



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Dinámica del seston y clorofila "a" en dos lagos tropicales de alta
montaña, El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A
P R E S E N T A
BRENDA HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JAVIER ALCOCER DURAND



2008



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Hernández
Hernández
Brenda
56 71 58 55
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
404013046

2. Datos del tutor

Dr
Javier
Alcocer
Durand

3. Datos del sinodal 1

Dr
Alfonso
Lugo
Vázquez

4. Datos del sinodal 2

Dra
Elva Guadalupe
Escobar
Briones

5. Datos del sinodal 3

Dra
María del Rosario
Sánchez
Rodríguez

6. Datos del sinodal 4

M en C
Luis Alberto
Oseguera
Pérez

7. Datos del trabajo escrito

Dinámica del seston y clorofila "a" en dos lagos tropicales de alta montaña,
El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México
65 p
2008

Dedicatoria

A la Universidad Nacional Autónoma de México, quien me enseñó que la grandeza del hombre se forja en sus aulas.

A mi mejor amiga, mi mamá, por consentirme en mis locuras, por guiarme en este mundo terrenal y espiritual. Pero sobretodo por enseñarme a creer en todo aquello que sin poder demostrarlo me ha llevado a lo que mi corazón siempre ha perseguido, por ser mi todo.

A mi papá, por tantas conversaciones construidas en nuestros silencios que han creado un mundo maravilloso entre nosotros, demostrándome que si tu mirada es constante al cielo, te salen alas...por esa complicidad que me hace adorarte.

**A mi hermanito, porque sin preguntar, me ha regalado justo lo que necesito, sin pedirlo, sin derrocharlo, simplemente me lo has obsequiado, ese detalle que me ha convertido en el ser humano que soy.
Sin ti jamás lo hubiera logrado.**



Agradecimientos

Al Dr. Javier Alcocer Durand, a quien admiró mucho, por haberme dado la oportunidad de entrar al mundo de la limnología, el cual me ha atrapado.

A la Dra. Elva Escobar Briones por sus acertados comentarios, por ser una investigadora a quien admiro y por su invitación a la campaña oceanográfica SIGSBEE-10.

Al M. en C. Luis Oseguera por la infinita paciencia que me ha tenido y por todo el aporte a mis conocimientos, por el valioso apoyo en campo pero sobretodo por tu amistad.

Al Dr. Alfonso Lugo Vázquez y la Dra. Rosario Sánchez Rodríguez, por los comentarios y contribuciones al escrito.

Al Dr. Frank Raúl Gío Arguez por haber marcado, con su maravillosa cátedra mi carrera en la Facultad de Ciencias

A mi familia, que me ha dado algo inherente a ellos de lo cual me encuentro infinitamente orgullosa...mis raíces.

A la familia que elegí, mis amigos quienes siempre creyeron en mí esperando que les haya dejado algo en su vida, que desde hace tiempo ustedes han marcado la mía: Diego, Jonathan, Rafa, Neme, Tele, Héctor, Salvador, Oscar y Patty.

Marysol, nena, por tantas aventuras vividas creando nuestros sueños coeternos.

Rosario Briosio por transmitirme la amistad, pura, eterna, por ser mi amiga.

Byron, me gusta cuando callas porque estás como ausente.

Laslo, por crear en mí esa espiral que nos lleva a nuestro mundo utópico.

A mis compañeros y amigos de la facultad que me aportaron tanto e hicieron de esta etapa, la mejor experiencia de mi vida: Juanito, Toño.

Al Servicio Meteorológico Nacional (SMN), en especial al Lic. Emmanuel Álvarez por proporcionar la información climatológica registrada en la estación meteorológica automática ubicada en el volcán Nevado de Toluca.

A la Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna (CEPANAF), Secretaría de Ecología, Gobierno del Estado de México, en especial al M.V.Z. Manuel Hinojosa por permitir el acceso al Parque Nacional Nevado de Toluca y el permiso para llevar a cabo actividades de investigación científica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-41667) por la beca otorgada para la realización del presente trabajo así como por el apoyo para la impresión de la tesis.

Al proyecto de investigación en Limnología Tropical (PILT) de la FES Iztacala por el apoyo logístico necesario para desarrollar este trabajo de tesis.

Índice General

	Pág.
Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	7
Justificación	10
Objetivo General	11
Objetivos Particulares	11
Hipótesis	12
Área de estudio	13
Metodología	17
Resultados	23
Parámetros ambientales	23
Seston	36
Identificación de componentes del seston	38
Clorofila "a" total	39
Fracciones de talla de la clorofila "a"	41
Relación L: S	42
Relación Seston: Clorofila-a	44
Discusión	45
Conclusiones	51
Bibliografía	53
Anexos	63

Resumen

Este estudio describe la dinámica espacial y temporal del seston y la biomasa fitoplanctónica expresada como clorofila "a" (Clor-a) así como la de sus dos fracciones de talla (>2 y $< 2 \mu\text{m}$) en dos lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna. Los lagos están ubicados dentro del cráter del volcán Nevado de Toluca a 4 200 m s.n.m. Los muestreos se realizaron a lo largo de un ciclo anual (de septiembre de 2006 a octubre de 2007). La concentración de seston en El Sol varió de 0.73 a 3.39 mg L^{-1} con un promedio de $1.53 \pm 0.34 \text{ mg L}^{-1}$. Para La Luna los valores se encontraron entre 0.25 y 1.53 mg L^{-1} , con un promedio de $0.65 \pm 0.15 \text{ mg L}^{-1}$. Aunque gráficamente se observaron diferencias en la vertical –siendo mayores cerca del fondo- y a lo largo del tiempo, éstas no fueron significativas ($p > 0.05$). Los intervalos de seston encontrados en estos lagos son similares a los reportados para otros lagos templados y tropicales con niveles tróficos similares. Los valores de Clor-a total fluctuaron de 0.54 a 4.13 $\mu\text{g L}^{-1}$ con un promedio de $1.58 \pm 0.45 \mu\text{g L}^{-1}$ para El Sol; para La Luna variaron entre 0.07 y 1.02 $\mu\text{g L}^{-1}$ con un promedio de $0.37 \pm 0.19 \mu\text{g L}^{-1}$. La concentración de Clor-a fue baja, típico de ambientes oligotróficos y más parecidos a lagos de alta montaña templados que tropicales. La Clor-a fue homogénea a lo largo de la columna de agua y no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la vertical en ninguno de los dos lagos. La talla grande de fitoplancton (L, $>2 \mu\text{m}$) dominó en ambos lagos lo cual difiere de lo reportado para ecosistemas acuáticos oligotróficos en los cuales la talla predominante es la pequeña (S, $< 2 \mu\text{m}$). No existió una correlación significativa ($p > 0.05$) entre el seston y la Clor-a probablemente debido al bajo porcentaje aportado por la Clor-a como fitoplancton, en comparación con el resto del seston como fue observado bajo el microscopio, en donde el principal aporte al seston fue el detritus, específicamente la constante presencia de frústulas vacías de diatomeas.

Introducción

Los lagos de alta montaña se definen como ecosistemas lénticos que se encuentran por encima de la línea de crecimiento arbóreo ("timberline"), la cual fluctúa entre los 3 500 y 4 500 m s.n.m. en latitudes tropicales y subtropicales como en el caso del Monte Kenia (0°N). En latitudes templadas la línea de crecimiento arbóreo se encuentra entre 2 000 y 3 000 m s.n.m. como en los Alpes (45°N) (Sommaruga, 2001). La mayoría de los lagos de alta montaña se encuentran en regiones montañosas, a lo largo de la parte occidental del Norte y Sudamérica, de Europa y en las áreas montañosas del centro de África y Asia. En el Hemisferio Norte, se encuentran gran número de lagos como consecuencia de los movimientos glaciales sobre grandes masas de tierra de Norteamérica y Eurasia. En general los lagos de la zona ártica, subártica y septentrional templada, poseen cuencas pequeñas y someras (Wetzel, 1981)

Los lagos tropicales de alta montaña se originaron por actividad volcánica o por retracción glaciaria generalmente son poco profundos (<10 m) pero algunos como los lagos Mahoma, Ruwenzori y Enchanted en el Monte Kenya, superan los 20 m de profundidad (Burgis y Morris, 1987). Debido a que la mayoría son someros presentan un régimen térmico más uniforme durante todo el año, polimixis fría o cálida. Normalmente muestran amplias diferencias térmicas entre el día y la noche junto con una termoclina más inestable (Thomasson, 1956).

Solamente algunos lagos tropicales de alta montaña tales como el Titicaca, presentan una termoclina bien desarrollada debido a su gran profundidad (máxima de 281 m y media de 107 m) (Thomasson, 1956). Las cuencas de este tipo de lagos son relativamente pequeñas (i.e., < 5 ha en los lagos del Tirol austriaco) (Burgis y Morris, 1987) y la tasa de renovación del agua es baja. La composición del agua depende del tipo de roca que forma la cuenca (erosión) y

de la latitud en que se encuentren; por ejemplo, el lago Titicaca presenta una elevada tasa de evaporación (resultado de la elevada altitud y radiación) y concentraciones de sales de 0.78 a 1.2 g/L (Margalef, 1983; Burgis y Morris, 1987).

Resultado de su elevada altitud, los lagos tropicales de alta montaña comparten condiciones climáticas con los lagos árticos y templados (lagos de alta montaña), tales como las bajas temperaturas del agua (3-10°C en la superficie), presencia de nieve y en ocasiones una capa de hielo que cubre la superficie del lago (Löffler, 1964; Margalef, 1983). La principal diferencia radica en el patrón de radiación solar diaria y anual. En los trópicos hay una radiación continua y de intensidad similar durante todo el año, por lo que no se observa una estacionalidad tan marcada como en las regiones templadas (Lewis, 1996).

Otra característica de los lagos de alta montaña es su elevada transparencia lo cual se debe principalmente a que en este tipo de lagos la concentración de la masa total particulada (MTP) o seston es muy baja (Simona *et al.*, 1999).

La materia orgánica e inorgánica en los cuerpos de agua se puede encontrar tanto “particulada” como “disuelta”. La distinción práctica entre estos dos tipos de materia se basa en la apertura de poro de los filtros que se utilizan en los estudios y el tipo de análisis que se llevará a cabo (Karl *et al.*, 1991). Por definición, la materia particulada (MP) se compone de partículas con un diámetro igual o mayor a 0.2, 0.45, 0.7 ó 1.2 μm , de acuerdo al autor, mientras que la materia disuelta (MD) es aquella materia que puede pasar por filtros con esa apertura de poro (Cole, 1994).

Los componentes del seston se pueden clasificar a partir de criterios de talla o por su composición química (Lenz, 1977). La clasificación más

comúnmente empleada es la que diferencia a la fracción orgánica (bioseston o plancton) de la inorgánica (tripton) (Lenz, 1977; Margalef, 1983; Cole, 1994).

La materia particulada puede tener un origen autóctono y/o alóctono. El primero se origina en el propio cuerpo de agua y puede estar constituido por restos de tejido vegetal, fitoplancton, material de plantas acuáticas que no fueron digeridas, restos de tejido animal, heces de animales, comunidades microbianas y los diversos componentes orgánicos secretados y excretados por la fauna (Wetzel, 1981; Margalef, 1983; Cole, 1994). El seston alóctono, es aquel “importado” del área de captación, como por ejemplo restos de hojas de vegetación terrestre, ceniza volcánica y descargas de materia suspendida de industrias relacionadas con actividad antropogénica (Lenz, 1977; Cole, 1994).

El seston como factor del ecosistema afecta las propiedades químicas y ópticas de los cuerpos de agua. Es un indicador visual de la profundidad de la capa fótica y de actividad biológica en términos de clorofila “a” (Clor-a), forma parte de la dieta de organismos planctónicos y bénticos (Lenz, 1977; Duarte *et al.*, 2003). Cuando la densidad del seston en el agua es elevada, ésta puede adquirir color a pesar de que estos materiales no cuenten con una absorción selectiva a ciertas longitudes de onda. El color del seston depende de la naturaleza de su constitución (Wetzel, 1981).

Por otro lado, la base de la cadena trófica de los sistemas acuáticos en los lagos de alta montaña está conformada por el fitoplancton. El fitoplancton, además de considerarse parte del bioseston, es importante como fuente de energía al intervenir de manera relevante en los ciclos del nitrógeno, fósforo, carbono, azufre y sílice (en caso de las diatomeas). Estos organismos microscópicos transforman los nutrientes en materia orgánica y oxígeno con ayuda de la energía luminosa por medio de diversos pigmentos. La Clor-a es uno

de los pigmentos que se encuentra en todas las especies de fitoplancton y absorbe en un espectro del azul y el rojo (435 nm y 675 nm) (Wetzel, 1981; Capblancq y Catalán, 1994; Wetzel, 2001).

Los procesos hidrodinámicos como la circulación y estratificación juegan un papel importante en cuanto a la dinámica espacial y temporal de la producción, biomasa (Clor-a) y distribución de tallas fitoplanctónicas (Frenette *et al.*, 1996). Estos procesos físicos controlan la disponibilidad de nutrientes, luz y temperatura en la columna de agua controlando también la composición y talla dominante del fitoplancton (Talling y Lemoalle, 1998 en Adame *et al.*, 2008). La oligotrofia promueve la existencia de tallas pequeñas de fitoplancton con elevadas tasas metabólicas, así como zooplancton de tallas grandes con tasas metabólicas bajas (Reynolds, 1984; Psenner y Zapf, 1990).

El estudio de la distribución de las diferentes tallas fitoplanctónicas ha demostrado ser un buen indicador de las relaciones ecológicas así como en la dinámica en la relación intraespecífica del fitoplancton; lo anterior es consecuencia de sus propiedades físicas específicas como por ejemplo, la relación entre superficie/volumen de radio del picofitoplancton (< 2 μm) es mayor que la del nano (2-30 μm) y del microfitoplancton (>30 μm) (Lewis, 1976), lo cual influye en la obtención de nutrientes, la tasa metabólica (Barnes y Mann, 1991), crecimiento, reproducción (Bruno *et al.*, 1983), tasas de sedimentación (Waite y Thompson, 1992; Tremblay *et al.*, 1997) y depredación (Guerrero y Castro, 1997); teniendo el picofitoplancton una mejor asimilación de nutrientes que el nano y el microfitoplancton (Raven, 1987).

La clasificación de tallas de fitoplancton depende del autor. En este estudio se utiliza la propuesta por Barnes y Mann (1991) ya que con fines comparativos se han utilizado en diversos estudios de lagos oligotróficos (i.e., Frenette *et al.*,

1994; Frennete *et al.*, 1996). Esta clasificación contempla: picofitoplancton (0.2-2 μm), nanofitoplancton (2-20 μm) y microfitoplancton (20-200 μm).

Se ha encontrado que la talla de fitoplancton en un sistema acuático puede definir la ruta principal que sigue en el ecosistema el carbono biogénico. Si predomina la fracción pequeña, la principal ruta puede ser el reciclaje de nutrientes a través del circuito microbiano en la zona eufótica. Cuando la fracción grande predomina, la producción nueva puede ser exportada al fondo del lago o consumida por herbívoros y posteriormente ser exportada como heces fecales o “fecal pellets” (Legendre, 1999).

De acuerdo con Sommaruga *et al.* (1999) la evaluación de la Clor-a se utiliza como un parámetro indirecto de la biomasa fitoplanctónica en los cuerpos de agua debido a que ambas variables están altamente correlacionadas como ocurre, por ejemplo, en los lagos de alta montaña austriacos ($r = 0.938$, $p < 0.001$). Así, la biomasa fitoplactónica ha sido estrechamente relacionada con la cantidad de seston en un cuerpo de agua (Wetzel *et al.*, 1972; Järvinen *et al.*, 1999; Jellison y Melack, 2001; Hessen *et al.*, 2003).

La concentración de nutrimentos en un sistema acuático puede estar relacionada positivamente con la concentración de seston (i.e., Cuker *et al.*, 1990; Fukushima *et al.*, 1991; Cuker, 1993; Mez *et al.*, 1998 en: Hinder *et al.*, 1999) de manera tal que un estado trófico mayor implica también un incremento en la cantidad de seston.

Tanto la cantidad del seston -en términos de carbono fitoplanctónico- como su calidad (i.e., digestibilidad o toxicidad) son importantes en el ciclo de los nutrientes lo cual a su vez afecta la estructura de la red trófica así como la transferencia en cuanto a la eficiencia de la energía en los niveles tróficos más elevados (Hessen, 2006; Hessen *et al.*, 2003).

Antecedentes

La mayoría de los lagos de alta montaña se encuentran alejados de las grandes ciudades y en cuencas aisladas y por lo tanto se han utilizado para evaluar el efecto de las actividades antropogénicas sobre los ecosistemas acuáticos. Derivado de la importancia que poseen estos lagos como indicadores de cambio climático global y acidificación, se han llevado a cabo varios proyectos multilaterales como el MOLAR (Mountain Lake Research), AL:PE (Acidification of Mountain Lake Research: Paleolimnology and Ecology 1 y 2) y EMERGE (European Mountain Lake Ecosystems: Regionalization, diagnostic and socioeconomic Evaluation). Sin embargo, son pocos los estudios realizados para las regiones tropicales; entre estos destacan el de Baker y Bugmann (2001) quienes trabajaron en el Lago Rutundo en el Monte Kenya.

Asimismo, existen algunos estudios previos realizados en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca; Löffler (1972) incluyó a El Sol en su estudio biogeográfico acerca del plancton en diversos lagos tropicales de alta montaña, en el norte de los Andes y Centroamérica; encontró gran similitud en la composición de especies de algas reflejando los nexos paleogeográficos.

Caballero (1996) encontró diferencias en la composición de especies de diatomeas entre los lagos El Sol y La Luna. La riqueza de especies es mayor en El Sol (19 especies) que en La Luna (9 especies) y solo comparten ocho de un total de 22 especies. Lo anterior lo asocia la autora a la diferencia química (conductividad y pH) entre los lagos (Tabla 1).

Banderas (1984, 1988) estudió la taxonomía y distribución del fitobentos en El Sol, encontrando que ciertas especies presentan distribuciones restringidas a ciertos niveles de profundidad.

González (1984) encuentra que las algas bénticas de El Sol son los principales productores primarios de este lago y que en el primer medio metro de profundidad existe una inhibición de la fotosíntesis, explicado por la elevada intensidad de la radiación solar. De acuerdo con Banderas *et al.* (1991) los mayores valores de Clor-a en el lago El Sol se encontraron en la temporada de lluvias al igual que los nutrientes.

Alcocer *et al.* (2004) estudiaron la dinámica de la biomasa fitoplanctónica evaluada a través de la concentración de Clor-a en la columna de agua. Para La Luna se encontró que los perfiles son homogéneos, mientras que para El Sol se encuentra un máximo de Clor-a por encima del sedimento. Lo anterior es probablemente explicado por el hundimiento de las células fitoplanctónicas y por la presencia de algas bentónicas filamentosas, las cuales no se encuentran en la Luna (Tabla 1). También reportan que la biomasa fitoplanctónica en La Luna, fue significativamente menor que en El Sol y que las bajas concentraciones en La Luna coinciden con los valores más bajos de pH. En cuanto a la dinámica temporal, encontraron varios procesos que intervienen en el incremento/decremento de la biomasa fitoplanctónica, la disponibilidad de nutrimentos, la herbivoría y el pH.

De acuerdo con Ardiles (2007), las concentraciones de Clor-a son homogéneas en la vertical y bajas tanto para El Sol como para La Luna. Las variaciones temporales se asociaron al aporte de nutrimentos y a la depredación por parte del zooplancton, lo cual ha sido reportado para otros lagos de alta montaña tanto templados como tropicales.

Delgado (2004) analizó la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica medida *in vivo* para ambos lagos. En La Luna la Clor-a resultó distribuida homogéneamente mientras que para El Sol se observó un ligero incremento en el

fondo. Seguramente esto último estuvo asociado a la presencia de algas fitoplanctónicas y bentónicas.

Sarma *et al.* (1996) analizaron los rotíferos en El Sol y La Luna. Para El Sol reportan 25 especies y para La Luna 10. Cada lago tiene su propia composición específica de rotíferos, es decir, no comparten ninguna especie y sugieren que esto se debe a una diferencia en los parámetros físico-químicos de ambos lagos.

Dimas *et al.* (2008) reportan una elevada coincidencia (49% para rotíferos y 83% para cladóceros y copépodos) en cuanto a la composición de especies de zooplancton (35 especies en total) en El Sol y La Luna. Por otro lado, también se encontraron diferencias en abundancia y biomasa del zooplancton siendo mayores en El Sol. Esta diferencia la asociaron a que las condiciones más ácidas en La Luna están limitando indirectamente el crecimiento del zooplancton, al restringir la disponibilidad de alimento.

Con respecto al seston, se han llevado a cabo más estudios en regiones templadas que en tropicales y se ha encontrado que la fracción más abundante de éste es la orgánica -carbono orgánico particulado (COP)- (Jellison y Melack, 2001). También se ha establecido que existe una relación espacial y temporal entre el COP y la biomasa fitoplanctónica ya que se ha encontrado una concentración mayor de COP asociada a una mayor biomasa de fitoplancton. Así mismo, coinciden las concentraciones elevadas de COP en las temporadas donde existen picos de productividad de especies fitoplanctónicas (Wetzel *et al.*, 1972; Callieri, 1997; Jellison y Melack, 2001; Brzáková *et al.*, 2003; Punning *et al.*, 2003).

El único caso reportado sobre la dinámica vertical y temporal de la concentración de masa total de seston así como de sus fracciones (orgánica e inorgánica) de lagos tropicales es el de Alcocer *et al.* (2007).

Justificación

El conocimiento sobre la ecología de los lagos tropicales de alta montaña es limitado en comparación con sus homólogos de regiones templadas. Entre los escenarios de cambio climático global se encuentra el del calentamiento global y en el cual los ecosistemas fríos y templados tienden a parecerse a los de latitudes tropicales de altitudes mayores por lo que resulta importante generar información y conocimiento de la dinámica de este tipo de lagos que contribuya a validar los escenarios simulados de cambio global.

Los lagos de alta montaña comúnmente se encuentran en cuencas endorreicas alejadas de las grandes ciudades y por lo tanto, difícilmente son alterados por actividades antropogénicas locales. Sin embargo, están expuestos a los contaminantes que se dispersan a través de la atmósfera. Esta característica los convierte en buenos indicadores de acidificación (regional y global), contaminación atmosférica y por lo tanto del cambio climático global. Este último ha modificado la ubicación altitudinal y la zonación de los diferentes tipos de vegetación en los ecosistemas de alta montaña en donde, además, se ha visto una pérdida importante de la biodiversidad (Bugmann *et al.*, 2005).

La información de este estudio contribuirá a generar una base de datos de referencia para proponer a los lagos del Nevado de Toluca como sitios de referencia para la detección y análisis del cambio ambiental regional y global (Alcocer, no publicado).

Objetivo General

El objetivo general del presente estudio es analizar la variación vertical y temporal del seston y la Clor-a, así como la posible relación entre ambas variables, en dos lagos tropicales de alta montaña: El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

Objetivos Particulares

- ✍ Reconocer la variación vertical y temporal del seston en los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna.
- ✍ Reconocer la dinámica vertical y temporal de la Clor-a, así como las de dos fracciones de talla (L, $> 0.2 \mu\text{m}$ y S, $< 0.2 \mu\text{m}$) en los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna.
- ✍ Determinar la talla de fitoplancton predominante en dos lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna así como su dinámica vertical y temporal en los lagos de alta montaña El Sol y La Luna.
- ✍ Analizar si existe una relación entre la dinámica vertical y temporal del seston y la de la Clor-a total los lagos de alta montaña El Sol y La Luna.

Hipótesis

H1. La biomasa fitoplanctónica en los lagos El Sol y La Luna mostrará una distribución homogénea a lo largo de la columna de agua y una variación temporal asociada a pulsos de nutrientes como ha sido encontrado previamente (Alcocer *et al.*, 2004).

H2. La talla predominante de fitoplancton será la fracción menor a 2 μm como ha sido encontrado en lagos de condición trófica similar (i.e., Bell y Kalff, 2001; Frenette *et al.*, 1994), esto es, oligotróficos.

H3. El seston se considera estrechamente relacionado con el fitoplancton (Wetzel *et al.*, 1972; Järvinen *et al.*, 1999; Jellison y Melack, 2001; Hessen *et al.*, 2003); por lo anterior, la dinámica vertical y temporal del seston seguirá de cerca la de la biomasa fitoplanctónica.

Área de estudio

El Sol y La Luna son lagos tropicales de alta montaña de origen volcánico. Se encuentran dentro del cráter del volcán Nevado de Toluca (4 200 m s.n.m. aproximadamente), también conocido con el nombre de “Xinantécatl” (que en Náhuatl significa “Señor desnudo”), ubicado al suroeste de la ciudad de Toluca. El volcán Nevado de Toluca se localiza a los 19°06' N y 99°45' W (Alcocer *et al.*, 2004) (Fig. 1). Este volcán constituye el cuarto pico más elevado de México con 4 690 m s.n.m., después del Pico de Orizaba (5 675 m s.n.m.), Popocatepetl (5 465 m s.n.m.) e Iztaccíhuatl (5 230 m s.n.m.) (Aceves, 1997).

El Sol y La Luna presentan vientos predominantes del noreste donde se encuentra la ciudad de Toluca, la cual tiene una fuerte actividad industrial (maquiladora, minero-metalúrgica y constructoras INEGI, 2007). Esta actividad puede afectar directamente la composición química de estos lagos por ser sitios naturales de depósitos atmosféricos, alterando a su vez a las comunidades biológicas que se encuentran en el lago. Lo anterior, los convierte en excelentes sistemas de monitoreo para detectar problemas de acidificación y contaminación.

El Nevado de Toluca fue decretado Parque Nacional el 23 de enero de 1936 y abarca una superficie de 46,784 ha de la parte central de la Sierra Volcánica Transversal, la cual divide al país en dos provincias biogeográficas, la neoártica y la neotropical (CONANP, 2007). El volcán es de tipo estromboliano y de bóveda de lava, por el cual está extinto; su última erupción fue en 1330 (es.wikipedia.org).

La forma del cráter es elíptica y presenta al centro un domo “El Ombligo” que taponó la chimenea central y que se eleva 130m del nivel medio de los dos lagos (Villalpando, 1968). El cráter conforma una cuenca endorreica, cuyo único aporte hídrico son las lluvias en verano, la nieve en invierno y el deshielo en primavera (Alcocer *et al.*, 2004).

La región del volcán Nevado de Toluca se caracteriza por presentar un clima frío a semifrío con lluvias en verano y con una temperatura media anual entre los -2 y 5°C que determina la temperatura en los lagos. Presenta una precipitación total anual de 1 243.5 mm, con una variación de 175 mm en diciembre a 270 mm en julio con una evaporación promedio anual de 990 mm (García, 1988). Los lagos son perennemente astáticos, lo que significa que con base en el balance de precipitación y evaporación, el nivel de agua de estos lagos aumenta o disminuye pero sin llegar a secarse en el ciclo anual (Alcocer *et al.*, 2004).

La vegetación del cráter es típica de tundra alta con predominio de musgos, líquenes y gramíneas. En las laderas del volcán, conforme se va ascendiendo, se reconocen comunidades de bosques de encinos (entre 3 000 y 3 300 m s.n.m.), bosques de coníferas (entre 3 000 y 4 000 m s.n.m.) y zacatonales (entre 4 000 y 4 300 m s.n.m.); estos últimos son característicos de las regiones sudamericanas conocidas como páramo de altura (Aceves, 1997).

El Sol tiene una superficie de 237 321 m² y una profundidad máxima de 15 m (profundidad promedio de 6 m), mientras que La Luna tiene una superficie de 31 083 m² y una profundidad máxima de 10 m (profundidad promedio de 5 m) (Alcocer *et al.*, 2004). Los lagos son fríos (8.5°C) presentan un pH ácido (promedio de 4.7 para La Luna y 5.5 para El Sol), con una conductividad baja (15-18 $\mu\text{S cm}^{-1}$ para El Sol y 13-15 $\mu\text{S cm}^{-1}$ para La Luna), son transparentes y bien oxigenados (Tabla 1) (Alcocer *et al.*, 2004; Sánchez *et al.*, 2004). Debido a la concentración limitada de nutrientes y baja productividad primaria en la columna de agua reflejada en la transparencias de sus aguas, se les reconoce como sistemas de oligotróficos a ultraoligotróficos (Alcocer *et al.*, 2004).

	Banderas <i>et al.</i> (1991)		Caballero (1996)		Sarma <i>et al.</i> (1996)		Armienta <i>et al.</i> (2000)		Alcocer <i>et al.</i> (2004)	
	Sol	Luna	Sol	Luna	Sol	Luna	Sol	Luna	Sol	Luna
Profundidad (m)	ND	8	12	9.15	10.7		ND	7-9	10-12	
Visibilidad* (m)	9	8	8	9.15	3.7		ND	4-9	3-7.4	
Temperatura (°C)	8.85	9	7	9-11	9-11		11.7	8.5	8.5	
pH	6.96	4.87	5.90	5.2-5.7	5.0-6.4		5.59	4.7	5.5	
O. D. (mg L-1)	7.4	ND	ND	4.4-7.8	6-7.2		ND	6.8	6.77	
K25 (µS·cm-1)	19.3	17.3	24.6	15.30	21-30		18	14	16	
Alcalinidad (mg·L-1)	ND	6.10	12.2	4-5	3-6		2.3	ND	ND	

Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos promedio de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna, volcán Nevado de Toluca, México. (ND = no determinado). (* = disco de Secchi).

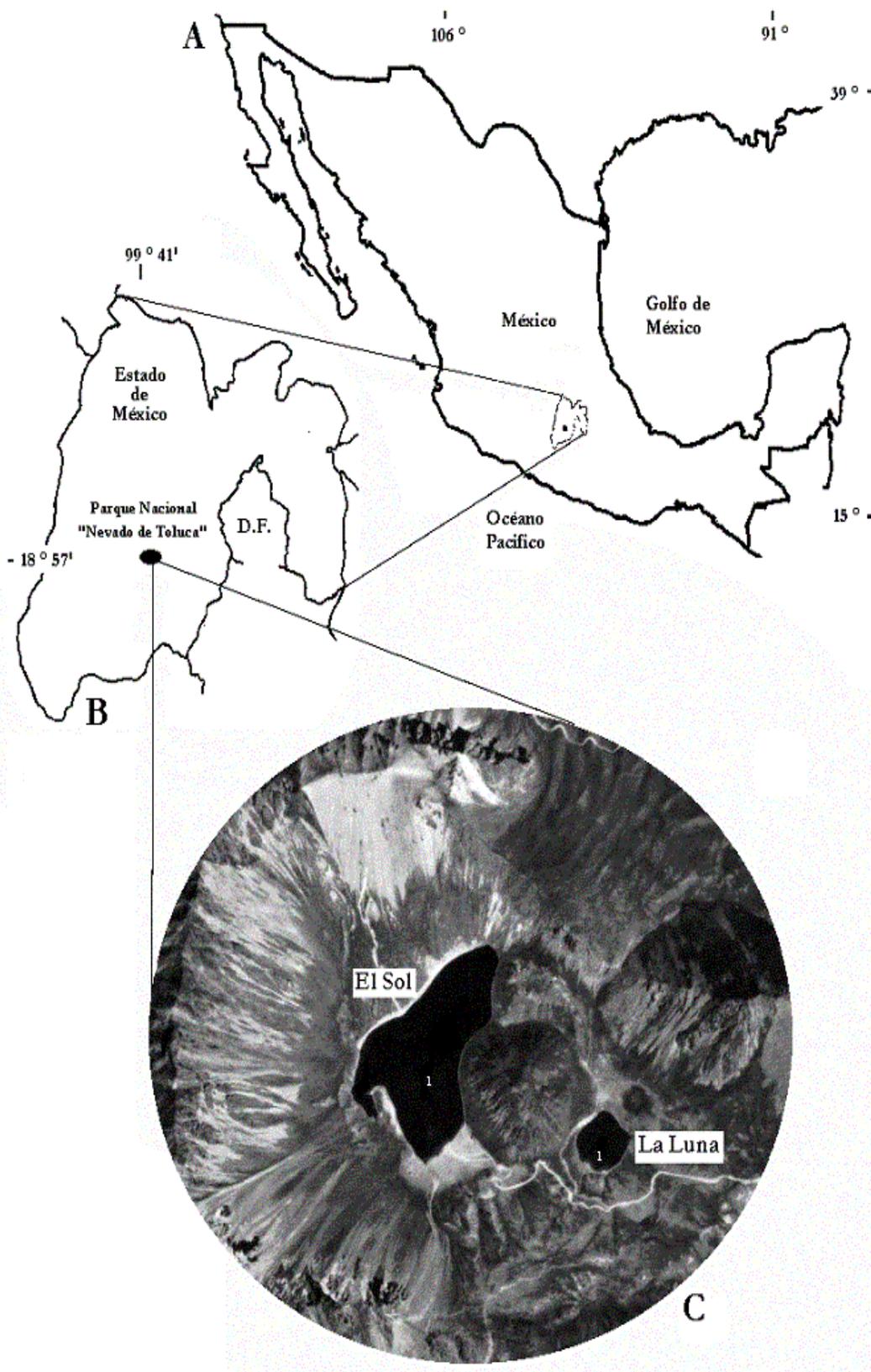


Fig. 1. A. Ubicación del Estado de México en el país B. Parque Nacional “Nevado de Toluca”. C. Lagos El Sol (a la izquierda) y La Luna (a la derecha), Nevado de Toluca, México. (Los números muestran las estaciones de muestreo).

Metodología

Trabajo de campo

Se realizaron muestreos mensuales a lo largo de un ciclo anual (de septiembre de 2006 a octubre de 2007). En algunas ocasiones (noviembre de 2007 y enero de 2008) no fue posible realizar el muestreo ya que no se permitió el acceso al Parque Nacional Nevado de Toluca por malas condiciones climáticas.

En cada lago se estableció una estación de muestreo ubicada en la zona más profunda, aproximadamente al centro de los mismos. Se tomaron muestras a tres profundidades, que a lo largo de este estudio se denominarán como “superficie” (SUP) (1m por debajo de la superficie), “media agua” (MED) (a la mitad de la columna de agua dependiendo de la profundidad) y “fondo” (FON) (1m por encima del fondo). La recolecta de las muestras se realizó con la ayuda de una botella muestreadora de agua marca UWITEC de 5 litros de capacidad.

Las muestras para el análisis de la masa total del seston se filtraron *in situ* a través de una malla de 100 μm para eliminar al zooplancton grande (“swimmers”) que pudiera alterar las muestras del seston (Lee *et al.*, 1988; Karl, 1991). Las muestras para la determinación de la Clor-a no se filtraron. Ambas muestras se mantuvieron en frío y oscuridad en una hielera durante el transporte al laboratorio y fueron procesadas dentro de las siguientes 24 horas.

La caracterización fisicoquímica de la columna de agua se llevó a cabo a través de perfiles de temperatura, oxígeno disuelto, conductividad y pH realizados a cada metro de profundidad con ayuda de un equipo multiparamétrico de monitoreo de calidad de agua marca Hydrolab® modelo DS4 acoplado a un sistema de almacenamiento electrónico de datos marca Hydrolab® modelo SVR4. Los perfiles de radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) se midieron

con ayuda de un sensor de irradiancia escalar colocada en un perfilador de fluorescencia natural marca Biospherical® modelo PNF-300.

Trabajo de Laboratorio

Limpieza del material

Las botellas empleadas para las muestras de seston se lavaron previamente con detergente Extran al 2% y posteriormente con HCl al 10% para eliminar toda la materia orgánica que pudiera haber quedado en éstas. Posteriormente se enjuagaron tres veces con agua desionizada para eliminar el exceso de HCl (Lind, 1985; Karl, 1991).

Los equipos de filtración (Millipore® de vidrio para filtros de 47 mm) tuvieron el mismo tratamiento que los recipientes donde se transportaron las muestras. Para la filtración se emplearon filtros marca Whatman® tipo GF/F de 47 mm de diámetro (0.7 μm de apertura nominal de poro) pre-combustionados en una mufla marca Thermolyne® modelo 48000 durante 4 horas a una temperatura de 550°C para eliminar el carbono presente. Los filtros fueron pesados a temperatura ambiente con una balanza analítica marca Mettler Toledo® (peso denominado “**Peso 1**”) y almacenados en un desecador (Karl *et al.*, 1991).

Los equipos utilizados para la determinación de la concentración de Clor-a solamente se enjuagaron con agua desionizada.

Obtención de seston

La determinación de la masa total del seston (MTP) se realizó por gravimetría filtrando tres submuestras por cada profundidad y dos blancos para cada lago (uno para superficie y uno para fondo). La filtración se llevó a cabo con ayuda de una bomba de vacío, no excediendo las 0.3 atm de presión para evitar la pérdida de

material orgánico. El volumen del agua filtrada varió dependiendo de la concentración de seston observado tanto en campo como en laboratorio (1 000-1 750 mL para El Sol y 2 000-3 250 mL para La Luna). Los filtros con la muestra retenida se secaron en un horno Lab-Line Instruments® modelo 3512 a una temperatura de 60°C por 48 hrs. Posteriormente, los filtros secos se pesaron en la misma balanza analítica (denominado “**Peso 2**”). Con la diferencia entre los pesos 1 y 2 (denominado “**Peso 3**”), se obtuvo el peso del seston (mg L^{-1}) (ver Ecuación 1) (Polat *et al.*, 1998).

Ecuación 1

$$\text{Seston} = \frac{[(\text{Peso 2}-\text{Peso 1})-\text{Blanco}] * 1,000}{\text{Volumen Filtrado}}$$

Donde:

$$\text{Seston} = \text{mg L}^{-1}$$

Obtención de la clorofila “a”

Para determinar la concentración de Clor-a total y fraccionada se filtraron tres submuestras para cada profundidad. Para la obtención de la concentración total de Clor-a se filtró una cantidad variable de muestra (60-100 mL para El Sol y 100-150 mL para La Luna) a través de filtros Whatman tipo GF/F de 13 mm de diámetro (0.7 μm de apertura nominal de poro).

Para el cálculo de las fracciones de Clor-a también se filtró una cantidad de muestra variable (30-50 mL y 70-100 mL para El Sol y La Luna respectivamente) a través de filtros Milipore® tipo TTTP de membrana (2 μm de apertura de poro) para la fracción > 2 μm y posteriormente a través de filtros Whatman tipo GF/F de 13 mm de diámetro (0.7 μm de apertura nominal de poro) para la fracción < 2 μm . En lo

sucesivo, la fracción $> 2 \mu\text{m}$ se denominará fracción grande (L) y la $< 2 \mu\text{m}$ se denominará fracción chica (S).

Todos los filtros para el análisis de Clor-a se almacenaron en seco dentro de un frasco con sílica-gel y se mantuvieron en frío y oscuridad hasta su posterior análisis.

Para determinar la concentración de Clor-a se adicionaron 5mL de acetona al 90% a la muestra como solvente de extracción, debido a la eficiencia que se ha observado en estudios previos (Arar y Collins, 1997). En forma adicional a la acetona, se facilitó la extracción de la clorofila con la ayuda de un macerador de tejidos el cual rompe mecánicamente las células. Una vez terminado el proceso de maceración, se enjuagó el macerador con 5 mL más de acetona al 90%. Las muestras maceradas y con acetona se colocaron en tubos de centrifuga de 15 mL previamente etiquetados y cubiertos con cinta de aislar negra, los cuales se mantuvieron por 20 horas en refrigeración a 4°C y en oscuridad para determinar la extracción.

Posteriormente, las muestras se centrifugaron a 17 000 r.p.m. durante 15 minutos y previo al análisis, se dejaron en reposo hasta alcanzar la temperatura ambiente. Se decantó el sobrenadante y se tomó la lectura de la fluorescencia de éste último con ayuda de un fluorómetro Turner Designs® modelo 10-AU, previamente calibrado (Arar y Collins, 1997). Algunas muestras tuvieron que ser diluidas con acetona para poder leerlas dentro del intervalo de detección bajo (mayor sensibilidad). Las lecturas se transformaron a $\mu\text{g Clor-a L}^{-1}$ utilizando el algoritmo de la Ecuación 2, que se indica en el Método 445.0 de la Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos de América (Arar y Collins, 1997).

Ecuación 2

$$C_{s, u} = \frac{C_{E, u} (\text{Volumen extraído (L)} (FD))}{\text{Volumen muestreado (L)}}$$

Donde:

$C_{s, u}$ = concentración de Clor-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) en toda la muestra de agua,

$C_{E, u}$ = concentración de Clor-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) no corregida en la solución extraída y analizada

Volumen extraído = volumen (L) de la extracción preparado antes de ser diluida,

FD = factor de dilución

Volumen muestreado = volumen (L) de toda la muestra de agua.

Identificación de componentes del seston

Se realizaron observaciones de muestras -previamente fijadas con acetato de Lugol- con un microscopio óptico invertido marca LEICA® modelo DM IRB utilizando la técnica de Utermöhl a distintos aumentos (40x, 63x, 100x).

Análisis de la información

Se realizaron gráficos de profundidad-tiempo de isopletras de temperatura y oxígeno disuelto con la ayuda del programa Surfer versión 8.0. La conductividad eléctrica (K_{25}), pH, seston y Clor-a se graficaron con el programa Microsoft Office Excel 2003.

Para analizar si se presentaron diferencias significativas entre las concentraciones de seston en las tres diferentes profundidades muestreadas (SUP, MED y FON) así como para las diferencias temporales, se hicieron análisis de varianza (ANOVA) con un intervalo de confianza del 95% mediante el paquete estadístico SPSS versión 1.3; posteriormente, para reconocer cuales eran diferentes se realizó una prueba de Tukey. Para analizar la presencia/ausencia de diferencias significativas en la concentración de seston entre El Sol y La Luna y entre los

muestreos, se realizaron pruebas de t de Student con un intervalo de confianza del 95% mediante el paquete estadístico SPSS versión 13.

Con el fin de reconocer la posible relación entre la concentración de Clor-a y la concentración de seston (MTP), se llevó a cabo un análisis de correlación mediante el paquete estadístico SPSS versión 1.3.

Con la finalidad de reconocer la contribución por talla (L y S) al total de la biomasa fitoplanctónica se graficaron los porcentajes obtenidos. De acuerdo a lo encontrado en otros trabajos (i.e., Adame *et al.*, 2008), la dominancia de una talla sobre la otra se asigna con un valor superior al 60% y se considera que existe una co-dominancia cuando la proporción entre L y S se encuentra dentro del rango 40-60%.

Al no encontrar de manera general diferencias significativas en el perfil vertical en los lagos ni en la concentración de seston ni en la de Clor-a, se consideraron los valores de SUP, MED y FON como réplicas para llevar a cabo los análisis y gráficos.

Resultados

Parámetros ambientales

Con la información obtenida de las variables meteorológicas (precipitación, humedad relativa, radiación y temperatura) de la estación automática “Nevado de Toluca” proporcionadas por el Servicio Meteorológico Nacional, se realizó un análisis de agrupación (“cluster”) para reconocer estaciones climáticas. Se definieron tres épocas: a) cálida-lluviosa (junio a septiembre), fría-seca (diciembre a abril) y de transición. La transición de la época fría-seca a cálida-lluviosa se observó en el mes de mayo y la de la época cálida-lluviosa a la fría-seca en octubre y noviembre.

Temperatura del agua

La temperatura promedio anual en El Sol fue de $8.57 \pm 0.27^{\circ}\text{C}$ registrándose el valor máximo en octubre-06 con 10.87°C y el mínimo en febrero con 3.80°C . La variación máxima entre la superficie y el fondo fue de 2.23°C en octubre-06 y la mínima en febrero con 0.28°C . Se observó que la temperatura presentó valores bajos durante temporada de seca de frío (septiembre-06 a febrero) para posteriormente mostrar un incremento paulatino hasta el final durante la temporada cálida de lluvias (Figs. 2 y 3a).

La temperatura promedio anual en La Luna fue de $8.54 \pm 0.32^{\circ}\text{C}$ registrándose el valor mínimo en febrero con 4.33°C y el máximo en el mes octubre-06 con 11.05°C . La variación máxima entre la superficie y el fondo fue durante el mes de octubre-06 con 2.66°C y la mínima en abril con 0.10°C (Figs. 2 y 3b).

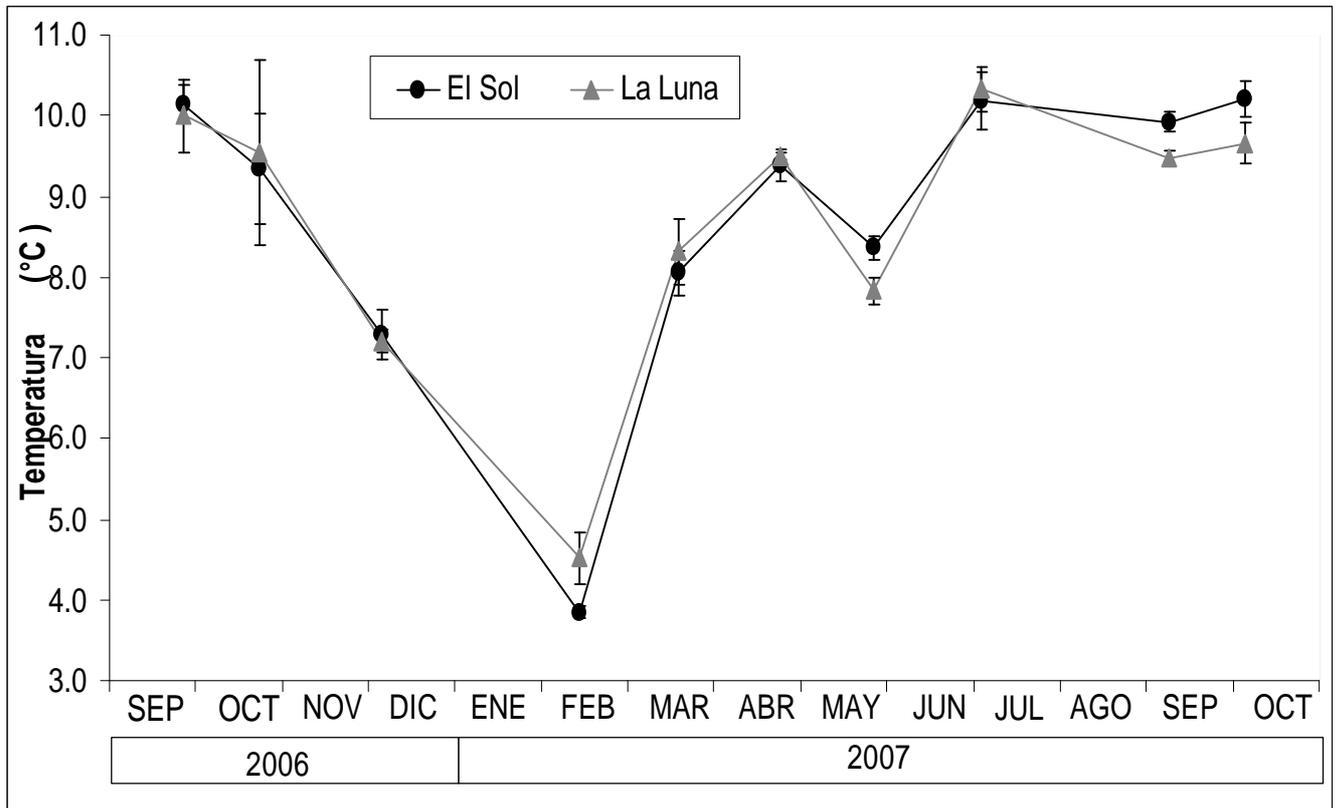
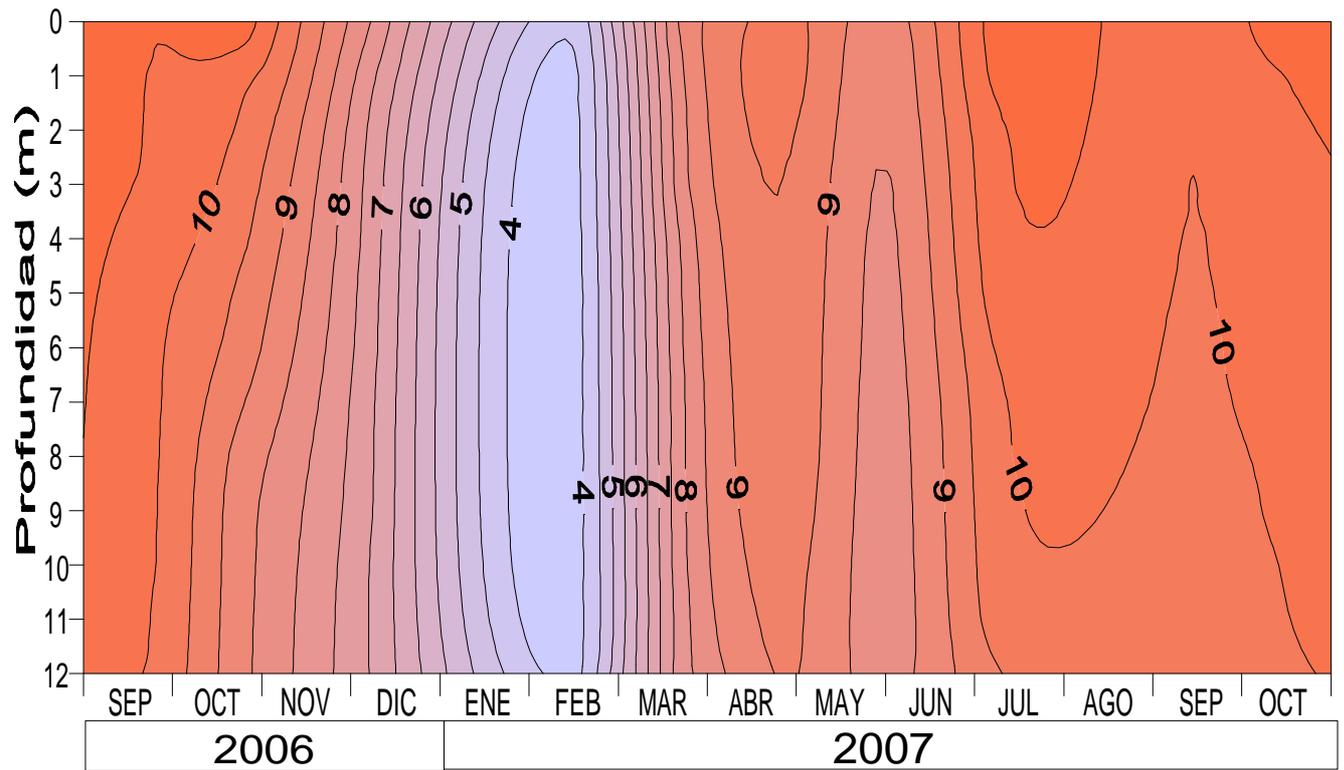


Fig. 2. Variación temporal de la temperatura promedio (°C) en los lagos El Sol y La Luna.

a)



b)

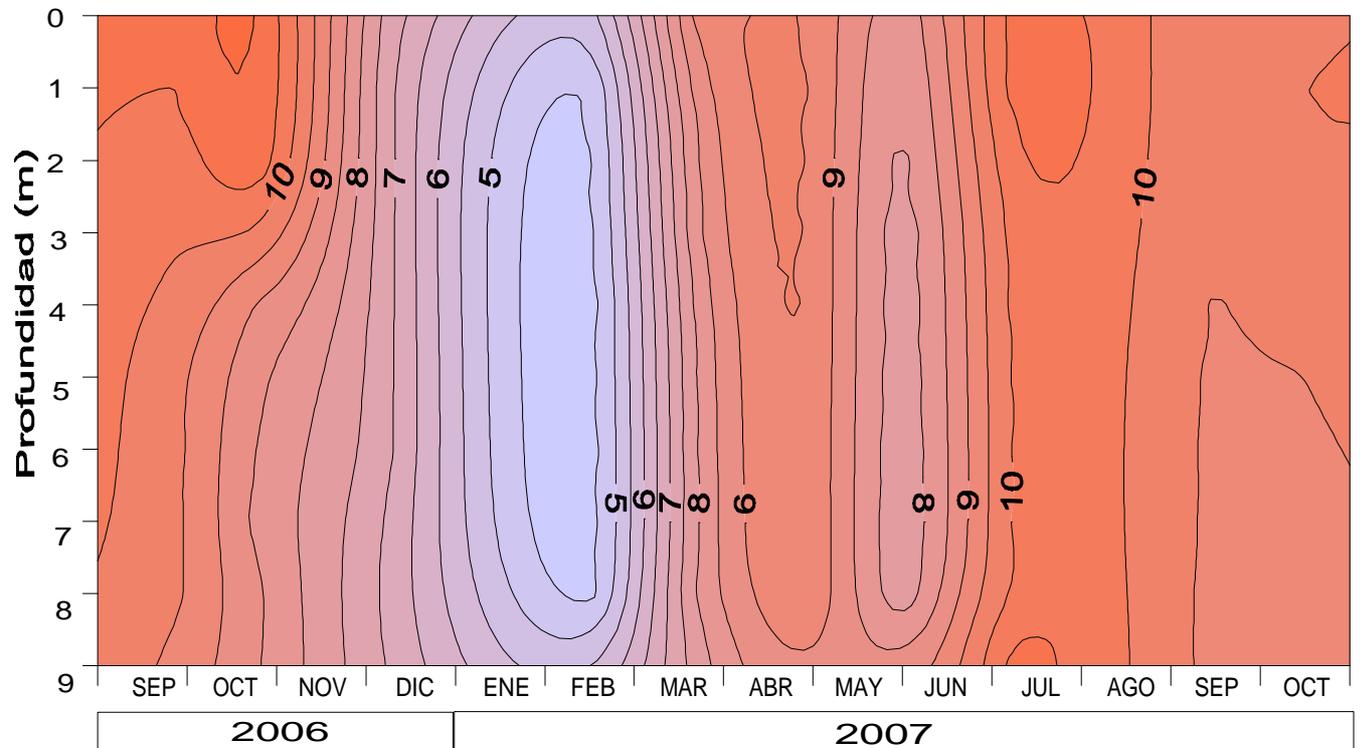


Fig. 3. Diagramas profundidad tiempo de isotermas ($^{\circ}\text{C}$) de los lagos a) El Sol y b) La Luna.

pH

El Sol presentó un pH promedio anual cercano a la neutralidad (7.08 ± 0.17) pero con una amplia variación entre el mínimo en el mes de octubre-06 con 5.66 y el máximo en julio con 9.24. La variación máxima entre la superficie y el fondo fue en julio con 2.51 y la mínima de 0.06 en febrero. Durante la época cálida-lluvias (marzo-julio) se observó un aumento en el pH (Figs. 4 y 5a).

La Luna presentó un pH promedio anual ácido con 5.40 ± 0.20 con el mínimo de 4.33 en octubre-06 y el máximo valor de 7.30 en diciembre. La variación máxima entre la superficie y el fondo se observó de octubre-06 a diciembre con 0.97 y una diferencia mínima en septiembre-06 con 0.05. Se observó un aumento en el pH en los meses de octubre-06 a marzo, manteniéndose bajo el resto de los meses muestreados (Figs. 4 y 5b).

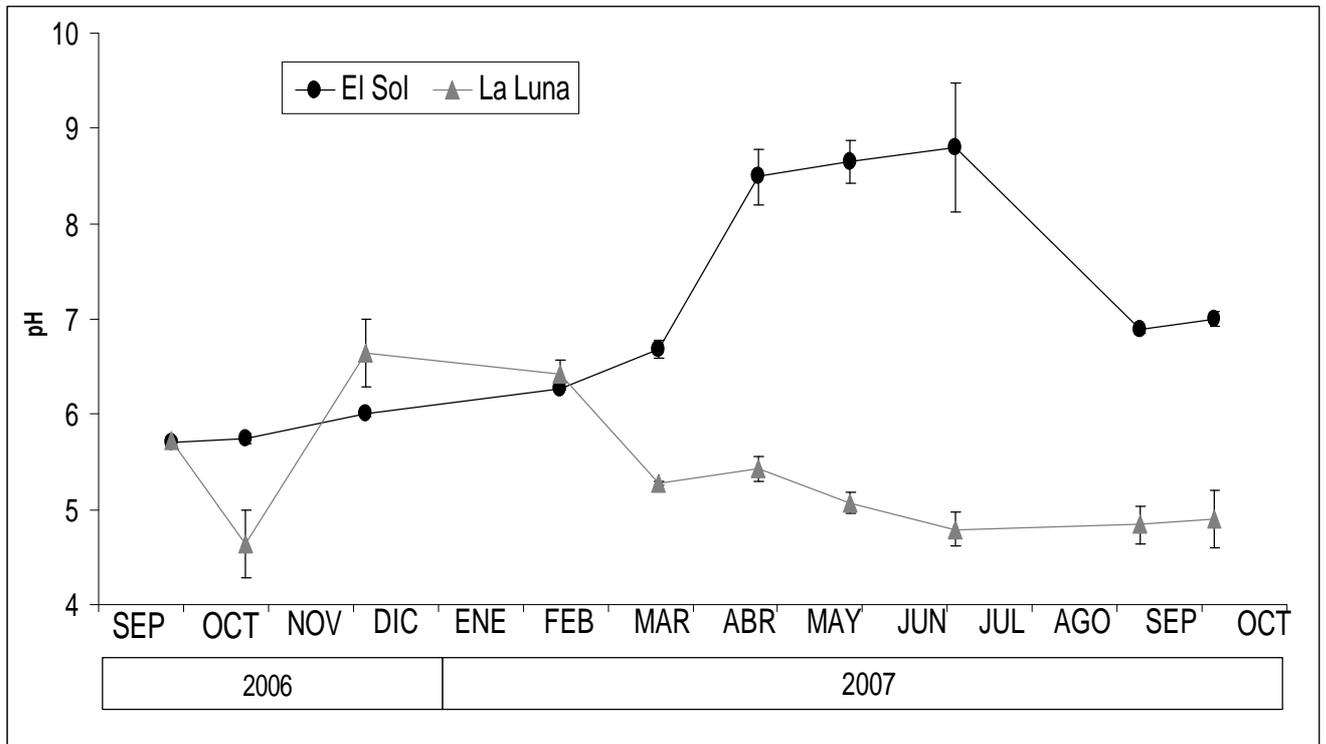


Fig. 4. Variación temporal del pH promedio (unidades de pH) en los lagos El Sol y La Luna.

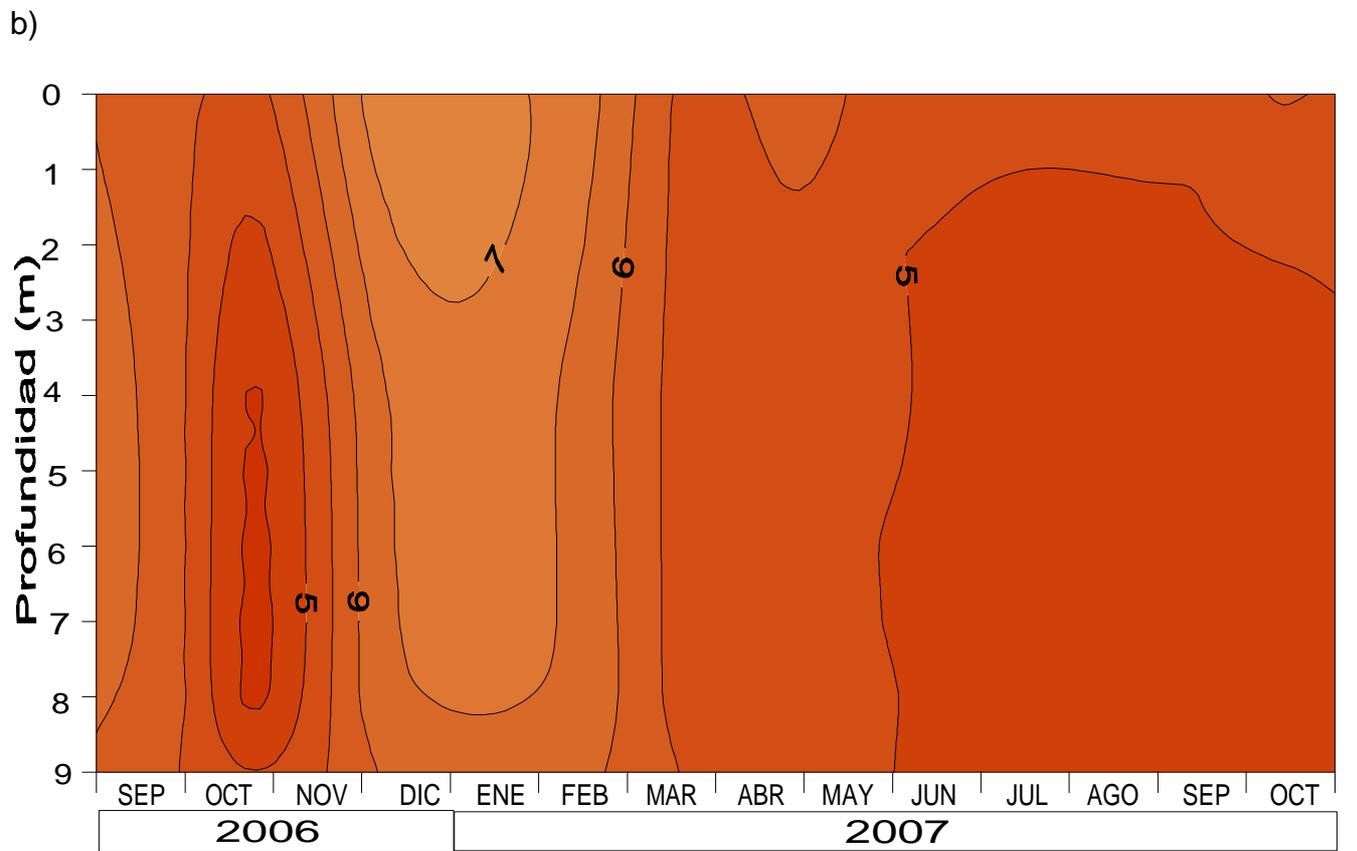
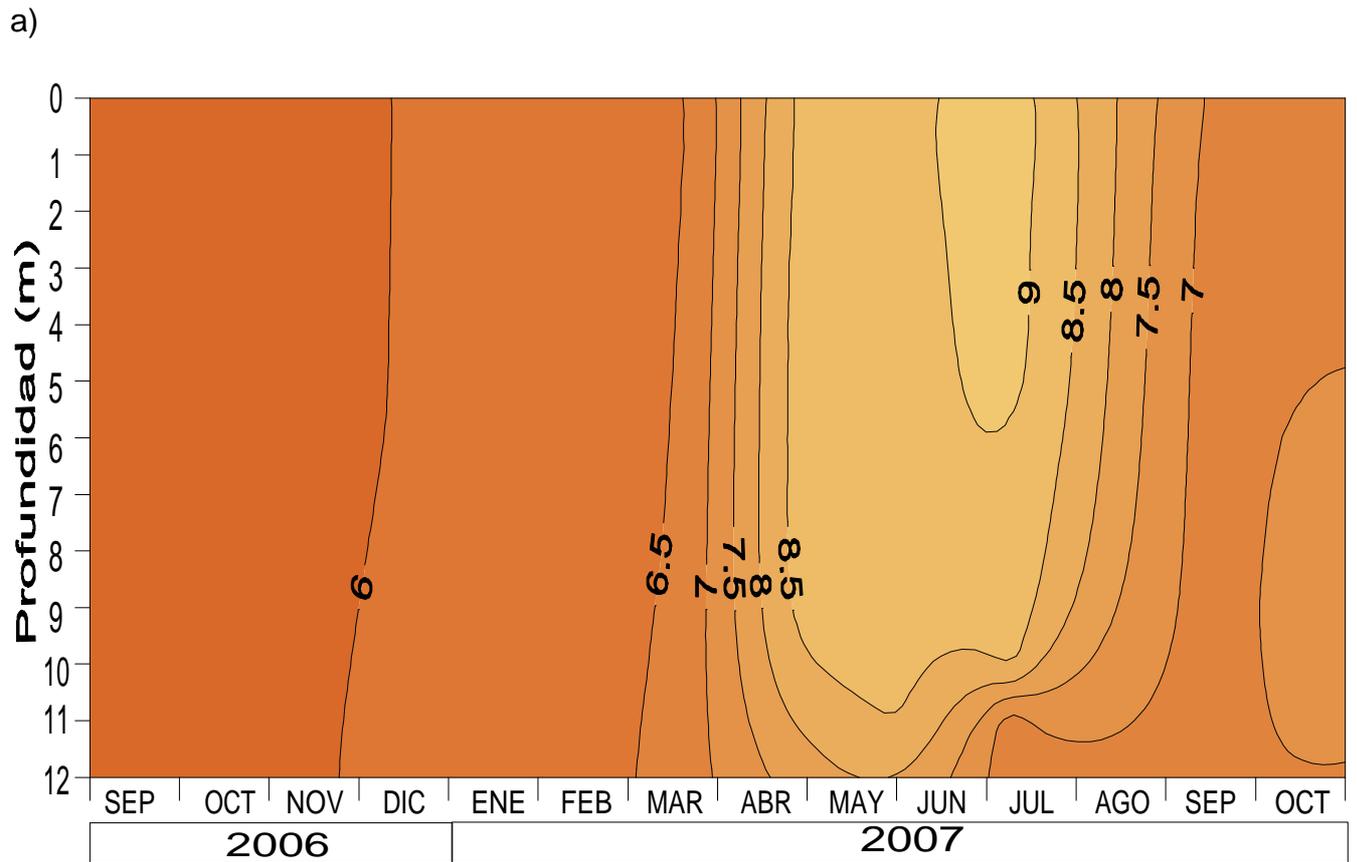


Fig. 5. Diagramas profundidad tiempo de isopletas de pH (unidades de pH) de los lagos a) El Sol y b) La Luna.

Oxígeno Disuelto

En El Sol la concentración de oxígeno disuelto promedio fue de 7.19 ± 0.39 mg L⁻¹. Durante febrero se observó el valor máximo de 8.67 mg L⁻¹ y el mínimo de 4.93 mg L⁻¹ en junio. La variación máxima entre superficie y fondo del lago fue de 2.43 mg L⁻¹ en junio y la mínima de 0.17 mg L⁻¹ en marzo (Figs. 6 y 7a).

En La Luna el promedio de la concentración de oxígeno disuelto fue de 7.01 ± 0.10 mg L⁻¹. El valor máximo fue en febrero con 8.86 mg L⁻¹ y el mínimo en octubre-07 con 6.06 mg L⁻¹. La variación máxima entre la superficie y el fondo fue de 0.84 mg L⁻¹ durante el mes de octubre-07 y la variación mínima de 0.10 mg L⁻¹ en julio (Figs. 6 y 7b).

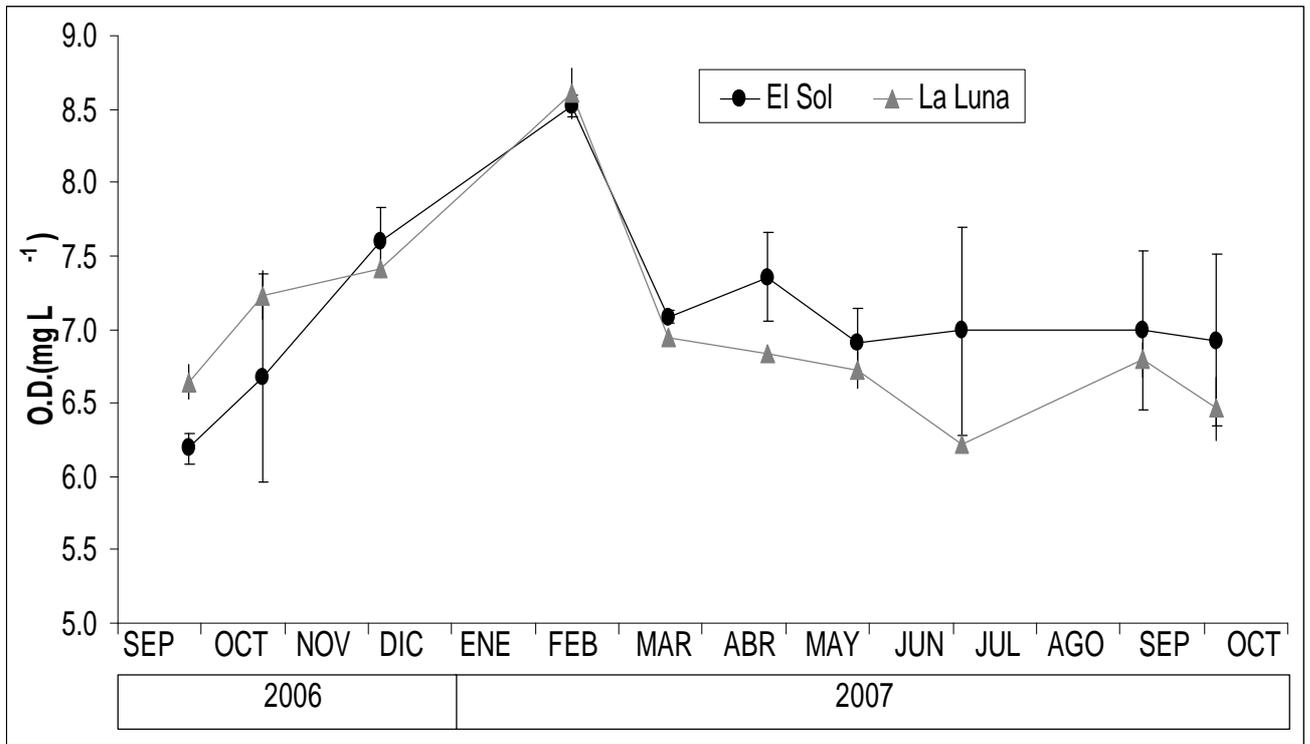
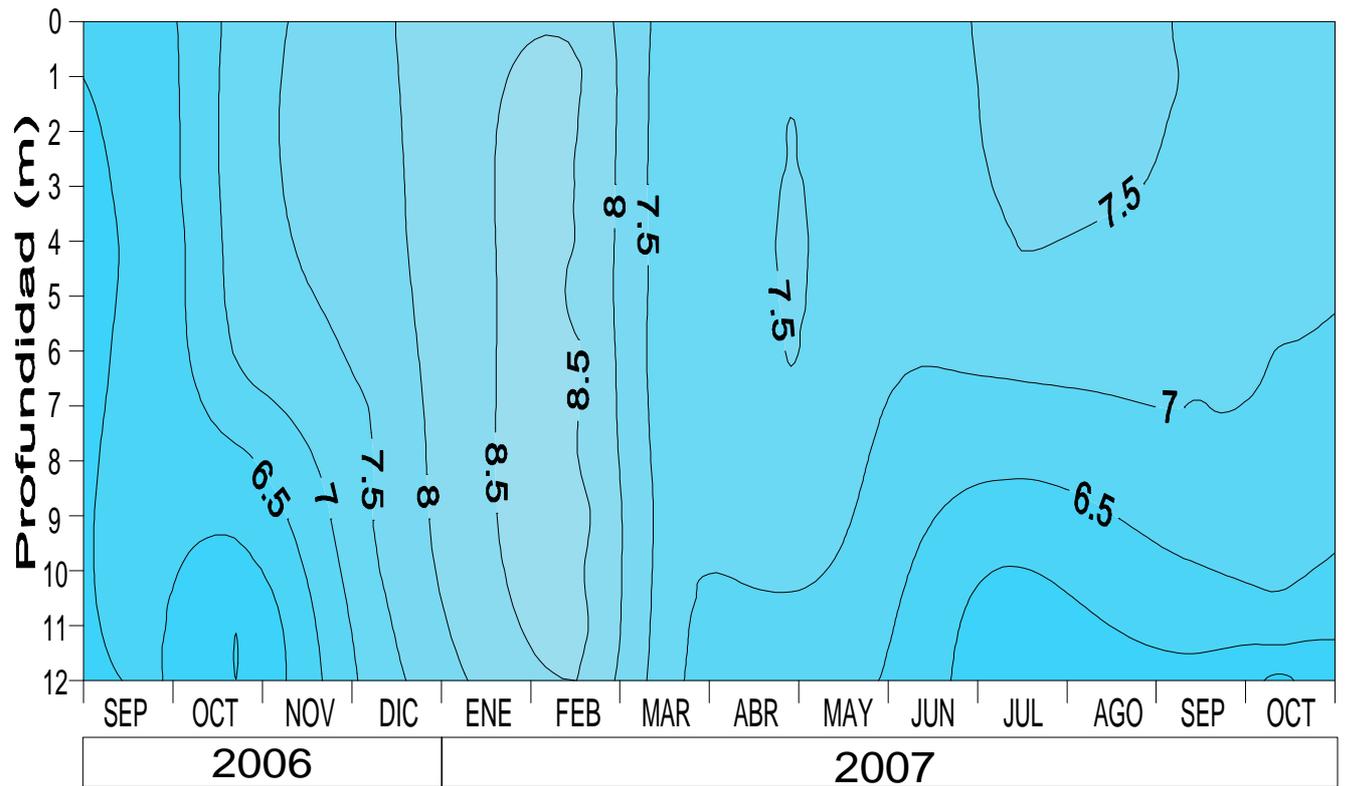


Fig. 6. Variación temporal del oxígeno disuelto promedio (mg L⁻¹) en los lagos El Sol y La Luna

a)



b)

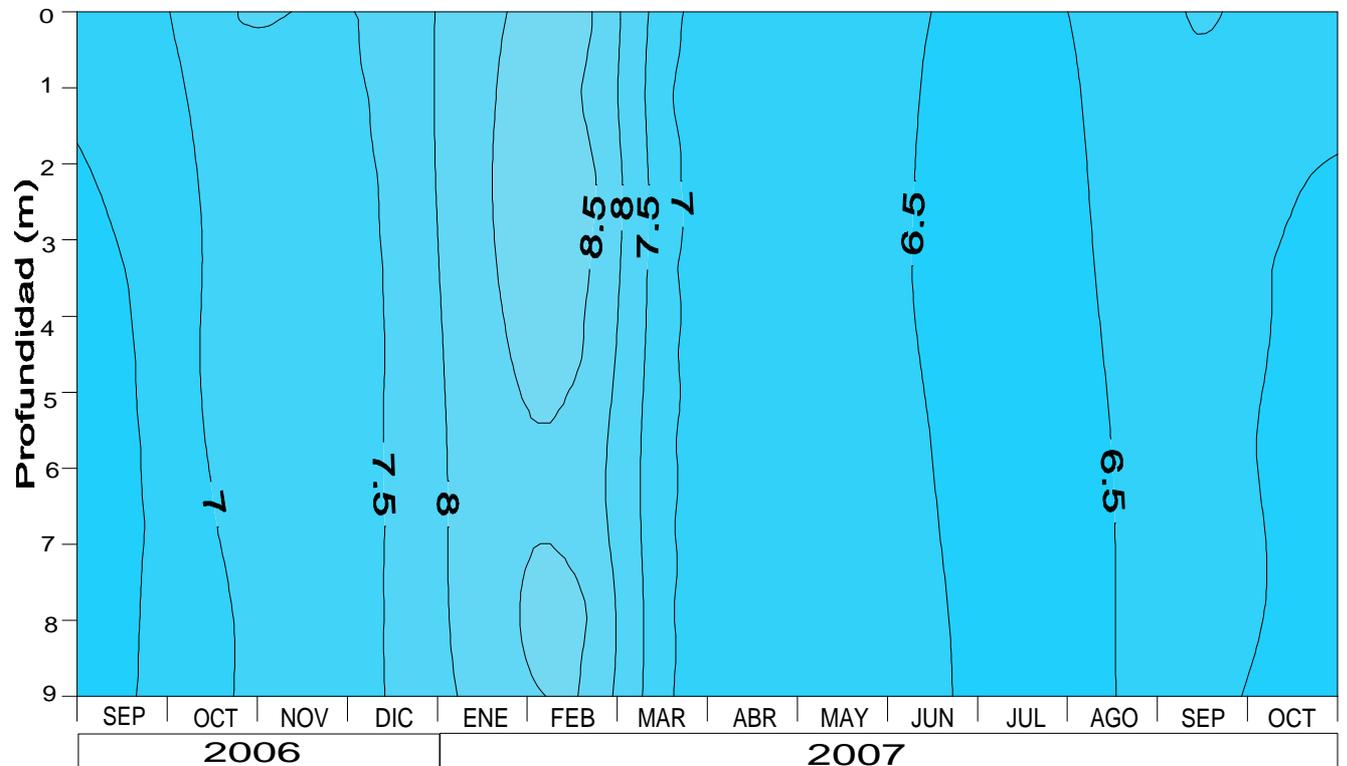


Fig. 7. Diagramas profundidad tiempo de isopletas de OD (mg L^{-1}) de los lagos a) El Sol y b) La Luna

Conductividad eléctrica (K_{25})

El valor promedio de K_{25} en El Sol fue de $57.8 \pm 0.3 \mu\text{S cm}^{-1}$ presentándose el valor máximo ($66.1 \mu\text{S cm}^{-1}$) en octubre-06 y en febrero el valor mínimo ($44.0 \mu\text{S cm}^{-1}$). Se observó una disminución paulatina a partir de noviembre hasta llegar a marzo y finalmente comenzó a aumentar hasta julio en donde volvió a disminuir hasta octubre-07, con un aumento al final (Figs. 8 y 9a). El valor máximo de la diferencia entre el fondo y la superficie se presentó en diciembre con $1.7 \mu\text{S cm}^{-1}$ y la diferencia mínima de $0.0 \mu\text{S cm}^{-1}$ durante febrero.

En La Luna el valor promedio de K_{25} fue de $5.0 \pm 0.2 \mu\text{S cm}^{-1}$ con un máximo de $10.7 \mu\text{S cm}^{-1}$ en septiembre-06 y el mínimo de $3.2 \mu\text{S cm}^{-1}$ en octubre-07. Se observó una disminución paulatina desde el comienzo del muestreo, en septiembre-06 y con un incremento en septiembre-07 (Figs. 8 y 9b). La diferencia máxima entre el fondo y la superficie se observó en enero con $2.2 \mu\text{S cm}^{-1}$ y la diferencia mínima en febrero con $0.0 \mu\text{S cm}^{-1}$.

En septiembre-06, a principios del muestreo, se observaron para ambos lagos los valores más elevados de conductividad ($65.3 \mu\text{S cm}^{-1}$ El Sol y $10.6 \mu\text{S cm}^{-1}$ La Luna) para posteriormente disminuir ($44.0 \mu\text{S cm}^{-1}$ El Sol y $3.2 \mu\text{S cm}^{-1}$ La Luna). El Sol mantuvo sus valores elevados por el resto del muestreo excepto de enero-marzo mientras que los valores en La Luna comenzaron a decrecer desde septiembre-06 manteniéndose constante con valores inferiores a $5.0 \mu\text{S cm}^{-1}$.

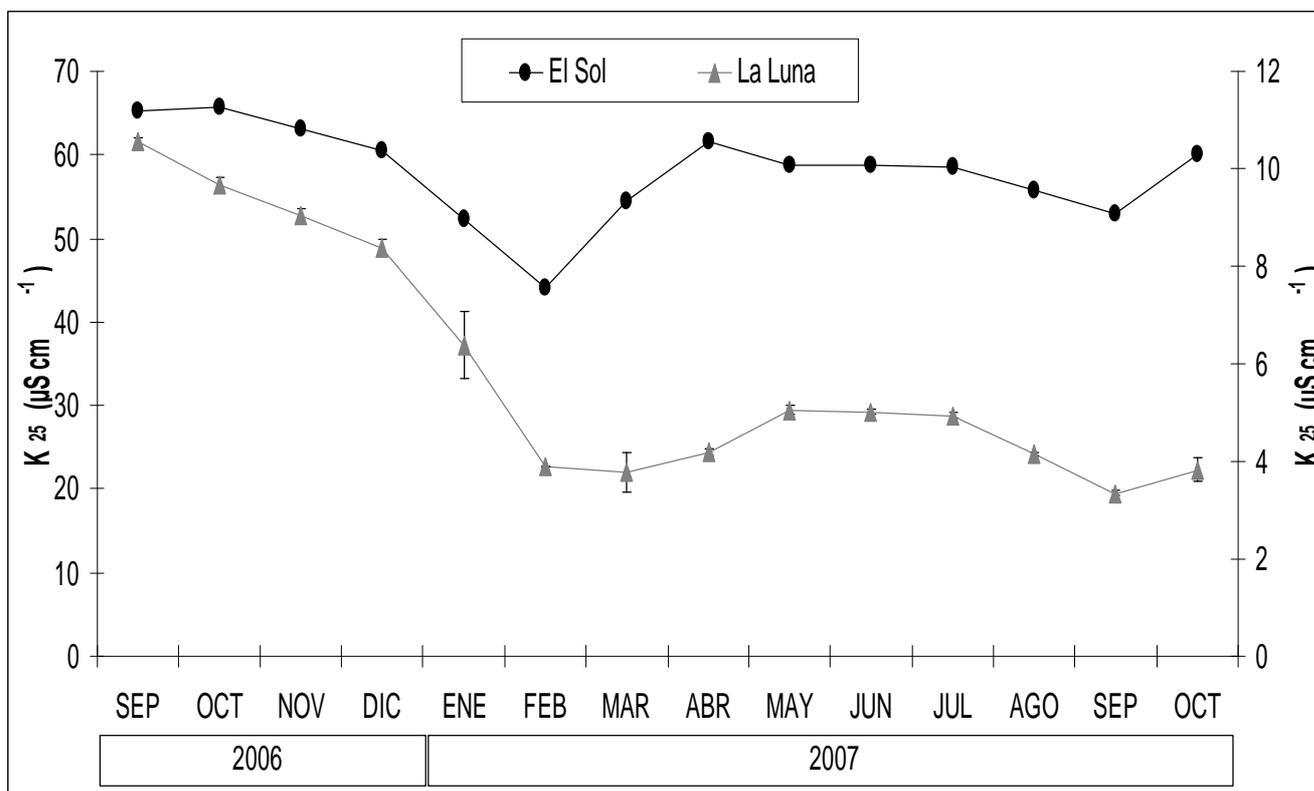


Fig. 8. Variación temporal de la conductividad eléctrica promedio (K_{25} , $\mu\text{S cm}^{-1}$) en los lagos El Sol (escala derecha) y La Luna (escala izquierda).

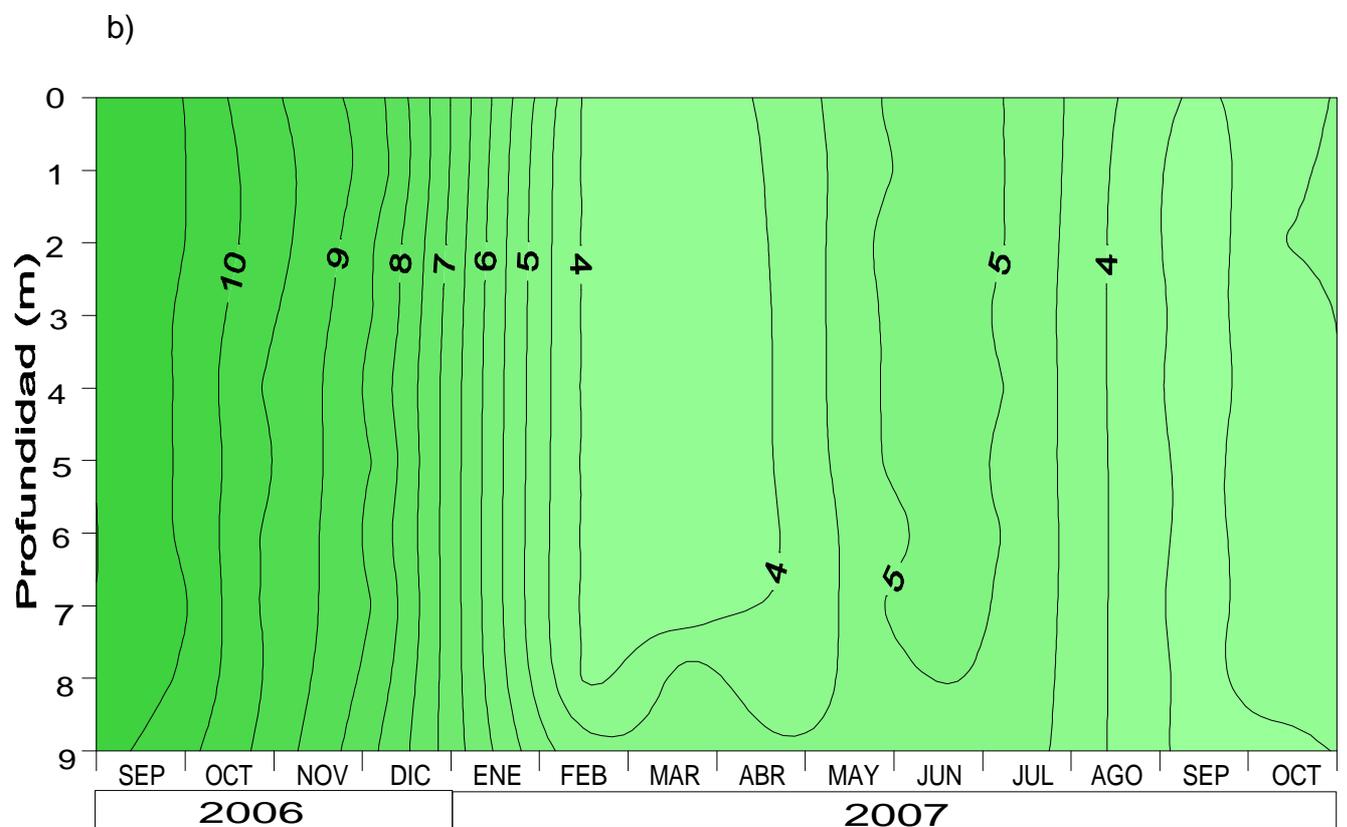
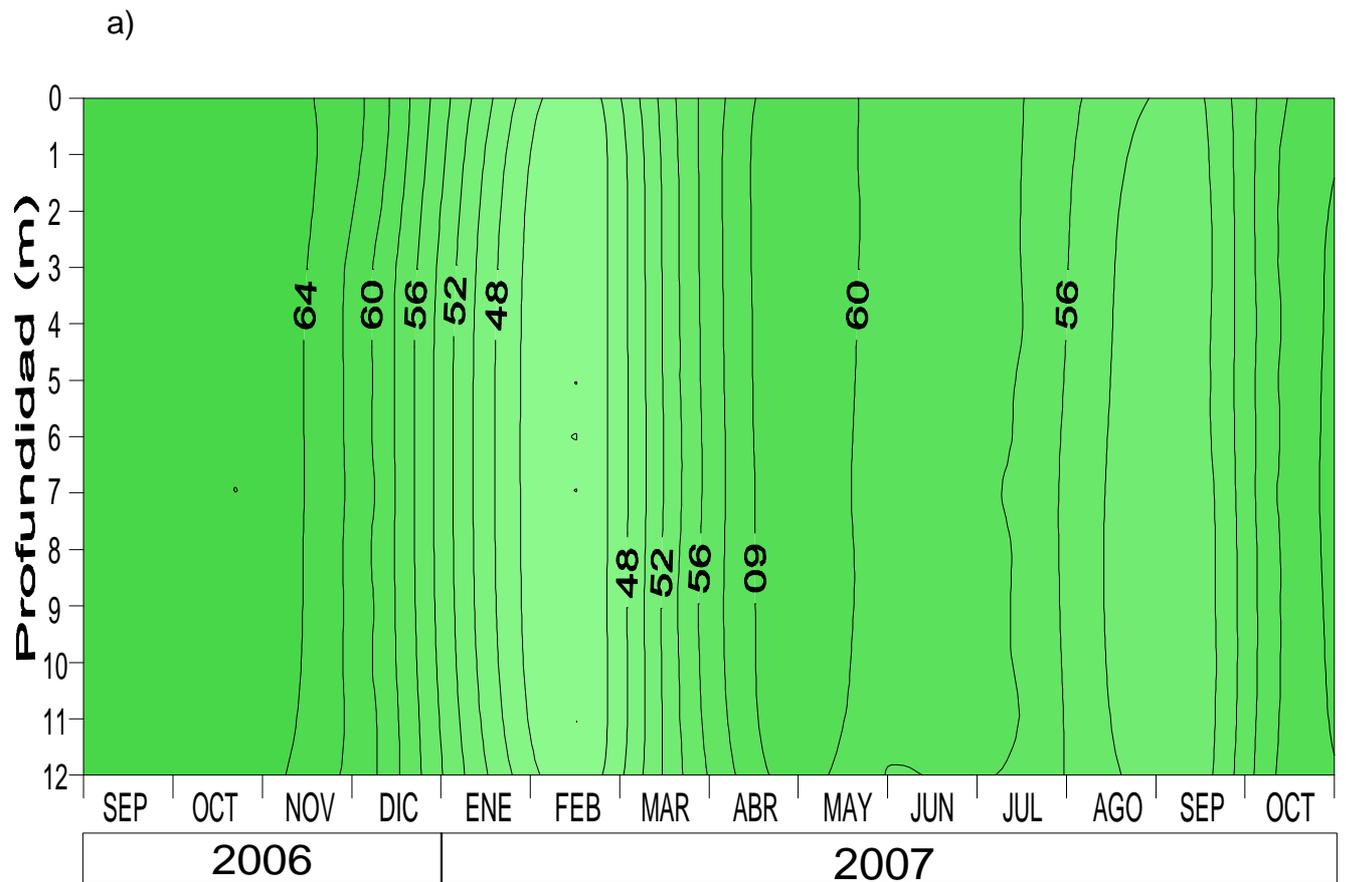


Fig. 9. Diagramas profundidad tiempo de isopletas de conductividad eléctrica (K_{25} , $\mu\text{S cm}^{-1}$) de los lagos a) El Sol y b) La Luna.

Zona Eufótica (Z_{EU})

La zona eufótica para El Sol fluctuó entre los 8 y 12 m mientras que para La Luna siempre fue de 10 m. Para La Luna y salvo de septiembre a diciembre del 2006 en El Sol, el total de la columna de agua es considerado como zona eufótica.

Zona de Mezcla (Z_{MIX})

El Sol y La Luna se presentaron homogéneos en la vertical durante el periodo de muestreo. Lo anterior se vio reflejado en la distribución uniforme en temperatura, pH, oxígeno disuelto y conductividad. De acuerdo con Lewis (1983) y su clasificación revisada de lagos basada en la mezcla, El Sol y La Luna se consideran como lagos polimícticos cálidos continuos.

Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR)

El porcentaje promedio de la PAR que llega al fondo para El Sol fue de $1.8 \pm 0.25\%$ con máximo de 5.9% en abril y un mínimo de 0.2% en septiembre-06. La Luna presentó un promedio de $27 \pm 3\%$ de la PAR que llega al fondo. Se presentó el máximo en marzo con 52% y el mínimo de 7% en septiembre-07. Los valores observados en La Luna fueron mayores en comparación con los de El Sol, sin embargo prácticamente puede considerarse que la zona eufótica abarca la totalidad de la columna de agua en ambos lagos.

Seston

La concentración de la masa total de seston en El Sol varió de 0.73 a 3.39 mg L⁻¹ con un promedio de 1.53 ± 0.34 mg L⁻¹. En general no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en el perfil vertical. A lo largo del tiempo se observó gráficamente un incremento (septiembre-07) en la concentración de seston en El Sol (Fig. 10). Esto coincide con lo mencionado por Alcocer *et al.* (2004) quienes reportan que los aumentos de biomasa fitoplanctónica y por lo tanto la materia particulada en la columna de agua, se encuentran asociados a la entrada de nutrientes presente en la época de lluvias. Sin embargo, a lo largo del año no se encontraron diferencias temporales significativas ($p > 0.05$).

La concentración de la masa total de seston para el caso de La Luna varió de 0.25 a 1.53 mg L⁻¹ con un promedio de 0.65 ± 0.15 mg L⁻¹. Al igual que para El Sol, las diferencias en el perfil vertical no fueron estadísticamente significativas ($p > 0.05$). Tampoco se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la dinámica temporal del seston en La Luna. Sin embargo y al igual que en El Sol, gráficamente se aprecia un incremento en la concentración de seston en septiembre-07 (Fig. 10).

Las concentraciones de seston en El Sol fueron significativamente ($p < 0.05$) mayores que en La Luna a todo lo largo del periodo muestreado.

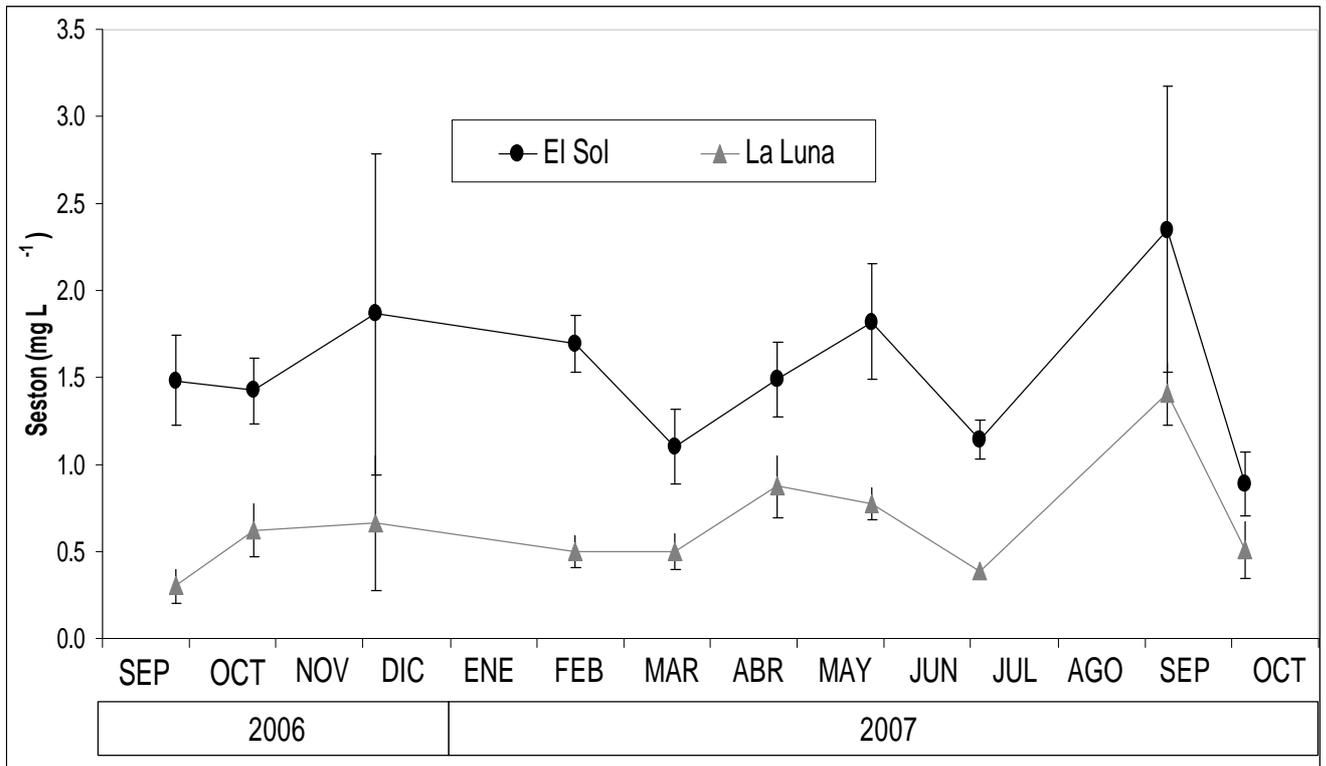


Fig. 10. Variación temporal de la masa total de seston (mg L⁻¹) promedio en los lagos El Sol y La Luna.

Identificación de los componentes del seston

De acuerdo a lo observado al microscopio óptico invertido, para El Sol de manera general se identificó una dominancia en la presencia de restos de tejido vegetal de origen autóctono y alóctono, materia orgánica agregada así como algas crisofíceas (*Dinobryon sp.*), tanto con contenido celular como quistes, tecas de dinoflagelados (*Perinidium sp.*) tanto vacías como con contenido celular, clorofíceas (*Elakatothrix sp.*), diatomeas, clorococales, cianobacterias, bacterias, ciliados oligotricos y flagelados (Anexo I) (Vilaclara com. pers.). En los meses donde se encontraron las concentraciones más elevadas de seston se observó un predominio de frústulas vacías de diatomeas, así como diatomeas con contenido celular.

En La Luna se identificaron restos de tejido vegetal, agregados de materia orgánica así como clorofíceas (*Mougeotia sp.*), tecas vacías y con contenido celular de dinoflagelados (*Perinidium sp.*), cianobacterias, ciliados y restos de polen (Anexo II). En los meses con valores elevados de seston se observaron materia orgánica agregada así como restos de polen y restos de plantas terrestres (Vilaclara com. pers.).

Clorofila “a”

Clorofila “a” total

En El Sol la concentración de Clor-a varió de 0.54 a 4.13 $\mu\text{g L}^{-1}$ con un promedio de $1.58 \pm 0.45 \mu\text{g L}^{-1}$. No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la vertical; sin embargo, gráficamente se observó una mayor concentración de Clor-a cerca del fondo. De igual forma, en la dinámica temporal no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$), no obstante gráficamente se observó un pico de Clor-a en mayo (Fig. 11).

La concentración de Clor-a total en La Luna varió de 0.07 a 1.02 $\mu\text{g L}^{-1}$ con un promedio de $0.37 \pm 0.19 \mu\text{g L}^{-1}$. Al igual que en El Sol, no se presentaron diferencias significativas ($p > 0.05$) ni en la vertical ni en el tiempo. Pese a ello, gráficamente hay un pico de Clor-a durante el mes de abril.

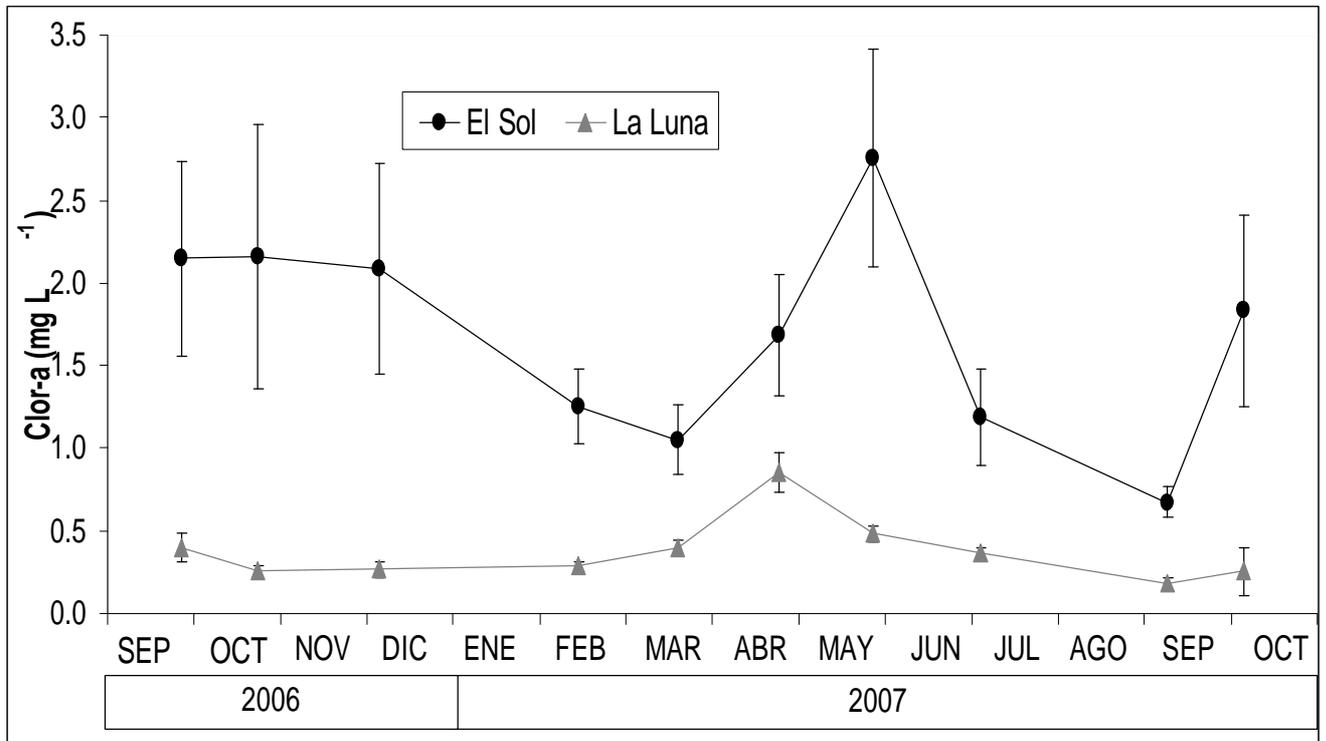


Fig. 11. Variación temporal de la concentración de Clorofila "a" promedio ($\mu\text{g L}^{-1}$) en los lagos El Sol y La Luna.

Fracciones de talla de la clorofila “a”

En El Sol la concentración de Clor-a de la fracción L en la columna de agua varió de 0.03 a 0.94 $\mu\text{g L}^{-1}$ con un promedio de $0.36 \pm 0.06 \mu\text{g L}^{-1}$. Para La Luna la concentración de Clor-a de la fracción L en la columna de agua varió de 0.02 a 0.48 $\mu\text{g L}^{-1}$ con un promedio de $0.14 \pm 0.06 \mu\text{g L}^{-1}$. De manera general no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) ni en la vertical ni a lo largo del tiempo para ambos lagos.

En El Sol la concentración de Clor-a de la fracción S en la columna de agua varió de 0.03 a 2.26 $\mu\text{g L}^{-1}$ con un promedio de $0.26 \pm 0.22 \mu\text{g L}^{-1}$. En La Luna la concentración de Clor-a de la fracción S en la columna de agua varió de 0.01 a 0.36 $\mu\text{g L}^{-1}$ con un promedio de $0.05 \pm 0.02 \mu\text{g L}^{-1}$. Al igual que para la fracción grande, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) ni en la vertical ni a lo largo del tiempo para ambos lagos.

Relación L: S

En El Sol la fracción L en dominó en el 50% del tiempo. La talla S dominó un 30% del tiempo, mientras que el restante 20% se presentó una co-dominancia (Fig. 12a).

En La Luna la fracción de talla de fitoplancton dominante fue la L (60%). La fracción S dominó un 30% del tiempo, mientras que el restante 10% se presentó una co-dominancia (Fig. 12b).

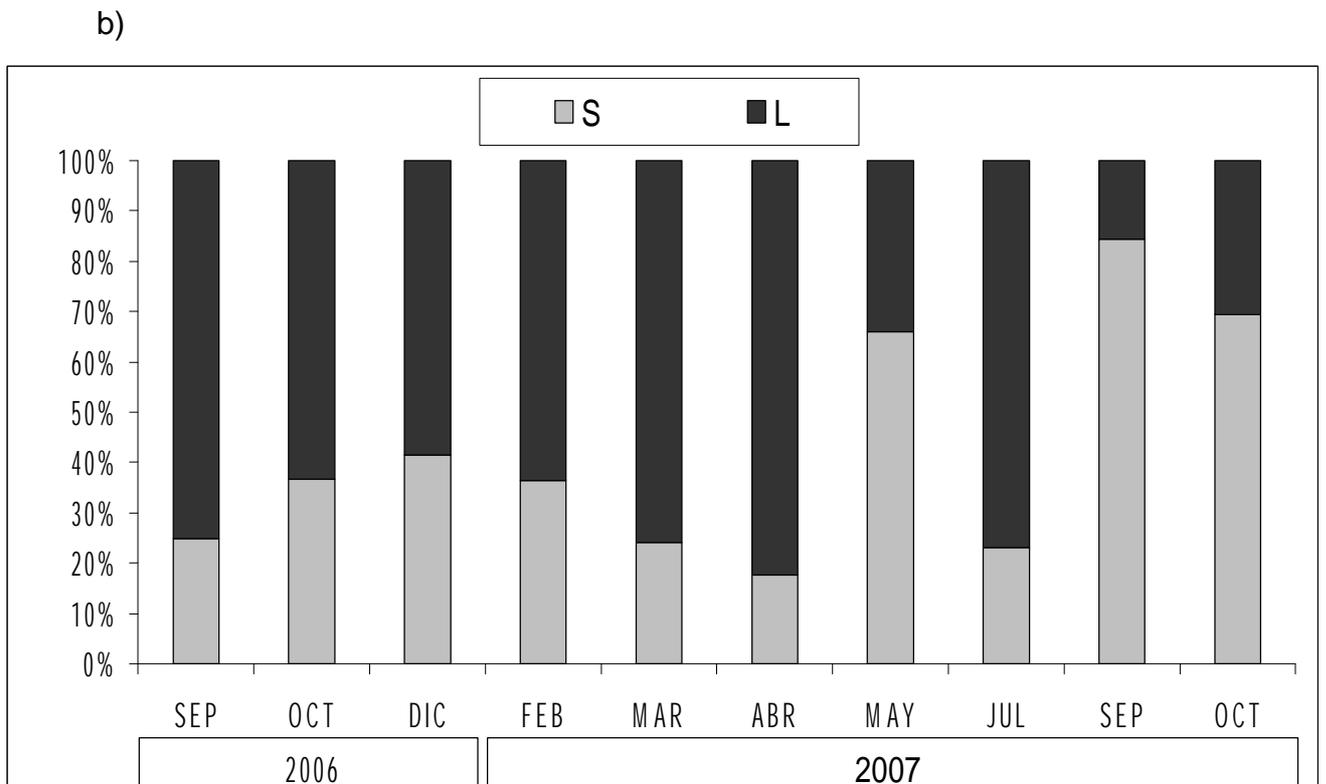
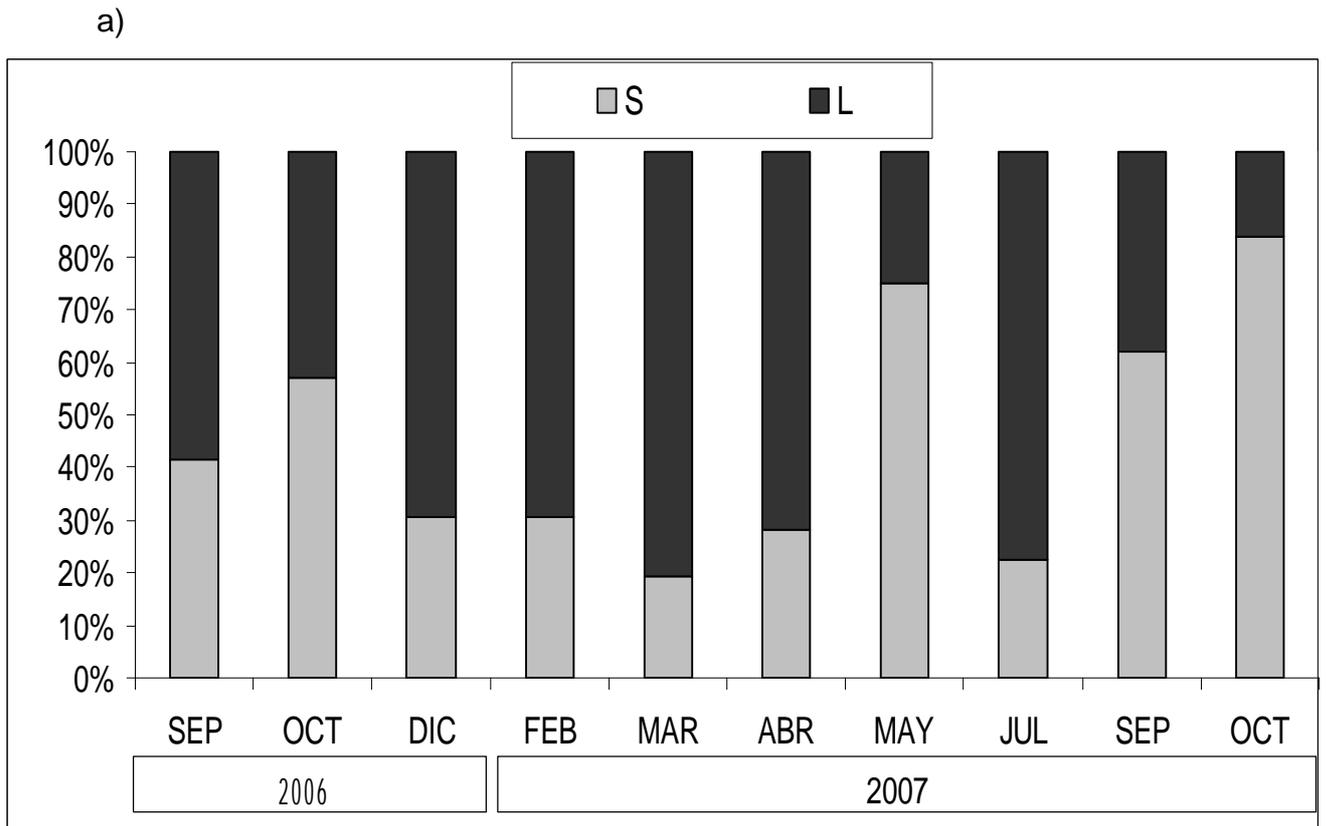


Fig. 12. Porcentaje aportado por las dos fracciones de talla de biomasa fitoplanctónica ($L > 2 \mu\text{m}$, $S < 2 \mu\text{m}$) en los lagos a) El Sol y b) La Luna. (La zona entre el 40 y el 60% indica co-dominancia).

Relación Seston: Clor-a

En El Sol, no se presentó una correlación significativa ($p > 0.05$) entre el seston y la Clor-a total. Gráficamente se observó que cuando se presentaban los valores más elevados de seston, dominó la fracción S mientras que para las concentraciones de seston más bajas, dominó la fracción L. Para La Luna, el seston y la Clor-a total no presentaron una correlación significativa ($p > 0.05$).

Discusión

Debido a las pocas investigaciones que sobre seston existen para lagos de alta montaña, fue necesario el hacer comparaciones con lagos de orígenes y ubicación altitudinal diferente. Sin embargo, en todos los casos, se tuvo cuidado de considerar solo aquellos lagos con un nivel trófico similar (i.e., de ultraoligotrófico a oligotrófico).

Para El Sol y La Luna, las concentraciones de seston encontradas, son similares a las encontradas en otros lagos templados de niveles tróficos parecidos (Tabla 2).

Los lagos polimícticos cálidos tienen procesos de mezcla frecuentes tal y como lo revelaron las variables fisicoquímicas así como de la masa total de seston y la Clor-a cuya distribución vertical fue homogénea. Este comportamiento se ha encontrado en diversos lagos someros (Bloesch, 1994 y Evans, 1994 en: Callieri, 1997), en los cuales se observa una concentración de seston homogénea en la columna de agua como resultado de una resuspensión del fondo, jugando así un papel importante en la disponibilidad de nutrientes. En apoyo de lo anterior, las observaciones al microscopio mostraron la dominancia de diatomeas pennaes y sus frústulas, las cuales se encuentran asociadas al sustrato.

Las diferencias significativas de concentración de seston entre El Sol y La Luna pueden ser explicada con base en la diferencia de biomasa fitoplanctónica (Clor-a). Alcocer *et al.* (2004) mencionan que la precipitación pluvial acarrea nutrientes de la atmósfera así como de la cuenca de captación por escorrentía para depositarlos en el lago. El mayor tamaño de la subcuenca de captación de El Sol seguramente favorece valores de biomasa fitoplanctónica más elevados.

Las concentraciones de Clor-a para El Sol ($0.63\text{-}2.38 \mu\text{g L}^{-1}$) y La Luna ($0.15\text{-}0.91 \mu\text{g L}^{-1}$) muestran un mayor parecido con lagos de alta montaña de latitudes

templadas, que con los tropicales (Tabla 3). Por ejemplo, ambos lagos poseen concentraciones considerablemente más bajas con respecto a las reportadas en los lagos tropicales Guatavita ($6.57 \mu\text{g L}^{-1}$, Zapata-Anzola *et al.*, 2006) y San Pablo ($16.5\text{-}2 \mu\text{g L}^{-1}$, Gunkel y Casallas, 2002). Por otro lado, presentan similitud en los valores de concentración de Clor-a con lagos templados de alta montaña como La Caldera ($0.2 \mu\text{g L}^{-1}$) y Las Yeguas ($2.2 \mu\text{g L}^{-1}$) (Morales-Baquerol *et al.*, 1992).

El aumento en la concentración de Clor-a observado gráficamente (mayo para El Sol y abril para La Luna) coincide con lo reportado previamente por Alcocer *et al.* (2004) quienes mencionan que el principal aporte de nutrientes en estos lagos ocurre una vez al año, durante la época de lluvias, dependiendo de esto el crecimiento del fitoplancton. Por lo anterior, la hipótesis 1 donde se espera que la biomasa fitoplanctónica sea homogénea en la vertical y esté asociada temporalmente a pulsos de nutrientes, es aceptada para El Sol y La Luna.

Se ha encontrado que en ambientes templados oligotróficos existe una dominancia por parte del picofitoplancton ($S, < 2 \mu\text{m}$) (i.e., Bell y Kalff, 2001). El picofitoplancton puede contribuir con más del 50% de la biomasa fitoplanctónica total en lagos ultraoligotróficos (Frennette *et al.*, 1994; Straškrabová *et al.*, 1999; Bell y Kalff, 2001). Lo anterior es una consecuencia de las diferentes necesidades fisiológicas, un menor requerimiento de nutrientes y su asimilación más eficiente, pudiendo utilizar las reservas de nitrógeno endógeno (ficobiliproteínas) como fuente de nitrógeno y competir así con las algas de tamaño grande (nano y microfitoplancton) por la fuente de fósforo (Bertoni *et al.*, 1998).

El bajo contenido de carbono que poseen el picofitoplancton genera tiempos de renovación más cortos y a ser metabólicamente más activo que las algas grandes, por lo que la contribución relativamente menor en la biomasa

fitoplanctónica del picofitoplancton se refleja en mayor medida en la productividad primaria total (Wetzel, 1981).

En este estudio la talla L predominó la mayor parte del tiempo en ambos lagos, lo cual fue contrario a lo esperado. Sin embargo, esta observación concuerda con lo reportado para Alchichica, otro lago tropical oligotrófico (Sánchez 2000; Adame *et al.*, 2008). Adame *et al.* (2008) reportan que esta dominancia por parte del picofitoplancton sugiere que la ruta más importante que sigue el carbono en forma de biomasa fitoplanctónica es la sedimentación.

Ardiles (2007) reporta una clara dominancia del la talla L para El Sol y una dominancia/co-dominancia en La Luna. Asimismo, menciona que la dominancia del picofitoplancton se asoció a un pH más ácido. La diferencia en la predominancia de tallas entre ambos lagos se atribuyó a la presencia de zooplancton herbívoro de diferentes tallas. El zooplancton dominante en La Luna es mayor (cladóceros) que en El Sol (rotíferos y copépodos), lo que ejerce una presión diferencial de herbivoría en las fracciones de biomasa fitoplanctónica. Lo anterior podría explicar la predominancia de la fracción L en El Sol, mientras que para La Luna puede deberse a la baja densidad de zooplancton existente, así como a su presencia esporádica.

Con base en la discusión anterior, la Hipótesis 2, en donde se esperaba que la fracción S fuera la dominante como ha sido encontrado en lagos de condición trófica similar, se rechaza para ambos lagos.

Como se mencionó anteriormente, el seston y la Clor-a no mostraron una correlación significativa ($p > 0.05$), situación contraria a lo esperado, ya que en otros lagos se presenta una mayor concentración de seston durante la temporada más productiva y una menor concentración de seston en la temporada de aguas claras (i.e. Wetzel *et al.*, 1972; Callieri, 1997; Jellison y Melack, 2001).

La presencia abundante de material detrítico y vegetal de origen terrestre así como de frústulas –vacías- de diatomeas es muy probable que explique esta falta de correlación entre el seston y la Clor-a. Aunado a lo anterior, la presencia de materia orgánica agregada y polen observados en el microscopio pueden contribuir al seston de manera similar a las diatomeas.

Por otra parte, Hessen *et al.* (2003) sugieren que el fitoplancton puede contribuir con menos del 40% de la materia orgánica en términos de carbono orgánico particulado, mientras que el mayor porcentaje (>50%) puede ser tripton autóctono. Lo anterior también es reportado por Alcocer *et al.* (2007) en Alchichica donde además sugieren que la falta de correlación probablemente se deba a la existencia de una fuente de detrito alóctona por lo que el fitoplancton no es la fuente principal de carbono orgánico particulado para el lago.

Por lo arriba mencionado, se rechaza la Hipótesis 3 para ambos lagos ya que la dinámica del seston no es similar a la de la biomasa fitoplanctónica.

Lago y Referencia	Región	Nivel trófico	Seston (mg L ⁻¹)
Lago Maggiore (Italia), Callieri, 1997	Templada	Oligo-mesotrófico	0.2-3.38
Di Mergozzo (Italia), Callieri <i>et al.</i> (1986)	Templada	Oligo-mesotrófico	0-3-2.2
Lleu-lleu (Chile) Parra <i>et al.</i> (2003)	Templado	Oligotrófico	2.1
Quiñenco (Chile) Parra <i>et al.</i> (2003)	Templado	Oligotrófico	5.1
Laguna Chica de San Pedro (Chile) Parra <i>et al.</i> (2003)	Templado	Oligo-mesotrófico	2.1
Alchichica (México) Alcocer <i>et al.</i> (2007)	Tropical	Oligotrófico	5.7
El Sol (México) Este estudio	Tropical	Oligotrófico	0.73 - 3.39
La Luna (México) Este estudio	Tropical	Ultraoligotrófico	0.25 - 1.53

Tabla 2. Masa total de seston promedio (mg L⁻¹) en diferentes lagos oligotróficos.

Lago y Referencia	Región y país	Clor-a ($\mu\text{g L}^{-1}$)
Titicaca. Vincent <i>et al</i> (1984)	Tropical (Perú-Bolivia)	2.3-3.90
San Pablo. Gunkel y Casallas (2002)	Tropical (Ecuador)	2.0-16.50
Lago Zirahuen. Chacon y Rosas (1998)	Tropical (México)	3.77
Guatavita. Zapata-Anzola <i>et al</i> (2006)	Tropical (Colombia)	6.57
Tangañica. Hecky y Kling (1981)	Tropical (África)	0.85
Alchichica. Adame <i>et al</i> (2008)	Tropical (México)	4.2
El Sol (este estudio)	Tropical (México)	0.63-2.38
La Luna (este estudio)	Tropical (México)	0.15-0.91
La Caldera. Morales-Baquerol <i>et al</i> (1992)	Templado (España)	0.2
Las Yeguas. Morales-Baquerol <i>et al</i> (1992)	Templado (España)	2.2
Dos lagos Nepaleses. Bertoni <i>et al</i> (1998)	Tropical (Nepal)	0.3-0.4
Bighorn. Parker y Schindler, (2006)	Templado (Canadá)	4.89
Lagos Jöri (III y VII). Hinder <i>et al</i> (1999)	Templado (Suiza)	0.4-5
Lagos en Noruega. Hessen <i>et al</i> (2003)	Templado (Noruega)	< 5.0
Inferior. Simona <i>et al</i> (1999)	Templado (Suiza)	1.5-6.7
Nižné Terianske Pleso. Fott <i>et al</i> (1999)	Templado (Eslovaquia)	0.1-5.9

Tabla 3. Concentración promedio de Clorofila "a" ($\mu\text{g L}^{-1}$) en diversos lagos de alta montaña.

Conclusiones

La concentración de la masa total de seston en los lagos El Sol y La Luna resultó similar a lo reportado para otros lagos templados de alta montaña con nivel trófico similar. De manera general no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la concentración de seston en la columna de agua, resultando una distribución de seston homogénea muy probablemente como consecuencia de su régimen de mezcla polimíctico cálido.

Asimismo, no se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la concentración de la masa total de seston a lo largo del tiempo en ninguno de los dos lagos. Los valores mayores de seston coincidieron con la presencia de una mayor cantidad de frústulas vacías de diatomeas.

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la concentración de la masa total de seston entre El Sol y La Luna siendo mayor en El Sol, probablemente como consecuencia de la diferencia en biomasa fitoplanctónica (Clor-a) entre ambos lagos (siendo mayor para El Sol).

La concentración de Clor-a fue baja, típica de ambientes oligotróficos, y similar a la de los lagos de alta montaña templados más que a la de los tropicales. La concentración de Clor-a en La Luna fue significativamente menor ($p < 0.05$) que en El Sol. De acuerdo con lo reportado (Alcocer *et al.*, 2004), puede ser una consecuencia de los valores menores de pH que presenta La Luna los cuales limitan el desarrollo fitoplanctónico.

Al igual que para el seston, la distribución de la Clor-a fue homogénea a lo largo de la columna de agua y a lo largo del tiempo y no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) para ninguno de los dos lagos. Los aumentos de Clor-a observados gráficamente coincidieron con la temporada de lluvias y presumiblemente con los pulsos de nutrientes asociados.

Contrario a lo que se esperaba y de manera general, la fracción de biomasa fitoplanctónica dominante para ambos lagos fue la de talla L ($>2 \mu\text{m}$). Es muy probable que esto sea una consecuencia de la presión de herbivoría diferencial ejercida por parte del zooplancton. Para el caso de El Sol, el zooplancton dominante es de talla menor y constituido por rotíferos y copépodos de pequeño tamaño. En La Luna, la talla del zooplancton es mayor (cladóceros) por lo que podría consumir la talla grande de fitoplancton, sin embargo, la dominancia de la fracción grande puede deberse a la baja densidad de zooplancton existente, así como a su presencia esporádica.

Al igual que en estudios realizados en lagos con nivel trófico similar, no se encontró ninguna correlación significativa ($p > 0.05$) entre la Clor-a y el seston, probablemente debido al bajo porcentaje aportado por la Clor-a como fitoplancton en comparación con el resto del seston como fue observado bajo el microscopio, en donde el principal aporte al seston fue el detritus, específicamente la constante presencia de frústulas de diatomeas, las cuales al poseer pared celular de sílice aportan peso al seston total, pero sin aportar clorofila.

Bibliografía

- Aceves J. (1997) *Geología y geomorfología del volcán Nevado de Toluca*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Adame M. (2004) *Fracciones de talla de fitoplancton en un ecosistema limnético tropical en el lago Alchichica, Puebla*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Adame M., Alcocer J. & Escobar E. (2008) Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology*, **53**, 22-31.
- Alcocer J., Oseguera L., Escobar E., Peralta L. & Lugo A. (2004) Phytoplankton Biomass and Water Chemistry in Two High-Mountain Tropical Lakes in Central Mexico. *Artic, Antarctic, and Alpine Research*, **36**(3), 342-346.
- Alcocer J. (2004) Lagos de Alta montaña en México. Información no publicada
- Alcocer J., López D. & Oseguera L. (2007) Dinámica del carbono particulado en un lago tropical profundo. En: *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México* (Comps. B. Hernández de la Torre & G. Gaxiola), pp. 239-247. Instituto Nacional de Ecología y CICESE, México.
- Arar J. & Collins B. (1997) Method 445.0. In Vitro determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence. *U.S. Environmental Protection Agency*, Cincinnati.
- Armienta M., De la Cruz-Reyna L. & Macías J. (2000) Chemical characteristics of the crater lakes of Popocatépetl, El Chichón, and Nevado de Toluca volcanoes, México. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **97**, 105-125.

- Ardiles V. (2007) *Dinámica del espectro de biomasa por tamaño de fitoplancton en dos lagos de alta montaña tropicales*. Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Baker A. & Bugmann H. (Eds.) (2001) *Global Change and mountain regions*. The mountain Research Initiative. IGBP Report 49, Estocolmo.
- Banderas A. (1984) *Estudio anual de la limnología y del fitobentos del "Lago del Sol", Nevado de Toluca*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Banderas A. (1988) *Análisis de la estructura de la comunidad fitobentónica del "Lago el Sol", México*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Banderas A., González R. & De la Lanza G. (1991) Limnological aspects of a high-mountain lake in Mexico. *Hydrobiologia* **224**,1-10.
- Barbieri A., Veronesi M., Simona M., Malusardi S. & Straskrabová V. (1999) Limnological survey in eight high mountain lakes located in Lago Maggiore watershed (Switzerland). *Journal of Limnology*, **58**(2), 179-192.
- Barbieri A., Mosello R. & Simona M. (2001) Chemical and biological features of a high altitude lake in the Southern Alps (Laghetto Inferiore, Switzerland). *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, **6**, 49-61.
- Barnes R. & Mann K. (1991) *Fundamentals of Aquatic Systems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bell T. & Kalff J. (2001) The contribution of picophytoplankton in marine and freshwater systems of different trophic status and depth. *Limnology and Oceanography*, **46**(5), 1243-1248.

- Bertoni R., Callieri C. & Contesini M. (1998). Organic carbon and microorganisms in two Nepalese lakes. Limnology of high altitude lakes in the Mt Everest Region (Nepal). *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, **57**, 99-106.
- BrzÁková M., Hejzlar J. & Redoma J. (2003) Phosphorus uptake by suspended and settling seston in a stratified reservoir. *Hydrobiologia*, **504**, 39-49.
- Bruno S., Staker R., Sharma G. & Turner J. (1983) Primary productivity and phytoplankton size fraction dominance in a temperate North Atlantic estuary. *Estuaries*, **6**, 200–211.
- Bugmann K., Huber U. & Reasoner M. (2005) *Global Change and Mountain Regions: An Overview of Current Knowledge Dordrecht*. The Netherlands: Springer.
- Burgis M. & Morris P. (1987) *The Natural History of Lakes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Caballero M. (1996) The diatom flora of two acid lakes in central Mexico. *Diatom Research*, **11**, 227-240.
- Capblancq J. & Catalán J. (1994) Phytoplankton: which, and how much? En: *Limnology now: a paradigm of planetary problems* (Ed. R. Margalef), pp. 9-36 Elsevier Science.
- Callieri C. (1997) Sedimentation and aggregate dynamics in Lake Maggiore, a large deep lake in Northern Italy. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, **56**, 37-50.
- Callieri C., Bertoni R. & Contesini M. (1986) Settling rates of particulate matter in Lago di Mergozzo (Northern Italy). *Memorie dell'Istituto Italiano di Hidrobiología*, **44**, 147-164.
- Casallas J. & Gunkel G. (2001) Algunos aspectos limnológicos de un lago alto andino: el lago San Pablo, Ecuador. *Limnetica*, **20**(2), 215-232.

- Catalán J., Ballesteros E., Camarero L., Felip M. & García E. (1992) Limnology in the Pyrenean Lakes. *Limnetica*, **8**, 27-38.
- Chacón A. & Rosas C. (1998) Water quality characteristics of a high altitude oligotrophic Mexican lake. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, **1**, 237–243.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2007 <http://www.conanp.gob.mx/anp/pn.php>
- Cole G. (1994) *Textbook of limnology*. Waveland Press, Inc., U.S.A.
- Davis R., Foote F. & Kelly J. (1961) *Tratado de Topografía*. Mac-Graw Hill, Madrid, España.
- Delgado C. (2004) *Distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en dos lagos tropicales de alta montaña, El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Dimas-Flores N., Alcocer J. & Ciro-Pérez J. (2008) The structure of the zooplankton assemblages from two neighboring tropical high mountain lakes. *Journal of Freshwater Ecology*, **23**(1), 21-31.
- Donato J. C. (1991) Fitoplancton y aspectos físicos y químicos de la laguna de Chingaza (una laguna tropical de alta montaña). Cuaderno Divulgación, Revista de la Facultad de Ciencias, Universidad Javeriana, Colombia, **11**, 1-18.
- Duarte R., Reyes A., Verdugo G. & Valdez J.E. (2003) Efecto de la concentración de clorofila a y seston superficial sobre la transparencia del agua de mar en una región costera del Golfo de California, México. *Oceánides*, **18**(1), 1-11.

- Fott J., Blažo M., Stuchlík E. & Strunecký O. (1999) Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status. *Journal of Limnology*, **58**(2), 107-116.
- Frenette J., Demers S., Legendre L., Boulé M. & Dodson J. (1994) Mixing, stratification and the fate of primary production in a oligotrophic multibasin lake system (Québec, Canada). *Journal of Plankton Research*, **16**(9), 1095-1115.
- Frenette J., Legendre L., Demers S. & Boulé M. (1996) Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system. *Journal of Plankton Research*, **18**(1), 45-61.
- García E. (1988) *Modificación del sistema de clasificación climática de Köppen*. E. García, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- González R. (1984) *Estudio de la productividad primaria del "Lago El Sol" en el volcán Nevado de Toluca, Edo. de México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gunkel G. & Casallas J. (2002) Limnology of equatorial mountain lake, Lago San Pablo, Ecuador: limitation of lake productivity by deep diurnal mixing. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **28**, 1818–23.
- Guerrero F. & Castro M. (1997) Chlorophyll a of size fractionated phytoplankton at a temporary hypersaline lake. *International Journal of Salt Lake Research*, **5**, 253–260.
- Hecky R. & Kling H. (1981) The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution. *Limnology and Oceanography*, **26**, 548-564.

- Hessen D., Andersen T., Brettum P. & Faafeng B. (2003) Phytoplankton contribution to sestonic mass and elemental ratios in lakes: implications for zooplankton nutrition. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1289-1296.
- Hessen D. (2006) Determinants of seston C : P-ratio in lakes. *Freshwater Biology*, **51**, 1560-1569.
- Hinder B., Gabathuler M., Steiner B., Hanselmann K. & Preisig H. (1999) Seasonal dynamics and phytoplankton diversity in high mountain lakes (Jöri lakes, Swiss Alps). *Journal of Limnology*, **59**, 152-161.
- Järvinen M., Salone K., Sarvala J., Vuorio K. & Virtanen A. (1999) The stoichiometry of particulate nutrients in Lake Tanganyika-implications for nutrient limitation of phytoplankton. *Hydrobiologia*, **407**, 81-88.
- Jellison R. & Melack J. (2001) Nitrogen limitation and particulate elemental ratios of seston in hypersaline Mono lake California, U. S. A. *Hydrobiologia*, **466**, 1-12.
- Karl D. (1991) *Marine Particles: Analysis and Characterization*. American Geophysical Union, Washington DC.
- Legendre L. (1999) Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Japanese Journal of Limnology*, **60**, 1–10.
- Lenz J. (1977) Seston and its main components. En: *Microbial ecology of a brackish water environment, Ecological Studies 25* (Ed. G. Rheinheimer), pp. 37-61. Springer-Verlag, Berlin.
- Lee C., Wakeham S. & Hedges J. (1988) The measurement of Oceanic Particle Flux- Are “swimmers” a problem? *Oceanography*, **November**, 34-36.
- Lewis W. Jr. (1976) Surface/volume ratio: Implications for phytoplankton morphology. *Science*, **192**, 885–887.
- Lewis W. Jr. (1983) A revised classification of Lakes Based on Mixing. En: *Large-Scale Comparative Studies of Aquatic Systems* (American Society of

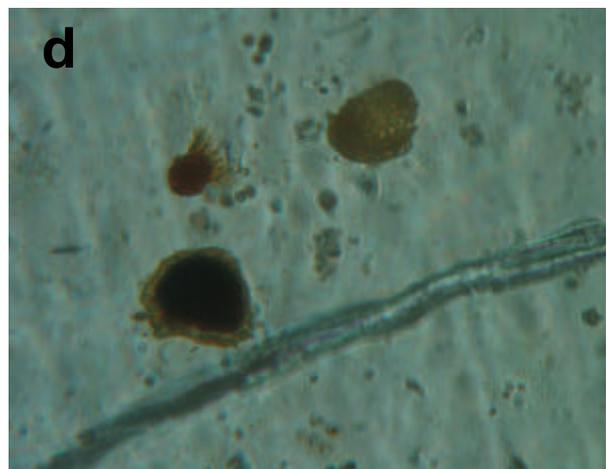
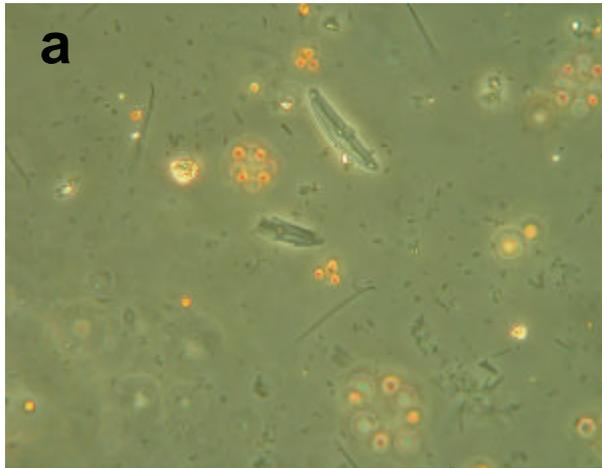
- Limnology and Oceanography), pp. 1779-1787. Raleigh, Carolina del Norte, E.U.A. Junio 1982.
- Lewis W. Jr. (1996) Tropical lakes: how latitude makes a difference. En: *Perspectives in Tropical Limnology* (Eds F. Schiemer & K.T. Boland), pp. 43-64. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Lind O. (1985) *Handbook of common methods in limnology*. Kendall/Hunt, U.S.A.
- Löffler H. (1964) The limnology of tropical high mountain lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte XV*, 176-193.
- Löffler H. (1972) Contribution to the limnology of High-Mountain lakes in Central America. *International Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **57**, 397-408.
- Margalef R. (1983) *Limnología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Morales-Baquerol R., Carrillo P., Cruz-Pizarro L. & Sánchez-Castillo P. (1992) Southernmost high mountain lakes in Europe (Sierra Nevada) as reference sites for pollution and climate change monitoring. *Limnetica*, **8**, 39-47.
- Nauwerck A. (1994) A survey on water chemistry and plankton in high mountain lakes in Northern Swedish Lapland. *Hydrobiologia*, **274**, 91-100.
- Parker B. & Schindler D. (2006) Cascading Trophic Interactions in an Oligotrophic Species –poor Alpine Lake. *Ecosystems*, **9**, 157-166.
- Parra O., Valdovinos C., Urrutia R., Cisternas M., Habit E. & Mardones, M. (2003) Caracterización y tendencias tróficas de cinco lagos costeros de Chile Central. *Limnetica*, **22** (1-2), 51-83.
- Payne A. (1986) *The Ecology of Tropical Lakes and Rivers*. Wiley, Nueva York.
- Polat S., Tugrul S., Çoban Y., Basturk O. & Salihoglu I. (1998) Elemental composition of seston and nutrient dynamics in the Sea of Marmara. *Hydrobiologia*, **363**, 157-167.

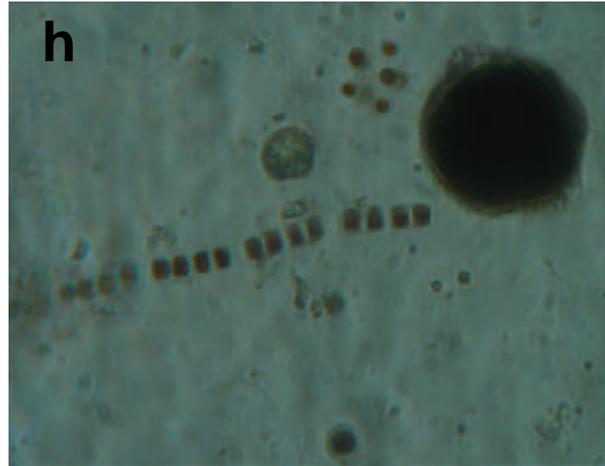
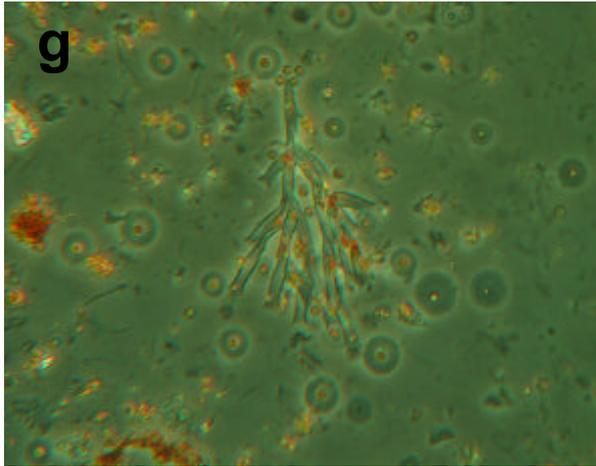
- Pseenner R. & Zapf, F. (1990) High mountain lakes in the Alps: peculiarities and biology. En: *Acidification processes in remote mountain lakes* (Eds. M. Johannessen., R. Mosello, & H. Barth), pp. 22-37. Air pollution research report 20. Commission of the European Communities. Brussels.
- Punning J., Jaanus T., Koff T. & Alliksaar T. (2003) Seasonal fluxes of particulate matter in a small closed lake in northern Estonia. *Water, Air, and Soil Pollution*, **149**, 77-92.
- Raven J. (1987) Physiological consequences of extremely small size for autotrophic organisms in the sea. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **214**, 1–70.
- Reynolds C. (1984) *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Sánchez M., Reyes N., Lugo A., Alcocer J., Oseguera L. & Peralta L. (2004) Variación del bacterioplancton en dos lagos mexicanos de alta montaña. *Scientiae Naturae*, **7**, 69-83.
- Sarma S.S.S., Elías-Gutierrez M. & Serranía C. (1996) Rotifers from high altitude crater-lakes at Nevado de Toluca Volcano, Mexico. *Hidrobiológica*, **6** (1-2), 33-38.
- Saros J., Interlandi S., Doyle S., Michel T. & Williamson C. (2005) Are the Deep Chlorophyll Maxima in Alpine Lakes Induced by Nutrient Availability, not UV Avoidance? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **37**(4) 557-563.
- Simona M., Barbieri A., Veronesi M., Malusardi S. & Straškrabová V. (1999) Seasonal dynamics of plankton in a mountain lake in the southern Alps (Laghetto Inferiore, Switzerland). *Journal of Limnology*, **58**(2), 169-178.
- Sommaruga R., Psenner R., Schaefferer E., Koinig K. & Sommaruga-Wögrath S. (1999) Dissolved organic carbon concentration and phytoplankton biomass in

- high-mountain lakes of the Austrian Alps: Potential effect of climatic warming on UV underwater attenuation. *Artic Antarctic and Alpine Research*, **31**, 247-253.
- Sommaruga R. (2001) The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, **62**, 35-42.
- Straškrabová V., Callieri C., Carrillo P., Cruz-Pizarro L., Fott J., Hartman P., Macek M., Medina-Sánchez J., Nedoma J. & Šimek K. (1999) Investigations on pelagic food webs in mountain lakes – aims and methods. *Journal of Limnology*, **58**(2), 77-87.
- Tait D. & Thaler B. (2000) Atmospheric deposition and lake chemistry trends at a high mountain site in the eastern Alps. *Journal of Limnology*, **59**(1), 61-71.
- Tartari G., Tartari G. & Mosello R. (1998) Water chemistry of high altitude lakes in the Khumbu and Imja Kola valleys (Nepalese Himalayas). *Memorie dell'Istituto Italiano di Hidrobiología*, **57**, 51-76.
- Thomasson K. (1956) Reflections on artic and alpine lakes. *Oikos*, **7**, 119 -143.
- Tremblay J., Legendre L. & Therriault J. (1997) Size differential effects of vertical stability on the biomass and production of phytoplankton in a large estuarine system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45**, 415–431.
- Vilaclara G., Cuna E. & Zeeb B. (2005) Subfossil chrysophyte cyst morphotypes from two tropical, high-mountain lakes in Nevado de Toluca volcano, Central Mexico. *Nova Hedwigia Beih*, **128**, 309-335.
- Villalpando O. (1968) *Algunos aspectos ecológicos del Volcán Nevado de Toluca*. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vincent W., Wurtsbaugh W., Vincent C. & Richerson P. (1984) Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high altitude lake (Lake Titicaca, Peru–

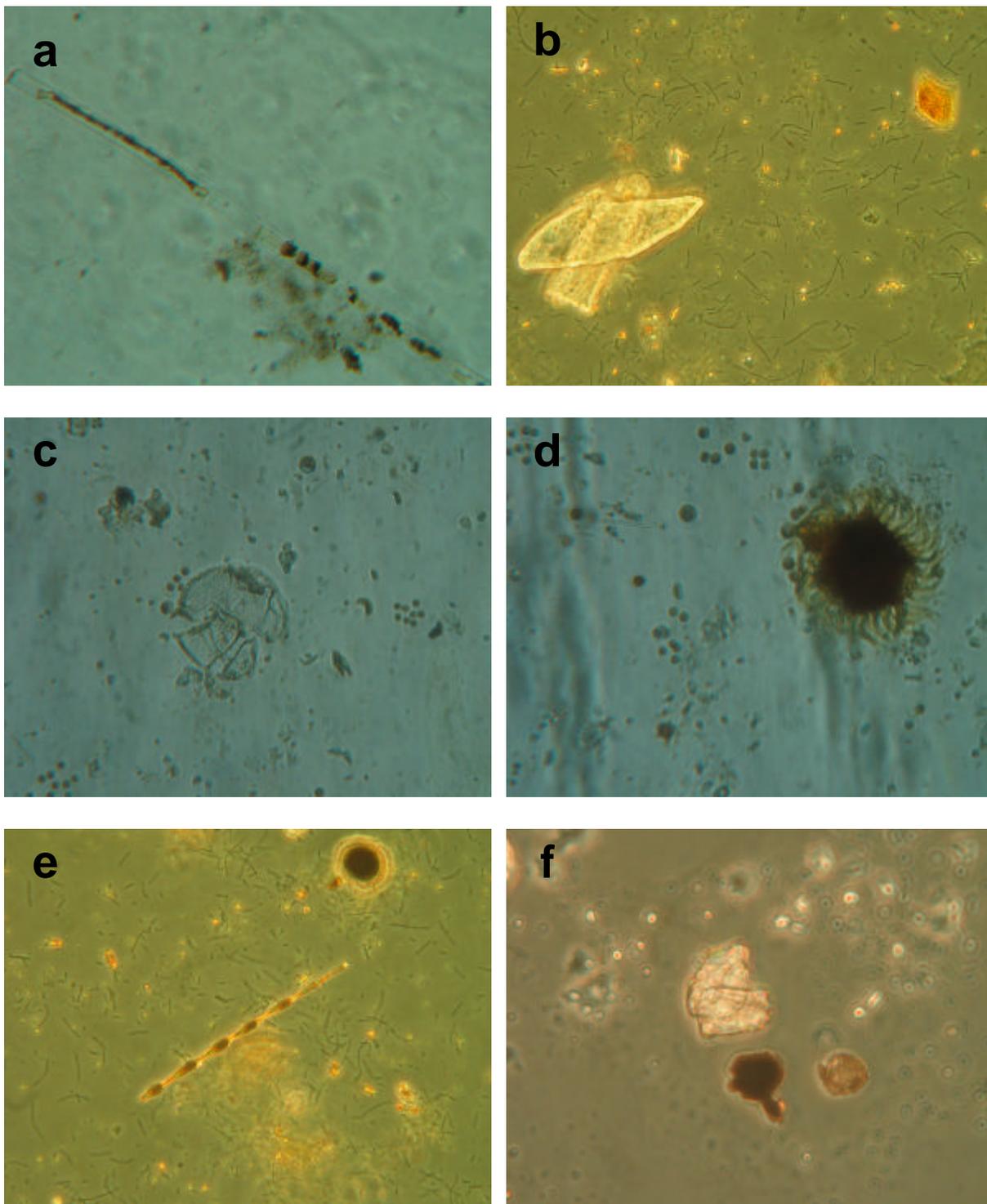
- Bolivia): application of physiological bioassays. *Limnology and Oceanography*, **29**, 540–52.
- Waite M. & Thompson A. (1992) Does energy control the sinking rates of marine diatoms?. *Limnology and Oceanography*, **37**(3), 468-477.
- Wetzel R. (1981) *Limnología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Wetzel R. (2001) *Limnology. Lake and River Ecosystems*. Academic Press, San Diego.
- Wetzel R., Rich P., Miller M. & Allen H. (1972) Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hard-water lake. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, **29**, 185-273.
- Zapata-Anzola A., Rivera-Rondón C. & Donato-Rondón J. (2006) Dynamics of photosynthetic pigments in an Andean lake in Colombia. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, **11**(1), 29–38.
- Zobrist J. & Drever J. (1990) Weathering Process in Alpine watersheds sensitive to acidification. En: *Proceedings of the EEC Workshop Acidification processes in remote mountain lakes*, Pallanza, 20-22 Junio 1989. Air Pollution Research Report, 20: 179-161.

Anexos





Anexo I. Componentes del seston del lago El Sol. Muestras procedentes de un periodo de elevada (a-f, Septiembre-07) o baja (g y h, Octubre-06) concentración de seston. (a y b = frústulas vacías de diatomeas y cianobacterias, c = frústulas vacías de diatomeas, restos de tecas de dinoflagelados (*Perinidium*), cianobacterias y agregados de materia orgánica, d = tecas de dinoflagelados (*Perinidium*) con contenido celular, ciliados y cianobacterias, e y f = restos vegetales y cianobacterias, g = materia vegetal agregada y crisofíceas (*Dinobryon*), h = tecas de dinoflagelados (*Perinidium*) con contenido celular así como cianobaterias).



Anexo II. Componentes del seston del lago La Luna. (a = clorofíceas (*Mougeotia*), b = restos vegetales y bacterias, c = cianobacterias y ciliados, d = restos de una teca de dinoflagelados, cianobacterias y clorofíceas, e = filamento de alga, una teca llena de dinoflagelados, cianobacterias y clorofíceas, f = materia orgánica agregada y cianobacterias).