



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINÁMICA ANUAL DE LA BIOMASA FITOPLANCTÓNICA EN EL LAGO
ALCHICHICA, PUEBLA, A TRAVÉS DE LA EVALUACIÓN DE LA
FLUORESCENCIA NATURAL DE LA CLOROFILA A *IN VIVO*

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 :

CATALINA JUÁREZ MARTÍNEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JAVIER ALCOCER DURAND



2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A los proyectos CONACYT-41667 "Limnoecología tropical: interacciones cuenca de drenaje-lago" y PAPCA "Origen, destino y estequiometría elemental de la materia particulada de Alchichica, un lago oligotrófico tropical" por el apoyo financiero para realizar la presente investigación.

Al proyecto CONACYT-41667 por el apoyo recibido a través de una beca-tesis de licenciatura así como para la impresión de este documento de tesis.

A los miembros del PILT, especialmente a la M. en C. Laura Peralta (PILT) y al M. en C. Luis A. Oseguera, por el apoyo logístico para realizar los muestreos campo.

DEDICATORIAS

A mis padres Catalina Martínez y Pedro Juárez, las personas más importantes en mi vida, gracias por su apoyo, amor y comprensión incondicional, sin los cuales no hubiera podido concluir mis estudios. Los quiero.

A mis hermanos Lidia y Pedro Antonio, que son las personas que más quiero.

A Rey Galicia por estar conmigo, por su apoyo y compañía y que se ha convertido en una parte muy importante para mí. Gracias.

Índice

	Pág.
1. Resumen	5
2. Introducción	6
3. Antecedentes	12
4. Justificación, Objetivos y Metas, Hipótesis	14
5. Material y Método	16
6. Área de Estudio	19
7. Resultados	22
8. Discusión	35
9. Conclusión	43
10. Bibliografía	44

Resumen

El estudio se realizó en el Lago Alchichica, uno de los lagos más profundos de México (profundidad máxima = 62 m y media = 40.9 m); es el más grande de seis lagos cráter que se encuentran ubicados en el Estado de Puebla, en la Cuenca Oriental. La investigación abarcó un ciclo anual (2001) con una frecuencia de muestreo aproximadamente mensual. Se analizaron los perfiles de clorofila "a" en vivo registrados a través del uso de un perfilador de fluorescencia natural, con el objetivo de observar la dinámica temporal y vertical de la biomasa fitoplanctónica. El lago presentó un régimen térmico correspondiente a la monomixis cálida; la época de circulación abarcó de enero a marzo/abril y la de estratificación de marzo/abril a principios de diciembre. Asociado a este patrón, se reconoció una fase de "aguas turbias" durante la circulación y a inicios de la estratificación con la presencia de florecimientos de fitoplancton, así como una de "aguas claras" hasta el final de la estratificación bien establecida. El promedio anual de concentración de clorofila "a" en la columna de agua fue reducido ($0.7 \pm 0.4 \text{ mg m}^{-3}$); las mayores concentraciones ($1.0 \pm 0.4 \text{ mg m}^{-3}$) se encontraron durante la época de circulación y las menores ($0.5 \pm 0.1 \text{ mg m}^{-3}$) durante la estratificación bien establecida. Se reconocieron tres tipos de distribución espacio-temporal de biomasa fitoplanctónica en el lago: a) elevada biomasa distribuida a lo largo de la columna de agua durante el florecimiento invernal de diatomeas cuando el lago circula (diciembre-enero); b) elevada biomasa sólo en la capa superficial durante el florecimiento primaveral de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia cf. spumigena*, durante el inicio de la estratificación bien establecida (mayo-junio) y c) el desarrollo de un máximo profundo de clorofila (DCM) a partir del final del periodo de circulación (febrero-marzo) y durante todo el periodo de la estratificación bien establecida, excepto durante el florecimiento de *N. cf. spumigena*. El DCM se encontró asociado al 1% de la PAR, que coincidió con la capa superficial del metalimnion antes del florecimiento de *N. cf. spumigena* y con la base del mismo en los meses de posteriores a este florecimiento. Cuando se presenta el DCM, el mayor porcentaje (de 57 a 80%) de clorofila "a" en la columna de agua se encuentra conformando el mismo.

Introducción

El fitoplancton es una agrupación de organismos fotosintéticos que tienen capacidad de locomoción restringida, pues ésta se ve influenciada principalmente por la dinámica de las aguas (Abercrombie, 1970). Estos organismos utilizan la luz como fuente principal de energía para realizar la fotosíntesis, que es el proceso mediante el cual la materia inorgánica es convertida en materia orgánica mediante la conversión de la energía lumínica en energía de enlace (Lampert & Sommer, 1997, citado por Adame *et al.*, 2008). La importancia del fitoplancton radica en que constituye el recurso principal de materia y energía de la red alimenticia de los sistemas acuáticos (productores primarios) (Margalef, 1994). Entre los organismos que se pueden reconocer en el fitoplancton se encuentran cianobacterias fotosintéticas oxigénicas y numerosas especies de algas.

Diversos factores ambientales interactúan para regular el crecimiento en tiempo y espacio del fitoplancton en un lago. Entre estos factores se encuentran la luz, la temperatura, el pH y la disponibilidad de nutrimentos (Rattan *et al.*, 1979).

La radiación global es el total de radiación que llega desde el Sol; así, la radiación que alcanza la superficie del planeta se encuentra principalmente en las longitudes de onda entre 300 y 3,000 nm. Esta radiación puede dividirse en tres grupos (Sullivan, 2004): a) la radiación ultravioleta (UV) que abarca de 200 a 400 nm, b) la radiación visible (400-700 nm) que es utilizada para llevar a cabo la fotosíntesis, por lo que es usualmente referida como “radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés) y c) la radiación infrarroja que comprende de 700 a 3000 nm (Dodds, 2002). La radiación UV se divide, a su vez, en tres: UV-C (200-280 nm), UV-B (280-320 nm) y UV-A (320-400 nm). La UV-C prácticamente no llega a la superficie de los cuerpos acuáticos, por lo que son la UV-B y la UV-A las que resultan dañinas para los organismos vivos.

En función de la luz, principalmente la PAR, se reconocen la **zona fótica** o **eufótica**, que es la capa del lago que recibe por lo menos el 1% de la PAR superficial. La zona

eufótica -que se extiende desde la superficie del cuerpo de agua hasta la profundidad de compensación (i.e., la profundidad a la cual la intensidad de la luz es apenas suficiente para equilibrar el oxígeno producido y el consumido por las algas)-, es una región de producción neta de oxígeno, realizada por los productores primarios durante el día; durante la noche, los procesos de la fotosíntesis relacionados con la captación de la luz cesan, pero la respiración por animales y productores primarios continúa y la concentración de oxígeno puede disminuir. Por otro lado está la **zona afótica**, que se extiende debajo de la zona eufótica y hasta el fondo del lago. En esta zona, los niveles de luz son demasiado bajos para la fotosíntesis neta (< 1% PAR superficial). La respiración se presenta en todas las profundidades, por lo que en la zona afótica es común un balance negativo de oxígeno disuelto (Horne, 1994).

La producción primaria se ve acoplada a este gradiente lumínico, reconociéndose tres zonas: la zona de fotoinhibición, la zona de producción máxima y la zona de declive progresivo de producción. La **fotoinhibición** se da cuando algunos grupos del fitoplancton no puede fotosintetizar bajo altas tasas de radiación solar. La fotoinhibición de la fotosíntesis ocurre en las capas de agua superiores de casi todos los cuerpos acuáticos; sin embargo, la **producción máxima** de la fotosíntesis se puede ubicar en capas más profundas en la columna de agua cuando se presentan altas tasas de radiación solar. La zona de producción máxima se presenta por debajo de la zona de fotoinhibición; esta zona se caracteriza por presentar una alta producción debido a que se encuentran las condiciones necesarias de luz para que se lleve a cabo la fotosíntesis. Finalmente, por debajo de esta última se encuentra la zona de **declive progresivo**, que es aquella zona en la cual las condiciones de luz van disminuyendo hasta que son mínimas como para que se lleve a cabo la fotosíntesis (Horn, 1994; Payne, 1986).

Con relación a la temperatura, un lago puede presentar -dependiendo de la estacionalidad- episodios largos o cortos de estratificación térmica, generándose así tres regiones o estratos en el perfil vertical. La capa superior de agua más caliente y

frecuentemente bien iluminada se llama **epilimnion**. La capa intermedia donde la tasa de cambio de temperatura es mayor en una profundidad reducida (i.e., termoclina) se llama **metalimnion**. Por último, la capa de agua más profunda, fría y normalmente oscura se denomina **hipolimnion**. La zonación o formación de estratos o capas se establece debido a que el cambio de temperatura se refleja en diferencias de densidad del agua, donde el agua más caliente es menos densa y, por ello, se encuentra por encima de la más fría y, por lo tanto, más densa. La implicación directa de la estratificación térmica es que representa una barrera física para el intercambio de materia y energía entre el epi- y el hipolimnion.

El epilimnion ha sido definido como la zona donde el agua es mezclada activamente por la acción del viento; sin embargo, la identificación de ésta a través de un perfil vertical de temperatura puede ser difícil, ya que el gradiente vertical de temperatura en los lagos tropicales es generalmente pequeño. Por otro lado, la **capa de mezcla** puede ser definida como la porción de la columna de agua que presenta una temperatura uniforme en la vertical antes del amanecer (Lewis, 1987).

Temperatura y luz intervienen en la disponibilidad de nutrientes, ya que sus variaciones favorecen o no el reciclamiento de éstos, así como su presencia o ausencia en la capa de mezcla, recordando que los nutrientes son frecuentemente los factores que limitan el crecimiento algal. Por esta razón, los lagos se han clasificado de acuerdo a la biodisponibilidad de nutrientes en: **oligotróficos**, que son aquellos que presentan pocos nutrientes y característicamente poseen aguas transparentes, y **eutróficos**, los cuales presentan concentraciones elevadas de nutrientes y generalmente son de aguas turbias (Alcocer *et al.*, 2000). Cuando los nutrientes son escasos y/o se presenta una gran cantidad de zooplancton herbívoro, la biomasa fitoplanctónica decrece generando así una **fase de aguas claras** en el lago. Cuando la población de fitoplancton aumenta debido a la alta disponibilidad de nutrientes y/o a la baja herbivoría por parte del zooplancton, se genera una **fase de aguas turbias** (Vojtěch & Budějovice, 1989).

Adicionalmente, la latitud es uno de los factores que determinan la estructura y funcionamiento de los lagos, ya que establece la radiación solar que puede llegar a la superficie de un lago, esto es, la radiación disminuye del Ecuador hacia los polos. La radiación se expresa directamente sobre la energía disponible para la fotosíntesis, así como indirectamente sobre la temperatura media anual del lago y, con ello, su hidrodinámica (patrón de estratificación y circulación) y el metabolismo de los organismos (Lewis, 1996). La radiación total que llega al lago no es capturada netamente por los organismos fitoplanctónicos, ya que sólo una porción de ésta es utilizable; a la radiación susceptible a ser capturada por los organismos fotosintéticos se le llama, como se indicó anteriormente, radiación fotosintéticamente activa. Sin embargo, el viento también es un factor físico que influye en la hidrodinámica del lago, porque la superficie es por donde penetra la energía del viento y, por lo tanto, influye en el calentamiento, en la difusión de gases y en el espesor del epilimnion del lago (Margalef, 1994).

De acuerdo a su ubicación latitudinal, los lagos se clasifican en tropicales y templados; su posición con respecto al Ecuador los caracteriza por presentar diferentes patrones de circulación (Lewis, 1996). En el caso de los lagos mexicanos, la información limnológica disponible muestra que hay dos tipos principales de patrones de circulación: monomícticos cálidos y polimícticos cálidos (Alcocer *et al.*, 2000). Los **polimícticos cálidos** son aquellos lagos que se mezclan más de dos veces por año y es característico de lagos someros y de gran extensión (por ejemplo, Chapala, Cuitzeo, Pátzcuaro), mientras que los **monomícticos cálidos** se mezclan una vez por año (i.e., asociado al invierno hemisférico), característica propia de lagos profundos y relativamente pequeños en área superficial (por ejemplo, Alchichica, Santa María del Oro, Zirahuén).

En la zona tropical se presentan las condiciones óptimas para alcanzar altas tasas de crecimiento del fitoplancton y no se presenta una periodicidad tan marcada como en los lagos templados, debido a que las temperaturas tienden a ser más altas y sus variaciones estacionales son menores. En general, se ha encontrado que la eficiencia del reciclamiento

de los nutrientes es alta en bajas latitudes debido a que se presentan temperaturas medias más altas, las cuales ayudan a tener tasas de regeneración de nutrientes más elevadas (Lewis, 1996); ésta es, pues, la característica principal por la cual los lagos tropicales se consideran más productivos que los templados.

La hidrodinámica del lago tiene influencia sobre el reciclamiento de nutrientes y, por lo tanto, en la sucesión de la comunidad fitoplanctónica. Talling (1957) muestra que la distribución del fitoplancton está controlada por la estratificación térmica. Otro aspecto importante en la dinámica del fitoplancton radica en la profundidad del agua donde habitan, esto es, en lagos someros usualmente no existe una estratificación térmica y la masa de agua tiende a estar mezclada la mayor parte del año como consecuencia del efecto del viento; el relativamente cercano contacto entre el sedimento y la capa superficial de agua facilita un rápido reciclamiento de nutrientes y una mayor productividad (Jeppensen *et al.*, 1997, citado por Torremorell *et al.*, 2006); por esta razón los lagos someros tienden a ser más eutróficos que los profundos.

Investigaciones limnológicas como las realizadas por Coon (1987) en el Lago Tahoe y Barbiero & Tuchman (2004) en el Lago Superior, muestran que los lagos oligotróficos presentan un pico máximo de concentración de clorofila “a” en el perfil vertical que se observa por debajo del epilimnion, cuando el lago está estratificado. A este fenómeno se le llama **máximo profundo de clorofila** (DCM ó “Deep Chlorophyll Maximum”, por sus siglas en inglés). El DCM siempre resulta de un incremento en la concentración de clorofila celular con la profundidad; también es indicativo de un máximo de biomasa en el cuerpo acuático. El DCM no sólo es una característica común de los lagos, sino también de los océanos oligotróficos, además de que puede representar una diferencia de las especies que constituyen el fitoplancton en la columna del agua (Barbiero & Tuchman, 2004; Abbott & Denman, 1984).

Las poblaciones de fitoplancton que se encuentran conformando el DCM de los lagos se ubican en el metalimnion, donde las condiciones de luz son de moderadas a bajas

y en donde los niveles de nutrientes son más elevados que en el epilimnion, debido a que el metalimnion funciona como una trampa de nutrientes, reteniendo temporalmente las partículas que se sedimentan desde el epilimnion, además que la presión de depredación del zooplancton es menor en el metalimnion que en el epilimnion, debido a que el zooplancton se encuentra en mayor concentración en la superficie y, al parecer, aunque migra a las capas de agua inferiores, no llega a las profundidades del DCM, lo cual permite un aumento en el crecimiento del fitoplancton por debajo de las comunidades herbívoras (Sawatzky *et al.*, 2006; Huovinen *et al.*, 2007). Sin embargo, otros autores han encontrado que alcanzan la zona de DCM; por ejemplo, McManus (1994) y Konen *et al.* (2003) indican que el DCM se encuentra en el piso de la zona eufótica donde los intervalos de iluminación van de 0.2 al 1% de la PAR.

Abbott & Denman (1984) mencionan que el DCM del Lago Tahoe no está asociado a la base de la termoclina como en otros lagos y el océano, sino que también se encuentra por arriba del metalimnion (Brooks & Torke, 1977; Fee, 1976; Hobson & Lorenzen, 1972; Ortner *et al.*, 1980). Kiefer *et al.* (1972 citado por Abbott & Denman, 1984) creen que el DCM de este lago fue el resultado de un hundimiento diferencial de aguas superficiales, sin embargo no presentan datos fehacientes para apoyar esta idea. Otros autores -como Coon (1978), López (1978) y Richerson *et al.* (1978), todos citados por Abbott & Denman, 1984- sugieren que el DCM del Lago Tahoe fue formado por la combinación de una baja producción *in situ* y baja depredación.

Estudios realizados por Barbiero & Tuchman (2004) en el Lago Superior muestran que el DCM se encuentra en la porción superior del hipolimnion, entre 1.4 y 7.1% de la PAR, a una profundidad de entre 25 y 30 m debido principalmente a la alta transparencia del lago y a que hay una notable diferencia en la abundancia de especies con las que se encuentran en el epilimnion. Por otro lado, estudios realizados en la Laguna de Tejo, España, han demostrado que el alto grado de estratificación de verano produce una organización vertical del fitoplancton y el DCM se ubica en la interfase óxica-anóxica en la

cual aún llega luz (Morata *et al.*, 2003). En el lago Moreno Oeste, con una profundidad de 90 m, el DCM se encuentra en la zona eufótica que abarca el metalimnion (Balseiro, *et al.*, 2004) En contraste, en el lago Rivadavia (147 m) donde la zona eufótica abarca sólo el epilimnion, no se desarrolla un DCM (Balseiro *et al.*, 2004).

Antecedentes

Alcocer & Lugo (2003) analizaron los efectos de la estratificación en el Lago Alchichica, encontrando que la época de mezcla abarca de diciembre a principios de marzo, mientras que el resto del año el lago se encuentra estratificado formándose el epilimnion, metalimnion (donde se ubica la termoclina) e hipolimnion, influenciado por la disminución del estrés del viento y ubicándose la termoclina en el metalimnion; estas tres capas presentan cambios en grosor y profundidad a lo largo del año. La implicación directa de esta estratificación térmica es la barrera de la termoclina que produce bajas concentraciones de oxígeno disuelto en el hipolimnion lo cual origina anoxia y una acumulación de nutrientes en el hipolimnion y su reducción en el epilimnion; estas factores son favorables para que se presente el florecimiento de cianobacterias en estados tempranos de estratificación.

El fitoplancton de Alchichica ha sido objeto de escasas investigaciones. Oliva *et al.* (2001) estudiaron la dinámica espacial y temporal del fitoplancton que habita el lago encontrando 19 especies de algas principalmente de diatomeas y clorofitas; asimismo reportan la presencia de las cianobacterias *Synechocystis aquatilis* Sauvageau y *Nodularia cf. spumigena* Mertens ex Bornet & Flahault. Falcón *et al.* (2002) estudiaron los patrones de fijación de nitrógeno que llevan a cabo las agrupaciones de cianobacterias en el lago. Recientemente Oliva *et al.* (2006) describen una nueva especie de diatomea endémica del Lago Alchichica.

En los últimos años se han realizado estudios acerca de la dinámica de la biomasa fitoplanctónica en el Lago Alchichica. Alcocer & Lugo (2003) encontraron que en el lago se presentan tres patrones de distribución espacio temporal del fitoplancton, florecimiento invernal de diatomeas (época de circulación), florecimiento primaveral de cianobacterias (principios de la estratificación) y la formación del DCM que se presenta durante todo el periodo de estratificación y se ubica cerca del 1% de la PAR. Asimismo la física, química y biología se ve influenciada por el fenómeno de El Niño (i.e., síndrome climático, erráticamente cíclico, que consiste en un cambio en los patrones de movimientos de las masas de aire provocando, en consecuencia, un retardo en la cinética de las corrientes marinas "normales", desencadenando el calentamiento de las aguas sudamericanas), provocando principalmente un hipolimnion más estrecho y más frío, una termoclina más superficial, un gradiente térmico más grande en la termoclina, un epilimnion más cálido y un reducido florecimiento primaveral de cianobacterias. Adame *et al.* (2008) concluyeron que en el Lago Alchichica la biomasa fitoplanctónica está dominada por especies de talla grande ($>2\mu\text{m}$) cambiando la idea de que el fitoplancton de los lagos oligotróficos estaban dominado por especies de talla pequeña y que esta última fracción se mantiene constante a lo largo del año y tiende a agruparse en colonias en alguna estación. También encontraron que las concentraciones más altas de clorofila "a" ($12.9 \pm 4.4 \text{ mg m}^{-3}$) se presentaron durante la época de circulación asociado al florecimiento invernal de diatomeas, mientras que las concentraciones más bajas de clorofila "a" ($0.8 \pm 0.6 \text{ mg m}^{-3}$) se presentaron durante la época de estratificación con la formación del DCM; sin embargo, durante el florecimiento primaveral de cianobacterias se presentaron altas concentraciones de clorofila "a" (12.3 mg m^{-3}) en la capa superficial del lago (primeros 10 m).

Justificación

El estudio de las comunidades fitoplactónicas es de suma importancia debido a que representan la base de la cadena trófica, al ser los principales productores primarios de un cuerpo acuático; por lo tanto, el estudio de su dinámica espacial y temporal refleja un esquema del funcionamiento del lago. En general, existe un desconocimiento de la dinámica de las comunidades acuáticas de los lagos tropicales, los cuales muestran gran diferencia lagos templados que han sido mucho más estudiados (Lewis, 1996).

Objetivos y Metas

El objetivo de la presente investigación fue reconocer la dinámica temporal (en un ciclo anual) y vertical de la biomasa fitoplanctónica medida como clorofila "a" en el lago tropical Alchichica, Puebla.

Para cumplir con el objetivo anterior se plantearon las siguientes metas:

1. Medir la temperatura en el perfil vertical, así como su variación en el tiempo para identificar la capa de mezcla.
2. . Medir la radiación fotosintéticamente activa en el perfil vertical, así como su variación en el tiempo para reconocer la zona eufótica.
3. Evaluar la concentración de la clorofila "a" a lo largo de la columna de agua mediante el registro de su fluorescencia natural *in vivo*.

Hipótesis

H1. Durante la época de circulación se presentará la fase de aguas turbias y posteriormente, durante la estratificación, se presentará la fase de aguas claras.

H2. La biomasa fitoplanctónica tendrá sus concentraciones más altas durante la época de circulación, ya que durante esta época los nutrientes se ponen en recirculación y se encuentran uniformes en toda la columna de agua. Durante la estratificación, la concentración de la biomasa fitoplanctónica en la columna será menor.

H3. La biomasa fitoplanctónica se distribuirá de manera homogénea en la columna de agua en la época de circulación del lago, mientras que durante la época de estratificación o fase de aguas claras se concentrará en el metalimnion confirmando el DCM.

Material y Métodos

El estudio abarcó un ciclo anual (2001) con una frecuencia de muestreo aproximadamente mensual. Se analizaron los perfiles de clorofila “a” registrados a través del uso de un perfilador de fluorescencia natural marca Biospherical modelo PNF-300. Las concentraciones de clorofila “a” (Clor a, $\mu\text{g l}^{-1}$) fueron calculadas de acuerdo a la siguiente fórmula (Chamberlain *et al.*, 1990):

$$\text{Clor a} = Ff^{\circ}ac(\text{PAR}) * \Phi f * Eo(\text{PAR})$$

Se asumen dos consideraciones ópticas importantes: $^{\circ}ac(\text{PAR})$ es el coeficiente de absorción específico de la clorofila “a” (absorción normalizada a la concentración de clorofila “a”) y Φf es la “quantum yield fluorescence”. Estos valores son tratados como constantes en el software del PNF-300 con valores de $0.04 \text{ mg}^{-1} \text{ m}^{-2}$ y $0.045 \mu\text{E}$ fluorescidos por μE absorbido, respectivamente.

La irradiancia escalar a lo largo de la PAR, $Eo(\text{PAR})$, se define como:

$$Eo(\text{PAR}) = \iint_{400}^{700} L4\pi(\theta, \Phi) d\omega d\lambda$$

En donde L es la radiación, ω es la respuesta del ángulo sólido del colector (todo 4π para escalar) y θ y Φ son los ángulos en el cenit y azimutal del flujo de radiación.

Previa la interpretación de los registros, éstos se depuraron de la siguiente manera:

1) Se eliminaron todos los registros con valor de -999, ya que son indicativos de encontrarse fuera del intervalo de medición del equipo, ya sea al inicio o al final del perfil.

2) Se eliminaron los cinco metros superficiales de registros debido a que la radiación solar se refleja (“backscatter”) o dispersa debido a la presencia de olas y partículas. De esta forma, la radiación solar roja que se refleja o dispersa en las capas superficiales es igual a la luz roja proveniente de la fluorescencia de la clorofila “a”, por lo que la concentración de esta última es sobreestimada. Los algoritmos de la fluorescencia natural empleados por el software del equipo para el cálculo de la concentración de clorofila “a” asumen que todo el flujo de luz roja que se dirige hacia arriba proviene de la fluorescencia de la clorofila “a”. Cerca de la superficie del agua (los primeros 5 m en aguas transparentes), este supuesto no es correcto debido a la dispersión (“backscatter”) de la longitud de onda roja (Kiefer *et al.*, 1989). Adicionalmente, los análisis de concentración de clorofila “a” realizados por extracción directa en acetona han mostrado que, salvo durante los florecimientos (i.e., de diatomeas y de cianobacterias), la presencia de fitoplancton en la capa superior mencionada es muy escasa (M. en C. Guadalupe Oliva, com. pers.), seguramente por la gran cantidad de radiación ultravioleta presente.

3) Se eliminaron los valores de concentración de clorofila “a” en la porción inferior de la columna de agua cuando los valores correspondientes de la PAR a esa profundidad eran inferiores a $0.1 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Cuando los valores de la PAR son menores a $0.1 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ (valor por debajo de la capacidad de fotosintetizar de la clorofila “a”), el algoritmo de cálculo de la clorofila “a” que utiliza el PNF-300 hace que los valores se disparen (“blow up”).

Para graficar los datos se utilizaron días julianos, esto es, con base en un calendario de 365 días, por lo que se asignó el número real del día del muestreo. Una vez depurados los datos, se realizaron las gráficas correspondientes de temperatura, PAR y concentración de clorofila “a” en el perfil vertical.

Con base en los perfiles de temperatura se determinaron el periodo de circulación y estratificación; para éste último se delimitaron las tres capas o estratos característicos: epilimnion, metalimnion e hipolimnion. La capa de mezcla (Z_{MIX}) se determinó, con base en

las mismas gráficas de temperatura, como aquella porción de la columna de agua que presenta una temperatura uniforme en la vertical antes del amanecer (o epilimnion durante la estratificación y toda la columna durante la fase de mezcla). Finalmente, para determinar la profundidad de la zona eufótica (Z_{EU}), se calculó la profundidad a la cual la PAR superficial se redujo al 1%.

La clorofila “a” es tradicionalmente utilizada como una medida indirecta de la biomasa de los productores primarios. En este estudio, la biomasa fitoplanctónica fue expresada, además de por unidad de volumen ($\mu\text{g Clor “a” L}^{-1}$ ó $\text{mg Clor “a” m}^{-3}$), por unidad de área ($\text{mg Clor “a” m}^{-2}$) debido a que el fitoplancton rara vez se distribuye de forma homogénea en la columna de agua (Payne, 1986) y, por lo tanto, su concentración por unidad de volumen varía con la profundidad. Es importante aclarar que el PNF-300 mide la fluorescencia natural de la clorofila “a” y estos registros sólo son posibles hasta la profundidad a la que llega la radiación solar (i.e., Z_{EU}). Por lo anterior, la integración de la concentración de clorofila por unidad de área se realizó hasta una profundidad de 40 m en promedio y no hasta los 62 m que es la profundidad máxima del lago.

Área de Estudio

La Cuenca Oriental ($18^{\circ} 56' 51''$ - $19^{\circ} 43' 25''$ N y $97^{\circ} 07' 10''$ - $98^{\circ} 03' 04''$ W) tiene una altitud media de 2,312 m snm (Alcocer Durand *et al.*, 2004); se encuentra localizada entre los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz (Fig. 1). García (1988) reconoce dos periodos climáticos predominantes en la región, uno frío y seco de noviembre a abril y el otro cálido y lluvioso de mayo a octubre.

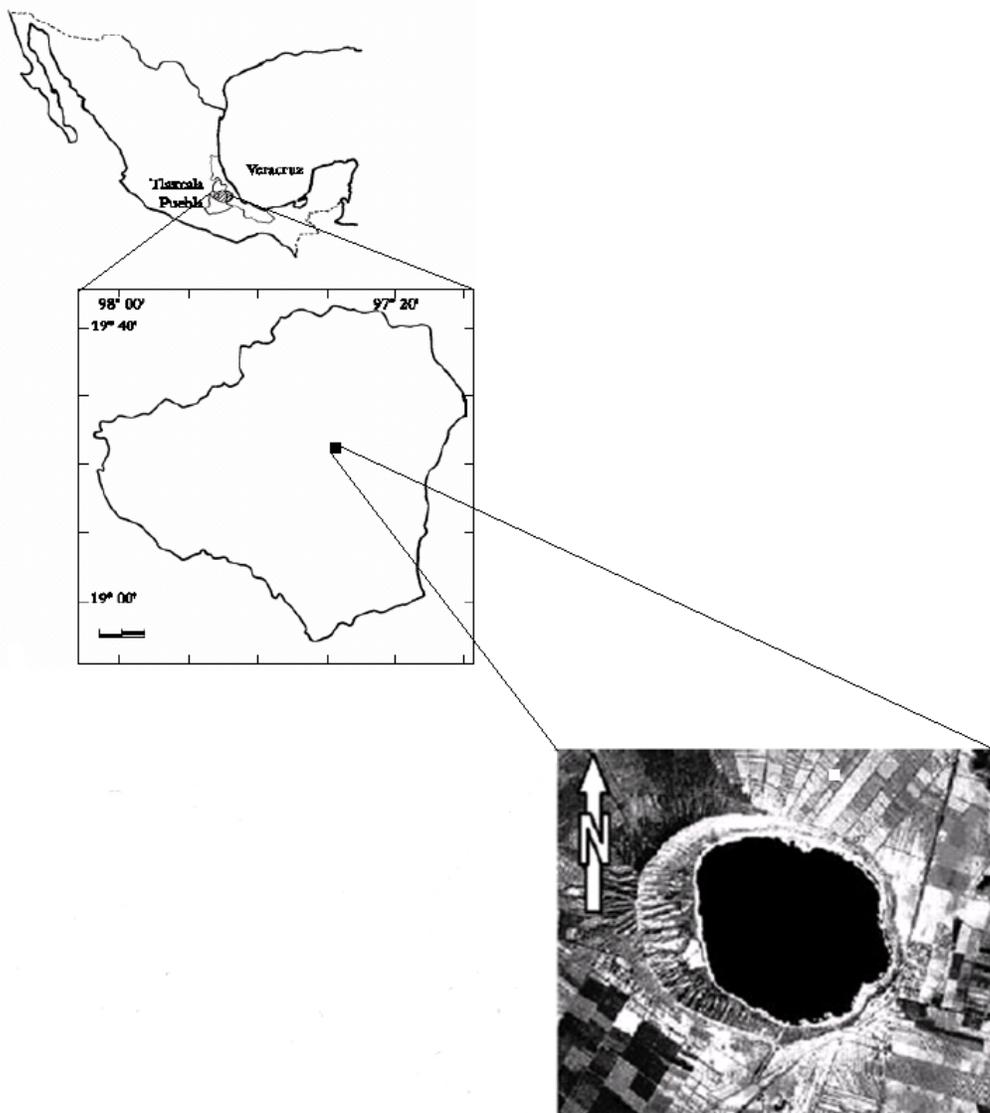


Fig. 1. Ubicación geográfica de la Cuenca Oriental y del Lago Alchichica.

La Cuenca Oriental alberga seis lagos cráter tipo maars (conocidos en la región como axalapazcos), entre los que destaca el Lago Alchichica (19° 24.7' N, 97° 24.0' W, 2,350 m snm) por ser el de mayores dimensiones. Este lago tiene una forma casi circular con un diámetro de 1.8 km y una profundidad máxima de 62m y media de 40.9m, cubre un área de 2.3 km² y un volumen de 94, 214, 080 m³ (Filonov *et al.*, 2006). Alchichica es un lago salino (sólidos totales disueltos.=7.2 ± 0.1 g/L), alcalino (pH = 8.7-9.2), con una dominancia iónica de sodio, magnesio, cloruros y bicarbonatos (Vilaclara *et al.*, 1993).

Alchichica es un lago monomíctico cálido, en donde la época de mezcla abarca los meses de finales de diciembre o principios de enero a finales de marzo, mientras que la estratificación ocurre en los meses restantes (Alcocer *et al.*, 2000). Alchichica es un lago oligotrófico con concentraciones de clorofila “a” relativamente bajas, con un promedio por debajo de los 5 µg L⁻¹, los valores de nutrientes de amoníaco (NH₃) varían hasta los 0.98 mg L⁻¹, de nitrito (NO₂) hasta 0.007 mg L⁻¹, de nitrato (NO₃) de 0.1 a 1.0 mg L⁻¹ y el fósforo soluble reactivo (PO₄) hasta 0.54 mg L⁻¹ (Oliva *et al.*, 2001). La dinámica anual de los nutrimentos en el lago Alchichica presenta un patrón regular –distribución homogénea de nutrimentos en el periodo de mezcla y un agotamiento de los mismos durante la época de estratificación-; durante la estratificación, el nitrógeno inorgánico se acumula en el hipolimnion –principalmente en forma de amonio- debido a que el nitrógeno liberado por el proceso de remineralización predomina en su forma reducida bajo condiciones anóxicas, como las que se presentan en este estrato durante la estratificación; sin embargo, se observa un máximo de concentración de nitratos en el metalimnion, que probablemente se deba a la acumulación de fitoplancton, que forma un máximo profundo de clorofila “a” en este estrato. En el caso de los nitritos, hay un incremento en su concentración hacia el fondo del cuerpo de agua, derivado probablemente de los procesos de desnitrificación que ocurren en ambientes anóxicos. Los fosfatos se acumulan significativamente en el hipolimnion en mayor proporción que el nitrógeno inorgánico, lo cual se atribuye a la

liberación de fosfatos de los sedimentos hacia la columna de agua, favorecida por las condiciones anóxicas de hipolimnion y al cráter alcalino sódico, con deficiencia de calcio, así como el efecto de la desnitrificación. Las máximas concentraciones de silicatos se encuentran hacia el final del periodo de estratificación e inicios de la época de mezcla, cuando se registran los principales florecimientos de diatomeas, ya que los nutrientes regenerados en el hipolimnion durante la época de estratificación quedan disponibles para estos organismos (Sánchez, 2006).

Resultados

Temperatura

El lago Alchichica tuvo un promedio de temperatura anual de $15.4 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$; la temperatura máxima promedio mensual se presentó en el mes de septiembre ($17.0 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$), mientras que en el mes de enero se presentó el valor promedio mínimo de temperatura ($14.5 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$).

A través de los perfiles de temperatura (Fig. 2) se pudo identificar que, como se esperaba, Alchichica seguía presentando el régimen térmico correspondiente al monomítico cálido, con un periodo de circulación o mezcla que abarcó los meses de enero a marzo/abril y otro de estratificación de marzo/abril a principios de diciembre. La época de circulación se caracterizó por presentar una temperatura homogénea en la vertical ($14.7 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$). A finales del mes de marzo se empezó a percibir una ligera estratificación en el lago, a esta etapa se le llamó estratificación temprana durante la cual la temperatura promedio fue de $15.1 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$. De mayo a octubre se observó la estratificación bien establecida durante la cual la temperatura promedió fue $16 \pm 1.6^{\circ}\text{C}$. En los meses de noviembre y diciembre se observó que la columna de agua presentó nuevamente una temperatura casi homogénea en la vertical ($15.3 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$), sin embargo, aún se percibió una ligera estratificación sin una clara termoclina, a la cual se denominó estratificación tardía.

La columna de agua de Alchichica presentó un gradiente térmico reducido durante la estratificación tardía, la circulación con *ca.* $0.01^{\circ}\text{C}/\text{m}$. A partir de la estratificación temprana y hasta finales de la estratificación bien establecida, el gradiente fue de $0.02^{\circ}\text{C}/\text{m}$.

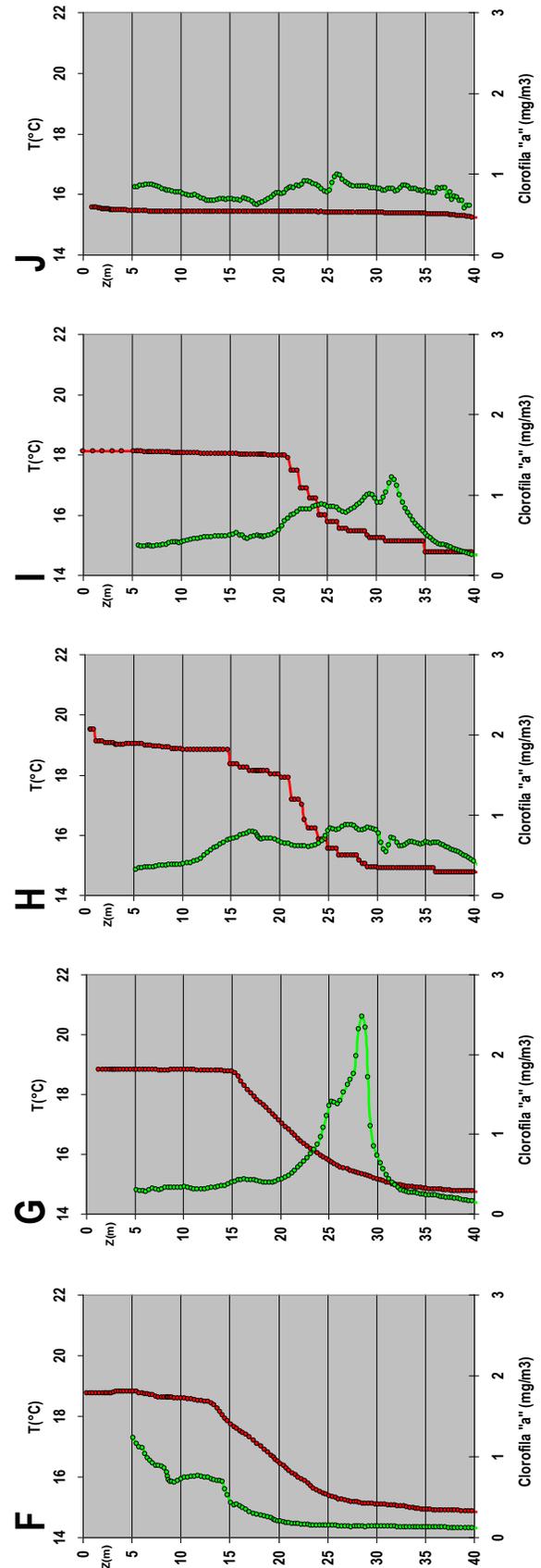
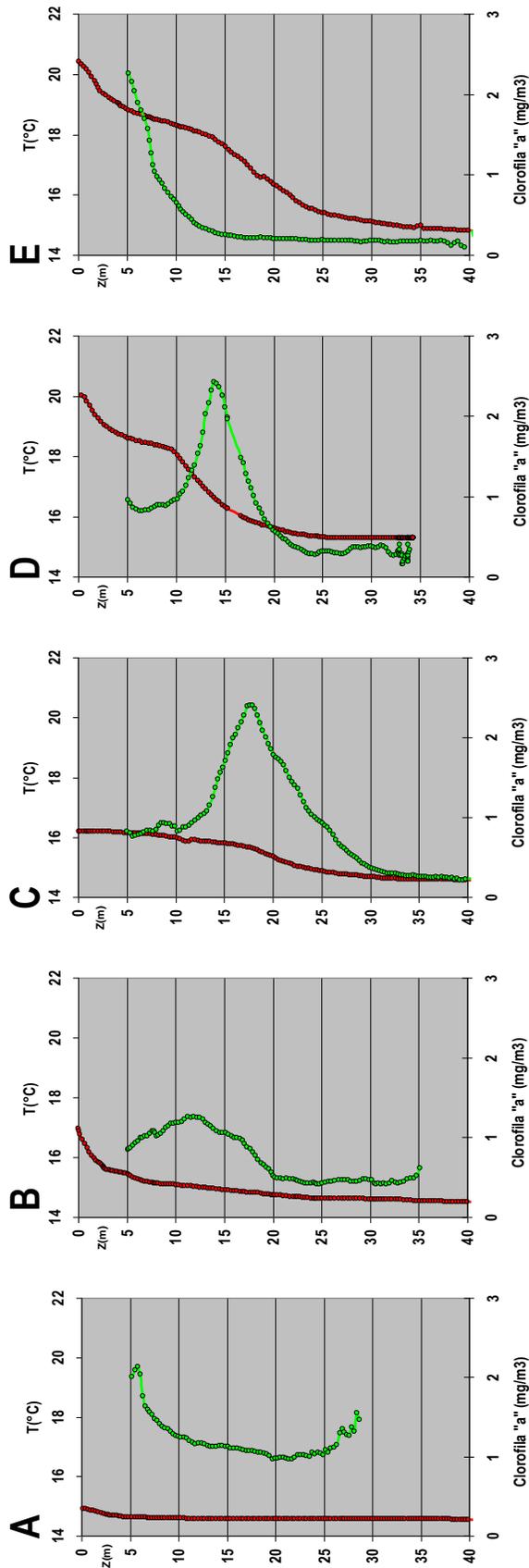


Fig. 2. Perfiles de temperatura (rojo) y concentración de clorofila “a” –mg m⁻³- (verde) en el Lago Alchichica durante el 2001. (A = enero 16, B = marzo 1º, C = marzo 28, D = mayo 5, E = mayo 30, F = junio 23, G = agosto 16, H = septiembre 18, I = octubre 11, J = diciembre 18).

Epilimnion

El epilimnion se presentó desde finales de marzo y hasta principios de diciembre. Mostró una temperatura promedio anual de $17 \pm 1.6^\circ\text{C}$. Se observaron variaciones en su grosor y temperatura promedio a lo largo del año. Durante la estratificación temprana, la base del epilimnion se encontró a los 12 m de profundidad y presentó una temperatura promedio de $16 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Durante la estratificación bien establecida la base del epilimnion se profundizó gradualmente hasta alcanzar los 21 m de profundidad y una temperatura promedio de $18.7 \pm 0.4^\circ\text{C}$. Hacia el final de la estratificación bien establecida y en la estratificación tardía la base del epilimnion alcanzó los 40 m y una temperatura de $15.4 \pm 0.05^\circ\text{C}$.

Metalimnion

Durante la estratificación temprana y hasta principios de la estratificación bien establecida el tope del metalimnion se encontró a los 12 m de profundidad; la parte restante del año el tope se va profundizando desde los 13 m hasta alcanzar los 21 m al final de la estratificación bien establecida y posteriormente hasta los 36 m durante la estratificación tardía.

La anchura del metalimnion tuvo variaciones conforme avanzó el ciclo anual. En la estratificación temprana fue de 25 m, siendo el valor máximo en todo el año, éste disminuyó gradualmente durante la mayor parte de la estratificación bien establecida (de

los 9 m a los 20 m), el grosor del metalimnion durante la estratificación tardía fue de 14 m (Fig. 3).

El promedio anual de temperatura del metalimnion fue de $15.7 \pm 1^\circ\text{C}$. También se observó una variación en la temperatura del metalimnion conforme avanzó el ciclo anual. En la estratificación temprana el metalimnion presentó una temperatura de $15 \pm 0.4^\circ\text{C}$, en la estratificación bien establecida la temperatura fue de $16.2 \pm 1^\circ\text{C}$ y finalmente en la estratificación tardía la temperatura del metalimnion fue de $15 \pm 0.2^\circ\text{C}$.

La capa de agua perteneciente al metalimnion en Alchichica presentó un gradiente térmico en la estratificación temprana de $0.08^\circ\text{C}/\text{m}$ y, posteriormente, durante el resto de la estratificación bien establecida este gradiente no varió, con un valor de $0.2 \pm 0.04^\circ\text{C}/\text{m}$.

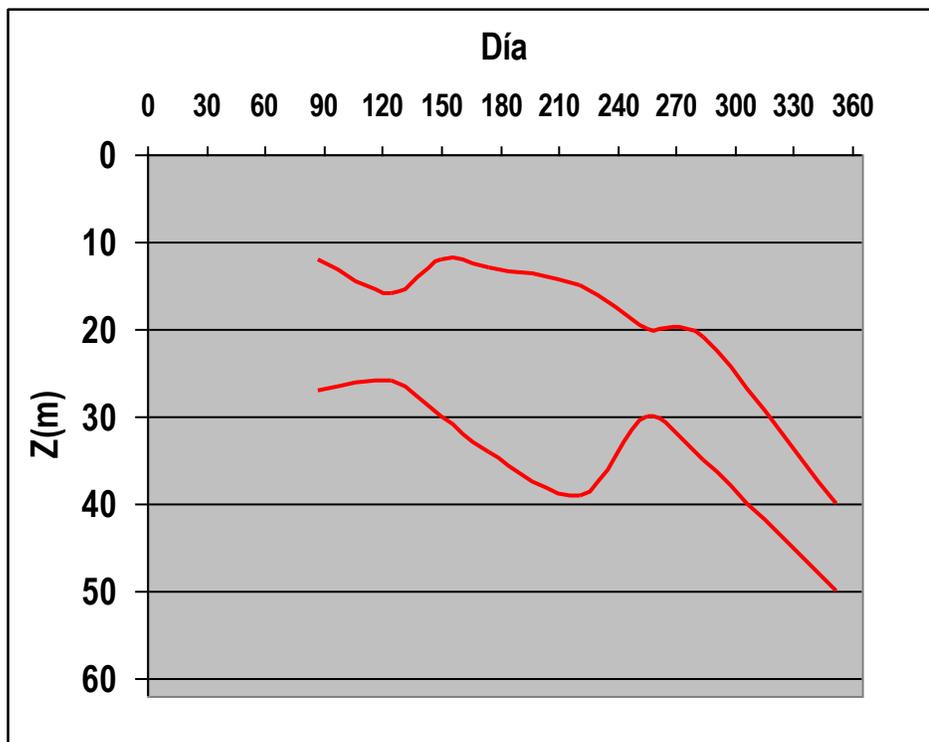


Fig. 3. Dinámica temporal del metalimnion en el Lago Alchichica durante el 2001. Las líneas rojas indican el tope y la base del metalimnion.

Hipolimnion

Durante la estratificación temprana el tope del hipolimnion se encontró a mayor profundidad (37 m) disminuyendo gradualmente en los meses subsecuentes de los 32 m a los 21 m de profundidad; sin embargo, a finales de la estratificación bien establecida el tope del hipolimnion se profundizó nuevamente hasta los 31 m. Durante la estratificación tardía el tope del hipolimnion se profundizó hasta los 50 m.

Conforme avanzó el ciclo anual el hipolimnion presentó variaciones en grosor. Durante la estratificación temprana el grosor fue de 23 m, el grosor máximo se presentó a principios de la estratificación bien establecida (39 m), manteniendo valores entre los 25 y 32 m de ancho durante el resto de la estratificación bien establecida, mientras que en la estratificación tardía el grosor del hipolimnion tuvo el valor mínimo de todo el año (10 m).

La temperatura promedio anual del hipolimnion fue de $14.8 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$. La temperatura máxima promedio del hipolimnion se presentó a principios de la estratificación bien establecida con $15.3 \pm 0.03^{\circ}\text{C}$, mientras que la temperatura mínima promedio fue de $14.6 \pm 0.09^{\circ}\text{C}$ al final de la estratificación bien establecida, la temperatura durante la estratificación tardía fue de $14.9 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$. La temperatura del hipolimnion es prácticamente homogénea a lo largo de todo el año.

Zona de Mezcla (Z_{MIX})

La capa de mezcla varió entre 12 m cuando el epilimnion fue más delgado y los 62 m, es decir toda la columna, en la circulación (Fig. 4). De enero y hasta principios de marzo la capa de mezcla alcanzó su máximo grosor, es decir, el lago en su totalidad se encontró en circulación. La temperatura promedio de circulación del lago fue de $14.7 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$. En cuanto el lago se estratificó, el epilimnion se constituyó en la capa de mezcla. Ésta disminuyó bruscamente durante la estratificación temprana con un grosor mínimo a finales

del mes de marzo (12m), para posteriormente volver a aumentar en forma progresiva hasta los 21 m en octubre (estratificación bien establecida) y hasta los 36 m en diciembre (estratificación tardía).

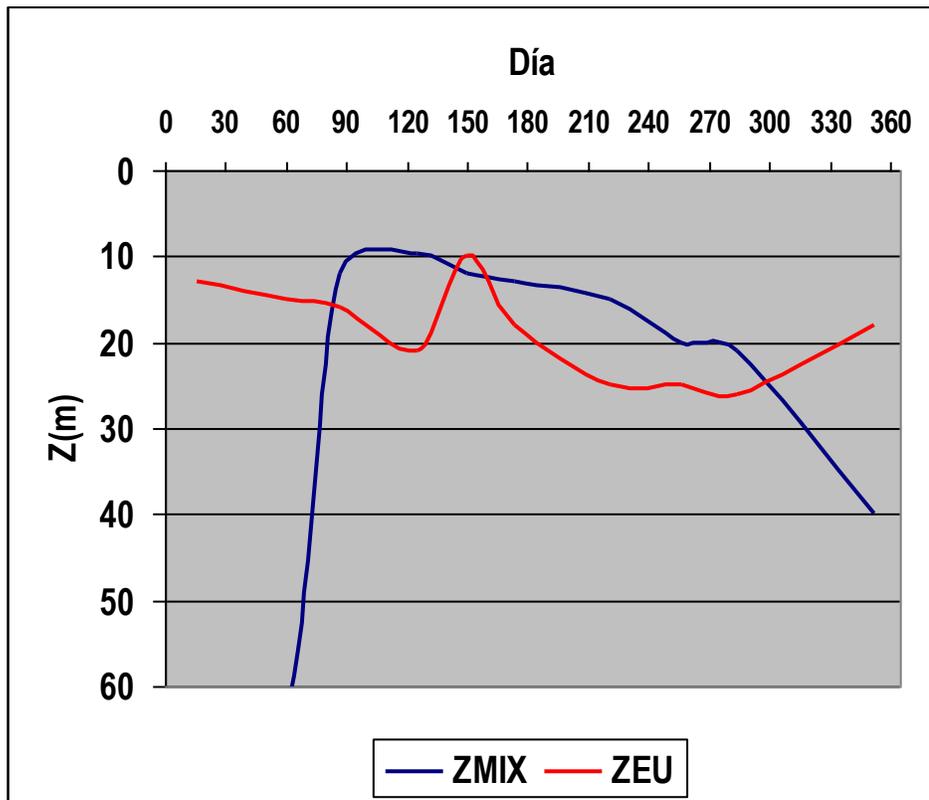


Fig. 4. Dinámica temporal de la variación de la profundidad (m) de la capa de mezcla (Z_{MIX}) (epilimnion) y zona eufótica (Z_{EU}) en el Lago Alchichica durante el 2001.

Zona Eufótica (Z_{EU})

El grosor de la zona eufótica varió a lo largo del año entre 10 y 26 m (Fig. 4). Durante la época de circulación y hasta mediados de la estratificación bien establecida la zona eufótica se encontró entre los 10 y 18 m de profundidad. A partir de esta época y

hasta finales de la estratificación bien establecida la zona eufótica se profundizó, variando entre 22 y 26 m. Finalmente, durante la estratificación tardía, la zona eufótica disminuyó nuevamente en grosor hasta 18 m.

Con base en la Z_{EU} (transparencia del agua) se reconocieron dos fases en el lago Alchichica: fase de aguas claras y fase de aguas turbias. La fase de aguas turbias se generó por un aumento en la producción primaria y consecuentemente de la biomasa fitoplanctónica. En el presente estudio, la fase de aguas turbias se registró desde principios de la circulación (enero) hasta aproximadamente principios de la estratificación bien establecida (finales de mayo).

Durante la fase de aguas claras, la zona eufótica aumentó debido a la disminución de la biomasa fitoplanctónica. En el lago la fase de aguas claras abarcó de mediados de la estratificación bien establecida (junio) hasta el final de la estratificación bien establecida (octubre) a partir de lo cual se comienza la etapa de aguas turbias nuevamente.

Capa de Mezcla (Z_{MIX}) y Zona Eufótica (Z_{EU})

Comparando la variación en el grosor entre la capa de mezcla $-Z_{MIX}-$ y la zona eufótica $-Z_{EU}-$ (Fig. 4), se observó que durante la época de circulación la Z_{MIX} presentó su mayor grosor (62 m) mientras que la Z_{EU} se encontró a pocos metros de profundidad (entre 13 y 15 m), esto se debe a que los nutrientes que se acumularon en el hipolimnion durante la estratificación están siendo distribuidos en toda la columna de agua favoreciendo el crecimiento del fitoplancton, un florecimiento de diatomeas en este caso, lo cual incrementa la turbidez biogénica y consecuentemente disminuye la Z_{EU} . Conforme avanza el ciclo anual el grosor de la Z_{MIX} disminuyó gradualmente hasta los 9.6 m, mientras que la Z_{EU} aumentó en grosor alcanzando los 21 m. Hasta mediados de la estratificación bien establecida, el grosor de la Z_{EU} y de la Z_{MIX} fue reducido (desde los 10 a los 18 m) pero aumentaron el resto del año hasta el fin de la estratificación bien establecida de 15 a 26 m.

Durante la estratificación tardía el grosor de la Z_{EU} y la Z_{MIX} divergen nuevamente, es decir la Z_{EU} vuelve a perder profundidad (18 m) mientras que la Z_{MIX} gana profundidad (40 m).

Concentración de Clorofila “a”

El promedio anual de concentración de clorofila “a” en la columna de agua fue de $0.7 \pm 0.4 \text{ mg m}^{-3}$. Durante la época de circulación se registró el promedio mayor de clorofila “a” de todo el año ($1 \pm 0.4 \text{ mg m}^{-3}$) y dentro de esta época, el valor promedio mayor se presentó al inicio de la circulación ($1.3 \pm 0.2 \text{ mg m}^{-3}$). El promedio de la concentración de clorofila “a” disminuyó en la estratificación temprana ($0.9 \pm 0.6 \text{ mg m}^{-3}$). Las concentraciones promedio más bajas de clorofila “a” se presentaron durante la estratificación bien establecida ($0.5 \pm 0.1 \text{ mg m}^{-3}$), sin embargo en la estratificación tardía la concentración de clorofila “a” volvió a aumentar ($0.8 \pm 0.08 \text{ mg m}^{-3}$).

El promedio mensual máximo de concentración de clorofila “a” se encontró durante la circulación en el mes de enero ($1.3 \pm 0.2 \text{ mg m}^{-3}$). El valor mensual mínimo se encontró en el mes de junio ($0.3 \pm 0.3 \text{ mg m}^{-3}$), al final de la época de estratificación temprana (Fig. 5).

La concentración de clorofila “a” integrada por unidad de área en Alchichica varió entre 13.6 y 33.1 mg m^{-2} (Fig. 6). El promedio anual de la clorofila “a” total integrada en la columna de agua fue de $23.3 \pm 6 \text{ mg m}^{-2}$. El valor máximo se presentó durante la estratificación temprana (33.1 mg m^{-2}), mientras que el valor más bajo se registró a mediados de la estratificación bien establecida (13.6 mg m^{-2}). El segundo valor más alto de clorofila “a” total integrada se observó durante la circulación (29.1 mg m^{-2}) y estuvo asociado con el florecimiento invernal de diatomeas.

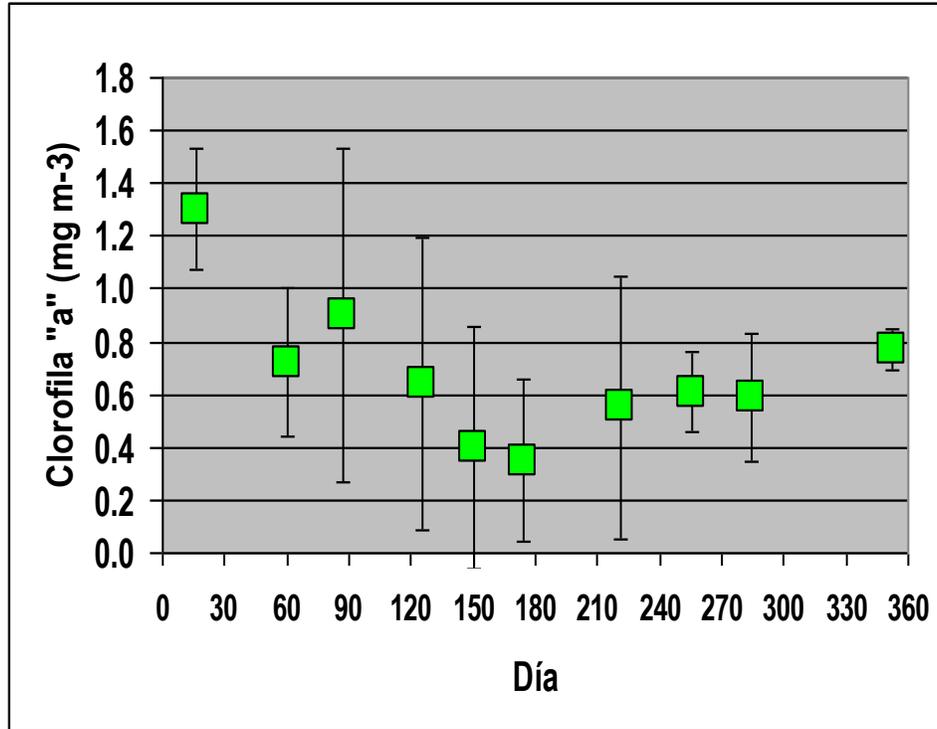


Fig. 5. Variación temporal de la concentración de la clorofila "a" (media \pm 1 D.E. – Desviación Estándar, medida que cuantifica la homogeneidad de la distribución de la clorofila "a" en la vertical-) en la columna de agua del Lago Alchichica durante el 2001.

Se distinguieron tres tipos diferentes de distribución de la clorofila "a" a lo largo de la columna de agua. El primer tipo de distribución se observó durante la circulación cuando la biomasa fitoplanctónica fue alta y se distribuyó de manera más o menos homogénea a lo largo de la columna de agua. El segundo tipo de distribución se observó a principios de la estratificación bien establecida, en donde se presentaron las concentraciones más altas de clorofila "a" cercanas a la superficie para posteriormente disminuir hacia el fondo. Finalmente, el tercer tipo de distribución que se observó fue la formación del máximo profundo de clorofila (DCM) que se presentó a finales del periodo de circulación, estratificación temprana y a lo largo de la estratificación bien establecida, tan sólo

interrumpida durante el florecimiento de *N. cf. spumigena* (Dr. Javier Alcocer, obs. pers.). Sin embargo durante el mes de septiembre la mayor parte de clorofila "a" se encuentra conformando el DCM.

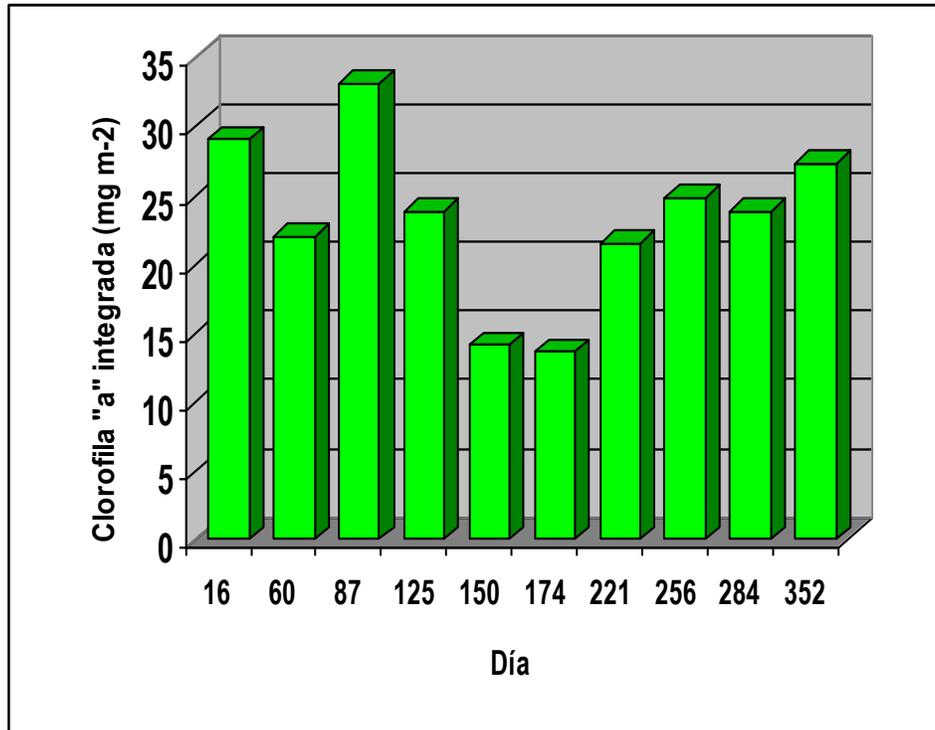


Fig. 6. Variación temporal de la concentración de la clorofila "a" integrada por unidad de área en la columna de agua del Lago Alchichica en 2001.

Máximo Profundo de Clorofila

El DCM se presentó, como se mencionó, a finales del periodo de circulación y durante el resto de la estratificación a excepción de finales del mes de mayo a causa del florecimiento de *N. cf. spumigena*. Al establecerse la cianobacteria en las capas superficiales del lago, impide que la luz penetre hasta el metalimnion, sitio donde se desarrolla el DCM. Sin embargo, en cuanto declina el florecimiento de *N. cf. spumigena*, el DCM se vuelve a formar.

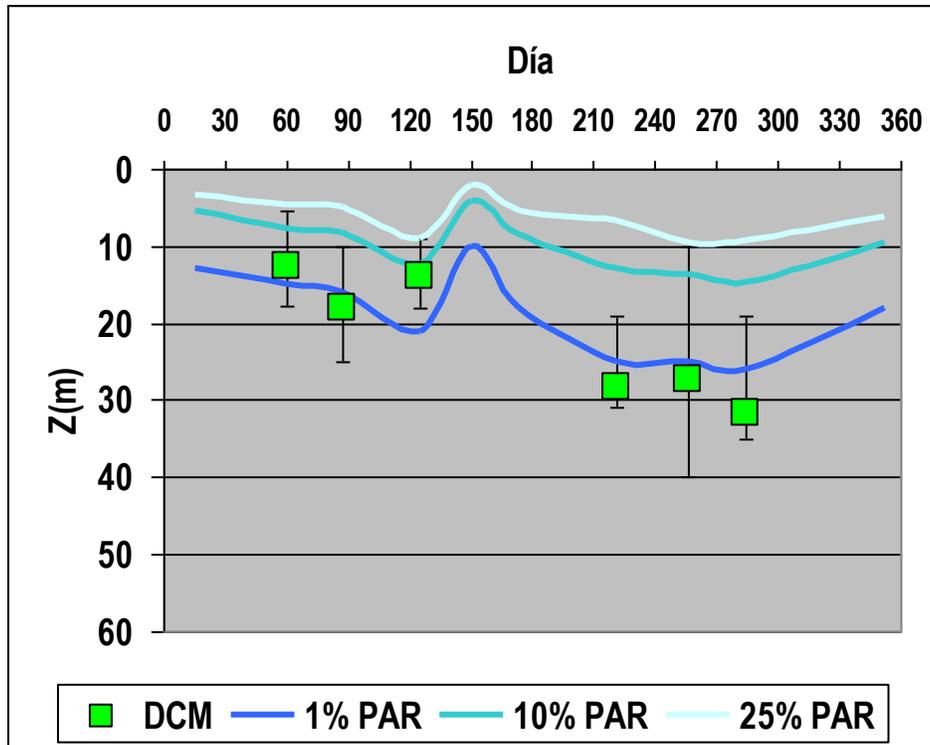


Fig. 7. Dinámica del DCM (máximo profundo de clorofila) en el Lago Alchichica, durante el 2001. (El cuadro verde indica la máxima concentración de clorofila “a” en el DCM y las barras el tope y la base del mismo. Las líneas azules corresponden a los diferentes porcentajes de la PAR –radiación fotosintéticamente activa-).

El DCM se presentó entre los 5 y 40 m de profundidad en todo el ciclo anual. A finales de la época de circulación, estratificación temprana y hasta principios de la estratificación bien establecida, el tope del DCM se encontró entre los 5 y 10 m de profundidad y conforme avanzó el periodo de estratificación se ahondó de los 10 a los 19 m. La base del DCM se presentó de los 18 a los 25 m a finales de la circulación durante la estratificación temprana y a principios de la estratificación bien establecida y hacia el resto de la estratificación bien establecida, de los 31 a 40 m (Fig. 7). El ancho que presentó el DCM en el transcurso de la estratificación estuvo en el intervalo de 9 a 30 m.

Desde la estratificación temprana y hasta mediados de la estratificación bien establecida la máxima concentración –pico- de clorofila “a” del DCM se encontró ubicada en el tope del metalimnion, mientras que durante el resto de la estratificación bien establecida coincidió con la base del mismo. Por otro lado, en el mes de septiembre se observaron dos picos de clorofila “a”; el menor, se encontró en el tope del metalimnion, mientras que el mayor, coincidió con la base del metalimnion (Fig. 2).

El DCM se ubicó alrededor del 1% de la PAR presentando ciertas variaciones. El tope del DCM se encontró entre 3.2 y 25.8% de la PAR, el porcentaje máximo de la PAR en el que se encontró el tope del DCM se observó a principios de la estratificación bien establecida (principios de mayo). La base se encontró de 0.05 a 2.1% de la PAR, el porcentaje mínimo de la PAR en el que se ubicó la base del DCM (0.05%) se presentó hacia finales de la estratificación bien establecida (septiembre), mientras que el porcentaje máximo de la PAR en el que se ubicó la base del DCM fue al 2.1% a principios de la estratificación bien establecida. La ubicación del pico máximo de clorofila “a” se ubico alrededor del 1% de la PAR, este máximo se encontró en donde se registraron valores de la PAR de 0.3 a 5.7%. Durante toda la estratificación el pico del DCM se ubicó donde se registraron valores de la PAR de $1.4 \pm 2.4\%$, a principios de la estratificación bien establecida el pico del DCM se presentó ligeramente por encima del 1% de la PAR (5.7%).

Comparando la profundidad de la Z_{EU} con la profundidad del pico máximo del DCM se encontró que en la estratificación temprana (marzo) y en la estratificación bien establecida (agosto, septiembre y octubre), el pico se ubico ligeramente por debajo de la zona eufótica (entre 2 y 5.6 m), y para los meses de febrero y mayo, el DCM se encontró por arriba de la zona eufótica (3 y 7 m respectivamente). En el mes de septiembre (estratificación bien establecida) se observaron dos picos máximos de clorofila “a”, el pico más superficial se encontró por arriba del 1% de la PAR (7.4 m), mientras que el segundo pico y el más profundo se encontró ligeramente por debajo de la zona eufótica (2.4 m) (Fig. 7).

Se comparó el porcentaje de la concentración de clorofila “a” que se encontró en el DCM con relación a la concentración total en la columna de agua. Se observó que en el periodo de circulación, estratificación temprana y principios de la estratificación bien establecida, la mayor parte de la clorofila “a” se concentró en el DMC (del 62 al 71%); durante el resto de la estratificación bien establecida, el porcentaje de clorofila “a” en el DCM aumentó progresivamente con respecto al total en la columna de agua (de 61 al 80%), y hacia el final de la estratificación bien establecida, el porcentaje de clorofila “a” en el DCM disminuyó (57%) (Fig. 8).

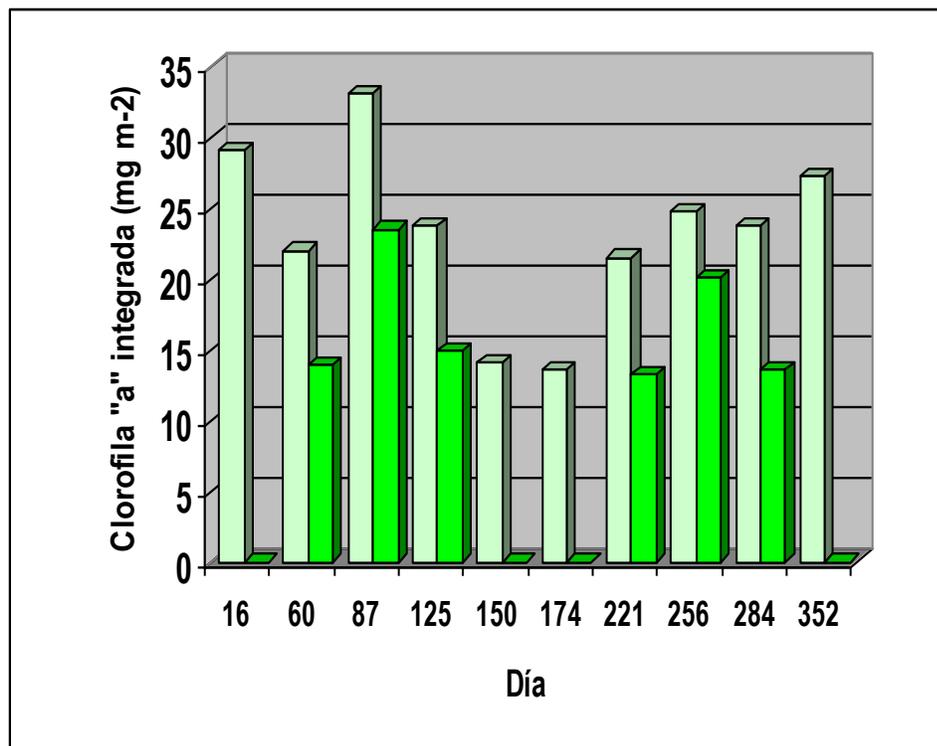


Fig. 8. Comparación de la concentración de la clorofila “a” integrada por unidad de área en la columna de agua (verde claro) y en el DCM –máximo profundo de clorofila- (verde brillante) del Lago Alchichica, durante 2001.

Discusión

Se confirmó que el lago Alchichica presenta un régimen térmico correspondiente al monomítico cálido, con un periodo de circulación o mezcla que abarcó los meses de enero a marzo/abril y otro de estratificación marzo/abril a principios de diciembre, tal y como lo describen Alcocer *et al.* (2000). El periodo de estratificación presentó las tres capas características: epilimnion, metalimnion e hipolimnion.

Concentración de clorofila “a” en la columna de agua

Se acepta la hipótesis I, ya que la fase de aguas turbias se presentó durante la circulación y hasta principios de la estratificación bien establecida, mientras que las aguas claras se presentaron durante el resto de la estratificación bien establecida, hasta el final de ésta (octubre). A partir de cuando comienza la etapa de aguas turbias nuevamente conforme se profundiza la capa de mezcla y aumenta la biomasa fitoplanctónica. Con base en la información publicada (i.e., Adame *et al.*, 2008; Alcocer y Lugo, 2003; Alcocer *et al.*, 2000; Oliva *et al.*, 2001) así como en comunicaciones personales (Dr. Alfonso Lugo, M. en C. Guadalupe Oliva, Dra. Gloria Vilaclara), la variación en el grosor de la zona eufótica se debe seguramente a la turbidez biogénica, especialmente a través de los florecimientos de diatomeas durante la circulación y de cianobacterias durante la estratificación temprana; en éste último la Z_{EU} fue la mínima anual, debido a que las cianobacterias se ubican en las aguas más superficiales.

Aunque en el presente trabajo no se han manejado directamente información de zooplancton, en el caso de Alchichica se presume que el copépodo *Leptodiptomus novamexicanus* también juega un papel importante en la terminación de la etapa de aguas turbias, ya que es durante el periodo de circulación y hasta mediados de la estratificación

bien establecida que las densidades de estos organismos son más altas debido a la alta concentración de alimento (fitoplancton) y mayores concentraciones de oxígeno disuelto (Lugo *et al.*, 1999). En comparación, en el periodo de estratificación que corresponde a la etapa de aguas claras, las densidades del copépodo disminuyen, seguramente por falta de alimento.

En el presente estudio se encontró la fase de aguas turbias durante la época de circulación, la cual se extendió hasta la estratificación temprana y principios de la estratificación bien establecida. Esta fase se asoció al florecimiento invernal de diatomeas dominado por *Cyclotella alchichicana* y al florecimiento primaveral de *N. cf. spumigena*. Ambos florecimientos fueron coincidentes en tiempo con lo descrito por Oliva *et al.* (2001). *Nodularia cf. spumigena* es una cianobacteria exitosa bajo condiciones de baja o nula disponibilidad de nitrógeno (ya que es capaz de fijar el nitrógeno atmosférico) y concentraciones reducidas de fósforo, ya que sus requerimientos de este elemento son menores que los del resto del fitoplancton (Falcón *et al.*, 2002).

Estos resultados coinciden con los obtenidos por Vojtěch & Budějovice (1989) en el reservorio Rímov, República Checa, en el que durante el periodo de aguas turbias la población de fitoplancton aumentó debido a que los nutrientes que se encontraban en el hipolimnion en el periodo de estratificación son recirculados en la época de circulación, favoreciendo el crecimiento del fitoplancton, mientras que en el periodo de estratificación se observó un decremento en la biomasa fitoplanctónica debido principalmente a la disminución de nutrientes en toda la columna de agua, así como por la depredación del zooplancton herbívoro dando como resultado una fase de aguas claras.

La hipótesis II se acepta con base en que la concentración de clorofila "a" presentó sus valores mayores en la época de circulación (1.3 mg m^{-3}) y hasta la época de estratificación temprana (0.9 mg m^{-3}). Un comportamiento similar es mencionado por Alcocer & Lugo (2003), quienes indican que durante el periodo de circulación se presenta altas concentraciones de clorofila "a" en la columna de agua, resultado del florecimiento de

diatomeas (Oliva *et al.*, 2001). Lewis (1987) afirma que las diatomeas tienen crecimiento máximo en condiciones de baja intensidad luminosa y alta concentración de nutrientes, es decir justo las condiciones durante la época de circulación invernal.

Los organismos dominantes del fitoplancton durante esta época (diatomeas) requieren de bajas concentraciones de fósforo y mayores de nitrógeno, las cuales de acuerdo a Oliva *et al.* (2001) se presentan durante la circulación. A finales de la época de circulación (principios de marzo) se observó un decremento en la concentración de clorofila “a”, lo cual puede deberse a un elevado consumo de fitoplancton por parte de los copépodos que, de acuerdo a Lugo *et al.* (1999), se presentan en alta abundancia en esta época.

Durante la estratificación bien establecida, la concentración de clorofila “a” fue más baja con respecto a la circulación. Los valores más bajos de clorofila “a” en la columna de agua se observaron a mediados de la estratificación bien establecida (mayo y junio) y concentrados cerca de la superficie asociados al florecimiento de *N. cf. spumigena*. Las reducidas concentraciones de nutrientes, la elevada luminosidad y la alta estabilidad térmica son condiciones propicias para los florecimientos de cianobacterias fijadoras de nitrógeno (Falcón *et al.*, 2002; Lewis, 1987; Viner, 1985). Durante este periodo, la presencia en superficie de *N. cf. spumigena* provocó los menores valores de Z_{EU} .

Asimismo, es en esta época en la que se observó un decremento progresivo en el promedio de concentración de clorofila “a”, debido a que la mayor parte de los nutrientes integrados en la biomasa fitoplanctónica se sedimentan y, una vez que son degradados en o cerca del sedimento, quedan retenidos de forma disuelta en el hipolimnion, con una tasa de difusión muy baja hacia el epilimnion. En la estratificación tardía, la clorofila “a” nuevamente aumentó conforme hubo una profundización de la capa de mezcla, la cual erosiona la termoclina y permite que algunos nutrientes sean puestos en circulación en la columna de agua; esto explicaría su aumento durante esta época.

En la hipótesis III se plantearon sólo dos tipos de distribución de la clorofila “a”; sin embargo, se encontraron tres patrones. El primer patrón -como se esperaba- se observó durante la época de circulación, en donde el fitoplancton tuvo una distribución homogénea a lo largo de la columna de agua. El segundo patrón se presentó a finales de la circulación, en la estratificación temprana y durante toda la estratificación bien establecida, con la formación de un DCM, el cual sólo fue interrumpido durante el florecimiento primaveral de *N. cf. spumigena* la cual presenta gran resistencia a la radiación ultravioleta y aerotopos que le permiten flotar eficientemente. Finalmente, se observó un tercer patrón de distribución a principios de la estratificación bien establecida (finales del mes de mayo y en el mes de junio) y correspondió al florecimiento de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *N. cf. spumigena*, el cual muestra una acumulación de clorofila “a” en la capa superficial del lago. Estos tres patrones de distribución de la clorofila “a” coinciden con los obtenidos por Alcocer & Lugo (2003).

Estudios realizados por Oliva *et al.* (2001) mencionan que el DCM se encuentra entre los 20 y 35 m, coincidiendo principalmente con el metalimnion inferior; sin embargo, en el presente estudio se encontró un intervalo más amplio (5 y 40 m) en la posición del DCM. Abbott & Denman (1984) encontraron que cuando las aguas son “turbias”, el DCM es menos profundo tal y como se encontró en Alchichica a finales del periodo de mezcla (febrero-marzo). Como se mencionó anteriormente y ya en la estratificación bien establecida, el DCM en los lagos se ubica en el metalimnion, principalmente en la base, en donde las condiciones de luz son de moderadas a bajas y en donde los niveles de nutrientes son más elevados que en el epilimnion, debido a que el metalimnion representa una trampa de nutrientes, mientras que la presión de depredación del zooplancton en el metalimnion es menor que en el epilimnion ya que el zooplancton se encuentra en mayor concentración en la superficie permitiendo el aumento del crecimiento del fitoplancton por debajo de las comunidades herbívoras (Sawatzky *et al.*, 2006; Huovinen *et al.*, 2007). A

diferencia de lo anterior, en Alchichica el DCM se encontró tanto en el tope (previo al florecimiento de *N. cf. spumigena*), como en la base (posterior al florecimiento indicado).

Estudios realizados en diversos lagos han mostrado que la formación del DCM requiere de un estado trófico bajo y que su formación se debe principalmente a un pico de concentración de clorofila “a”, acumulación de células con capacidad de hundimiento y crecimiento *in situ* de células principalmente móviles (flagelados) a una determinada profundidad (Gervais *et al.*, 1997).

En el presente estudio se encontró una formación temprana del DCM, esto es, al final del periodo de circulación. Por otro lado, hacia finales de la estratificación bien establecida se observó un DCM muy amplio, con dos picos de clorofila “a”, uno más superficial y otro más profundo. Estas variaciones espaciales y temporales en el DCM son explicadas por Abbott & Denman (1984) con relación a la turbulencia; cuando ésta es baja se muestra un DCM muy amplio y con desarrollo estable, sin embargo cuando la turbulencia es alta, se presentan DCMs más pequeños, difusos y variables, sin embargo cuando se presenta una turbulencia moderada el DCM es muy “puntiagudo”. El desarrollo del DCM a finales de la época de circulación en Alchichica probablemente se deba al hundimiento del florecimiento invernal de diatomeas.

En el lago Alchichica, la concentración máxima de clorofila “a” dentro del DCM se encontró a una iluminación entre el 0.1% y el 5.7% de la PAR. De forma similar lo menciona Ortner (1977) con < 1%, Barbiero y Tuchman (2004) de 1.4 a 7.1% y Konen *et al.* (2003) con un intervalo de 0.2% a 1%. Viner (1985) menciona que aunque la estabilidad térmica es esencial para la formación del DCM, la localización exacta de éste está definida por la penetración de la luz y casi siempre la PAR a la que se encuentra este pico varía de 1 a 3%. Gervais *et al.* (1997) mencionan que el DCM en el Lago Stechlin se sitúa alrededor del 1% de la PAR y está asociado al tope de la nutriclina y no necesariamente con el metalimnion, condición que se presenta de igual manera en el Lago Tahoe (Abbott & Denman, 1984).

Pilati & Wurtsbaugh (2003) observaron que la profundidad a la que se encuentra el pico máximo del DCM en el Lago Yellow Belly, se debe principalmente a la eliminación algal del epilimnion por parte del zooplancton (“mínimo epilimnético de clorofila”), procesos de sedimentación y consecuentemente un incremento en el transporte de nutrientes de las aguas superficiales al meta e hipolimnion y, por lo tanto, a una alta penetración de luz al lago. Estos pueden ser factores dominantes que permiten la persistencia de altas concentraciones de clorofila en el metalimnion; sin embargo, si el zooplancton está en baja cantidad o ausente y no hay presión por herbivoría, el fitoplancton puede desarrollarse en la capa de mezcla y, consecuentemente, la luz penetrar poco.

Esta última condición puede haberse presentado en el lago Alchichica justo después del florecimiento de *N. cf. spumigena*, en donde se observó un ligero aumento de clorofila “a” en la capa de mezcla a los 13 m de profundidad coincidiendo con la falta de luz para el desarrollo del fitoplancton en las capas inferiores del lago. El DCM también puede ser el resultado de la combinación de factores como: un máximo de biomasa fitoplanctónica, una elevada concentración clorofila “a” intracelular y un máximo de clorofila “a” extracelular que se libera cuando la célula muere y se lisa liberando el contenido celular al medio; sin embargo, esta última puede ser despreciada por que rápidamente se foto-oxida (Coon *et al.*, 1987; Daley & Brown, 1973, citado por Coon *et al.*, 1987).

Con respecto al porcentaje de clorofila “a” que conforma el DCM, se encontró que este porcentaje fue alto durante toda la duración del DCM en la columna de agua (57 al 80%). En el mes de septiembre se registró el porcentaje mayor de clorofila “a” debido principalmente a la formación de dos picos de DCM, estos dos picos se encontraron muy alejados entre sí (10 m), por lo que la mayor parte de clorofila “a” se ubicó en el DCM. Barbiero & Tuchman (2004) mencionan una comparación similar a la que se hizo en este estudio, acerca de la contribución de productividad primaria del DCM a la productividad total del Lago Michigan, en la cual encontraron que el DCM contribuyó del 30 al 60% de la

productividad total del lago a lo largo de un ciclo anual y probablemente ésta sea su principal importancia ecológica en el sistema acuático.

Se contrastaron los valores de concentración de clorofila “a” para Alchichica, obtenidos en este estudio por fluorescencia natural “in vivo” con los reportados en la literatura los cuales fueron obtenidos por el método de extracción de clorofila “a” con acetona (p.e. Adame, *et al.*, 2008). Con base en lo anterior, se hizo una comparación entre las concentraciones calculadas en este estudio con algunos datos no publicados de concentración de clorofila “a” obtenidos para el mismo año (2001) a través de la evaluación fluorométrica de la clorofila “a” extraída con acetona siguiendo el método 445.0 de la EPA (Arar & Collins, 1997). Los primeros resultaron menores que los segundos, en promedio cuatro y medio veces, aunque se apreció una mayor dispersión de los datos conforme aumenta la concentración de clorofila “a” (Fig. 9). Lo anterior concuerda con lo encontrado por Kiefer *et al.* (1989) quienes muestran que la relación entre el coeficiente de la fluorescencia natural y la clorofila “a” es aproximadamente lineal en aguas de baja a moderada concentración de clorofila “a”. Asimismo, Chamberlain *et al.* (1990) encontraron una elevada correlación (coeficiente de correlación 0.92) entre la fluorescencia natural y la concentración de clorofila “a”. Hay que aclarar que la dinámica espacio-temporal de la biomasa fitoplanctónica mostrada por los datos de clorofila extraída y por fluorescencia natural “in vivo” fue similar, lo cual apoya los resultados obtenidos en el presente estudio.

Al graficar las concentraciones obtenidas por ambos métodos para el caso de Alchichica, se encontró una correlación baja (Fig. 9). La explicación a las más bajas concentraciones de clorofila “a” registradas en el presente estudio seguramente involucran las indicadas por los mismos autores (Kiefer, *et al.*, 1989, Chamberlain *et al.*, 1990) quienes mencionan los siguientes factores que complican la interpretación de la fluorescencia y, por lo tanto, la estimación de la concentración de la clorofila “a” por este método: a) la presencia de la clorofila “a” detrítica (feopigmentos) que absorbe a 683 nm, lo cual tiende a aumentar las estimaciones; b) la presencia de cianobacterias en las cuales la mayor parte

de la clorofila “a”, está ubicada en el fotosistema I, el cual no es fluorescente, lo que resulta en una baja fluorescencia y, por lo tanto, incide en disminuir las estimaciones; y c) una limitación severa de nutrientes incrementa la fluorescencia de la clorofila “a”, por lo cual en medios con déficit de nutrimentos tienden a aumentar las estimaciones.

A pesar de las limitaciones mencionadas, esta metodología permitió obtener mediciones con gran detalle, tanto espacial como temporalmente de la biomasa fitoplanctónica, además de poder obtener información de manera fácil y rápida. Con base en lo anterior y con el objetivo de la presente investigación de reconocer la dinámica de la biomasa fitoplanctónica, este método resultó de gran valía, ya que permitió reconocer con gran detalle la distribución de la biomasa fitoplanctónica, lo cual no hubiera podido hacerse empleándose otro método.

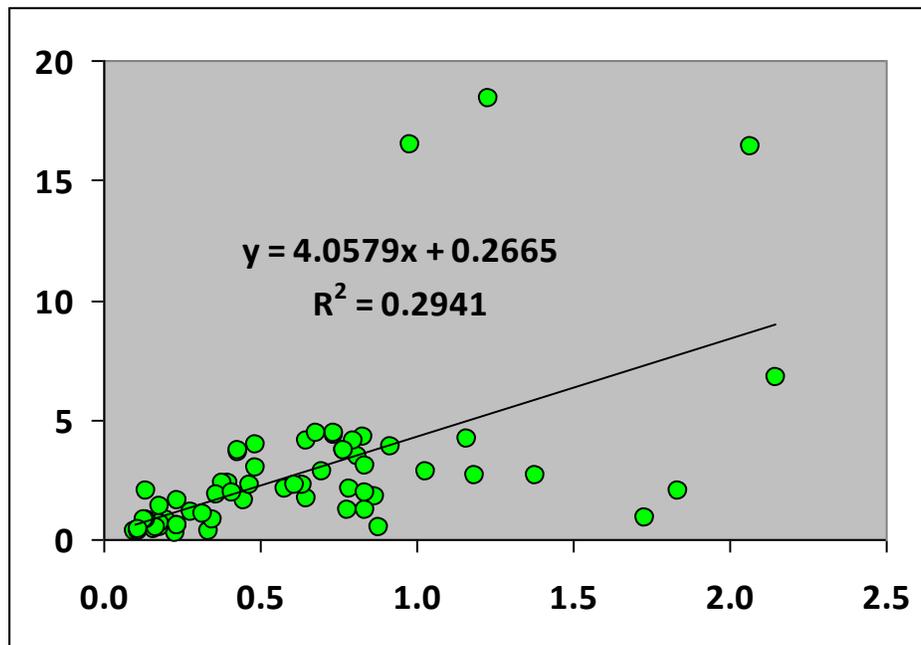


Fig. 9. Regresión entre la concentración de la clorofila “a” extraída y la calculada por fluorescencia in vivo del Lago Alchichica, durante 2001.

Conclusiones

Se aceptó la hipótesis I confirmando que el Lago Alchichica presenta una fase de aguas turbias de enero a principios de junio (circulación-estratificación bien establecida), asociada a los florecimientos de diatomeas y cianobacterias (Alcocer & Lugo, 2003), así como una fase de aguas claras el resto del año (estratificación bien establecida-estratificación tardía) caracterizada por bajas concentraciones de biomas fitoplanctónica en la capa de mezcla.

Asimismo se aceptó la hipótesis II al encontrar que es durante la época de circulación cuando se presentan las concentraciones mayores de biomasa fitoplanctónica disminuyendo gradualmente hacia el resto de la estratificación. Es muy probable que la disminución de los nutrimentos, así como la herbivoría por parte del zooplancton, sean los responsables de la disminución de la biomasa fitoplanctónica (Lugo *et al.*, 1999; Pilati, & Wurtsbaugh, 2003; Oliva *et al.*, 2006).

Se aceptó la hipótesis III con la adición de un patrón más de distribución vertical de la clorofila "a" para sumar tres en total. El primer patrón se presenta durante la época de circulación con una distribución homogénea a lo largo de la columna de agua, asociado -según la bibliografía- al florecimiento invernal de diatomeas. En el segundo patrón la clorofila "a" se encuentra acumulada cerca de la superficie del lago en este caso, asociado al florecimiento primaveral de cianobacterias, a principios de la estratificación bien establecida. Por último, el tercer patrón corresponde a la formación de un máximo profundo de clorofila -DCM- a finales del periodo de circulación, estratificación temprana y durante el resto de la estratificación bien establecida.

El DCM en Alchichica es similar a los descritos en otros sistemas oligotróficos salinos y dulceacuícolas por su posición al ubicarse en el metalimnion en donde recibe alrededor del 1% de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en superficie, así como por su contribución mayoritaria (del 57 al 80%) a la biomasa total de la columna de agua.

Bibliografía

Abercrombie, M., 1970. Diccionario de Biología. Ed. Labor. Barcelona. 52-53 pp.

Abbott, M. & Denman, K., 1984. Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe. *Limnol. Oceanogr.* 29: 862-878.

Adame, F., 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 Durand, J., O.A. Escolero Fuentes & L.E. Marín Stillman., 2004. Problemática del agua de la cuenca Oriental, estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. pp. 57-77. In: B. Jiménez y L.E. Marín (eds.), D. Morán, O. Escolero y J. Alcocer (coords.). *El agua en México vista desde la Academia.* Academia Mexicana de Ciencias. México. 403 pp.

Alcocer, J., Lugo, A., Escobar, E., Sánchez & M.R., Vilaclara G., 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, México. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 3166-3169.

Alcocer, J. & Lugo, A., 2003. Effects of el Niño on the Dynamics of Lake Alchichica, Central Mexico. *Geofísica Internacional* 42: 523-528.

Arar E. J. & G.B. Collins., 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.

Balseiro, E., Queimaliños, C., & Modenutti, B., 2004. Grazing impact on autotrophic picoplankton in two south Andean lakes (Patagonia, Argentina) with different light: nutrient ratios. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 73-85.

Barbiero, R. P. & Tuchman, M. L., 2004. The Deep Chlorophyll Maximum in Lake Superior. *J. Great Lakes Res.* 30: 256-268.

Chamberlain, W.S., C.R. Booth, D.A. Kieffer, J.H. Morrow & R.C. Murphy., 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis and chlorophyll in the sea. *Deep-Sea Research* 37(6): 951-973.

Coon, T., López, M., Richerson, P., Powell, T. & Goldman, C., 1987. Summer dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe. *Journal of Plankton Research* 9: 327-344.

Dodds, W.K., 2002. *Freshwater Ecology. Concepts and Environmental Applications.* Academic Press. San Diego. 569 pp.

Falcón, L., Escobar-Briones, E., & Romero, D., 2002. Nitrogen fixation patterns displayed by cyanobacterial consortia in Alchichica crater-lake, Mexico. *Hydrobiologia* 467: 71-78.

Filonov, A., Tereshchenko, I. & Alcocer, J., 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33: L07404

Gervais, F., Padisák, J. & Koschel, R., 1997. Do light quality and low nutrient concentration favour picocyanobacteria below the thermocline of the oligotrophic Lake Stechlin?. *Journal of Plankton Research* 19: 771-781.

Horne, A., 1994. Limnology. Ed. McGraw Hill. U.S.A. 576 pp.

Huovinen, P.S., Brett, M.T. & Goldman, C.R., 2007. Temporal and vertical dynamics of phytoplankton net growth in Castle Lake, California. *Journal of Plankton Research* 21: 373-385.

Kiefer, D.A., W.S. Chamberlin & C.R. Booth, 1989. Natural fluorescence of chlorophyll a: relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific gyre. *Limnology and Oceanography* 34: 868-881.

Konen, K., Huttunen, M., Hällfors, S., Gentien, P., Lunven, M., Huttula, T., Laanemets, J., Livoler, M., Pavelson, J. & Stips, A., 2003. Development of a deep chlorophyll maximum of *Heterocapsa triquetra* Ehrenb at the entrance to the Gulf of Finland. *Limnology and Oceanography* 48: 594-607.

Lewis, W.M., 1987. Tropical Limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 159-184.

Lewis, W.M., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in Tropical Limnology*. 43-64 pp.

Lewis, W.M., 1983. Temperature, heat, and mixing in Lake Valencia, Venezuela. *Limnol. Oceanog.* 28: 273-286.

Lugo, A., González, M.E., Sánchez, M. del R. & Alcocer, J., 1999. Distribution of *Leptodiaptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoidea) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical* 17: 145-152.

Margalef, R., 1994. *Limnology Now*. Ed. Elsevier. Amsterdam. 553 pp.

McManus, G. & Dawson, R., 1994. Phytoplankton pigments in the deep chlorophyll maximum of the Caribbean Sea and the western tropical Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 113: 199-206.

Morata, S., Camacho, A., Miracle, M.R. & Vicente, E., 2003. Asociaciones fitoplanctónicas y su periodicidad en un lago marcadamente estratificado. *Limnetica* 22: 35-52.

Oliva, M.G., Lugo, A., Alcocer, A., Peralta, L. & Sánchez, Ma. R., 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.

Oliva, M.G., A. Lugo, J. Alcocer & E.A. Cantoral-Uriza. 2006. *Cyclotella alchichicana* sp. nov. from a saline Mexican lake. *Diatom Research* 21(1): 81-89.

Payne, A.I., 1986. *The Ecology of Tropical Lakes and Rivers*. Wiley. Nueva York. 301 pp.

Pilati, A. & Wurtsbaugh, W., 2003. Importance of zooplankton for the persistence of a deep chlorophyll layer: A limnocorral experiment. *Limnol. Oceanog.* 48: 249-260.

Rattan, S. S., 1979. Possible relation between phytoplankton numbers and saprolegnioid fungi in Shatt Al-Arab near Basrah, Iraq. *Hydrobiologia* 62: 57-62.

Sánchez, R., 2006. Dinámica vertical y temporal de los nutrientes (N, P, Si) en un Lago monomítico cálido tropical: Alchichica, Puebla, México. Maestría en Ciencias (Limnología). México. 105 p.

Sawatzky, C.L. Wurtsbaugh, W.A. & Luecke, C., 2006. The spatial and temporal dynamics of deep chlorophyll layers in high-mountain lakes: effects of nutrients, grazing and herbivore nutrient recycling as growth determinants. *Journal of Phytoplankton Research* 28: 65-86.

Sullivan, P., 2004. *The Lakes Handbook*. Ed. Blackwell. Australia. 1: 356-359.

Talling, J., 1957. Diurnal Changes of Stratification and Photosynthesis in some Tropical African Waters. *Biological Science* 147: 57-83.

Torremorell, A., Bustigorry, J., Escaray, R. & Zagarese, H., 2006. Seasonal dynamics of a large, shallow lake, laguna Chascomús: The role of Light limitation and other physical variables. Argentina. *Elsevier* 37: 100-108.

Vilaclara, G., Chávez, M., Lugo, A., González, H. & Gaytán, M., 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 435-440.

Viner, A.B., 1985. Thermal stability and phytoplankton distribution. *Hydrobiologia* 125: 47-69.

Vojtěch, V. & Budějovice, C., 1989. Growth rates of phytoplankton populations in Rímov Reservoir (Czechoslovakia) during the spring clear-water phase. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 33:435-444.