación puntual de algas (no necesariamente vivas) ó de la existencia de condiciones necesarias a esas profundidades para mantener la proliferación de aquellas que son eliminadas de la región superior de la columna de agua. Al parecer, en Zirahuén, estos pulsos no son sólo resultado de las algas en sedimentación pues existe suficiente luz y nutrientes a esas profundidades que pudieran sustentar su producción *in situ* (Fig. 17 y Tabla 5). Sobre el efecto de la luz es notorio que en lagos de regiones tropicales, en virtud de una mayor intensidad de radiación incidente sobre la superficie del agua, los valores del 1 % de lo, e incluso por debajo de éste, son suficientes para la realización de fotosíntesis sino fueran registrados otros factores limitantes (HINO *et al.* 1986; LUGO 2000; REYNOLDS *et al.* 1983). Estos autores atribuyen este hecho a la gran capacidad de adaptación de algunos organismos a bajas intensidades luminosas. En estas regiones la “zona de compensación” se localiza probablemente por debajo del 1 % de la radiación subsuperficial. Los pulsos de actividad fotosintética relacionados con el metalimnion podrían ser un fenómeno común en los lagos monomícticos cálidos de México. Este fenómeno se ha registrado en el lago Alchichica, el cual también forma parte del cinturón volcánico del país (LUGO 2000). Otros lagos mexicanos (TORRES-OROZCO *et al.* 1996),

aunque supuestamente pudieran presentar estos pulsos están insuficientemente estudiados desde el punto de vista biológico.

Cuando nuestros resultados de correlaciones significativas entre clorofila *a*-densidad de desmidiáceas, clorofila *a*-biovolumen de las cuatro desmidiáceas más abundantes y clorofila *a*-concentración de P-P_{TOT} (Figs. 18 A-C) y disponibilidad de formas nitrogenadas (Tabla 5) en zonas relacionadas al metalimnion, se suman a lo planteado para otros lagos tropicales (LEWIS 1996; BARBOSA y PADISÁK 2002), esto nos permite soportar la hipótesis de la atelomixis parcial como posible fuerza directriz de la composición y sustento de fitoplancton en Zirahuén. Esto infiere que en este caso particular, dado un epilimnion dinámico el factor nutrientes podría jugar un papel más importante en la distribución vertical y mantenimiento de las poblaciones de desmidiáceas cuando la radiación subacuática no es limitante.

3. Relación condiciones ambientales con la comunidad fitoplanctónica y la clorofila *a*.

En la tabla 11 es destacable que:

- a- Al comparar ambos grupos de meses lo más evidente es el mayor cúmulo de variables influyendo en los meses cálidos, esto debe corresponder a la respuesta ante el proceso de estratificación que desarrolla una zonación diferenciada en la columna de agua. De ahí que las variables independientes más sensibles sean la profundidad, temperatura y la zona de mezcla.
- b- Las faltas de correlación y correlación negativa de los diferentes grupos de algas con la profundidad evidencian la distribución homogénea (asociada al proceso de circulación) y heterogénea (asociada a la estratificación) en la columna de agua que ocurre durante los meses fríos o cálidos, respectivamente.
- c- Las relaciones del total de algas y clorofila *a* son directamente proporcionales con la temperatura, el porcentaje de saturación de oxígeno y el pH en los meses cálidos (estratificación). El efecto de temperaturas más elevadas, hasta un determinado nivel, trae ciertas ventajas metabólicas sobre el crecimiento de las algas (REYNOLDS 1984). Las altas densidades de algas redundan en altas tasas de fotosíntesis con mayor consumo de CO₂ y producción de oxígeno en el sistema, consecuentemente aumentando el pH.
- d- Durante los meses cálidos (estratificación) la relación de la zona de mezcla fue positiva con las densidades de desmidiáceas, diatomeas y el total de algas lo que significa que mientras

existe un epilimnion ensanchado, hay un mayor establecimiento de estos organismos en dicha zona (dependencia a la resuspensión).

e- En los meses cálidos (estratificación), las desmidiáceas no tuvieron relación con la profundidad de la zona eufótica, esto es una medida de la aparición de pulsos de densidades a profundidades fuera de la zona iluminada (1% de lo)

En la tabla 12, todos los coeficientes fueron positivos, los valores mayores se alcanzaron entre el total de algas y la abundancia de diatomeas ($r = 0.98$ y 0.99) para ambos grupos de meses y entre el total de algas y la abundancia de desmidiáceas para los meses cálidos ($r = 0.86$). Esto comprueba el aporte significativo de cada uno de los grupos principales al fitoplancton total y en particular la importancia de las desmidiáceas durante los meses cálidos (estratificación). Es también significativa la correlación entre el total de algas y la clorofila *a* para ambos grupos de meses ($r = 0.77$ y $r = 0.67$) así como la relación de las densidades de los dos grupos taxonómicos con la clorofila *a* corroborando que la clorofila *a* y las densidades de los organismos son variables bien interrelacionadas.

CONCLUSIONES Y ASPECTOS SOBRESALIENTES DEL LAGO ZIRAHUÉN

El disturbio hidráulico resultante de los eventos estacionales o no estacionales durante la circulación total o superior de la columna de agua favorece a los elementos ruderales los cuales son morfológicamente dependientes de, y fisiológicamente adaptados a la mezcla vertical. Sobre esta base, la continua presencia y frecuente predominancia de fitoplancton ruderal (notablemente *Cyclotella ocellata* y desmidiáceas para Zirahuén) implican una circulación sostenida en las capas superiores. A las desmidiáceas, tal como las diatomeas, no sólo las pérdidas por sedimentación sino también la necesidad de resuministros de nutrimentos las involucra con el intercambio de agua frecuente provocado por la turbulencia vertical. Las mezclas profundas son ventajosas al compensar la sedimentación y la nutrición de ellas pero las expone a bajos promedios de intensidad luminosa. La alta transparencia del agua en Zirahuén no sólo debe suplir lumínicamente una zona de mezcla ancha y dinámica ($Z_{EU} > Z_{MIX}$) sino también posibilita una mayor residencia dentro de la zona eufótica para algas que se encuentran sedimentando. Las adaptaciones morfológicas que permiten tener residencia, o al menos, frecuente acceso a la capa iluminada (como es el caso de las especies más abundantes de *Staurastrum* en este lago) tienen obviamente una relevancia funcional a cualquier tasa de crecimiento. Como hemos señalado, en lagos tropicales algunas algas pueden realizar tasas fotosintéticas óptimas por debajo del 1 % de radiación incidente. Esto, conjuntamente con la minimización de pérdidas por depredación (por su relativo gran volumen celular, lóbulos alargados o no palatabilidad), tal vez cuente finalmente en la predominancia de algunas de estas especies.

Es particularmente notable que durante la estratificación plena, la presencia de desmidiáceas sea acentuada en las capas profundas del epilimnion y en el metalimnion de Zirahuén, lo que coincide con los pulsos de clorofila *a* registrados a las mismas profundidades. Esto sugiere que una proporción importante de clorofila *a* puede ser explicada como función de la abundancia y el biovolumen de éstas clorofíceas por su contenido mayor de este pigmento. Por cuanto en el trópico se plantea que, debido al efecto de las temperaturas mayores sobre los procesos químicos y biológicos, el tiempo mínimo para cambios químicos significativos entre capas aisladas es más corto que en regiones templadas, estos organismos pueden estar resuministrados frecuentemente por nutrimentos y, si están óptimamente

iluminados a esa determinada profundidad, la limitación por luz es minimizada. Por ello, en el aspecto biológico, el fitoplancton de Zirahuén exhibe una respuesta que es típica de lagos de latitudes tropicales (LEWIS 1996) y donde un componente importante puede ser las desmidiáceas (BARBOSA y PADISÁK 2002) a diferencia de lo registrado para lagos templados donde este grupo no es predominante. Por tanto, en este lago los pulsos profundos de clorofila *a* (y de desmidiáceas) pudieran estar soportados no sólo por algas en sedimentación sino también por el resuministro periódico de nutrientes provenientes desde capas más profundas. De este modo, las desmidiáceas tendrían la posibilidad de utilizar de manera más eficiente los factores que son potencialmente limitantes para otras especies, como los nutrientes lo cual redundaría en el sostenimiento temporal de sus poblaciones.

La abundancia y biomasa fitoplanctónica en Zirahuén está relacionada con características hidrográficas (estructura de la columna de agua y circulación) alcanzando sólo pulsos alrededor del proceso de mezcla periódica estacional y no pareciendo seguir los cambios “esperados” (lluvias-secas) o de mezcla severa, no estacional, muchas veces asociados al tipo de región climática donde se ubica el lago. En este lago, el patrón de mezcla superior que mejor se ajusta es el de *atelomixis* parcial (TAVERA y MARTINEZ-ALMEIDA 2005; MARTINEZ-ALMEIDA y TAVERA 2005). En nuestro estudio, aunque no hubo registros diarios de temperatura y no podemos precisar la magnitud de las oscilaciones puntuales (breves) indicativas de una capa de mezcla altamente dinámica, es importante considerar los aspectos que pueden apoyar la proposición de un régimen *atelomíctico*: a) la presencia constante y abundancia en ciertas profundidades de organismos fitoplanctónicos no móviles, que tienen un volumen celular considerable y que dependen de la continua resuspensión e iluminación para su supervivencia; b) el resuministro de nutrientes en capas profundas del epilimnion y en el metalimnion, que ocurre frecuentemente en lagos tropicales (LEWIS 1996) y cuyo efecto puede ser magnificado en columnas *atelomícticas*. Este resuministro puede ser el soporte de las especies que permanecen mucho tiempo en capas metalimnéticas (MPC), tal como sucede con las desmidiáceas de este lago.

A nuestro modo de ver, como proceso hidrodinámico la *atelomixis* “sensu lato” debe ser interpretada no sólo como generadora de una alta producción fitoplanctónica en la columna superior de agua (LEWIS 1973) sino también, más cuando se trata de lagos oligotróficos y relativamente profundos, como un factor esencial, dado un epilimnion dinámico, en el

resuministro periódico de nutrientes desde capas inferiores permitiendo el sustento local de biomasa fitoplanctónica así como de resuspensión epilimnética y fuerza directriz de aquellas especies fitoplanctónicas que en promedio sus tasas de sedimentación diaria sean menores a la del grosor de la zona de mezcla (BARBOSA y PADISÁK 2002). La atelomixis parece estar presente en lagos de regiones templadas y subtropicales (NASELLI-FLORES 2003) pero es un fenómeno básicamente de lagos tropicales y quizá por ello, todavía insuficientemente documentado y comprendido (TAVERA y MARTÍNEZ-ALMEIDA 2005). Posiblemente, esta peculiaridad de tipo de mezcla atelomíctica y de MPC sea común para lagos con similares características de México. Sin embargo aparece el cuestionamiento de por qué las desmidiáceas no suelen ser una componente constante ni diversa del fitoplancton de lagos mexicanos (GARCÍA-RODRÍGUEZ y TAVERA 2002; KOMÁRKOVÁ y TAVERA 2003; KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ y TAVERA 1996; LIND *et al.* 1992; OLIVA *et al.* 2001; OSORIO-TAFFAL 1941), algunos probablemente atelomícticos. Y aún en Zirahuén, que parece ser único en el sentido de mantener este grupo taxonómico y donde se encuentran elementos favorables y justificables de su presencia, a saber: la alta transparencia ($K_d = 0.27-0.60 \text{ m}^{-1}$), la temperatura tibia promedio en la columna de agua de $18.4 \pm 1.9 \text{ }^\circ\text{C}$, de un pH circumneutro 7.2 ± 0.3 , conductividad eléctrica baja ($132 \pm 6 \mu\text{S cm}^{-1}$) y nivel trófico bajo, las desmidiáceas cuantitativamente no son las dominantes.

En un análisis de factores limitantes para las desmidiáceas, varias especies pueden estar severamente limitadas no sólo a condiciones tróficas elevadas sino también a concentraciones altas de calcio ya que ellas son especialmente sensibles a la presencia de este ión (GERRATH 2003). Si esta susceptibilidad es ampliamente compartida por este grupo probablemente explique por qué Zirahuén, con bajas concentraciones de calcio ($4-6 \text{ mg l}^{-1}$) es el único lago mexicano donde han sido constantemente encontradas. Este aspecto da relevancia también al análisis, a cierto nivel de detalles, de la composición iónica de los lagos tropicales y su relación con el fitoplancton. Los estudios sobre el fitoplancton generalmente están enfocados en los factores que directamente afectan el crecimiento tales como la luz y la concentración de nutrientes. De manera general este tipo de información puede definir los límites de los patrones que tipifican los lagos de latitudes bajas.

Finalmente, las observaciones en Zirahuén muestran que las concentraciones de nutrientes disueltos, la alta transparencia y la composición iónica son factores

particularmente relevantes para la presencia de las desmidiáceas, porque además de la atelomixis parcial que le facilita resuspensión y sustento poblacional es necesario también para su ocurrencia ambientes de condición trófica moderada, radiación subacuática adecuada y una concentración baja de calcio, lo cual no es común en nuestras aguas continentales (RAMÍREZ-GARCÍA y VÁZQUEZ-GUTIÉRREZ 1989) porque los ambientes volcánicos tienden a dar y mantener alcalinidades y mineralización elevadas.

PERSPECTIVAS

Debido al uso continuo y no controlado de los recursos por parte de la comunidad local de Zirahuén es esencial la incorporación y participación de ésta a los esfuerzos de conservación a largo plazo para un manejo sustentable del lago y su cuenca.

En el estudio de la variación temporal en la columna de agua del fitoplancton es necesario la consideración del balance entre los procesos de crecimiento y pérdida. Para esto sería de gran utilidad el conocimiento preciso de las pérdidas por sedimentación y depredación. También se evidencia la necesidad de llevar a cabo estudios de caso que evalúen integralmente, tanto temporal como espacialmente (en la columna de agua y diferentes zonas del cuerpo de agua) la composición fito- y zooplanctónica, la concentración de nutrimentos, la composición iónica, el papel de los depredadores y de las plantas acuáticas litorales.

Para una mayor comprensión y valoración de cada cuerpo de agua, la dinámica térmica dentro de la capa de mezcla debe ser considerada también a través de estudios minuciosos (nictemerales). El factor escala de tiempo a emplear es vital para discernir macro y/o microscópicamente, cuándo y cómo realmente acontecen los procesos y, sus implicaciones. De modo que las comparaciones y generalizaciones pudieran ser válidas entre los cuerpos de agua atendiendo a sus morfometrías, hidrografías, trofías y ubicación geográfica.

La contribución al conocimiento de la dinámica de este lago, así como las causas que podrían explicar esta particularidad, servirán como referencia de lo que pudiera acontecer en otros, de modo que las comparaciones y generalizaciones pudieran ser validadas entre los diferentes lagos atendiendo a sus morfometrías, hidrografías, trofías y ubicación geográfica (latitudinal y altitudinal).

REFERENCIAS

- ALCOCER, J., LUGO, A., ESCOBAR, E., SÁNCHEZ, M. y VILA CLARA, G. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla México. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **27**: 3166-3169.
- ALVARADO VILLANUEVA, R. 1996. Análisis espacio-temporal del fitoplancton en el lago de Zirahuén. Michoacán, México. Tesis Profesional de Licenciatura, Facultad de Biología, U.M.S.N.H., 106 pp.
- ALVARADO VILLANUEVA, R. 2003. Dinámica estacional y circadiana del fitoplancton en el lago de Zirahuén, Michoacán, México. Tesis Profesional de Maestría, Facultad de Biología, U.M.S.N.H., 117 pp. + 7 Láminas
- ANAGNOSTIDIS, K. y KOMÁREK, J. 1985. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 1. Introduction. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **71/ Algal. Stud.** **38-39**: 291-302.
- ANAGNOSTIDIS, K. y KOMÁREK, J. 1988. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3. Oscillatoriales. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **80/ Algal. Stud.** **50-53**: 327-472.
- APHA, AWWA, WPCF (American Public Health Association, American Water Works Association, Water Pollution Control Federation). 1989. Standard Methods for examination of Water and Wastewater.- 17th edition. APHA, New York.
- ASHTON, P. 1985. Seasonality in southern hemisphere phytoplankton assemblages. *Hydrobiologia* **125**: 179-190.
- BARBOSA, F.A.R. y PADISÁK, J. 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **28**: 1385-1395.
- BEADLE, L.C. 1981. *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology.* 2nd Ed. Longman, London. 475 pp.
- BERNAL-BROOKS, F.W. 1988. Limnology of Lake Zirahuén relative to cultural impacts. MSc. Thesis, 88 pp. University of Guelph. Canada.
- BERNAL-BROOKS, F.W. 1998. The lakes of Michoacán (México): A brief history and alternative point of view. *Freshw. Forum* **10**. p. 20-34.
- BERNAL-BROOKS, F.W. y MACCRIMMON, H.R. 2000a. Lake Zirahuén (Mexico): An assessment of the morphometry change based on evidence of water level fluctuations and sediment inputs- In: Munawar, M., S. Lawrence, I.F. Munawar y D.F. Malley (eds.):

- Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. Ecovision World Monograph Series, Backhuys Publishers. p. 61-76.
- BERNAL-BROOKS, F.W. y MACCRIMMON, H.R. 2000b. Lake Zirahuén (Mexico): A pristine natural reservoir visually insensitive to expected cultural eutrophication. – In: Munawar, M., S. Lawrence, I.F. Munawar y D.F. Malley (eds.): *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. Ecovision World Monograph Series, Backhuys Publishers. p. 77-88
- BERNAL-BROOKS, F., DÁVALOS-LIND, L., y LIND, O.T. 2002. Assessing trophic state of an endorheic tropical lake: the algal growth potential and limiting nutrients. *Arch. Hydrobiol.* **153** (2): 323-338.
- BICUDO, C.E.M y AZEVEDO, M.T.P. 1976. Desmidióflora paulista I: género *Arthrodesmus* Her. ex Ralfs emend. *Bibliotheca Phycologica* **36**:1-105. 73 Figs.
- BLAND, R.D. y BROOK, A.J. 1974. The spatial distribution of desmids in lakes in northern Minnesota, U.S.A. *Freshwat. Biol.* **4**: 543-556.
- BLOMQUIST, P., PETTERSSON, A. y HYENSTRAND, P. 1994. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Arch. Hydrobiol.* **132**: 141-164.
- BOLAND, K. T. y GRIFFITHS, D. J. 1996. Water column stability as a major determinant of shifts in phytoplankton dominances: evidence from two tropical lakes in northern Australia. In: Schiemer, F. and Boland, K.T. (ed.). *Perspectives in tropical Limnology*, SPB Academic Publishing, Amsterdam. p. 89-99.
- BOURRELLY, P. y COUTÉ, A. 1982. Quelques algues d'eau douce de la Guyane Française. *Amazoniana*, **7**(3): 221-292.
- BOURRELLY, P. y MANGUIN, E. 1952. Algues d'eau douce de la Guadeloupe et Dépendances recueillies par la Mission P. Allorge en 1936.- *Centre Nat. Rech. Scient.*, Paris: 1-282., Pls. 12-31.
- BROOK, A.J. 1959. The status of desmids in the plankton and the determination of phytoplankton quotients. *J. Ecology* **47**: 429-445.
- BROOK, A.J. 1965. Planktonic algae as indicators of lake types with reference to the Desmidiaceae. *Limnol. Oceanogr.* **10**: 403-411.
- BROOK, A.J. 1981. *The Biology of Desmids*. Botanical Monographs Vol. 16, Blackwell Sci. Publications, Oxford. 276 pp.

- CAMPOS, M.A., GUTIÉRREZ, H.A. y HERNÁNDEZ, D.I. 1997. Limnología física del lago Zirahuén, Michoacán, Tesis Profesional de Licenciatura. 97 pp. Facultad de Biología. U.M.S.N.H, Morelia.
- CANTER, H.M. y LUND, J.W.G. 1966. The periodicity of planktonic desmids in Windermere, England. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **16**: 163-172.
- CANTER, H.M. y LUND, J.W.G. 1969. The parasitism of planktonic desmids by fungi. *Öst. Bot. Z.* **116**: 351-377.
- CARACO, N.F., COLE, J.J. y LIKENS, G.E. 1991. Phosphorus release from anoxic sediments: lakes that break the rules. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **24**: 2985-2988.
- CHACÓN, T.A. 1989. A limnological study of lake Patzcuaro, México, with a consideration of the applicability of remote sensing techniques. PhD. Thesis. Inst. of Aquaculture, Univ. Stirling, Scotland, Great Britain. 340 pp.
- CHACÓN-TORRES, A. y MUZQUIZ, E. 1991. El Lago de Zirahuén, Michoacán, México. Reconocimiento Ambiental de una cuenca Michoacana. Escuela de Biología Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Ed. Universitaria. *Biología Acuática* **2**: 30 pp.
- CHANG WONG, L.A. 1989. Variación de la comunidad planctónica de la Presa Requena, Hidalgo. México. Tesis Prof. Fac. De Ciencias. UNAM. 112 pp.
- CLARKE, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* **18**: 117-143.
- CLARKE, K.R., WARWICK, R.M. 1994. Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Mar. Biol.* **118**: 167-176.
- COESEL, P.F.M. 1991. Ammonium dependency in *Closterium aciculare* T. WEST, a planktonic desmid from alkaline, eutrophic waters. *J. Plankton Res.* **13**: 913-922
- COESEL, P.F.M. 1996. 5. Biogeography of desmids. *Hydrobiologia* **336**: 41-53.
- COESEL, P.F.M y KOOIJMAN-VAN BOKLAND, H. 1991. Seasonality of planktonic desmids species in Lake Maarsseveen (The Netherlands) related to experimentally determined growth rates in a temperature-light gradient. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **24**: 763-767.
- COLE, G.A. 1975. *Textbook of Limnology*. Saint-Louis, MO, USA, The C.V. Mosby. 283 pp.

- COSTA, H.H. y SILVA, P.R. 1995. Limnological research and training in Sri Lanka: state of the art and future needs. In: Gopal, B. y R.G. Wetzel (eds), *Limnology in Developing Countries*. SIL., India. 1-39.
- CUESTA ZARCO, I.J. 1993. *Ecología de la fitoflora de los manantiales de San Lorenzo, Tehuacán, Puebla. México*. Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 119 p.
- CROASDALE, H.T., BICUDO, C.E.M. y PRESCOTT, G.W. 1983. *A Synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 5- North Amer. Flora, 2/6, vii + 117 pp.*, Pls. 448-470, Lincoln and London.
- CRUZ, O. 1995. Balance hídrico en la cuenca del lago Zirahuén, Michoacán, México. Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Biología, U.M.S.N.H., Morelia. 88 pp.
- DANIELIDIS, D., SPARTINOY, M. y ECONOMOU-AMILLI, A. 1996. Limnological survey of lake Amvrakia, Western Greece. *Hydrobiologia* **318**: 207-218.
- DAVIES, S. 2000. Environmental change in the West-Central Mexican highlands over the last 1000 years: evidence from lake sediments. PhD Thesis. Univ. of Edinburgh. 33-65, 117-166 pp.
- DE BUEN, F. 1943. Los lagos Michoacanos. I. Caracteres generales. El Lago de Zirahuén. *Revista Soc. Méx. Hist. Natural. México*. **4** (3-4): 211-232.
- DEEVEY, E.S. Jr. 1957. Limnologic studies in Middle America, with a chapter on aztec limnology. *Trans. Connect. Acad. Arts Sc.* **39**: 213-328.
- DEMANT, A. 1975. Les quatre provinces volcaniques du Mexique, relations avec l'évolution geodynamique, depuis le Cretace, II. Les deux provinces occidentales.- *C.R. Acad. Sc.* **280**: 1437-1440.
- DOKULIL, M.T. y MAYER, J. 1996. Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis-Lymnothrix* association in a highly eutrophic urban lake. Alte Donau. Vienna. Austria. *Algol. Studies* **83**: 179-195.
- VAN DONK, E. y KILHAM, S.S. 1990. Temperature effects on silicon and phosphorus-limited growth and competitive interactions among three diatoms. *J. Phycol.* **26**: 40-50.
- ENGRACIA-HERNÁNDEZ, M. 1990. Carta Clima. IV. 4.1 Observatorios, Estaciones Meteorológicas e Insolación. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol. II. Naturaleza.

- ESTEVEES, F. DE A. 1988. *Fundamentos de Limnologia*. Interciência/FINEP. Rio de Janeiro. 575 pp.
- FEE, E.J. 1976. The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the Experimental Lakes Areas, northwestern Ontario: Implications for primary production estimates. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 767-783.
- FOGG, G. E. 1965. *Algal cultures and phytoplankton ecology*. University of Wisconsin Press. Londres. 175 pp.
- FOGG, G.E. 1991. The phytoplankton ways of life. *New Phytol.* **118**: 191-232.
- FOGG, G.E. y THAKE, B. 1987. *Algal cultures and phytoplankton ecology*. The University of Wisconsin Press, Madison. 269 pp.
- FÖRSTER, K. 1982. *Conjugatophyceae, Zygnematales und Desmidiaceae (excl. Zygnemataceae)*. In Huber-Pestalozzi G. Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. 8. Teil, 1. Hälfte. (Die Binnengewässer, Band XVI). E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 543 pp.
- GARCÍA, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. 4ª Ed. Instituto de Geografía. UNAM. 243 pp.
- GARCÍA, E. 1990. Carta Clima. IV.4.10. Climas. Atlas Nacional de México Vol. II. Naturaleza. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- GARCÍA-RODRÍGUEZ, J. y TAVERA, R. 2002. Phytoplankton composition and biomass in a shallow monomictic tropical lake. *Hydrobiologia* **467**: 91-98.
- GERRATH, J.F. 1993. *Progress in Phycological Research* **9**: 3. The Biology of Desmids: a Decade of Progress: 79-192.
- GERRATH, J.F. 2003. Conjugating green algae and desmids. p. 353-381. In: J.D. Wehr and R.G. Sheath. *Freshwater algae of North America: Ecology and Classification*. Academic Press: New York. 918 pp.
- GIANI, A. 1994. Limnology in Pampulha Reservoir: some general observations with emphasis on the phytoplankton community. In: Ecology and Human Impact on Lakes and Reservoirs in Minas Gerais. Ed. SEGRAC- Belo Horizonte: 151-164.
- GONZÁLEZ GONZÁLEZ, J. y NOVELO, E. 1986. Algas. In: *Manual de Herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. Lot, A. y F. Chiang (Comps.) Consejo Nacional de Flora de México. p. 47-54.

- GOUGH, S.B. 1977. The growth of selected desmids taxa at different calcium and pH levels. *Amer. J. Bot.* **64**: 1297-1299.
- GOUGH, S.B. y WOELKERLING, W.J. 1976. Wisconsin Desmids II. Aufwuchs and plankton communities of selected soft water lakes, hard water lakes and calcareous spring ponds. *Hydrobiologica* **49**: 3-25.
- GRIME, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation process. New York: Wiley
- GRÖNBLAD, R., PROWSE, C.A. y SCOTT, A.M. 1958. Sudanese desmids. *Acta Bot. Fenn.* **58**: 1-82.
- HACH COMPANY. 1997. DR/2010 Spectrophotometer. Procedures manual. Loveland, CO: Hach Co.
- HAMBRIGHT, K.D., GOPHEN, M. y SERRUYA, S. 1994. Influence of long-term climatic changes on the thermal dynamics of a subtropical, warm monomictic lake. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 1234-1243.
- HAPPEY-WOOD, C.M. 1988. Ecology of freshwater planktonic green algae. In: Sandgren, C.D. Ed. *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, UK. p. 175-226.
- HARRIS, G.P. 1986. *Phytoplankton Ecology. Structure, Function & Fluctuation*. Chapman & Hall, London.
- HART, R.C. 1985. Seasonality of aquatic invertebrates in low-latitude an Southern hemisphere inland waters. *Hydrobiologia* **125**: 151-178.
- HEALEY, F. P. 1982. Phosphate. In N. G. Carr and B. A. Whitton (eds), *The biology of cyanobacteria*. p. 105 - 124. Oxford: Blackwell Scientific.
- HECKY, R.E. y KLING, H.J. 1987. Phytoplankton ecology of the great lakes of the rift valleys of Central Africa. *Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol.* **25**: 197-228.
- HINO, K., TUNDISI, J.G. y REYNOLDS, C.S. 1986. Vertical distribution of phytoplankton in a stratified Lake (Lago D. Helvécio, Southeasterns, Brazil) with special reference to the metalimnion. *Jap. Limnol.* **47**: 239-246.
- HOOKER, E. y HERNÁNDEZ, S. 1991. Phytoplankton biomass in Lake Xolotlan (Managua): its seasonal and horizontal distribution. *Hydrobiol. Bull.* **25** (2): 125-131.

- HUSZAR, V.L de M. y REYNOLDS, C.S. 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brazil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia* **346**: 169-181.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. A Treatise on Limnology. Vol. I. Geography, Physics, and Chemistry. John Wiley y Sons, New York. 1015 pp.
- HUTCHINSON, B.P. 1967. A Treatise on Limnology. Vol. II. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. John Wiley & Sons, New York. 1048 pp.
- KALFF, J. y KNOECHEL, R. 1978. Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **9**: 475-495.
- KALFF, J. y WATSON, S. 1986. Phytoplankton and its dynamics in two tropical lakes: a tropical and temperate zone comparison. *Hydrobiologia* **138**: 161-176.
- KEATING, K.I. 1978. Blue-green algal inhibition of diatom growth: transition from mesotrophic to eutrophic community structure. *Science* **199**: 971-973.
- KIRK, J.T.O. 1986. Optical Limnology: a manifesto. In: Decker, P. y W.D. Williams (eds). *Limnology in Australia*. Australian Limnological Society: 33-62.
- KOMÁREK, J. y ANAGNOSTIDIS, K. 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. Chroococcales. *Arch. Hydrobiol./ Algal. Stud.* **43**: 157-226.
- KOMÁREK, J. y ANAGNOSTIDIS, K. 1989. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. Nostocales. *Arch. Hydrobiol./ Algal. Stud.* **56**: 247-345.
- KOMÁRKOVÁ, J. y TAVERA, R. 2003. Steady state of phytoplankton assemblage in tropical lake Catemaco. *Hydrobiologia* **502**: 187-196.
- KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ, J. y TAVERA, R. 1996. Cyanoprokaryota (Cyanobacteria) in the phytoplankton of the lake Catemaco (Veracruz, Mexico). *Arch. Hydrobiol./ Algal. Stud.* **83**: 403-422.
- KRAMMER, K. y LANGE-BERTALOT, H. 1986. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Band 2/1: Bacillariophyceae. 2 Teil: Naviculaceae. Gustav Fisher. 86 pp.
- KRAMMER, K. y LANGE-BERTALOT, H. 1988. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Band 2/2: Bacillariophyceae. 2 Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Gustav Fisher. 596 pp.
- KRAMMER, K. y LANGE-BERTALOT, H. 1991a. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Band 2/3: Bacillariophyceae. 3 Teil: Bacillariaceae (Centrales, Fragilariaceae, Eunotianaceae). Gustav Fisher. 576 pp.

- KRAMMER, K. y LANGE-BERTALOT, H. 1991b. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Band 2/4: Bacillariophyceae. 4 Teil: Bacillariaceae (*Achnanthes*, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*). Gustav Fisher. 437 pp.
- KREBS, C.J. 1985. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Third Edition. Harper and Row, New York. 800 pp.
- KRIEGER, W. 1933. Die Desmidiaceen der Deutschen limnologischen Sunda-Expedition. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* **11**: 129-230.
- KRIEGER, W. 1937. Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigung der außereuropäischen Arten.- 1. Rabenhorst's Kryptogamenflora **13**: 1, 712 pp.
- KRIEGER, W. 1939. Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigung der außereuropäischen Arten.- 2. Teil: Lief. 1 Rabenhorst's Kryptog.- Flora Deutschl., Öster. y Schweiz, Leipzig. 1-117.
- KRIEGER, W. y BOURRELLY, P. 1957. Desmidiacées des Andes du Venezuela.- *Ergebn. deutsch. limnol. Venezuela-Exped. 1952*, Berlin, **1**: 141-195., 12 Pls.
- KRIEGER, W. y GERLOFF, J. 1962. Die Gattung *Cosmarium*. Lief. 1: iii - xviii + 1-112. J. Cramer, Weinheim.
- KUSEL-FETZMANN, E. 1973. Beiträge zur Kenntnis der Algenflora der Hochgebirge Zentralamerikas und der nördlichen Anden. *Hochgebirgsforschung* **3**: 29-68.
- LAMPERT, W. y SOMMER, U. 1997. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford Univ. Press. 382 pp.
- LEWIS, W.M. Jr. 1973. The thermal regime of Lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **18**: 200-217.
- LEWIS, W.M. Jr. 1978a. Dynamics and succession of the phytoplankton in a tropical lake: Lake Lanao, Philippines. *J. Ecol.* **66**: 849-880.
- LEWIS, W. M. Jr. 1978b. Analysis of succession in a tropical plankton community an a new measure of succession rate. *Amer. Natural.* **112**: 401-414..
- LEWIS, W.M. Jr. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 1779-1787.
- LEWIS, W.M. Jr. 1986. Phytoplankton succession in Lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia* **138**: 189-203.
- LEWIS, W.M. Jr., 1987. Tropical Limnology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 159-184.

- LEWIS, W.M. Jr., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. F. Schiemer y K.T. Boland (eds.) In: *Perspectives in tropical limnology*. SPB Academic Publishing: Amsterdam. p. 43-64.
- LIND, O.T., DOYLE, R., VODOPICH, D.S., TROTTER, B.G., LIMÓN, J.G. y DÁVALOS-LIND, L. 1992. Clay turbidity: Regulation of phytoplankton production in a large, nutrient-rich tropical lake. *Limnol. Oceanogr.* **37** (3): 549 - 565.
- LÓPEZ-GARCÍA, J. C., MELO-GALLEGOS, C., MANZO-DELGADO, L. y HERNÁNDEZ-CORZO, G. 1990. Carta Edafología. IV. 7.1. Unidades taxonómicas de suelo. Atlas Nacional de México Vol. II. Naturaleza. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- LUGO VÁZQUEZ, A. 2000. *Variación espacial y temporal de la estructura de la comunidad planctónica del lago de Alchichica, Puebla, con algunos aspectos de interacciones tróficas*. Tesis de Doctor en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 98 pp.
- LUND, J.W. G. 1961. The periodicity of algae in three English lakes. *Verh. Int. Verein. Limnol.* **14**: 147-154
- LUND, J.W. G. 1964. Primary production and periodicity of phytoplankton. *Verh. Int. Verein. Limnol.* **15**: 37-56.
- LUND, J.W. G. 1971. The seasonal periodicity of three planktonic desmids in Windermere. *Mitl. Internat. Verein. Limnol.* **19**: 3-25.
- LUND, J.W.G., KIPLING, G. y LE CREN, E.D. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia* **11**: 143-170.
- MACEK, M., VILA CLARA, G. y LUGO, A. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar. Microb. Food Webs* **8**: 235-249.
- MACQUEEN, D.J. y LEAN, D.R.S. 1987. Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **44**: 598-604.
- MADEREY, I.E y TORRES-RUATA, C. 1990. Carta hidrogeografía. IV.6.6. Evapotranspiración Real. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol. II. Naturaleza.
- MARGALEF, R. 1983. *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona. 1010 pp.
- MARGAIN, R.M. 1989. Lista ficoflorística de la cuenca del Río Pánuco, México. I. Cuerpos de agua temporales (regiones oriental y sur). *Biotam* **1**(3): 24-38.

- MARTÍNEZ-ALMEIDA, V.M. 1989a. Contribuciones a la revisión del género *Microsterias* (Desmidiaceae, Chlorophyta) en Cuba. *Acta Bot. Cubana* **77**: 1-8.
- MARTÍNEZ-ALMEIDA, V.M. 1989b. Desmidiáceas filamentosas (Chlorophyta) de Isla de la Juventud y Pinar del Río, Cuba. *Acta Bot. Cubana* **84**: 1-7.
- MARTÍNEZ-ALMEIDA, V.M. 1997. Desmids from Cuba: A preliminary check-list. *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* **27**: 127-155.
- MARTÍNEZ-ALMEIDA, V.M. 2000. Los géneros *Docidium*, *Haplotaenium*, *Penium*, *Pleurotaenium* y *Triploceras* (Desmidiaceae: Chlorophyta) en Cuba. *Bol. Soc. Mex. Bot.* **65**: 51-62.
- MARTÍNEZ-ALMEIDA, V. y TAVERA, R. 2005. A hydrobiological study to interpret the presence of desmids in Lake Zirahuén, México. *Limnologica* **35** (1-2): 61-69.
- MATSUI, Y. y YAMASHITA, T. 1936. Informe de los Doctores Matsui y Yamashita acerca del Lago de Pátzcuaro y Zirahuén. *Bol. Dept. Forestal, Caza y Pesca, México.* **1**(3): 166-172.
- MELACK, J.M. 1979. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia (Berl)* **44**: 1-7.
- MENDOZA-GONZÁLEZ, A.C. 1985. Estudio florístico ficológico estacional de la laguna de Victoria o de Santiago Tilapa, México. *Phytologia* **58** (7): 479-487.
- MENDOZA, G.A., HUERTA, M.L. y FLORES, G.C. 1985. Estudio florístico de fitoplancton del lago de Zirahuén, Michoacán, México. *Phytologia* **59** (1): 1-8.
- MICROSOFT-EXCEL para WINDOWS. 2000. Microsoft Corporation © 1985-1999
- MURPHY, T.P., LEAN, D.R.S. y NALEWAJKO, C. 1976. Blue-green algae: Their excretion of iron-selective chelators enables them to dominate other algae. *Science* **192**: 900-902
- NAJIBI-FLORES, L. 2003. Man-made lakes in Mediterranean semi-arid climate: the strange case of Dr Deep Lake and Mr. Shallow Lake. *Hydrobiologia* **506-509**: 13-21.
- NAUWERCK, A. 1963. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symb. Bot. Upsal.* **17**(5):1-163.
- NOVELO, É. 1998. *Floras ficológicas del Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. 599 pp.
- NÜRNBERG, G. K. 1995. Quantifying anoxia in lakes. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 1100-1111.
- NWANKO, D.I. 1996. Phytoplankton diversity and succession in Lagos Lagoon, Nigeria. *Arch. Hydrobiol.* **135**: 529-542.

- OLIVA, M.G., LUGO, A., ALCOCER, J., PERALTA, L. y SÁNCHEZ, M. R. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* **466**: 299-306.
- ORDOÑEZ, P., PÉREZ, A., TRACONIS, S. y ROJAS, A. 1982. Características limnológicas y clasificación trófica del Lago de Zirahuén, Mich. - *III National Congress of Sanitary and Environmental Engineering* (Sept. 22-24, 1982), Acapulco, México.
- OSORIO TAFALL, B.G. 1941. Materiales para el estudio del microplancton del lago de Pátzcuaro. México. *Ana. Esc. Nat. Cienc. Biol.* Tomo **2** (2-3): 331-383.
- OSORIO TAFALL, B.F. 1944. Biodinámica del Lago de Pátzcuaro. I- Ensayo de interpretación de sus relaciones tróficas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **5**: 197-227.
- PADISÁK, J., BARBOSA, F., KOSCIJEL, R. y KRIENITZ, L. 2003a. Deep layer cyanoprokaryota maxima in temperate and tropical lakes. *Archives of Hydrobiology Special Issues in Advanced Limnology*, **58**: 175-199.
- PADISÁK, J., SORÓCZKI-PINTÉR É. y REZNER, Z. 2003b. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia* **500**: 243-257.
- PAYNE, A.I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. J. Willey y Sons. Wiley, Chichester, 301 pp.
- PÉREZ, C.E. 1991. Flora y vegetación de la cuenca del lago Zirahuén, Michoacán, México. Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Biología, U.M.S.N.H. 155 pp.
- PÉREZ-VILLEGAS, G. 1990a. Carta Clima. IV.4.2. Viento Dominante. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol. II Naturaleza.
- PÉREZ-VILLEGAS, G. 1990b. Carta Clima. IV.4.3. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol. II Naturaleza.
- PILATI, A. y WURTSBAUGH, W.A. 2003. Importance of zooplankton for the persistence of a deep chlorophyll layer: a limnocorral experiment. *Limnol. Oceanogr.* **48**: 249-260.
- PINTO-COEHLO, R.M. y GIANI, A. 1985. Variações sazonais do fitoplâncton e fatores físico-químicos da água no reservatório, Paranoá, Brasília. *Di. Cienc. Cult.* **37**: 2000-2006.
- POOLE, H.H. y ATKINS, W.R.G. 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **16**: 297-324.
- PRIMER 5 (PLYMOUTH ROUTINES IN MULTIVARIATE ECOLOGICAL RESEARCH). 2001. Version 5.2.8 © Primer-E Ltd.

- PRESCOTT, G. W. 1966. Algae of the Panama Canal and its tributaries.- II. Conjugales.- *Phykos*, New Delhi, 5 (1 y 2): 1- 49., 12 Pls.
- PRESCOTT, G. W., CROASDALE, H. T. y VINYARD, W. C. 1972. Desmidiáles. Part I. Saccodermæ, Mesotaeniaceæ.- North Amer. Flora, New York. Ser. 2/6, 84 pp., Pls. 1-8.
- PRESCOTT, G. W., CROASDALE, H. T. y VINYARD, W. C. 1975. *A Synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceæ: Placodermæ. Section 1.*- North Amer. Flora, Lincoln and London. Ser. 2/6, vii + 275 pp., Pls. 9-57.
- PRESCOTT, G. W., CROASDALE, H. T. y VINYARD, W. C. 1977. *A Synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceæ: Placodermæ, Section 2.*- North Amer. Flora, Lincoln and London. Ser. 2/6, vii + 413 pp., Pls. 58-147.
- PRESCOTT, G. W., CROASDALE, H.T., VINYARD, W.C. y BICUDO, C.E.M. 1981. *A Synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceæ: Placodermæ. Section 3.*- North Amer. Flora, Lincoln and London. Ser. 2/6, vii + 720 pp., Pls. 148-293.
- PRESCOTT, G. W., BICUDO, C. E. M., y VINYARD, W. C. 1982. *A Synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceæ: Placodermæ. Section 4.*- North Amer. Flora, Lincoln and London. Ser.2/6, vii + 700 pp., Pls. 294-447.
- RAMÍREZ-GARCÍA, P. y VÁZQUEZ-GUTIÉRREZ, F. 1989. Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos cráter del estado de Puebla. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol.* UNAM 16 (1): 1-16.
- REDFIELD, A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Ame. Sci.* 46: 205-222.
- REYNOLDS, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press, London. 384 pp.
- REYNOLDS, C.S. 1986. Experimental manipulations of phytoplankton periodicity in large limnetic enclosures in Blelham Tarn, English Lake District. *Hydrobiologia* 138: 43-64.
- REYNOLDS, C. S. 1988. Functional morphology and the adaptative strategies of freshwater phytoplankton. Chapter 10. In: Sandgren, C.D. (ed.): *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press. Cambridge, p. 388-433.
- REYNOLDS, C.S. 1990. Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton. *Freshwat. Biol.* 23: 25-53.

- REYNOLDS, C.S. 1993. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia* **249**: 157-171.
- REYNOLDS, C.S. 1994. The long, the short and the stalled: On the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia* **289**: 9-21.
- REYNOLDS, C.S. 1997. *Vegetation Processes in the Pelagic: A model for ecosystem theory*. Ecology Institute, Oldendorf/Lube, Germany. 371 pp.
- REYNOLDS, C.S., TUNDISI, J.G. y HINO, K. 1983. Observations on a metalimnetic *Lyngbya* population in a stable stratified tropical lake (Lagoa Carioca, Eastern Brasil). *Arch. Hydrobiol.* **97**: 7-17.
- RIOJA, E. 1942. Estudios hidrobiológicos VIII. Observaciones acerca del plancton de San Felipe Xochiltepec (Puebla). I. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México* **13**: 519-526
- RIOJA, E. y HERRERA, T. 1951. Ensayo ecológico sobre el limnobia de Lerma y sus alrededores.- *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autn. México* **22**: 565-591.
- RODEN, E. E. y EDMONDS, J.W. 1997. Phosphate mobilization in iron-rich anaerobic sediments: microbial Fe (III) oxide reduction versus iron-sulfide formation. *Arch. Hydrobiol.* **139**: 347-378.
- ROSAS, C. 1997. La cuenca del lago Zirahuén: los avances del deterioro. Tesis Profesional de Maestría. Facultad de Biología. U.M.S.N.H. 188 pp.
- RUGANI, C. A. 1980. Bacterias amonificantes e fatores ecológicos nos lagos Carioca e Dom Helvécio, Vale do Rio Doce, MG. Tesis de Maestría en Ecología e Recursos Naturais-Limnologia, Universidad Federal de Sao Carlos, Brasil. 169 pp.
- RUTTNER, F., 1938. Stabilität und Umschichtung in tropischen und temperierten Seen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **15** (Tropischen Binnengewässer 7): 178-186.
- RŮŽIČKA, J. 1977. *Die Desmidiaceen Mitteleuropas*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart. 1 (1): vii + 291 pp., 18 Text figs., 44 Pls.
- RŮŽIČKA, J. 1981. *Die Desmidiaceen Mitteleuropas*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart. 1(2): i-ix; p.293- 736, 4 Text figs., Pls. 45-117.
- RZEDOWSKI, J. y REYNA-TRUJILLO, T. 1990. Carta Vegetación IV.8.2. Atlas Nacional de México. Vol. II. Naturaleza. Instituto de Geografía, UNAM.
- SALAS, H. J. y MARTINO, P. 1991. A simplified phosphorus trophic state model for warm-water tropical lakes. *Water Res.*, **25** (3): 341-350.
- SÁMANO BISHOP, A. 1934. Contribución al conocimiento de las algas verdes de los lagos del

- Valle de México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México* **11**(1): 41-50.
- SÁNCHEZ, M. 2001. Variación de la clorofila "a" fitoplanctónica y sus mecanismos de control en un lago atalasoalino tropical. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar y Limnología. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México. 66 pp.
- SÁNCHEZ, M.E. y G. VÁZQUEZ. 1990. Estudio bioecológico de la laguna de Atezca, Hidalgo, México. II. Análisis de la comunidad fitoplanctónica. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* **33**: 9-19.
- SCHAREK, R.L., TUPAS, M. y KARL, D.M. 1999. Diatoms fluxes to the deep sea in the oligotrophic North Pacific gyre at Station ALOHA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **182**: 55-57.
- SCOTT, A. M. y GRÖNBLAD, R. 1957. New and interesting desmids from the southeastern United States. *Acta Soc. Sci. Fennica*, II, B, **2** (8): 1-62, Pls. 1-25.
- SCOTT, A. M., GRÖNBLAD, R. y CROASDALE, H.T. 1965. Desmids from the Amazonian Basin, Brazil.- *Acta Bot. Fenn.* **69**: 1-94., 19 Pls.
- SMITH, V. H. y BENNETT, S. J. 1999. Nitrogen:phosphorus supply ratios and phytoplankton community structure in lakes. *Arch. Hydrobiol.*, **146**: 37-53.
- SOMMER, U. 1986. The periodicity of phytoplankton in lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of central Europe. *Hydrobiologia* **138**: 1-7
- SPSS for Windows. 2003. SPSS v.12 © 1989-2003. www.spss.com
- STATGRAPHICS PLUS. 2001. Statistical Graphics Corp. v. 5.1© 1994-2001. www.statgraphics.com
- STATISTICA. 2001. STATSOFT, INC. v. 6.0 © 1984-2001. www.statsoft.com
- SURFER. 2002. (Golden Software Inc) v 8.02. www.goldensoftware.com
- TAFAS, T. y ECONOMOU-AMILLI, A. 1997. Limnological survey of the warm monomictic lake Trichonis (central western Greece): II. Seasonal phytoplankton periodicity- a community approach. *Hydrobiologia* **344** (1-3): 141-153.
- TALLING, J.F. 1966. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Int. Revue. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **51**: 545-621.
- TALLING, J.F. 1986. The seasonality of phytoplankton in African lakes. *Hydrobiologia* **138**: 139-160.

- TALLING, J.F. 1987. The phytoplankton of Lake Victoria (East Africa). *Arch. Hydrobiol.* **25**: 229-256.
- TALLING, J.F. y LEMOALLE, J. 1998. *Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters*. Cambridge University Press. 441 pp.
- TALLING, J.F. y TALLING, I.B. 1965. The chemical composition of African lake waters. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **50**: 421-463.
- TAMAYO, J.L. y WEST, R.C. 1964. The hydrography of Middle America.- In: Wauchope, R. y West, R.C. (eds.): *Handbook of Middle America Indians*.- University of Texas Press. Austin, Texas. p. 84-121.
- TAVERA, R. y CASTILLO, S. 2000. An eutrophication-induced shift in the composition, frequency and abundance of phytoplankton in Lake Catemaco, Veracruz, Mexico. Munawar, M., S.G. Lawrence. L.F. Munawar & D.F. Malley (eds.). *Aquatic Ecosystems of Mexico*. Ecovision World Monograph Series. Backhuys Publishers: Leiden, p. 103-117.
- TAVERA, R. y MARTINEZ-ALMEIDA, V. 2005. Atelomixis as a possible driving force in the phytoplankton composition of Zirahuén, a warm-monomictic tropical lake. *Hydrobiologia* **533** (1): 199-208.
- TEILING, E. 1967. The desmids genus *Staurodesmus*- *Ark. Bot.*, Stockholm, Ser. 2, **6**(11): 467-629.
- THÉRÉZIEN, Y. 1985. Contribution à l'étude des Algues d'eau douce de la Guyane Française à l'exclusion des diatomées. *Bibliotheca Phycologica*, J. Cramer, **72**: 275 pp., 47 Pls.
- THOMASSON, K. 1971. Amazonian algae.- *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, Sér. 2., Fasc. **86**: 1-57., 24 Pls.
- TILMAN, D. y KIESLING, R.L.. 1984. Freshwater algal ecology. Taxonomic trade-offs in the temperature dependence of nutrient competitive abilities. In: *Current Perspectives in Microbial Ecology*. Eds. M.J. Klug y C.A. Reddy, *Amer. Soc. Microbiol.*: 314-319.
- TILZER, M. y SCHATZ, K. 1976. Seasonal and vertical pattern of phytoplankton light adaptation in a high mountain lake. *Arch. Hydrobiol.* **77**: 488-504.
- TORRES-OROZCO, R.E., JIMÉNEZ-SIERRA, C. y PÉREZ-ROJAS, A. 1996. Some limnological features of three lakes from Mexican neotropics. *Hydrobiologia* **341**: 91-99.
- UNITED STATES ENVIRONMENTAL PROTECTION AGENCY (USEPA). 2003. Method 445.0 In vitro determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and freshwater algae by

- fluorescence. Cincinnati, OH: National Exposure Research Laboratory, US Environmental Protection Agency. <http://www.epa.gov/nerlewww/marinmet.htm>
- VARIS, O. 1990. Development of phytoplankton community in a restored eutrophic lake- A multivariate analysis. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 693-697.
- VIDAL-ZEPEDA, R. 1990a. Carta Clima. IV.4.4. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- VIDAL-ZEPEDA, R., 1990b. Carta Clima. IV.4.10. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol. II. Naturaleza.
- VOROS, I. y PADISÁK, J. 1991. Phytoplankton biomass and chlorophyll a in some shallow lakes in central Europe. *Hydrobiologia* **215**: 111-119.
- WETZEL, R.G. 1975. *Limnology*. Saunders. Philadelphia. 743 pp.
- WETZEL, R.G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Third Ed. Academic Press. San Diego, USA. 1006 pp.
- WETZEL, R.G. y LIKENS, G.E. 1991. *Limnological Analysis*. 2nd Edition. Springer-Verlag, New York . 391 pp.
- WOELKERLING, W.J. 1976. Wisconsin Desmids I. Aufwuchs and plankton communities of selected acid bogs. *Hydrobiologia* **48**: 209-232.
- WOELKERLING, W.J. y GOUGH, S.B. 1976. Wisconsin Desmids III. Desmids community composition and distribution in relation to lake type and water chemistry. *Hydrobiologia* **51**: 3-32.

ANEXOS

Lago Zirahuén, Julio 2001 a Julio 2002. Datos y estadígrafos en la columna de agua de:

1. Radiación.
2. Variables y/o ecuaciones relacionadas con el factor radiación.
3. Temperatura.
4. Oxígeno disuelto.
5. Porcentaje de saturación de oxígeno.
6. Conductividad específica.
7. pH.
8. Fósforo reactivo soluble ($P-PO_4^{3-}$).
9. Fósforo total ($P-P_{TOT}$).
10. Nitrato (NO_3^-).
11. Amonio (NH_4^+).
12. Densidades de Conjugatophyceae.
13. Densidades de Bacillariophyceae.
14. Densidades de *Cyclotella ocellata*.
15. Densidades de Chlorophyceae.
16. Densidades de Cyanoprokaryota.
17. Densidades de Dinophyceae.
18. Densidades de Chrysophyceae.
19. Densidades de Euglenophyceae.
20. Densidades totales del fitoplancton por grupos taxonómicos.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J
0.2	246.1	248.4	147.2	184.0	190.9	186.3	38.0	195.5	181.7	174.8	195.5	232.3	239.2
1	170.2	170.2	62.1	85.1	108.1	87.4	22.5	154.1	119.6	98.9	112.7	124.2	101.4
2	119.6	115.0	42.8	48.3	63.9	44.9	10.5	72.2	89.7	70.2	86.0	35.4	63.7
3	73.6	43.0	24.2	40.0	38.6	26.9	8.1	47.8	69.0	52.9	59.8	29.0	37.4
4	60.0	35.9	16.8	25.5	23.2	17.3	5.2	32.4	52.9	40.7	46.9	22.3	21.9
5	41.4	30.4	9.7	18.6	15.4	10.4	3.5	26.2	45.5	31.1	33.1	18.6	15.6
6	31.7	25.5	5.5	12.0	9.4	6.2	2.4	23.0	36.6	18.4	23.9	14.7	9.1
7	23.7	20.5	4.3	7.8	5.8	4.5	1.5	17.0	28.3	14.3	18.5	11.0	5.9
8	15.9	13.6	2.6	6.1	3.5	2.8	1.1	12.8	22.8	10.4	14.3	8.7	4.0
9	10.6	8.5	1.9	4.0	2.1	1.9	0.7	10.1	17.9	8.1	10.4	6.5	2.6
10	8.5	7.2	1.2	2.6	1.4	1.2	0.5	8.4	15.2	6.4	7.2	4.6	1.8
11	5.3	5.7	0.7	2.0	0.5	0.8	0.4	6.2	12.4	5.2	5.0	3.3	1.1
12	3.2	3.9	0.5	1.4	0.4	0.6	0.2	4.8	10.1	3.7	3.7	2.2	0.7
13	2.4	2.8	0.3	0.9	0.2	0.4	0.2	3.5	8.1	2.9	2.7	1.5	0.5
14	1.6	1.7	0.2	0.6	0.2	0.2	0.1	2.6	6.2	2.3	2.2	1.2	0.3
15	0.8	1.1	0.1	0.5	0.1	0.2	0.1	2.1	5.6	1.7	1.7	0.9	0.2
16	0.6	0.8	0.0	0.3	0.0	0.1	0.0	1.4	4.3	1.3	1.2	0.7	0.1
17	0.4	0.5	0.0	0.2	0.0	0.1	0.0	1.2	3.2	1.0	0.9	0.5	0.0
18	0.3	0.4	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.9	2.3	0.7	0.7	0.4	0.0
19	0.1	0.2	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.7	1.8	0.6	0.5	0.2	0.0
20	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	1.3	0.4	0.3	0.1	0.0
Prom.	38.9	35.0	15.2	21.0	22.1	18.7	4.5	29.7	35.0	26.0	29.9	24.7	24.1
D.E.	65.2	64.7	34.3	43.1	47.1	43.7	9.3	51.9	46.3	43.2	48.9	54.8	55.5
Máximo	246.1	248.4	147.2	184.0	190.9	186.3	38.0	195.5	181.7	174.8	195.5	232.3	239.2
Mínimo	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	1.3	0.4	0.3	0.1	0.0
Máx-Mín	246.1	248.3	147.2	184.0	190.9	186.3	38.0	195.1	180.4	174.4	195.2	232.2	239.2

Anexo 1. Radiación acuática ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en la columna de agua del lago Zirahuén.
Julio 2001 a Julio 2002.

Mes	Z _{ds}	Iz _{ds}	I _o	ln I _o /Iz _{ds}	Z _{eu}	Z _{eu} :Z _{ds}	Z _{mix}	Z _{eu} :Z _{mix}	Kd
Jul-01	3.8	64	246.1	1.34	13	3.42	10	1.30	0.35
Ago-01	3.8	32	248.4	2.04	14	3.55	16	0.84	0.39
Sep-01	3.1	23	147.2	1.86	9.5	3.06	18	0.53	0.57
Oct-01	3.2	37	184.0	1.61	12	3.59	20	0.58	0.49
Nov-01	3.5	28	190.9	1.93	9.5	2.71	25	0.38	0.52
Dic-01	3.5	18	186.3	2.32	9	2.57	35	0.26	0.6
Ene-02	3.2	7	38.0	1.71	11	3.43	35	0.31	0.48
Feb-02	5.0	26	195.5	2.01	16	3.1	5	3.10	0.35
Mar-02	8.3	18	181.7	2.29	19	2.29	10	1.90	0.27
Abr-02	5.3	27	174.8	1.88	15	2.83	11	1.36	0.36
May-02	4.5	37	195.5	1.67	15	3.22	10	1.45	0.36
Jun-02	3.6	23	232.3	2.29	12	3.33	10	1.20	0.52
Jul-02	3.5	14	239.2	2.85	9.5	2.71	13	0.73	0.59
Prom.	4.2	27.3	189.2	2	12.5	3.06	16.8	1.10	0.45
D.E.	1.4	14.1	54.9	0.4	3	0.41	9.6	0.80	0.11
Máx.	8.3	64.4	248.4	2.9	19	3.59	35	3.10	0.6
Mín.	3.1	6.9	38	1.3	9	2.29	5	0.30	0.27
Máx-Mín	5.2	57.5	210.5	1.5	10	1.3	30	2.80	0.33

donde:

Z_{ds}= Profundidad de visibilidad del disco de Secchi (m)

Iz_{ds}= Radiación a profundidad disco de Secchi ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

I_o= Radiación en subsuperficie ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

ln I_o/Iz_{ds}= Constante, relaciona la radiación subsuperficial y la radiación a profundidad de visibilidad del disco de Secchi.

Z_{eu}: Zona eufótica. Profundidad con el 99% de extinción de la radiación según lectura en subsuperficie (m).

Z_{eu}:Z_{ds} Relación zona eufótica/lectura profundidad de transparencia disco de Secchi.

Z_{mix}: Zona de mezcla (m).

Z_{eu}:Z_{mix} Relación zona eufótica/zona de mezcla.

Kd = (ln I_o - ln Iz)/Z_{eu} (m^{-1}): coeficiente de atenuación vertical de la radiación (hasta la zona eufótica)

Anexo 2. Variables y/o ecuaciones relacionadas con el factor radiación. Julio 2001a Julio 2002

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Mín.	Máx-Mín
Z1	21.7	21.1	21.3	19.0	19.1	18.0	15.6	17.7	18.5	20.5	22.2	23.1	21.4	19.9	2.1	23.1	15.6	7.5
Z2	21.3	21.1	20.9	20.4	18.4	17.6	16.0	17.3	17.7	20.1	21.8	21.9	21.3					
Z3	20.9	21.1	20.9	20.3	18.4	17.3	16.0	16.7	17.6	19.9	21.4	21.7	21.4					
Z4	19.8	20.7	20.9	20.4	18.3	17.4	16.0	16.5	17.2	19.8	19.3	21.2	21.2					
Z5	19.1	20.7	20.8	20.4	18.4	17.4	16.0	16.5	16.6	18.8	18.0	20.3	21.2					
Z6	18.8	19.1	20.1	20.4	18.4	17.4	16.0	16.5	16.5	18.2	17.1	19.6	21.2					
Z7	18.5	17.9	21.1	20.4	18.4	17.4	15.9	16.3	16.3	18.0	16.9	19.2	19.9					
Z8	18.2	17.7	18.8	20.3	18.4	17.4	16.0	16.3	16.4	17.7	16.8	18.7	18.9					
Z9	17.8	17.8	18.3	19.4	18.4	17.4	16.0	16.1	16.3	17.0	16.7	17.5	17.4					
Z10	17.3	17.3	17.7	17.5	18.1	17.4	16.0	16.1	16.0	16.7	16.7	16.8	16.7					
Z11	17.1	17.1	17.2	17.1	17.4	17.4	16.0	16.0	16.0	16.6	16.5	16.5	16.7					
Z12	16.8	17.1	17.2	17.1	17.2	17.6	16.0	16.0	16.1	16.4	16.4	16.5	16.6	16.7	0.5	17.6	16.0	1.6
Prom.	18.9	19.1	19.6	19.4	18.2	17.5	16.0	16.5	16.8	18.3	18.3	19.4	19.5					
D.E.	1.7	1.7	1.6	1.4	0.5	0.2	0.1	0.5	0.8	1.5	2.3	2.3	2.1					
Máximo	21.7	21.1	21.3	20.4	19.1	18.0	16.0	17.7	18.5	20.5	22.2	23.1	21.4					
Mínimo	16.8	17.1	17.2	17.1	17.2	17.3	15.6	16.0	16.0	16.4	16.4	16.5	16.6					
Máx-Mín	4.9	4.0	4.1	3.3	1.9	0.7	0.4	1.7	2.5	4.1	5.8	6.6	4.8					

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

B

Anexo 3. A. Temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y B. Profundidades muestreadas.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Mín.	Máx-Mín
Z1	8.3	8.1	7.6	8.0	7.4	6.4	6.6	7.8	7.2	8.0	9.4	9.6	9.0	8.0	1.0	9.6	6.4	3.2
Z2	7.3	7.9	7.6	8.3	7.2	6.2	6.8	7.8	7.2	8.0	9.2	9.6	9.0					
Z3	6.2	7.9	7.4	7.9	7.1	6.1	7.0	7.6	7.5	7.8	8.7	9.4	9.0					
Z4	5.5	6.8	7.5	7.8	7.0	6.2	6.9	7.0	7.4	7.6	8.5	8.3	9.0					
Z5	4.4	6.6	6.4	8.0	7.0	6.2	7.1	6.5	6.3	7.0	3.8	7.9	9.0					
Z6	2.7	2.2	3.0	7.8	7.2	6.2	7.2	6.0	5.8	5.8	3.4	6.7	9.4					
Z7	2.2	0.6	7.6	7.9	7.6	6.2	7.2	5.5	5.2	3.8	2.8	6.0	4.4					
Z8	1.9	0.6	0.9	7.8	7.2	6.2	7.2	5.3	5.0	3.2	2.3	5.6	3.8					
Z9	1.3	0.6	0.9	3.0	7.1	6.2	7.2	5.3	5.0	2.8	2.0	3.2	1.7					
Z10	0.6	0.6	0.9	0.8	3.4	6.2	7.3	4.3	3.6	2.0	1.5	1.1	0.9					
Z11	0.6	0.6	0.8	0.7	0.8	6.4	7.4	4.0	2.2	1.8	0.8	1.1	0.9					
Z12	0.6	0.6	0.7	0.7	1.0	6.2	6.8	3.6	2.1	1.6	1.0	1.0	0.9	2.1	2.1	6.8	0.6	6.2
Prom.	3.5	3.6	4.3	5.7	5.8	6.2	7.1	5.9	5.4	5.0	4.4	5.8	5.6					
D.E.	2.8	3.5	3.3	3.3	2.6	0.1	0.2	1.5	1.9	2.7	3.4	3.4	3.8					
Máximo	8.3	8.1	7.6	8.3	7.6	6.4	7.4	7.8	7.5	8.0	9.4	9.6	9.4					
Mínimo	0.6	0.6	0.7	0.7	0.8	6.1	6.6	3.6	2.1	1.6	0.8	1.0	0.9					
Máx-Mín	7.7	7.5	6.9	7.7	6.8	0.3	0.8	4.2	5.4	6.4	8.6	8.6	8.5					

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

B

Anexo 4. A. Oxígeno disuelto (O.D., mg l⁻¹) y B. Profundidades muestreadas.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Mín.	Máx-Mín
Z1	121	117	110	111	103	87	85	105	99	114	138	144	130	113	18	144	85	59
Z2	106	114	109	118	98	83	88	104	97	113	135	141	130					
Z3	89	114	106	112	97	82	91	100	101	110	126	137	130					
Z4	77	97	108	111	96	83	90	92	99	107	118	77	130					
Z5	61	94	92	114	96	83	91	85	83	96	52	120	130					
Z6	37	31	42	111	98	83	93	78	76	77	45	112	136					
Z7	30	8	109	112	104	83	93	72	68	50	37	94	62					
Z8	26	8	12	111	98	83	93	69	65	42	30	83	52					
Z9	18	8	12	42	97	83	94	69	65	37	26	43	23					
Z10	8	8	12	11	46	83	95	56	47	26	19	15	12					
Z11	8	8	11	9	11	86	98	52	29	24	11	15	12					
Z12	8	8	9	9	13	83	88	47	27	21	13	13	12	27	28	88	8	81
Prom.	49	51	61	81	80	84	91	77	71	67	63	83	80					
D.E.	40	50	48	48	35	1	3	20	26	43	51	51	56					
Máx.	121	117	110	118	104	87	96	105	101	114	138	144	136					
Mín.	8	8	9	9	11	82	85	47	27	21	11	13	12					
Máx-Mín	113	109	101	109	93	5	11	58	73	93	128	131	124					

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

B

Anexo 5. A. Porcentaje de saturación de oxígeno (P.S.O., %) y B. Profundidades muestreadas.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Min.	Máx-Mín
Z1	125	122	125	131	133	135	135	131	140	126	128	126	127	129	5	140	122	18
Z2	129	123	120	129	129	130	128	130	135	126	129	129	127					
Z3	127	122	120	129	128	132	127	130	136	125	131	128	127					
Z4	130	123	120	128	128	132	127	130	137	131	135	135	128					
Z5	131	123	121	128	128	132	127	130	138	125	140	131	128					
Z6	131	127	125	128	128	132	127	132	138	126	139	131	128					
Z7	131	130	120	128	128	132	127	133	139	129	136	133	131					
Z8	131	133	128	128	128	132	127	133	139	129	136	134	132					
Z9	133	130	131	133	128	133	127	133	139	133	138	137	135					
Z10	135	135	135	143	132	132	127	133	139	132	139	139	141					
Z11	143	139	142	148	147	132	127	133	139	134	140	143	146					
Z12	146	142	144	149	146	130	127	134	140	134	141	146	146	140	7	149	127	22
Prom.	133	129	127	134	132	132	128	132	138	129	136	134	133					
D.E.	6	7	9	8	7	1	2	1	2	3	4	6	7					
Máximo	146	142	144	149	147	135	135	134	140	134	141	146	146					
Mínimo	125	122	120	128	128	130	127	130	135	125	128	126	127					
Máx-Mín	21	20	24	21	19	5	8	4	5	8	13	20	20					

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

B

Anexo 6. A. Conductividad específica (K_{25} , $\mu\text{S cm}^{-1}$) y B. Profundidades muestreadas.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Mín.	Máx-Mín
Z1	7.5	7.8	7.5	7.1	6.6	6.5	7.7	7.6	7.8	7.3	8.2	8.5	8.0	7.5	0.6	8.5	6.5	2.0
Z2	7.7	7.9	7.4	7.8	7.0	6.7	7.2	7.4	7.8	7.6	8.3	8.7	8.1					
Z3	7.7	8.0	7.6	7.2	7.0	6.9	7.3	7.2	7.8	7.8	8.2	8.7	8.2					
Z4	6.9	7.4	7.6	7.0	7.0	6.9	7.1	7.1	7.0	7.9	8.2	8.2	8.1					
Z5	6.7	7.3	7.1	7.2	7.0	6.9	7.1	7.1	7.2	7.9	8.3	8.0	8.2					
Z6	6.5	6.6	6.7	7.5	7.0	6.9	7.1	6.8	7.0	7.8	6.6	7.9	8.2					
Z7	6.9	6.4	7.5	7.4	7.1	6.9	7.1	6.6	6.9	7.7	6.5	7.7	7.2					
Z8	6.7	6.4	6.6	7.5	7.1	7.0	6.8	6.9	6.9	7.6	6.5	7.8	7.0					
Z9	6.4	6.4	6.5	6.7	7.1	7.0	6.7	6.9	6.8	7.6	6.5	7.4	6.9					
Z10	6.6	6.4	6.5	6.6	6.5	7.0	6.9	6.9	6.7	7.5	6.5	7.2	6.8					
Z11	6.4	6.4	6.5	6.5	6.3	7.0	7.0	6.9	6.7	7.7	6.4	7.1	6.7					
Z12	6.6	6.5	6.5	6.6	6.3	7.0	6.8	6.9	6.6	7.3	6.4	7.1	6.8	6.7	0.3	7.3	6.3	1.0
Prom.	6.9	7.0	7.0	7.1	6.8	6.9	7.1	7.0	7.1	7.6	7.2	7.9	7.5					
D.E.	0.5	0.7	0.5	0.4	0.3	0.1	0.3	0.3	0.5	0.2	0.9	0.6	0.6					
Máximo	7.7	8.0	7.6	7.8	7.1	7.0	7.7	7.6	7.8	7.9	8.3	8.7	8.2					
Mínimo	6.4	6.4	6.5	6.5	6.3	6.5	6.7	6.6	6.6	7.3	6.4	7.1	6.7					
Máx-Mín	1.3	1.6	1.1	1.3	0.8	0.5	1.0	1.0	1.2	0.7	1.9	1.6	1.5					

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

B

Anexo 7. A. pH (unidades) y B. Profundidades muestreadas.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Mín.	Máx-Mín
Z1	0.01	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02	0.00	0.02
Z2	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00					
Z3	0.00	0.01	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00					
Z4	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00					
Z5	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00					
Z6	0.02	0.02	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00					
Z7	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00					
Z8	0.01	0.02	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00					
Z9	0.02	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.01	0.02	0.00					
Z10	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.00					
Z11	0.02	0.02	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.02	0.01					
Z12	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02	0.00	0.02
Prom.	0.01	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00					
D.E.	0.01	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00					
Máx.	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.02	0.01					
Mín.	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00					
Máx-Mín	0.02	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01					

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

B

Anexo 8. A. Fósforo reactivo soluble (PO_4^{3-} ; mg l^{-1}) y B. Profundidades muestreadas.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Mín.	Máx-Mín
Z1	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.03	0.03	0.03	0.03	0.01	0.02	0.02	0.01	0.03	0.01	0.02
Z2	0.02	0.02	0.00	0.01	0.03	0.03	0.02	0.03	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01					
Z3	0.01	0.01	0.01	0.01	0.03	0.01	0.00	0.02	0.03	0.02	0.02	0.01	0.01					
Z4	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.01					
Z5	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.00	0.02	0.01	0.03	0.02	0.01	0.01					
Z6	0.02	0.02	0.01	0.01	0.02	0.02	0.01	0.02	0.03	0.02	0.03	0.03	0.02					
Z7	0.01	0.01	0.00	0.01	0.02	0.02	0.01	0.02	0.03	0.01	0.03	0.03	0.01					
Z8	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.03	0.03	0.02	0.01	0.03					
Z9	0.02	0.01	0.01	0.03	0.03	0.00	0.01	0.01	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02					
Z10	0.01	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02					
Z11	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.01					
Z12	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.00	0.01	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01	0.02	0.01	0.03	0.00	0.03
Prom.	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02					
D.E.	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01					
Máx.	0.02	0.02	0.01	0.03	0.03	0.03	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03					
Mín.	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01					
Máx-Mín	0.01	0.01	0.01	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02					

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

B

Anexo 9. A. Fósforo total ($P-P_{TOT}$; $mg\ l^{-1}$) y B. Profundidades muestreadas.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Mín.	Máx-Mín
Z1	0.06	0.05	0.03	0.04	0.03	0.03	0.05	0.04	0.06	0.03	0.04	0.04	0.04	0.04	0.01	0.06	0.03	0.03
Z2	0.04	0.03	0.03	0.02	0.04	0.04	0.04	0.03	0.04	0.03	0.02	0.03	0.04					
Z3	0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.03	0.03	0.04	0.05	0.03	0.03	0.02	0.04					
Z4	0.07	0.04	0.03	0.05	0.03	0.03	0.04	0.06	0.05	0.03	0.03	0.03	0.04					
Z5	0.04	0.04	0.04	0.03	0.03	0.03	0.04	0.07	0.05	0.05	0.02	0.01	0.04					
Z6	0.06	0.06	0.08	0.02	0.03	0.03	0.05	0.08	0.11	0.04	0.12	0.03	0.04					
Z7	0.07	0.14	0.03	0.03	0.03	0.03	0.05	0.09	0.14	0.06	0.14	0.03	0.04					
Z8	0.11	0.12	0.09	0.02	0.03	0.03	0.04	0.09	0.14	0.06	0.12	0.04	0.04					
Z9	0.11	0.07	0.07	0.03	0.03	0.03	0.03	0.09	0.09	0.12	0.13	0.06	0.07					
Z10	0.09	0.09	0.03	0.03	0.03	0.03	0.05	0.12	0.13	0.14	0.14	0.12	0.04					
Z11	0.06	0.03	0.04	0.02	0.00	0.04	0.04	0.15	0.20	0.15	0.12	0.05	0.03					
Z12	0.02	0.08	0.02	0.02	0.03	0.03	0.03	0.17	0.19	0.18	0.11	0.04	0.04	0.07	0.07	0.19	0.02	0.17
Prom.	0.06	0.07	0.04	0.03	0.03	0.03	0.04	0.09	0.10	0.08	0.09	0.04	0.04					
D.E.	0.03	0.04	0.02	0.01	0.01	0.00	0.01	0.04	0.06	0.05	0.05	0.03	0.01					
Máx.	0.11	0.14	0.09	0.05	0.04	0.04	0.05	0.17	0.20	0.18	0.14	0.12	0.07					
Mín.	0.02	0.03	0.02	0.02	0.00	0.03	0.03	0.03	0.04	0.03	0.02	0.01	0.03					
Máx-Mín	0.09	0.11	0.07	0.03	0.04	0.01	0.02	0.14	0.16	0.15	0.12	0.11	0.04					

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

Anexo 10. A. Nitrato (NO_3^- ; mg l^{-1}) y B. Profundidades muestreadas.

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom.	D.E.	Máx.	Min.	Máx-Min
Z1	0.04	0.02	0.03	0.07	0.03	0.14	0.15	0.03	0.04	0.03	0.00	0.04	0.01	0.05	0.05	0.15	0.00	0.15
Z2	0.01	0.01	0.02	0.06	0.03	0.12	0.20	0.02	0.05	0.01	0.01	0.02	0.02					
Z3	0.01	0.03	0.01	0.04	0.06	0.12	0.13	0.01	0.01	0.01	0.04	0.01	0.03					
Z4	0.04	0.01	0.04	0.04	0.05	0.11	0.12	0.01	0.02	0.01	0.00	0.00	0.02					
Z5	0.03	0.01	0.03	0.04	0.06	0.11	0.13	0.02	0.01	0.03	0.00	0.01	0.05					
Z6	0.01	0.01	0.01	0.01	0.05	0.11	0.14	0.02	0.03	0.04	0.03	0.01	0.03					
Z7	0.05	0.01	0.03	0.04	0.06	0.11	0.16	0.04	0.02	0.02	0.03	0.03	0.04					
Z8	0.02	0.01	0.01	0.06	0.06	0.11	0.13	0.03	0.03	0.05	0.02	0.01	0.02					
Z9	0.04	0.02	0.05	0.09	0.05	0.11	0.10	0.07	0.01	0.02	0.03	0.00	0.02					
Z10	0.04	0.13	0.21	0.32	0.16	0.12	0.14	0.05	0.01	0.01	0.04	0.04	0.10					
Z11	0.21	0.28	0.40	0.43	0.45	0.15	0.12	0.02	0.01	0.04	0.05	0.07	0.27					
Z12	0.43	0.39	0.49	0.47	0.38	0.15	0.14	0.02	0.01	0.01	0.06	0.18	0.28	0.23	0.18	0.49	0.01	0.48
Prom.	0.08	0.08	0.11	0.14	0.12	0.12	0.14	0.03	0.02	0.02	0.03	0.04	0.07					
D.E.	0.12	0.13	0.17	0.17	0.14	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.02	0.05	0.10					
Máx.	0.43	0.39	0.49	0.47	0.45	0.15	0.20	0.07	0.05	0.05	0.06	0.18	0.28					
Min.	0.01	0.01	0.01	0.01	0.03	0.11	0.10	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01					
Máx-Min	0.42	0.38	0.48	0.46	0.42	0.04	0.10	0.06	0.04	0.04	0.06	0.18	0.27					

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10	Z11	Z12
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25	30	35
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25	30	35
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25	30	35

Anexo 11. A. Amonio (NH_4^+ ; mg l^{-1}) y B. Profundidades muestreadas. Julio 2001- 2002

Taxones	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Mín.
Clo_aci	4.8	2.7	3.3	6.0	10.2	8.5	33.5	127.8	62.7	6.6	5.5	3.4	3.0	21.4	36.3	127.8	2.7
Clo_mon	1.5	1.5	8.8	6.8	5.7	10.3	9.5	16.0	2.6	14.4	21.5	17.2	11.9	9.8	6.3	21.5	1.5
Clo_tor	0.3	5.4	14.5	10.2	4.5	10.6	1.1	0.0	1.1	0.0	0.3	0.8	0.8	3.8	4.9	14.5	0.001
Cos_bio	62.0	67.8	58.9	101.6	85.6	48.0	72.4	288.3	100.8	35.7	29.0	25.1	9.8	75.8	69.9	288.3	9.8
Cos_pun	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0	0.0	3.0	3.8	3.6	1.3	9.1	6.6	7.6	2.7	3.2	9.1	0.0
Spo_pla	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.3	1.2	0.0
Sta_ana	223.5	421.9	582.6	690.6	274.6	87.9	139.5	658.7	566.6	171.8	128.4	43.6	82.8	313.2	238.2	690.6	43.6
Sta_fur	0.0	0.0	1.5	15.6	35.5	5.0	11.0	20.7	12.6	19.2	6.8	1.2	1.3	10.0	10.6	35.5	0.0
Sta_lep	229.1	299.9	385.6	567.9	592.9	438.5	970.1	715.5	409.6	262.4	115.8	24.8	52.9	389.6	272.4	970.1	24.8
Sta_lep_ele	41.1	33.9	19.4	31.8	18.7	9.5	61.5	21.8	18.5	3.1	3.2	0.8	8.3	20.9	17.5	61.5	0.8
Sta_lim_cor	2.7	5.6	11.9	46.5	12.2	3.5	10.5	3.2	4.0	9.3	10.4	4.4	6.5	10.0	11.5	46.5	2.7
Sta_lon	11.0	14.6	15.3	17.1	13.5	4.2	14.3	19.6	38.5	54.2	103.3	3.3	3.5	24.0	27.8	103.3	3.3
Sta_mut	21.9	20.6	26.6	22.8	7.4	5.3	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	4.3	3.4	8.7	10.2	26.6	0.0
Sta_smi	110.3	120.5	807.5	480.3	94.3	55.5	172.7	1275.6	661.0	35.7	11.3	49.0	241.9	316.6	384.6	1275.6	11.3
Std_cus	2.7	0.0	8.9	21.9	25.4	25.7	89.9	115.1	19.4	1.5	0.3	0.0	0.4	23.9	36.7	115.1	0.0
Std_sub	31.1	32.9	35.9	49.4	47.4	22.8	60.3	73.8	52.3	14.8	16.3	2.8	1.4	33.9	22.1	73.8	1.4
Integración*	741.8	1027	1982	2069	1228	735	1650	3342	1953	630	461	184	435.3	1264	895	3342	184
PromedioTaxones	8	8	9	12	12	12	12	10	11	10	8	7	8	10	2	12	7

A

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Mín.
Z1	40.2	66.6	122.1	113.7	57.9	26.5	71.4	170.4	77.5	20.3	18.3	11.4	25.8	63.238	47.99	170.4	11.4
Z2	42.1	55.9	114.9	101.7	63.4	31.9	63.8	176.9	79.1	18.3	21.5	13.6	28.9	62.446	46.72	176.9	13.6
Z3	44.7	73.2	96.6	96.9	51	27.6	64.3	175	95.8	20.7	18.8	9.9	25.1	61.508	46.28	175	9.9
Z4	18.9	42.7	108	112.1	46.9	32.8	69.6	123.2	96.7	22	25.4	12.6	39.1	57.692			
Z5	27.3	43.5	103.5	89.4	-	-	-	-	103.9	45.6	15.6	7.8	28.2	51.644			
Z6	20.7	17.1	35.9	82.8	-	-	-	-	88	32.1	12.1	3	30.1	35.756			
Z7	27.9	6.3	108.8	91.9	50	32.3	66	111.4	72.6	32.1	7.2	3.1	10.6	47.692			
Z8	13.8	4.5	10.8	83.4	-	-	-	-	78.1	32.5	9.4	4.8	5.9	27.022			
Z9	13.8	3.9	10.2	33	42.9	26.3	65.3	73.2	55.1	29.3	8.7	3.2	3.9	28.369			
Z10	7.8	1.5	2.4	3.6	19.2	26.9	64.1	51.6	34.7	19.8	5	1.5	2.3	18.492	20.67	64.1	1.5
Integración*	741.8	1027	1982	2069	1228	735	1650	3342	1953	629.7	461	184	435.3	1264.4	895.2	3342	183.5

B

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25

Anexo 12. Densidades de Conjugatophyceae (Desmidiáceas). A- Contribución por taxones ($\times 10^6$ org m^{-2}) y B- Densidad total por profundidades ($\times 10^3$ org l^{-1}). * Integración columna hasta Z= 25 m ($\times 10^6$ org m^{-2})

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Mín.
Z1	2051	2363	2409	3927	2213	727	2404	2999	630	293	307	724	1970	1771	1134	3927	293
Z2	2046	2279	2395	4599	2157	907	2723	2860	662	377	371	834	2810	1924	1241	4599	371
Z3	1839	2281	2377	4599	2363	776	2185	3491	787	268	278	815	2019	1852	1273	4599	268
Z4	173	1711	2372	4817	2087	664	2499	3186	618	240	308	717	2731				
Z5	719	1511	2363	3747	-	-	-	-	566	233	259	442	2347				
Z6	458	600	878	4592	-	-	-	-	500	111	205	236	2387				
Z7	1102	369	2869	3871	2119	609	1404	2761	503	78	164	217	732				
Z8	317	446	340	4456	-	-	-	-	543	105	128	191	319				
Z9	273	371	260	1123	1902	530	1339	2112	476	219	199	79	180				
Z10	198	200	157	94	808	607	1514	2240	799	500	314	74	102	585	645	2240	74
Integración*	28976	38379	44621	90529	50456	17781	52526	71889	16210	6744	7184	11191	35341	36294	25654	90529	6744

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25

B

Anexo 13. A. Densidades de Bacillariophyceae ($\times 10^3$ org l^{-1}) y B. Profundidades muestreadas.

* Integración columna hasta Z= 25 m ($\times 10^6$ org m^{-2})

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Mín.
Z1	2047	2361	2407	3925	2212	725	2399	2981	629	289	306	723	1968	1767	1133	3925	289
Z2	2042	2276	2391	4596	2153	906	2715	2841	659	375	370	832	2805	1920	1239	4596	370
Z3	1835	2279	2375	4597	2363	774	2179	3468	785	267	277	812	2015	1848	1271	4597	267
Z4	172	1707	2370	4815	2086	663	2491	3163	814	237	307	714	2723				
Z5	717	1508	2359	3745	-	-	-	-	559	232	259	439	2343				
Z6	456	600	873	4589	-	-	-	-	494	110	205	234	2383				
Z7	1098	367	2865	3870	2117	607	1400	2741	498	78	162	215	723				
Z8	314	443	337	4454	-	-	-	-	534	105	126	192	316				
Z9	270	367	258	1118	1900	528	1336	2098	470	219	197	78	178				
Z10	196	198	156	93	807	605	1506	2229	793	495	312	74	101	582	642	2229	74
Integración*	28904	38314	44556	90466	50410	17743	52374	71416	16114	6703	7158	11154	35253	36197	25596	90466	6703

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25

B

Anexo 14. A. Densidades de *Cyclotella ocellata* ($\times 10^3$ org l^{-1}) y B. Profundidades muestreadas.

* Integración columna hasta Z= 25 m ($\times 10^6$ org m^{-2})

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Mín.
Z1	21.3	16.5	54.6	21.7	13.5	11.2	16.8	371.4	23.6	58.8	12.3	42.3	34.8	53.8	96.7	371.4	11.2
Z2	27.3	14.0	58.9	18.3	11.6	9.1	13.4	308.0	26.7	49.2	10.1	60.2	43.7	50.0	79.7	308.0	9.1
Z3	25.8	19.2	45.9	20.4	10.8	11.0	14.9	359.7	34.5	54.7	8.6	41.0	27.0	51.8	93.6	359.7	8.6
Z4	2.7	10.8	48.3	21.0	12.6	7.8	19.1	82.8	29.3	46.6	11.8	23.6	44.0				
Z5	6.3	7.2	31.2	19.5	-	-	-	-	11.1	30.3	10.8	9.7	32.1				
Z6	3.6	1.2	8.4	15.6	-	-	-	-	10.5	15.9	7.1	5.1	25.2				
Z7	15.6	3.3	45.3	18.6	4.3	7.9	14.1	25.0	6.5	18.8	7.7	6.2	5.6				
Z8	3.6	3.9	2.1	14.4	-	-	-	-	9.2	11.5	4.2	5.9	3.0				
Z9	3.9	4.2	2.1	7.8	13.5	8.8	12.2	10.8	10.2	7.7	5.6	5.0	3.0				
Z10	4.2	1.2	0.9	0.3	3.0	5.7	12.9	8.0	12.4	14.7	8.1	3.0	2.0	5.9	4.9	14.7	0.3
Integración*	378	271	901	403	262	224	370	4719	552	778	256	625	522	789	1199	4719	224

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25

B

Anexo 15. A. Densidades de Chlorophyceae ($\times 10^3 \text{ org l}^{-1}$) y B. Profundidades muestreadas.

* Integración columna hasta Z= 25 m ($\times 10^6 \text{ org m}^{-2}$)

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Mín.
Z1	10.5	11.7	12.6	26.1	5.1	1.9	6.0	17.9	25.3	60.5	172.0	77.8	27.0	35.0	46.8	172.0	1.9
Z2	14.1	7.5	18.9	16.2	10.2	3.8	4.6	25.0	18.1	66.5	207.4	51.1	59.2	38.7	54.8	207.4	3.8
Z3	9.0	7.5	9.0	19.2	3.8	1.8	3.5	25.4	24.0	244.6	298.0	54.3	95.2	61.2	97.4	298.0	1.8
Z4	2.7	12.6	7.2	12.3	13.3	4.9	3.3	19.1	29.0	105.5	192.4	34.2	24.2	35.4	54.3	192.4	2.7
Z5	4.8	13.2	12.6	23.7	-	-	-	-	22.4	155.8	171.3	24.4	27.7	50.7	64.5	171.3	4.8
Z6	2.7	2.1	2.7	14.4	-	-	-	-	13.4	163.8	120.6	17.5	29.6	40.8	59.2	163.8	2.1
Z7	6.3	2.1	19.2	12.3	4.6	1.8	2.3	12.6	8.9	192.0	79.2	27.3	2.3	28.5	53.3	192.0	1.8
Z8	0.9	0.6	0.0	6.0	-	-	-	-	8.8	138.7	32.7	14.4	7.0	23.2	44.5	138.7	0.0
Z9	1.5	1.8	0.3	1.5	10.8	1.6	2.7	5.7	6.1	64.6	51.4	5.1	1.7	11.9	20.8	64.6	0.3
Z10	1.8	0.0	0.0	0.3	3.0	2.6	2.0	6.0	1.5	25.8	25.6	1.1	0.5	5.4	9.2	25.8	0.0
Integración*	174	165	228	341	193	69	89	440	436	2638	4730	788	764	850	1348	4730	69

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25

B

Anexo 16. A. Densidades de Cyanoprokaryota ($\times 10^3 \text{ org l}^{-1}$) y B. Profundidades muestreadas.

* Integración columna hasta Z= 25 m ($\times 10^6 \text{ org m}^{-2}$)

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Mín.
Z1	2.4	3	5.4	3.3	3	2.1	0.3	0.9	1.3	6.4	10.9	6	3.9	3.8	2.9	10.9	0.3
Z2	2.1	3.9	1.8	2.4	6.3	2	1.9	3.9	3	5.4	25.3	16.9	14.8	6.9	7.4	25.3	1.8
Z3	0.6	3.9	3.3	4.5	8.9	2.1	0.3	0.8	2.2	4.2	15.6	26.6	12	6.5	7.6	26.6	0.3
Z4	0.3	0.6	1.8	3.9	11	2.3	1.4	0.001	2.3	1.8	18.6	9.3	16.4				
Z5	0	1.2	1.8	3.3	-	-	-	-	0.3	3.9	5.1	14.1	7.4				
Z6	0	0.3	0.3	1.2	-	-	-	-	0.001	2.8	1.5	4.8	3.5				
Z7	0.3	0.001	4.2	3.6	3.9	2.1	0.001	0.3	0.001	0.4	0.9	3.5	1.8				
Z8	0.3	0.3	0.6	3.6	-	-	-	-	0.3	1.2	0.3	4.5	0.9				
Z9	0	0.001	0.001	1.5	3.6	1.2	0.5	0.3	0.3	0.3	0.3	8.7	0.9				
Z10	0	0.6	0.6	0.6	0.6	2.8	0.001	0.3	0.001	0.6	0.3	0.6	0.9	0.6	0.7	2.8	0.0
Integración*	21	52	53	72	151	51	19	28	38	71	343	270	158	102	102	343	19

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25

B

Anexo 17. A. Densidades de Dinophyceae ($\times 10^3 \text{ org l}^{-1}$) y B. Profundidades muestreadas.

* Integración columna hasta Z= 25 m ($\times 10^6 \text{ org m}^{-2}$)

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Mín.
Z1	0	1	3	10	2	1	7	5	1	7	6	2	8	4	3	10	0
Z2	2	3	3	2	7	0	0	26	13	12	13	20	31	10	10	31	0
Z3	5	5	4	4	3	3	3	15	8	7	5	9	23	7	6	23	3
Z4	2	1	4	3	5	2	4	14	10	7	15	11	27	8	7	27	1
Z5	2	4	1	3	-	-	-	-	7	6	1	9	13	5	4	13	1
Z6	1	2	1	5	-	-	-	-	7	10	9	5	11	6	4	11	1
Z7	8	2	5	6	3	3	5	13	8	5	10	11	7	7	3	13	2
Z8	2	2	0	1	-	-	-	-	8	7	5	5	6	4	3	8	0
Z9	4	6	2	3	5	1	3	19	4	6	13	7	10	6	5	19	1
Z10	3	3	0	2	2	3	4	13	3	7	8	11	8	5	4	13	0
Integración*	74	82	63	87	105	38	81	399	188	192	225	247	387	167	120	399	38

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25

B

Anexo 18. A. Densidades de Chrysophyceae ($\times 10^3 \text{ org l}^{-1}$) y B. Profundidades muestreadas.

* Integración columna hasta Z= 25 m ($\times 10^6 \text{ org m}^{-2}$)

Z (m)	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx.	Min.
Z1	0.0	0.0	0.3	0.3	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.1	0.2	0.4	0.0
Z2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.3	0.3	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.2	0.4	0.0
Z3	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.2	0.8	0.4	0.0	0.3	0.8	0.0	0.0	0.2	0.3	0.8	0.0
Z4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.3	1.2	0.0	0.0	0.4	0.0	0.4				
Z5	0.0	0.0	0.0	0.3	-	-	-	-	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0				
Z6	0.0	0.0	0.0	0.0	-	-	-	-	0.0	0.0	0.3	0.6	0.0				
Z7	0.0	0.0	0.3	0.0	0.4	0.5	0.6	0.3	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0				
Z8	0.0	0.0	0.0	0.0	-	-	-	-	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Z9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.3	0.6	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0				
Z10	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.3	0.0
Integración*	0.0	0.0	3	1	5	6	10	12	2	2	6	1	1	4	4	12	0

A

Prof (m)	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	Z8	Z9	Z10
Jl01-Mz/02	0.2	5	10	15	16	17	18	19	20	25
Ab;Jn-Jl02	0.2	5	10	11	12	13	14	15	20	25
May-02	0.2	5	10	15	20	21	22	23	24	25

B

Anexo 19. A. Densidades de Euglenophyceae ($\times 10^3$ org l^{-1}) y B. Profundidades muestreadas.

* Integración columna hasta Z= 25 m ($\times 10^6$ org m^{-2})

Grupo Taxonómico	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	Prom	D.E.	Máx	Min
Conjugatophyceae	742	1027	1982	2069	1228	735	1650	3342	1953	630	461	184	435	1264	895	3342	184
Bacillariophyceae	28976	38379	44621	90529	50456	17781	52528	71888	16210	6744	7184	11191	35341	36294	25654	90529	6744
Chlorophyceae	378	271	901	403	262	224	370	4719	552	778	256	625	522	789	1199	4719	224
Dinophyceae	21	52	53	72	151	51	19	28	38	71	343	270	158	102	102	343	19
Cyanoprokariota	174	165	228	341	193	69	89	440	436	2638	4730	788	764	850	1348	4730	69
Euglenophyceae	0	0	3	1	5	6	10	12	2	2	6	1	1	4	4	12	0
Chrysophyceae	74	82	63	87	105	38	81	399	188	192	225	247	387	167	120	399	38
Sumatoria	30364	39978	47850	93502	52399	18905	54745	80828	19379	11055	13205	13303	37609	39471	26134	93502	11055

Anexo 20. Densidades totales del fitoplancton por grupos taxonómicos ($\times 10^6 \text{ org m}^{-2}$). Integración de la columna hasta $Z=25 \text{ m}$.
Julio 2001 a Julio 2002.

Atelomixis as a possible driving force in the phytoplankton composition of Zirahuén, a warm-monomictic tropical lake

Rosaluz Tavera^{1,*} & Víctor Martínez-Almeida²

¹*Ecology of Algae, Department of Ecology and Natural Resources, School of Sciences, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), A.P. 70-474, CU, Coyoacán, 04510, DF México*

²*School of Sciences, UNAM, A.P. 70-474, CU, Coyoacán, 04510, DF México (E-mail: vick_mack2001@yahoo.com)*
(* Author for correspondence: Tel.: +52-55-56456442, Fax: +52-55-54462056, E-mail: rts@lp.fciencias.unam.mx)

Received 26 February 2004; in revised form 28 May 2004; accepted 17 June 2004

Key words: partial atelomixis, tropical lakes, warm-monomictic lakes, ecology of phytoplankton, Desmidiaceae (desmids)

Abstract

The present work reviews our current understanding of the limnology of Lake Zirahuén and extends this knowledge through an analysis of the phytoplankton, illustrating phenomena that typify monomictic tropical lakes. The analysis reinforces the postulate that atelomixis determines the variation in phytoplankton composition of deep tropical lakes with a monomictic mixing regime. Similarly, it is proposed that an incomplete or partial atelomixis, generating a highly dynamic mixing layer, is a force that possibly drives the selection of algal groups, like the Desmidiaceae, with a high surface area to volume ratio. These organisms, characteristic of tropical lakes, though found in the deep epilimnetic layer, receive sufficient irradiance to support their high photosynthetic rate; their high population density survive thanks to a constant supply of nutrients. Lake Zirahuén is a particularly relevant case for Mexico, since the low calcium concentration and the trophic level of the lake provide an explanation for the otherwise uncommon presence of desmids in other Mexican lakes, even in lakes that exhibit atelomictic phenomena.

Introduction

Within the volcanic ridge of central Mexico (1500–3000 masl), several lakes of varying depths have been studied (e.g. Macek et al., 1994; Alcocer et al., 2000; Bernal-Brooks & MacCrimmon, 2000a; García-Rodríguez & Tavera, 2002). As is widely known, high elevation tropical lakes exhibit a warm-monomictic mixing regime. Atelomictic events have also been reported, particularly in the deep lakes of the volcanic ridge (Sánchez, 2001).

Various authors (Barbosa & Tundisi, 1980; Lewis, 1973, 1996) have pointed out that the stratification of tropical lakes is less stable than in lakes at higher latitudes because the amount of heat required to cause important changes in the stability is less in the tropics. Consequently, trop-

ical lakes exhibit wide seasonal variation in the thickness of the mixed layer. Variation in the thickness of the epilimnion is one of the direct causes of atelomixis; the historical concept of which is documented in the work of Barbosa & Padišák (2002). Atelomixis seems to be very important for tropical limnology but it is still poorly documented.

Variations in the thickness of the metalimnion and depth of epilimnion that Zirahuén exhibits, are mirrored by the establishment of an accentuated thermocline during most of the year, and this could be indirectly interpreted as atelomixis. Particularly outstanding is that the composition of phytoplankton may reflect the importance of

atelmixis as a directive force, *sensu* Barbosa & Padišák (2002). According to a host of studies, the phytoplankton of Lake Zirahuén is composed of a large diversity of species of desmids (De Buen, 1943, Mendoza et al., 1985; Bernal-Brooks, 1988; Alvarado-Villanueva, 1996); we have observed that this diverse composition is still present today. Given that the constant presence of desmids in Mexican lakes is uncommon, the relevance of the group's presence for the documentation of atelmixis in tropical lakes and the causes that could explain this peculiarity in Lake Zirahuén are discussed.

Study area

Lake Zirahuén, in the state of Michoacán, belongs to a group of lakes that are situated in the volcanic belt of the tropical zone of México (Fig. 1). According to De Buen (1943) and Bernal-Brooks (1988), the lake has an area of 9.7 km² and a volume of 216 Mm³. Its maximum depth is 40 m. The lake originated from the damming of an ancient tributary of the Balsas River and is currently fed by La Palma stream (its sole tributary) and precipitation; there are no effluents (Bernal-Brooks & MacCrimmon, 2000b).

The lake is situated at an altitude of 2075 m above sea level; the region is composed of plio-quadernary extrusive igneous rock from the Cenozoic (Superior Tertiary), which ascended to the surface along crustal fractures, resulting from ENE-WSW oriented crustal extension, with a dominance of large polygenetic volcanoes (Cserna, 1990; Padilla y Sánchez & Aceves-Quesada, 1990). The climate of the region is temperate subhumid with a summer rainy season (García, 1990); the predominant wind velocity is 2–4 m s⁻¹ (Beaufort scale) with an energy less than 10 W m⁻² (Pérez-Villegas, 1990a, b). The annual mean temperature is 12–18 °C (Vidal-Zepeda, 1990a) and the annual mean precipitation is 800–1200 mm (Vidal-Zepeda, 1990b) with an average annual evapotranspiration of 500–900 mm (Maderrey & Torres-Ruata, 1990).

The months of minimum (180–220 h) and maximum (220–260 h) insolation are January and May, respectively (Engracia-Hernández, 1990),

and the predominant vegetation is pine-oak forest (Rzedowski & Reyna-Trujillo, 1990).

Methodology

The sampling program consisted of monthly collections (July 2001–July 2002) in the water column. Samples were obtained with a 3 l van Dorn bottle. Field equipment, complete with adequate electrodes, was used to measure temperature (Horiba ES-14), dissolved oxygen (YSI-51B), and pH and conductivity (Conductronic-18). Chlorophyll *a* was determined with a fluorometer (Turner AU-10) based on samples of 150 ml and using the 445.0 method (USEPA: United States Environmental Protection Agency, 2003). Determination of magnesium, calcium, dissolved inorganic nutrients (NO₃-N, NH₄-N, SRP) and total phosphorous was made following approved USEPA methodology (APHA, 1992; Hach, 1997), using a Hach (DR/2010) spectrophotometer. Transparency was measured with a Secchi disk and irradiance with an irradiator (Kahl Scientific Instrument); *z_{cu}* was calculated with 1% of the subaquatic radiation and the vertical light attenuation coefficient (*K_d*) was calculated according to Kirk (1986). The percentage saturation of oxygen was calculated following Mortimer's nomogram (Wetzel, 1975).

Samples used for taxonomic analysis were taken directly from a 10 µm net, concentrated in a 30 ml flask, and preserved in 2.5% formalin. The census of phytoplankton populations was realized using van Dorn sub-samples of 250 ml preserved in 3% lugol in a 1 ml Sedgwick-Rafter chamber (APHA, 1992) to obtain the density of organisms per liter. Density is expressed per square meter, following Lind (1979), integrating values up to 25 m depth. Cell volumes were calculated from measures of their shapes and applied to the relevant geometrical solids. Biovolume was converted to biomass (considering only living cells) and expressed as percentage of fresh mass (FM). Data for calculation were also integrated up to depth of 25 m.

Depth-time isopleths were plotted with the Surfer software and Kriging as the gridding method (2002).

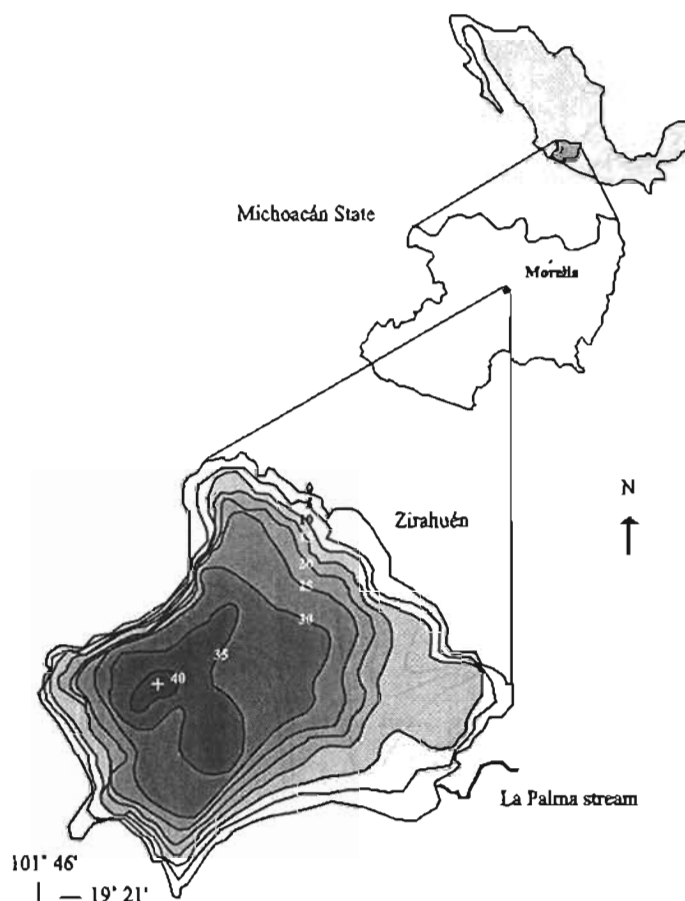


Figure 1. Lake Zirahuén ($19^{\circ} 21'$ to $19^{\circ} 30'$ N and $101^{\circ} 30'$ to $101^{\circ} 46'$ W) in Michoacán State, México (+ sampling point). Bathymetry from Bernal-Brooks & MacCrimmon (2000).

Results

Lake Zirahuén remains stratified the majority of the year, but nonetheless produces a mosaic of temperatures in the epilimnetic layers which changes in relatively short periods lasting only a few weeks (Fig. 2A). The mosaic shown in the figure suggests the existence of a progressive process in the formation of the layers of different densities, which occur during the warm climate period, principally in the spring and summer. Mixing takes place during the hemispheric winter, in December–January, leaving a warm isothermal column (Fig. 2A). The annual mean daytime temperature is 19.9 ± 2.1 °C at the surface and 16.7 ± 0.5 °C at a depth of 35 m. The annual mean concentration of dissolved oxygen (DO) at these same depths is 8.0 ± 1.0 and

2.1 ± 2.1 mg l⁻¹, respectively. The annual variation of DO concentrations in the column profiles an oxicleine which reflects the thermic regime of the lake (Fig. 2B) and an oversaturation (117–136% in 2001 and 138–144% in 2002) at the surface during the summer.

The changes of water masses of different densities which reach the deep layers of the epilimnion tend to modify the thickness of the mixed water layer. Figure 3 shows that the annual variations in the thickness and depth of the metalimnion indicative of a highly dynamic epilimnion, several times surpasses the average depth of the lake (22 m).

Considering the 1% of subaquatic radiation, the ratio z_{cu}/Z_{MIX} demonstrated that radiation frequently penetrated beyond the depth at which mixing occurs, marked by the ceiling of the

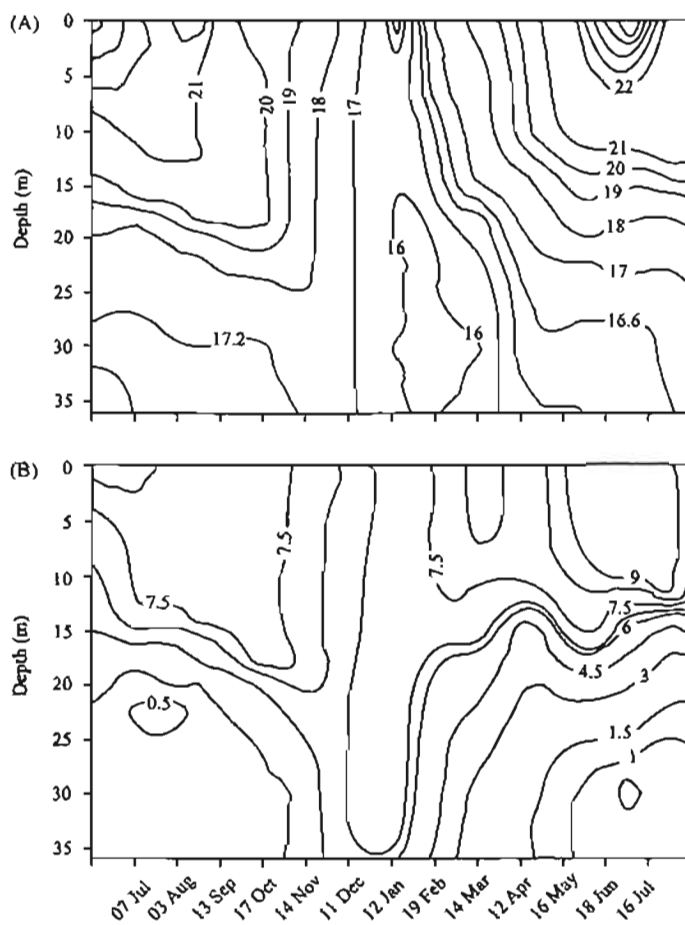


Figure 2. A – isopleths of thermal profiles showing formation of several thermoclines and B – isopleths of dissolved oxygen. Mixing occurs during the hemispherical Winter (December–January). Measuring dates dd-mm from July 2001 to July 2002.

metalimnion, such that photosynthesis should encounter only scarce periods of limitation in the mixed layer (Fig. 3). Values of K_d in the lake fluctuated between 0.27 and 0.54 m.

Quantitatively (org m^{-2}) the dominant phytoplankton species was *Cyclotella ocellata* Pantocsek (Bacillariophyceae, Heterokontophyta, with a total of 11 spp.), even though in February 2002 it was accompanied by *Fusola viridis* Snow (Chlorophyceae, Chlorophyta, with a total of 19 spp.) and in March–July 2002, by this species and *Snowella* cf. *lacustris* (Chodat) Komárek et Hindák (Cyanophyceae, Cyanoprokaryota with a total of 3 spp.). The Desmidiaceae (Chlorophyta) were one of the constant groups and the most diverse, with 17 taxa; however, only four species were abundant enough as to be counted in chambers: *Staurastrum anatinum* Cook et Wills; *S. smithii* Teiling; *S. leptocla-*

dum Nordstedt and *Cosmarium bioculatum* Brébisson ex Ralfs (Fig. 4). Abundance of other groups was very scarce; only *Mallomonas* sp. Chrysophyceae, Heterokontophyta with a total of 3 spp.), *Peridinium* sp. (Dinophyceae, Dinophyta with a total of 5 spp.) and *Trachelomonas volvocina* Ehrenberg (Euglenophyceae, Euglenophyta) had some small contribution to total density.

Evaluation of the cell volume (FM) of living cells during stratification (Table 1) shows that contribution of the abundant desmids to total biomass was important. Generally three to four of such species exceeded 5% at any sampling time. During the stratification, their presence was particularly accentuated in the very deep layer of the epilimnion and metalimnion, which coincides with an intense photosynthetic activity, reflected in the chlorophyll maxima registered at this depth

Table 1. Percentage of biomass (FM) of the most abundant species in monthly samplings during stratification (July–November 2001 and February–July 2002) in the upper 25 m. Values of desmids species over 5% are stressed in Bold for comparison of individual contribution to biomass

	Jul 01	Aug 01	Sep 01	Oct 01	Nov 01	Feb 02	Mar 02	Apr 02	May 02	Jun 02	Jul 02
<i>Cosmarium bioculatum</i>	7.5	5.8	3.6	4.4	5.9	10.7	7.2	4.1	3.1	8.1	1.6
<i>Staurastrum smithii</i>	2.7	2.1	10.2	4.2	1.3	9.7	9.7	0.8	0.3	3.2	7.9
<i>Staurastrum anatinum</i>	25.9	34.2	34.3	28.3	18.0	23.4	38.8	19.0	13.3	13.4	12.6
<i>Staurastrum leptocladum</i>	27.6	25.2	23.6	24.2	40.2	26.3	29.1	30.1	12.4	7.9	8.4
<i>Cyclotella ocellata</i>	33.4	31.0	26.2	37.0	32.9	25.3	11.0	7.4	7.4	34.3	53.6
<i>Snowella cf. lucuairis</i>	2.3	1.6	1.7	1.8	1.6	2.0	3.8	0.4	63.5	30.7	14.9
<i>Fusola viridis</i>	0.5	0.2	0.4	0.2	0.2	2.6	0.4	0.9	0.1	2.4	1.0
% desmids contribution	63.3	67.2	71.5	61.0	65.3	70.1	84.7	54.0	29.0	32.7	30.4

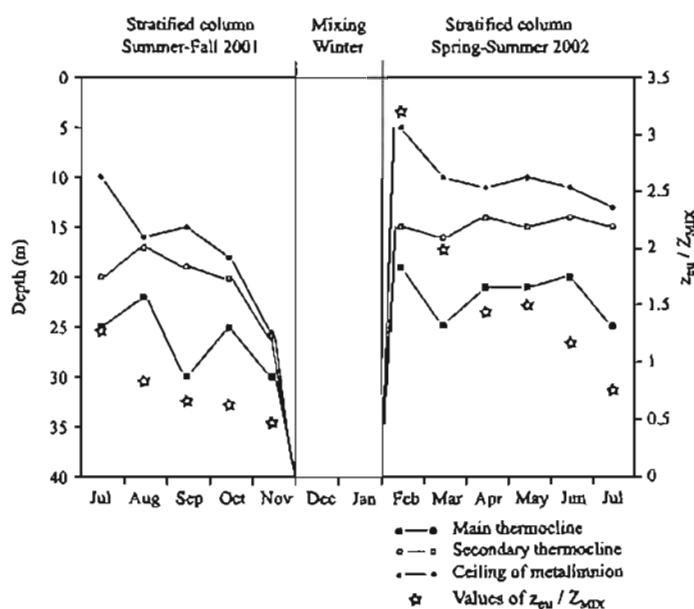


Figure 3. Monthly variations in the thickness of the epilimnion and metalimnion (y_1 -axis) and values of z_{eu}/Z_{MIX} using 1% subaquatic radiation (y_2 -axis). The main and secondary thermoclines indirectly suggest that partial atelomixis is occurring.

(Fig. 5). These maxima were shown to be coincidental with the highest values of total phosphorous recorded in these layers. Considering the entire epilimnion, a correlation analysis between the values of chlorophyll *a* and total phosphorous ($R = 0.75$, $p = 0.01$), showed that a high percentage of the chlorophyll concentration can be explained as a function of the provision of phosphorus (Fig. 6).

Analysis of nutrients in this lake revealed that SRP in the column varied between values that were undetectable up to $10 \mu\text{g l}^{-1}$. Concentrations of $\text{NH}_4\text{-N}$ oscillated between 10 and $490 \mu\text{g l}^{-1}$.

Total phosphorous indicates that there is a slight to moderate trophic condition (P_{TOT} $10\text{--}30 \mu\text{g l}^{-1}$), and magnesium is the dominant cation with an average concentration of $640 \mu\text{g l}^{-1}$, more than 10 times greater than calcium at $40\text{--}60 \mu\text{g l}^{-1}$.

Discussion

Zirahuén is a lake deep enough to become stratified. Once established, the thermocline is maintained stable and is accentuated over the course of the summer (Fig. 2A). The superficial temperature

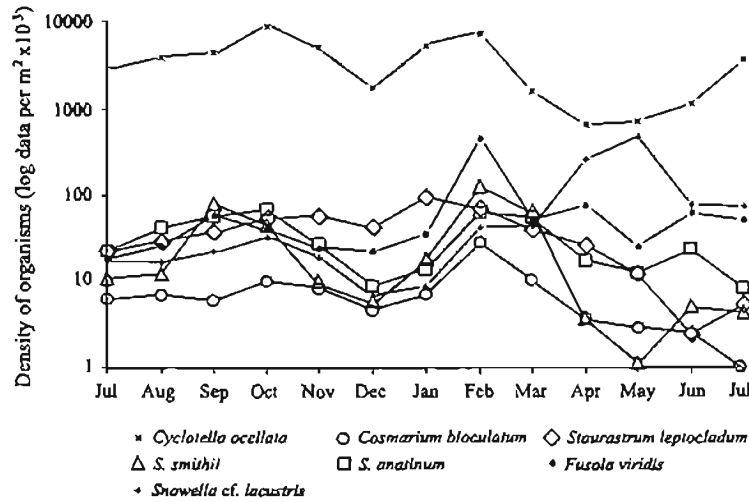


Figure 4. Logarithmic values of density of the abundant species as organisms per square meter (integrated values) in the epilimnetic water column, up to depth of 25 m.

losses that occur during the night produce various water masses of different densities and the wind in the region is not strong or continuous (Vidal-Zepeda, 1990a, b) enough to mix them completely. Similarly, the convection movements that occur in the lake also do not succeed in moving these masses of water that form in the epilimnion, such that these masses tend to 'accumulate' in the epilimnetic column. This 'accumulation' can be seen in the mosaic of isopleths in the thermal profile; even when this is not a direct proof, it could simply be interpreted as atelomixis, but the interpretation of this accumulation of layers of different densities is not trivial – it would support the concept of 'partial atelomixis' expressed by Barbosa & Padisák (2002). Partial or incomplete atelomixis generates what is referred to as a dynamic epilimnion because its thickness and depth vary considerably during the stratified period and depth of metalimnion is affected as well. This seems to be present also in Mediterranean lakes (Neselli-Flores, 2003), but because latitudinal irradiance is connected to the annual minimum water temperature (Lewis, 1996), partial atelomixis is a feature in deep to moderately deep tropical lakes like Zirahuén ($Z_{MAX} = 40$ m), in which stratification persists throughout most of the year.

Even if the mixed layer tends to be stable like in temperate lakes, nutrients moving from the mixed layer to the bottom are transported at some extent into the mixed layer from below; however, in

monomictic tropical lakes that exhibit an instable mixed layer, this re-utilization is magnified by temperature, as the mixed layer moves constantly up and down. It has been clearly established that in tropical lakes, oscillation of the depth of metalimnion can resupply nutrients to the epilimnion, and the epilimnetic increment in nutrients is presented even before the regeneration caused by the annual mixing (Lewis, 1996).

Depending on the frequency in which they are resupplied nutrients, the phytoplankton can utilize these pulses to overcome the limitations caused by the epilimnetic consumption during the stratified period. The pulses of photosynthetic activity in the ceiling of the metalimnion could be a common phenomenon in warm-monomictic lakes in Mexico: this phenomenon has been reported in Lake Alchichica in the state of Puebla, which also forms part of the volcanic belt of the country and has been considered as atelomictic (Sánchez, 2001).

The results of our study demonstrate that this is the case in Zirahuén, but unlike Alchichica (Tavera & Komárek, 1996; Oliva et al., 2001), the phytoplanktonic composition of Zirahuén is characterized by the presence of desmids. Given that one of the most important limitations of phytoplankton is light and the desmids have a high light demand (Reynolds, 1984), it was especially interesting to compare the annual variations in the thickness of the metalimnion with the depth to which irradiance penetrates. The results showed

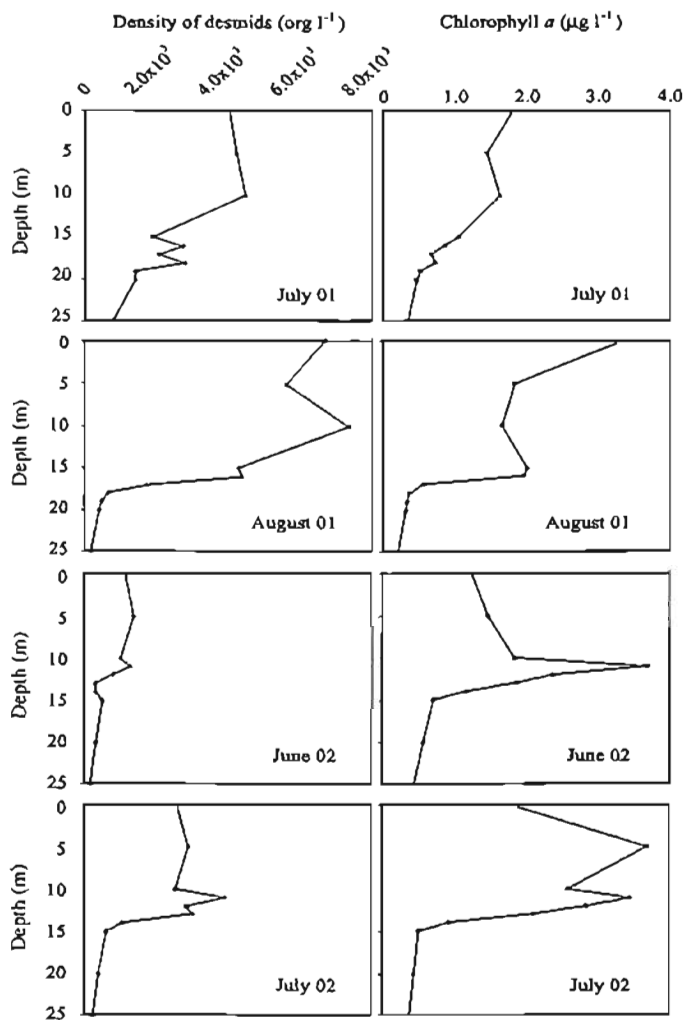


Figure 5. Slopes of density of desmids (graphs at the left) nearly follow slopes of chlorophyll *a* values (graphs at the right), particularly at the deep epilimnetic layers.

that solar irradiance (values of $K_d = 0.27\text{--}0.54\text{ m}$) sufficiently cover the depth of the mix for the majority of the year, even considering the 1% of subaquatic radiation (Fig. 3), since in lakes situated in tropical latitudes some algae can realize intense photosynthetic rates much below 1% incident radiation (Reynolds et al., 1983).

It is significant that the pulses of phytoplankton close to the metalimnion, estimated as chlorophyll *a*, were measured at depths between 10 and 17 m (Fig. 5) and coincide in particular with pulses in the population density of the desmids. It is evident that organisms such as these, with a high concentration of chlorophyll *a*, require constant illumination to prosper in deep layers, i.e. close to the metalimnion, where they are generally trans-

ported due to the mixing and as a function of their cellular volume (Tavera & Castillo, 2000).

Under the consideration that the rate of nutrient regeneration in tropical lakes is high relative to the water temperature (Lewis, 1996), it was important to analyze the correlation between chlorophyll *a* and total phosphorous, both expressed in $\mu\text{g l}^{-1}$. If nitrogen limitation is indeed more common in tropical lakes (Salas & Martino, 1991), according to the data obtained in Zirahuén, nitrogen could occasionally show fluctuations favorable to phytoplankton. In fact, Bernal-Brooks et al. (2002) have proposed that Zirahuén is co-limited by N and P. The correlation thus demonstrates that the pulses of nutrients in this lake are decisive particularly for phosphorous,

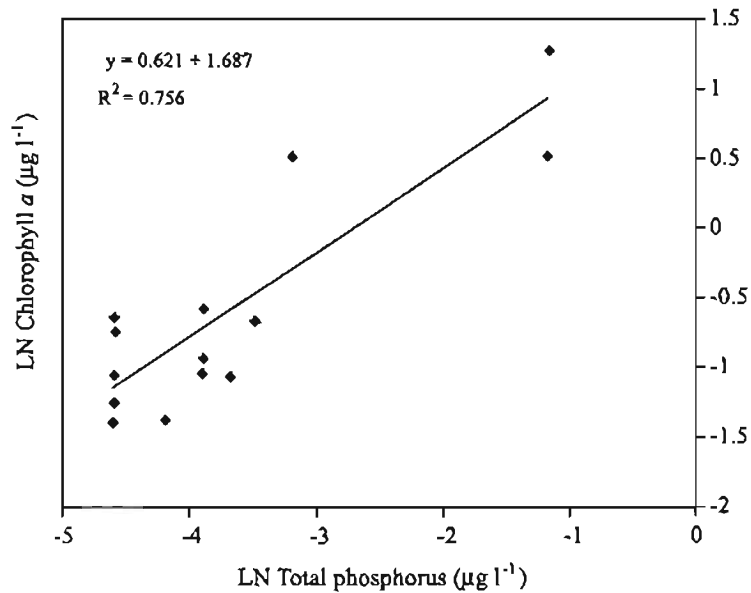


Figure 6. Correlation analysis of chlorophyll *a* and total phosphorus (P_{TOT}) in Lake Zirahuén. Data include deep epilimnetic and metalimnetic values during stratification periods (July–November 2001 and February–July 2002).

since a significant percentage of the annual variation in chlorophyll *a* is explained as a function of the annual variation in the concentration of phosphorous (Fig. 6). This analysis reinforces in a corollary manner the Lewis's (1996) postulate that a secondary supply of nutrients exists in tropical lakes during the stratification due to the instability of the mixed layer or dynamic epilimnion. As a result of this secondary supply, the spatially coincidental chlorophyll maxima, can be explained.

There exists one further characteristic of Zirahuén that seems to us also relevant in regards to the ecological role of atelomixis in tropical lakes. The difference in phytoplanktic composition of temperate lakes was comprehensively illustrated by Reynolds (1994) in relation to mixing and irradiance. Negative selection of species with a high GALD (Greatest Axial Linear Dimension *sensu* Reynolds, 1984) is frequently found, even when the depth of irradiance could sometimes be satisfactory, because sedimentation is overcome with greater difficulty by large, heavy, and relatively immobile cells (Padišák et al., 2003b). Due to their considerable volume, it is thus uncommon to find desmids as a habitual component of the phytoplankton during stratification in temperate lakes and a deep chlorophyll maximum is often related to cyanoprokaryota in temperate as well as

tropical lakes (Padišák et al., 2003a), but to find desmids well represented in the phytoplankton in tropics is due to the incomplete atelomixis (Barbosa & Padišák, 2002) of which we have spoken, a characteristic of the type of mixing in lower latitudes.

However, one might ask why the desmids are not a characteristic group of phytoplankton in other warm monomictic lakes in the tropical zone of Mexico. With respect to this point, case studies assessing the phytoplanktic composition as well as the ionic composition and nutrient concentration are lacking, and the explanation could be related to these characteristics. Many species of desmids are sensitive to elevated trophic conditions and their presence may be severely limited by high concentrations of calcium, since they are especially sensitive to the presence of this ion (Gerrath, 2003). With respect to the influence of trophic condition and given that in Zirahuén the dominant ion is not calcium but magnesium, we think that there may be a greater (eventual) fluctuation of nutrient concentrations than revealed by our data; this would explain why the desmids, while an important group, are not the dominant one. It is worth to mention of discrepant reports of the nutrient concentrations that exist in this lake (Bernal-Brooks & MacCrimmon, 2000b).

Conclusions

In Zirahuén, as in other tropical lakes, incomplete atelomixis may be the most important cause of the maintenance of the desmids as an important component of the phytoplankton, because in monomictic temperate lakes these organisms are generally limited by the lack of light and small amount of nutrients in the deep layers of the epilimnion, where their elevated GALD tends to drive them. However, in atelomictic tropical lakes, these organisms can be constantly resupplied with nutrients and, if they are well illuminated at that depth, the limitation caused by their elevated demand for light is minimized. Nevertheless, in Mexican lakes, the observations from Zirahuén shows that the calcium and the dissolved inorganic nutrient concentrations are particularly relevant factors for the presence of this group, because in addition to partial atelomixis, it is also necessary for the lakes to provide a moderate trophic condition and a concentration of magnesium dominant to calcium, which is uncommon in our continental waters (Ramírez-García & Vázquez-Gutiérrez, 1989; Tavera & Komárek, 1996).

Acknowledgements

The authors thank to Dr. Judit Padišák and Dr. Eberto Novelo as well as two anonymous reviewers for helpful comments that greatly improved this paper. We thank the scholarship for postgraduate studies granted by CONACYT to the second author and the financial support from the School of Sciences and the Postgraduate Program in Biology of UNAM. We would also like to thank the help of Dr. F. Bernal-Brooks during fieldwork and the facilities provided by Lic. Velázquez-Portilla, director of the Municipal Fishery Commission in Pátzcuaro, Michoacán.

References

- APHA (American Public Health Association), 1992. Standard Methods for examination of Water and Wastewater. 17th edition. American Public Health Association, New York.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M. R. Sánchez & G. Villacorta, 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. *International Association of Theoretical and Applied Limnology* 27: 3166–3169.
- Alvarado-Villanueva, R., 1996. Análisis espacio-temporal del fitoplancton en el lago de Zirahuén, Michoacán, México (Spatial and temporal analysis of the phytoplankton in Lake Zirahuén, Michoacan, Mexico. MSc (thesis) Tesis Maestría. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 106 pp.
- Barbosa, F. A. R. & J. Padišák, 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *International Association of Theoretical and Applied Limnology* 28: 1385–1395.
- Barbosa, F. A. R. & J. G. Tundisi, 1980. Primary production of phytoplankton and environmental characteristics of a shallow quaternary lake at eastern Brazil. *Archiv für Hydrobiologie* 90: 139–161.
- Bernal-Brooks, F. W., 1988. Limnology of Lake Zirahuén Relative to Cultural Impacts. MSc thesis. University of Guelph, Canada, 80 pp.
- Bernal-Brooks, F. W. & H. R. MacCrimmon, 2000a. Lake Zirahuén (Mexico): An assessment of the morphometry change based on evidence of water level fluctuations and sediments inputs. *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. In Munawar, M., G. S. Lawrence, I. F. Munawar & D. F. Malley (eds). *Ecovision World Monograph Series*. Backhuys Publishers, Leiden: 61–76.
- Bernal-Brooks, F. W. & H. R. MacCrimmon, 2000b. Lake Zirahuén (Mexico): a pristine reservoir visually insensitive to expected cultural eutrophication. In Munawar, M., G. S. Lawrence, I. F. Munawar & D. F. Malley (eds). *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. *Ecovision World Monograph Series*. Backhuys Publishers, Leiden: 77–88.
- Bernal-Brooks, F. W., L. Dávalos-Lind & O. T. Lind, 2002. Assessing trophic state of an endorheic tropical lake: the algal growth potential and limiting nutrients. *Archiv für Hydrobiologie* 153(2): 323–338.
- Cserna, Z., 1990. Carta Tectónica. IV.2.1 (Tectonic Chart. IV.2.1). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- De Buen, F., 1943. Los lagos Michoacanos. I. Caracteres Generales. El lago Zirahuén (The lakes from Michoacan. I. General Characters. The lake Zirahuén). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 4 (3–4): 211–232.
- Engracia-Hernández, M., 1990. Carta Clima. IV.4.1 (Climate Chart. IV.4.1). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- García, E., 1990. Carta Clima. IV.4.10 (Climate Chart. IV.4.10). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- García-Rodríguez, J. & R. Tavera, 2002. Phytoplankton Composition and biomass in a shallow monomictic tropical lake. *Hydrobiologia* 467: 91–98.
- Gerrath, J. F., 2003. Conjugating green algae and desmids. In Wehr, J. D. & R. G. Sheath (eds), *Freshwater algae of North America: Ecology and Classification*. Academic Press, New York: 918 pp.
- Hach, 1997. DR/2010 Spectrophotometer. Procedures manual. Hach Co., Loveland, CO.

- Kirk, J. T. O., 1986. Optical Limnology: a manifesto. In Deckker, P. & W. D. Williams (eds), *Limnology in Australia*. Australian Limnological Society: 33–62.
- Lewis, W. M. Jr., 1973. The thermal regime of Lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnology and Oceanography* 18: 200–217.
- Lewis, W. M. Jr., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. Perspectives in Tropical Limnology. In Schiemer, F. & K. T. Boland (eds), SPB Academic Publishing, Amsterdam: 43–64.
- Lind, O. T., 1979. *Handbook of Common Methods in Limnology*. The C. V. Mosby Co., St. Louis, 199 pp.
- Macek, M., G. Vilaclara & A. Lugo, 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Marine Microbial Food Webs* 8: 235–249.
- Maderey, L. & C. Torres-Ruata, 1990. Carta Clima. IV.6.6 (Climate Chart. IV.6.6). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- Mendoza, G. A., M. L. Huerta & G. C. Flores, 1985. Estudio Florístico de fitoplancton del lago de Zirahuén, Michoacán, México (Floristic study of phytoplankton in Lake Zirahuén, Michoacán, Mexico). *Phytologia* 59(1): 1–8.
- Naselli-Flores, L., 2003. Man-made lakes in Mediterranean semi-arid climate: the strange case of Dr Deep Lake and Mr Shallow Lake. *Hydrobiologia* 506–509: 13–21.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta & M. R. Sánchez, 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299–306.
- Padilla y Sánchez, R. & F. Aceves-Quesada, 1990. Carta Geología. IV.1.1 (Geology Chart. IV.1.1). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- Padisák, J., F. Barbosa, R. Koschel & L. Krienitz, 2003a. Deep layer cyanoprokaryota maxima in temperate and tropical lakes. *Archives of Hydrobiology Special Issues in Advanced Limnology* 58: 175–199.
- Padisák, J., É. Soróczki-Pintér & Z. Reznér, 2003b. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia* 500: 243–257.
- Pérez-Villegas, G., 1990a. Carta Clima. IV.4.2 (Climate Chart. IV.4.2). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- Pérez-Villegas, G., 1990b. Carta Clima. IV.4.3 (Climate Chart. IV.4.3). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- Ramírez-García, P. & F. Vázquez-Gutiérrez, 1989. Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos cráter del estado de Puebla (Contributions to the Limnobotanic study in the littoral zone of six crater lakes in Puebla State). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 16(1): 1–16.
- Reynolds, C. S., J. G. Tundisi & K. Hino, 1983. Observations on the metalimnetic *Lyngbya* population in a stably stratified tropical lake (Lagoa Carioca, Eastern Brazil). *Archiv für Hydrobiologie* 97: 7–17.
- Reynolds, C. S., 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, 384 pp.
- Reynolds, C. S., 1994. The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia* 289: 9–21.
- Rzedowski, J. & T. Reyna-Trujillo, 1990. Carta Vegetación. IV.8.2. (Vegetation Chart. IV.8.2). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- Salas, H. J. & P. Martino, 1991. A simplified phosphorus trophic state model for warm-water tropical lakes. *Water Research* 25(3): 341–350.
- Sánchez, M., 2001. Variación de la clorofila 'a' fitoplanctónica y sus mecanismos de control en un lago atalasoalino tropical (Variation of phytoplanktic chlorophyll 'a' and its mechanisms of control in a tropical athalasoalino lake, MSc. thesis). Tesis de Maestría en Ciencias del Mar y Limnología. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, 66 pp.
- Surfer, 2002. Golden Software Incorporation v 8.02. Available in: (<http://www.goldensoftware.com>).
- Tavera, R. & J. Komárek, 1996. Cyanoprokaryotic assemblages in the volcanic lake of Alchichica, Puebla State, Mexico. *Archiv für Hydrobiologie/Algalological Studies* 83: 511–538.
- Tavera, R. & S. Castillo, 2000. An eutrophication-induced shift in the composition, frequency and abundance of phytoplankton in Lake Catemaco, Veracruz, Mexico. In Munawar, M., S. G. Lawrence, L. F. Munawar & D. F. Malley (eds), *Aquatic Ecosystems of Mexico*. Ecovision World Monograph Series. Backhuys Publishers, Leiden: 103–117.
- United States Environmental Protection Agency (USEPA), 2003. Method 445.0 In vitro determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and freshwater algae by fluorescence. National Exposure Research Laboratory, US Environmental Protection Agency, Cincinnati, OH. Available in: (<http://www.epa.gov/nerleww/marinmet.htm>).
- Vidal-Zepeda, R., 1990a. Carta Clima. IV.4.4 (Climate Chart. IV.4.4). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- Vidal-Zepeda, R., 1990b. Carta Clima. IV.4.10 (Climate Chart. IV.4.10). Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía, UNAM. Vol II. Naturaleza.
- Wetzel, R. G., 1975. *Limnology*. Saunders College Publishing, Philadelphia, 743 pp.

A hydrobiological study to interpret the presence of desmids in Lake Zirahuén, México

Víctor Martínez-Almeida, Rosaluz Tavera*

Department of Ecology and Natural Resources, Ecology of Algae, School of Sciences, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), AP 70-474, CU, Coyoacán DF 04510, México

Received 16 August 2004; accepted 7 January 2005

Abstract

Monthly collections of phytoplankton were supported by physical–chemical data and measures of chlorophyll *a* concentrations in the search for particular environmental factors that could explain the constant presence of desmids in a Mexican tropical lake, a characteristic not common among the phytoplanktic communities of Mexican lakes. Samplings were taken from the water column in the deepest part of the lake (40 m) and intensified in the metalimnetic zone, whose establishment was monitored by observations of temperature and oxygen profiles. The general behavior of Lake Zirahuén was typical of warm monomictic tropical lakes at high elevation: a short mixing phase during the hemispheric winter. The depth of Z_{MIX} and Z_{eu} revealed a well-illuminated epilimnion, suggesting that phytoplankton communities are not likely to be light-limited. The oligotrophic nature of the lake is indicated by discrete concentrations of inorganic nutrients, P_{TOT} in the interval of 0.01–0.03 mg l⁻¹ and chlorophyll *a* between 0.23 and 3.98 µg l⁻¹. These characteristics together with a low concentration of calcium, define a lacustrine environment different from other Mexican lakes, and one that could be suitable for desmids communities.

© 2005 Elsevier GmbH. All rights reserved.

Keywords: Desmids; Warm monomictic lakes; Tropical lakes; Limiting factors; Calcium–magnesium in lakes; Lake Zirahuén; México

Introduction

Lake Zirahuén is one of the most well-studied localities in México. The first report of the lake was made by De Buen (1943), and several decades later this water body is still the subject of investigation by other limnologists (Ordoñez, Pérez, Traconis, & Rojas, 1982; Chacón-Torres & Muzquiz, 1991; Bernal-Brooks, 1988; Bernal-Brooks & MacCrimmon, 2000a, b; Bernal-

Brooks, Dávalos-Lind, & Lind, 2002). Compared to other Mexican lakes, the most notable limnological characteristics of Zirahuén are its depth, transparency, and trophic state, which seem contradictory given the accentuated industrial and agricultural use of the basin and the unfortunate influence of household waste (Bernal-Brooks & MacCrimmon, 2000b).

Considering the hydrobiological aspects of the lake, the studies realized by De Buen (1943), Osorio-Taffall (1941), Mendoza, Huerta, & Flores (1985) and Bernal-Brooks (1988) have provided valuable information on communities in this lake, though taxonomy or abundance and variation of algal species has not been

*Corresponding author. Tel.: +52 55 56 22 48 37; fax: +52 55 54 46 20 56.

E-mail address: rts@hp.ciencias.unam.mx (R. Tavera).

evaluated in detail. Nonetheless, the studies are consistent in recording Chlorophyta as the most diverse group (more than 40% of taxa), and particularly the mention of the desmids as noteworthy. In the most recent work (Alvarado-Villanueva, 1996), a total of 33 desmids were recorded, and the most frequently appearing taxa were as follows: *Staurastrum contortum* G.M. Smith (according to our study this corresponds to *St. smithii* Teiling), *St. leptocladum* Nordstedt, *St. limneticum* var. *cornutum* G.M. Smith, *St. longiradiatum* W. West et G.S. West and *St. paradoxum* Meyen (according to our study this corresponds to *St. anatinum* Cooke et Willis).

Desmids are a common component of the phytoplankton in tropical lakes among the world (Barbosa & Padišák, 2002). Zirahuén is not the exception but, this is not the case in other Mexican lakes (García-Rodríguez & Tavera, 2002; Komárková-Legnerová & Tavera, 1996; Komárková & Tavera, 2003; Lind et al., 1992; Oliva, Lugo, Alcocer, Peralta, & Sánchez, 2001; Osorio-Taffall, 1941).

In the present work, we have verified the species richness of the desmids and attempted to relate this richness to the physical–chemical factors analyzed. The constant presence of desmids in the phytoplankton points to the existence of conditions *sui generis* in Zirahuén.

Materials and methods

Study area

Lake Zirahuén (N 19°26', W 101°45') is a deep lake located at 2075 m asl in the Transversal Volcanic Axis of the tropical zone in México (Fig. 1). The climate, vegetation, and important characteristics of the lake and the basin have been widely described in the literature (Ordoñez et al., 1982; García, 1990; Rzedowski & Reyna-Trujillo, 1990; Pérez, 1991; Bernal-Brooks & MacCrimmon, 2000 a,b; Bernal-Brooks et al., 2002, among others). In the context of this study it is important to mention that Zirahuén is a lake of volcanic origin (damming) that has been described as warm monomictic with thermal stratification from March to November and mixing in December to February. According to Chacón-Torres & Muzquiz (1991), values of acidity and alkalinity in the lake indicate that the carbon source in Zirahuén is basically found in bicarbonate form (63.8 mg l^{-1}) with a total alkalinity value of $1.0\text{--}1.5 \text{ meq l}^{-1}$, and more commonly bound to magnesium than to calcium. These authors indicate that the cations follow the sequence: $\text{Mg}^{2+} > \text{Na}^+ > \text{K}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{Fe}^{2+}$, which is infrequent in lacustrine habitats

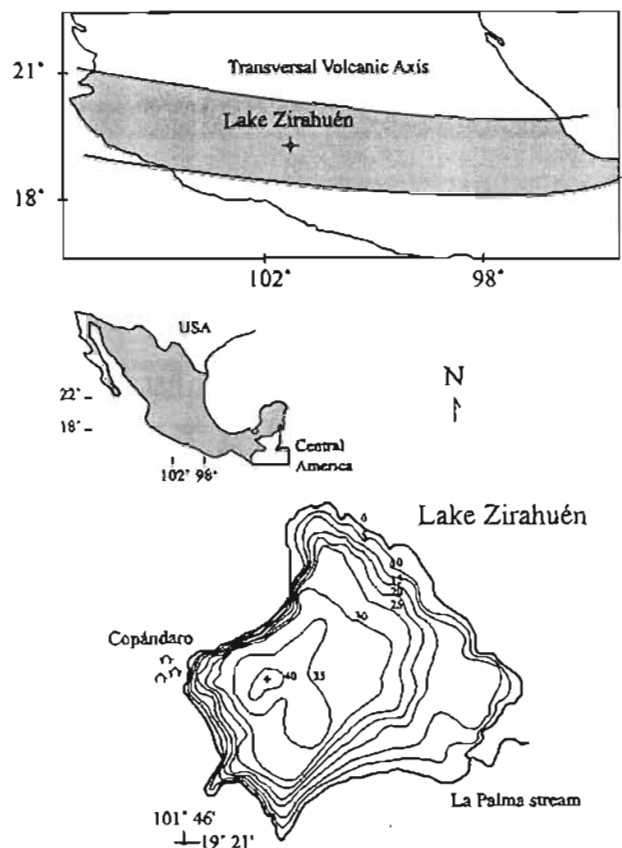


Fig. 1. Lake Zirahuén and its situation in the volcanic belt at the Mexican ENE–WSW region. Morphometry after Ordoñez et al. (1982) (sensu Bernal-Brooks & MacCrimmon, 2000a).

in México (Ramírez-García & Vázquez-Gutiérrez, 1989).

Sampling and measurements

Analyses were realized monthly during a 1-year period from July 2001 to July 2002. The sampling site was located near the Copándaro shore of the lake, which coincides with the deepest limnetic zone (Fig. 1). The temperature of the water column was used as a criterion to determine sampling depths. For the physical–chemical analyses, the counting of phytoplankton and the quantification of chlorophyll (*Chl a*), water samples were taken every 5 m of depth with a van Dorn 3 L bottle, except in the metalimnetic zone where samples were taken every meter. Irradiance was measured with a Kahl 268WA310 irradiator. The vertical light attenuation coefficient (*K_d*) was determined according to Kirk (1986). The following measurements were determined in situ with portable field equipment: temperature (Horiba ES-14); pH and conductivity (Conductronic PC18) and dissolved oxygen (oxymeter YSI 51B). Nutrients and ions (calcium and magnesium) determinations were performed using spectrophotometric

measurements (DR/2010) and following the standard techniques of Hach (1997). Inorganic dissolved nutrients, NH_4^+ , NO_3^- and soluble reactive phosphorus (SRP) as well as total phosphorous (P_{tot}) were determined immediately after each collection with and without filtering the sample, respectively. Conservative cations, calcium and magnesium, were measured on three occasions during the course of the study. Samples from the phytoplankton net (10 μm mesh-aperture) were immediately fixed in 2.5% formalin for later qualitative analysis. Samples from the van Dorn bottle, which were used for counts (250 ml), were preserved in a 3% Lugol solution. Quantification of phytoplankton was realized after allowing at least 15 days for sedimentation; 150 ml of sample were taken off without disturbing the bottom, leaving the organisms concentrated in only 100 ml. Utilization of the Sedgewick–Rafter camera followed the procedures described in the literature (American Public Health Association (APHA), 1992), with magnifications of 160–200 \times and a Carl Zeiss, Jena Docuval BA-2 microscope. Counts were performed on samples of 1 ml until either 15 random transects were completed or 400 individuals were counted for the most abundant species. All organisms (unicellular, filamentous, or colonial) were counted as number of algal units per volume (density). Quantification of chl *a* was made using 150 ml taken from the same van Dorn bottle and filtered immediately in the laboratory (Whatman GF/F \varnothing 47 mm; pore 0.7 μm). Filters were stored frozen in a dry location with silica gel and protected from light until processing. Pigment extraction was realized by macerating the filters in a 90% acetone solution followed by refrigeration for 24 h. The fluorescence of the chl *a* extract was measured in a Turner 10-AU fluorometer, using the EPA 445.0 method (United States Environmental Protection Agency (USEPA), 2003). Due to the irregular distribution of algae in the water column during stratification and to facilitate the comparison of temporal variation, data of phytoplankton density and

chl *a* were calculated as integrated values per area unit (m^{-2}) (Lind, 1979). These values were integrated from the surface to a depth of 25 m—the greatest depth of the epilimnetic layer and below the maximum reach of the superficial subaquatic radiation ($Z_{\text{eu}} = 1\% I_0$) during the study. Determination of the phytoplankton biovolume was based in the calculation of the volume (appropriate geometric formula) of such species involved in major contribution to density in the integrated water column ($\mu\text{m}^3 \text{m}^{-2}$).

Results

Physical–chemical data

Table 1 presents a summary of most of the factors measured in the epilimnion, the metalimnion and the hypolimnion during the stratification in Lake Zirahuén. The epilimnetic temperature had a minimum in the cold (dry) season (January, 16 °C) and maximum in the warm (rainy) season (June, 22.2 °C). Temperature at the bottom had the minimum on January and February (16.0 °C) and maximum on December (17.6 °C). The minimum concentration of dissolved oxygen (DO) in the water column was during stratification in July–November (0.6–0.8 mg l^{-1}) and the maximum (9.6 mg l^{-1}) on June, coincident with the maximum pH value. A consistent oxycline was observed at depths of 10–15 m during April and gradually became deeper to 18–30 m by November. The relationship between the thermic and DO profiles obtained in this study (Fig. 2), clearly showed periods of stratification and mixing.

Light penetration ($K_d = 0.27\text{--}0.54 \text{ m}^{-1}$) reached its maximum depth (19 m) on March and its minimum (9 m) in the hemispheric winter. In the stratified period, the depth of the euphotic zone (Z_{eu}) was near the depth of mixing (Z_{mix}); the ratio $Z_{\text{eu}}/Z_{\text{mix}}$ had a mean >1

Table 1. Some of the physical and chemical factors (mean \pm SD, $n = 11$) during stratification in Lake Zirahuén, from July to November 2001 and February to July 2002

	Temperature (°C)	Dissolved oxygen (mg l^{-1})	K_{25} ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH (units)
Epilimnion	20.2 \pm 1.4	7.6 \pm 1.4	127 \pm 4	7.6 \pm 0.5
Metalimnion	17.9 \pm 1.3	3.8 \pm 2.5	134 \pm 5	7.0 \pm 0.6
Hypolimnion	16.6 \pm 0.4	1.9 \pm 1.5	140 \pm 5	6.8 \pm 0.4
	NO_3^- (mg l^{-1})	NH_4^+ (mg l^{-1})	SRP (mg l^{-1})	P_{TOT} (mg l^{-1})
Epilimnion	0.04 \pm 0.01	0.03 \pm 0.03	0.01 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01
Metalimnion	0.07 \pm 0.04	0.06 \pm 0.10	0.01 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01
Hypolimnion	0.10 \pm 0.06	0.16 \pm 0.17	0.01 \pm 0.0	0.02 \pm 0.01
K_d (m^{-1}) = 0.43 \pm 0.11				
Z_{EU} (m) = 13.1 \pm 3				

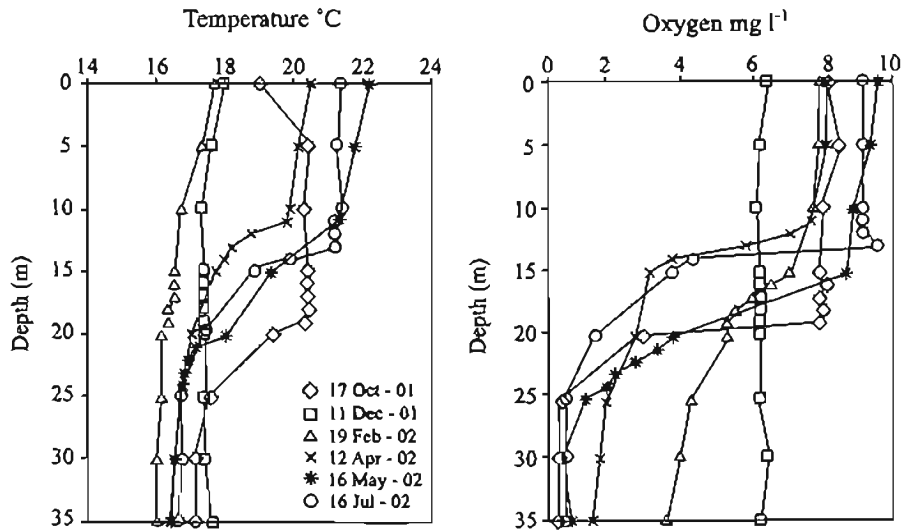


Fig. 2. Data of some months illustrating depth profiles of temperature and dissolved oxygen. Thermocline and oxycline are clear in those months when the lake is stratified.

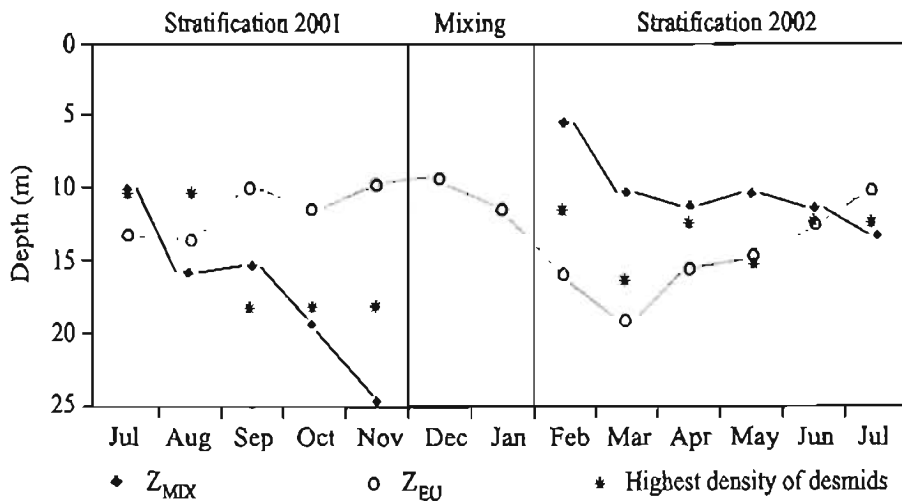


Fig. 3. The depth of euphotic zone (Z_{EU}) generally oversteps the ceiling of the metalimnion (Z_{MIX}). Peaks of desmids were often registered in the metalimnion.

(1.22), indicating that the mixing zone was well-illuminated (Fig. 3), except from September to November when the epilimnion became deeper.

The annual maximum value of P_{tot} registered only on March (0.03 mg l^{-1}) situates Zirahuén at the limit of oligotrophy (Lewis, 1996).

Fig. 4 presents temporal variation of dissolved nutrients as average concentrations up to 25m. This shows availability for phytoplankton considering they are suspended in the mixed layer most of the year. In view of the temporal variations of stratification and mixing in Zirahuén, the concentrations of nitrate and ammonium fluctuated inversely. Concerning NO_3^- concentration decreased from 0.07 mg l^{-1} (July–August 2001) to 0.03 mg l^{-1} during turnover; after this progres-

sively increased up to level of 0.09 mg l^{-1} (March) and throughout the remainder of the stratification period decreased again up to 0.04 mg l^{-1} (June–July 2002). Ammonium steadily increased from July 2001, reaching higher values (0.14 mg l^{-1}) during turnover (January), later declining to levels below 0.04 mg l^{-1} . The SRP generally remained below 0.01 mg l^{-1} and did not follow a particular seasonal pattern; mean concentration of SRP had probably higher variation than that of the nitrogen forms. We found N:P ratio (by molar units) >16 in the epilimnion from September 2001 to January 2002 and on March, May and July 2002; $\text{N:P} < 16$ on July and August 2001 and $\text{N:P} = 16:1$ on February, April and June 2002.

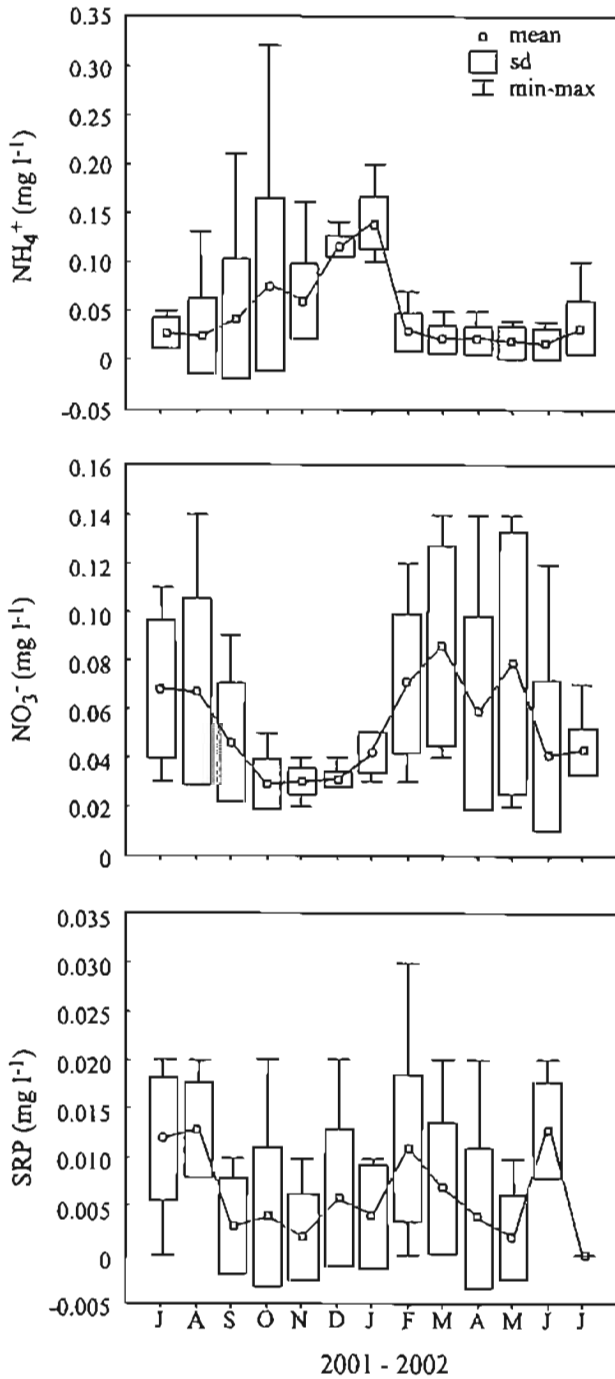


Fig. 4. Concentrations of dissolved inorganic nutrients in the first 25 m of the water column in Lake Zirahuén. Majority of the year the lake may be limited by phosphorus (N:P > 16).

Magnesium was the predominant bivalent cation in Lake Zirahuén, reaching values of 0.64 mg l^{-1} , an order of magnitude greater than values for calcium: $0.04\text{--}0.06 \text{ mg l}^{-1}$.

Phytoplankton community and chl a

The phytoplankton in Lake Zirahuén was dominated year-round by the central diatom *Cyclotella ocellata*

Pantocsek, along with the desmids *Staurastrum anatinum*; *S. smithii*; *S. leptocladum* and *Cosmarium bioculatum* Brébisson ex Ralfs as co-dominants.

Fig. 5 shows the main phytoplankton contributors in terms of cell biovolumen (depth 0–25 m). Biovolume of

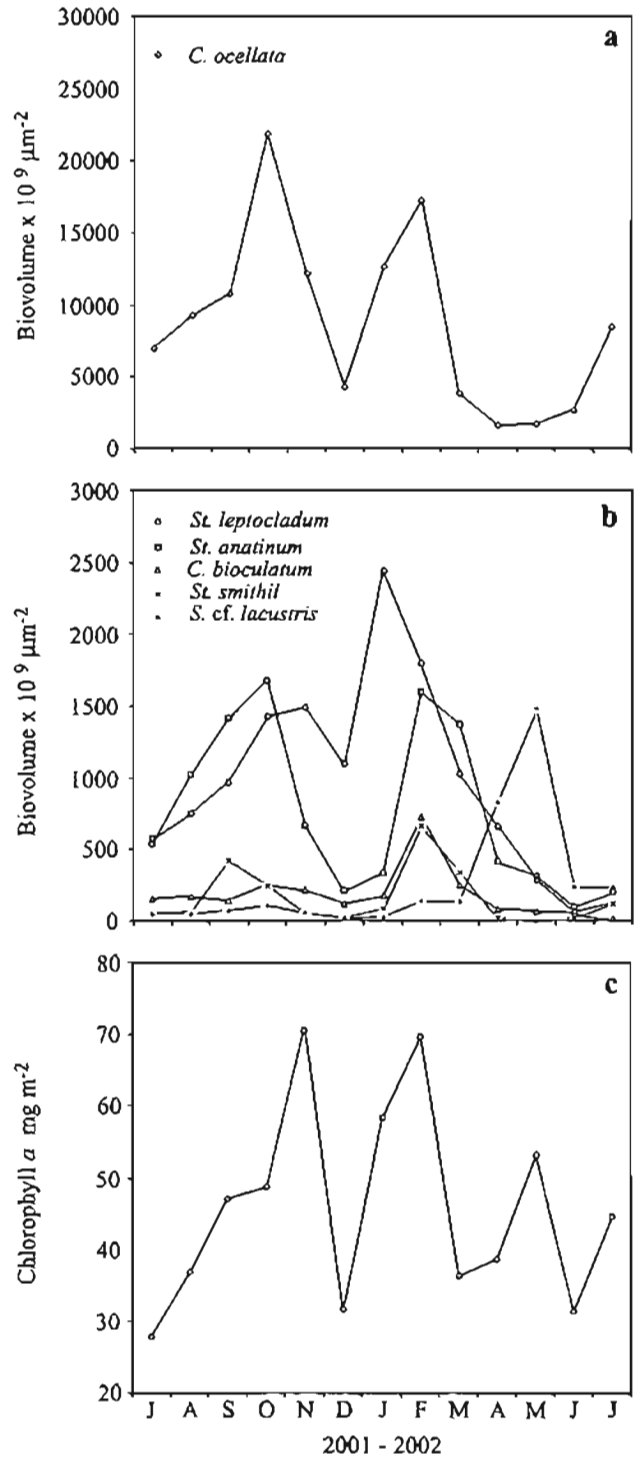


Fig. 5. (a, b) Temporal pattern of integrated algal biovolumen in the first 25 m of the water column in Lake Zirahuén. (c) Temporal pattern of integrated chl a in the water column in the first 25 m.

desmids and the diatom had two pulses in the water column during the study: from September to November 2001 and from January to March. The principal annual peak of desmids was on February ($4787 \times 10^9 \mu\text{m}^3 \text{m}^{-2}$). On May 2002, biovolume of the cyanoprokaryote *Snowella cf. lacustris* (Chodat) Komárek et Hindák increased up to $1500 \times 10^9 \mu\text{m}^3 \text{m}^{-2}$ (Fig. 5b).

Based on the chl *a* concentration, 0.23–3.98 $\mu\text{g l}^{-1}$ Lake Zirahuén is oligotrophic (Salas & Martino, 1991; Lampert & Sommer, 1997). The values of Chl *a* integrated in the water column up to 25 m (Fig. 5c) showed two elevated annual peaks from September to November 2001 and on February 2002. Values of Chl *a*, were particularly high in the ceiling and into the metalimnion, showing that a deep chlorophyll maximum (DCM) was present during stratification.

Desmids are the most diverse group in the phytoplankton of Zirahuén (Table 2). This group has been maintained in the column of this lake for the last 17 years (Table 3).

Table 2. Number of taxa and rate of proportion (percent) in the phytoplankton in Lake Zirahuén from July 2001 to July 2002

	Total number of taxa	%
Heterokontophyta	14	23.3
Chlorophyta	36	60
Dinophyta	5	8.3
Cyanoprokaryota	3	5.1
Euglenophyta	2	3.3
Total	60	100
Desmidiaceae	17	47 (from Chlorophyta)

During the phase of circulation, the same densities of desmids were found in practically the entire water column: on December, 26,300–32,800 org l^{-1} and 64,100–71,400 org l^{-1} on January. During the stratification, density values showed that the populations of desmids were consistently situated in the ceiling of the metalimnion and some times into it (Fig. 3).

Punctual values of the total biovolume of the four co-dominant species of desmids, at the deepest layer of epilimnion and metalimnion ($n = 54$) had a significant correlation ($r = 0.663$) with punctual values of Chl *a* from the same depths (Fig. 6).

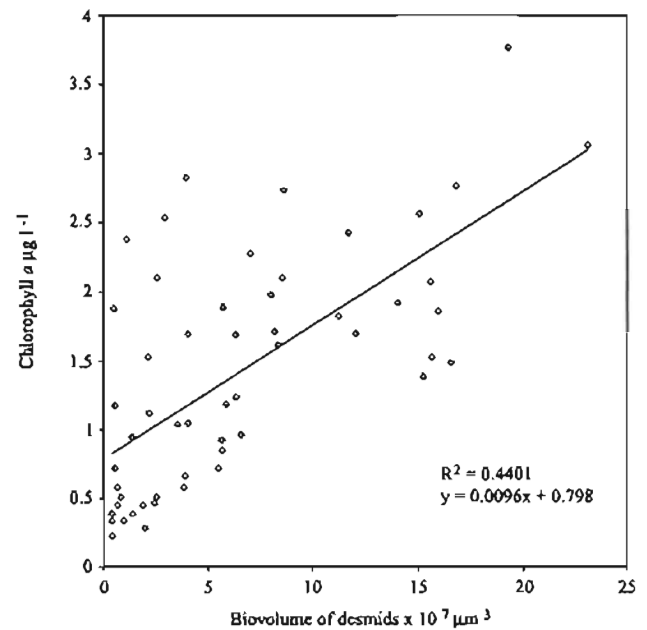


Fig. 6. Correlation of deep epilimnetic and metalimnetic values of chl *a* and biovolume of desmids in Lake Zirahuén.

Table 3. Number of taxa of desmids recorded in Lake Zirahuén for the last 17 years

Genus	Mendoza et al. (1985) (number of taxa)	Alvarado-Villanueva (1996) (number of taxa)	Present study 2001–2002 (number of taxa)
<i>Closterium</i>	2	4	3
<i>Pleurotaenium</i>	1	1	0
<i>Euastrum</i>	1	1	0
<i>Cosmarium</i>	3	7	2
<i>Micrasterias</i>	3	3	0
<i>Xanthidium</i>	2	0	0
<i>Staurastrum</i>	7	13	9
<i>Stauroidesmus</i>	2 (identified as <i>Arthrodesmus</i>)	1 (identified as <i>Arthrodesmus</i>)	2
<i>Onychonema</i>	1	1	0
<i>Spondylosium</i>	0	1	1
<i>Hyalotheca</i>	1	1	0
<i>Desmidiium</i>	2	0	0
Total	25	33	17

Discussion

During the majority of the year, Lake Zirahuén develops a clear thermic discontinuity (thermocline) in the water column; in the months of December–January the lake is completely mixed (Figs. 2 and 3). In contrast to oligotrophic temperate lakes, the relatively high temperature of the hypolimnion in the tropical and subtropical ones affords optimal conditions for a high rate of decomposition and a high consumption of dissolved oxygen, which results in clinograde types of vertical profiles (Esteves, 1988). The oxygen profiles in Zirahuén, as in many tropical lakes, are more pronounced than the thermic profiles, including those months with a small thermocline (Fig. 2).

According to our data we consider stratification started on February, when the thermal discontinuity begins to form at depths of 5 m. The thermocline reaches its maximum temperature gradient of 4.9 °C on June. Wind and the decreasing temperature on September drive the epilimnion deeper, reaching a maximum of 25 m on November (Fig. 3), before the mixing.

Another interesting characteristic of Lake Zirahuén is the ratio Z_{eu}/Z_{mix} , which implies that a significant part of the water column is well-illuminated (Fig. 3). Light penetration varied in relation with climatic and biological factors, reaching its maximum depth during the advanced dry season coincidental with the lowest algal density, and its minimum depth during the lower irradiance hemispheric winter.

The concentrations of nitrate and ammonium fluctuate inversely (Fig. 4). In 2001 the nitrate was decreasing in the upper 25 m of the column, following the increase in depth of the epilimnion up to the end of the stratification on November, probably because of algal utilization. The increase of ammonium, in an inverted scheme, may be related to the concurrence of biological dissimilation of the epilimnetic nitrate and regeneration from the hypolimnion. Even when the bottom of this lake reached hypoxic levels ($DO < 1 \text{ mg l}^{-1}$) during stratification, the upper 25 m analyzed here probably did not undergo an important denitrification. After the mixing of the column and while stratification established in 2002, consumption of ammonium was higher than the nitrate's which then increased until the next summer when the level of concentration of both nitrogen forms seemed to repeat the pattern. Algae can take up either NO_3^- or NH_4^+ but it is well known that in the trophogenic zone ammonium is rapidly assimilated and represents the most significant source of nitrogen for the phytoplankton in many lakes (Liao & Lean, 1978).

Mean concentrations in SRP (Fig. 4) suggest that phosphorus may not be enough when nitrogen is. Our results show that in the majority of the year, the lake could be limited by phosphorus ($\text{N:P} > 16$), however,

limitation of nitrogen ($\text{N:P} < 16$) could occur few times during stratification. Indeed, Bernal-Brooks et al. (2002) suggested that N and P govern Zirahuén productivity by co-limitation; variations of nutrients concentrations that we have found may support this report. We agree with these authors that Zirahuén conform to the exception reported by Caraco, Cole, & Likens (1991) as "a lake that breaks the rules", because phosphorus is more effectively retained in the sediments under their characteristic low sulfate concentrations. They concluded that a possible sulfate control onto phosphorus mobilization might have an important influence on nutrient limitation and phytoplankton production in this lake.

Annual patterns of phytoplankton seasonality are usually dominated by hydrological (water input–output) or by hydrographic features (water-column structure and circulation) on the tropical zone (Talling, 1986). Lake Zirahuén exhibits two annual phytoplankton maxima on February and in September–October. The maximum on February occurs after circulation of the water column and the maximum in September–October occurs along with the increase of depth of the Z_{MIX} . Thus, both are related to the circulation pattern and the structure of the column. This increase apparently makes nutrients available from the hypolimnion, favored by the latitudinal high regeneration-rate in the column and the mixing pattern (Lewis, 1996; Tavera & Martínez-Almeida, 2005). The increment of *Snowella cf. lacustris* on May of 2002 is outside the phytoplanktonic maxima and it was unexpected precisely when the N:P ratio in the system was elevated, since these organisms are thought to be better nitrogen competitors than other phytoplankton taxa (Blomqvist, Pettersson, & Hyenstrand, 1994). Not all data reported in the literature are consistent with this assumption (Smith & Bennett, 1999). For example, Healey (1982) pointed out that N:P ratios might not always be a good predictor of cyanobacterial dominance. As *Snowella cf. lacustris* increased when the others depleted, there are probably some particular advantages involved, for instance a little requirement to phosphorus in comparison to the other taxa (Figs. 4 and 5b).

The temporal trend in the concentration of Chl *a* in the upper 25 m of the water column, seems to be a response to the variations of phytoplankton biovolume (Figs. 5a–c). A deep chlorophyll maximum (DCM) was observed during stratification in the ceiling and into the metalimnion together with an elevated biovolume of desmids. Even if desmids are not the only group in the column, their density at these depths could partially explain such DCM since green algae have a high content of chl *a* (Reynolds, 1984). The remarkable correlation between Chl *a* and desmids (Fig. 6), suggests that at the deep layers of the Zirahuén mixed column, an important proportion of Chl *a* may be explained as a function of the biovolume of this group of algae. In oligotrophic

lakes cannot be inferred that availability of nutrients is directly connected with dissolved concentrations measured in the column (Frenette, Demers, Legendre, Boulé, & Dodson, 1994), but still in the metalimnion in Zirahuén there is a trend to concentrate nutrients, specially nitrogen (Table 1). This fact suggest that desmids are supported in the ceiling of metalimnion by nutrients resupply.

A particular feature of the phytoplankton in many tropical waters is that desmids are the major non-motile group (Barbosa & Padišák, 2002). Even though Mexico is in the tropical zone, desmids are not common in its lakes. In spite of phytoplankton in Lake Zirahuén is clearly dominated by *Cyclotella ocellata*, desmids are important, favored by some hydrodynamic and chemical features of this lake. The atelomixis process must be a key factor in keeping in epilimnetic suspension all those phytoplankton species whose daily sinking amplitude is smaller than the thickness of the epilimnion (Barbosa & Padišák, 2002). Atelomixis may be also important to explain the presence of desmids in Zirahuén (Tavera & Martínez-Almeida, 2005). Moreover, because light is one of the factors which determines negative selection for algae with a high coefficient of sedimentation (Padišák, Soróczki-Pintér, & Recenier, 2003; Tavera & Castillo, 2000), and desmids are a high light-demand species (Reynolds, 1984), the column in Zirahuén is favorable selecting desmids as they may be only sporadically limited by light (Fig. 3).

In the frame of favorable or limiting factors for desmids, there are no clear indications of the direct involvement of the ionic composition of lakes, though it has been observed that high levels of calcium can affect negatively the growth of some oligotrophic desmids (Brook, 1981; Gerrath, 2003). If this susceptibility is shared by species of desmids, probably explains why Zirahuén, with low calcium concentration, is the only known Mexican lake where this group has been constantly found, as calcium is commonly predominant over magnesium in our freshwater environments (Ramírez-García & Vázquez-Gutiérrez, 1989). This points to the relevance of analyzing in some detail the ionic composition of tropical lakes and its relation to phytoplankton; studies on phytoplankton generally focus on factors that directly affect growth such as light and nutrient concentrations. In a broader framework, this type of information could define the limits of the patterns that typify tropical lakes.

Acknowledgements

The authors thank to Dr. Lothar Krienitz and Dr. Eberto Novelo for helpful comments that improve this paper. We thank the scholarship for postgraduate studies granted by CONACYT to the first author and

the financial support from the School of Sciences and the Postgraduate Program in Biology, UNAM and facilities provided by Lic. Velázquez Portilla, director of the Municipal Fishery Commission in Pátzcuaro, Michoacán. We would also like to thank the help of Dr. F. Bernal-Brooks during fieldwork.

References

- American Public Health Association (APHA). (1992). *Standard methods for examination of water and wastewater* (17th ed.). New York: American Public Health Association.
- Alvarado-Villanueva, R. (1996). *Análisis espacio-temporal del fitoplancton en el lago de Zirahuén, Michoacán, México* [Spatial-temporal analysis of phytoplankton in Lake Zirahuén, Michoacán, México]. M.Sc. Thesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, 106pp.
- Barbosa, F. A. R., & Padišák, J. (2002). The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie*, 28, 1385–1395.
- Bernal-Brooks, F. W. (1988). *Limnology of Lake Zirahuén relative to cultural impacts*. M.Sc. Thesis, University of Guelph, 88pp.
- Bernal-Brooks, F. W., & MacCrimmon, H. R. (2000a). Lake Zirahuén (Mexico): An assessment of the morphometry change based on evidence of water level fluctuations and sediment inputs. In: M. Munawar, S. Lawrence, I. F. Munawar, & D. F. Malley (Eds.), *Aquatic ecosystems of Mexico: Status and scope* (pp. 61–76). Leiden: Ecovision World Monograph Series.
- Bernal-Brooks, F. W., & MacCrimmon, H. R. (2000b). Lake Zirahuén (Mexico): A pristine natural reservoir visually insensitive to expected cultural eutrophication. In: M. Munawar, S. Lawrence, I. F. Munawar, & D. F. Malley (Eds.), *Aquatic ecosystems of Mexico: Status and scope* (pp. 77–88). Leiden: Ecovision World Monograph Series.
- Bernal-Brooks, F. W., Dávalos-Lind, L., & Lind, O. T. (2002). Assessing trophic state of an endorheic tropical lake: The algal growth potential and limiting nutrients. *Archiv für Hydrobiologie*, 153(2), 323–338.
- Blomqvist, P., Pettersson, A., & Hyenstrand, P. (1994). Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic system. *Archiv für Hydrobiologie*, 132, 141–164.
- Brook, A. J. (1981). *The biology of desmids*, Vol. 16. Oxford: Botanical Monographs.
- Caraco, N. F., Cole, J. J., & Likens, G. E. (1991). Phosphorus release from anoxic sediments: Lakes that break the rules. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie*, 24, 2985–2988.
- Chacón-Torres, A., & Muzquiz, E. (1991). El lago de Zirahuén, Michoacán, México. Reconocimiento ambiental de una cuenca michoacana [Lake Zirahuén, Michoacán, Mexico. Environmental recognition of a Michoacán basin]. *Biología Acuática (México)*, 2, 30.
- De Buen, F. (1943). Los lagos Michoacanos. I. Caracteres generales. El Lago de Zirahuén [Lakes of Michoacan. I.

- General characteristics. Lake Zirahuén]. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, México*, 4(3–4), 211–232.
- Esteves, F. A. de (1988). *Fundamentos de limnología* [Fundamental limnology]. Rio de Janeiro: Interciência/FINEP.
- Frenette, J. J., Demers, S., Legendre, L., Boulé, M., & Dodson, J. (1994). Mixing, stratification and the fate of primary production in an oligotrophic multibasin lake system (Québec, Canada). *Journal of Plankton Research*, 16(9), 1095–1115.
- García, E. (1990). *Carta Clima IV.4.10* [Climate Chart IV.4.10]. *Atlas Nacional de México*, Vol. II, *Naturaleza*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- García-Rodríguez, J., & Tavera, R. (2002). Phytoplankton composition and biomass in a shallow, monomictic tropical lake. *Hydrobiologia*, 467, 91–98.
- Gerrath, J.F. (2003). Conjugating green algae and desmids. In: J.D. Wehr & R.G. Sheath (Eds.), *Freshwater algae of North America: Ecology and classification* (pp. 353–382). New York.
- Hach (1997). *DR/2010 Spectrophotometer. Procedures manual*, Loveland.
- Healey, F. P. (1982). Phosphate. In N. G. Carr, & B. A. Whitton (Eds.), *The biology of cyanobacteria*, Vol. 19 (pp. 105–124). Oxford: Botanical Monographs.
- Kirk, J. T. O. (1986). Optical limnology: A manifesto. In: P. Deckker, & W. D. Williams (Eds.), *Limnology in Australia* (pp. 33–62). Australian Limnological Society.
- Komárková, J., & Tavera, R. (2003). Steady state of phytoplankton assemblage in the tropical Lake Catemaco (Mexico). *Hydrobiologia*, 502, 187–196.
- Komárková-Legnerová, J., & Tavera, R. (1996). Cyanoprokaryota (Cyanobacteria) in the phytoplankton of the Lake Catemaco (Veracruz, Mexico). *Archiv für Hydrobiologie (Algological Studies)*, 83, 403–422.
- Lampert, W., & Sommer, U. (1997). *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. New York.
- Lewis Jr., W.M. (1996). Tropical lakes: How latitude makes a difference. In: F. Schiemer & K. T. Boland (Eds.), *Perspectives in tropical limnology* (pp. 43–64). Amsterdam.
- Liao, C. F. H., & Lean, D. R. S. (1978). Nitrogen transformations within the trophogenic zone of lakes. *Journal of Fisheries Research Board Canada*, 35, 1102–1108.
- Lind, O.T. (1979). *Handbook of common methods in limnology*. St. Louis.
- Lind, O. T., Doyle, R., Vodopich, D. S., Trotter, B. G., Limón, J. G., & Dávalos-Lind, L. (1992). Clay turbidity: Regulation of phytoplankton production in a large, nutrient-rich tropical lake. *Limnology and Oceanography*, 37(3), 549–565.
- Mendoza, G. A., Huerta, M. L., & Flores, G. C. (1985). Estudio florístico de fitoplancton del lago de Zirahuén, Michoacán, México [Floristic study of phytoplankton in Lake Zirahuén, Michoacán, Mexico]. *Phytologia*, 59(1), 1–8.
- Oliva, M. G., Lugo, A., Alcocer, J., Peralta, L., & Sánchez, M. R. (2001). Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia*, 466, 299–306.
- Ordoñez, P., Pérez, A., Traconis, S., & Rojas, A. (1982). *Características limnológicas y clasificación trófica del Lago de Zirahuén, Michoacán* [Limnological characteristics and trophic classification of Lake Zirahuén, Michoacán]. *Memorias del 3er. Congreso Nacional de Ingeniería Sanitaria y Ambiental, Acapulco* (pp. 23–37).
- Osorio-Taffall, B. F. (1941). Materiales para el estudio del microplancton del lago de Pátzcuaro (México) [Materials for the study of microplankton of Lake Pátzcuaro (Mexico)]. *Anales de Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional*, 2(2–3), 331–383.
- Padisák, J., Soróczki-Pintér, É., & Recenier, Z. (2003). Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton—an experimental study. *Hydrobiologia*, 500, 243–257.
- Pérez, C.E. (1991). *Flora y vegetación de la cuenca del lago Zirahuén, Michoacán, México* [Flora and vegetation from the Lake Zirahuén basin, Michoacán, México]. M.Sc. Thesis, Morelia (155pp.).
- Ramírez-García, P., & Vázquez-Gutiérrez, F. (1989). Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos cráter del estado de Puebla [Contributions to the limnobotanic study in the littoral zone of six crater lakes in Puebla State]. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 16(1), 1–16.
- Reynolds, C.S. (1984). *The ecology of freshwater phytoplankton*, London.
- Rzedowski, J., & Reyna-Trujillo, T. (1990). *Carta Vegetación IV.8.2*. [Vegetation Chart IV.8.2]. *Atlas Nacional de México*, Vol. II, *Naturaleza*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Salas, H. J., & Martino, P. (1991). A simplified phosphorus trophic state model for warm-water tropical lakes. *Water Research*, 25(3), 341–350.
- Smith, V. H., & Bennett, S. J. (1999). Nitrogen : Phosphorus supply ratios and phytoplankton community structure in lakes. *Archiv für Hydrobiologie*, 146(1), 37–53.
- Talling, J. F. (1986). The seasonality of phytoplankton in African lakes. *Hydrobiologia*, 138, 139–160.
- Tavera, R., & Castillo, S. (2000). An eutrophication-induced shift in the composition, frequency and abundance of phytoplankton in Lake Catemaco, Veracruz, Mexico. In: M. Munawar, S. G. Lawrence, L. F. Munawar, & D. F. Malley (Eds.), *Aquatic ecosystems of Mexico* (pp. 103–117). Leiden: Ecoscience World Monograph Series.
- Tavera, R., & Martínez-Almeida, V. (2005). Atelomixis as a possible driving force in the phytoplankton composition of Zirahuén, a warm-monomictic tropical lake. *Hydrobiologia*, 533(1), 199–208.
- United States Environmental Protection Agency (USEPA) (2003). *Method 445.0: In vitro determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence*. Cincinnati, OH: National Exposure Research Laboratory, US Environmental Protection Agency (available In: <http://www.epa.gov/perlewww/marinmet.htm>).