

Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



“DINÁMICA A LARGO PLAZO DE LA BIOMASA FITOPLANCTÓNICA
EN UN LAGO MONOMÍCTICO CÁLIDO TROPICAL”

T E S I S

que para obtener el grado académico de
Doctor en Ciencias
(Limnología)

p r e s e n t a

M. en C. Vilma Soledad Ardiles Gloria

Director de Tesis: Dr. Javier Alcocer Durand

Comité Tutorial: Dra. Rosalba Alonso

Dr. Javier Carmona

Dr. David Salas

Dra. Gloria Vilaclara

México D. F., 2011



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

Woodrow Wilson dijo una vez en broma: "No sólo uso todo el cerebro que tengo, sino también todo el que me puedan prestar". Esto ha sido muy cierto para mí al ensamblar las ideas y conceptos que forman esta tesis de doctorado. Por lo tanto, estoy en deuda principalmente con mi director de tesis, Dr. Javier Alcocer y con la Dra. Gloria Vilaclara, cuyas capacidades para "discernir verdades" me han motivado para girar al mundo de la Limnología.

También me he beneficiado mucho de los pensamientos reflexivos del Dr. David Salas (Gracias Doc. por todas las conversaciones!) y de los comentarios del Dr. Javier Carmona y de la Dra. Rosalba Alonso.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, y a CONACYT, les estoy agradecida, por haberme dado la oportunidad de hacer este doctorado.

A Luis Oseguera (PILT, FES-Iztacala) por el apoyo en campo y a Sergio Castillo (Lab. de Biogeoquímica Acuática, ICMYL) por los análisis de nutrimentos.

Mi sincera gratitud por ayudarme con este capítulo de mi vida.

Vilma Ardiles Gloria

"No olvides que la causa de tu presente es tu pasado, así como la causa de tu futuro será tu presente.

Aprende de los audaces, de los fuertes, de quien no acepta situaciones, de quien vivirá a pesar de todo.

Mírate en el espejo de ti mismo y serás libre y fuerte y dejarás de ser un títere de las circunstancias porque tú mismo eres tu destino.

Levántate y mira el sol por las mañanas y respira la luz del amanecer. Tú eres parte de la fuerza de tu vida. Ahora despiértate, lucha, camina, decídete y triunfarás en la vida. Nunca pienses en la suerte, porque la suerte es: el pretexto de los fracasados".

Pablo Neruda

A mis hijos Annette e Iván

A Oscar

A mis padres, Cecilia y Gregorio

A mis hermanos Lorena, Claudia y Mauro

A Matty, Pipe, Solsi, Rena y Martín

A Pily

A mi familia

*A mis amigos, en la distancia y aquí,
porque siempre han creído en mí y me han apoyado.*

A todos ellos con todo mi amor.

TABLA DE CONTENIDO

Índice de Figuras.....	I
Índice de Tablas.....	II
Anexos.....	II
Glosario.....	III
Resumen.....	IV
Abstract.....	V
Capítulo 1.	
1. Introducción General.....	1
2. Antecedentes.....	6
3. Planteamiento del problema.....	8
4. Hipótesis.....	9
5. Objetivos.....	10
Capítulo 2.	
Área de estudio.....	11
Capítulo 3.	
Parámetros Físicos	
3.1 Introducción.....	15
3.2 Materiales y Métodos.....	16
3.2.1 Trabajo de campo.....	16
3.2.2 Trabajo de gabinete.....	17
3.3 Resultados.....	18
3.3.1 Temperatura.....	18
3.3.2 Oxígeno disuelto.....	22
3.3.3 PAR y Zona Eufótica.....	25
3.3.4 Zona de Mezcla.....	27
3.4 Discusión.....	29
Capítulo 4.	
Parámetros Químicos	
4.1 Introducción.....	32
4.2 Materiales y Métodos.....	34
4.2.1 Trabajo de campo.....	34

	4.2.2 Trabajo de laboratorio.....	34
	4.3 Resultados.....	35
	4.3.1 NID.....	35
	4.3.2 N-NH ₄ ⁺	38
	4.3.3 N-NO ₃ ⁻	40
	4.3.4 N-NO ₂ ⁻	42
	4.3.5 PRS.....	44
	4.3.6 SiRS.....	46
	4.4 Discusión.....	49
Capítulo 5.	Parámetros Biológicos	
	5.1 Introducción.....	51
	5.2 Materiales y Métodos.....	53
	5.2.1 Trabajo de campo.....	53
	5.2.2 Trabajo de laboratorio.....	54
	5.2.3 Trabajo de gabinete.....	57
	5.3 Resultados.....	60
	5.3.1 Clorofila-a total.....	60
	5.3.2 Clorofila-a por fracción de tamaños.....	64
	5.3.3 Clorofila-a mediante fraccionamiento diferencial.....	67
	5.3.4 Análisis de pigmentos por HPLC.....	71
	5.3.5 Flujos de Sedimentación.....	73
	5.4 Discusión.....	78
	a) Biomasa fitoplanctónica.....	78
	b) Fraccionamiento diferencial.....	80
	c) Análisis de pigmentos por HPLC.....	80
	d) Flujos de diatomeas.....	81
Capítulo 6.	Series de Tiempo	
	6.1 Introducción.....	85
	6.2 Métodos.....	86
	6.3 Resultados.....	87
	6.3.1 Temperatura.....	87
	6.3.2 Oxígeno disuelto.....	87

6.3.3 Z_{EU}	90
6.3.4 Nutrientos.....	90
6.3.5 Biomasa fitoplanctónica.....	95
6.4 Discusión.....	101
Capítulo 7. Discusión Integrada	
Las variaciones temporales: ciclicidades características del lago Alchichica.....	107
Los nutrientes y su relación con las variaciones de biomasa fitoplanctónica.....	108
Flujos de diatomeas y su impacto en la disponibilidad de sílice.....	111
Consideraciones finales.....	112
Conclusiones.....	113
Literatura citada.....	115
Anexos.....	131

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Lago Alchichica.....	11
Figura 2.	Diagrama profundidad-tiempo de isotermas (°C).....	20
Figura 3.	Diagrama de la formación y profundización de la termoclina según año tipo.....	21
Figura 4.	Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de OD (mg L ⁻¹).....	23
Figura 5.	Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de saturación de oxígeno (%).....	24
Figura 6.	Límite inferior de la Z _{EU}	26
Figura 7.	Z _{EU} expresada como promedio anual para todo el período de estudio.....	27
Figura 8.	Límite inferior de la Z _{MIX}	28
Figura 9.	Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de NID.....	37
Figura 10.	Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NH ₄ ⁺	39
Figura 11.	Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NO ₃ ⁻	41
Figura 12.	Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NO ₂ ⁻	43
Figura 13.	Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de PRS.....	45
Figura 14.	Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de SiRS.....	47
Figura 15.	Variación de la concentración de SiRS en agua de fondo.....	48
Figura 16.	Diagrama de las trampas de sedimento.....	54
Figura 17.	Distribución de la clorofila-a (µg L ⁻¹) total en función de la profundidad y del tiempo.....	62
Figura 18.	Variación temporal de las anomalías de la concentración de la biomasa fitoplanctónica integrada.....	63
Figura 19.	Concentración de clorofila-a integrada en la columna de agua (mg m ⁻²).....	64
Figura 20.	Distribución de la clorofila-a (µg L ⁻¹), talla > 2 µm.....	66
Figura 21.	Distribución de la clorofila-a (µg L ⁻¹), talla < 2 µm.....	66
Figura 22.	Contribución (%) por talla a la biomasa fitoplanctónica total.....	67
Figura 23.	Aporte por fracción de la biomasa fitoplanctónica en el epilimnion.....	68
Figura 24.	Aporte por fracción de la biomasa fitoplanctónica en el metalimnion.....	69
Figura 25.	Aporte por fracción de la biomasa fitoplanctónica en el hipolimnion.....	70
Figura 26.	Pigmentos analizados mediante HPLC.....	72
Figura 27.	Gráfica bivariada de frecuencia <i>versus</i> abundancia en las trampas.....	74
Figura 28.	Flujo de las especies registradas en las trampas.....	75
Figura 29.	Flujo total de diatomeas en las trampas.....	76
Figura 30.	Flujo total de frústulos en las trampas.....	77
Figura 31.	Contribución relativa del flujo de frústulos al flujo de diatomeas.....	77
Figura 32.	Flujos de SiD registrados en los 3 niveles de trampas.....	78
Figura 33.	Periodogramas de las series de tiempo de la T ⁰	88
Figura 34.	Periodogramas de las series de tiempo de OD.....	89
Figura 35.	Periodograma de la serie de tiempo de Z _{EU}	90

Figura 36.	Periodogramas de las series de tiempo de NID.....	91
Figura 37.	Periodogramas de las series de tiempo de PRS.....	93
Figura 38.	Periodogramas de las series de tiempo de SiRS.....	94
Figura 39.	Periodograma de la serie de tiempo de la BFT integrada.....	95
Figura 40.	Periodogramas de la serie de tiempo de la BFT.....	96
Figura 41.	Periodograma de la serie de tiempo de la BF grande integrada.....	97
Figura 42.	Periodogramas de la serie de tiempo de la BF grande.....	98
Figura 43.	Periodograma de la serie de tiempo de la BF pequeña integrada.....	99
Figura 44.	Periodogramas de la serie de tiempo de la BF pequeña.....	100

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.	Especies fitoplanctónicas registradas en el lago Alchichica.....	13
Tabla 2.	Temperaturas (°C) registradas en columna de agua.....	18
Tabla 3.	Temperaturas (°C) registradas en el aire.....	19
Tabla 4.	Concentraciones de NID (μM) en el lago Alchichica.....	36
Tabla 5.	Concentraciones de N-NH_4^+ (μM) en el lago Alchichica.....	38
Tabla 6.	Concentraciones de N-NO_3^- (μM) en el lago Alchichica.....	40
Tabla 7.	Concentraciones de N-NO_2^- (μM) en el lago Alchichica.....	42
Tabla 8.	Concentraciones de PRS (μM) en el lago Alchichica.....	44
Tabla 9.	Concentraciones de SiRS (μM) en el lago Alchichica.....	46
Tabla 10.	Biomasa fitoplanctónica fraccionada expresada como Cl-a integrada.....	65
Tabla 11	Especies registradas en las trampas de sedimentación.....	73

ANEXOS

Anexo 1	Perfiles verticales de temperatura (°C).....	131
Anexo 2	Perfiles verticales de OD (mg L^{-1}).....	133

Glosario

BF: Biomasa fitoplanctónica

BFF: Biomasa fitoplanctónica fraccionada

BFT: Biomasa fitoplanctónica total

BFG: Biomasa fitoplanctónica de tamaño grande

BFCh: Biomasa fitoplanctónica de tamaño pequeño

C_{BIO}: Carbono biogénico

Cl-a: Clorofila-a

COP: Carbono orgánico particulado

DCM: Máximo Profundo de Clorofila (Deep Chlorophyll Maximum)

EBE: Estratificación bien establecida

ET: Estratificación temprana

ETa: Estratificación tardía

GF/F: Filtro Whatman de fibra de vidrio con apertura de poro nominal de 0.7 μm

ND: Por debajo del límite de detección

N-NO₂⁻: Nitrógeno como nitrito

N-NO₃⁻: Nitrógeno como nitrato

N-NH₄⁺: Nitrógeno como amonio

OD: Oxígeno disuelto

PAR: Radiación Fotosintéticamente Activa (Photosynthetic Active Radiation)

PRS: Fósforo reactivo soluble

SiD: Sílice de diatomeas

SiRS: Sílice reactivo soluble

T^o: Temperatura

TTTP: Filtro Millipore de policarbonato (0.2 μm y 2.0 μm)

Z: Profundidad

Z_{EU}: Zona eufótica, definida como la capa limitada por la profundidad donde llega 1% PAR (Cole, 1983).

Z_{MIX}: Zona de mezcla, definida como la porción de la columna de agua que permanece mezclada por efecto del viento (Horne y Goldman, 1994).

RESUMEN

Se estudió la dinámica de la biomasa fitoplanctónica del lago Alchichica a lo largo de un periodo de diez años (1999-2008) con la finalidad de reconocer los periodos de variación cíclica característicos más importantes. Como aproximación a la biomasa fitoplanctónica se utilizó la concentración de la clorofila "a" tanto total, como fraccionada en dos tallas (grande: $> 2 \mu\text{m}$ y pequeña: $< 2 \mu\text{m}$). Al mismo tiempo se analizaron las variables físicas (temperatura, oxígeno disuelto, radiación fotosintéticamente activa) y químicas (sílice reactivo soluble, fósforo reactivo soluble y nitrógeno inorgánico disuelto) de la columna de agua. Se realizaron análisis de series de tiempo de todos los parámetros estudiados con el fin de reconocer los periodos de variación cíclica más importantes. Finalmente, se estimaron los flujos de sedimentación de fitoplancton, de sílice y de carbono. La biomasa fitoplanctónica mostró 4 ciclos: anual, bienal, bianual y 9 meses, en orden de importancia. El período anual se relaciona con el tipo térmico del lago (monomixis cálida) asociado con la temperatura, el oxígeno disuelto y los nutrientes. El período bienal se relaciona con las variaciones en las concentraciones de sílice y de nitrógeno (principalmente de nitratos), mostrando una alternancia entre dos "tipos de años". 1) "años pares" con altos valores de biomasa fitoplanctónica durante el florecimiento de diatomeas, derivados de concentraciones más elevadas de sílice y nitratos así como un desarrollo temprano de anoxia hipolimnética. 2) "años impares" con valores menores de biomasa fitoplanctónica durante el florecimiento de diatomeas, concentraciones menores de nutrientes y desarrollo de anoxia hipolimnética tardía. Se plantea la posible influencia de eventos El Niño en la ciclicidad bienal, que hacen que la mezcla del lago sea más profunda y completa. Los ciclos menores a un año se asociaron a pulsos de nutrientes. La magnitud de los flujos de fitoplancton en Alchichica es mayor a la registrada para otros sistemas acuáticos de estado trófico equivalente debido al tamaño de la especie dominante, la diatomea *Cyclotella alchichicana*. Esta especie contribuyó con $> 90\%$ de los flujos de sílice ($147 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) y de carbono ($92 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$). El predominio de diatomeas de gran tamaño permite que tanto el carbono como el sílice biogénico producidos sean exportados por debajo de la termoclina hacia el fondo, en lugar de ser reciclado en la zona de mezcla, como sucede en la mayoría de los sistemas acuáticos oligotróficos. Considerando las bajas concentraciones de sílice presentes en el lago ($\text{SiSR} < 17 \mu\text{M}$) y que las diatomeas se exportan rápidamente al fondo retirando de la columna de agua gran parte del sílice disponible, es muy probable que la falta de sílice induzca la finalización del florecimiento de diatomeas. La descomposición de la materia orgánica sedimentada seguramente agota rápidamente el oxígeno hipolimnético.

ABSTRACT

The present study recognizes the periods of cyclic variation of phytoplankton biomass in Lake Alchichica. Chlorophyll "a" concentration (total and fractionated in large $> 2 \mu\text{m}$ and small $< 2 \mu\text{m}$ size fractions) was evaluated as a proxy of phytoplankton biomass. Profiles of physical (temperature, dissolved oxygen, photosynthetically active radiation) and chemical (soluble reactive silica, soluble reactive phosphorous and dissolved inorganic nitrogen) variables were also evaluated. The study period considered ten years (1999-2008) with an approximately monthly sampling period. Time series analyses were applied on phytoplankton biomass and physical and chemical the variables to find out the most important periods of cyclic variation. Finally, phytoplankton, silica and carbon fluxes were estimated. Phytoplankton biomass showed 4 main cycles which are, in relevance order, annual, biennial, twice a year and 9 months. The annual period relates to the lake's thermal regime (warm monomixis) associated to temperature, dissolved oxygen and nutrients. The biennial cycle relates to silica and nitrogen (mainly nitrates) concentrations leading to the alternation between two "types of years". 1) "Even years" with high phytoplankton biomass concentration during the winter diatom bloom consequence of a higher availability of silica and nitrates, which resulted into an early development of hypolimnetic anoxia. 2) "Odd years" with low phytoplankton biomass concentrations during the winter diatom bloom consequence of a lower availability of silica and nitrates, which resulted into a late development of hypolimnetic anoxia. It seems El Niño explains this periodicity through deeper and more complete water column mixing. Cycles with frequency of less than one year seem to be associated with nutrient pulses. The phytoplankton fluxes in Lake Alchichica are higher than those reported from other aquatic systems with similar or even higher trophic status as a result of the large size of the dominant settling species, the diatom *Cyclotella alchichicana*. This species composed $> 90\%$ of the silica ($147 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) and carbon ($92 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) fluxes. Opposite to what have been reported in other oligotrophic systems, and related to the large size of the dominant phytoplankton, most biogenic carbon and silica in Alchichica is exported below the thermocline instead of recycled in the mixing zone. The crash of the winter diatom bloom are most likely related to the low silica concentrations ($\text{SRSi} < 17 \mu\text{M}$) and the high diatom exportation rates. The decomposition of the deposited organic matter resulted into a fast depletion of dissolved oxygen in the hypolimnion.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Dentro de los estudios ecológicos que se realizan sobre lagos, la evaluación de la biomasa de los productores primarios es de especial importancia, ya que éstos representan la base de la cadena trófica y son los responsables directos de la productividad total del lago. Por lo general, los estudios de los productores primarios en cuerpos de agua se realizan con base en las mediciones de clorofila-a (Cl-a), pigmento fotosintético presente en todos los grupos de algas y cianoprocariotas (Capblancq y Catalan, 1994; Wetzel, 2001). La absorción máxima de la Cl-a en muestras de agua ocurre en dos bandas: 430 y 665 nm. Otros pigmentos, llamados accesorios, amplían el espectro de absorción, haciendo -por un lado- más eficiente la utilización de la luz y, por otro, protegiendo del exceso de luz al aparato fotosintético (Reynolds, 1984), siendo algunos de ellos y variando según el grupo fitoplanctónico: clorofilas-b y c, β -carotenos, xantófilas, ficoeritrinas y ficocianinas.

La variación de la biomasa fitoplanctónica está determinada principalmente en función de la luz, la temperatura, la suspensión o permanencia de las células en la columna de agua, la disponibilidad de nutrientes y el consumo herbívoro (Reynolds, 1984, 1988, 2006), lo cual genera un gradiente vertical, así como variaciones temporales dentro del cuerpo acuático.

En relación con el gradiente vertical, la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés; espectro de la luz que corresponde a las longitudes de onda de 400-700 nm) es una de las variables más importantes, ya que dentro de este espectro se encuentra la luz óptima para la realización de la fotosíntesis. Por lo general, se reconocen tres rasgos importantes en la columna de agua: una zona de fotoinhibición, una profundidad con un pico de producción y un declive progresivo de este máximo de producción hacia el fondo, debido a la limitación de la luz (Payne, 1986; Barnes y Mann, 1991). En ambientes oligotróficos y tropicales, este pico máximo de producción coincide con el "máximo profundo de clorofila" (DCM por sus siglas en inglés) que se encuentra acoplado a la nutriclina (Cullen, 1982).

Con relación a la variación temporal de la biomasa fitoplanctónica, se observan cambios diarios y estacionales a lo largo de un ciclo anual, relacionados con la irradiancia y la disponibilidad de nutrimentos (Talling y Lemoalle, 1998).

Las porciones terrestres y acuáticas están íntimamente vinculadas por los movimientos de materiales de la tierra al agua y viceversa. Por consiguiente, la composición geológica, el tamaño y la topografía del lago influyen en la composición química de las aguas. Existen diversos nutrimentos tanto orgánicos como inorgánicos que juegan un papel crítico en la sucesión y en la magnitud de las poblaciones algales (Reynolds, 2006). Los nutrimentos inorgánicos de mayor importancia para la producción del fitoplancton son los compuestos de fósforo y nitrógeno, así como el sílice, para el grupo de las diatomeas. El protoplasma celular de las algas eucariotas y las cianoprocariontas, requiere de aproximadamente 20 elementos químicos para la formación de la nueva biomasa; algunos de ellos son necesarios en grandes cantidades (H, C, O y N) y otros en cantidades relativamente pequeñas (P, S, K, Na, Ca, Mg y Cl). Un conjunto de nutrimentos que intervienen en el metabolismo (ej.: estructura de enzimas) son requeridos en concentraciones traza (Si, Fe, Mn, Mo, Cu, Co, Zn, B, V) (Aubriot *et al.*, 2009). Teóricamente y según la Ley del Mínimo de Liebig (Zafar, 1986), cualquiera de estos elementos químicos podría convertirse en el nutrimento limitante del crecimiento algal (Krenkel y Novotny, 1980).

El incremento en la concentración de nutrimentos favorece el crecimiento de ciertas poblaciones de fitoplancton (Carpenter y Cottingham, 1997; Weithoff *et al.*, 2000; Muylaert *et al.*, 2002), que son responsables de una elevada actividad fotosintética inicial, conduciendo a la producción de gran cantidad de biomasa.

El nitrógeno se encuentra en el agua bajo diferentes formas: como nitrógeno molecular (N_2), compuestos inorgánicos y compuestos orgánicos (ya sea en forma de materia particulada o disueltos). Al estar presente en la atmósfera, el nitrógeno molecular puede ser fijado biológicamente. En el agua, esta fijación es llevada a cabo exclusivamente por las cianoprocariontas, en células especializadas -los heterocitos-, pudiendo suministrar grandes cantidades de nitrógeno al ambiente acuático (Wetzel, 1981).

Por su parte, los fosfatos son intensamente reciclados por los microorganismos y se encuentran disponibles para el metabolismo algal solamente en forma de fósforo reactivo soluble (PRS) o fosfato soluble (Krenkel y Novotny, 1980; Wetzel, 1981), el cual es tomado rápidamente por células deficientes en este elemento hasta que su concentración en el agua llega a ser muy baja (Reynolds, 1984). Parte del fósforo que interviene en el ciclo orgánico queda inmovilizado en los sedimentos como fosfato de calcio o fosfato férrico. La absorción de fósforo no es paralela al

aumento de la densidad de organismos, ya que las células lo toman en exceso y lo excretan muy poco al medio (Margalef, 1983).

Los silicatos presentan diferentes especies químicas a partir de pH 9. La sílice amorfa (ópalo) suspendida, que en parte resulta de la destrucción de restos de organismos, es un componente importante. Más del 90% del sílice en los lagos proviene del reciclado de las valvas de diatomeas y de otros organismos, como crisofíceas y silicoflagelados (Wetzel, 1981).

Habitualmente, el carbono se encuentra presente en cantidad suficiente, superando al nitrógeno por un orden de magnitud y al fósforo por dos o tres órdenes de magnitud. Sólo cuando el agua está saturada de fósforo y nitrógeno, la disponibilidad de luz y temperatura son altas y el transporte de dióxido de carbono desde la atmósfera hasta la columna de agua es bajo, puede ser limitante, pero normalmente esto no ocurre en los lagos (Ryding y Rast, 1992).

El concepto de nutrimento limitante se basa en la premisa de que, dada una determinada estequiometría celular, el nutrimento que controlará la cantidad máxima de biomasa fitoplanctónica es el que se consume primero y que alcanza un mínimo antes que otros nutrimentos relativos a tal estequiometría (Salas y Martino, 1981). Una aproximación para identificar el nutrimento limitante es utilizar la relación estequiométrica media de las células de fitoplancton, que según la relación de Redfield –calculado para especies de ambiente marino– es de 106:16:1, en átomos de C:N:P, respectivamente. Así la proporción calculada se puede comparar con el valor de referencia de Redfield de 16N:1P (Redfield, 1958). Suponiendo que el fitoplancton utiliza los nutrimentos en esta proporción ideal, cualquier desviación se puede utilizar para detectar el nutrimento que posiblemente esté limitando la producción primaria en la masa de agua. La relación existente entre las concentraciones de nitrógeno y fósforo proporciona una orientación sobre el estado trófico de un cuerpo de agua (Margalef, 1983; Dodds, 2003). La utilización de este concepto implica que el crecimiento del fitoplancton es proporcional a la cantidad de nutrimentos (Ryding y Rast, 1992) y el ingreso de nutrimentos está relacionado al tamaño de la cuenca, ya que mientras mayor sea ésta, mayor será el aporte de los nutrimentos al lago. Por otra parte, este aporte es inversamente proporcional al volumen del lago (Schindler, 1977).

Diversos factores ambientales -tales como la disponibilidad de luz, temperatura, estratificación, turbulencia, carga interna (nutrimentos acumulados en la zona superficial de los sedimentos que en fase de mezcla son resuspendidos y reintegrados a la columna de agua) y tasa promedio de reciclado- regulan el crecimiento temporal y espacial del fitoplancton (Welch, 1980). Las variaciones de estos factores conllevan cambios directos en la producción primaria de un lago, en

la cadena trófica de estos ecosistemas (Melack, 1976; Westlake, 1980) y en la distribución del fitoplancton por tamaños.

La distribución de las diferentes tallas de fitoplancton resulta ser un método efectivo para el estudio de la dinámica poblacional en respuesta a su ambiente (Gaedke, 1993), así como de los flujos de energía y materia a través de las redes tróficas (Han y Furuya, 2000; Ansotegui *et al.*, 2003). Esto se debe, en parte, a la importancia ecológica de la relación área-volumen de la célula, lo que influye en la dinámica del fitoplancton, en la tasa de procesos metabólicos (Barnes y Mann, 1991) de crecimiento y reproducción, en la obtención de nutrimentos (Lafond *et al.*, 1990; Frenette *et al.*, 1994; Agawin *et al.*, 1999), en el flujo de energía (Bruno *et al.*, 1983) y en la depredación (Ross y Munawar, 1981; Kim y Chang, 1992).

Se han propuesto diferentes escalas para la clasificación del fitoplancton. Sieburth *et al.* (1978) establecieron un sistema ampliamente usado en aguas continentales, con límites que corresponden a tres órdenes de magnitud en el tamaño de los microorganismos que forman parte del plancton: el picoplancton, de 0.2-2 μm ; el nanoplancton, de 2-20 μm , y el microplancton, de 20-200 μm . Dicha clasificación se ajusta bien con los tamaños de fitoplancton que se observan en los cuerpos de agua continentales, los cuales no rebasan las 200 μm , a diferencia de las especies marinas, que pueden llegar a medir hasta algunos mm (Hoek *et al.*, 1998).

La biomasa del fitoplancton pequeño (< 2 μm) tiende a permanecer relativamente constante, a diferencia del fitoplancton más grande (> 2 μm), el cual tiende a perderse más fácilmente por sedimentación y herbivoría (Frenette *et al.*, 1994). Las células pequeñas son características de ambientes oligotróficos (Lafond *et al.*, 1990), en tanto que las células grandes dominan en ambientes más productivos (Iriarte *et al.*, 2000) y se asocian a la producción nueva (Legendre y Gosselin, 1989). En la composición por tallas de fitoplancton, la morfología del cuerpo acuático y su exposición relativa a los efectos del viento juegan un papel importante. Así es como se ha observado que, en una columna de agua estratificada, predominan las cianoprocaritas, ya que son capaces de mantenerse en suspensión debido a su capacidad de flotación, en comparación - por ejemplo- con las diatomeas, que presentan tasas altas de sedimentación y, por lo tanto, se ven favorecidas cuando la columna de agua se encuentra circulando (Boland y Griffiths, 1996) y en desventaja en el período de estratificación.

Dependiendo de la dominancia de una u otra talla celular (con relación a la biomasa total) puede ser prevista la ruta que seguirá el carbono biogénico (C_{BIO}) en los ecosistemas acuáticos (p.e., la transferencia de energía en el ecosistema) (Legendre, 1999). Así, si la talla dominante es pequeña, se espera que las rutas principales sean su reciclamiento en las zonas superficiales del lago en el

circuito microbiano (“microbial loop”) y su transferencia dentro de la trama alimenticia a través del zooplancton; por otra parte, si la talla grande es la dominante, la ruta principal del C_{BIO} será el hundimiento del plancton no consumido hacia el fondo del lago, esto es, su exportación por debajo de la termoclina.

Mientras la sedimentación es la vía de eliminación principal de la fracción particulada de nutrientes de la zona productiva de un lago (Callieri *et al.*, 1986; Lebo *et al.*, 1992; Hicks *et al.*, 1994; Yoshimizu *et al.*, 2001; Veronesi *et al.*, 2002), la resuspensión puede representar la ruta más importante mediante la cual los nutrientes atrapados en los sedimentos reingresen a la columna de agua (Hicks *et al.*, 1994; Eckert *et al.*, 2003; Punning *et al.*, 2003).

La cantidad de materia particulada que se exporta hacia el fondo depende del tamaño de las partículas que se generan y de las que se incorporan en las zonas superficiales de la columna de agua (Simon *et al.*, 2002; Poister y DeGuelle, 2005), interviniendo en la velocidad de sedimentación tanto la forma como la densidad de las partículas (Callieri, 1997; Effler *et al.*, 2001; Veronesi *et al.*, 2002). Además, el consumo del fitoplancton por parte del zooplancton reduce la cantidad de materia particulada que se exporta a las zonas profundas de los cuerpos acuáticos (Veronesi *et al.*, 2002; Viner-Mozzini *et al.*, 2003; Chung *et al.*, 2004).

Las condiciones de cada tipo de lago y su hidrodinámica característica afectarán tanto a la biomasa producida como a las especies presentes, ya que varían las tasas de crecimiento en relación con la disponibilidad de luz y nutrientes, a lo largo de los diferentes períodos de circulación y mezcla. Estos procesos hidrodinámicos pueden dar como resultado una alternancia entre mezcla y estratificación en escalas de tiempo de horas hasta días (Frenette *et al.*, 1996; Talling y Lemoalle, 1998). Diversos estudios realizados en lagos tropicales (Lewis, 1973; 1996; Payne, 1986; Melack, 1996; Talling y Lemoalle, 1998) han mostrado que existen diferencias importantes en la hidrodinámica de los lagos en latitudes bajas, en comparación con aquellos de latitudes altas. Las características que diferencian a los lagos tropicales de aquellos de zonas templadas se atribuyen principalmente a los factores climáticos. Con relación a la radiación solar, las diferencias principales radican en la radiación mínima mensual, que es menor en zonas templadas, y en el intervalo de la fluctuación anual, que es menor en zonas tropicales (Lewis, 1996). La radiación solar afecta directamente la temperatura del agua, reflejándose especialmente en la temperatura del agua de fondo, que disminuye a medida que se aleja del Ecuador (Lewis, 1996). La temperatura relativamente elevada en las aguas de los lagos tropicales influye en su hidrodinámica, porque éstos se estratifican con cambios de temperatura relativamente reducidos, debido a que a temperaturas altas se generan contrastes de densidad mayores por cada grado centígrado de diferencia (Wetzel, 2001).

Debido a la posición geográfica y a la inclinación de la Tierra, existe una estacionalidad menos marcada en las zonas tropicales que en las zonas templadas. Los lagos tropicales definen su estacionalidad a partir de la época de lluvias alternada con la de secas, más que a partir de diferencias de luz y temperatura. Aunque las diferencias climáticas son comparativamente poco marcadas en las zonas tropicales, estudios como los realizados por Lewis (1986) en el Lago Valencia, Venezuela, han demostrado la existencia de un patrón anual, es decir, que existe una estacionalidad predecible respecto a la mezcla y a la estratificación del lago año tras año.

En general, se puede afirmar que la estratificación y la mezcla en los lagos tropicales se da con mayor facilidad en respuesta a cambios en el viento y a la inversión en el flujo calórico, es decir, al enfriamiento del lago al proporcionar calor a la atmósfera (Lewis, 1973).

Con base en la estructura térmica, los lagos se han clasificado en una serie de tipos. Lewis (1996), basado en la clasificación Hutchinson-Löffler, reconoce 8 tipos de lagos (amícticos, monomícticos fríos, polimícticos fríos continuos, polimícticos fríos discontinuos, dimícticos, monomícticos cálidos, polimícticos cálidos discontinuos y polimícticos cálidos continuos) y clasifica a los lagos tropicales profundos como monomícticos cálidos (Lewis, 1973), como es el caso del lago Alchichica. Este tipo de lagos se caracteriza porque se mezclan durante el invierno hemisférico y se estratifican el resto del año; además, la temperatura del agua nunca es menor en superficie con respecto al fondo. Este tipo de estratificación térmica tiene implicaciones directas, tales como una menor diversidad de especies (Lewis, 1978), además de que ocurren procesos como la dominancia de una especie en el inicio de la estratificación -por un aumento de los factores estabilidad, luz y temperatura- y la sedimentación del fitoplancton de mayor talla después del período de circulación (Reynolds, 1988).

2. ANTECEDENTES

El conocimiento de la limnología tropical se ha generado principalmente a partir de la segunda mitad del siglo veinte, a diferencia de la limnología templada, cuyo origen se remonta hasta hace más de un siglo (Talling, 1986). Es por esta razón que la información disponible se basa principalmente en estudios realizados en los lagos de las regiones templadas.

Los estudios sobre lagos tropicales son comparativamente escasos, y aún lo son más aquellos que involucran muestreos y análisis realizados durante períodos de tiempo prolongados (p.e., análisis de series de tiempo). Algunas excepciones son los estudios desarrollados en los siguientes lagos tropicales: Chapala en México (Tereshchenko *et al.*, 2001), Victoria (Talling y Lemoalle, 1998) y Tangañica en África (Sarvala *et al.*, 1999), Lanao en Filipinas (Lewis, 1973), Valencia en

Venezuela (Lewis, 1986), así como en el lago subtropical Kinneret en Israel (Hambricht *et al.*, 1994). En éstos ha sido posible discernir tanto patrones de estacionalidad como la generación de herramientas de predicción en relación con diferentes factores, tales como los referentes a la hidrodinámica (Hambricht *et al.*, 1994; Tereshchenko *et al.*, 2001), a los florecimientos algales (Stronge *et al.*, 1998), a la producción primaria y a la biomasa fitoplanctónica (Berman *et al.*, 1995).

En México, el lago Alchichica ha sido estudiado en forma regular por más de 10 años. De éste se ha obtenido información sobre los siguientes aspectos: hidrodinámica (Alcocer *et al.*, 2000; Filonov y Alcocer, 2002), nutrimentos (Sánchez, 2000; Sánchez, 2005), bacterioplancton (Lugo *et al.*, 2001), fitoplancton (Oliva *et al.*, 2001; Rosiles, 2005), zooplancton (Lugo, 1993; Lugo *et al.*, 1999) y biomasa fitoplanctónica expresada como Cl-a (Sánchez, 2000; Alcocer y Lugo, 2003; Rosiles, 2005; Adame, 2004, 2005), entre otros. Estos últimos estudios mostraron que existe dominancia de la talla de fitoplancton $> 2 \mu\text{m}$, la que se mantiene durante todo el año, a excepción de algunos breves períodos durante la estratificación temprana, lo que ocurre sólo en algunos años.

Adame *et al.* (2008) proponen la existencia de una periodicidad bienal respecto a la dinámica de la biomasa fitoplanctónica. Sin embargo, este estudio consideró solo 4 años, por lo que falta información que ratifique la presencia de este patrón. Aún así, esta situación resulta contradictoria con lo mencionado en la literatura existente sobre el tema, que establece que en lagos -así como en los océanos- oligotróficos y estratificados, domina el picoplancton (Reynolds, 1984; Raven, 1986; Lampert y Sommer, 1997). Sin embargo, estos estudios han sido realizados principalmente en latitudes templadas.

La dominancia de la talla de fitoplancton $> 2 \mu\text{m}$ tiene implicaciones importantes, ya que esta talla tiende principalmente a exportarse, contribuyendo de esta manera a eliminar nutrimentos fuera de la zona fótica y al ser remineralizada esta materia orgánica, conlleva a desoxygenar el hipolimnion del lago, el cual se torna hipóxico o anóxico (Adame *et al.*, 2008).

Debido a la carencia de estudios a largo plazo sobre la dinámica de las fracciones de tallas de fitoplancton en lagos de bajas latitudes, posibles explicaciones para esta dominancia en lagos tropicales tendrían que buscarse en publicaciones que analicen las diferencias entre los mecanismos ecológicos que se desarrollan en los lagos tropicales y templados (Payne, 1986; Lewis, 1996; Melack, 1996; Talling y Lemoalle, 1998), así como en estudios realizados sobre fitoplancton de lagos tropicales (Lewis, 1978, 1996; Hawkins y Griffiths, 1993; Huszar *et al.*, 1998).

Una de las diferencias principales entre la limnología tropical y la templada es el factor climático. Los gradientes de mayor importancia están relacionados principalmente con la radiación solar, que

afecta a su vez la temperatura del agua, cuyos valores medios disminuyen con la latitud. El viento y su efecto sobre las variaciones en la hidrodinámica de los lagos (Hambricht *et al.*, 1994; Tereshchenko *et al.*, 2001; Mistry y Conway, 2003), así como su influencia sobre la producción primaria y -en específico- sobre la composición por tallas del fitoplancton (Frenette *et al.*, 1996), ha sido estudiado ampliamente en lagos templados. Es así como se ha descrito que en estos lagos la biomasa fitoplanctónica se encuentra dominada la mayor parte del año por picofitoplancton, situación contraria a lo reportado para el lago Alchichica, donde se ha observado una dominancia de la talla grande. Además, la circulación de la brisa se presenta sobre todo el lago a lo largo del año, por lo que se puede esperar que ello juegue un papel importante en los mecanismos de mezcla vertical (Filonov *et al.*, 2006).

Con base en estas investigaciones, parece factible que un estudio a largo plazo de las fluctuaciones de la biomasa fitoplanctónica, así como de las fracciones de talla de fitoplancton en el Lago Alchichica, pueda ayudar a establecer si existen períodos de variación recurrentes.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los estudios previos realizados en Alchichica han mostrado que, desde un punto de vista hidrodinámico, el lago sigue una ciclicidad anual. La columna de agua se mezcla en un momento particular y predecible del año (invierno hemisférico), permaneciendo estratificado el resto del tiempo, tal y como lo menciona Lewis (1996) para los lagos monomícticos cálidos tropicales. Ahora bien, con relación a la dinámica de la biomasa fitoplanctónica, el estudio de Adame *et al.* (2008) muestra la presencia de dos ciclos: uno anual, relacionado con la hidrodinámica característica de los lagos monomícticos cálidos y otro bienal, que parece estar relacionado con la disponibilidad de sílice. El sílice es fundamental para las diatomeas y, en Alchichica, la especie de mayor importancia -en cuanto al florecimiento invernal y posterior sedimentación- es *Cyclotella alchichicana* (Velasco *et al.*, 2011). Esta diatomea de gran tamaño (~55 μm) es propensa a hundirse, debido a su peso y a su baja -o nula- presión de depredación, por lo que el sílice sólo se encontrará presente y disponible cuando ocurra la mezcla invernal de las aguas profundas que se han ido enriqueciendo durante todo el período de estratificación.

La ciclicidad anual deriva en última instancia de las relaciones Tierra-Sol y opera a través de la radiación solar incidente (directamente a través de la temperatura e indirectamente a través de la circulación de la atmósfera y del balance de agua) como el agente último del cambio intra-anual o estacional. Diversos estudios de ciclos anuales muestran las fluctuaciones en la abundancia total de especies influidas principalmente por la disponibilidad de nutrimentos (Margalef, 1983;

Reynolds, 1984). Para la atmósfera y otros fenómenos físicos, los ciclos casi-bienales se han descrito como los más frecuentes después del anual (Brázdil y Zolotokrylin, 1995). Sin embargo, son pocos los estudios sobre ciclos bienales en organismos y aún más escasos los que se refieren a una ciclicidad de la biomasa fitoplanctónica con periodicidad bienal, como la sugerida para Alchichica.

No obstante, existe la posibilidad de que, al considerar un período de tiempo más amplio, estos cambios ambientales queden clasificados bajo la categoría de “no-periódicos”, más que bienales. En este sentido, podrían existir irregularidades entre oscilaciones sucesivas, tendencias de largo plazo que afectan a variaciones de corto plazo de variación anual, o perturbaciones impredecibles de corta duración, dando como resultado variaciones no-periódicas (Talling y Lemoalle, 1998).

Con base en lo anterior, la presente investigación analiza una serie de datos de largo plazo (10 años), con el fin de dilucidar: a) la predictibilidad de la ciclicidad anual, y b) si efectivamente existe una ciclicidad bienal en el lago Alchichica, considerando factores que puedan incidir en ella.

La originalidad del estudio reside en que, aunque los análisis de series de tiempo son herramientas bien establecidas, con implicaciones ecológicas, en México no se cuenta con información a mediano y largo plazo que permita emplear los análisis de series de tiempo en lagos. Es importante recalcar que no existe otro lago mexicano con una base de datos tan completa y un registro tan extenso y continuo como el del Lago Alchichica (Alcocer y Bernal, 2009). Adicionalmente, existen muy pocos ejemplos de aplicaciones en la ecología de cuerpos acuáticos tropicales que no sean referidos a características específicamente hidrológicas como niveles de agua, precipitación y descarga de ríos (Talling y Lemoalle, 1998). Lo anterior deriva del hecho de que los grupos de datos para series de mediano y largo plazo en lagos tropicales se limitan principalmente a registros de capturas pesqueras y a estudios paleolimnológicos.

4. HIPÓTESIS

1. La biomasa fitoplanctónica, además de la ciclicidad anual característica de los lagos monomícticos cálidos, presentará una ciclicidad bienal, que se relacionará con la disponibilidad de sílice, como lo han sugerido Adame *et al.* (2008).
2. Los períodos de variación de la clorofila-a de talla grande (nano y microfitoplancton *sensu* Sieburth *et al.*, 2008) serán similares a los de la clorofila-a total, debido a que esta talla es la dominante la mayor parte del año.

3. La dominancia de la talla grande del fitoplancton favorecerá que la ruta principal del carbono biogénico sea la exportación por debajo de la termoclina hacia el hipolimnion, lo cual regulará, en gran medida, la cantidad de sílice disponible.

4. La disponibilidad de sílice en la columna de agua, propuesta como determinante para la ciclicidad bienal en Alchichica (Adame *et al.*, 2008), estará relacionada tanto con las especies dominantes del florecimiento invernal de diatomeas, como con su magnitud en términos de biomasa y duración de sus florecimientos.

5. OBJETIVO GENERAL

Reconocer los períodos de variación cíclicos característicos más importantes de las oscilaciones (intra- e inter-anales en el período 1999-2008) de la biomasa fitoplanctónica (expresada como clorofila-a) en un lago monomítico cálido tropical, e identificar variables ambientales que puedan influenciar la biomasa fitoplanctónica y su ciclicidad.

Para cumplir con este objetivo general, se propusieron los siguientes objetivos específicos:

1. Analizar la variación temporal de la clorofila-a total y fraccionada a lo largo de diez ciclos anuales.

2. Establecer las relaciones entre los períodos de variación de la clorofila-a total y fraccionada con las variaciones de la zona de mezcla y zona eufótica, basado en los perfiles de temperatura, oxígeno disuelto y radiación fotosintéticamente activa.

3. Determinar las relaciones entre los períodos de variación de la clorofila-a total y fraccionada con las variaciones de los nutrimentos disueltos (Si, P, N).

4. Analizar el flujo de las principales especies de fitoplancton que se sedimentan hacia el hipolimnion del lago y que pueden tener una implicación importante en la disponibilidad de sílice.

CAPÍTULO 2

ÁREA DE ESTUDIO

El lago Alchichica se localiza en la cuenca endorreica Oriental (4,982 km²) en el extremo SE del Altiplano Mexicano (19° 24' N, 97° 24' W), entre los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Alcocer *et al.*, 2000) (Fig. 1). Es el mayor de seis lagos “maars” o lagos cráter que se localizan en esta zona, originados por explosiones volcánicas que probablemente ocurrieron en el Pleistoceno tardío (Carrasco *et al.*, 2007). Las explosiones ocasionaron fallas y rupturas en el manto freático de la región que, con el tiempo, llenaron los cráteres de agua (Gasca, 1981; Carrasco *et al.*, 2007).

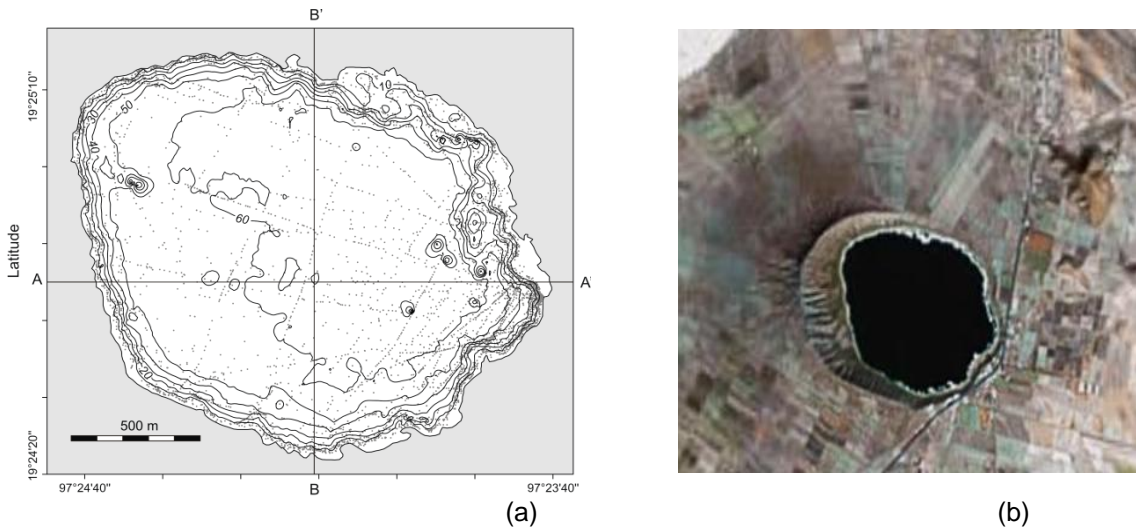


Fig. 1. (a) Localización geográfica y (b) Imagen satelital (tomado de Google Earth) del Lago Alchichica, Puebla.

Alchichica presenta una forma circular, con pendiente abrupta. Posee una profundidad máxima de 62 m y media de 40.9 m, con un área de 2.3 km², diámetro de 1.8 km y volumen aproximado de 94,214,080 m³ (Filonov *et al.*, 2006). Sus aguas provienen principalmente de la red hidrográfica subterránea de la región que aflora a poca profundidad y secundariamente por el agua de lluvias (Meneses, 2002). Es un lago hiposalino (i.e. 8.5 g L⁻¹, predominantemente sodio, cloruro, bicarbonatos y carbonatos) con pH básico (aprox. 9.0 ± 0.1) (Alcocer y Williams, 1993; Vilaclara *et al.*, 1993), conductividad específica (corregida a 25°C, K₂₅) de 13 mS cm⁻¹ y una alcalinidad total de 37 meq L⁻¹ (Alcocer *et al.*, 2000; Vilaclara *et al.*, 1993).

No obstante que el lago Alchichica se encuentra en una latitud tropical, el clima de la zona es templado, debido a su elevada altitud (2,300 m s.n.m.), y seco por la sombra orográfica de la Sierra Madre Oriental dada por la altitud del relieve, lo cual impide el paso de nubes cargadas de lluvia hacia la región. La temperatura ambiental anual fluctúa entre -5.5 y 30°C (García, 1988), siendo la media de 12.9°C (Alcocer *et al.*, 2000). Presenta dos épocas climáticas bien definidas: verano, caracterizado por lluvias y temperaturas ambientales más altas e invierno, correspondiente al tiempo de secas y temperaturas bajas. La evapo-transpiración es alta (1,690 mm) y la precipitación media anual es generalmente menor a 500 mm (Adame *et al.*, 2008).

Como ya se ha mencionado, Alchichica presenta un régimen térmico anual monomítico cálido. La época de mezcla comprende desde fines de diciembre o inicios de enero hasta finales de marzo o principios de abril, durante la estación fría y seca. Al irse enfriando las aguas superficiales, se hacen más densas, se hunden y mezclan debido a la circulación epilimnética inducida por los vientos de norte. La estratificación se extiende al resto del año (Alcocer *et al.*, 2000). Esta estratificación se ha subdividido en tres períodos (Adame, 2004): estratificación temprana (abril a junio aproximadamente), cuando el perfil de temperatura comienza a mostrar una termoclina superficial; la estratificación bien establecida (julio a septiembre aproximadamente), cuando la termoclina se encuentra bien desarrollada y se distinguen fácilmente el epilimnion, el metalimnion y el hipolimnion, y la estratificación tardía, cuando la termoclina se vuelve angosta y se profundiza (octubre a diciembre aproximadamente).

Alchichica presenta concentraciones de Cl-a generalmente bajas, con un valor promedio en la columna de agua inferior a 5 µg de Cl-a L⁻¹, por lo que se le considera un lago oligotrófico de acuerdo al criterio de Margalef (1983). La profundidad de la zona eufótica varía entre los 15 y los 35 m (Oliva *et al.*, 2001).

En cuanto a la riqueza específica del fitoplancton (Tabla 1), las diatomeas son las mejor representadas. Durante el mes de enero se produce un florecimiento de *Cyclotella alchichicana* en toda la columna de agua, registrándose los valores más altos de Cl-a (Lugo *et al.*, 2001). Por otra parte, a fines de abril (a veces a principios de mayo) se presenta un florecimiento de *Nodularia spumigena* (Oliva *et al.*, 2001), cianoprocarionta fijadora de nitrógeno. Entre las especies más abundantes están las especies unicelulares *Synechocystis* sp., *Monoraphidium minutum*, *Cyclotella choctawhatcheeana*, *Cyclotella alchichicana*, las especies coloniales *Oocystis lacustris* y *Oocystis parva* y la especie filamentosa *Nodularia spumigena* (Ortega *et al.*, 2005).

Tabla 1. Especies fitoplanctónicas registradas en el lago Alchichica. PFPc= picofitoplancton colonial; PFPi= picofitoplancton individual; NFP= nanofitoplancton; MFP= microfitoplancton; cél.= célula; col.= colonia; d= diámetro (Tomado de Oliva *et al.*, 2001 y Rosiles, 2005).

División	Especie	Característica	Tamaño celular (µm)
Cyanoprokaryota	<i>Cyanodictyon cf. planctonicum</i> Pascher	PFPc	1-3 x 1 (cél.) 21-55 x 7-43 (col.)
	<i>Epigloesphaera cf. glebulenta</i> Zalessky	PFPc	1.2-2.0 x 0.8-1.2 (cél.) 8-134 x 7-33 (col.)
	<i>Eucapsis cf. starmachii</i> Clements et Shantz	PFPc	1-2 (cél.) 20-10 x 8-5 (col.)
	<i>Lemmermanniella cf. flexa</i> Geitler	PFPc	1.8-4.0 x 0.8-1.0 (cél.) 35-110 x 10-60 (col.)
	<i>Nodularia spumigena</i> Mertens	Filamentos	3-6 x 8-24 (cél.)
	<i>Synechococcus nidulans</i> Pringsheim	PFPi	1.5-4.9 x 0.9-2.0 (cél.)
	<i>Synechocystis</i> sp. Sauvageau	PFPi	1-2 (d)
Chlorophyta	<i>Monoraphidium minutum</i> Legnerová	PFPi	1-2 x 4-7 (cél.)
	<i>Monoraphidium dybowskii</i> Woloszynska	PFPi	4.0-7.3 x 1.2-2.0 (cél.)
	<i>Oocystis parva</i> W. y G.S. West	NFP	3.6-7 x 2-6 (cél.) >10 (col.)
	<i>Oocystis submarina</i> Lagerheim	MFP	3-5 x 5-12 (cél.) > 10 (col.)
Heterokontophyta	<i>Cyclotella alchichicana</i> Oliva, Lugo, Alcocer y Cantoral	MFP	35-63 (d)
	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad	NFP	7-10 (cél.)
	<i>Chaetoceros elmorei</i> Boyer	MFP (Cél. en filamentos)	7.5-11 x 5-7 (cél.)
	<i>Amphora</i> sp. Ehrenberg	MFP	10-12 x 40-45 (cél.)
	<i>Cymbella</i> sp. Agardh	MFP	20-27 x 95-135 (cél.)
	<i>Navicula</i> sp. Bory de Saint-Vincent	MFP	14-15 x 42-44 (cél.)
	<i>Ephitemia argus</i> Ehrenberg	MFP	12-14 x 25-55 (cél.)
	<i>Nitzschia</i> sp. Hassall	MFP	4-5 x 35-50 (cél.)
	<i>Ochromonas</i> sp. Vysotskii	NFP	4-7.5 (cél.)
Cryptophyta	<i>Cryptomonas</i> sp. Ehrenberg	NFP	>10 (cél.)

El zooplancton se encuentra dominado por dos especies de protozoarios: *Bodo caudatus* (flagelado) y *Cyclidium glaucoma* (ciliado) (Lugo, 1993), dos especies de rotíferos (*Brachionus* grupo *plicatilis* y *Hexarthra jenkiniae*; Ortega *et al.*, 2005) y una especie de copépodo (*Leptodiptomus garciai*; Osorio-Tafall, 1942), cuya distribución temporal varía durante el año, siendo más abundante después de los florecimientos de diatomeas y de las cianoprocaritas (Lugo *et al.*, 1999).

La biota animal superior de este lago está compuesta por dos especies endémicas: el pez *Poblana alchichica* (Pisces, Atherinidae; de Buen, 1945) y el “ajolote” *Ambystoma taylorii* (Amphibia, Ambystomidae; Brandon *et al.*, 1981).

METODOLOGÍA GENERAL

La base de datos que se integró, verificó y revisó para esta investigación abarcó 10 años, con muestreos aproximadamente mensuales (1999 a 2008). En los capítulos respectivos se incluye la metodología particular para cada sección.

CAPÍTULO 3

PARÁMETROS FÍSICOS

3.1 INTRODUCCIÓN

Dentro de las condiciones físicas impuestas por la mezcla o por la estratificación de la columna de agua y la limitación de la luz (Reynolds, 1997), la estructura de las comunidades planctónicas queda regulada por el impacto simultáneo de la limitación por recursos y del control por depredación (Rothhaupt, 2000). Sin embargo, su importancia relativa en el plancton varía de acuerdo con otras características particulares de cada ecosistema, como la profundidad del cuerpo de agua, el estado trófico del sistema (Sarnelle, 1992) y las variaciones climáticas.

Una de las variables físicas de mayor relevancia es la temperatura, ya que afecta a diversos procesos de un cuerpo acuático, como la tasa de evaporación, la concentración de oxígeno y los procesos biogeoquímicos. Además influye sobre las sucesiones de las comunidades planctónicas (Lewis, 1987).

Como se mencionó en la introducción general, en los ecosistemas acuáticos tropicales no son necesarias grandes diferencias de temperatura entre los estratos para que se produzca una estratificación de la columna de agua (Lewis, 1983, 1987; Talling y Lemoalle, 1998), ya que la densidad del agua varía en función de la temperatura. Con la elevación de la temperatura del agua, las diferencias de densidad y viscosidad entre diferentes estratos se tornan cada vez mayores. Por esto, un lago ubicado en latitudes tropicales, como Alchichica, puede permanecer estratificado la mayor parte del año (Lewis, 1996). La diferencia de temperatura entre el epilimnion y el hipolimnion establece una barrera que limita el transporte de nutrimentos, oxígeno y fitoplancton entre las zonas superficiales y las más profundas. Por esto la profundidad es otro factor importante, ya que favorece la estratificación térmica. Asimismo, el grosor de la zona o capa de mezcla tiene numerosas implicaciones tanto en el orden químico, como en el físico y el biológico, por ejemplo, propiciando la distribución del fitoplancton hacia profundidades mayores (Talling, 1987).

En los lagos monomícticos cálidos, la mezcla invernal se produce con la homogenización de la temperatura en la columna de agua (Lewis, 1996). Cada período de mezcla indica un ciclo anual y,

con ello, las variaciones en la abundancia y la riqueza de especies, ya que los nutrientes en la columna de agua durante la mezcla proceden del hipolimnion.

Con respecto a las fuentes de oxígeno, la interfase aire-agua y la fotosíntesis son dos procesos que actúan en las zonas más superficiales del lago y sólo en el período de mezcla invernal afectan también a las zonas más profundas, debido al hundimiento del agua del epilimnion y a la elevación del agua del hipolimnion. Por lo tanto, el poco oxígeno almacenado en los estratos medios, será la única reserva disponible para la oxidación de la materia orgánica que llega hasta los sedimentos del lago.

El oxígeno disuelto (OD) en el agua depende de la temperatura, de la salinidad y de la presión atmosférica y se ve afectado por la turbulencia, la actividad fotosintética y la descomposición de la materia orgánica. La respiración biológica, incluyendo la relacionada con el proceso de descomposición de la materia orgánica, reduce la concentración de OD, lo que induce la anoxia hipolimnética.

Como se comentó en el capítulo 2, Alchichica es un lago oligotrófico, siendo una de las características de este tipo de lagos la alta transparencia del agua, resultado de su baja densidad fitoplanctónica y del escaso material en suspensión. Sin embargo, y en forma aparentemente contradictoria, también presenta anoxia hipolimnética, resultado del prolongado período de estratificación, aunado a la demanda de oxígeno que impone la remineralización de los nutrientes.

Por último, se considera la radiación fotosintéticamente útil porque los procesos fotosintéticos ocurren a niveles de luz iguales o mayores al 1% de la radiación incidente en la superficie del cuerpo acuático. Por ello, la disminución exponencial de la luz con la profundidad, ya sea por procesos de adsorción o de dispersión, genera regiones en el lago y define la zonación vertical de los organismos (Cole, 1994).

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Trabajo de campo

Se realizaron perfiles de T° y OD con una resolución vertical de un metro, utilizando sondas multiparámetro marca Hydrolab, modelos Datasonde 3 (DS3) y Datasonde 4 (DS4) unidas a cajas controladoras modelos Surveyor 3 (SVR3) y Surveyor 4 (SVR4). Con base en estos perfiles se

estimó la zona de mezcla (Z_{MIX}). Asimismo se registraron perfiles de PAR y de la fluorescencia natural de la clorofila-a (CI-a), a lo largo de toda la columna de agua, mediante un perfilómetro de fluorescencia natural marca Biospherical, modelo PNF-300 con una resolución temporal de un segundo. Los perfiles de PAR se utilizaron para estimar la profundidad de la zona eufótica (Z_{EU} , 1% del PAR superficial).

Con base en todos los perfiles anteriores se seleccionaron las 10 profundidades de muestreo que mejor representaran la heterogeneidad de la columna de agua (p.ej., termoclina, oxiclina, máximo profundo de clorofila) para el análisis de nutrimentos y CI-a.

3.2.2 Trabajo de gabinete

Las variables de T° , OD y PAR se arreglaron de forma tabular, con relación a la profundidad y al tiempo. Para cada variable se elaboraron gráficas de profundidad-tiempo mediante el software Surfer versión 7.0 (Golden Software, 1999). Con base en los diagramas profundidad-tiempo de isotermas y concentración de OD, se delimitó la Z_{MIX} (porción de la columna de agua que permanece mezclada por efecto del viento), así como el epilimnion, metalimnion e hipolimnion; el criterio empleado es el que considera que la región donde se encuentra la termoclina corresponde al metalimnion; el estrato superior a éste, al epilimnion, y el inferior al hipolimnion.

Los perfiles de temperatura se utilizaron para calcular la profundidad de la termoclina, como el máximo $\Delta T/\Delta Z$, en donde T es la temperatura y Z es la profundidad. La Z_{EU} (zona limitada por la profundidad donde llega el 1% de PAR) se calculó tomando los valores de PAR en superficie como 100%.

Con el fin de observar la profundización de la termoclina, se calculó un año tipo . Para ello, se obtuvieron los promedios mensuales de los 10 años metro a metro (e.g., enero1999-0 m, con enero 2000-0 m...enero 2008-0 m y así sucesivamente con cada uno de los metros de profundidad) y luego fueron graficados. También se calculó el cambio de temperatura por metro para asignar la termoclina en Alchichica.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Temperatura

El valor mínimo se registró en los meses de enero, febrero, marzo y abril del 2000 (desde columna de agua hasta el fondo) y enero del 2004 (en superficie) y el valor máximo en los meses de mayo del 2003 y julio del 2007 (ambos en superficie). La temperatura promedio para todo el período 1999-2008 fue de $15.5 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$.

Del análisis del diagrama profundidad-tiempo de isotermas (Fig. 2) se confirma la regularidad de la monomixis cálida (la cual hemos definido como régimen térmico en el que la mezcla ocurre una vez al año, en coincidencia con el invierno hemisférico, Lewis, 1996) con dos períodos en el año: circulación y estratificación. La circulación abarca desde finales de diciembre o inicios de enero hasta marzo o inicios de abril y se caracteriza por presentar las temperaturas menores y homogéneas en toda la columna de agua. La estratificación va desde abril hasta diciembre y se caracteriza por la formación de una termoclina. De acuerdo a los perfiles isotérmicos, el lago comenzó a circular a fines de diciembre en los años 1999 y 2003, mientras que lo hizo en enero en los demás años.

Se observó un patrón regular consistente en que, durante la circulación, se registraron los menores valores de temperatura ($14.7 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$), mientras que, en estratificación y en los primeros 5 m, se obtuvieron los valores más altos ($18.2 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$). Las temperaturas máximas y mínimas por año se presentan en la tabla 2.

Tabla 2. Temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) en la columna de agua en el lago Alchichica. X: promedio; d.e: desviación estándar; Dif. Máx: diferencia máxima; Dif. Mín: diferencia mínima.

Año	X \pm d.e.	Máximo	Mínimo	Dif. máx.	Dif. mín.
1999	15.7 ± 0.5	20.2	14.7	5.4 - Jn	0.3 - Dc
2000	15.2 ± 0.6	19.6	14.1	5.4 - Jn	0.6 - En
2001	15.5 ± 0.5	21.2	14.4	6.7 - My	0.3 - En
2002	15.6 ± 0.6	19.8	14.6	5.1 - My	0.5 - En, Fb
2003	15.5 ± 0.6	21.9	14.3	7.6 - My	0.3 - Dc
2004	15.5 ± 0.7	20.4	14.1	6.1 - Ag	0.1 - En
2005	15.4 ± 0.6	21.1	14.3	6.7 - My	0.3 - En
2006	15.6 ± 0.7	20.0	14.4	5.5 - Jn	0.4 - En
2007	15.8 ± 0.6	21.9	14.7	7.1 - Jl	0.2 - Fb
2008	15.7 ± 0.6	21.7	14.7	6.9 - Ag	0.3 - En
global	15.5 ± 1.5	21.9	14.1	7.6 - 2003	0.1 - 2004

Tabla 3. Temperaturas (°C) del aire. X: promedio; d.e: desviación estándar.
Del año 1999 no se cuenta con los datos completos.

Año	X ± d.e.	Máximo	Mínimo
2000	15.8 ± 5.8	30.1	-0.7
2001	16.3 ± 5.3	30.2	-0.5
2002	17.2 ± 5.3	31.3	0.2
2003	16.2 ± 6.2	30.4	-1.6
2004	15.9 ± 5.4	28.4	1
2005	15.9 ± 5.4	28.3	0.2
2006	16.7 ± 5.8	40.1	1.8
2007	16.4 ± 5.5	30.2	2.4
2008	16.8 ± 5.6	45.2	1.2
global	16.5 ± 5.4	45.2 (2008)	-1.6 (2003)

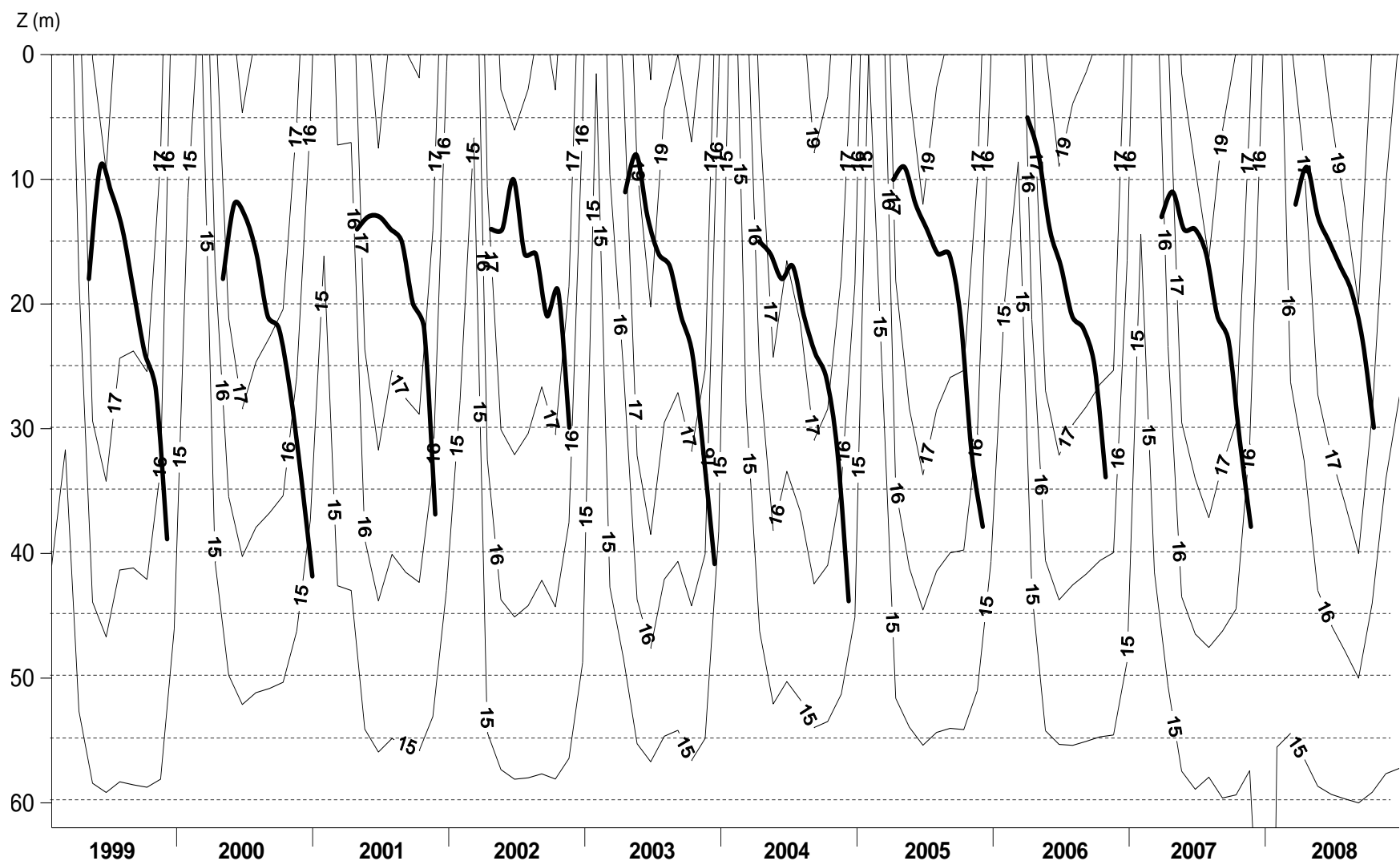


Fig. 2. Diagrama profundidad-tiempo de isotermas (°C) en el lago Alchichica. La línea gruesa marca el límite de la zona de mezcla, por ende, indica el límite superior del metalimnion.

En los perfiles verticales del año tipo (Fig. 3) se aprecian los cambios que sufren los estratos del lago -es decir, el epi-, meta- e hipolimnion- a lo largo del ciclo anual. A comienzos del período de estratificación (estratificación temprana, ET), el epilimnion es relativamente angosto y se va engrosando a medida que avanza la estratificación. A la par, se va profundizando y adelgazando el metalimnion, hasta que finalmente se rompe con la circulación del siguiente período. A inicios de la estratificación, el hipolimnion es más ancho y va perdiendo grosor hacia la estratificación tardía (Eta). La estratificación térmica se generó siempre entre los meses de marzo-abril, manteniéndose hasta finales de diciembre (Anexo 1). El tope del metalimnion se encontró entre los 8 y 35 m y la base entre los 12 y 36 m.

La época de mezcla coincide con el período de irradiancia mínima, es decir, el invierno en el hemisferio norte (Lewis, 1996). Así, la dinámica térmica que se observa se debe principalmente al intercambio de calor por la superficie y al efecto del viento, el cual distribuye el calor en la columna de agua (Fig. 3).

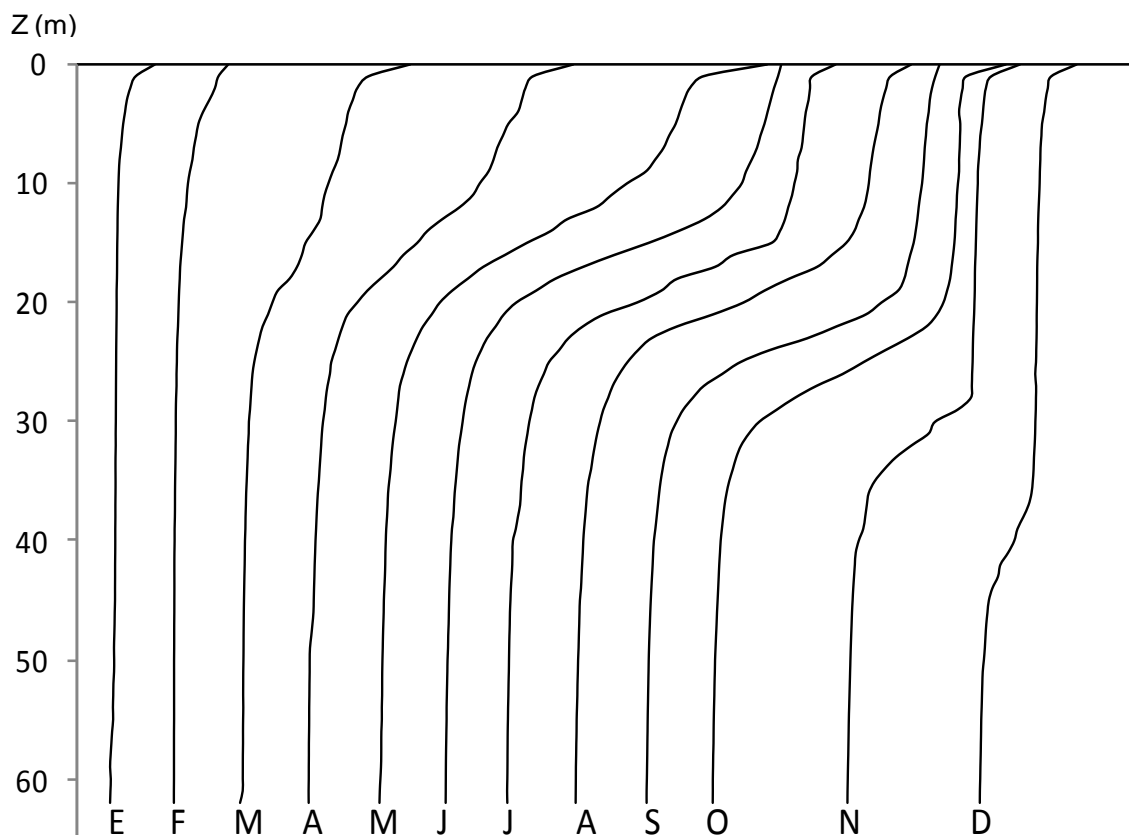


Fig. 3. Diagrama de la formación y profundización de la termoclina según año tipo calculado de los 10 años de estudio.

El gradiente de la termoclina en el lago Alchichica fue de al menos 0.5°C por metro, observado de las gráficas realizadas para ver el cambio de la temperatura en profundidad. La temperatura invernal del agua en el lago Alchichica nunca fue inferior a 14°C y se relaciona con la temperatura invernal del aire (Tabla 3).

3.3.2 Oxígeno disuelto

La concentración de oxígeno disuelto (OD) en la columna de agua de Alchichica fluctuó desde condiciones anóxicas hasta 8.8 mg L⁻¹ (Fig. 4). Los valores mínimos se registraron en el hipolimnion del lago durante los períodos de estratificación. Los valores máximos se registraron en superficie durante las condiciones de estratificación. Durante el período de circulación, las concentraciones de OD fueron relativamente homogéneas en la columna de agua y con valores cercanos a la saturación (6.5 mg L⁻¹, 100%). La figura 5 presenta los valores del porcentaje de saturación de oxígeno.

Se registraron valores de sobresaturación de oxígeno en los primeros 15 m durante la estratificación temprana (ET) de 2000, 2002, 2006 y 2007 así como también durante la estratificación bien establecida (EBE) de 1999, 2001, 2003, 2004, 2005 y 2008, siendo particularmente intenso durante los años 2001 y 2004. Esta sobresaturación podría deberse al florecimiento de cianoprocariontas, ya que -gracias a su capacidad de desarrollarse con altas intensidades de luz- optimizan la fotosíntesis mediante la regulación de la flotación en la columna de agua, consumiendo CO₂ y liberando O₂ como producto de desecho (Aubriot *et al.*, 2009). Se observó, además, de que esto ocurre alrededor de un mes antes en los años 2000, 2002, 2004, 2006 y 2008, que en los años intermedios.

La oxiclina se formó desde mayo y se mantiene hasta el final del período de estratificación (Anexo 2). El perfil de OD es de tipo clinógrado, es decir, muestra un fuerte gradiente desde la superficie hasta el fondo del lago. El epilimnion aerobio se encontró casi saturado con OD, mientras que el hipolimnion permaneció anóxico durante el período de estratificación. Esto concuerda con lo descrito para lagos tropicales que están estratificados la mayor parte del año (Lewis, 1987).

De acuerdo con los valores de temperatura, en enero del 2001 el lago presentó valores homogéneos en columna de agua (14.6 ± 0.1°C); sin embargo, desde los 48 m de profundidad hasta el fondo se observaron condiciones anóxicas. Esto indica que, en esa fecha, el lago aún se encontraba estratificado. En diciembre de los años 1999 y 2003, se registraron concentraciones de OD (4.5 ± 0.1 mg L⁻¹ y 3.5 ± 0.3 mg L⁻¹, respectivamente) desde la superficie hasta el fondo del lago, por lo que se deduce que se encontraba circulando, a diferencia de los demás años, donde en estas fechas se observó anoxia en el hipolimnion.

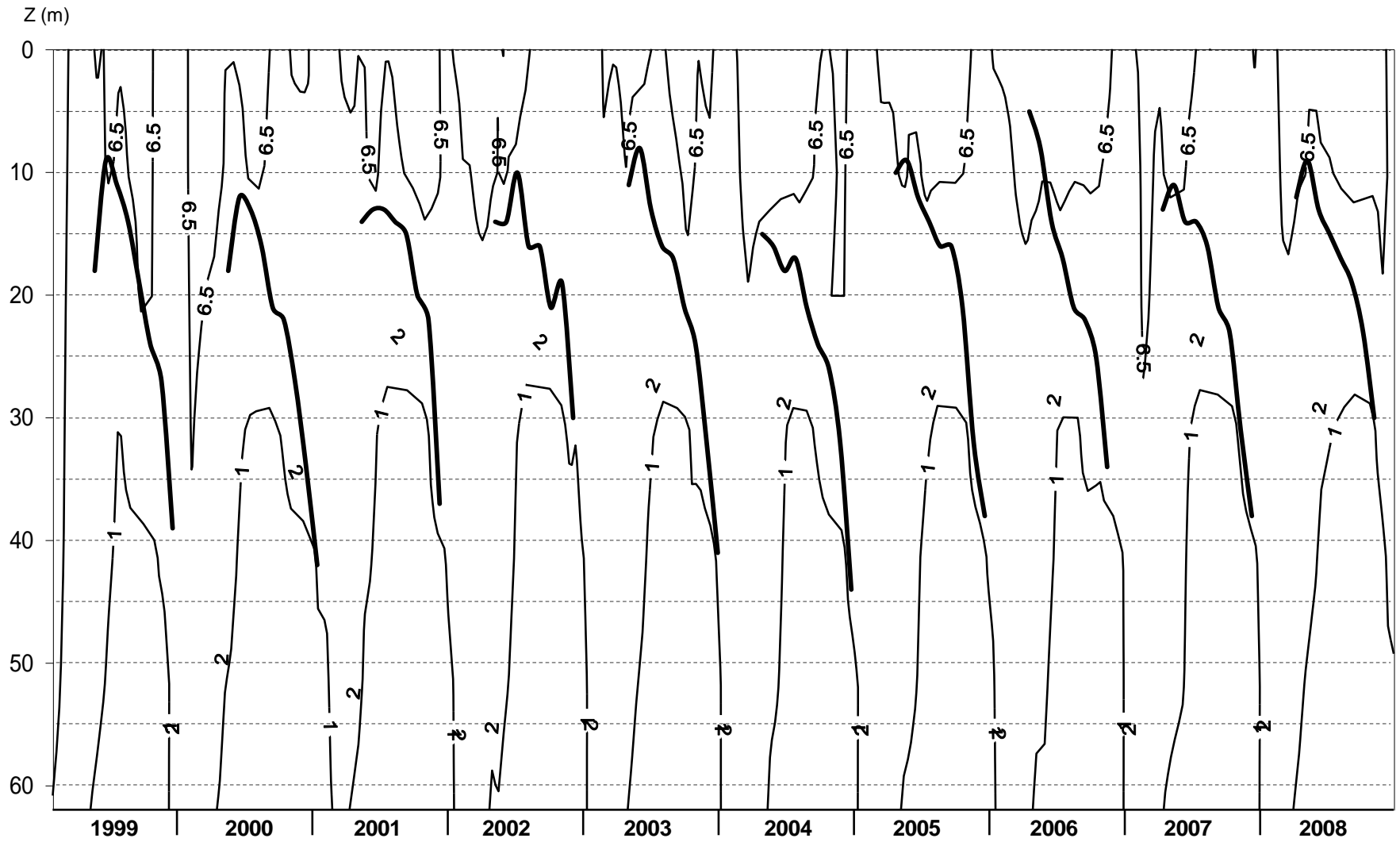


Fig. 4. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de oxígeno disuelto (mg L^{-1}). La línea gruesa marca el límite de la zona de mezcla.

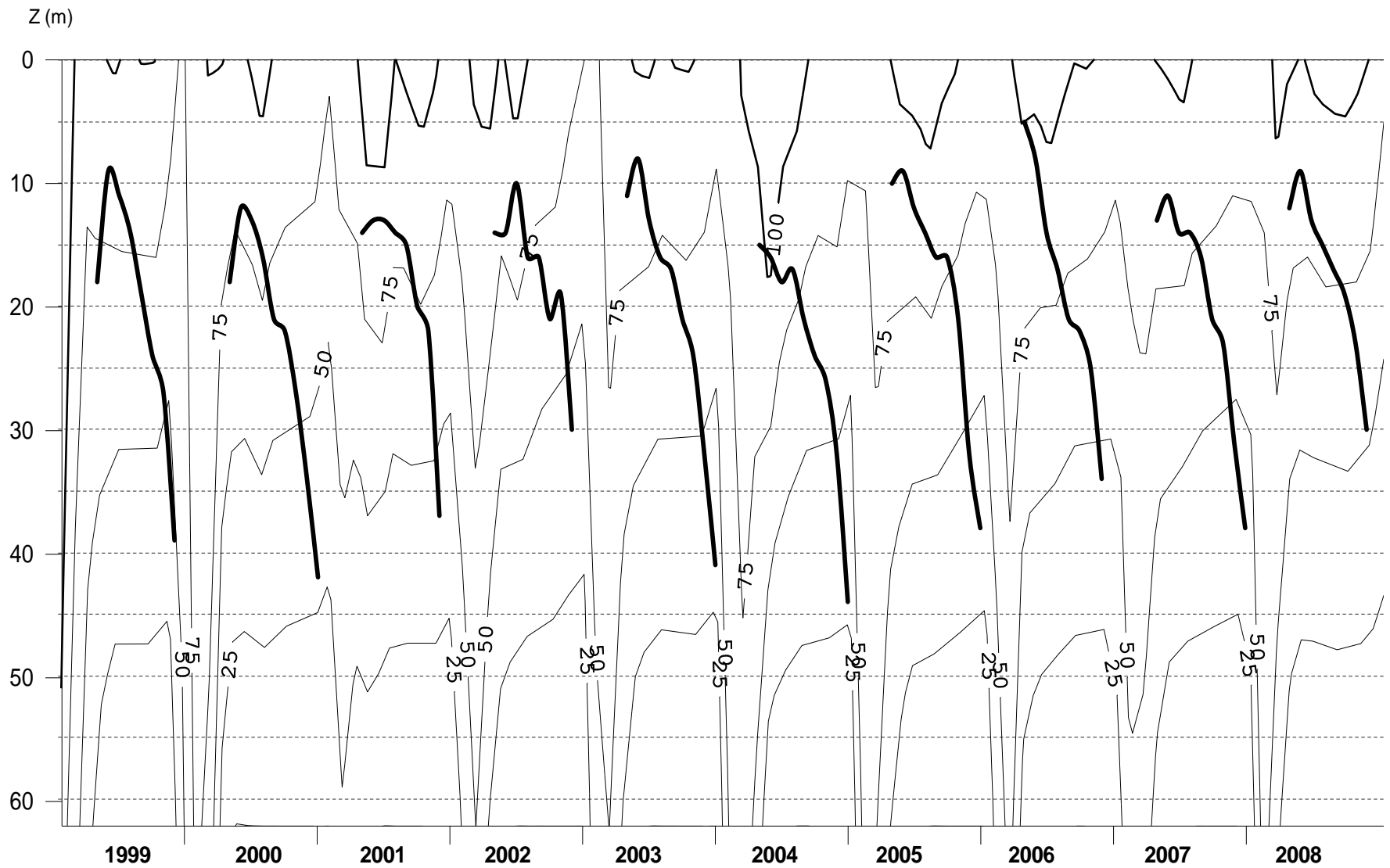


Fig. 5. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de saturación de oxígeno (%). La línea gruesa marca el límite de la zona de mezcla.

3.3.3 PAR y Zona eufótica

La zona eufótica (Z_{EU}) fluctuó entre 14 y 36 m, con un valor promedio de 22 ± 4 m (Fig. 6). Los perfiles verticales mostraron una zona fótica más angosta en el período de circulación, mientras que el grosor mayor se presentó en la estratificación. La Z_{EU} presentó un comportamiento cíclico, en el cual se reconoce una fase de aguas turbias (16.1 ± 1.2 m) durante el período de circulación y una fase de aguas claras (23.8 ± 3.5 m) durante el período de estratificación. El análisis de correlación mostró que existe un acoplamiento entre la variación de la profundidad de la termoclina durante la estratificación y la variación de la zona fótica.

No se observa en la figura 6 un comportamiento regular en donde Z_{EU} vaya aumentando gradualmente a lo largo del ciclo anual. Sin embargo, se aprecian valores ascendentes y descendentes durante la estratificación. Durante la ET puede ser resultado del desarrollo del florecimiento de *Nodularia spumigena*, mientras que durante la EBE y ETa puede deberse a fluctuaciones en el PAR, relacionadas con variaciones en la cubierta nubosa.

Los cambios generales de la Z_{EU} presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los años 1999–2008. Graficando los valores mínimos y máximos anuales (Fig. 7), es posible detectar la tendencia de la Z_{EU} a disminuir en profundidad. Se observa que los valores mínimos son relativamente constantes, en tanto que los máximos han ido disminuyendo.

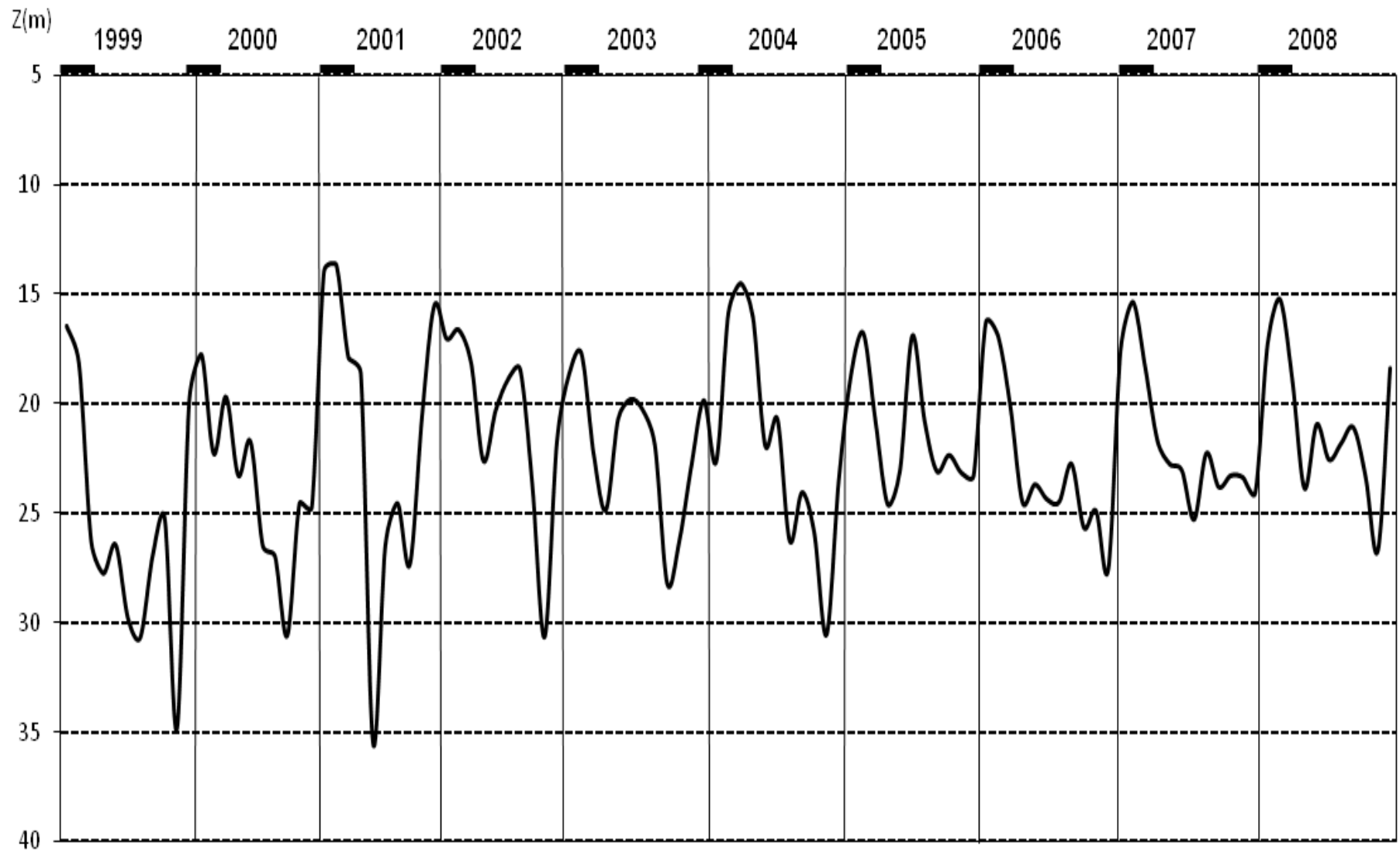


Fig. 6. Límite de la Z_{EU}. Las barras horizontales negras indican los períodos de circulación del lago.

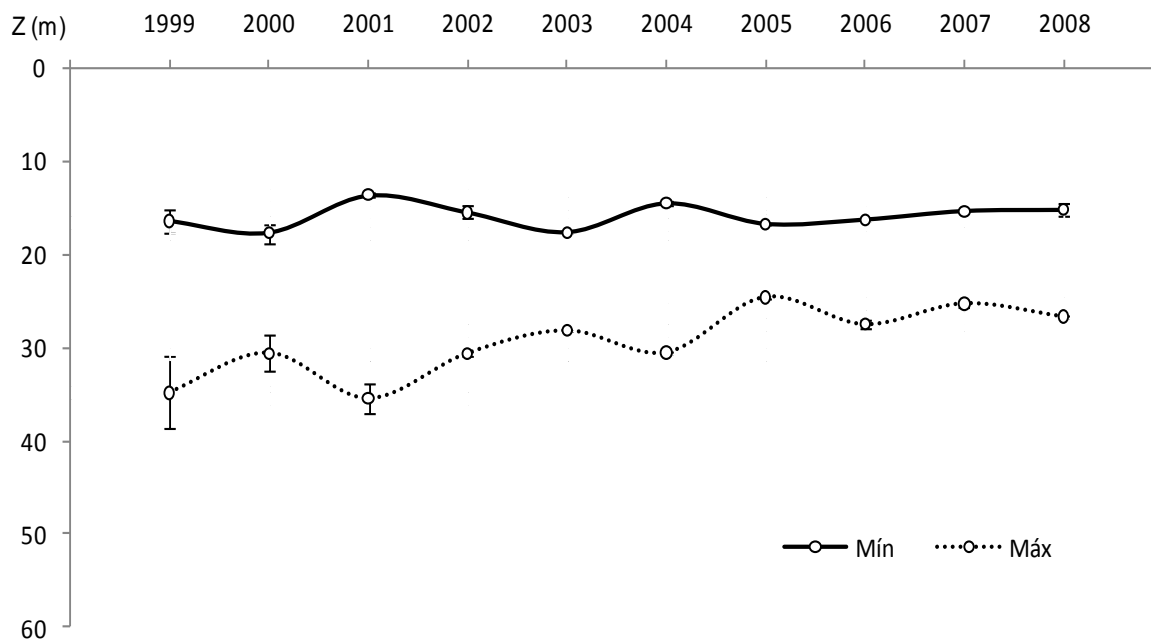


Fig. 7. Z_{EU} expresada como promedio anual para todo el período de estudio. Mín: valores mínimos de Z_{EU} registrados. Máx: valores máximos de Z_{EU} registrados. Las barras corresponden a la desviación estándar.

3.3.4 Zona o Capa de mezcla

La hidrodinámica del lago se refleja en las variaciones de la zona de mezcla (Z_{MIX} , Fig. 8). Durante la circulación, Z_{MIX} abarcó toda la columna de agua. Al comenzar la estratificación, Z_{MIX} se redujo rápidamente. Durante la EBE, la profundidad de Z_{MIX} aumentó progresivamente, para alcanzar un máximo durante la ETa. Esto ocurrió repetidamente hasta abarcar nuevamente toda la columna de agua, en correspondencia con el nuevo período de circulación. Al comparar estadísticamente los años por período (circulación, estratificación temprana, estratificación bien establecida y estratificación tardía), no se encontraron diferencias significativas.

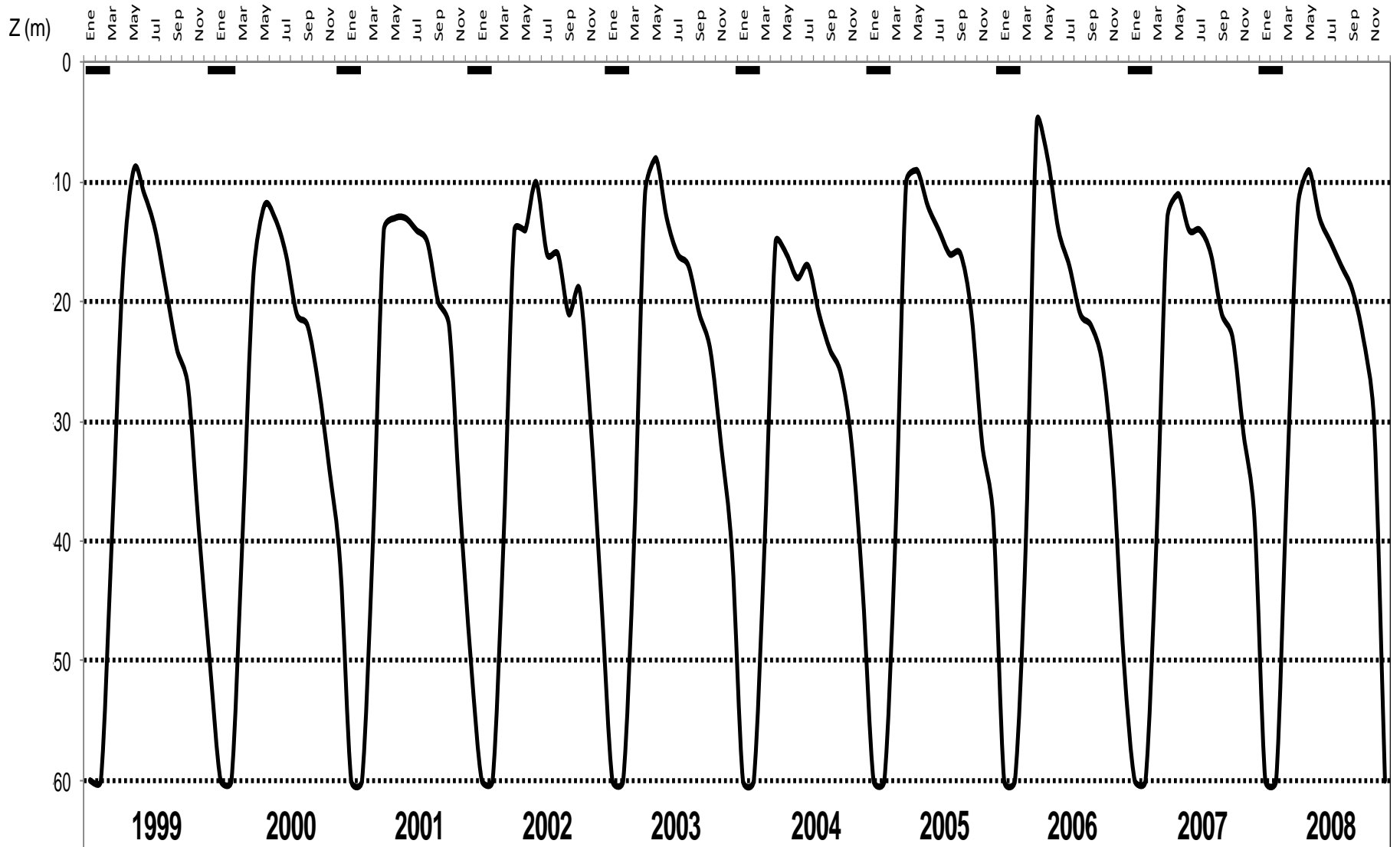


Fig. 8. Límite inferior de la Z_{MIX} . Las barras horizontales negras corresponden con el período de circulación del lago.

3.4 DISCUSIÓN

La circulación y estratificación térmica del agua influyen de manera importante en numerosos procesos físicos, químicos y biológicos (Wetzel, 2001). Los procesos que llevan el calor de la superficie a la profundidad en un lago causan las estructuras térmicas cuyas características varían durante el año tanto con el tiempo como con la profundidad. En el lago Alchichica la diferencia de temperatura es aproximadamente de 4°C entre la superficie y el fondo, con una marcada termoclina bien definida en la vertical. La implicación directa de la estratificación térmica es el efecto de barrera que produce la termoclina, donde la energía del viento no es suficiente para vencer el efecto de estabilidad hidrostática, por lo que la estratificación tiende a mantenerse.

Los resultados presentados confirman el patrón monomítico cálido de circulación-estratificación, descrito por Alcocer *et al.* (2000) para el lago Alchichica. Este lago es tropical por su ubicación latitudinal, pero al encontrarse a una altitud de 2,300 m s.n.m. la temperatura del hipolimnion es relativamente baja, de 14°C. Normalmente, los lagos tropicales presentan pequeñas diferencias de temperatura en la vertical; sin embargo, estas pequeñas diferencias son capaces de generar una estratificación térmica estable (Lewis, 1983), ya que no son necesarias grandes variaciones de temperatura entre los estratos para que se produzca una estratificación estable de la columna de agua (Lewis, 1983, 1987). Un gradiente de temperatura sobre los 0.5°C por metro de profundidad fue suficiente en Alchichica para establecer una termoclina y, con ello, mantener un metalimnion distintivo (Macek com. pers.). Este comportamiento ha sido descrito para el Lago Atexcac, en México (0.5°C m⁻¹, Macek *et al.*, 1994), para el lago Kinneret en Israel (0.3°C m⁻¹, Hambricht *et al.*, 1994) y para el lago cráter Martignano en Italia (Margaritora *et al.* en Macek *et al.*, 2009).

En el lago Alchichica, el comportamiento de la estructura térmica y del OD es similar al de otros lagos monomíticos cálidos, como Atexcac (Macek *et al.*, 2000) y Zirahuén (Tavera y Martínez-Almeida, 2005), lo que concuerda con Talling (1986) y Lewis (1996) en relación a que es posible encontrar una estacionalidad en los trópicos que puede deberse tanto a factores extrínsecos (a las estaciones climáticas de la región), como intrínsecos (reflejados en la hidrodinámicas del lago). En los trópicos, las estaciones climáticas no están bien diferenciadas como en las regiones templadas, excepto quizá por la humedad ambiental (secas y lluvias); a pesar de lo anterior, estas regiones sí se ven afectadas significativamente -con impacto en los cuerpos de agua- por los cambios estacionales de la radiación incidente, temperatura del aire, esfuerzo del viento, humedad atmosférica y época de lluvias (Lewis, 1987).

Las implicaciones de la hidrodinámica del lago sobre las especies se asocian con el desarrollo de dos florecimientos: el de diatomeas y el de cianoprocarioras, lo que será explicado a profundidad en el capítulo 5. Los florecimientos invernales de diatomeas (principalmente de *Cyclotella alchichicana* en el lago Alchichica), ocurren durante la circulación del lago y han sido relacionados, en general, con los cambios ambientales de luz, disponibilidad de nutrimentos y régimen de vientos-mezcla (Kilham *et al.*, 1986). Los florecimientos de cianoprocarioras (básicamente *Nodularia spumigena*) ocurren durante la estratificación temprana y han sido descritos como un fenómeno común en lagos tropicales (Talling y Lemoalle, 1998), así como en lagos salinos, alcalinos y profundos como Atexcac (Macek *et al.*, 1994), Pirámide (Galat *et al.*, 1981) y Walker (Cooper y Koch, 1984), entre otros.

En cuanto a Z_{EU} se aprecian valores ascendentes y descendentes durante la estratificación. Esta variación en la estratificación temprana puede ser resultado del desarrollo del florecimiento de *Nodularia spumigena*, mientras que durante la estratificación bien establecida y la estratificación tardía puede deberse a fluctuaciones en el PAR, relacionadas con variaciones en la cubierta nubosa.

Durante la estratificación se produce estrés por nutrimentos en el epilimnion. En la estratificación bien establecida se produce una distribución vertical del fitoplancton, lo que conlleva a que en el epilimnion no se produzca un reciclamiento completo de los nutrimentos y éstos tiendan a disminuir por consumo y por sedimentación. Así mismo, las especies fitoplanctónicas sedimentan pasivamente desde el epilimnion, con lo que se va formando el máximo profundo de clorofila (DCM) en el metalimnion, donde hay baja luminosidad, pero buena disponibilidad de nutrimentos. Además, la profundidad de la zona fótica se acopla al PAR con el límite inferior de la termoclina, favoreciendo de esta manera el desarrollo del DCM.

Las aguas profundas de los lagos experimentan una disminución del oxígeno disuelto durante el período de estratificación, cuando no puede ser renovado ni por fotosíntesis ni por mezcla (Lewis, 1987). La cantidad almacenada durante el período de mezcla es la única reserva disponible para la oxidación de la materia orgánica que va descendiendo hacia el hipolimnion, por lo que el oxígeno se agota y el hipolimnion se vuelve anóxico. A este respecto, la estratificación del 2000 fue de una mayor duración ya que aún en enero del 2001 se registró el fondo anóxico, lo que puede ser respuesta a los vientos menos intensos. Esta situación es contraria a las de diciembre de los años 1999 y 2003, donde se registró oxígeno en toda la columna de agua, por lo que el lago debe haber comenzado a circular en diciembre, posiblemente debido al efecto de una mayor intensidad en los vientos.

En general, se considera que la presencia de un hipolimnion anóxico es una característica de los lagos eutróficos. En el caso del lago Alchichica cuyas características de baja concentración de clorofila-a, baja concentración de nutrimentos, alta transparencia y profundidad suficiente para estratificarse y permanecer estratificado corresponden con las de un sistema oligotrófico, el florecimiento invernal tiene un efecto directo sobre el consumo de oxígeno hipolimnético, cuando el lago se encuentra estratificado.

CAPÍTULO 4

PARÁMETROS QUÍMICOS

4.1 INTRODUCCIÓN

La luz, la temperatura, la disponibilidad de nutrientes y la herbivoría son los cuatro factores más importantes que regulan tanto la riqueza y diversidad, como la producción y la biomasa del fitoplancton. De estos cuatro factores, el elemento que normalmente condiciona la producción primaria es la disponibilidad de los nutrientes (especialmente compuestos de nitrógeno, fósforo y sílice).

El nitrógeno es un elemento reactivo que sufre numerosas transformaciones derivadas de las reacciones de fijación, nitrificación, desnitrificación y amonificación. Al estar presente en la atmósfera, puede ser fijado biológicamente. En el agua, esta fijación es llevada a cabo exclusivamente por las cianoprocaritas y puede suministrar grandes cantidades de nitrógeno al ambiente acuático. El nitrógeno inorgánico puede ser transformado por bacterias nitrificantes y/o por la descomposición de materia orgánica, específicamente de las proteínas. Las proporciones relativas entre las distintas formas de nitrógeno disuelto (p.ej., inorgánico/orgánico, nitrato/amonio) determinan las tasas de absorción de amonio y la composición del fitoplancton. Así, en períodos con alta tasa de entrada de nitrógeno "nuevo" (fijación de N_2), la producción tiende a ser controlada por mecanismos físicos, tales como la advección generada por el viento (Glibert, 1998). En general, la producción de fitoplancton basado en nutrientes reciclados dentro de la zona fótica se llama "producción regenerada" (Eppley *et al.*, 1983).

Tanto el fitoplancton (Dortch, 1990) como las bacterias (Kirchman, 1994; Kirchman y Wheeler, 1998) muestran preferencia por el amonio sobre otras fuentes nitrogenadas. Las tasas más altas de regeneración de amonio se asocian con tasas asimismo elevadas de absorción (Bronk y Ward, 2000).

El fósforo es un elemento dinámico y biológicamente activo. Una proporción muy importante (más del 90%) del fósforo del agua de los lagos se encuentra en forma de fosfatos orgánicos y como constituyentes celulares de la materia viva particulada del seston, o adsorbido a partículas orgánicas muertas y materiales inorgánicos (Wetzel, 1981). La fracción particulada se deposita en los sedimentos del fondo, donde la comunidad microbiana consume gradualmente muchos de los

constituyentes orgánicos e inorgánicos. De esta manera, se libera gran parte del fósforo como ortofosfato ácido (Correll, 1998) y queda suspendido en la columna de agua durante el período de circulación del lago.

La absorción y conversión de fósforo a compuestos fosforados ocurre aun en la oscuridad. A concentraciones mayores a $0.3 \mu\text{M}$, el índice de crecimiento de muchas especies de fitoplancton es independiente a la concentración del fósforo. Sin embargo, si la concentración decrece debajo de este nivel crítico, la división celular se inhibe y se producen células deficientes en fósforo hasta que eventualmente la fotosíntesis se detiene (Riley y Chester, 1971). Reynolds (1992; 1999a) a partir de razonamientos estequiométricos teóricos y de aproximaciones experimentales, llegó a la conclusión de que los requerimientos metabólicos de la mayoría de las especies de fitoplancton, se satisfacen cuando la concentración de fósforo reactivo soluble supera los $0.1 \mu\text{M}$.

De igual forma, otros nutrimentos juegan un papel fundamental en la limitación de algunos grupos de fitoplancton, como es el caso del sílice para las diatomeas (Davidson y Gurney, 1999). Este elemento se encuentra en un amplio espectro de formas silíceas. Dependiendo del estado del ciclo celular varían las tasas de absorción del sílice, así como su acumulación. El transporte del ácido ortosilícico al interior de la célula se realiza en un proceso ligado a la membrana celular, siguiendo la cinética de Michaelis–Menten, en el que el sílice almacenado tiene una concentración entre 30 y 250 veces superior a la del medio. Esta absorción parece estar ligada a la división celular. Paasche (1980) afirma que la absorción está más limitada por la formación del frústulo que por la capacidad del transporte enzimático.

La limitación por un nutrimento en el desarrollo algal varía con los factores ambientales, tales como disponibilidad de luz, temperatura, estratificación y tasa promedio de reciclado (Welch, 1980). Otros procesos que alteran el balance de los nutrimentos a lo largo de la columna de agua son la sedimentación y la resuspensión. Por un lado, la sedimentación es la vía principal de eliminación de la fracción particulada de nutrimentos de la zona productiva de un lago (Callieri *et al.*, 1986; Eckert *et al.*, 2003), mientras que la resuspensión puede representar una importante ruta mediante la cual los nutrimentos atrapados en los sedimentos reingresen al sistema (Hicks *et al.*, 1994; Eckert *et al.*, 2003; Punning *et al.*, 2003).

Un factor limitante se define como el recurso primordial que está presente en cantidades que se aproximan estrechamente al mínimo crítico requerido por el organismo (Margalef, 1974). En lagos tropicales, frecuentemente la disponibilidad de nitrógeno es lo que limita la productividad primaria (Lewis, 1996). Un criterio general de limitación de nutrimentos es la proporción de Redfield, que

considera relaciones C:N:P de 106:16:1, y ampliada para Si, Si:N:P de 16:16:1, la cual considera las diatomeas por tratarse de un grupo importante del fitoplancton (Bruland *et al.*, 2001; Newton *et al.*, 2003). Es común que una declinación de los cocientes Si:P se acompañe de proliferaciones del fitoplancton, generando, además, el reemplazo de diatomeas por flagelados de menor talla (Carlsson y Granéli, 1999).

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Trabajo de campo

Como se mencionó con anterioridad, para medir la concentración de nutrientes en la columna de agua se tomaron muestras en 10 profundidades a lo largo de la columna de agua, con una botella muestreadora tipo Niskin de 1.5 L capacidad. Las muestras de agua se filtraron inmediatamente al momento de sacarlas, utilizando para ello un filtro *acrodisc syringe* de 25 mm de diámetro, con apertura de 0.2 micras (membrana hidrofílica de polipropileno GH). Posteriormente, se colocaron las muestras en frascos plásticos de 30 mL y se guardaron en oscuridad y congeladas en el laboratorio hasta su posterior análisis.

4.2.2 Trabajo de laboratorio

El análisis de nutrientes se realizó en el Laboratorio de Biogeoquímica del ICMYL, UNAM. Se analizaron fósforo (PRS), nitrógeno (amonio, nitratos, nitritos) y silicatos (SiRS), mediante un autoanalizador de flujo segmentado Marca Skalar Sanplus System, con el cual se manejó un gran número de muestras y se trató cada una de ellas de la misma manera dentro de condiciones de operación estrictamente prescritas y controladas. El volumen de muestra requerido para los análisis en el autoanalizador fue de 11 mL, distribuidos en cinco canales diferentes en los cuales se llevaron a cabo reacciones colorimétricas. Posteriormente, se obtuvo la concentración (μM) de los nutrientes mediante detectores por los cuales se hace pasar una señal utilizando filtros de diferentes longitudes de onda.

4.2.2.1 Determinación de Nitrógeno

a) N-NH_4^+

Se basó en la reacción de Berthelot. Bajo condiciones básicas (pH 8 - 11.5), el amonio reacciona con el hipoclorito para formar monocloramina, la cual en presencia de fenol y exceso de hipoclorito forma azul de indofenol (Reush y Abdullah, 1977; Mostert, 1988). 0.1 - 20 μM de límites de detección de concentración.

b) N-NO₃⁻ y N-NO₂⁻

Debido a que no se cuenta con una reacción adecuada para la determinación colorimétrica directa de los nitratos, el método utilizado se basa en la reducción de nitratos a nitritos, los cuales posteriormente se incorporan cuantitativamente en un compuesto diazo soluble. El agente reductor utilizado fue una columna empacada con limaduras de cadmio recubiertas con cobre y acondicionada con cloruro de amonio. El nitrito es diazotizado en condiciones ácidas con sulfanilamida y el producto acoplado con NED (N-naftil etilendiamino dihidrocloruro) para formar un colorante azo soluble (Collos *et al.*, 1992). 0.1 - 20 µM de límites de detección de concentración.

4.2.2.2 Determinación de PRS

Se basa en la formación del ácido 12-molibdofosfórico, el cual se reduce a fosfomolibdeno azul con ácido ascórbico, utilizando como agente catalítico la acción del calor. Para esta determinación, la proporción ácido/molibdato es de gran importancia, ya que no sólo promueve la formación del complejo reducido final, sino que también controla la cinética de la reacción (Pai *et al.*, 1990; Aminot y Kerouel, 1991). 0.05 - 4 µM de límites de detección de concentración.

4.2.2.3 Determinación de SiRS

Bajo condiciones ácidas, los silicatos disueltos en la muestra reaccionan con el molibdato de amonio para formar los dos isómeros del ácido silicomolibdico (α y β). El isómero α es más estable, pero su formación es mucho más lenta que el isómero β. De esta manera, la proporción de los reactivos y las condiciones de pH se optimizan para favorecer la formación del isómero β, para posteriormente reducirlo mediante ácido ascórbico a molibdeno azul, el cual se caracteriza por ser un complejo colorido (Koroleff *et al.*, 1977). 0.02 - 140 µM de límites de detección de concentración.

4.3 RESULTADOS**4.3.1 NID**

La dinámica del NID se presenta en la figura 9. En forma global, las concentraciones fluctuaron entre 0.1 µM y 50.1 µM (Tabla 4). El valor mínimo se registró en el epilimnion en octubre de 2008, mientras que el valor máximo se presentó en el hipolimnion en noviembre de 2006.

Durante los períodos de circulación, las concentraciones menores ($0.4 \mu\text{M}$) se registraron durante los años 2007 y 2008, en tanto que la concentración máxima ($25.1 \mu\text{M}$) y el promedio mayor se observaron en 2001.

En la estratificación el epilimnion registró las concentraciones menores, siendo sus valores mínimos de $0.1 \mu\text{M}$ en 2008 y los máximos superiores a $19 \mu\text{M}$ en los años 2000 y 2004. En el metalimnion, las menores concentraciones ocurrieron en 2004 y las mayores, superiores a $22 \mu\text{M}$, se observaron en 2000, 2002, 2004 y 2006. En el hipolimnion, los valores menores se registraron en 2004 y 2008 y la mayor durante el año 2006. Los promedios más altos ocurrieron en 2000.

Tabla 4. Concentraciones de NID (μM) en el lago Alchichica. Mín.= Concentración mínima; Máx.= Concentración máxima; Prom. Promedio; d.e.= desviación estándar; Epi-= epilimnion; Meta-=metalimnion; Hipo-= hipolimnion.

NID	1999			2000			2001			2002			2003		
	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.
Valores anuales	0.4	38.3	7.1 \pm 7.0	0.4	42.4	10.1 \pm 8.9	0.6	33.7	5.5 \pm 6.1	0.3	44.1	8.7 \pm 9.1	0.4	44.0	6.6 \pm 7.4
Circulación	5.5	7.6	6.7 \pm 0.7	7.0	9.3	8.0 \pm 0.6	5.3	25.1	8.8 \pm 5.7	4.2	6.8	5.7 \pm 0.8	3.6	6.7	5.5 \pm 0.9
Epi-	0.4	6.4	2.5 \pm 1.8	0.4	19.2	5.8 \pm 5.2	0.6	6.6	1.7 \pm 1.2	0.3	9.4	3.6 \pm 2.2	0.4	9.3	2.3 \pm 2.0
Estratificación Meta-	2.9	11.3	7.5 \pm 3.0	0.8	29.8	10.4 \pm 9.0	1.5	7.4	4.5 \pm 1.9	2.2	23.9	8.3 \pm 6.0	1.2	19.5	6.9 \pm 5.1
Hipo-	7.6	38.3	19.1 \pm 10.8	5.3	42.4	23.2 \pm 11.6	3.2	22.6	10.0 \pm 6.7	3.1	40.1	18.0 \pm 13.3	1.5	44.0	16.5 \pm 12.5

	2004			2005			2006			2007			2008		
	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.
Valores anuales	0.4	46.8	4.9 \pm 6.6	0.7	31.3	5.3 \pm 5.5	0.3	50.1	5.3 \pm 7.9	0.4	27.5	3.7 \pm 3.9	0.1	31.9	2.8 \pm 3.6
Circulación	0.9	7.3	3.2 \pm 1.7	1.1	8.9	3.2 \pm 1.9	1.1	5.5	2.4 \pm 1.1	0.4	6.8	3.2 \pm 1.9	0.4	6.2	2.2 \pm 1.4
Epi-	0.4	19.5	2.3 \pm 3.4	0.7	7.1	2.0 \pm 1.2	0.3	3.5	1.7 \pm 0.9	0.6	2.9	1.3 \pm 0.5	0.1	1.8	0.8 \pm 0.5
Estratificación Meta-	0.4	25.9	6.4 \pm 6.3	1.2	13.1	5.8 \pm 3.2	0.9	22.3	4.3 \pm 4.4	1.0	10.4	3.7 \pm 2.4	0.7	8.2	2.6 \pm 1.9
Hipo-	1.2	46.8	11.5 \pm 12.3	3.0	31.3	12.7 \pm 7.9	3.2	50.1	16.6 \pm 12.7	1.7	27.5	8.8 \pm 5.8	1.2	14.4	5.9 \pm 3.4

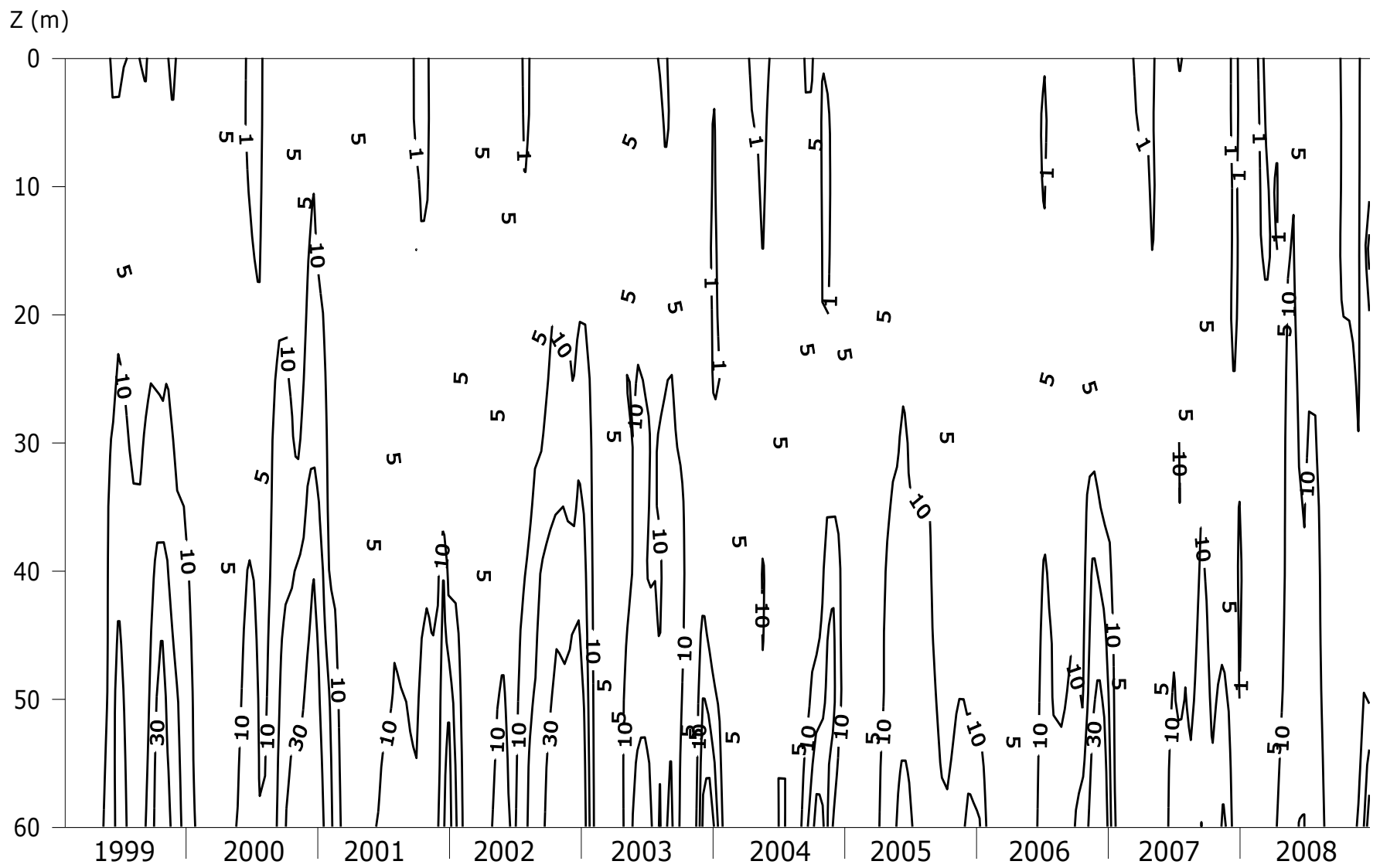


Fig. 9. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de NID (μM) en el lago Alchichica.

4.3.2 N-NH₄⁺

Del diagrama profundidad-tiempo de isopletras de N-NH₄⁺ (Fig. 10) se observó que los años 1999, 2000, 2002, 2004 y 2006 presentaron mayores concentraciones de este nutriente en relación con todo el período de estudio.

Las concentraciones globales mínimas de N-NH₄⁺ (Tabla 5) se presentaron durante los años 2006 y 2008, estando por debajo del límite de detección (ND) en los meses de septiembre, octubre y noviembre. El valor máximo global de todo el período de estudio fue de 49.5 μM (hipolimnion) en noviembre del 2006.

Durante la circulación, las concentraciones menores (0.2 μM) se registraron durante los años 2004 y 2008, en tanto la concentración máxima (23.8 μM) y el promedio mayor se registraron en 2001.

En la estratificación del 2008 se registraron las concentraciones menores, estando por debajo del límite de detección en el epi- y metalimnion y siendo de 0.4 μM en el hipolimnion. Sus valores máximos en el epilimnion fueron mayores a 19 μM en 2000 y 2004. En el metalimnion fue de 29.7 μM en 2000 y en el hipolimnion fueron mayores a 42 μM en los años 2000, 2003, 2004 y 2006. Los promedios más altos ocurrieron en 2000.

Tabla 5. Concentraciones de N-NH₄⁺ (μM) en el lago Alchichica. Mín.= Concentración mínima; Máx.= Concentración máxima; Prom. Promedio; d.e.= desviación estándar; Epi= epilimnion; Meta=metalimnion; Hipo= hipolimnion. ND= por debajo del límite de detección.

N-NH ₄ ⁺	1999				2000				2001				2002				2003			
	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.
Valores anuales	0.1	38.1	6.3	± 7.0	0.3	42.3	9.6	± 8.9	0.3	33.3	4.4	± 6.0	0.1	43.7	8.0	± 9.2	0.2	43.7	4.7	± 7.0
Circulación	4.5	6.1	5.5	± 0.6	6.1	8.5	7.2	± 0.6	4.2	23.8	7.6	± 5.6	3.4	6.1	4.9	± 0.8	3.3	6.3	4.9	± 0.9
Epi-	0.1	6.3	2.2	± 1.8	0.3	19.1	5.6	± 5.2	0.3	6.2	1.2	± 1.2	0.1	8.9	3.4	± 2.2	0.2	9.1	1.8	± 1.9
Estratificación Meta-	1.3	11.2	6.1	± 2.9	0.4	29.7	9.8	± 9.3	0.8	7.0	2.8	± 1.8	0.9	23.4	7.2	± 6.3	0.3	14.0	2.9	± 2.7
Hipo-	6.5	38.1	18.4	± 11.1	4.9	42.3	22.9	± 11.6	0.7	21.8	8.4	± 7.0	2.1	39.6	17.3	± 13.5	0.5	43.7	13.1	± 14.2

	2004				2005				2006				2007				2008			
	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.	Mín.	Máx	Prom.	± d.e.
Valores anuales	0.1	46.5	3.7	± 6.5	0.6	30.6	3.4	± 5.1	ND	49.5	4.1	± 7.7	0.3	27.0	2.6	± 3.7	ND	31.2	1.9	± 3.5
Circulación	0.2	5.8	2.4	± 1.5	0.9	6.5	2.5	± 1.5	0.8	4.6	1.9	± 0.9	0.4	6.4	2.8	± 1.8	0.2	5.5	1.8	± 1.3
Epi-	0.1	19.2	1.9	± 3.4	0.6	4.3	1.5	± 0.8	0.1	3.1	1.3	± 0.7	0.3	1.7	0.9	± 0.4	ND	1.3	0.4	± 0.4
Estratificación Meta-	0.2	25.6	4.7	± 6.5	0.6	5.2	2.2	± 1.1	0.2	21.8	2.6	± 4.3	0.7	6.2	1.7	± 1.2	ND	7.9	1.6	± 1.9
Hipo-	0.6	46.5	9.0	± 13.1	1.0	30.6	9.4	± 9.3	0.9	49.5	14.6	± 13.8	0.7	27.0	6.4	± 6.8	0.4	13.0	3.5	± 3.8

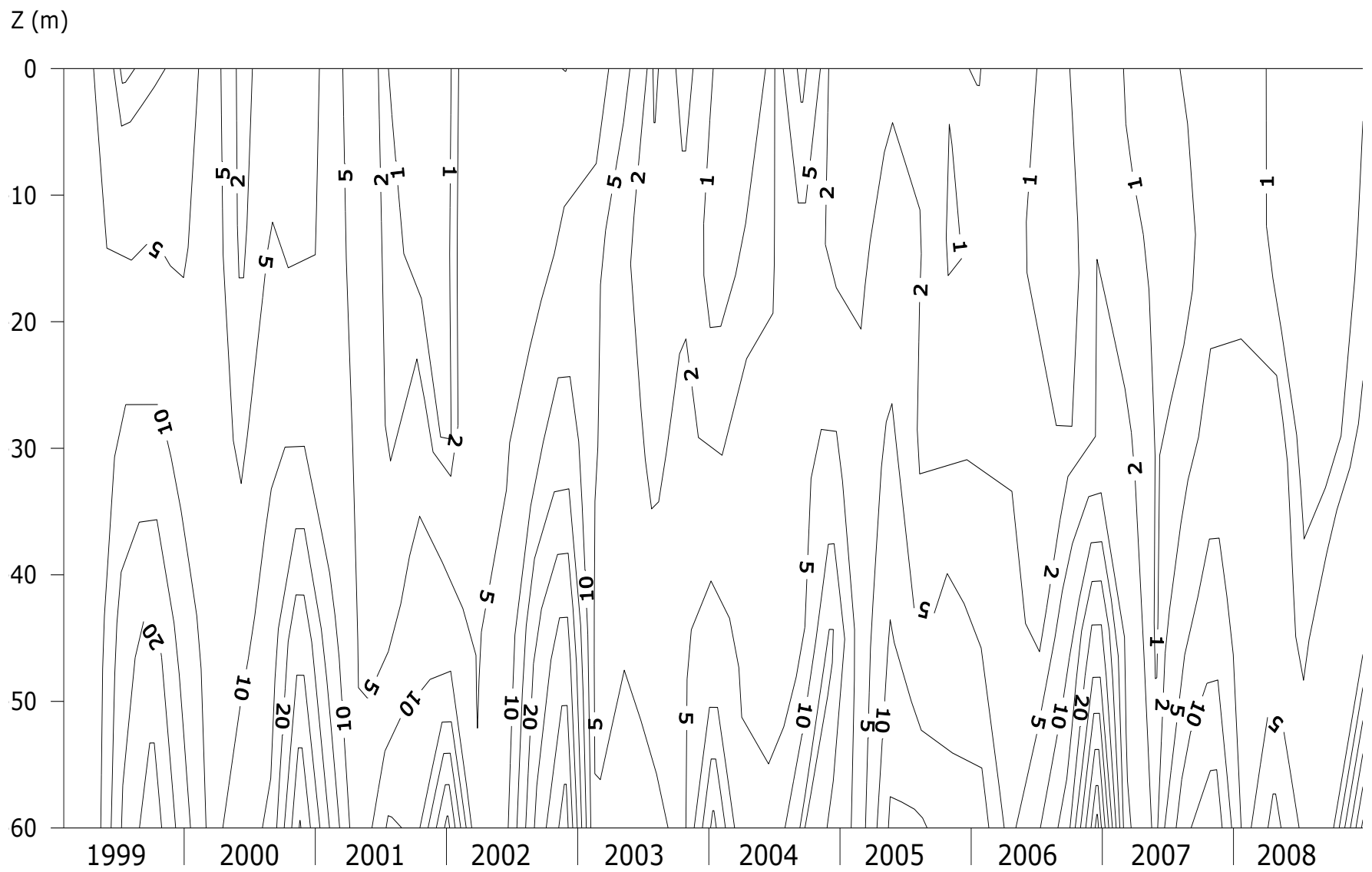


Fig. 10. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NH_4^+ (μM) en el lago Alchichica.

4.3.3 N-NO₃⁻

Del diagrama profundidad-tiempo de isopletras de N-NO₃⁻ (Fig. 11) se observó que los años 2003 y 2005 presentaron las mayores concentraciones de todo el tiempo de estudio.

Las concentraciones mínimas de N-NO₃⁻ (Tabla 6) estuvieron por debajo del límite de detección en 1999, 2000, 2002, 2004, 2007 y 2008 y en los demás años el valor fue de 0.1 µM. El valor máximo de todo el período de estudio ocurrió en 2003 y los promedios mayores en 2003 y 2005.

Durante los períodos de circulación las concentraciones menores estuvieron por debajo del límite de detección en los años 2007 y 2008, la concentración máxima (1.8 µM) ocurrió en 2004 y los promedios mayores se registraron en 1999 y 2001.

En la estratificación se registraron en los 3 estratos del lago del 2000, 2002 y 2008 las menores concentraciones, estando por debajo del límite de detección. Lo mismo ocurrió en el epilimnion de 1999, 2004 y 2007. Los valores máximos en el epilimnion fueron en el 2005 y el promedio mayor en 2001. En el metalimnion e hipolimnion las mayores concentraciones y los mayores promedios se registraron en el 2003.

Tabla 6. Concentraciones de N-NO₃⁻ (µM) en el lago Alchichica. Mín.= Concentración mínima; Máx.= Concentración máxima; Prom. Promedio; d.e.= desviación estándar; Epi-= epilimnion; Meta-=metalimnion; Hipo-= hipolimnion. ND= por debajo del límite de detección.

N-NO ₃ ⁻	1999			2000			2001			2002			2003		
	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.
Valores anuales	ND	4.2	0.7 ± 0.8	ND	1.9	0.4 ± 0.4	0.1	5.1	1.0 ± 1.0	ND	4.2	0.6 ± 0.7	0.1	13.9	1.5 ± 2.7
Circulación	0.9	1.3	1.0 ± 0.2	0.6	0.9	0.7 ± 0.1	0.9	1.3	1.1 ± 0.1	0.5	0.8	0.7 ± 0.1	0.2	0.9	0.5 ± 0.2
Epi-	ND	1.0	0.3 ± 0.2	ND	0.8	0.1 ± 0.2	0.1	1.1	0.5 ± 0.3	ND	0.6	0.2 ± 0.2	0.1	1.1	0.3 ± 0.2
Estratificación Meta-	0.1	4.2	1.3 ± 0.7	ND	1.9	0.5 ± 0.5	0.2	5.1	1.6 ± 1.5	ND	4.2	1.0 ± 1.2	0.1	13.9	3.1 ± 4.0
Hipo-	0.1	1.0	0.5 ± 0.4	ND	1.1	0.2 ± 0.3	0.1	3.2	1.4 ± 1.1	ND	1.1	0.5 ± 0.4	0.1	12.0	2.7 ± 3.4

	2004			2005			2006			2007			2008		
	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.	Mín.	Máx	Prom. ± d.e.
Valores anuales	ND	3.5	0.6 ± 0.6	0.1	9.5	1.3 ± 2.2	0.1	4.6	0.7 ± 0.9	ND	8.7	0.6 ± 1.1	ND	3.3	0.4 ± 0.4
Circulación	0.2	1.8	0.7 ± 0.3	0.1	1.6	0.5 ± 0.3	0.1	0.8	0.4 ± 0.2	ND	0.6	0.3 ± 0.2	ND	0.7	0.3 ± 0.2
Epi-	ND	1.8	0.3 ± 0.3	0.1	2.6	0.4 ± 0.5	0.1	1.0	0.3 ± 0.2	ND	0.8	0.2 ± 0.1	ND	1.0	0.4 ± 0.3
Estratificación Meta-	0.1	3.5	0.8 ± 0.9	0.1	9.5	2.7 ± 3.0	0.1	1.7	0.7 ± 0.5	0.1	8.7	1.1 ± 1.9	ND	3.3	0.6 ± 0.7
Hipo-	0.1	2.7	0.7 ± 0.8	0.1	9.2	2.2 ± 3.0	0.1	3.0	0.6 ± 0.8	ND	7.0	0.9 ± 1.4	ND	1.0	0.4 ± 0.3

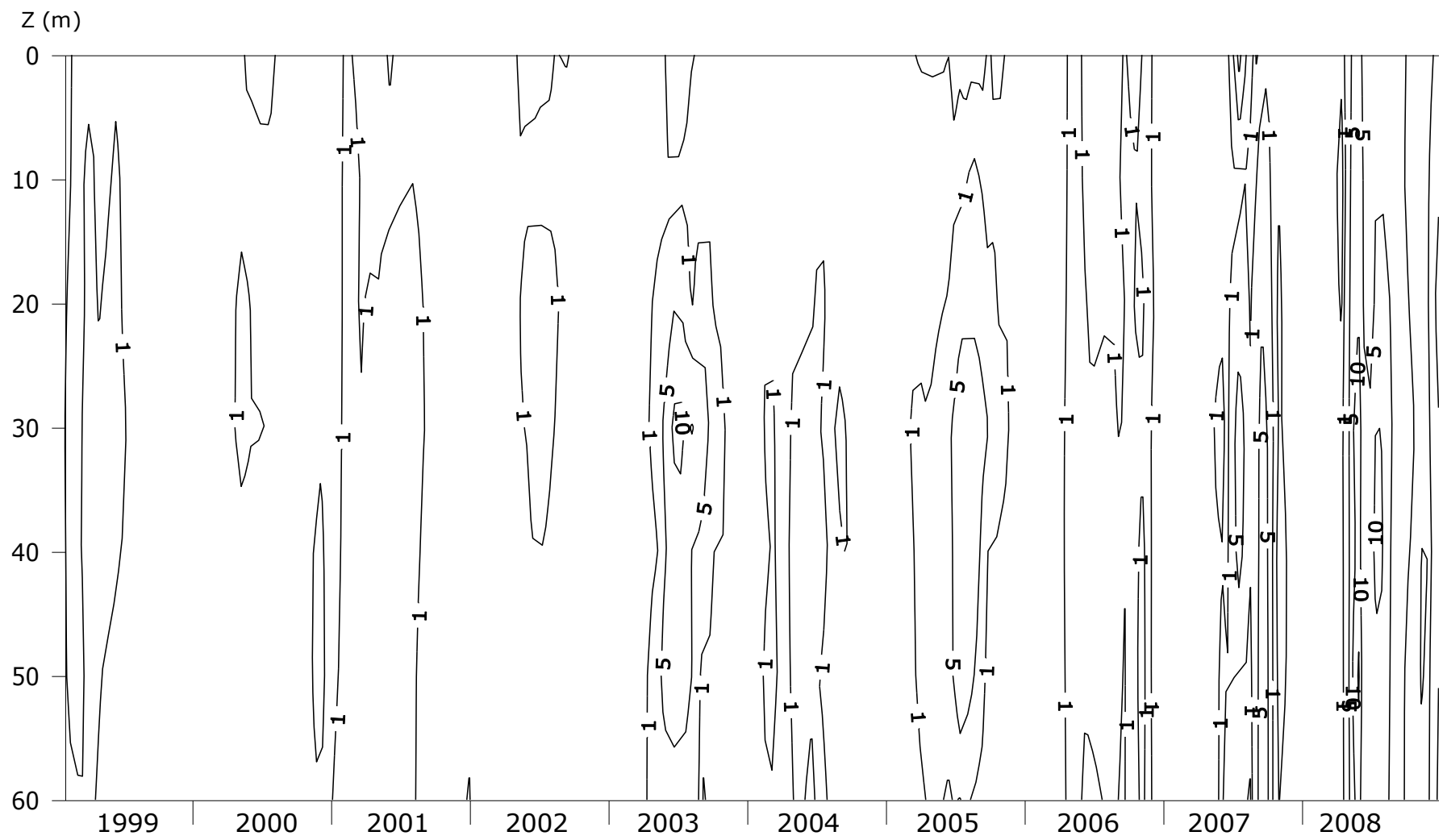


Fig. 11. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NO_3^- (μM) en el lago Alchichica.

4.3.4 N-NO₂⁻

En el diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NO₂⁻ (Fig. 12) muestra que el período comprendido entre 1999 y 2002 presentó las concentraciones menores en relación a 2003-2008, con valores menores a 1 µM.

Las concentraciones mínimas de N-NO₂⁻ (Tabla 7) estuvieron por debajo del límite de detección. Las concentraciones máximas fueron de 8.2 µM en los años 2003, 2004 y 2007 y de 8.3 µM en 2006. Los promedios mayores se encontraron desde 2003 al 2008.

Durante la circulación las concentraciones mínimas estuvieron por debajo del límite de detección excepto en los años 1999, 2005 y 2008 (0.1 µM). La concentración máxima (2 µM) se registró en 2005 y los promedios mayores fueron en los años 2004, 2005 y 2008.

En la estratificación, los 3 estratos del lago registraron concentraciones por debajo del límite de detección. Los valores máximos en el epilimnion y en el metalimnion fueron en 2007. En el hipolimnion las concentraciones mayores registradas fueron de aproximadamente 8.2 µM en los años 2003, 2004, 2006 y 2007. Los promedios más altos en el epilimnion fueron en los años 2003 y 2007, en el metalimnion ocurrieron en 2006 y en el hipolimnion se registraron en 2004 y 2008.

Tabla 7. Concentraciones de N-NO₂⁻ (µM) en el lago Alchichica. Mín.= Concentración mínima; Máx.= Concentración máxima; Prom. Promedio; d.e.= desviación estándar; Epi= epilimnion; Meta=metalimnion; Hipo= hipolimnion. ND= por debajo del límite de detección.

N-NO ₂ ⁻	1999			2000			2001			2002			2003		
	Mín.	Máx	Prom ± d.e.	Mín.	Máx	Prom ± d.e.	Mín.	Máx	Prom ± d.e.	Mín.	Máx	Prom ± d.e.	Mín.	Máx	Prom ± d.e.
Valores anuales	ND	0.4	0.1 ± 0.1	ND	0.3	0.1 ± 0.1	ND	0.5	0.1 ± 0.1	ND	0.5	0.1 ± 0.1	ND	8.2	0.4 ± 1.0
Circulación	0.1	0.2	0.1 ± 0.0	ND	0.1	0.0 ± 0.0	ND	0.1	0.1 ± 0.0	ND	0.1	0.1 ± 0.0	ND	0.1	0.1 ± 0.0
Epi-	ND	0.1	0.1 ± 0.0	ND	0.1	0.1 ± 0.0	ND	0.1	0.1 ± 0.0	ND	0.2	0.1 ± 0.0	ND	0.9	0.2 ± 0.2
Estratificación Meta-	ND	0.1	0.1 ± 0.2	ND	0.3	0.1 ± 0.1	0.1	0.2	0.1 ± 0.0	ND	0.3	0.1 ± 0.1	0.1	3.6	0.8 ± 1.0
Hipo-	ND	0.4	0.0 ± 0.1	ND	0.2	0.1 ± 0.1	0.1	0.5	0.2 ± 0.1	0.1	0.5	0.3 ± 0.1	0.1	8.2	0.8 ± 1.8
	2004			2005			2006			2007			2008		
	Mín.	Máx	Prom ± d.e.	Mín.	Máx	Prom ± d.e.	Mín.	Máx	Prom ± d.e.	Mín.	Máx	Prom ± d.e.	Mín.	Máx	Prom ± d.e.
Valores anuales	ND	8.2	0.6 ± 1.3	ND	6.2	0.5 ± 1.2	ND	8.3	0.5 ± 1.3	ND	8.2	0.6 ± 1.3	ND	6.8	0.5 ± 1.2
Circulación	ND	0.5	0.2 ± 0.1	0.1	2.0	0.2 ± 0.4	ND	0.3	0.1 ± 0.1	ND	1.0	0.1 ± 0.2	0.1	0.4	0.2 ± 0.1
Epi-	0.1	0.5	0.1 ± 0.1	ND	0.5	0.1 ± 0.1	ND	0.3	0.1 ± 0.1	ND	1.7	0.2 ± 0.3	ND	1.2	0.1 ± 0.2
Estratificación Meta-	ND	3.9	0.9 ± 1.1	ND	6.2	0.9 ± 1.6	ND	4.0	1.0 ± 1.3	ND	6.8	0.9 ± 1.5	ND	3.9	0.4 ± 0.7
Hipo-	0.1	8.2	1.8 ± 2.6	ND	6.2	1.2 ± 1.7	ND	8.3	1.4 ± 2.6	0.1	8.2	1.5 ± 2.1	ND	6.8	1.9 ± 2.3

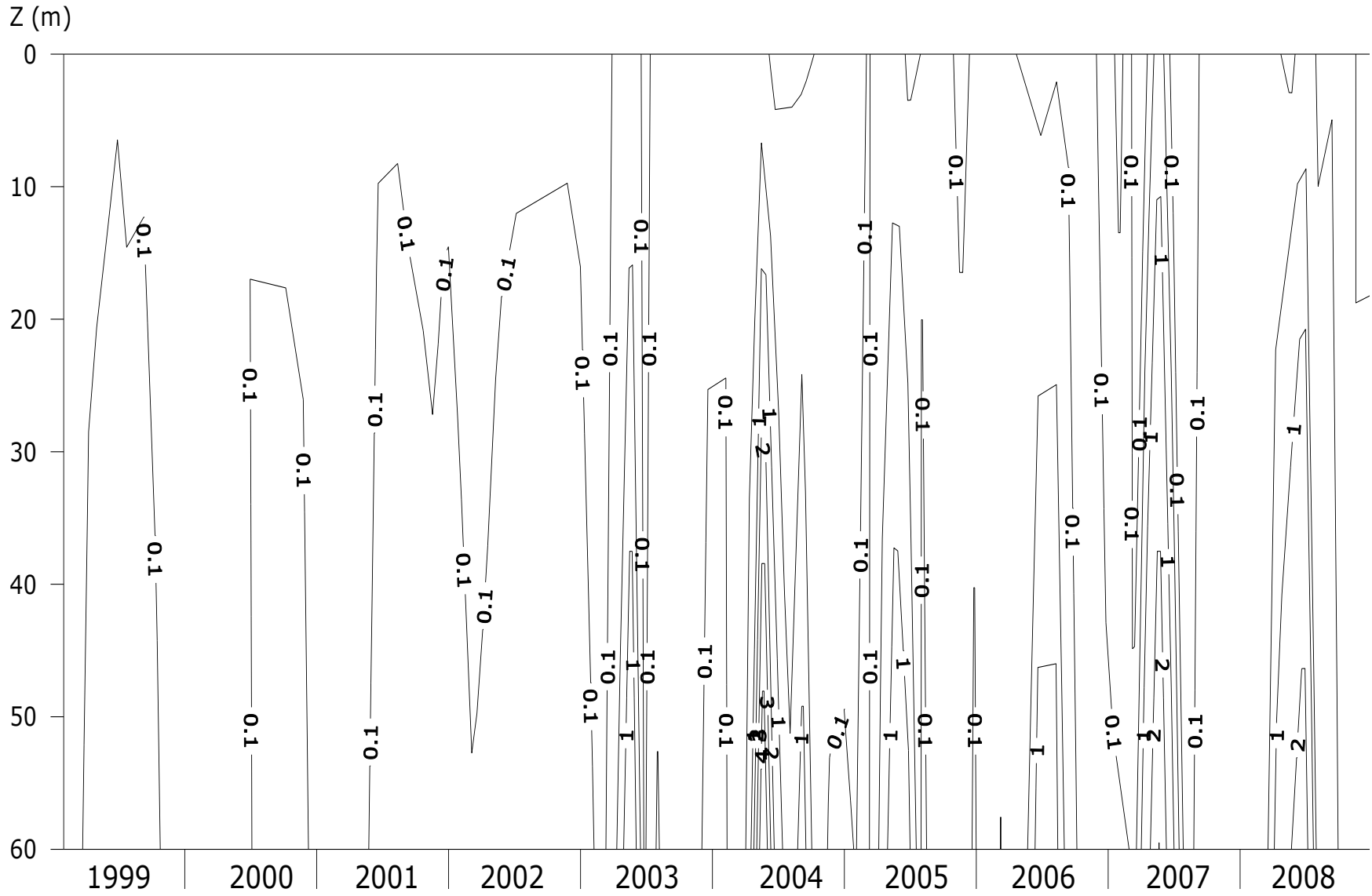


Fig. 12. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de N-NO_2^- (μM) en el lago Alchichica.

4.3.5 Fósforo reactivo soluble

La dinámica del PRS se presenta en la figura 13. En forma global las concentraciones fluctuaron por debajo del límite de detección y 7.6 μM (Tabla 8). El promedio general mayor fue en 2002.

Durante la circulación las concentraciones menores (ND - 0.1 μM) se registraron durante los años 2000 y 2006, en tanto la concentración máxima (2.4 μM) y el promedio mayor se registraron en 2005.

En la estratificación, el epilimnion y el metalimnion registraron las concentraciones menores. El valor mínimo para el hipolimnion fue de 0.1 μM en 2004. Las concentraciones mayores en el epilimnion se registraron en 2005, en el metalimnion fueron en los años 2002, 2003 y 2008. En el hipolimnion, el valor máximo ocurrió en 2003, lo mismo el promedio mayor.

Tabla 8. Concentraciones de PRS (μM) en el lago Alchichica. Mín.= Concentración mínima; Máx.= Concentración máxima; Prom. Promedio; d.e.= desviación estándar; Epi-= epilimnion; Meta-=metalimnion; Hipo-= hipolimnion. ND= por debajo del límite de detección.

PRS	1999			2000			2001			2002			2003		
	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.
Valores anuales	ND	3.2	0.4 \pm 0.6	0.1	3.6	0.6 \pm 0.7	0.2	3.9	0.7 \pm 0.7	0.1	4.2	0.8 \pm 0.8	0.1	7.6	0.6 \pm 1.1
Circulación	0.2	1.7	0.5 \pm 0.4	0.1	0.6	0.3 \pm 0.2	0.2	1.6	0.5 \pm 0.4	0.3	1.2	0.4 \pm 0.2	0.2	0.6	0.5 \pm 0.1
Epi-	ND	0.7	0.2 \pm 0.2	0.1	0.6	0.3 \pm 0.1	0.2	0.7	0.4 \pm 0.1	0.1	0.6	0.2 \pm 0.1	0.1	0.7	0.2 \pm 0.1
Estratificación Meta-	ND	0.9	0.3 \pm 0.3	0.1	1.2	0.5 \pm 0.3	0.3	1.6	0.7 \pm 0.4	0.1	2.3	0.8 \pm 0.5	0.1	2.2	0.4 \pm 0.5
Hipo-	0.3	3.2	1.2 \pm 1.1	0.4	3.6	2.0 \pm 0.9	0.6	3.2	1.6 \pm 0.8	0.9	3.5	1.8 \pm 0.9	0.2	7.6	1.9 \pm 2.2

PRS	2004			2005			2006			2007			2008		
	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.
Valores anuales	0.1	6.4	0.6 \pm 0.8	0.1	4.4	0.7 \pm 0.8	0.1	4.1	0.4 \pm 0.6	0.2	3.4	0.5 \pm 0.6	0.2	6.0	0.7 \pm 0.7
Circulación	0.4	1.2	0.6 \pm 0.2	0.4	2.4	0.8 \pm 0.4	0.1	0.5	0.3 \pm 0.1	0.2	0.8	0.4 \pm 0.2	0.2	0.8	0.4 \pm 0.1
Epi-	0.1	0.7	0.3 \pm 0.2	0.1	1.2	0.3 \pm 0.2	0.1	0.5	0.2 \pm 0.1	0.2	0.6	0.3 \pm 0.1	0.2	0.7	0.4 \pm 0.1
Estratificación Meta-	0.1	1.9	0.5 \pm 0.5	0.1	1.4	0.4 \pm 0.3	0.1	0.8	0.2 \pm 0.1	0.2	0.9	0.4 \pm 0.2	0.3	2.4	0.6 \pm 0.5
Hipo-	0.1	6.4	1.5 \pm 1.6	0.6	4.4	1.8 \pm 1.1	0.2	4.1	1.1 \pm 1.1	0.4	3.4	1.4 \pm 0.9	0.5	3.4	1.2 \pm 0.7

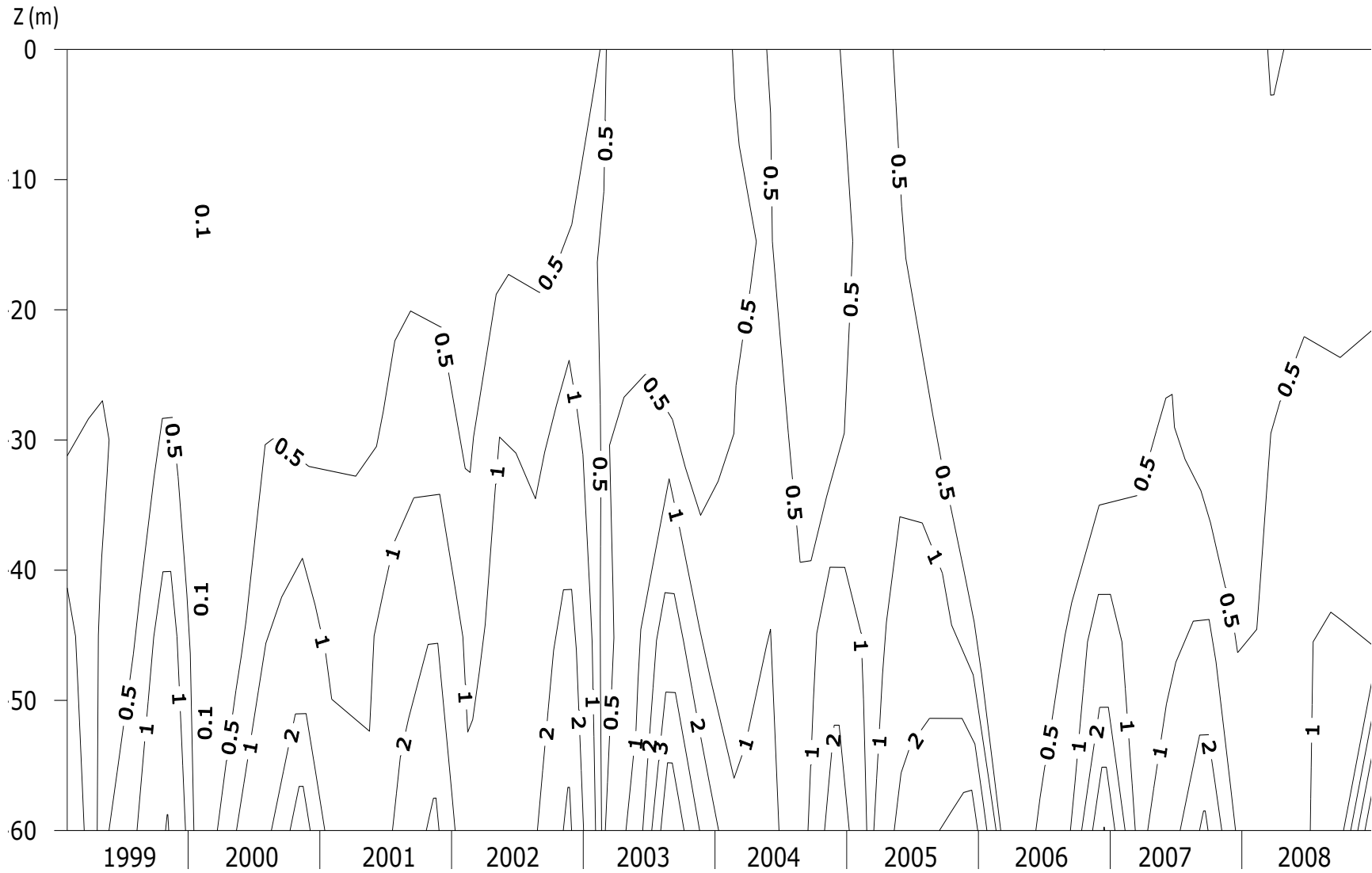


Fig. 13. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de PRS (μM) en el lago Alchichica.

4.3.6 Sílice reactivo soluble

La dinámica del SiRS se presenta en la figura 14. La concentración de SiRS (Tabla 9) mostró una variación global de 0.2 a 69.6 μM . El valor mínimo se presentó en febrero de 2000, mientras que el valor máximo se registró en julio de 2007. El promedio mayor fue en 2005.

Durante la circulación la concentración menor (0.2 μM) se registró en 2000, en tanto que la concentración máxima (35 μM) y el promedio mayor se registraron en 2005.

En la estratificación el epilimnion presentó las concentraciones mínimas (0.3 μM) y máximas (22 μM) en 2005 y 2001, respectivamente. El promedio mayor se registró en 2006, con $8.0 \pm 3.5 \mu\text{M}$. El metalimnion registró la menor concentración (0.5 μM) en 2000, la mayor concentración (26.0 μM) en 2008 y el promedio mayor en 2005 con $8.7 \pm 6.4 \mu\text{M}$. En el hipolimnion el valor mínimo fue de 1.1 μM en 2004, el valor máximo (69.6 μM) ocurrió en 2007 y el promedio mayor, lo mismo que el metalimnion, en 2005, con $31.8 \pm 16.2 \mu\text{M}$.

El hipolimnion presenta las mayores concentraciones, con tendencia a irse incrementando conforme avanza la estratificación (Fig. 15).

Tabla 9. Concentraciones de SiRS (μM) en el lago Alchichica. Mín.= Concentración mínima; Máx.= Concentración máxima; Prom. Promedio; d.e.= desviación estándar; Epi= epilimnion; Meta=metalimnion; Hipo= hipolimnion.

SiRS	1999			2000			2001			2002			2003		
	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.
Valores anuales	1.1	29.0	8.3 \pm 6.9	0.2	22.5	4.8 \pm 5.0	0.8	37.4	7.6 \pm 8.6	0.7	30.5	5.5 \pm 6.2	0.6	48.6	5.2 \pm 6.8
Circulación	3.3	8.9	6.1 \pm 2.5	0.2	1.6	0.8 \pm 0.3	0.8	14.0	2.8 \pm 3.6	0.7	7.9	1.8 \pm 1.3	1.4	6.6	3.2 \pm 1.3
Epi-	1.1	10.0	5.0 \pm 2.7	1.0	8.9	4.5 \pm 2.0	0.8	22.0	3.3 \pm 3.6	1.5	7.0	4.1 \pm 1.8	1.3	13.0	3.2 \pm 2.7
Estratificación Meta-	1.1	20.7	7.5 \pm 6.5	0.5	12.0	4.3 \pm 3.6	1.1	24.5	8.7 \pm 6.9	0.9	12.6	4.0 \pm 3.5	0.6	13.6	4.6 \pm 3.0
Hipo-	11.7	29.0	21.0 \pm 5.7	1.6	22.5	14.0 \pm 5.5	6.1	30.1	17.0 \pm 9.1	1.2	30.5	12.4 \pm 9.4	3.1	48.6	13.8 \pm 13.5
	2004			2005			2006			2007			2008		
	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.	Mín.	Máx	Prom. \pm d.e.
Valores anuales	0.6	35.0	6.2 \pm 5.8	0.3	57.5	11.8 \pm 13.1	1.0	43.3	7.5 \pm 6.5	1.2	69.6	8.9 \pm 11.7	0.6	35.7	6.2 \pm 6.8
Circulación	0.7	17.0	4.0 \pm 3.6	1.1	35.0	8.6 \pm 7.6	1.0	9.2	3.3 \pm 2.1	2.2	15.4	5.5 \pm 3.2	0.6	11.7	2.9 \pm 2.5
Epi-	0.6	7.7	4.4 \pm 1.4	0.3	11.7	4.4 \pm 3.5	2.5	18.1	8.0 \pm 3.5	1.4	12.1	3.7 \pm 2.5	2.4	21.4	5.5 \pm 3.8
Estratificación Meta-	0.6	21.3	7.4 \pm 6.2	1.9	22.9	8.7 \pm 6.4	1.4	16.4	6.0 \pm 4.1	1.2	19.2	6.2 \pm 4.8	1.3	26.0	6.9 \pm 6.3
Hipo-	1.1	35.0	12.0 \pm 9.8	7.8	57.5	31.8 \pm 16.2	5.1	43.3	15.2 \pm 10.0	7.3	69.6	25.7 \pm 18.0	1.6	35.7	12.3 \pm 10.2

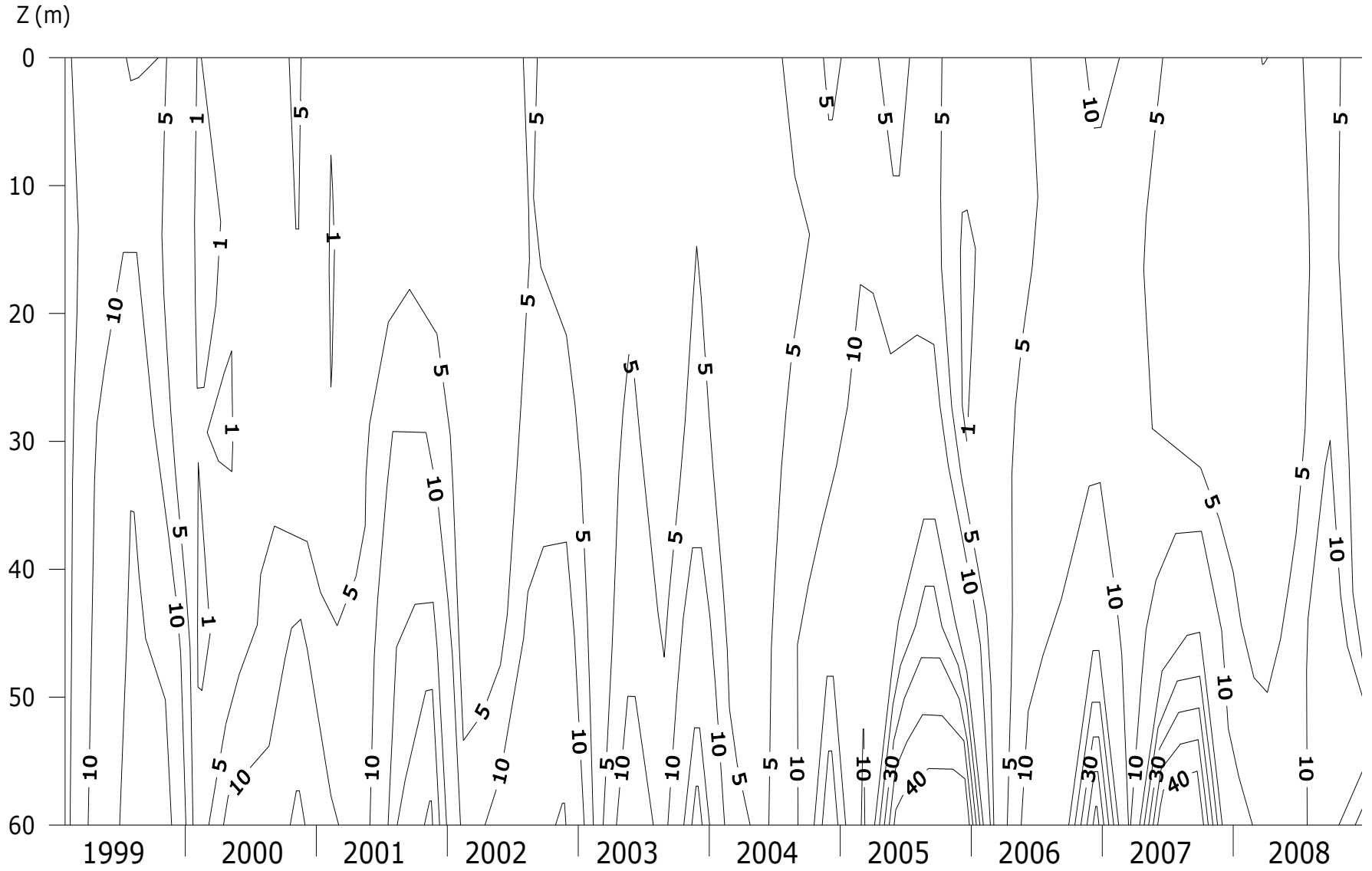


Fig. 14. Diagrama profundidad-tiempo de isopletas de SiRS (μM) en el lago Alchichica.

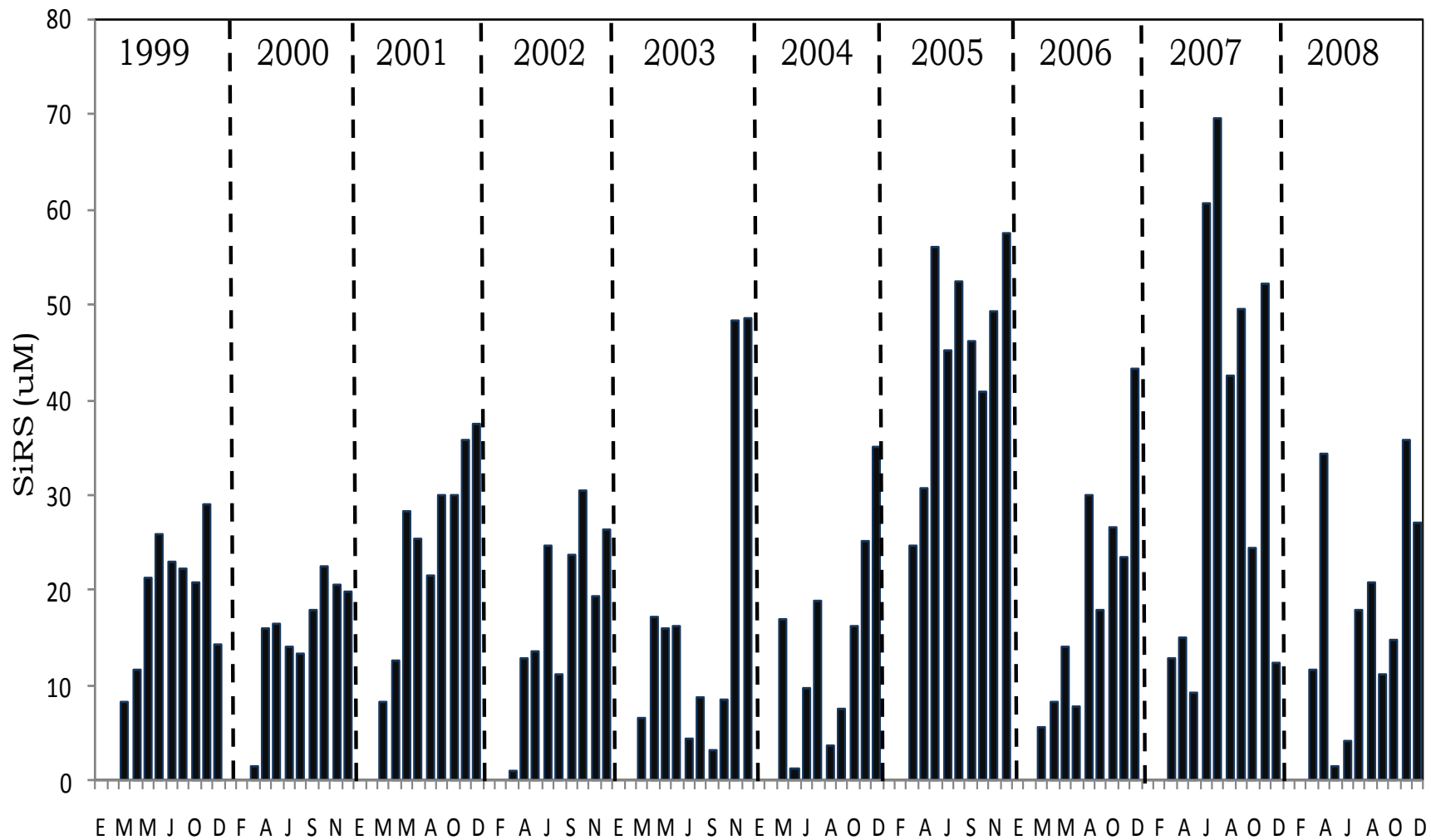


Fig. 15. Variación de la concentración de SiRS (μM) en el hipolimnion del lago Alchichica.

4.4 DISCUSIÓN

Las concentraciones de los nutrientes se ven afectadas principalmente por la temperatura, el OD y la densidad fitoplanctónica. Durante el período de estratificación, los nutrientes disminuyen en el epilimnion y metalimnion debido a su consumo por parte del fitoplancton, mientras que en el hipolimnion se van acumulando por la sedimentación de los organismos (lo que se discute posteriormente) y por reacciones químicas que liberan nutrientes -particularmente PRS- de los sedimentos (Wetzel, 2001). La disminución de los nutrientes en el epilimnion y su concentración en el hipolimnion es característico de lagos con curvas de tipo clinógrado (Wetzel, 2001). Este comportamiento es similar al de otros lagos tropicales monomícticos cálidos, como Pirámide (Galat *et al.*, 1981) y Amvrakia (Danielidis *et al.*, 1996); en ellos, al igual que en Alchichica, la acumulación de nutrientes en el hipolimnion, favorecida por la anoxia, termina al ser liberados durante la circulación, con lo que se produce el nuevo florecimiento de diatomeas.

Los lagos tropicales pierden nitrógeno por desnitrificación durante la anoxia prolongada y, consecuentemente, dicho nutriente se vuelve el factor que más frecuentemente limita el crecimiento fitoplanctónico (Lewis, 2002). Esta limitación fue confirmada por los experimentos realizados por Ramos *et al.* (2008) en el lago Alchichica.

La deficiencia de nitrógeno en el epilimnion favorece el desarrollo de *Nodularia spumigena*, la cual -al introducir nitrógeno al medio- incrementa temporalmente este nutriente en el sistema, aunque la disminución del fósforo termina por limitar el florecimiento de esta cianoprocariota. Dicho comportamiento se ha descrito para otros lagos, como el Clear (Horne *et al.*, 1979), donde se presentan los valores mayores de nitrógeno tras el florecimiento de *Aphanizomenon flos-aquae*, cianoprocariota fijadora de nitrógeno, similar también a lo que se ha observado para *N. spumigena* en otros sistemas acuáticos (Huber y Hamel, 1985).

En el lago Alchichica se encuentran siempre concentraciones muy bajas de nitrógeno, fósforo y sílice. Sas (1989) propone que las concentraciones limitantes corresponden a 7.1 μM de DIN, 0.3 μM de PRS y 17.8 μM de SiRS. Según estas concentraciones, durante la circulación del lago siempre fue limitante el SiRS y el NID (excepto en el año 2000), mientras que durante la estratificación fueron limitantes los tres nutrientes en el epilimnion y metalimnion, excepto el PRS que no fue limitante en los años 2001 y 2008.

Las proporciones estequiométricas muestran que el sílice ($\text{N:Si} > 1$ and $\text{Si:P} < 16$) es limitante sobre todo al comienzo del período de mezcla del lago, cuando se produce el florecimiento de

diatomeas, mientras que el nitrógeno es limitante ($N:P < 16$ and $N:Si < 1$) durante la estratificación del lago.

La importancia de la relación N:P en desencadenar la formación de florecimientos ha sido discutida en numerosos trabajos, entre los cuales se encuentra el de Smith (1983), quien indica que los florecimientos de cianoprocaritas ocurren bajo una relación 29:1, mientras que Hecky y Kilman (1988) señalan que dominan especies cianoprocaritas con heterocitos bajo una relación 11:1. Se pone de manifiesto que, aunque sean diferentes las proporciones de los diferentes autores, una relación N:P baja en todo caso se encuentra asociada con florecimientos de cianoprocaritas fijadoras de nitrógeno.

Una baja concentración de nutrientes restringen los procesos fotosintéticos y respiratorios del fitoplancton. Diversas observaciones realizadas en experimentos de mesocosmos han mostrado que la dominancia de las diatomeas en el fitoplancton disminuye rápidamente cuando la concentración de Si es menor a $2 \mu\text{M}$ (Andreassen y Wassmann, 1998) ó $3 \mu\text{M}$ (Interlandi *et al.*, 1999). Las concentraciones de nutrientes en el lago Alchichica son mucho más bajas en comparación con otros lagos de estado trófico similar (Ryves *et al.*, 2003; Chu *et al.*, 2005). Es probable que el tiempo de residencia del agua sea muy baja, lo cual puede interrumpir el suministro de silicatos terrestres (Adame *et al.*, 2008). Esto podría explicar las concentraciones bajas de sílice y la causa posible de que sea el nutriente limitante para el crecimiento de fitoplancton en el Lago Alchichica, en particular porque son las diatomeas las que dominan la biomasa fitoplanctónica, especialmente una especie de tamaño grande.

CAPÍTULO 5

PARÁMETROS BIOLÓGICOS

5.1 INTRODUCCIÓN

El fitoplancton constituye la base de las cadenas tróficas pelágicas y, por lo tanto, cualquier cambio cuantitativo o cualitativo puede afectar la dinámica de los niveles tróficos superiores debido a la variabilidad en su biomasa y producción (Shiah *et al.*, 1996). La luz, la temperatura, la disponibilidad de nutrimentos y el consumo herbívoro son cuatro de los factores más importantes que regulan la producción y la biomasa del fitoplancton. De estos cuatro factores, el elemento que normalmente condiciona la producción primaria del fitoplancton es la disponibilidad de los nutrimentos (principalmente compuestos de nitrógeno, fósforo y sílice). Sin embargo, el factor que limita el crecimiento del fitoplancton varía dependiendo de la zona de estudio e incluso en la misma zona en función de las condiciones ambientales que en ella se den (Margalef, 1983).

La intensidad de la radiación luminosa, la disponibilidad de nutrimentos y gases, así como la transparencia del cuerpo de agua, definen un gradiente vertical único (Esteves, 1998). En los trópicos, la estratificación del fitoplancton se relaciona con adaptaciones a diferentes intensidades de luz (Margalef, 1983; Reynolds, 2006). Por otro lado, las variaciones en la distribución horizontal de las especies planctónicas se relacionan con la interacción y la velocidad del viento, la estabilidad térmica de la columna de agua, la entrada de afluentes en los lagos, el contenido de nutrimentos y la turbulencia. Los cambios estacionales en la abundancia y la composición del fitoplancton pueden presentarse a escalas temporales medidas en semanas, meses, o en el curso de un año, en donde las poblaciones se incrementan o disminuyen y las especies van siendo sustituidas unas por otras. En general, el ciclo anual se caracteriza por presentar fluctuaciones en la abundancia total de especies influidas principalmente por la disponibilidad de nutrimentos (Reynolds, 2006).

La disponibilidad de nutrimentos y, por lo tanto, la estructuración del fitoplancton, se encuentran en estrecha relación con la estructura térmica del lago (Lewis, 1983). En el transcurso del año, el fitoplancton, va adaptándose a las condiciones del medio, desde el agua turbulenta y rica en nutrimentos (mezcla invernal) al agua estratificada, con el epilimnion agotado en nutrimentos.

La estructura de tamaños del fitoplancton es el principal mecanismo que controla la organización trófica de las comunidades planctónicas (Tremblay y Legendre, 1994; Legendre y Rassoulzadegan, 1995) y, en consecuencia, las tasas de regeneración de la materia orgánica. En condiciones productivas, como ocurre en los florecimientos, se establecerá la red trófica herbívora y la materia orgánica producida por fotosíntesis fluirá principalmente a través del zooplancton, siendo finalmente transferida a los niveles tróficos superiores o exportada hacia los sedimentos (Tremblay y Legendre, 1994). Por el contrario, la cadena trófica microbiana predominará en los sistemas oligotróficos, donde una fracción significativa de la materia orgánica se recicla *in situ*, reduciéndose la cantidad exportada. De acuerdo con la disponibilidad de nitrógeno y la estructura de tamaños del fitoplancton, cada sistema trófico puede colocarse en una determinada posición entre los tipos tróficos extremos: el microbiano y el herbívoro (Legendre y Rassoulzadegan, 1995).

Como ya se mencionó en la introducción previa de este trabajo, se ha sugerido (Frenette *et al.*, 1994) que la biomasa del fitoplancton pequeño ($< 2 \mu\text{m}$) tiende a permanecer relativamente constante en el tiempo, a diferencia del fitoplancton más grande ($> 2 \mu\text{m}$), el cual tiende a “perdersse” más fácilmente por sedimentación y herbivoría. Así, la cantidad de materia particulada que se exporta hacia el fondo depende del tamaño de las partículas que se generan, de las que se incorporan en la zona superficial de la columna de agua (Simon *et al.*, 2002; Poister y DeGuelle, 2005) y del consumo del fitoplancton por parte del zooplancton (Veronesi *et al.*, 2002; Viner-Mozzini *et al.*, 2003; Chung *et al.*, 2004).

La determinación de la concentración de la Cl-a permite evaluar la producción primaria y efectuar una estimación de la biomasa fitoplanctónica (Li y Smayda, 1998; Huot *et al.*, 2007). La Cl-a es el pigmento terminal fotosintético en la absorción de la luz, pues aunque la energía haya sido capturada por otros pigmentos, es transferida a la Cl-a antes de ser utilizada en las reacciones fotoquímicas (Sakshaug *et al.*, 1997). Por ello y porque está presente en todos los organismos planctónicos fotosintetizadores (Margalef, 1983), este pigmento suele usarse como una medida de la biomasa fitoplanctónica fotosintéticamente activa (Li y Smayda, 1998).

Aunque la concentración de Cl-a puede ser una buena aproximación a la biomasa fitoplanctónica, la relación cuantitativa no es exacta debido a que la cantidad celular varía. Esta variación que no sólo se presenta entre los distintos grupos y especies, sino también dentro de una misma especie, da variaciones cuantitativamente significativas, desde estacionales hasta diarias. Estas variaciones intraespecíficas se deben a que los productores primarios están continuamente sujetos a oscilaciones de las condiciones ambientales en el espacio y en el tiempo. Para mantener su productividad han desarrollado estrategias adaptativas que compensan estos cambios ambientales (Claustre *et al.*, 1994). Así, el fitoplancton ajusta su composición de clorofila para adaptarse a los

cambios en la radiación solar, lo que se llama fotoaclimatación (Bricaud *et al.*, 1995). Pero la relación entre la biomasa y la Cl-a varía también con el crecimiento de la célula, la disponibilidad de nutrientes y la temperatura. La razón de esto es que las poblaciones naturales están formadas por distintas especies, con diversas fases de crecimiento y estados fisiológicos y nutricionales variables. Todos estos factores influyen en la cantidad pigmentaria celular y, por lo tanto, en la relación entre la Cl-a y la biomasa.

Aun con todo lo anterior, la concentración de Cl-a puede utilizarse como una aproximación a la cantidad de biomasa fitoplanctónica existente en la columna de agua. Así, su concentración aumentará cuando la cantidad de células fitoplanctónicas aumente, por la resuspensión de células algales o por el aumento de la irradiación solar y la disminución de la turbidez, que provocan un aumento de la fotosíntesis (Soto *et al.*, 1993). En cambio, la concentración disminuirá cuando lo haga la cantidad de fitoplancton en el medio, por una disminución de la cantidad de nutrientes disponibles en la columna de agua, por una disminución de la fotosíntesis debida a un incremento de la turbidez, o por la muerte celular de la comunidad fitoplanctónica. Esta muerte celular puede ser resultado, entre otros motivos, de un aumento de la biomasa total de zooplancton, que hará aumentar el consumo del fitoplancton (Li y Smayda, 1998).

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Trabajo de campo

Para evaluar la concentración de la Cl-a en la columna de agua se tomaron las muestras en las mismas profundidades (10) que para los nutrientes. Las muestras se etiquetaron y transportaron al laboratorio en frascos oscuros y en refrigeración.

Para la determinación de los flujos de sedimentación del fitoplancton se consideró el período enero-diciembre del 2007. Se emplearon trampas de sedimento marca KC-Denmark, las cuales consisten en cilindros de acrílico (diámetro= 80/74 mm, longitud= 450 mm, volumen= 1.9 L) con una proporción longitud: diámetro de 6, lo que garantiza que el material atrapado no se resuspenda (p. e., $\geq 5:1$ Punning *et al.*, 2003).

Se colocó un anclaje en la zona central y más profunda del lago, con tres estaciones, constituidas por cuatro trampas cada una; en total 12 trampas (Fig. 16). Cuando el lago se encontró estratificado, se colocaron de la siguiente manera: la primera estación (a) en la base del epilimnion, la segunda estación (b) justo por debajo del metalimnion y la tercera estación (c) en el hipolimnion,

aproximadamente a tres metros del sedimento para evitar la resuspensión. Durante el período de circulación, las profundidades de las dos primeras trampas se distribuyeron equidistantemente en la columna de agua (20 y 40 m), permaneciendo la trampa del fondo en la misma posición.

Las trampas se llenaron con agua filtrada (tamaño de poro de 100 μm) de la profundidad donde se colocaron para garantizar la ausencia de seston en los cilindros. Una vez recuperadas las trampas, el agua y el material capturado se homogenizaron y filtraron a través de una malla de 100 μm para eliminar el zooplancton grande ó "swimmers" (PilskaIn, 2004). El contenido -agua y material atrapado- de cada trampa se almacenó en recipientes de plástico de 0.5 L previamente lavados con HCl al 2% y enjuagados tres veces con agua desionizada para evitar la contaminación de las muestras (Karl *et al.*, 1991). Las muestras se fijaron con solución yodo-lugol al 2%.

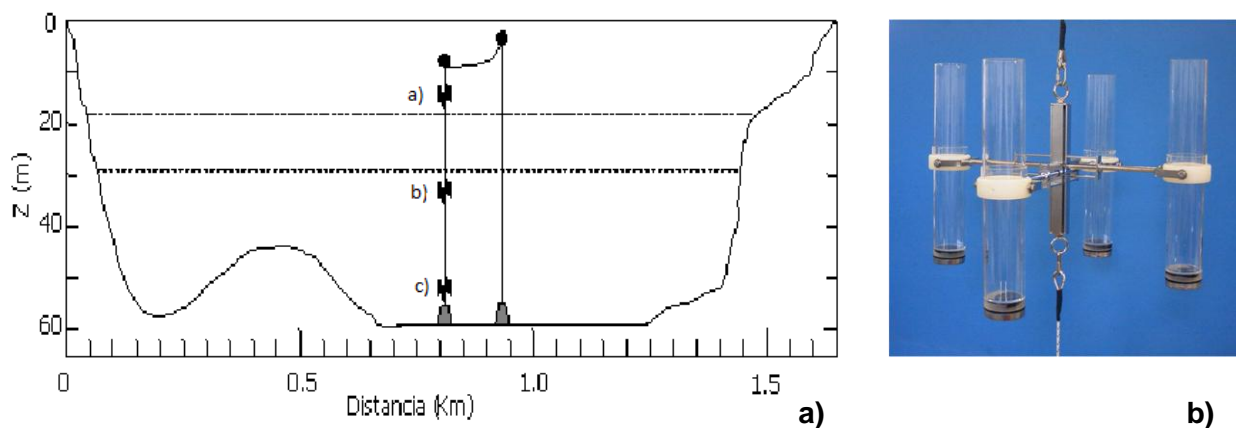


Fig. 16. a) Diagrama de las trampas de sedimento colocadas en el lago Alchichica durante la estratificación, **b)** Trampas de sedimento.

5.2.2 Trabajo de laboratorio

5.2.2.1 Determinación de la concentración de Cl-a total y fraccionada

a) Fraccionamiento "clásico"

A lo largo de los 10 años se llevó a cabo un fraccionamiento simple considerando solo dos fracciones de talla: **i)** "grande": nano y microfitoplancton ($> 2 \mu\text{m}$) y **ii)** "pequeña": picofitoplancton ($< 2 \mu\text{m}$). Para ello se filtraron 50 mL de cada una de las muestras a través de un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/F, con apertura de poro nominal de 0.7 μm , lo cual retuvo a lo que se consideró como Cl-a total. Otro volumen equivalente fue filtrado primero a través de un filtro de policarbonato

Millipore TTTP (apertura de poro de 2 μm) y posteriormente a través de un filtro Whatman GF/F (poro nominal de 0.7 μm). La clorofila retenida en el primer filtro correspondió al fitoplancton de "talla grande", mientras que la que pasó a través del primer filtro pero quedó retenida en el segundo, corresponde al fitoplancton de "talla pequeña". Esto se realizó con la finalidad de evaluar el porcentaje de contribución de cada una de las dos fracciones de tallas del fitoplancton a la biomasa fitoplanctónica total.

Para la extracción de la Cl-a se trituró cada filtro GF/F con ayuda de un macerador de tejidos y adicionando 10 mL de acetona al 90%. Los filtros TTTP fueron puestos directamente en acetona, sin maceración. El período de extracción correspondió a 20 horas aproximadamente, permaneciendo las muestras en oscuridad y refrigeración.

El extracto se centrifugó a 3,000 rpm durante 15 minutos y se realizaron las lecturas de fluorescencia en un fluorómetro marca Turner Designs, modelo 10-AU previamente calibrado. El fluorómetro fue calibrado para proporcionar una resolución alta en sacrificio de un menor intervalo de detección (se calibró en el intervalo más bajo de concentración, útil para aguas oligotróficas como es el caso del lago Alchichica). La calibración se realizó con un estándar primario de Cl-a líquido de Turner Designs, con concentración de 15.5 $\mu\text{g L}^{-1}$ de Cl-a libre de Cl-b, en una solución al 90 % de acetona.

En las ocasiones en que las muestras fueron diluidas con acetona para poder ser leídas dentro del rango de detección, se tomó en consideración el factor de dilución respectivo.

b) Fraccionamiento "nuevo"

Paralelamente al estudio de la biomasa fitoplanctónica fraccionada con la división anterior (micro + nanofitoplancton y picofitoplancton), durante 2008 se llevó a cabo otro fraccionamiento separando en seis fracciones con la finalidad de separar al picofitoplancton ($< 2 \mu\text{m}$), nanofitoplancton (que considera a especies cuyo tamaño se encuentra en el intervalo de 2 y 20 μm) y al microfitoplancton (cuyo tamaño se encuentra entre 20 y 200 μm). Como el microfitoplancton abarca un intervalo de tamaño mucho mayor, se contempló subdividirlo en tres fracciones (de 20 a 40 μm , de 40 a 100 μm y mayor a 100 μm), considerando que -de acuerdo con estudios anteriores- se han reportado a la especie microfitoplanctónica *Cyclotella alchichicana* como la especie más grande, con una talla entre 35 y 63 μm (Oliva *et al.*, 2008). Los intervalos considerados fueron los siguientes:

Fracción de talla	Clasificación	Taxa esperados
0.22 – 0.7 μm	Picofitoplancton de talla pequeña	<i>Synechococcus nidulans</i>
0.7 – 2 μm	Picofitoplancton de talla grande	<i>Synechocystis</i> sp.
2 – 20 μm	Nanofitoplancton	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>
20 – 40 μm	Microfitoplancton de talla pequeña	<i>Oocystis submarina</i>
40 – 100 μm	Microfitoplancton de talla intermedia	<i>Cyclotella alchichicana</i>
> 100 μm	Microfitoplancton de talla grande	<i>Chaetoceros</i> sp.

A diferencia de las fracciones pequeñas (0.22, 0.7 y 2 μm) que fueron retenidas en filtros, las fracciones mayores (20, 40 y 100 μm) se retuvieron directamente en mallas de nylon. Los filtros utilizados de 0.2 μm y 2 μm fueron de policarbonato, marca Millipore GTTP y TTTP respectivamente, en tanto que los filtros de 0.7 μm (apertura nominal de poro) marca Whatman GF/F corresponden a fibra de vidrio. Para la extracción de la Cl-a se realizó el mismo procedimiento que el descrito en el punto anterior (5.2.2.1). Las mallas fueron puestas directamente en acetona para su extracción. Para el análisis cualitativo del fitoplancton se utilizó un microscopio Leika.

5.2.2.2 Determinación de pigmentos accesorios

Como ya fue expuesto en la introducción de este capítulo, un tema muy discutido es la utilización de la Cl-a como indicador de la biomasa fitoplanctónica. No obstante, la cantidad de Cl-a es proporcional al volumen celular y no al número, por lo que células grandes, como las que dominan en el Alchichica, tendrán más clorofila que células pequeñas (Reynolds, 2006).

Los grupos de especies dominantes corresponden a las diatomeas- específicamente a *Cyclotella alchichicana* y *Cyclotella choctawhatcheeana*- y a las cianoprocaritas, particularmente *Nodularia spumigena*. Durante la circulación invernal, cuando se produce el florecimiento de diatomeas y en el desarrollo del DCM, domina *Cyclotella alchichicana*. Mientras que durante la estratificación temprana se produce un florecimiento de *Nodularia spumigena*.

La corroboración del uso de la Cl-a, como indicador de la biomasa fitoplanctónica, se realizó mediante HPLC, utilizando la técnica de Vidussi *et al.* (1996). Se analizaron los siguientes 15 pigmentos fotosintéticos liposolubles: clorofila-a, clorofila-b, clorofila-c1, clorofila-c2, zeaxantina, violaxantina, cantaxantina, alloxantina, diadinoxantina, fucoxantina, prasinoxantina, peridina, 19'Hexanoyloxy- fucoxantina, 19'Butanoyloxyfucoxantina y beta carotenos.

Para esto, las muestras se filtraron a través de filtros Millipore TTTP de 0.2 μm y se mantuvieron en sequedad (sílica-gel), oscuridad y congelación (-5°C) hasta su análisis. Los análisis por HPLC se

realizaron en el laboratorio del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR, B.C.S.). El procedimiento consistió en poner cada filtro en un tubo de extracción de 10 mL de volumen, al que se le agregó 5 mL de metanol (disolvente) grado HPLC. En este tubo se trituró el filtro, con una punta plástica unida a un taladro de baja velocidad, hasta que quedó totalmente en suspensión en el metanol. Inmediatamente después, dicha suspensión se refrigeró a 4°C durante 24 horas, tiempo en el cual fueron extraídos los pigmentos fotosintéticos (Vidussi *et al.*, 1996). El extracto se centrifugó a 1000 rpm durante 5 min. para concentrar los pigmentos. De cada muestra se inyectaron 600 µL al sistema HPLC con la ayuda de un automuestreador, conectado bidireccionalmente a una computadora.

Todos los estándares se calibraron en el instrumento de cuantificación, es decir, las señales de detección de los pigmentos se calibraron de acuerdo a su tiempo de retención (tiempo específico en el que un pigmento se detecta y cuantifica). Posteriormente, con base en una concentración conocida de los estándares, se cuantificaron las concentraciones de los pigmentos de cada muestra.

5.2.2.3 Determinación del flujo vertical de fitoplancton

Para el análisis cuantitativo del fitoplancton obtenido de las trampas de sedimentación se siguió la metodología de Utermöhl, recomendada por Hasle (1978). Se utilizaron cámaras de sedimentación, microscopios invertidos dotados de contraste de fases y columnas de sedimentación de 10 mL. La cuantificación celular se hizo hasta alcanzar 400 células de la taxa más abundante. Con este criterio el intervalo de confianza para el valor medio fue de $\pm 10\%$ (Wetzel y Likens, 1979). Se contaron por separado las células con contenido celular (cuya estructura se apreciara sin daños; Smayda, 1978) y los frústulos vacíos, para estimar la relevancia del flujo de ópalo biogénico (Romero *et al.*, 2002).

5.2.3 Trabajo de gabinete

5.2.3.1 Cl-a total y fraccionada

Las lecturas del fluorómetro se convirtieron a $\mu\text{g Cl-a L}^{-1}$ utilizando el algoritmo de la ecuación 1, indicada en el método 445.0 de la United States Environmental Protection Agency, National Exposure Research Laboratory (Arar y Collins, 1997). Este método fue específicamente diseñado para utilizar la misma marca y modelo de fluorómetro empleado en la presente investigación (i.e., Turner Designs 10-AU).

$$C_{s,u} = \frac{(C_{e,u})(VE)(FD)}{V_m} \quad (\text{Ecc. 1})$$

Donde:

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

$C_{e,u}$ = concentración de Cl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) no corregida

VE = volumen (L) de la extracción antes de ser diluida

FD = factor de dilución

V_m = volumen (L) de toda la muestra de agua

Se graficó la concentración de Cl-a de las distintas tallas de fitoplancton por separado (diagramas profundidad-tiempo de isopletras de concentración de Cl-a) y se calculó la aportación (porcentaje) de cada una de ellas a la concentración de Cl-a total en el lago y en cada estrato del lago (epi, meta e hipolimnion).

Con la finalidad de calcular la concentración de Cl-a total y fraccionada por unidad de área, se integraron los valores muestreados utilizando el ajuste polinomial de integración de la Cl-a ("Polynomial fit for integration of the chlorophyll", Legendre y Legendre, 1998) siguiendo la ecuación 2.

$$Cl\text{-a int.} = \sum \frac{Z_2 - Z_1}{2} (Cl\ 1 - Cl\ 2) \quad (\text{Ecc. 2})$$

Donde:

Cl-a int. = clorofila-a integrada (mg/m^2)

\sum = sumatoria

Z = profundidad

Cl 1 = Cl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) en profundidad 1

Cl 2 = Cl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) en profundidad 2

Se realizaron comparaciones estadísticas de todos los años de forma temporal y espacial, usando pruebas de Anova junto a pruebas de Tukey, para observar diferencias particulares entre las variables utilizadas.

5.2.3.2 Flujo vertical de fitoplancton

a) Concentración celular

La concentración celular (céls mL⁻¹) se obtuvo para cada especie utilizando las ecuaciones 3 y 4 (Villafañe y Reid, 1995).

$$C_{sp} = N / V_b \quad (\text{Ecc. 3})$$

$$V_b = (A_b \times V) / A_t \quad (\text{Ecc. 4})$$

Donde:

- C_{sp} = concentración de células por mL
- N = número de células contadas en el volumen barrido
- V_b = volumen barrido
- A_b = área barrida
- V = volumen sedimentado
- A_t = área total de la cámara

b) Cálculo de flujos

Los flujos (céls m⁻² d⁻¹) de fitoplancton fueron calculados con la ecuación 5 (Reynolds, 1976).

$$F_{sp} = (C_{sp} \times V_{tr}) / (V_{fil} \times t \times A_{tr}) \quad (\text{Ecc. 5})$$

Donde:

- F_{sp} = flujo de células (células metro⁻² día⁻¹)
- C_{sp} = concentración de células de una especie por mL
- V_{tr} = volumen de la trampa (mL)
- V_{fil} = volumen filtrado (mL)
- t = tiempo que se mantuvo puesta la trampa (días)
- A_{tr} = área de la trampa (m²)

Se elaboraron gráficas bivariadas de frecuencia *versus* abundancia (logaritmo natural de la abundancia total de cada especie) de las especies fitoplanctónicas, para clasificarlas en una de las siguientes categorías: dominantes (altas abundancia y frecuencia), constantes (baja abundancia, alta frecuencia), temporales (alta abundancia, baja frecuencia) y raras (bajas abundancia y frecuencia). Para obtener la frecuencia de aparición se utilizó la ecuación 6.

$$\%Fr = (N_{sp} \times 100) / N_t \quad (\text{Ecc. 6})$$

Donde:

- %Fr = Porcentaje de frecuencia de la especie
- N_{sp} = Número de muestras en que la especie se presenta
- N_t = Número total de muestras

Las líneas divisorias corresponden a las medias de los porcentajes de frecuencia y del logaritmo de la abundancia para todas las especies (García de León, 1988).

Para las gráficas profundidad vs. tiempo de las variables biológicas se utilizó el software Surfer versión 7.0 (Golden Software, 1999). Dichas gráficas son útiles en Limnología como técnica de visualización de las dinámicas estacionales que se producen en las variables fisicoquímicas y biológicas en el agua del lago, observándose la sucesión de ciclos en el tiempo de estudio (Cossavella, 2003; Corral, 2006).

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Clorofila-a total

Durante todo el período de estudio, la biomasa fitoplanctónica total (BFT) manifestó un comportamiento regular. Cada año, en el período de circulación, se presentó el florecimiento de diatomeas, con variaciones en su intensidad que se reflejaron en la concentración de Cl-a. En tanto, en la estratificación se observaron concentraciones mayores de Cl-a en el metalimnion, lo que se relaciona directamente con la presencia del máximo profundo de clorofila (DCM).

En forma global, la biomasa fitoplanctónica (BF) presentó dos patrones regulares de distribución y/o abundancia, uno anual y uno cada dos años, es decir, bienal. En el patrón anual, se observó un florecimiento invernal de diatomeas compuesto básicamente por *Cyclotella alchichicana*, con una distribución relativamente homogénea a lo largo del perfil vertical y con altas concentraciones de Cl-a durante el período de circulación del lago. Posteriormente, en la estratificación temprana (ET), el mayor aporte de BF ocurrió a través del florecimiento de la cianoprocariota *Nodularia spumigena*, la cual se concentró en la zona superficial del lago. Durante la estratificación bien establecida (EBE) y tardía (ETa) se desarrolló cada año un DCM, con las mayores concentraciones de Cl-a asociadas al metalimnion.

El patrón bienal se caracterizó porque la mayor cantidad de BF, con relación a la duración e intensidad del florecimiento invernal de diatomeas, se presentó en los años pares (2000, 2002, 2004, 2006 y 2008), mientras que las concentraciones menores se presentaron en los años impares (1999, 2001, 2003, 2005 y 2007).

La figura 17 muestra la dinámica de la BFT. La variación global va de 0.01 a 51 $\mu\text{g L}^{-1}$. El valor mínimo se presentó en junio del 2000, mientras que el valor máximo se registró en enero del 2004. El promedio general del período 1999-2008 fue de $3.9 \pm 3.3 \mu\text{g L}^{-1}$ de Cl-a.

Durante los períodos de circulación, la concentración menor ($1.2 \mu\text{g L}^{-1}$) se registró durante 1999, en tanto la concentración máxima ($51 \mu\text{g L}^{-1}$) se obtuvo en 2004. Los promedios globales, durante la circulación del lago, oscilaron entre $2.8 \pm 1.4 \mu\text{g L}^{-1}$, durante 2003, y $11.8 \pm 3.4 \mu\text{g L}^{-1}$, durante 2000.

En la estratificación la concentración mínima ($0.01 \mu\text{g L}^{-1}$) se registró en el hipolimnion durante el período de estratificación bien establecida del año 2000, en tanto la concentración máxima ($35 \mu\text{g L}^{-1}$) se obtuvo en el metalimnion de septiembre del año 2004. En cuanto a los promedios globales, durante la estratificación del lago, éstos fluctuaron entre $1.9 \pm 1.5 \mu\text{g L}^{-1}$, durante 2001, y $3.7 \pm 4.2 \mu\text{g L}^{-1}$, durante 1999.

Se registraron diferencias significativas ($p < 0.01$) interanuales. Todos los años, a excepción de 2002 y 2008 presentaron valores de Cl-a inferiores a $0.5 \mu\text{g L}^{-1}$, como concentraciones mínimas. Estas concentraciones ocurrieron en el epilimnion de los años 2000, 2003, 2004 y 2006 y en el hipolimnion de la mayoría de los años (1999, 2001, 2004, 2005, 2006 y 2007). Las anomalías de la BFT (Fig. 18) muestran claramente la alternancia de años más productivos con años menos productivos.

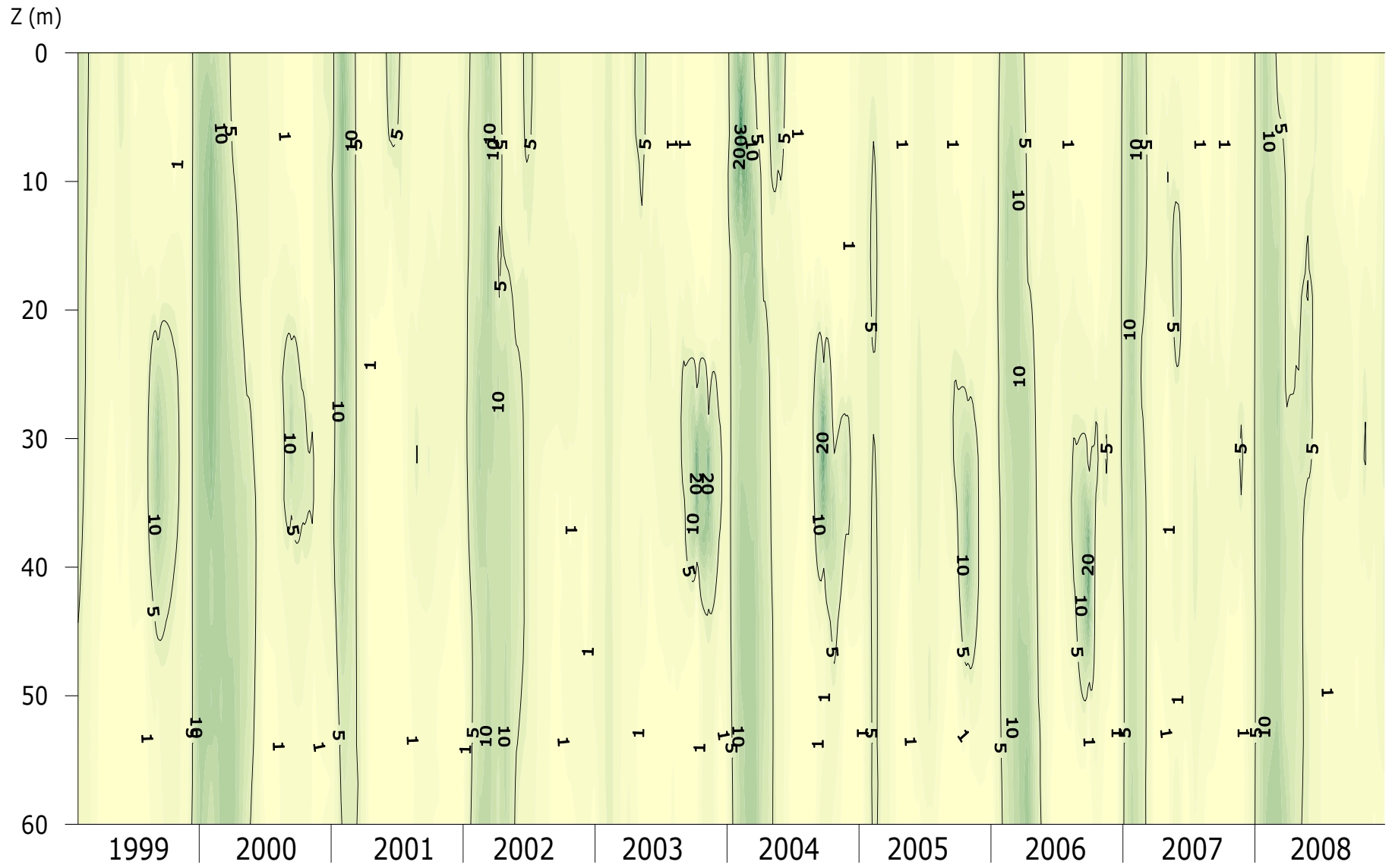


Fig. 17. Distribución de la clorofila-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) en función de la profundidad y el tiempo en el lago Alchichica

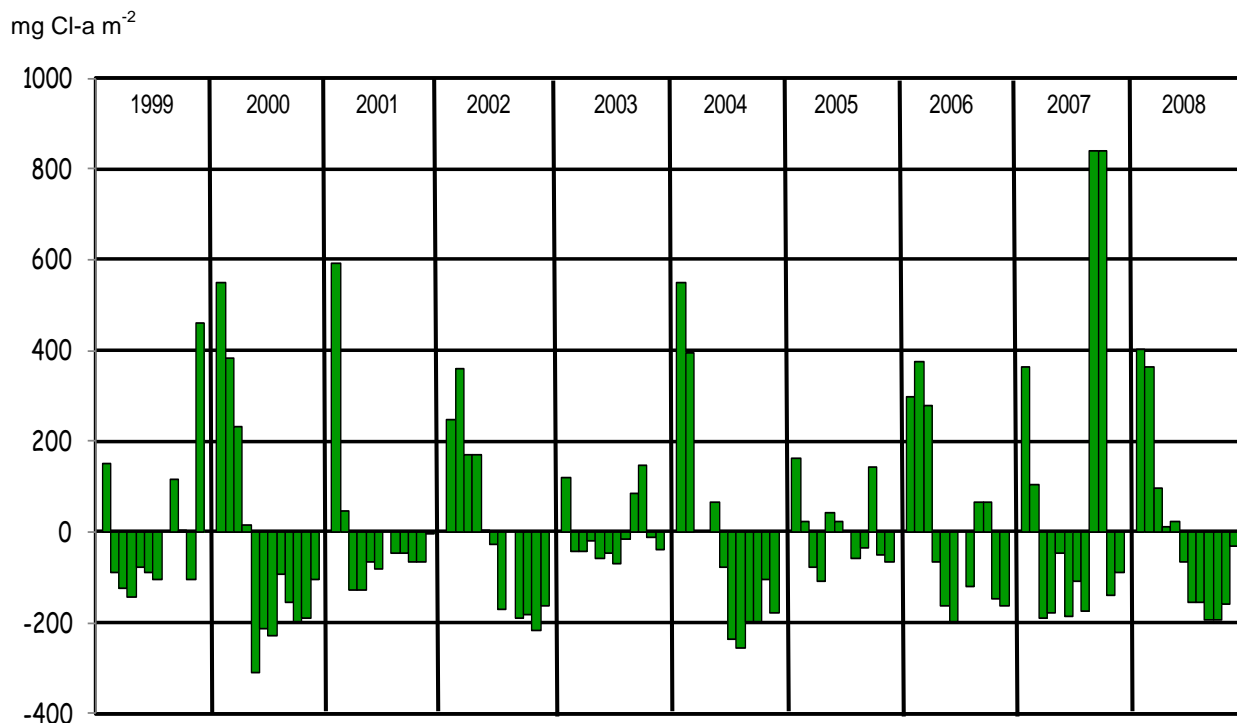


Fig. 18. Variación temporal de las anomalías de la concentración de la BF integrada (mg m^{-2}) en el lago Alchichica.

Al analizar los valores de Cl-a integrada en la columna de agua por mes (Fig. 19), se observó que los valores fluctuaron ampliamente entre 40 y 860 mg m^{-2} , para los años 2001 y 2000, respectivamente. Se confirma lo ya anteriormente descrito, acerca de que es durante el período de circulación cuando se tienen las mayores concentraciones de Cl-a, $505 \pm 244 \text{ mg m}^{-2}$, variando entre 96 y 860 mg m^{-2} .

De todo el período de estudio, en estratificación se registran las menores concentraciones de Cl-a integrada, teniendo un promedio general de $156 \pm 98 \text{ mg m}^{-2}$, variando entre 40 y 458 mg m^{-2} .

Se registraron las concentraciones más altas de Cl-a integrada durante la estratificación bien establecida, así como en la estratificación tardía. Estas concentraciones corresponden a los aportes realizados por el máximo profundo de clorofila, los que pueden ser observados también en la figura 17. Se aprecia que destacan los años 1999, 2000, 2003, 2004, 2005 y 2006.

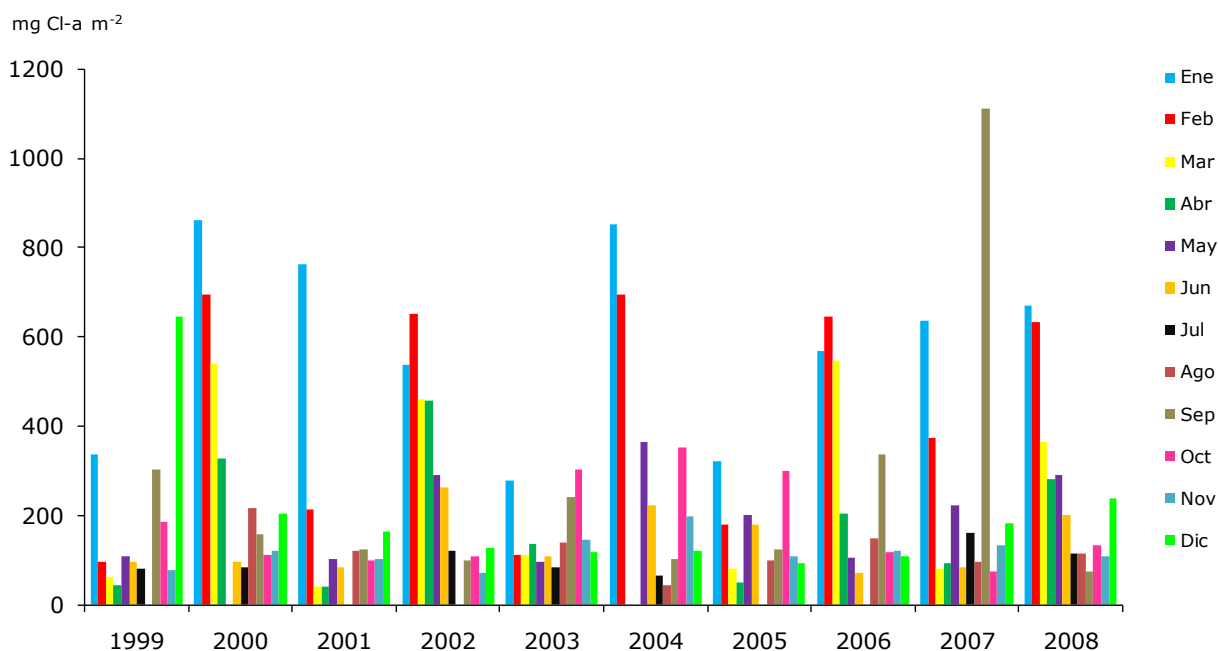


Fig. 19. Concentración mensual de CI-a integrada en la columna de agua.

5.3.2. Clorofila-a por fracción de tamaños

La talla grande ($> 2 \mu\text{m}$) presentó un comportamiento similar a la BFT (Fig. 20), puesto que esta fracción es la que predomina en el lago Alchichica y la que más contribuye a la biomasa total. Los valores de CI-a total de esta talla variaron entre $0.01 \mu\text{g L}^{-1}$ (en el epilimnion, durante la ET de 2001) y $35.5 \mu\text{g L}^{-1}$ (en el metalimnion, durante la EBE de 2004).

El promedio general del período 1999–2008 fue de $3.0 \pm 3.0 \mu\text{g L}^{-1}$ de CI-a, registrándose los promedios anuales menores ($1.9 \pm 1.4 \mu\text{g L}^{-1}$) en los años 2003 y 2005. Los promedios anuales mayores ($4.4 \pm 4.0 \mu\text{g L}^{-1}$ y $4.2 \pm 4.1 \mu\text{g L}^{-1}$) se registraron en 2000 y 2006, respectivamente.

Los valores anuales de la CI-a de talla grande integrada (Tabla 10) en la columna de agua registraron una amplia variación, con una concentración mínima de 6 mg m^{-2} en el mes de marzo de 2001 y de 2007 y una concentración máxima de 755 mg m^{-2} en enero de 2001. Su variación interanual global fue significativa ($p < 0.01$).

La talla pequeña ($< 2 \mu\text{m}$) presentó valores bajos (Fig. 21). Los valores de CI-a de esta talla variaron entre $0.01 \mu\text{g L}^{-1}$ (en el epilimnion, durante el período de estratificación temprana de 1999) y $10.9 \mu\text{g L}^{-1}$ (durante la circulación del año 2000). El promedio general del período fue de 0.7 ± 0.5

$\mu\text{g L}^{-1}$ de Cl-a, registrándose en 2001 el promedio anual menor ($0.5 \pm 0.2 \mu\text{g L}^{-1}$) y en 2007 el promedio anual mayor, con $0.9 \pm 0.9 \mu\text{g L}^{-1}$.

Los valores anuales de la Cl-a integrada en la columna de agua de la talla pequeña presentaron una concentración mínima de 9 mg m^{-2} en junio de 2001 y enero de 2008 y una concentración máxima de 207 mg m^{-2} en febrero de 2007. No se presentaron diferencias significativas interanuales de esta talla de fitoplancton.

Tabla 10. Biomasa fitoplanctónica fraccionada expresada como Cl-a integrada (mg m^{-2}) en la columna de agua. Prom.= promedio; d.e.= desviación estándar; Mín.= valor mínimo; Máx.= Valor máximo.

	Talla > 2 μm				Talla < 2 μm			
	Prom. \pm	d. e.	Mín.	Máx.	Prom. \pm	d. e.	Mín.	Máx.
1999	130 \pm	175	19	636	34 \pm	27	16	113
2000	257 \pm	235	51	653	43 \pm	41	18	143
2001	135 \pm	200	6	755	28 \pm	13	9	56
2002	234 \pm	197	42	632	41 \pm	13	26	64
2003	106 \pm	72	26	238	29 \pm	21	13	72
2004	193 \pm	173	29	535	31 \pm	24	12	81
2005	114 \pm	86	29	270	35 \pm	18	19	84
2006	248 \pm	243	55	661	38 \pm	24	15	104
2007	117 \pm	89	6	312	53 \pm	51	22	207
2008	190 \pm	129	52	498	46 \pm	31	9	126

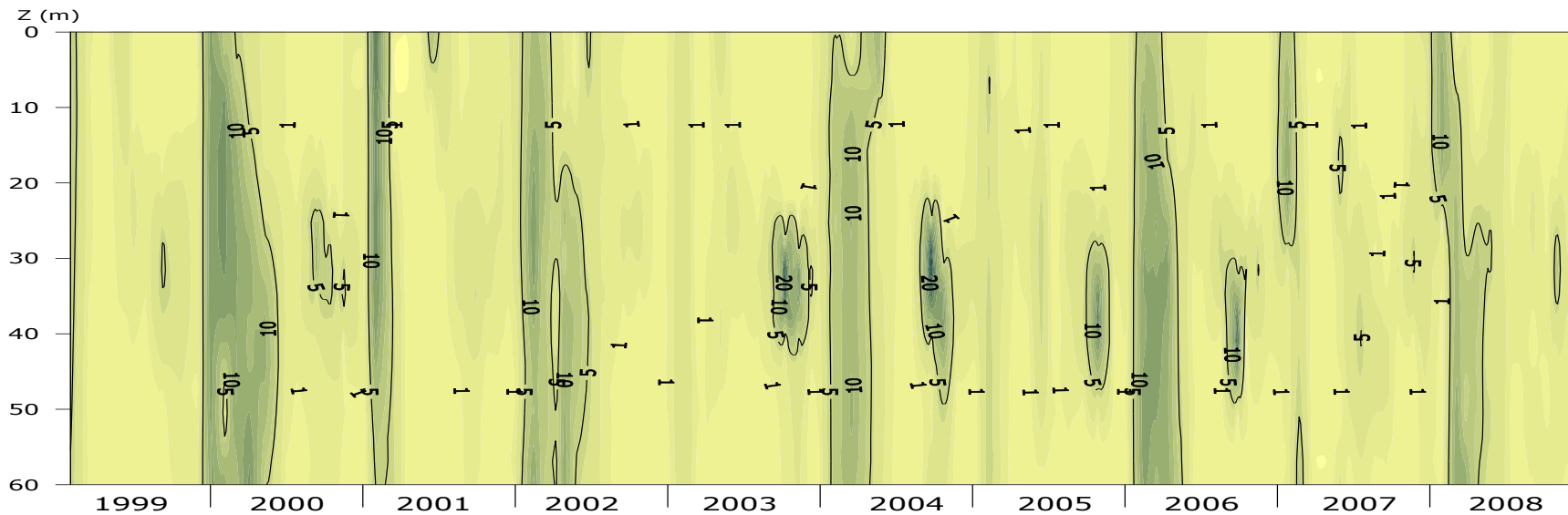


Fig. 20. Distribución de la concentración de Cl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) correspondiente a la fracción grande ($> 2 \mu\text{m}$), en función de la profundidad y el tiempo en el lago Alchichica.

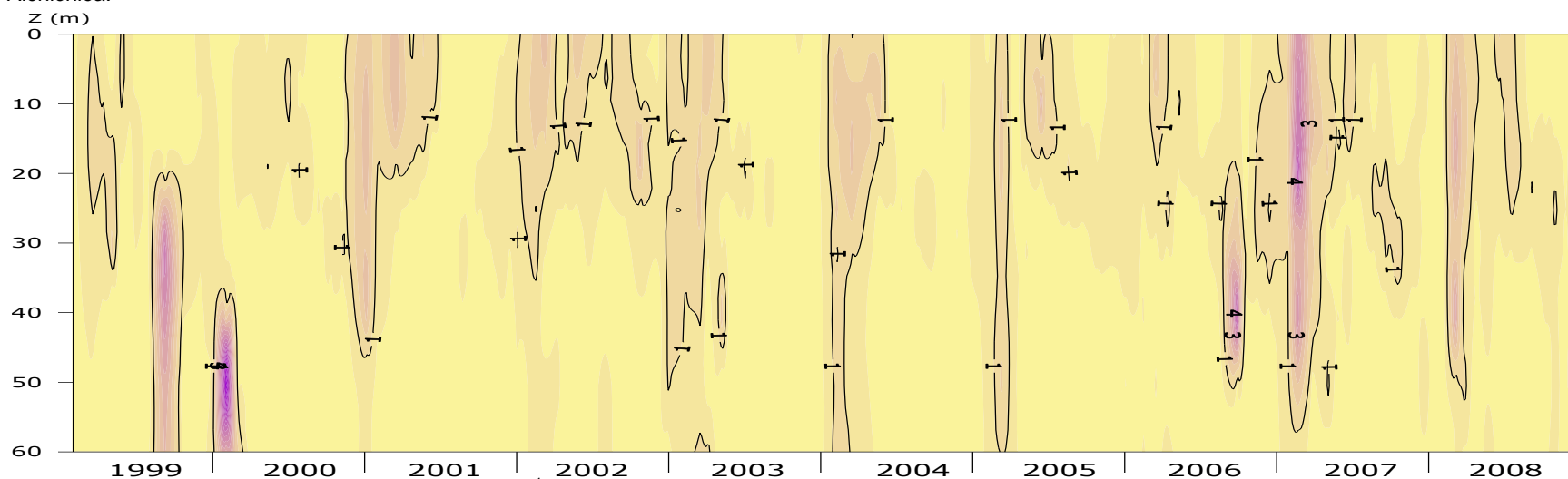


Fig. 21. Distribución de la concentración de Cl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) correspondiente a la fracción pequeña ($< 2 \mu\text{m}$), en función de la profundidad y el tiempo en el lago Alchichica.

Al graficar la contribución porcentual (Fig. 22) de ambas tallas, se observó como el fitoplancton correspondiente a la talla > 2 µm (nano y microfitoplancton) dominó en el lago Alchichica, siendo su porcentaje de contribución a la BF superior al 70%.

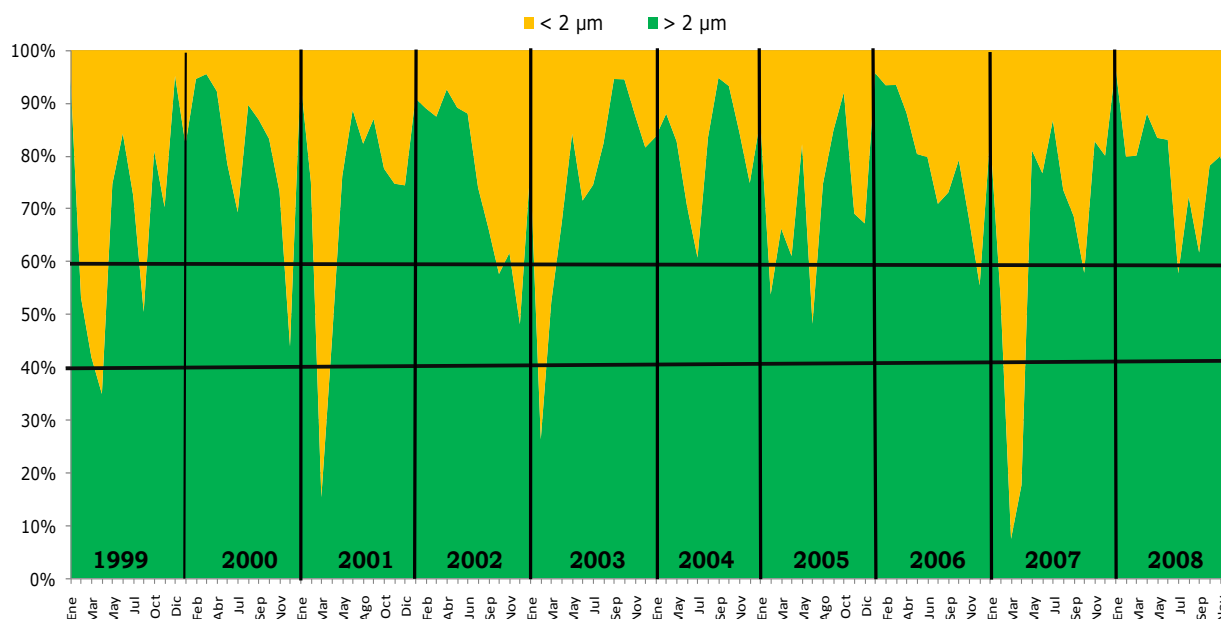


Fig. 22. Contribución porcentual por fraccionamiento a la biomasa fitoplanctónica total. Las líneas entre el 40 y 60% indican la codominancia entre ambos tamaños.

Durante el período de circulación del lago la talla > 2 µm dominó ampliamente. En la estratificación la contribución porcentual de esta talla, entre los estratos del lago (epi-, meta- e hipolimnion), tuvo diferencias significativas ($p < 0.01$). La aportación porcentual más elevada se registró en el metalimnion.

La talla pequeña aumentó su concentración en el epilimnion durante el período de la estratificación temprana de los años 2001 y 2005; en el metalimnion durante la estratificación bien establecida de los años 1999, 2002 y 2006, y durante la circulación de los años 2007 y 2008.

5.3.3. Clorofila-a mediante fraccionamiento diferencial

Para verificar o corroborar el fraccionamiento en dos tamaños de la BF -que se ha hecho en forma rutinaria-, se realizó un fraccionamiento mayor de la biomasa fitoplanctónica.

En el epilimnion (Fig. 23) se observó que las mayores retenciones se presentaron en los filtros de 0.7, 2 y 100 µm. Las demás fracciones aportaron menos del 8%. En enero se presentó el mayor

aporte de Cl-a en todas las fracciones, aportando la fracción de 0.7 μm el 30% y la fracción de 100 μm el 36%. Cuando el lago se encontró estratificado (junio, septiembre y noviembre), las concentraciones fueron menores, aportando la fracción de 0.7 μm el 41%, 51% y 31%. Durante el final de la estratificación tardía (diciembre), la fracción mayor a 100 μm se constituyó en el mayor aporte de Cl-a., con 61%.

Se observó también que, a medida que la fracción de 0.7 μm va disminuyendo en el tiempo, la fracción de 2 μm va aumentando.

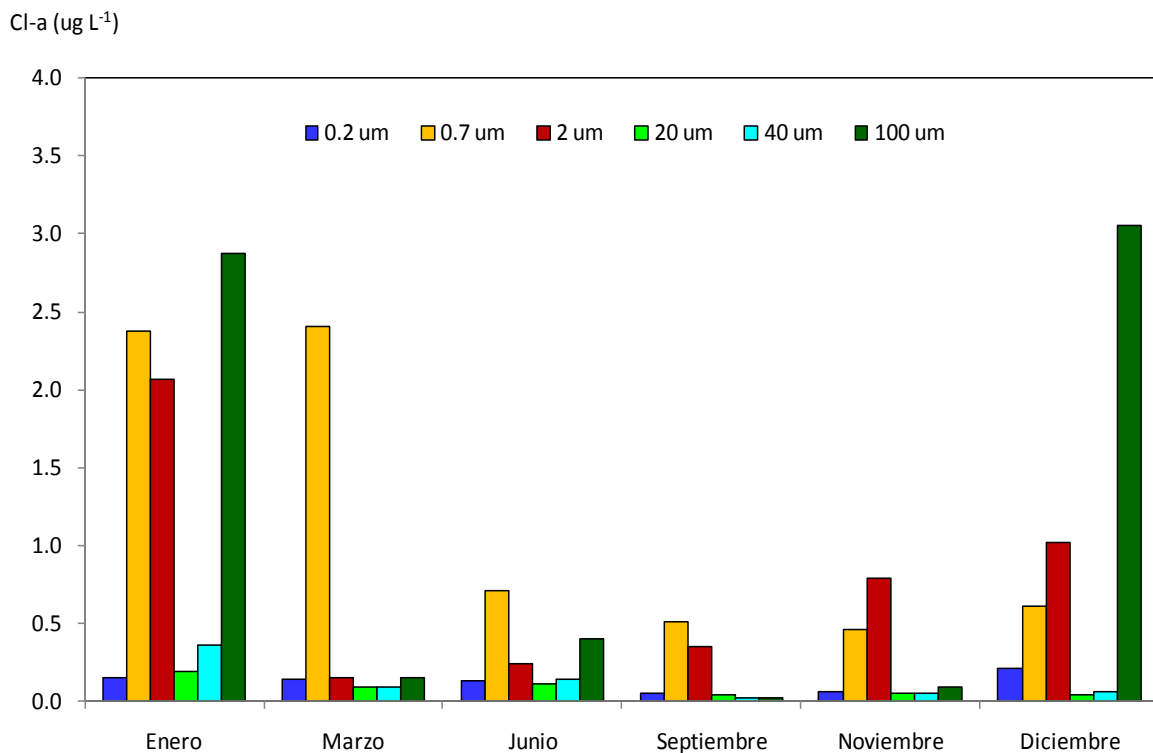


Fig. 23. Aporte por fracción de la biomasa fitoplanctónica (Cl-a) en el epilimnion durante el 2008.

En el metalimnion (Fig. 24) se observó que las retenciones mayores se dieron en los filtros de 0.7 y 2 μm . Durante la circulación, las fracciones retenidas en los filtros de 0.7, 2 y 100 μm contribuyeron con el 28%, 31% y 32%, respectivamente. Durante la estratificación (junio y septiembre) la fracción retenida en el filtro de 0.7 μm aportó el 33% y 65%. La fracción retenida en el filtro de 2 μm contribuyó con el 55% y 46%. Las fracciones de 0.2 y 20 μm participaron con menos del 8% a la clorofila total, mientras que la fracción de 40 μm aportó un máximo de 14% en septiembre.

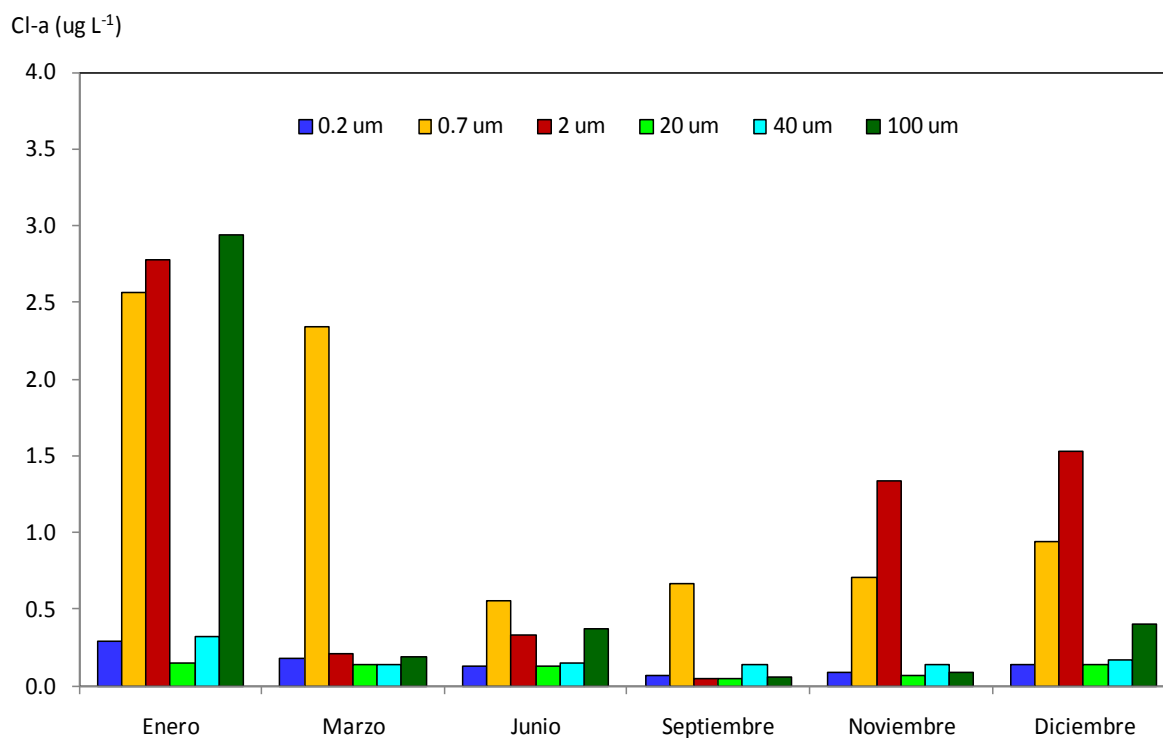


Fig. 24. Aporte por fracción de la biomasa fitoplanctónica (Cl-a) en el metalimnion durante el 2008.

En el hipolimnion (Fig. 25) se observó que las mayores retenciones se dieron en los filtros de 0.7 y 100 µm. Las fracciones de 0.2, 20 y 40 µm siempre aportaron menos del 11%. En enero y en marzo se registraron las mayores concentraciones de Cl-a en la fracción de 100 µm, con el 56% y 43%, respectivamente. Cuando el lago se encontró estratificado las concentraciones de Cl-a fueron siempre bajas, aportando la fracción retenida en el filtro de 0.7 µm el 58%, 56% y 42% en marzo, septiembre y noviembre, respectivamente. La fracción retenida en 2 µm hizo su mayor contribución en diciembre, con el 40%.

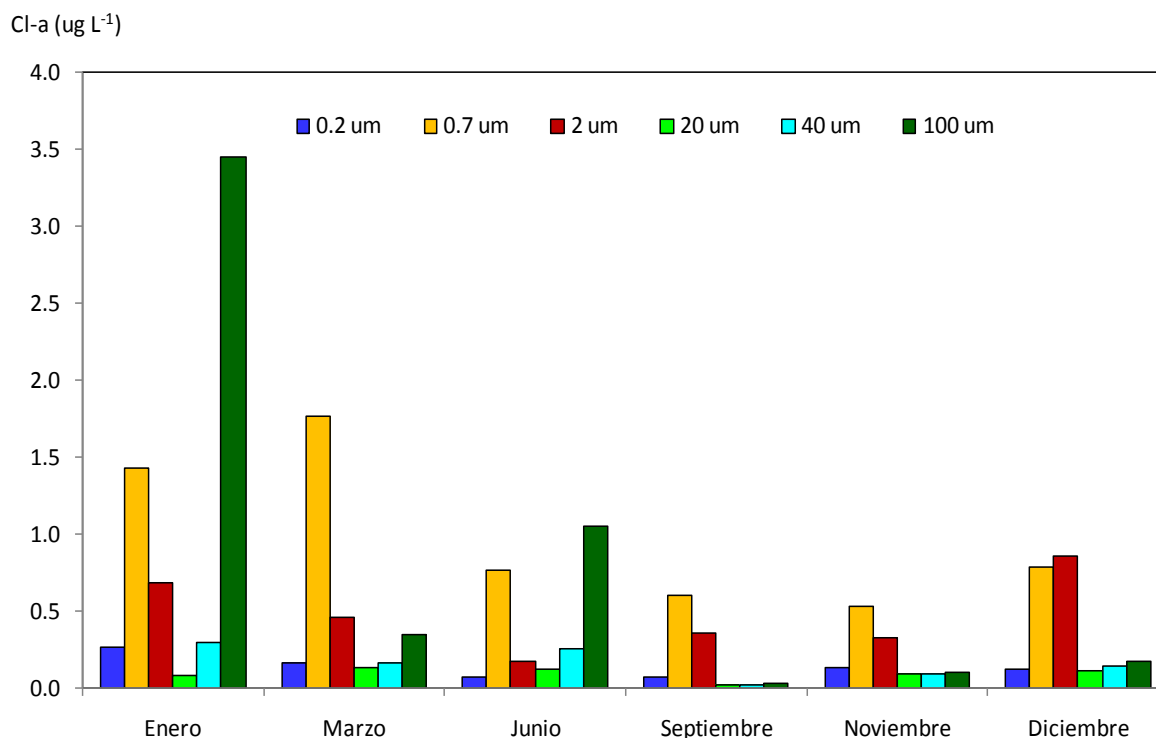


Fig. 25. Aporte por fracción de la biomasa fitoplanctónica (CI-a) en el hipolimnion durante el 2008.

En general, al comparar los valores de la CI-a fraccionada por estrato, el hipolimnion presentó diferencias significativas ($p < 0.05$), con respecto al epilimnion y metalimnion, al presentar las menores concentraciones de CI-a.

Al revisar las muestras al microscopio, se observó siempre la presencia de *Cyclotella alchichicana* y de *Cyclotella choctawhatcheeana*, temporalmente *Chaetoceros elmorei*, *Oocystis parva*, *Oocystis submarina*, *Nodularia spumigena* y *Synechocystis* sp. y, muy ocasionalmente, se observó la presencia de *Cymbella* sp., *Gomphonema* sp. y *Surirella* sp. En el filtro de 100 μm quedó retenido *C. elmorei*, *N. spumigena* y muchas setas. En los filtros de 40 y 20 μm quedaron retenidas células de *C. alchichicana* y de *N. spumigena*. En el filtro de 2 μm quedaron retenidas *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheeana*, *O. parva*, *O. submarina*, *Cymbella* sp., *Gomphonema* sp. y *Surirella* sp. En el filtro de 0.7 μm quedaron retenidas células de *C. choctawhatcheeana*, *Synechocystis* sp.

Se esperaba que la retención de las especies, de acuerdo a su talla, fuera diferente; sin embargo, las mallas de nylon utilizadas causaron que un porcentaje de las especies pasaran a través de las aberturas y no retuvo todo el material filtrado.

5.3.4. Determinación de pigmentos por HPLC

Los análisis de pigmentos a través del uso de HPLC dio información para caracterizar cuatro grupos del fitoplancton de Alchichica: diatomeas, clorofitas, cianoprocariotas y crisofíceas. La figura 26 muestra la variación de las concentraciones de los distintos pigmentos detectados. De los 15 pigmentos analizados, sólo 8 estuvieron presentes en concentraciones detectables. En orden de magnitud, fueron: clorofila-a, clorofila-c, fucoxantina, diadinoxantina, clorofila-b, alloxantina, β -caroteno y zeaxantina.

La Cl-a estuvo presente en todas las muestras, con una concentración mayor en comparación con los demás pigmentos. Durante la circulación del lago, que es cuando se desarrolla el florecimiento de diatomeas, el aporte de Cl-a varió entre 74% y 86%, mientras que los pigmentos accesorios de éstas (Cl-c, fucoxantina, diadinoxantina y β -carotenos) registraron su mayor concentración. Durante la estratificación la concentración de Cl-a estuvo entre el 31% y 100%.

La zeaxantina, pigmento característico de las cianoprocariotas, registró las mayores concentraciones durante mayo con 24%, 62% y 28%, para el epilimnion, metalimnion e hipolimnion, respectivamente, época en la cual se presenta el florecimiento de *Nodularia spumigena*.

La Cl-b, presente en las clorofitas, sólo fue registrada ocasionalmente, con una concentración máxima de 4%.

La alloxantina, indicadora de las Chryptophyceae o criptofíceas, fue registrada en el epilimnion y metalimnion, con el 25% y 20%, respectivamente.

Los β -carotenos, presentes en cianoprocariotas y clorofíceas -además de las diatomeas-, presentaron concentraciones muy bajas, con un máximo de 19%.

De acuerdo con las concentraciones de pigmentos registradas mediante HPLC, a su variación por estrato y por período, se confirma que la clorofila-a es el pigmento representativo con el cual se puede evaluar la biomasa fitoplanctónica.

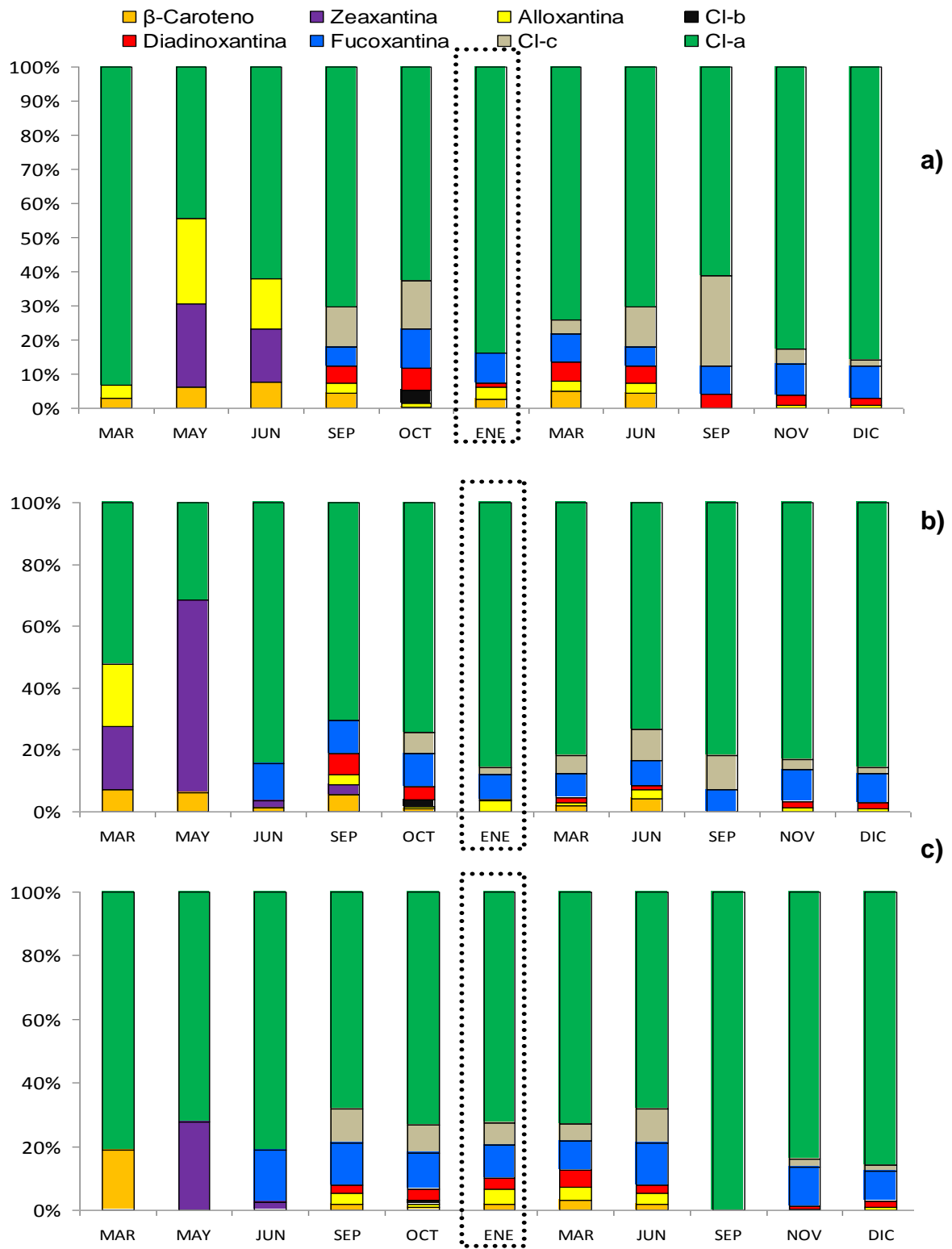


Fig. 26. Concentraciones de los pigmentos analizados con HPLC en el lago Alchichica, de las muestras tomadas a a) 20 m, b) 40 m y c) 60 m de profundidad. La línea punteada muestra el período de circulación del lago.

5.3.5. Flujos de sedimentación

Se examinaron las muestras de fitoplancton obtenidas de las trampas. Sobre el 90% de las especies correspondieron a diatomeas, por lo cual se consideró apropiado sólo calcular los flujos de sedimentación de las diatomeas, lo cual reviste un especial interés ya que esto permite tener una aproximación de la cantidad de sílice que se sedimenta hacia los sedimentos.

5.3.5.1 Riqueza y diversidad de diatomeas en trampas

Se identificaron 13 especies de diatomeas (Tabla 11), de las cuales solo 2 (*Cyclotella alchichicana* y *Cyclotella choctawhatcheeana*) correspondieron a especies planctónicas; las 11 especies restantes, todas ellas pennales, fueron ticoplanctónicas, es decir, especies que accidentalmente se encuentran en el plancton, producto de la resuspensión o el arrastre por corrientes.

Tabla 11. Especies registradas en las trampas durante 2007.

División	Orden	Taxon
Heterokontophyta	Céntrica	<i>Cyclotella alchichicana</i> <i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>
	Pennada	<i>Amphora</i> sp. <i>Anomoeoneis</i> sp. <i>Cocconeis placentula</i> <i>Cymbella mexicana</i> <i>Diploneis pseudovalis</i> <i>Ephitemia argus</i> <i>Gomphonema olivaceum</i> <i>Navicula</i> sp. <i>Nitzschia</i> sp. <i>Pinnularia</i> sp. <i>Surirella striatula</i>

En relación a la dominancia en los tres niveles de trampas las densidades y frecuencias mayores estuvieron representadas por *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheeana* (Fig. 27); *Anomoeoneis* sp. Pfitzer, *Navicula* sp. y *Gomphonema olivaceum* Hornemann se presentaron como especies “constantes” con alta frecuencia pero baja abundancia; *Ephitemia argus* y *Cymbella mexicana* fueron constantes sólo en las trampas superior y de media agua y *Cocconeis placentula* Ehrenberg solo en las trampas de media agua y fondo. *Surirella striatula* Turpin, *Diploneis pseudovalis* Hustedt, *Nitzschia* sp., *Amphora* sp. y *Pinnularia* sp. Ehrenberg fueron clasificadas como especies “raras”.

La riqueza taxonómica varió de 1 especie (*C. alchichicana*, en la trampa superior) en febrero, a 11 taxa (trampa superior) en octubre. La diversidad de especies (H' expresado por el índice de Shannon–Weaver, Shannon y Weaver, 1949) fue de de 0.27 ± 0.17 (0 a 0.51), 0.37 ± 0.23 (0.02 a 0.74) y 0.36 ± 0.22 (0.01 a 0.76) en las trampas superior, de media agua y de fondo, respectivamente. Los valores más bajos de H' (0.01) se registraron durante la circulación en la trampa de fondo. Los valores más altos de H' fueron encontrados en la estratificación temprana.

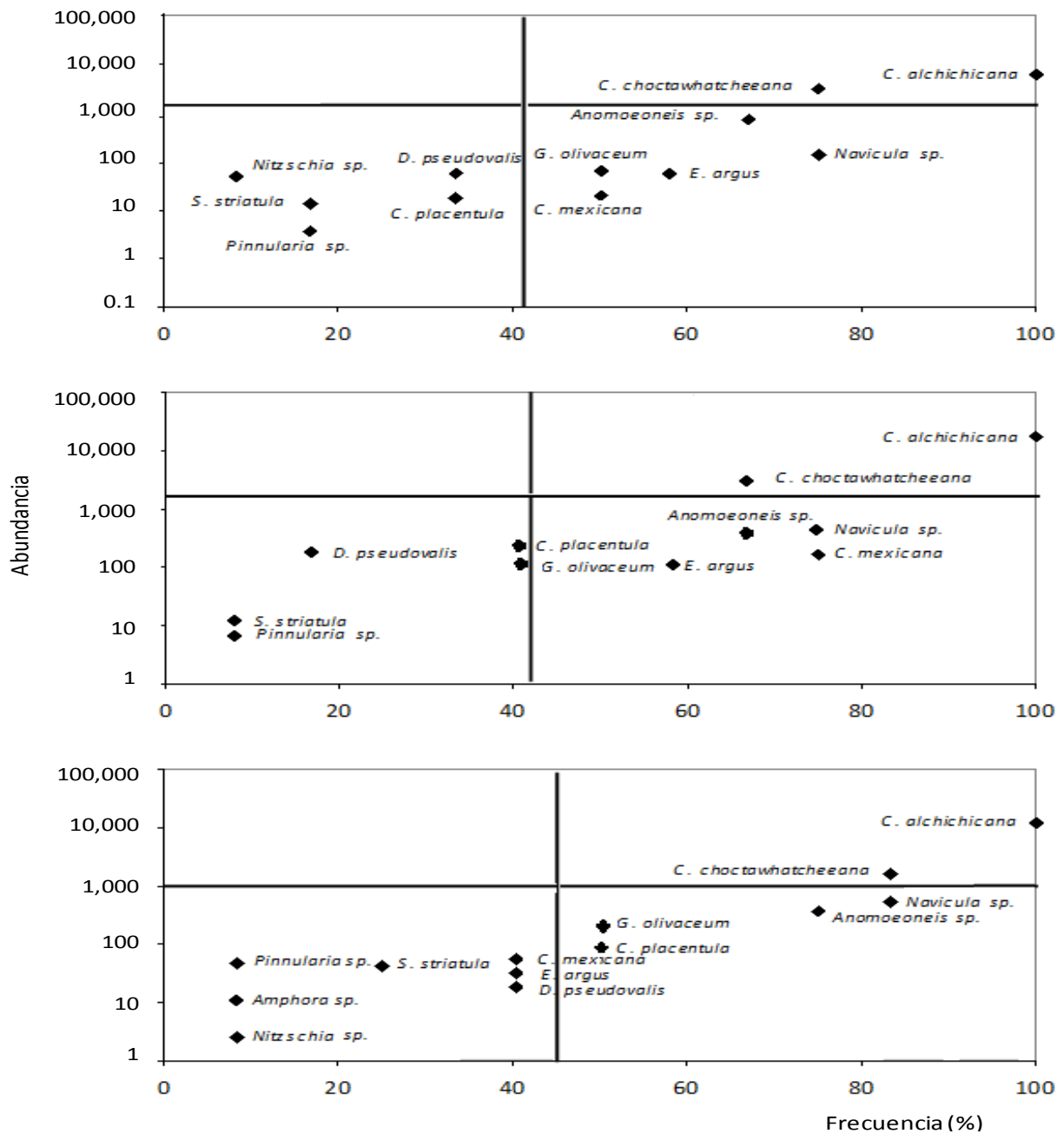


Fig. 27. Gráfica bivariada de frecuencia versus abundancia (logaritmo natural de la abundancia total de cada especie) en las trampas 2007. a = trampa superior, b = trampa de media agua, c = trampa de fondo.

C. alchichicana estuvo presente durante todo el año y fue el componente casi exclusivo del florecimiento invernal. Durante la estratificación esta especie constituyó la mayoría del DCM en el metalimnion. *C. choctawhatcheeana* también fue encontrada en números relevantes a lo largo de la estratificación, especialmente en la trampa superior, aunque su aporte en biomasa estuvo generalmente muy por debajo de la de *C. alchichicana*.

5.3.5.2 Flujo total de diatomeas

El flujo de diatomeas estuvo compuesto principalmente por *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheeana* (Fig. 28). *C. alchichicana* contribuyó al flujo total de diatomeas con el 55% (trampa superior, a), 79% (trampa de media agua, b) y 80% (trampa de fondo, c). Por otra parte, *C. choctawhatcheeana* contribuyó con el 30% (trampa superior), 14% (trampa de media agua) y 10% (trampa de fondo) al flujo total. El aporte del ticoplancton fue bajo.

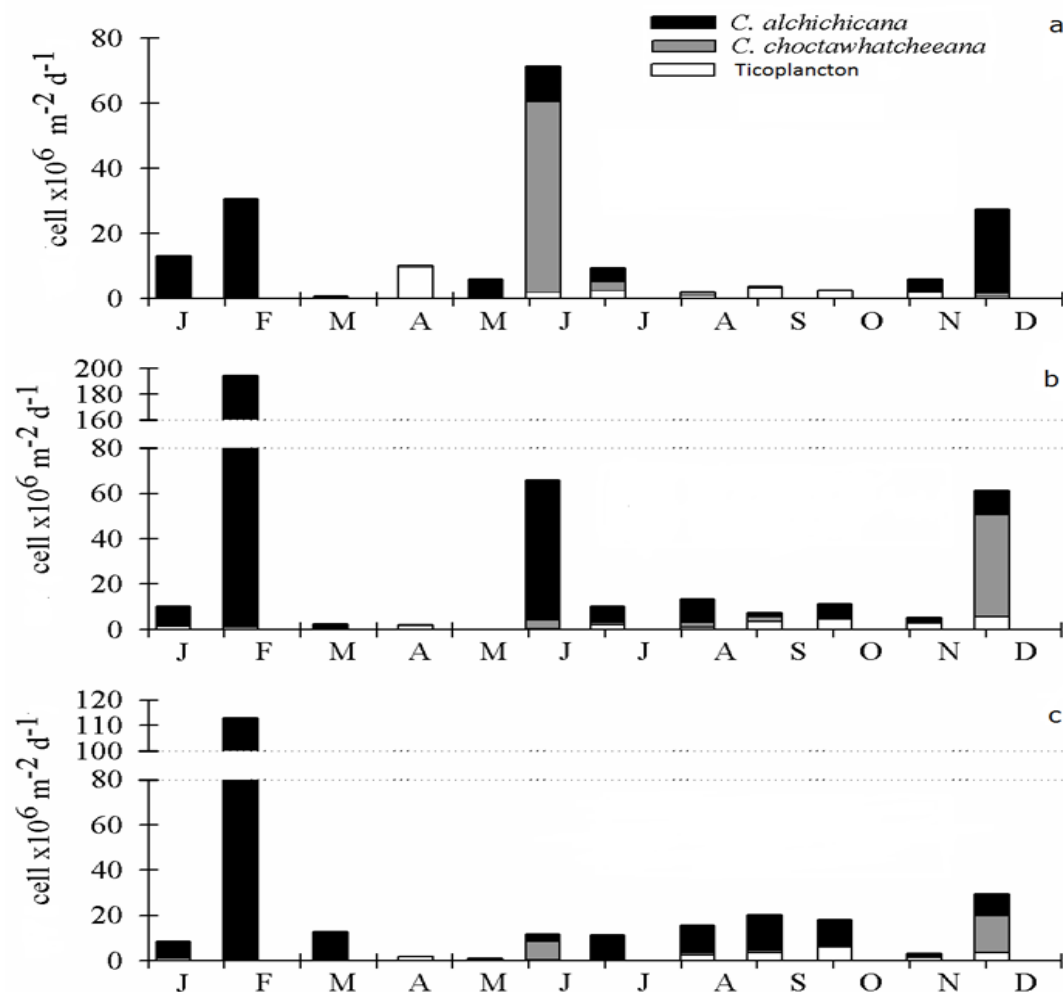


Fig. 28. Flujo de las especies de diatomeas registradas en las trampas en el lago Alchichica. a) trampa superior, b) trampa de media agua, c) trampa de fondo.

El flujo de las diatomeas fluctuó ampliamente a lo largo del año desde 0.3×10^6 a 194×10^6 céls $m^{-2} d^{-1}$ (Fig. 29) con un promedio de $(23 \pm 38) \times 10^6$ céls $m^{-2} d^{-1}$. Los flujos máximos de diatomeas (194×10^6 y 131×10^6 céls $m^{-2} d^{-1}$ en la trampa de media agua y en la de fondo, respectivamente) ocurrieron en febrero y estuvo compuesta principalmente por *C. alchichicana*. Un segundo máximo fue encontrado en junio en las trampas superior y de media agua (71×10^6 y 66×10^6 céls $m^{-2} d^{-1}$ respectivamente); sin embargo, en este caso, la trampa superior estuvo compuesta principalmente por *C. choctawhatcheeana* y la trampa de media agua por *C. alchichicana*. Finalmente, a finales del año, los flujos fueron relativamente altos, principalmente en la trampa de media agua (61×10^6 céls $m^{-2} d^{-1}$) y estuvieron compuestos de una combinación de ambas especies de *Cyclotella*. El resto del año, los flujos fueron bajos ($< 20 \times 10^6$ céls $m^{-2} d^{-1}$). El flujo total anual a la trampa de fondo fue de $7,100 \times 10^6$ céls m^{-2} .

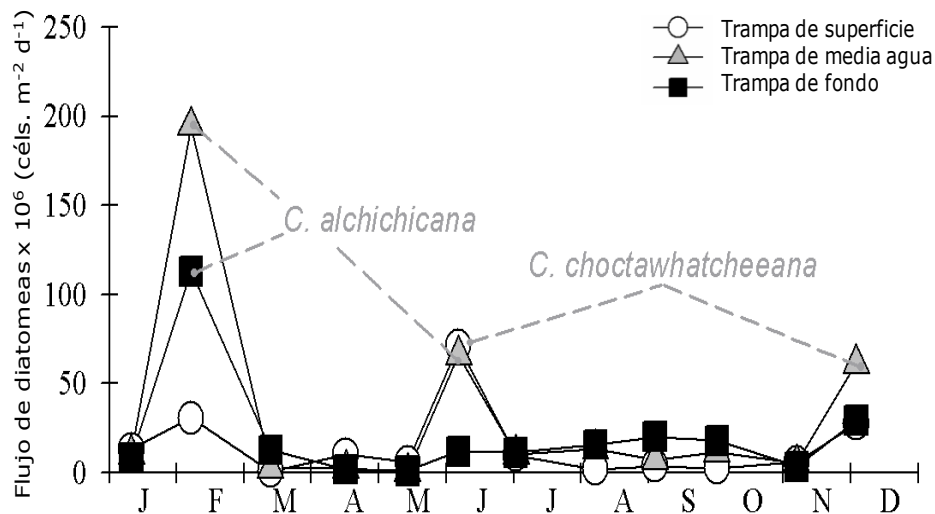


Fig. 29. Flujos de diatomeas (células $m^{-2} d^{-1}$) estimados mensualmente en las trampas de sedimento.

5.3.5.3 Flujo total de frústulos

El flujo de frústulos (2 valvas = 1 frústulo, diatomeas sin contenido celular) varió de 0.082×10^6 a 110×10^6 frústulos $m^{-2} d^{-1}$ (Fig. 30), promediando $(9.2 \pm 9.7) \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$ en la trampa de superior, $(23 \pm 29) \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$ en la trampa de media agua y $(21 \pm 16) \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$ en la trampa de fondo. El flujo total anual de frústulos a los sedimentos fue de $8,200 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} año^{-1}$.

La contribución relativa de los frústulos al flujo de diatomeas (Fig. 31), varió ampliamente a lo largo del año entre 3% y 97% promediando $36 \pm 27\%$ en la trampa superior, $57 \pm 24\%$ en la trampa de media agua y $59 \pm 19\%$ en la trampa de fondo.

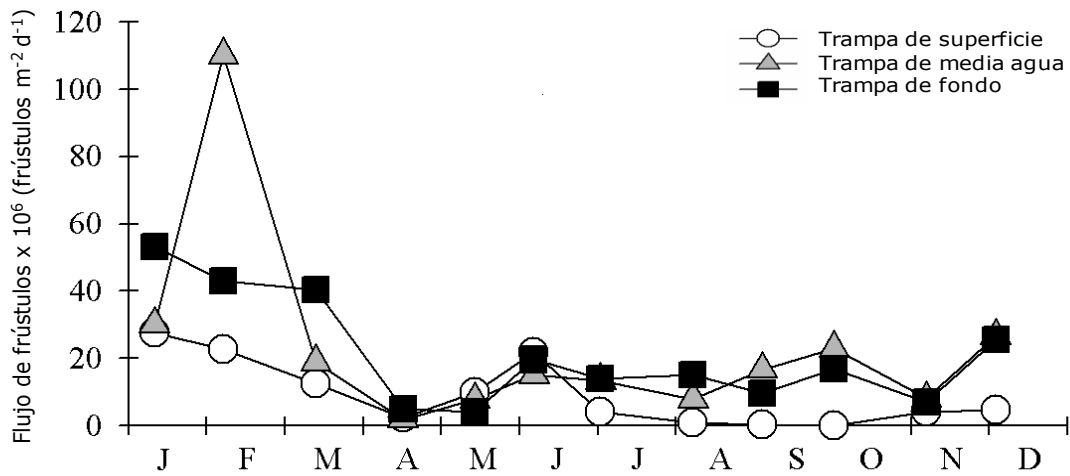


Fig. 30. Flujo de frústulos (frústulos m⁻² d⁻¹) estimados mensualmente en las trampas de sedimento.

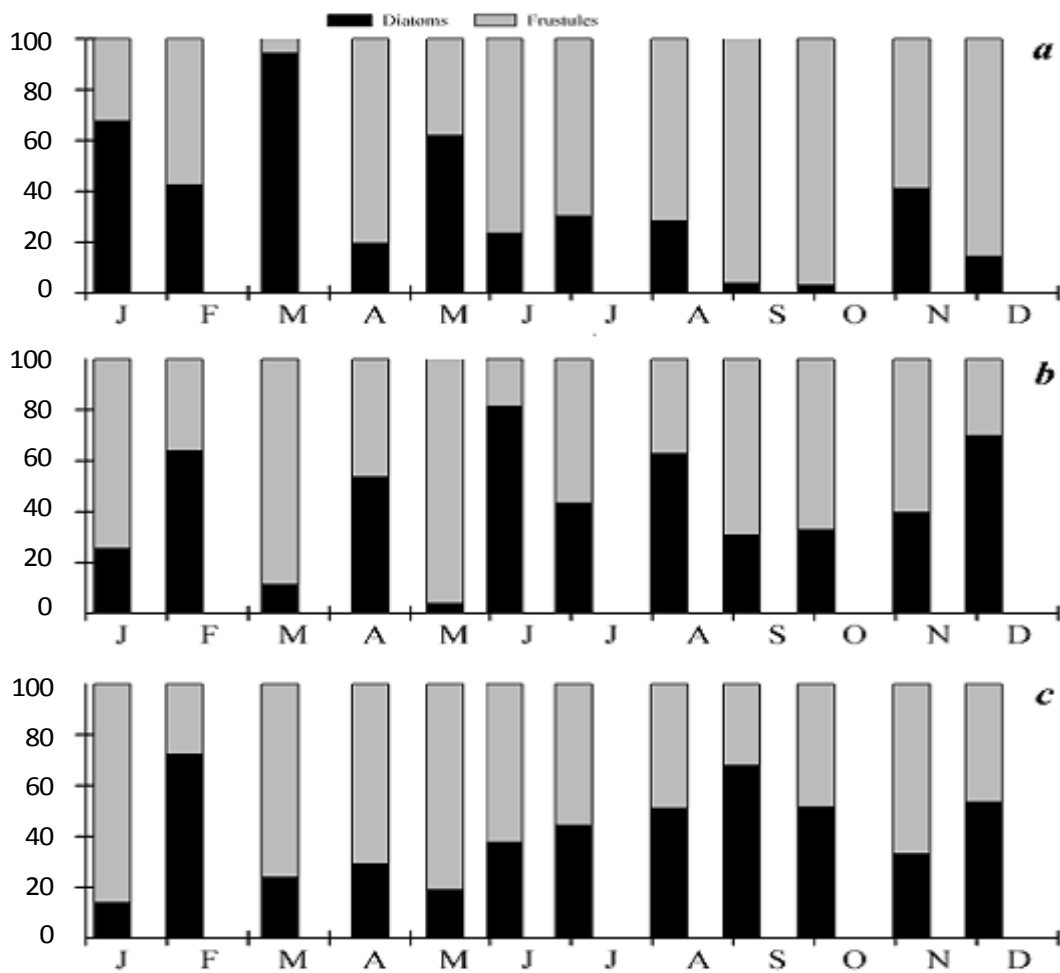


Fig. 31. Contribución relativa del flujo de frústulos al flujo de diatomeas. a) trampa superior, b) trampa de media agua, c) trampa de fondo.

5.3.5.4 Flujo de Sílice

Los flujos de sílice de diatomeas (SiD) variaron entre 2.2 y 2,997 mg m⁻² d⁻¹ (Fig. 32). Los flujos de SiD registraron valores promedios de 171 ± 162 mg m⁻² d⁻¹ (2.2 a 472 mg m⁻² d⁻¹) en la trampa superior, 537 ± 821 mg m⁻² d⁻¹ (27 a 2,997 mg m⁻² d⁻¹) en la trampa de media agua y 399 ± 395 mg m⁻² d⁻¹ (50 a 1,545 mg m⁻² d⁻¹) en la trampa de fondo. Los valores mayores de flujos de SiD fueron registrados en febrero, correspondiéndose con el florecimiento invernal de diatomeas.

El flujo total anual de SiD en la trampa de fondo fue de 147 g m⁻² año⁻¹, lo cual extrapolado al área total del lago suma 337 tons año⁻¹. Los frústulos contribuyeron al flujo total anual de SiD con el 56% (trampa superior), 50% (trampa de media agua) y 59% (trampa de fondo).

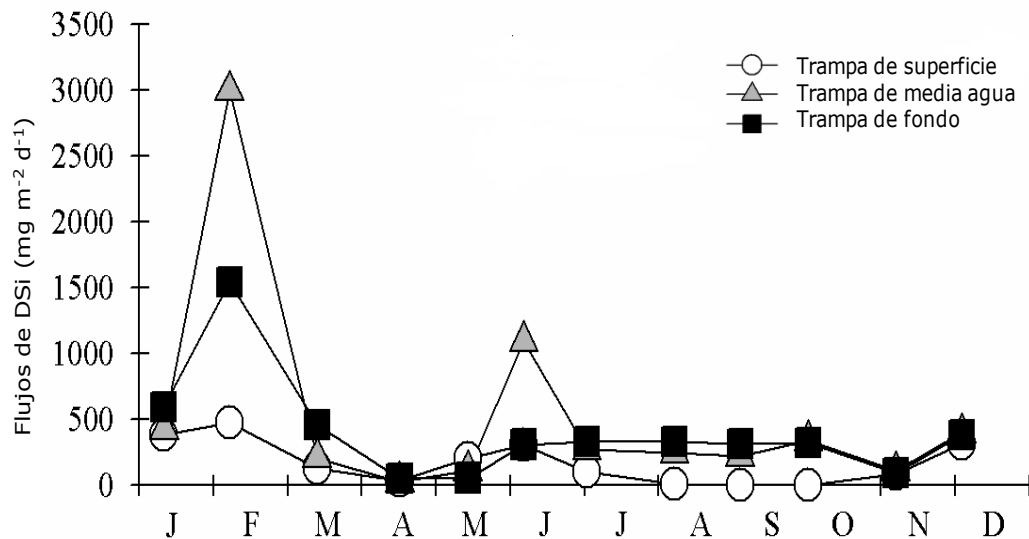


Fig. 32. Flujos de SiD registrados en los 3 niveles de trampas en el lago Alchichica.

5.4 DISCUSIÓN

a) Biomasa fitoplanctónica

Las concentraciones de Cl-a fueron en general bajas. De acuerdo con Margalef (1983), concentraciones menores a 5 µg L⁻¹ establecen el límite de la oligotrofia. Sin embargo, también se registraron valores altos, en forma puntual, relacionados con la circulación del lago y con el desarrollo del máximo profundo de clorofila. Aun con estos valores, el lago sigue siendo oligotrófico, ya que las concentraciones de los nutrimentos también son muy bajas, permaneciendo por debajo de las concentraciones consideradas como limitantes.

La concentración de Cl-a a través de las tallas grande y pequeña indica que la talla grande es la dominante siempre en Alchichica, tanto en el florecimiento invernal como en el máximo profundo de clorofila (DCM), lo que se confirma con la observación de las muestras de trampas de sedimentos, discutidos posteriormente. Durante la circulación esta talla, reflejada principalmente en *C. alchichicana*, se ve favorecida por las condiciones de turbulencia del lago y por la disponibilidad de nutrimentos, que estaban acumulados en el hipolimnion. Como se mencionó anteriormente, cuando el lago comienza a estratificarse esta diatomea sedimenta hacia el fondo y durante la estratificación bien establecida y tardía, se desarrolla el DCM creciendo esta diatomea en el metalimnion, probablemente debido a la capacidad de utilizar sus pigmentos accesorios, lo que le permite captar bajas intensidades lumínicas. Esta capacidad de las diatomeas ha sido descrita por Reynolds (1994), quien señala que las diatomeas que se desarrollan durante la circulación utilizan pigmentos accesorios que les permite adaptarse a condiciones cambiantes de intensidad lumínica. Esta misma capacidad podría ser la que las favorezca en el metalimnion.

Durante la estratificación temprana se desarrollan las condiciones favorables para el florecimiento de *Nodularia spumigena*, también de talla grande, ya que aumenta la temperatura del agua y hay nutrimentos disponibles (especialmente fósforo). Además, las vesículas de gas le permiten permanecer en la superficie, o bien hundirse (al colapsar las vesículas) hacia la zona con mayor disponibilidad de nutrimentos (Haynes, 1988). Los florecimientos de *N. spumigena* han sido observados en otros lagos (Cooper y Kosh, 1984), pero a diferencia de Alchichica donde son de corta duración (aproximadamente 1 mes) poseen una duración mayor, como en Atexcac, donde el florecimiento de esta cianoprocarionta es de alrededor de 3 meses (Macek *et al.*, 1994).

En relación con la talla pequeña, los valores de Cl-a indican que su aporte siempre fue bajo. Esto puede ser debido al tamaño y a la herbivoría. El tamaño pequeño de la célula aporta una baja cantidad de Cl-a, que es proporcional al volumen celular, por lo que células grandes tendrán más clorofila que células pequeñas (Reynolds, 2006). Y al ser de talla pequeña son preferencialmente ingeridas por el zooplancton, factor que limita su acumulación en la columna de agua (Malone y Chervin, 1979).

En lagos oligotróficos es común que la talla pequeña domine en el fitoplancton, como un reflejo a las bajas concentraciones de nutrimentos (Frenette *et al.*, 1994). Sin embargo, Alchichica es oligotrófico con dominancia de especies de talla grande, lo que trae consecuencias importantes que serán retomadas en la discusión general.

b) Fraccionamiento diferencial

El análisis de la estructura de tamaños del fitoplancton ha contribuido sustancialmente a entender el acoplamiento entre los procesos físicos y biológicos (Rodríguez, 2005). La importancia de las clases de tamaños se debe a la gran influencia que el tamaño de un organismo tiene sobre la dinámica de un sistema trófico y en los procesos de herbivoría (Lane y Goldman, 1984).

El fraccionamiento físico por filtración diferencial es un método ampliamente usado. A pesar de su simplicidad y amplio uso, el control de la técnica es difícil, ya que la efectividad de la separación por tamaños está influenciada por una variedad de factores, tales como el tipo de filtro, la filtración al vacío y las características de las células en la muestra (e.g. forma celular, fragilidad y flexibilidad de las células y densidad celular).

Este estudio consideró el fraccionamiento de la CI-a a través de la utilización de 6 filtros diferentes. Dentro de las desventajas de la filtración se debe tener en cuenta la pérdida potencial de biomasa fitoplanctónica por manipulación. La realización del fraccionamiento diferencial mostró que el fraccionamiento clásico (biomasa fitoplanctónica dividida en grande $> 2 \mu\text{m}$ y pequeña $< 2 \mu\text{m}$) es un buen método de separación por tamaños de la biomasa, ya que es representativo de este sistema donde domina ampliamente la especie *Cyclotella alchichicana*, de gran tamaño. El fraccionamiento clásico al considerar la retención de las especies en sólo 2 filtros facilita el trabajo, ya que es menor la manipulación de la muestra, en comparación con este trabajo, en el que se realizó un mayor número de manipulaciones, llevando a que posiblemente hubiera pérdida de material.

La utilización de tres tipos de filtros (fibra de vidrio, policarbonato y mallas de nylon) permite decir que tanto los de fibra de vidrio (GF/F) como los de policarbonato, son buenos retenedores de material biológico. Por el contrario, las mallas de nylon necesitan de un cuidado extra, como la presión de filtración, ya que si se ejerce una presión mayor, las diatomeas pasan a través de las aberturas.

También se ha descrito la utilización de filtros de fibra de vidrio (GF/F) como una ventaja en el sentido de que su trituración ayuda a romper las células facilitando la extracción de la clorofila (Margalef, 1983).

c) Análisis de pigmentos por HPLC

El análisis de los pigmentos a través de la cromatografía líquida de alta eficacia (HPLC) fue valioso, ya que permitió confirmar que la CI-a puede ser usada como un indicador de la biomasa

fitoplanctónica, dominando ampliamente, en tanto los demás pigmentos siempre estuvieron en concentraciones bajas.

Los pigmentos accesorios se ven afectados por la intensidad de la luz, los que varían de acuerdo a la profundidad (Letelier *et al.*, 1993). Su presencia es indicativa de diferentes grupos fitoplanctónicos, por lo que los llamados pigmentos marcadores se utilizan para la identificación de clases de fitoplancton. Así se confirmó la presencia de diatomeas, clorofitas y cianoprocariotas en Alchichica, además de criptofitas, las cuales no fueron observadas al microscopio en la presente investigación. A este respecto, diferentes investigaciones han encontrado variación entre los análisis químicos y las revisiones microscópicas de la composición del fitoplancton. Por ejemplo, Woitke *et al.* (1996) concluyen que la determinación de la composición del fitoplancton y el biovolumen por clases de algas basados en cromatogramas de pigmentos dio sólo estimaciones semi-cuantitativas. Por otro lado, Roy *et al.* (1996) comparando estudios de HPLC y revisiones al microscopio realizados en el estuario ST. Lawrence, concluyen que ambas aproximaciones dan resultados similares. En general, las dificultades surgen cuando especies pequeñas son difíciles de identificar por su tamaño y/o la falta de especificidad de algunos pigmentos marcadores que den la precisión taxonómica. También Yacobi *et al.* (1996) encontraron concordancia entre el estudio microscópico y la composición de pigmentos del fitoplancton en el Lago Kinneret, lo mismo el estudio de Descy *et al.* (2000), que usaron los pigmentos de fitoplancton como marcadores para los grupos taxonómicos más importantes en lagos de Wisconsin.

El análisis de pigmentos por HPLC en Alchichica dio resultados consistentes, tanto con lo revisado por microscopio como con los grupos descritos para este lago, lo que -de acuerdo a lo indicado por Schlüter (2000)- se debe a la alta sensibilidad y la reproductibilidad del método, que a su vez permite la detección de los diferentes grupos de fitoplancton difícilmente identificables con técnicas microscópicas.

d) Flujos de diatomeas

Los lagos salinos presentan baja diversidad de especies, reducida heterogeneidad del hábitat, delimitación precisa del sistema y reducida complejidad de las relaciones tróficas (Alcocer y Williams, 1993). Una relación inversa entre la salinidad y la riqueza específica fue reconocida por Hammer (1986, en Alcocer y Williams, 1993). Algunos autores (Herbst, 1988; Colburn, 1988) han hipotetizado que el límite inferior de tolerancia a la salinidad de los organismos está dado por factores bióticos, mientras que el superior por factores fisiológicos. Se reconoce que la salinidad es un factor primario en la determinación de la composición y distribución comunitaria; sin embargo,

los factores biológicos también influyen. Al existir menos especies la competencia interespecífica así como los depredadores, disminuyen (Alcocer y Williams, 1993).

En el lago Alchichica la riqueza taxonómica de diatomeas y la diversidad de especies son extremadamente bajas. Sólo dos especies de diatomeas fueron encontradas consistentemente en las trampas a lo largo del año de estudio. La contribución mayor la hace *Cyclotella alchichicana* muy por encima de la pequeña *Cyclotella choctawhatcheeana*. Estos valores bajos de riqueza de especies son comunes a otros lagos alcalino-sódicos, como East Devils (Leland y Berkas, 1998) y el lago Pyramid (Galat *et al.*, 1981). Tanto la salinidad como la naturaleza química de los lagos alcalino-sódicos son factores que influyen en la disminución de la riqueza específica (Williams *et al.*, 1990). La presencia de especies ticoplanctónicas en la zona de mezcla durante la estratificación resulta probablemente del transporte de diatomeas bénticas-perifíticas desde la zona litoral, por efecto del viento que genera corrientes y turbulencia, tal como ha sido sugerido para otros lagos (Webster, 1990).

En el caso de Alchichica, los flujos de nutrimentos al parecer están controlados principalmente por la sedimentación de *C. alchichicana*. Los flujos de sedimentación de diatomeas (total anual: 15×10^9 células m^{-2} año^{-1}) son mayores a los reportados para otros cuerpos de agua oligotróficos, como el Lago Sihailongwan, Chu *et al.*, 2005) e inclusive mesotróficos, como el lago Constance (Sommer, 1984). El lago Sihailongwan está dominado por la pequeña *Cyclotella comta* (7-8 μm), con un flujo de diatomeas de 3×10^9 células m^{-2} año^{-1} . El lago Constance tiene un flujo más bajo, 7×10^9 céls m^{-2} yr^{-1} , aún cuando su estado es mesotrófico y está dominado por diatomeas coloniales de tamaño grande (*Fragilaria crotonensis*, *Stephanodiscus binderanus*, *Asterionella formosa* and *Melosira* [*Aulacoseira*] *granulata*). Además, este lago tiene una diatomea céntrica pequeña, *Stephanodiscus hantzschii* (tamaño promedio de 5 μm) que numéricamente es importante durante el florecimiento de diatomeas, aunque su pequeño tamaño resulta en una contribución pequeña al flujo de diatomeas, de forma similar a lo ocurre con *C. choctawhatcheeana* en el lago Alchichica.

El flujo de sílice (SiD) en el lago Alchichica ($147 \text{ g SiD m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) es mayor a lo reportado para otros cuerpos epicontinentales oligotróficos e inclusive mesotróficos. Diatomeas grandes y fuertemente silicificadas como *C. alchichicana* tienen una alta tasa de sedimentación y baja herbivoría, lo que lleva a una rápida sedimentación de la biomasa fitoplanctónica, evitando la transferencia a niveles tróficos superiores en la trama alimenticia. Pilskaln (2004) reporta flujos menores para el lago Malawi (valores de un estudio de 5 años, 1.7 a $2.9 \text{ g}_{\text{bio}}\text{SiO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). El estado oligotrófico de este lago con $\text{Cl-a} \leq 1.0 \pm 0.3 \mu\text{g L}^{-1}$ (Guildford *et al.*, 2007) explica estos valores tan bajos. El lago Sihailongwan (Chu *et al.*, 2005) también presenta bajos flujos de SiD ($21 \text{ g}_{\text{bio}}\text{SiO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$)

asociados al reducido biovolumen de la especie dominante *Cyclotella comta* ($1200 \mu\text{m}^3$), cuando se compara con la gran *C. alchichicana* ($65000 \mu\text{m}^3$).

Una situación similar se describe para el oligotrófico lago Baikal (Kempe y Schaumburg, 1996) y el mesotrófico lago Trout (Poister y Armstrong, 2003) con flujos de SiD entre 12 y $107 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (seis meses de estudio, valores calculados de la gráfica) y entre 50 y $270 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente, comparados al intervalo de flujos del lago Alchichica de 2 - $2997 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

El proceso de sedimentación de diatomeas no sólo contribuye a la exportación de Si, sino también a la exportación de carbono. Los flujos de C_{BIO} en Alchichica son altos ($92 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), mayores a lo reportado en otros lagos oligotróficos como el lago (Pilskaln, 2004) con 0.3 a $0.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (como carbono orgánico particulado -COP-, considerando un período de 5 años). El flujo de carbono orgánico en el oligotrófico lago Michigan fluctuó entre 63 y $259 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Eadie *et al.*, 1984), rango mucho más bajo que lo estimado para Alchichica con 1.2 - $2918 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los autores explican los bajos flujos a través del reciclamiento interno dentro de la zona de mezcla. Scavia y Fahnenstiel (1987) estiman flujos similares de COP (3-4 meses de estudio, 40 - $340 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) para el lago Michigan.

Estos altos flujos de carbono son claramente un factor importante que explica el hipolimnion anóxico de Alchichica, como lo sugieren Adame *et al.* (2008). *Cyclotella alchichicana* constituye más del 98% de los flujos de sílice y carbono a los sedimentos. Esto refuerza lo señalado por Cole *et al.* (2007), que a pesar del área pequeña, los sistemas acuáticos epicontinentales son importantes en los procesos de los balances de carbono regional.

Es importante destacar que los flujos de carbono mencionados consideran solo lo calculado para las diatomeas sedimentadas, no todas las fuentes de carbono (p.e., otras especies fitoplanctónicas y zooplancton), por lo que el flujo total de C_{BIO} debe ser aún mayor.

Con respecto a *C. choctawhatcheeana*, fue dominante en cuanto a número celular en la trampa superior de junio, mientras que *C. alchichicana* dominó en la trampa de media agua y de fondo. Esto muestra una interesante diferenciación en la ecología de ambas especies de *Cyclotella* al final de la estratificación temprana. La especie pequeña *C. choctawhatcheeana* es más dependiente de la turbulencia de la Z_{MIX} y de condiciones de buena iluminación. Además, esta especie se ve beneficiada por el enriquecimiento de N, resultado de la degradación de *N. spumigena*. Como ya se mencionó, *C. alchichicana* desarrolla exitosamente el máximo profundo de clorofila en el metalimnion, donde encuentra las siguientes ventajas: un gran gradiente de densidad que

disminuye la sedimentación de diatomeas, las condiciones de penumbra en la parte inferior de la zona eufótica (~ 1% SPAR) y los nutrientes que difunden desde el hipolimnion como producto de las ondas internas, las cuales alcanzan una amplitud de 1 - 1.5m en el lago Alchichica (Filonov y Alcocer, 2002).

Cuando domina la talla grande de fitoplancton, la producción nueva puede ser exportada hacia los sedimentos del lago o consumida por los herbívoros y eventualmente exportada como fecal pellets (Legendre, 1999). La velocidad de sedimentación que ha sido calculada para especies de diatomeas grandes, va desde los 11 m d⁻¹ para *Stephanodiscus binderanus* (filamentosa > 40 µm, Sommer, 1984) a > 50 m d⁻¹ para *Thalassiosira levanderi* (cadenas de 4 a 5 células > 50 µm, Passow, 1991). En el caso de *C. alchichicana*, la tasa de sedimentación ha sido calculada en 4 m d⁻¹ (Alcocer *et al.*, 2008), tomando teóricamente 15 días su sedimentación desde la superficie hasta el fondo del lago. En las trampas de fondo, *C. alchichicana* mostró contenido con cloroplastos lo que indica un hundimiento rápido, como ha sido sugerido por diversos autores en otros sistemas acuáticos (e.g., Sommer, 1984; Lange *et al.*, 1994; Kato *et al.*, 2003).

En cuanto a la depredación, un bajo consumo del fitoplancton por parte del zooplancton se asocia, entre otros factores, con grandes tamaños celulares y/o la gran cantidad de biomasa producida durante los florecimientos. En el caso de *C. alchichicana*, es muy poco probable que sea consumida por la única especie de copépodo (*Leptodiaptomus garciai* Osorio-Tafall) presente en Alchichica y, ciertamente, no por las dos especies de rotíferos (*Brachionus plicatilis* O.F. Müller and *Hexarthra jenkiniae* Beauchamp). La abundancia de esta diatomea durante los florecimientos invernales (entre 10,000 y 25,000 céls mL⁻¹, Oliva *et al.*, 2001) favorece su bajo consumo y, por ende, su exportación fuera de la zona fótica.

El gran tamaño de la especie dominante (*Cyclotella alchichicana* ~ 55 µm) en el Alchichica, la posible formación de agregados y la elevada abundancia durante los florecimientos, resultan en una baja depredación por parte del zooplancton, explicando la alta tasa de sedimentación de diatomeas (3–304 x 10⁶ células m⁻² d⁻¹). Esta tasa alta de sedimentación ocurre durante la circulación y está relacionada con la disminución de nutrientes (SiRS y DIN). Aunque es oligotrófico, el lago Alchichica presenta dominancia en número y biomasa de una especie de gran tamaño, *C. alchichicana*, la cual contribuye casi exclusivamente a la exportación de Si_{BIO} y C_{BIO} a los sedimentos.

CAPÍTULO 6

SERIES DE TIEMPO

6.1 INTRODUCCIÓN

La interpretación de datos observacionales requiere frecuentemente de un análisis de las variaciones en el tiempo de forzamiento y respuesta. Una serie temporal o cronológica es un conjunto de observaciones de una variable, ordenadas en función del tiempo. Un ejemplo de este tipo de herramientas es el análisis espectral espacial y temporal, el que se ha introducido activamente en diferentes campos de investigación, debido a su accesibilidad y a que es posible representar los análisis espectrales gráficamente como resultado de una acción sucesiva en el proceso o el campo de filtros (ventanas) temporales o espaciales (Gottman, 1984).

El análisis espectral se usa a partir de la varianza de una serie de tiempo como una función de frecuencia. Los métodos espectrales se agrupan en dos categorías: paramétricos y no paramétricos. Los métodos no paramétricos, basados en la transformada de Fourier convencional, son datos no específicos, mientras que las técnicas paramétricas asignan un modelo predeterminado a la serie de tiempo (Bracewell, 2000). Tanto los modelos lineales como los no lineales utilizan la transformada de Fourier para pasar del espacio de tiempo al espacio de frecuencia y viceversa (Emery y Thomson, 2004).

En general se usan los métodos paramétricos para las series de tiempo cortas (pocos ciclos de la oscilación de interés) y los métodos no paramétricos para series de tiempo largas (muchos ciclos de la oscilación de interés). Los métodos no paramétricos son aquellos en que la estimación de la densidad espectral de poder es hecha de la serie misma. El más simple de este método es el periodograma y la función de auto-correlación.

La meta de la estimación espectral es describir la distribución (sobre la frecuencia) del poder contenido en una señal, basado en un juego finito de datos. El objetivo del análisis de una serie de tiempo es el conocimiento de su patrón de comportamiento, para así poder prever su evolución en el futuro cercano, suponiendo, por supuesto, que las condiciones no variarán significativamente (Chatfield, 2003).

En este trabajo se aplica el método de análisis espectral para obtener las funciones deseadas en forma determinista. Las razones de aplicar dicho análisis surgen del hecho conocido de que los parámetros estudiados tienen periodicidades anuales y de que el análisis espectral es una buena herramienta para descubrir las periodicidades ocultas que posee una serie de datos (Chatfield, 2003). La serie de tiempo estudiada, según el teorema de Nyquist, es una serie larga; la información completa de la señal está descrita por la serie total de muestras que resultaron del proceso de muestreo. Por lo tanto, no hay nada de la evolución de la señal entre muestras que no esté adecuadamente definido por la serie total de muestras.

6.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron análisis de series de tiempo para poder estimar los períodos de variación de la biomasa fitoplanctónica (expresada como concentración de Cl-a) -total y fraccionada-, así como de los parámetros estudiados (temperatura, OD, Z_{EU} y nutrientes). Para ello, cada uno de los parámetros obtenidos fue homogeneizado a 10 días utilizando interpolaciones. Los resultados se normalizaron y transformaron aplicando la transformada rápida de Fourier, mediante el programa ANDIS versión 1.0 (Díaz, 1994).

Se obtuvieron los principales períodos de cambio de estas variables a través de periodogramas de frecuencia (x) y amplitud espectral (y) con un intervalo de confianza de 0.95. Los períodos se obtuvieron calculando el inverso de las frecuencias más importantes.

Se realizaron gráficas para cada uno de los parámetros. Debido a la similitud de la tendencia de la serie de tiempo existente en cada uno de los 3 estratos del lago (epi-, meta- e hipolimnion), se presentan en resultados tres gráficas por parámetro. De esta forma cuando se menciona "superficial", es la gráfica representativa de los 5 primeros metros del lago, es decir, desde la superficie hasta los 5 m de profundidad. Cuando se habla de "media agua", es la gráfica representativa de la profundidad correspondiente a los metros 30-40 y cuando se hace referencia a "agua de fondo", la gráfica representa lo que sucede entre los metros 55 y 60 de profundidad. En el caso de la Z_{EU} se presenta una gráfica, correspondiente a la serie de tiempo de las profundidades de la zona eufótica.

Estos análisis se realizaron con el apoyo del Dr. David Salas, del Departamento de Oceanografía Física del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

En resumen, las variables analizadas fueron:

Variable	Símbolo	Unidades
Temperatura	T°	$^{\circ}\text{C}$
Oxígeno disuelto	OD	mg L^{-1}
Concentración de Cl-a	Cl-a	$\mu\text{g L}^{-1}$
Concentración de Cl-a fraccionada	%Cl-a < 2 μm , %Cl-a > 2 μm	%
Concentración de nitrógeno inorgánico disuelto	NID ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$)	μM
Concentración de fósforo reactivo soluble	PRS	μM
Concentración de sílice reactivo soluble	SiRS	μM

6.3 RESULTADOS

6.3.1 Temperatura

Claramente se vislumbra que existe una periodicidad anual en la temperatura, reflejada en la hidrodinámica del lago. El análisis de series de tiempo de la temperatura en agua superficial (Fig. 33a) registró 3 períodos significativos: el primero aproximado a un ciclo anual (11 meses), el segundo de medio año (6 meses) y un tercer período de variación, correspondiente a 13 meses.

A media agua (Fig. 33b), la serie de tiempo registró tres períodos significativos, los dos primeros iguales a los de la temperatura de agua superficial. El tercer período significativo se detecta a los 14 meses.

La temperatura de agua de fondo (Fig. 33c) registró 4 períodos de variación significativos: 3.5 años, 2.5 años, 6 meses y 1 año.

6.3.2. Oxígeno disuelto

El análisis de series de tiempo de la concentración de oxígeno disuelto registró 4 períodos significativos para agua superficial (Fig. 34a), en media agua (Fig. 34b) y para agua de fondo (Fig. 34c).

El período más importante de variación en los 3 estratos se encontró asociado aproximadamente a un ciclo anual (11 meses), siendo los demás períodos diferentes en la amplitud de la señal. En agua superficial el segundo período importante corresponde a 2 años, luego un período de 6 meses y uno de 13 meses. En media agua, se detectaron los siguientes períodos de variación: 5

años, 6 meses y uno de 14 meses aproximadamente. En agua de fondo los períodos más significativos de variación corresponden a 6 meses, 14 meses y 5 años.

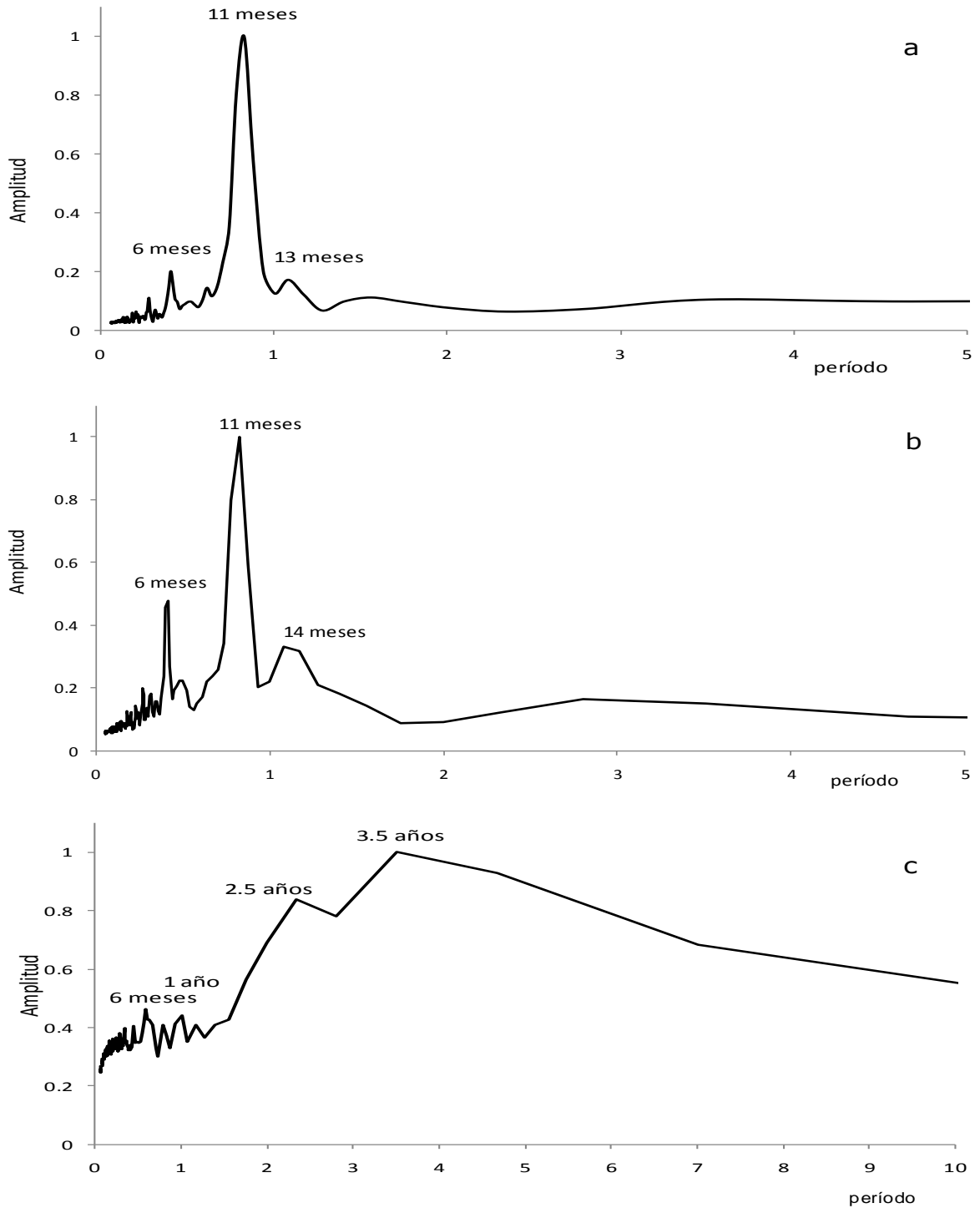


Fig. 33. Periodogramas de la serie de tiempo de la temperatura (a) superficial, (b) de media agua y (c) de fondo del lago Alchichica.

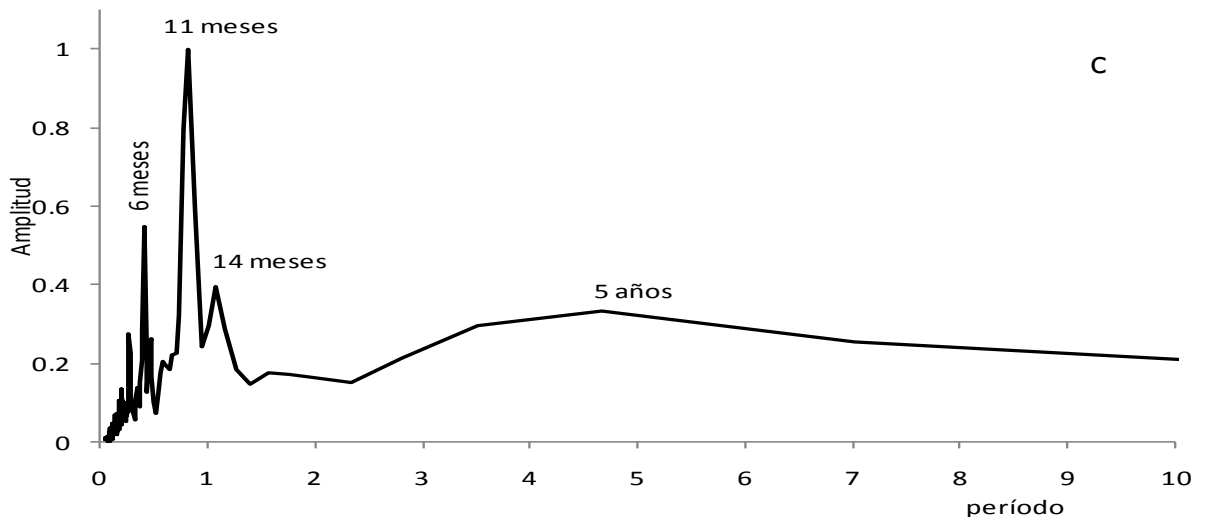
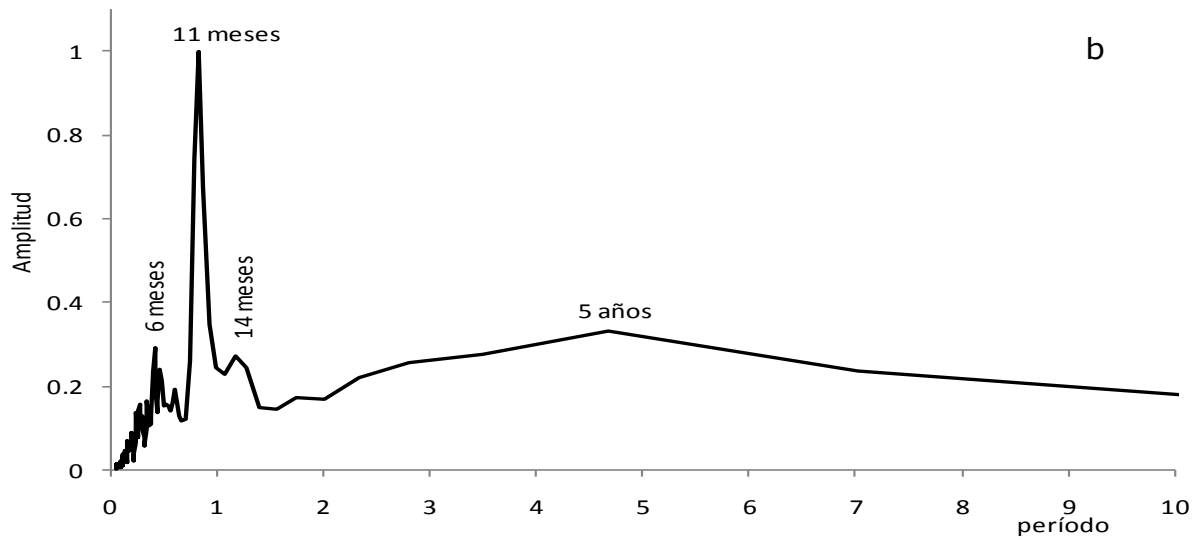
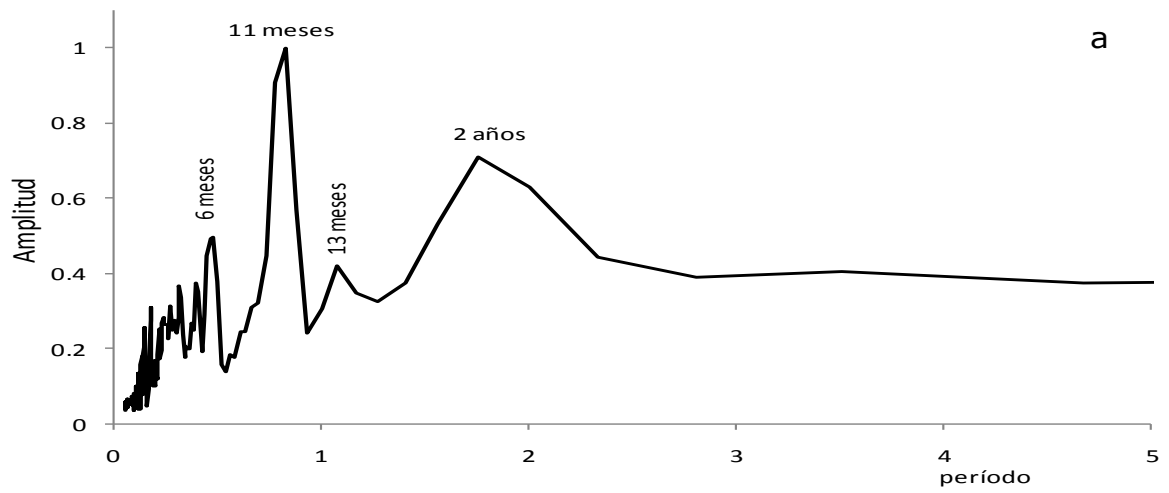


Fig. 34. Periodogramas de la serie de tiempo de la concentración de oxígeno disuelto en agua (a) superficial, (b) en media agua y (c) de fondo del lago Alchichica.

6.3.3 Z_{EU}

El análisis de las series de tiempo de las profundidades de la zona eufótica (Fig. 35) registró al período de variación de 1 año como el más importante. También se registró un período de variación de 6 y 18 meses y de 5 y 3 años.

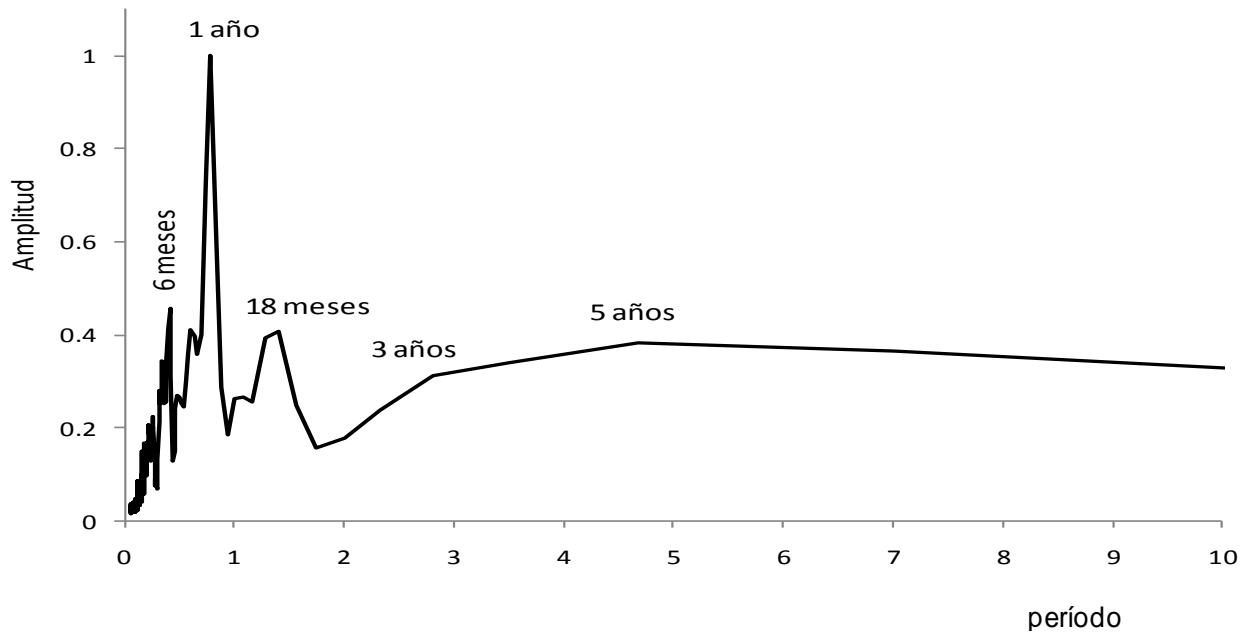


Fig. 35. Periodograma de la serie de tiempo de diez años (1999-2008) de la Z_{EU} en el lago Alchichica.

6.3.4 Nutrientos

Todos los nutrientes presentan los mismos ciclos de variación, los cuales son: 6 meses, 9 meses, 1 año y 2 años. Sin embargo, variaron en la importancia de la señal.

6.3.4.1 NID

Se hizo el análisis de series de tiempo de la concentración de NID ($\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$). Se registraron 4 períodos significativos de variación para agua superficial (Fig. 36a), media agua (Fig. 36b) y agua de fondo (Fig. 36c).

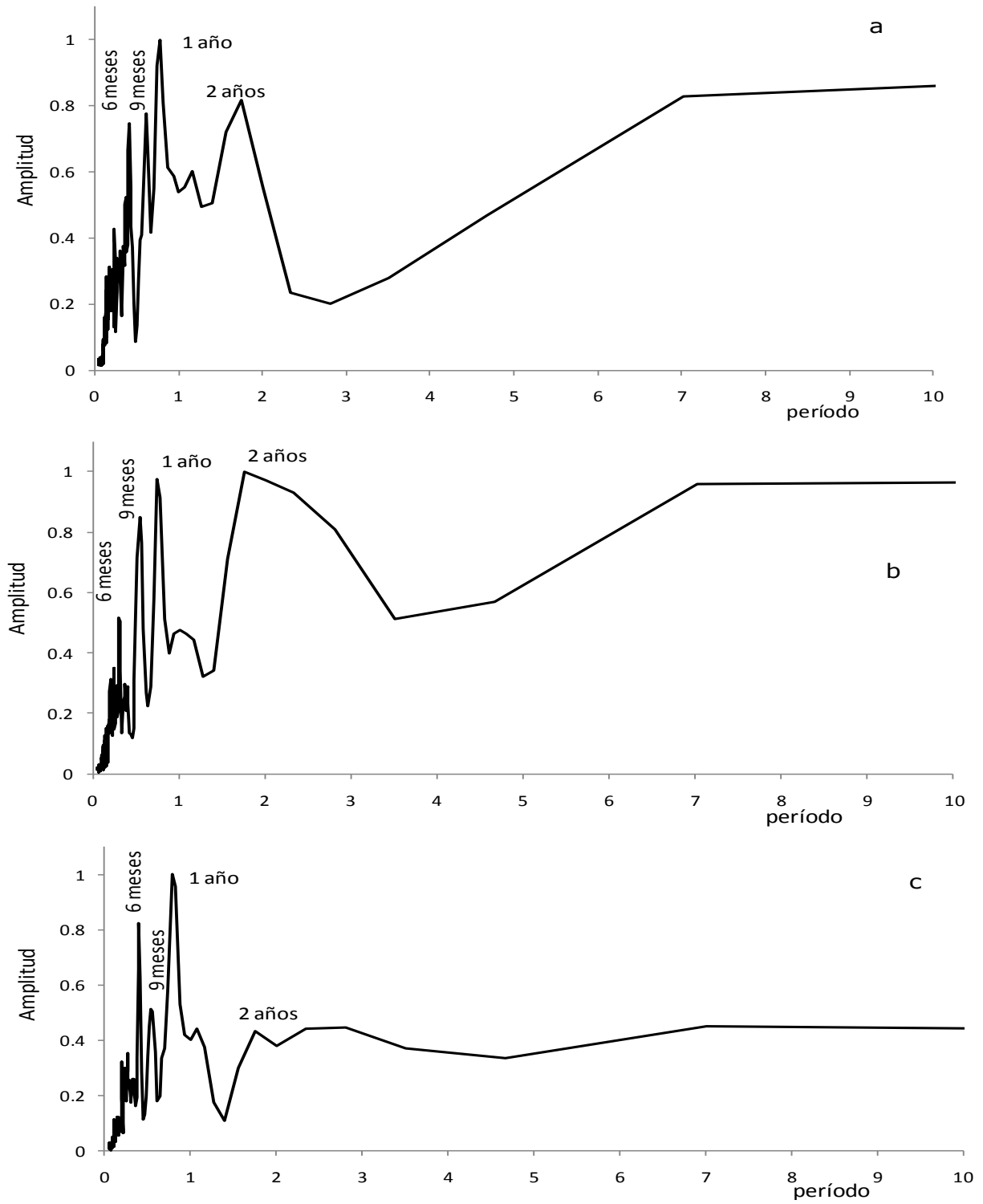


Fig. 36. Periodogramas de la serie de tiempo de NID en agua (a) superficial, (b) media agua y (c) de fondo del lago Alchichica.

6.3.4.2 PRS

El análisis de las series de tiempo del PRS en agua superficial (Fig. 37a), en media agua (Fig. 37b) y en agua de fondo (Fig. 37c) registró al período de variación de un ciclo anual como el más importante.

En agua superficial también se registraron 2 períodos mayores a un ciclo anual y un ciclo menor (6 meses). En media agua la serie de tiempo registró los siguientes períodos de variación: 5 años, 2 años y 6 meses. En agua de fondo se registró lo siguiente: 6 meses, 18 meses y 3 años.

6.3.4.3 SiRS

El análisis de series de tiempo de la concentración de SiRS registró 3 períodos significativos para agua superficial (Fig. 38a), a media agua (Fig. 38b) y para agua de fondo (Fig. 38c).

En agua superficial los períodos de variación registrados son: 18 meses, 6 meses y 1 año. El período más importante de variación a media agua se encontró asociado a un ciclo bienal, seguido de un ciclo anual y uno de 3 años. En agua de fondo se encontró asociado a un ciclo bienal (2 años), seguido de un ciclo anual y uno de 6 meses.

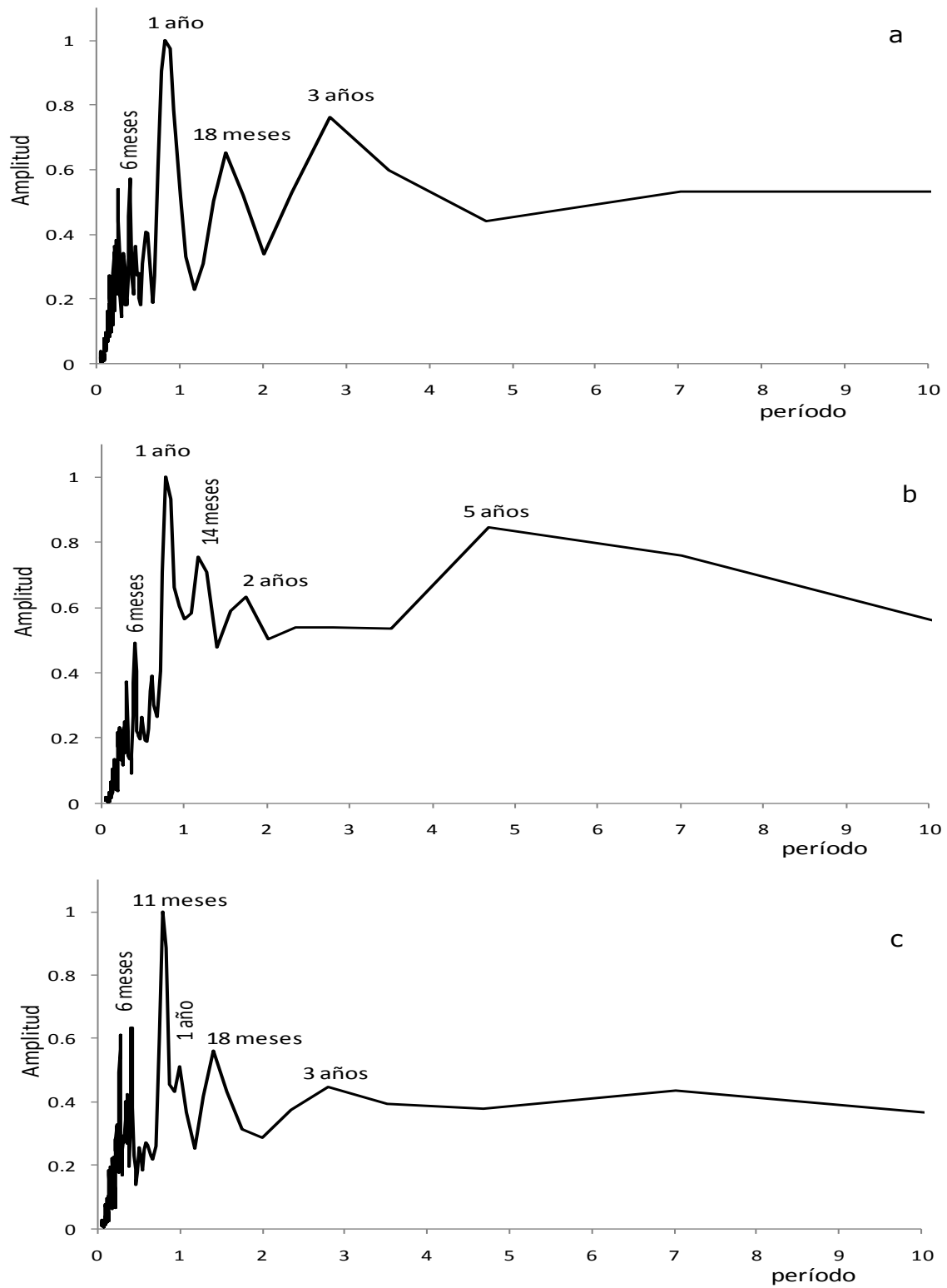


Fig. 37. Periodogramas de la serie de tiempo de PRS en agua (a) superficial, (b) media agua y (c) de fondo del lago Alchichica.

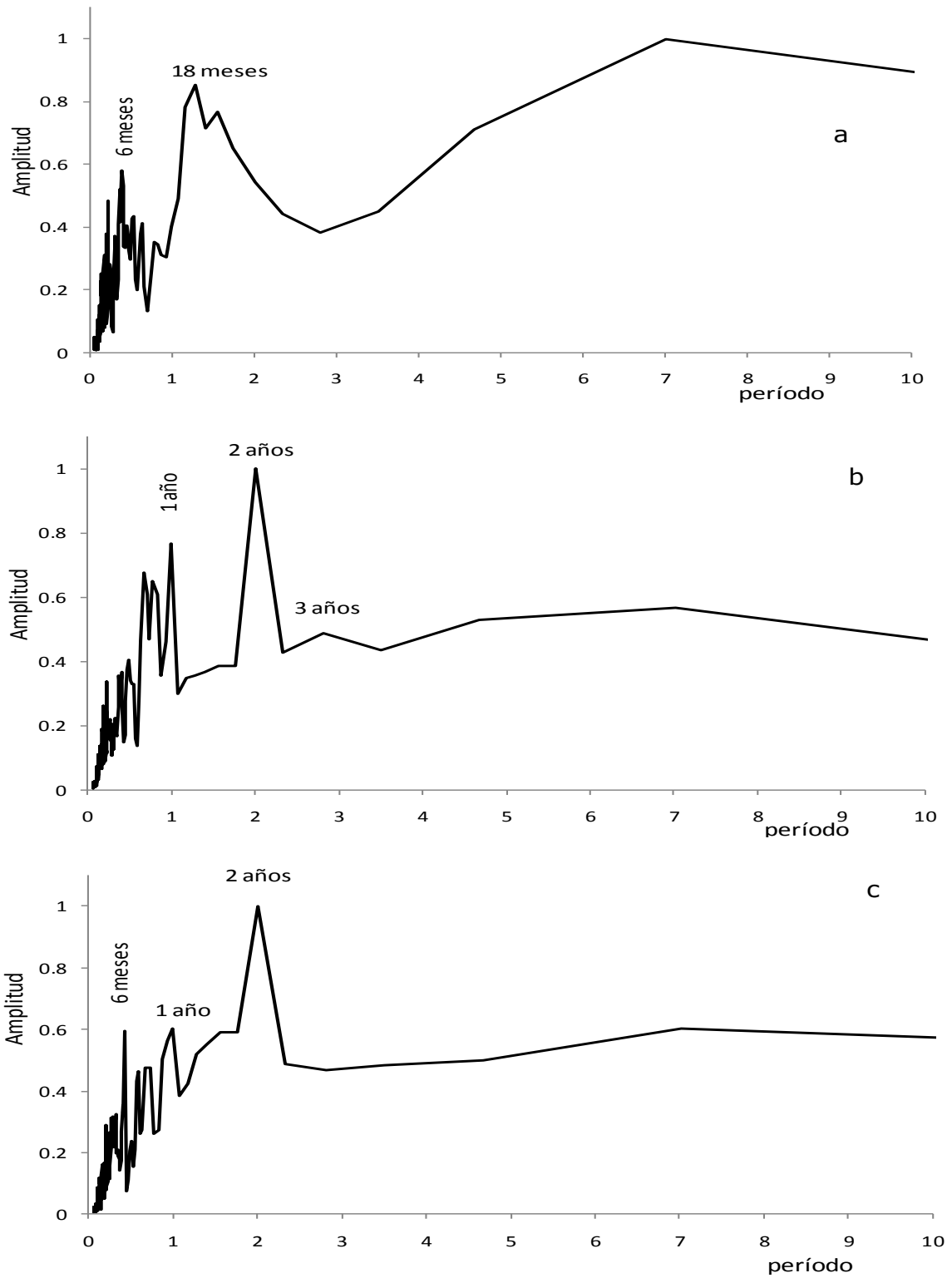


Fig. 38. Periodogramas de la serie de tiempo de SiRS en agua (a) superficial, (b) media agua y (c) de fondo del lago Alchichica.

6.3.5 Biomasa fitoplanctónica

6.3.5.1 Biomasa fitoplanctónica total (BFT)

El análisis de las series de tiempo de la BFT integrada (Fig. 39) registró los siguientes períodos de variación: anual, bienal, 6-9 meses y 3 años. Esta serie de tiempo considera la integración de los datos, razón por la cual es solo una gráfica y no tres.

La BFT en agua superficial (Fig. 40a), en media agua (Fig. 40b) y en agua de fondo (Fig. 40c) registró los siguientes períodos aproximados de variación principales: ciclo anual, ciclo bienal y dos períodos menores, de 6 y 9 meses. En media agua se registró además un período de variación de 3.5 años.

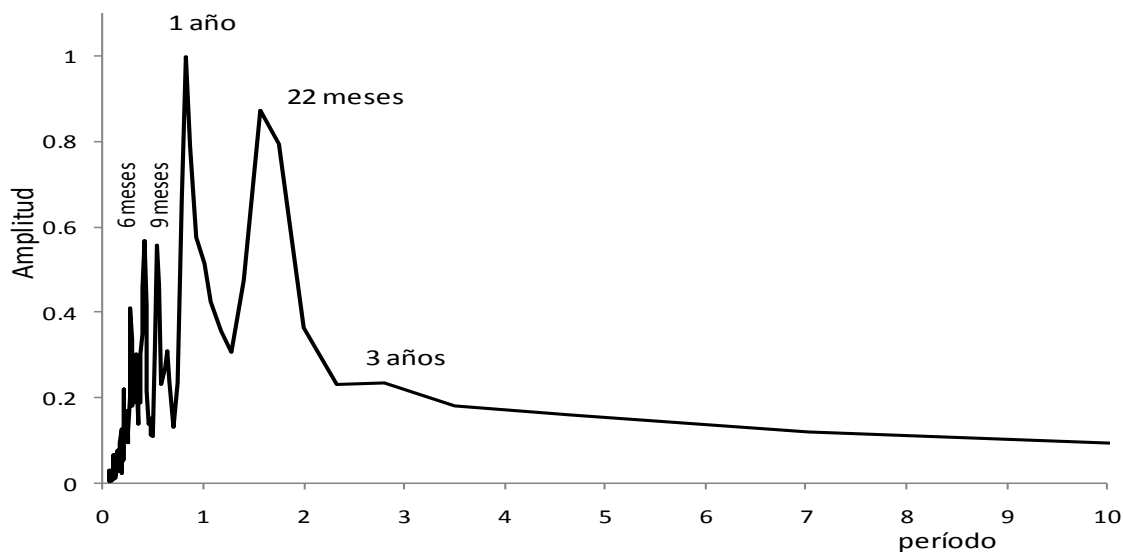


Fig. 39. Periodograma de la serie de tiempo de la biomasa fitoplanctónica total integrada del lago Alchichica para el período 1999-2008.

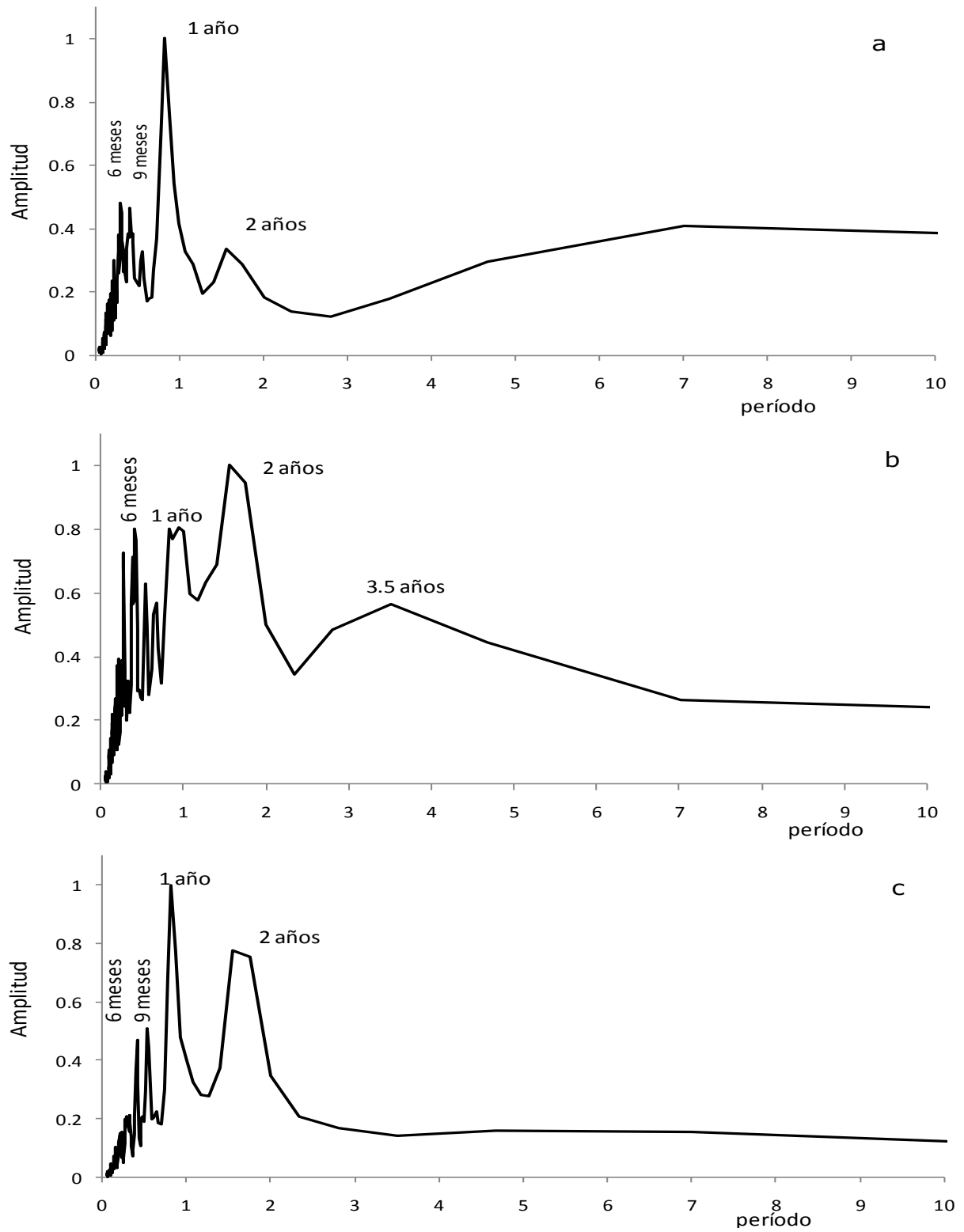


Fig. 40. Periodogramas de la serie de tiempo de la biomasa fitoplanctónica total en agua (a) superficial, (b) media agua y (c) de fondo del lago Alchichica.

6.3.5.2 Biomasa fitoplanctónica de talla grande

El análisis de las series de tiempo de la integración de la biomasa fitoplanctónica de talla grande (BFG, Fig. 41) registró los siguientes períodos de variación: bienal, anual y 9-6 meses.

La BFG en agua superficial (Fig. 42a), en media agua (Fig. 42b) y en agua de fondo (Fig. 42c) registró los mismos períodos de variación principales que la biomasa fitoplanctónica total: 1 año, 2 años y 6-9 meses.

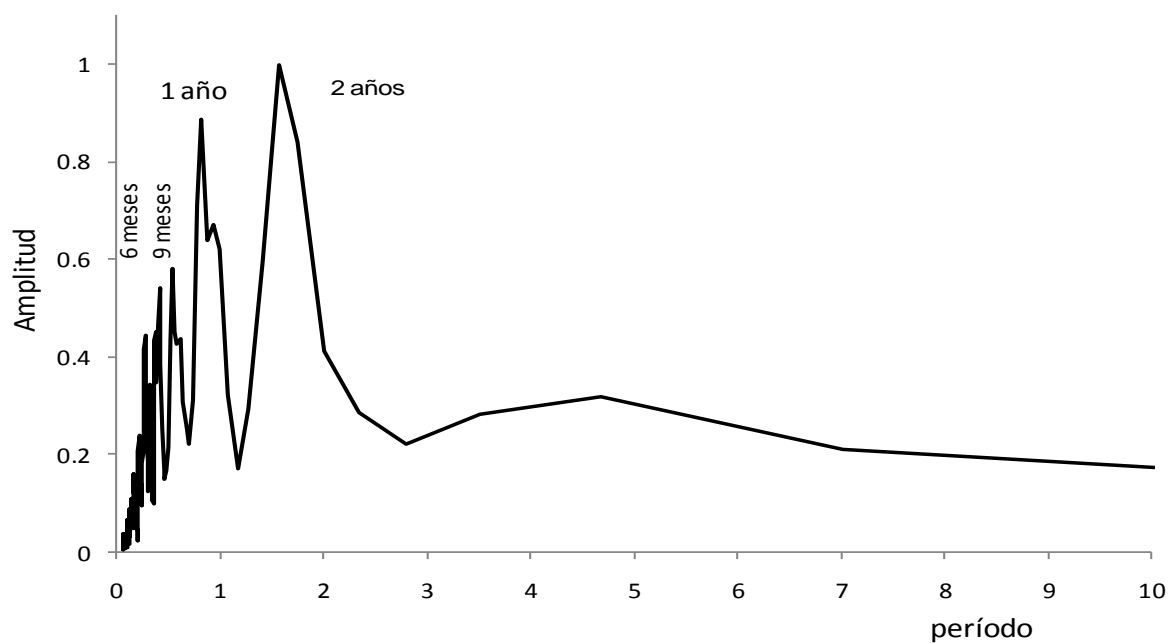


Fig. 41. Periodograma de la serie de tiempo de la integración de la biomasa fitoplanctónica de talla grande en el lago Alchichica para el período 1999-2008.

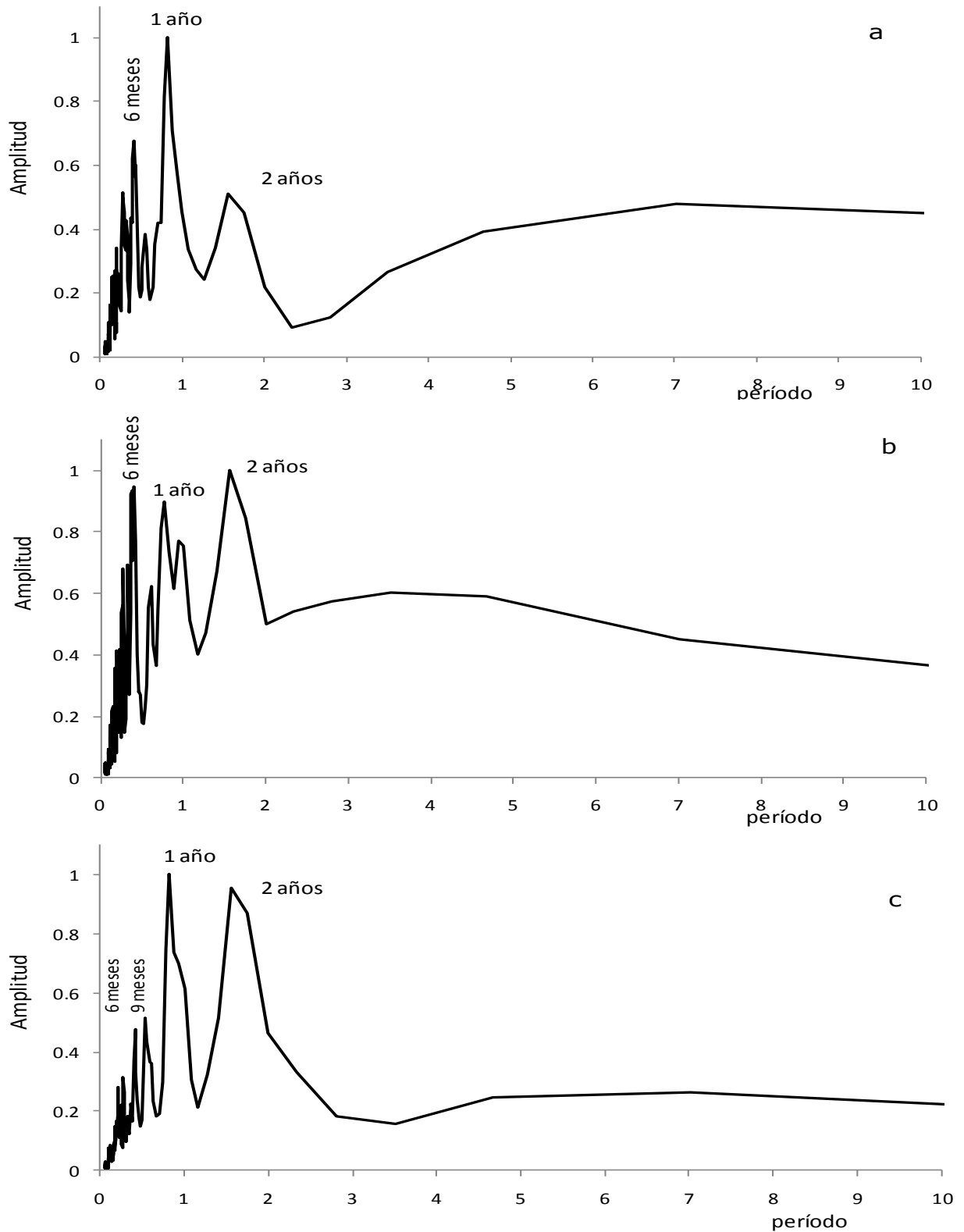


Fig. 42. Periodogramas de la serie de tiempo de la biomasa fitoplanctónica de talla grande en agua (a) superficial, (b) en media agua y (c) de fondo del lago Alchichica.

6.3.5.3 Biomasa fitoplanctónica pequeña

El análisis de las series de tiempo de la integración de la biomasa fitoplanctónica de talla pequeña (BFCh, Fig. 43) registró los siguientes ciclos: anual, de 6 y 14 meses, 3.5 y 2 años.

La BFCh en agua superficial (Fig. 44a) y en agua de fondo (Fig. 44c) registró al ciclo anual como el período de variación principal. En agua superficial además se registró: 4 años, 14 meses, 2 años y 6 meses. En media agua (Fig. 44b) los períodos más importantes corresponden a: 6 meses, 1 año y 2 años. En agua de fondo se registró lo siguiente: 6 meses, 2.5 años y 14 meses.

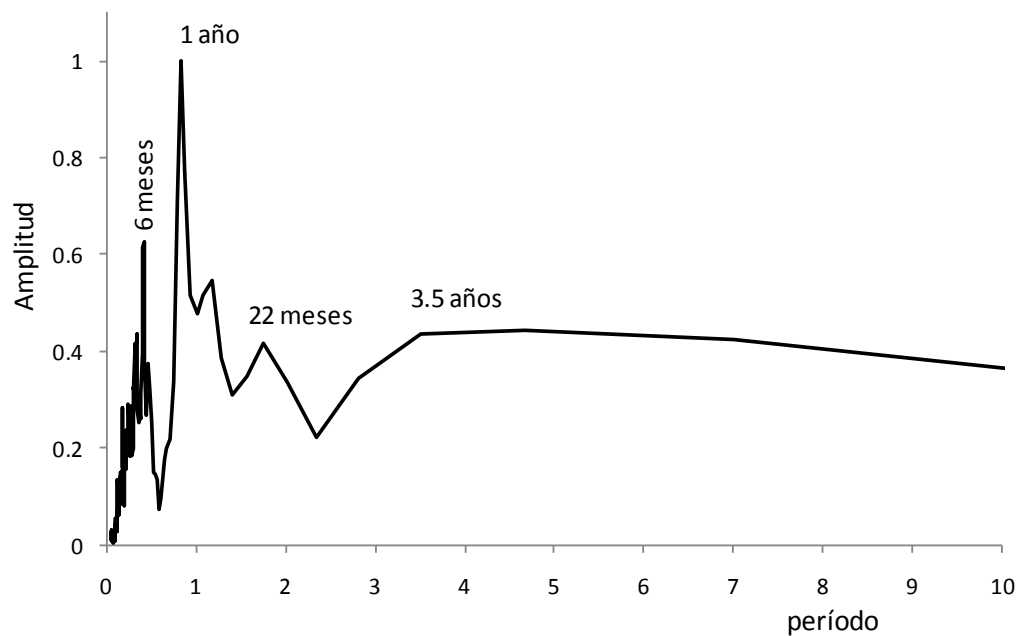


Fig. 43. Periodograma de la serie de tiempo de la integración de la biomasa fitoplanctónica de talla pequeña en el lago Alchichica para el período 1999-2008.

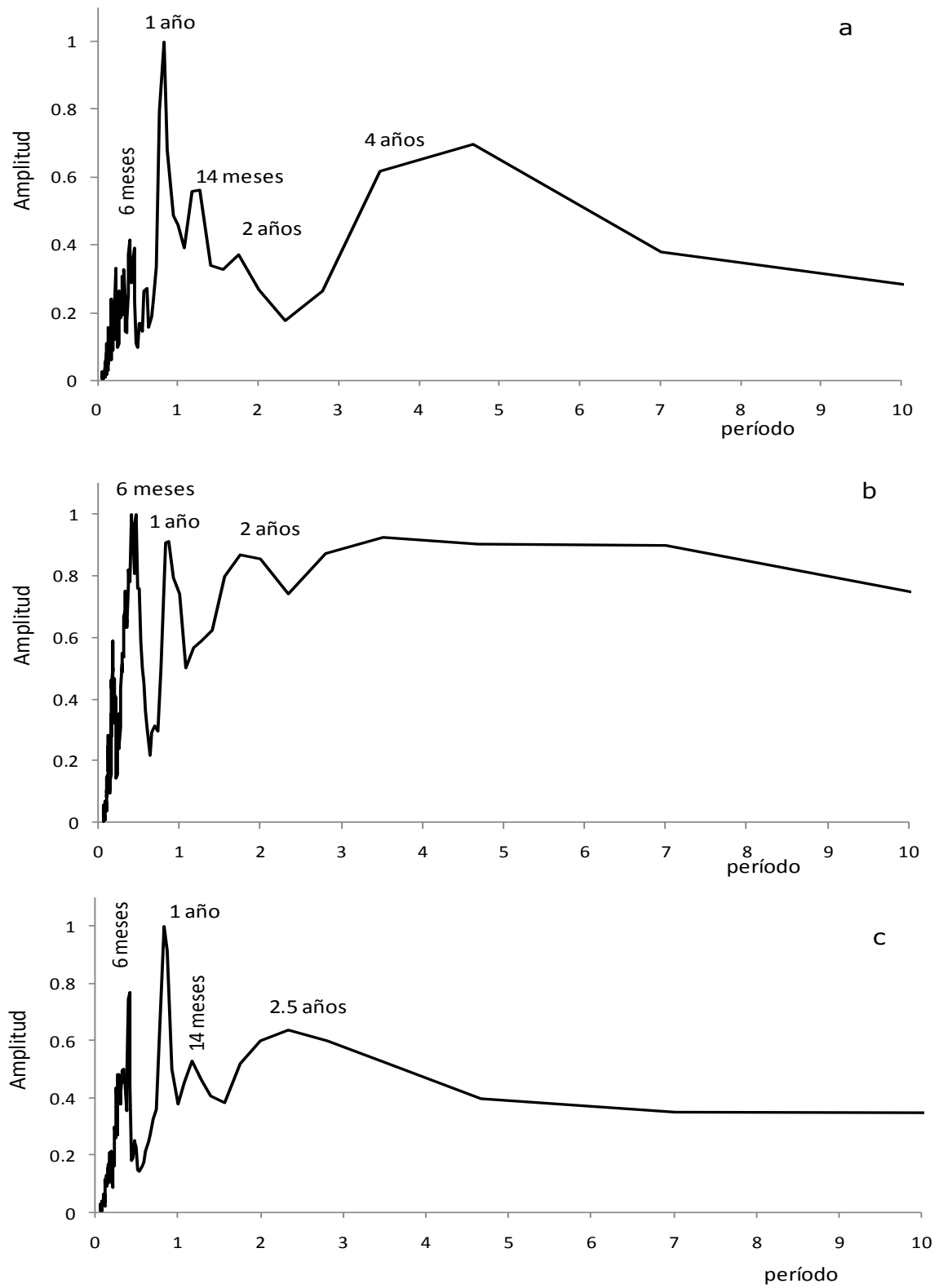


Fig. 44. Periodogramas de la serie de tiempo de la BFCh en agua (a) superficial, (b) a media agua y (c) de fondo del lago.

6.2 DISCUSIÓN

Debido a la periodicidad de los muestreos (mensuales) y al período de estudio (10 años), los procesos que se pueden identificar son aquellos que oscilan entre periodos de 3 meses (período más pequeño) y 60 meses (período mayor). Por esta razón, para los eventos detectados en el lago Alchichica (los de mayor recurrencia entre 6 meses y 2 años), la serie de tiempo utilizada se puede considerar como larga (Salas com. pers.).

El análisis de las series de tiempo puso de manifiesto la existencia de dos oscilaciones más importantes: uno y dos años. El ciclo de 1 año puede ser relacionado con la periodicidad del lago en cuanto a su hidrodinámica de mezcla-estratificación. Está presente en todas las series estudiadas y el comportamiento de la biomasa fitoplanctónica es una respuesta a esto. Se han descrito distintas oscilaciones anuales para diversos cuerpos acuáticos, como el acuífero de la Vega de Granada (Luque *et al.*, 2005), donde los autores señalan que las lluvias del ciclo anual constituyen el parámetro determinante en este ciclo.

El ciclo de 2 años puede ser relacionado con la variabilidad climática de los ciclos El Niño-La Niña, ya que aun cuando el Niño está solamente presente en el Pacífico tropical, sus efectos se sienten indirectamente en otras partes del mundo, interrumpiendo patrones de corrientes y de precipitación (Glanz, 2000). Por ejemplo, en 1999 la persistencia y profundidad de la termoclina fueron mayores a otros años, lo que pudo corresponderse al evento intenso del Niño 1998-1999. Durante los años 2002-2003, el evento El Niño fue moderado y se reflejó en una termoclina poco profunda, pero de mayor duración, un patrón similar al de los años 2005 y 2007 (www.elnino.noaa.gov). Esta variación puede ser observada en la biomasa fitoplanctónica, en el ciclo del oxígeno en agua superficial y en los nutrientes.

Las oscilaciones menores (6 y 9 meses) pueden ser consecuencia de las condiciones causadas por la variabilidad climática. Oscilaciones similares han sido descritas para el Golfo de México (Salas-de-León *et al.*, 2006) y se han relacionado con las condiciones del viento estacional. En el acuífero de la Vega de Granada (Luque *et al.*, 2005), estos ciclos menores se relacionaron con lluvias vinculadas con la Oscilación del Atlántico Norte; sin embargo, enfatizan que no se han encontrado referencias en la literatura que corroboren las explicaciones de estos ciclos.

El análisis espectral es un problema estadístico. Los datos que representan un fenómeno físico aleatorio no pueden describirse por una relación matemática explícita, porque cada observación

del fenómeno es única. En otras palabras, cualquier observación dada representará solo uno de muchos posibles resultados que tienen ocurrencia (Bendat y Piersol, 1986).

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN INTEGRADA

El objetivo principal del trabajo fue reconocer los períodos de variación cíclicos más importantes de las oscilaciones de la biomasa fitoplanctónica intra- e interanual, en el período 1999-2008, identificando variables ambientales que pudieran haber influenciado a la biomasa fitoplanctónica y su ciclicidad. Los resultados de las series de tiempo confirmaron la hipótesis de que -además de la ciclicidad anual que es característica de los lagos monomícticos cálidos- la biomasa fitoplanctónica presentaría una ciclicidad bienal, relacionada con la disponibilidad de Si. Por tal motivo, el logro de los dos primeros objetivos específicos (análisis de la variación temporal de la clorofila-a total y fraccionada y de las relaciones entre los períodos de variación con la zona de mezcla y zona eufótica) sirvió para comprobar la primera hipótesis. Se detectaron patrones de variación consistentes a lo largo del lapso de 10 años de estudio, en los que emergen, por orden de importancia, ciclicidades anuales (1 año), bienales (2 años), bianuales (6 meses) y de 9 meses, como se refiere a continuación

Las variaciones temporales: Ciclicidades características del lago Alchichica (objetivos 1 y 2)

Ciclo anual

Basados en estudios anteriores del lago (Alcocer *et al.*, 2000), que han reportado ciclicidad en cuanto a la mezcla invernal y posterior estratificación, se puede asociar el comportamiento de la biomasa fitoplanctónica (BF) a los factores evaluados: temperatura, OD y nutrimentos. Todos ellos presentaron un ciclo anual.

El patrón estacional de la clorofila-a (Cl-a) fraccionada por tamaños mostró dos situaciones contrastantes asociadas con la hidrodinámica del lago. El período de circulación, cuando la temperatura es más baja, presentó una tendencia a mostrar las concentraciones más altas de Cl-a, producto de los florecimientos de diatomeas y por la dominancia del fitoplancton de tamaño grande. En contraste con lo anterior, el período de estratificación, cuando se registraron las mayores temperaturas en la capa de mezcla, mostró en general bajas concentraciones de Cl-a,

acompañado por el desarrollo de un máximo profundo de clorofila (DCM) en el metalimnion durante la estratificación bien establecida y tardía.

Cuando se produce la circulación del lago, la biomasa fitoplanctónica alcanza su máximo, con las temperaturas mínimas anuales, extendiéndose desde la superficie hasta el fondo del lago. También se produce un incremento en la columna de agua de los nutrientes que se han ido acumulando en el hipolimnion durante el prolongado período de estratificación. Esta situación ha sido descrita para diversos lagos monomícticos cálidos, como Taupo en Nueva Zelanda (Vincent, 1983), -en el que, además de ser oligotrófico, domina una diatomea de gran tamaño, como en Alchichica-, Amvrakia en Grecia (Danielidis *et al.*, 1996), Kinneret en Israel (Hambright *et al.*, 1994) y Valencia en Venezuela (Lewis, 1986). Todos ellos presentan una dinámica de la Cl-a, nutrientes y oxígeno comparables a lo observado en el presente estudio.

Que se vea favorecido el crecimiento de fitoplancton de talla grande en un lago oligotrófico puede deberse a factores como mezcla turbulenta en el lago, a las altas eficiencias fotosintéticas que aprovechan las elevadas concentraciones de nutrientes (Cermeño y Estévez, 2005) concomitantes a la mezcla, y a las condiciones de irradiancia (Kolber y Falkowski, 1988). Lo anterior propician florecimientos invernales de fitoplancton de talla grande en cada ciclo anual.

Después del florecimiento de diatomeas de talla grande (*Cyclotella alchichicana*), se produce en Alchichica una alta exportación de sílice biogénico hacia los sedimentos del lago, precisamente porque no es ingerida y porque su gran tamaño y peso le impiden mantenerse en suspensión en la capa de mezcla al inicio de la estratificación. Una situación similar ha sido descrita para *Melosira* en el lago Taupo (Vincent, 1983), donde su rápida sedimentación conlleva la eliminación de nutrientes de la zona eufótica. Así, el empobrecimiento de nutrientes parece ser el principal limitante de la biomasa fitoplanctónica durante la estratificación.

En comparación con las tallas grandes, las pequeñas poseen ventajas en la captación de nutrientes y en la absorción de luz, debido a su alta relación superficie-volumen (Lewis, 1976; Kjørboe, 1993). Estas características permiten a especies como *Cyclotella choctawhatcheeana* crecer en el epilimnion con mayor facilidad que *Cyclotella alchichicana*. El incremento relativo de la talla pequeña está relacionado a los ambientes limitados por nutrientes y fuertemente estratificados (Kjørboe *et al.*, 1990). Se ha descrito que la biomasa de talla pequeña es importante (43-56% del fitoplancton) en lagos oligotróficos (Stockner y Shortreed, 1989), lo que difiere de lo que se observa en el lago Alchichica, ya que la contribución de la talla pequeña a la biomasa fitoplanctónica durante los 10 años de estudio promedió un $25 \pm 18\%$.

Finalmente, tanto la talla grande como la pequeña muestran patrones anuales de distribución predecibles. La talla grande marca cada ciclo anual, principalmente a través del florecimiento de diatomeas en la mezcla invernal. Esto no observa con tanta claridad para la talla pequeña, aunque se sabe que la pérdida de esta talla es probablemente el resultado de la herbivoría, ya que su hundimiento es más lento que el de la talla grande. El balance entre la producción y la herbivoría pueden cambiar en poco tiempo (de horas a días), como se ha observado en ambientes oligotróficos epicontinentales (Stockner y Shortreed, 1989) y marinos (Prézelin y Glover, 1991). Empezar estudios específicos sobre la ciclicidad de la talla pequeña y su relación con el zooplancton (y sus probables ciclos) de Alchichica podría aportar información que clarificara los aspectos mencionados.

Ciclo bienal

En Alchichica, las series de tiempo indican la incidencia de oscilaciones bienales para la biomasa fitoplanctónica (BFT, BFG y BFCh) y los nutrientes, particularmente para el $N-NO_3^-$ y SiRS.

Se han descrito oscilaciones cuasi bienales, que comprenden entre 2 y 3 años, de procesos atmosféricos, como el ciclo más frecuente, después del anual, para la atmósfera y diversos fenómenos geofísicos. Este ciclo está documentado en la circulación troposférica en relación con la presión y frecuencia de tipos de circulación (Brázdil y Zolotokrylin, 1995). También se ha detectado en la temperatura del aire y en la precipitación, entre otros. A este respecto, El Niño -fenómeno meteorológico oceanográfico de gran escala- está asociado con la variabilidad climática y con una ocurrencia entre los 2 y los 9 años (www.elnino.noaa.gov). Como ya se planteó en la discusión del capítulo 6, el ciclo de 2 años en Alchichica puede estar relacionado con la variabilidad climática de los ciclos El Niño-La Niña, lo que previamente ha sido planteado por Alcocer y Lugo (2003). Estos autores señalan que la temperatura en el epilimnion es ligeramente mayor durante El Niño y que existe un gradiente mayor de temperatura en la termoclina, en comparación con los años normales. El período de este estudio permite observar ciclicidades en la termoclina, en relación con la persistencia y profundidad detectada, ya que en años como en 1999 la persistencia y profundidad de la termoclina fueron mayores, mientras que en el 2002-2003 -con presencia de un Niño moderado-, la termoclina fue menos profunda pero de mayor duración. Este patrón se repite alternadamente en los siguientes años.

La variación cíclica de la termoclina puede también detectarse en el DCM. La extensión del período de estratificación parece influir en la posición del DCM, ya que -con el tiempo- la captación de los nutrientes por el fitoplancton puede llevar a una profundización progresiva de la nutriclina y, consecuentemente, a la profundización del DCM (Barbiero y Tuchman, 2004). En Alchichica, el

DCM se ubica cerca de la base de la zona fótica, por lo que la fluctuación en su posición es importante. En este caso, las variaciones en la intensidad lumínica son primordiales debido a que las especies fitoplanctónicas del DCM no son migradoras activas y a que se encuentran cerca del 1% PAR (Letelier *et al.*, 1993).

La ciclicidad bienal de la biomasa fitoplanctónica puede ser explicada por lo siguiente: Los años con un florecimiento de diatomeas menos intenso (menor concentración de biomasa fitoplanctónica), como 1999, resultan en cantidades bajas de materia orgánica en los sedimentos, lo que supone una remineralización mayor. Para el año siguiente se produce un florecimiento invernal más intenso, lo que -aunado a una estratificación más larga, como en el 2000-, resulta en cantidades mayores de biomasa fitoplanctónica sedimentada, flujos acrecentados de materia orgánica (y nutrimentos) hacia el fondo del lago, mayor consumo de oxígeno y remineralización incompleta de nutrimentos, especialmente del sílice. Específicamente, como el sílice no alcanza a remineralizarse, tampoco estará disponible para el siguiente período de circulación del lago, por lo que el posterior florecimiento invernal de diatomeas será menos intenso.

Este patrón de comportamiento se alterna con el florecimiento de *Nodularia spumigena*, el cual es menos intenso cuando se ha producido un florecimiento intenso de diatomeas. Es probable que otro nutrimento, como el fósforo, al ser consumido por las especies del florecimiento, no se encuentre en cantidades suficientes como para permitir el desarrollo de un florecimiento intenso de *N. spumigena*, aun cuando ésta pueda fijar nitrógeno. Por esta razón, en el siguiente ciclo caracterizado por un menor crecimiento de diatomeas, el florecimiento de *N. spumigena* será mayor, ya que los nutrimentos estarán disponibles para su desarrollo. De esta manera, se alternan años con florecimientos importantes de diatomeas (y reducidos de *Nodularia spumigena*), con años de florecimiento intensos de *Nodularia spumigena* (y reducidos de diatomeas).

Se sabe que el sílice en el agua se encuentra en formas distintas, con un tránsito gradual entre partículas minerales muy finas, sílice coloidal, silicatos complejos y ortosilicato en verdadera solución. El contenido de silicato soluble depende principalmente del pH. A pHs relativamente bajos, el ácido silícico no dissociado será la forma más abundante. En condiciones ligeramente alcalinas hay una mayor proporción de HSiO_3^- , mientras que el SiO_3^- sólo se encuentra en cantidades apreciables bajo una alcalinidad extrema. En general, cuanto más alta sea la alcalinidad, mayor será la reserva del anión silicio (Margalef, 1974). Debido a que el lago Alchichica presenta un pH de 9, es probable que el sílice se encuentre mayoritariamente como HSiO_3^- . Por otra parte, el silicio retenido en las membranas de las diatomeas puede pasar al sedimento de manera irreversible, cuando existen condiciones de pH bajo, poco oxígeno y baja concentración de calcio. Si los frústulos se acumulan por un tiempo en los sedimentos, el sílice experimenta ciertos

cambios estructurales que disminuyen la facilidad ulterior de disolución (Margalef, 1983). Esto puede ocurrir en Alchichica, ya que aún teniendo un pH relativamente elevado, la mayor parte del ciclo anual se encuentra en condiciones hipóxicas-anóxicas, en un ambiente muy pobre en calcio disuelto (Vilaclara *et al.*, 1993).

Se ha sugerido (Salmaso, 2005) que la producción durante la circulación es clave para determinar la producción del resto del año ya que éste período determinará la fracción de nutrimentos que serán reciclados de las aguas profundas a la superficie del lago. Estudios como los de Berman *et al.* (1995) y Stronge *et al.* (1998) afirman que la concentración de clorofila puede estar relacionada con la concentración del año anterior, es decir, es posible que esta dependencia o control interno de la producción de un año con relación al anterior de como resultado un año con alta producción seguida de otro con baja.

Ciclo de 6 meses

En la ciclicidad bianual, las series de tiempo establecen que tanto la BFT, la BFG como la BFCh presentan un período de variación de 6 meses relacionado con la T°, OD, PAR y con los nutrimentos. Esta ciclicidad se asocia con el período entre la concentración de BF durante la circulación y la formación del máximo profundo de clorofila (DCM), característica de la estratificación bien establecida. Como ya se planteó, la presencia de un DCM es común en lagos oligotróficos con una Z_{EU} que llega hasta el metalimnion y en donde se acumula el fitoplancton (Gervais *et al.*, 1997).

Ciclo de 9 meses

La ciclicidad asociada a los 9 meses puede ser entendida considerando los períodos característicos del lago Alchichica, que muestran la importancia de los diferentes procesos ocurridos durante un período anual: circulación, estratificación temprana, estratificación bien establecida y estratificación tardía. Cada uno de estos períodos es de aproximadamente 3 meses. La ciclicidad de nueve meses quedó reflejada en la BFT, la BFG y el NID, lo que resulta esperable considerando que la BFG determina el comportamiento general de la BFT, ya que es la dominante, en tanto que el NID se relaciona con el florecimiento de *N. spumigena*. Es probable que este ciclo evidencie lo que pasa entre los eventos más importantes en relación con la BF, es decir, entre los florecimientos de *C. alchichicana* y *N. spumigena*, el desarrollo del DCM y la proliferación de especies hacia la estratificación tardía, producto de pulsos de nutrimentos. Aunque cabe mencionar que en la literatura (Luque *et al.*, 2005), los ciclos menores a un año están siempre asociados a condiciones ambientales, como el efecto del viento y, con ello, los pulsos de nutrimentos.

Los nutrientes y su relación con las variaciones de la biomasa fitoplanctónica (Objetivo 3)

El objetivo específicos 3 se planteó para establecer las relaciones entre los períodos de variación de la Cl-a -total y fraccionada- con las variaciones de los nutrientes. Al realizar las series de tiempo se manifestaron las mismas oscilaciones tanto para la biomasa fitoplanctónica como para los nutrientes analizados.

Como ya ha sido expuesto previamente, en el epilimnion del lago existe luz suficiente para el crecimiento del fitoplancton durante el período de estratificación, pero la concentración de nutrientes es baja y pasan a ser limitantes del crecimiento. Por su parte, en el hipolimnion existe una alta cantidad de nutrientes, pero es la luz el factor que limita el crecimiento del fitoplancton, aunado a su vez a la anoxia característica del hipolimnion en Alchichica (Alcocer *et al.*, 2000). Por lo anterior, las condiciones más favorables para el crecimiento del fitoplancton se encuentran en el metalimnion, evidenciado por la presencia del máximo profundo de clorofila (DCM), pues hay luz y nutrientes suficientes para permitir el desarrollo del fitoplancton adaptado a ambientes de penumbra. Además, el fuerte gradiente de densidad en el metalimnion coadyuva a disminuir la tasa de hundimiento de las células de fitoplancton, puesto que en aguas estratificadas, el movimiento vertical a través de la termoclina es muy lento. Como resultado, los nutrientes no retornan a la zona fótica, aunque tienden a acumularse diferencialmente en el propio metalimnion. Al efecto físico que ejerce la termoclina (picnoclina) en la retención de las células de gran tamaño de *C. alchichicana* en el DCM, se suman factores endógenos de las propias células adaptadas a condiciones extremas, como los observados relacionados con la disminución del número de cloroplastos e incremento en las reservas nutricias, manifestadas como incremento en las gotas lipídicas (Vilaclara, com. pers.; McGinnis *et al.*, 1997), que -a su vez- coadyuvan a esta flotación en aguas intermedias, y por ello, a la manutención del DCM en la estratificación media y tardía. A la par, la descomposición de la materia orgánica en el hipolimnion genera el agotamiento del oxígeno disuelto, seguido de anoxia y de acumulación de productos de fermentación y de H₂S (Cole, 1994).

En los lagos tropicales que permanecen estratificados por períodos prolongados, se esperaría que la biomasa fitoplanctónica disminuyera hasta el punto crítico de manutención mínima de vida vegetativa; sin embargo, en el epilimnion se registran concentraciones de Cl-a dados por la presencia de *Chaetoceros elmorei* y *Cyclotella choctawhatcheeana*. Esto ocurre por eventos de inestabilidad térmica en la columna de agua, lo que genera mezclas irregulares y parciales que engrosan el epilimnion y liberan nutrientes atrapados en la termoclina, los que son utilizados en

la regeneración de la biomasa (Lewis, 1990). Esto ha sido descrito para el lago Valencia (Lewis, 1986), donde se han observado crecimientos de fitoplancton durante el período de estratificación, asociados a un engrosamiento de la zona de mezcla, que llega a ser más profunda en forma repentina, debido a vientos fuertes y a una disminución de la temperatura asociado a días nublados, lo que genera erosión en la parte superior de la termoclina (atelmixis; Lewis, 1973).

Quizás uno de los temas más discutidos en las ciencias acuáticas sea el definir cuál es el factor limitante de la producción primaria. Diversos estudios limnológicos han mostrado que el fósforo es el principal nutrimento que limita la producción fitoplanctónica en los lagos templados, mientras que se van acumulando evidencias de que el nitrógeno es frecuentemente el factor limitante en los lagos tropicales (Vincent *et al.*, 1984; Lewis, 1996). De acuerdo al concepto de nutrimento limitante (Redfield, 1958), es posible decir que tras la circulación, en Alchichica es el SiRS el que actúa como limitante principal debido al florecimiento de diatomeas, mientras que es el nitrógeno el limitante durante el resto del año.

El decremento de biomasa de las diatomeas grandes viene determinado por la disminución de la turbulencia, producto de la estabilización de la columna de agua y del agotamiento del sílice (Sommer, 1988 en Salmaso, 2000). Sin embargo, el impacto relativo de estos dos factores sobre las diatomeas es difícil de comprobar, ya que la población depende de ambos, tanto del incremento de los nutrimentos (son dependientes de Si, N y P), como de la pérdida de biomasa (por sedimentación y mortalidad) (Salmaso, 2000).

Alchichica tiene muy bajas concentraciones de Si (en general $< 17 \mu\text{M}$ SiRS) en comparación con numerosos lagos, especialmente aquellos que ubicados en zonas volcánicas (Armenta *et al.*, 2008). Pero a diferencia de otros sistemas acuáticos, en Alchichica la especie dominante es una diatomea de gran tamaño, por lo tanto, sus requerimientos de sílice son mayores a los de las especies pequeñas, lo que introduce un factor diferencial de importancia en la dinámica limnológica del lago.

A diferencia de las diatomeas que tienden a disminuir su biomasa durante la estratificación por causa de su sedimentación elevada, las cianoprocariontas se ven favorecidas bajo condiciones de estabilidad de la columna de agua, debido a su habilidad para permanecer en suspensión (Lewis, 1986). El desarrollo de florecimientos de *Nodularia spumigena* al inicio del período de estratificación sería indicativo de una limitación por nitrógeno, situación similar a la descrita por Galat *et al.* (1981) y Philips *et al.* (1997). Esta limitación en lagos tropicales está influenciada por la larga estratificación térmica y por la escasa vegetación terrestre en la cuenca, lo que reduce las

entradas de nitrógeno al lago. Además, la alta probabilidad de limitación por nitrógeno en los lagos tropicales se atribuye al escaso suplemento externo de nitrógeno y a la considerable pérdida interna de nitrógeno ocasionada por la desnitrificación. La desnitrificación ocurre en mayor grado en un hipolimnion anóxico, en el cual las concentraciones de nitrógeno inorgánico pueden llegar a cero, reduciendo así la cantidad de nitrógeno inorgánico presente en la columna de agua cuando inicia la mezcla (Lewis, 2002). Adicionalmente, la pérdida de nitrógeno se relaciona con las temperaturas del agua comparativamente más altas de los lagos tropicales. A este respecto, los perfiles de oxígeno en Alchichica mostraron la condición anóxica del hipolimnion, lo cual apunta hacia una limitación por nitrógeno, en circunstancias que aúnan los dos factores más importantes para la pérdida de N por desnitrificación, que son la anoxia y temperaturas templadas (mayores a los 14°C).

El PRS suele presentar concentraciones muy bajas porque es rápidamente asimilado por las especies. En el momento de la mezcla vertical hay una distribución más homogénea en la columna de agua, lo que es aprovechado por las especies que medran bien en estas condiciones. Posteriormente, la muerte y sedimentación del fitoplancton introduce fósforo hacia el fondo, por lo que se acumula en el hipolimnion. Mediante experimentos de enriquecimiento (Ramos *et al.*, 2008) se determinó que *Monoraphidium minutum* respondía positivamente a la adición de nutrimentos aún mejor que *Oocystis parva* u *Oocystis submarina*, confirmando que las especies de fitoplancton asimilan nutrimentos en tasas diferenciales (Tilman, 1982) y, además, que el mayor crecimiento de las especies se obtuvo al agregar tanto nitrógeno como fósforo.

El florecimiento de *Nodularia spumigena* indica que el sistema presenta un déficit de nitrógeno, precisamente porque se desarrolla fijando nitrógeno y enriqueciendo con este nutrimento la capa de mezcla hasta que consumen el fósforo disponible. Talling y Talling (1965 en Payne, 1986) sugieren, a partir de sus observaciones en los lagos del este de África, que el nitrógeno es más crítico que el fósforo para el desarrollo del fitoplancton. La formación de heterocitos y la fijación de nitrógeno por las cianoprocaritas es inhibida por la presencia de nitrógeno en forma de nitrato o amonio (se inhibe la síntesis del complejo nitrogenasa), por lo que es posible esperar que en los lagos exista en general una relación inversa entre la tasa de fijación de nitrógeno y la concentración de nitrógeno inorgánico.

En general, numerosas especies de fitoplancton son hábiles para almacenar nutrimentos en mayor cantidad de lo que requieren para su crecimiento inmediato. Cuando las células se encuentran limitadas por uno de los recursos, el fitoplancton puede usar otro recurso disponible para parcialmente compensar la carencia del recurso limitante (Dickman *et al.*, 2006).

Como ha sido expuesto reiteradamente, es tanto la concentración de cada uno de los nutrientes como la relación entre ellos (Redfield, 1958; Redfield *et al.*, 1963; Dodds, 2003) la que parece controlar las poblaciones fitoplanctónicas (Reynolds, 1999b). El cociente de Redfield (Redfield *et al.*, 1963) es la proporción más utilizada para identificar cuál es el nutriente limitante del crecimiento fitoplanctónico dentro de los sistemas acuáticos, por ser una proporción biogeoquímica relativamente constante y por tener aplicación tanto en sistemas marinos como continentales (Hillebrand y Sommer, 1999). Sin embargo, es importante tomar en cuenta que la relación N:P se comportará como un factor indicativo del nutriente limitante en caso de que el nitrógeno o el fósforo actúen como tal; si ninguno de los dos exhibe este comportamiento, la relación N:P no será definitiva en la determinación del factor limitante del crecimiento fitoplanctónico (Reynolds, 1999b).

Flujos de diatomeas y su impacto en la disponibilidad de sílice (objetivo 4)

El logro del 4° objetivo específico (Analizar el flujo de las principales especies de fitoplancton que se sedimentan hacia el hipolimnion del lago) sirvió para comprobar la tercera (la dominancia de la talla grande del fitoplancton favorecerá que la ruta principal que siga el C_{BIO} sea la exportación por debajo de la termoclina hacia el hipolimnion, lo cual regulará -en gran medida- la cantidad de Si disponible) y cuarta hipótesis (la disponibilidad de sílice en la columna de agua, propuesta como determinante para la ciclicidad bienal en Alchichica, estará relacionada tanto con la magnitud, como con las especies dominantes del florecimiento invernal de diatomeas).

Como productor primario, el fitoplancton es el responsable de una parte importante de la entrada de C_{BIO} al lago debido al proceso de fotosíntesis. El tamaño del fitoplancton puede ser interpretado en términos de exportación diferencial (Tremblay *et al.*, 1997). Las comunidades dominadas por fitoplancton de tamaño grande tienen un gran potencial para exportar materia orgánica fuera de la columna de agua, hacia el sedimento. Algunos autores señalan que las condiciones de estabilidad-inestabilidad en la columna de agua juegan un papel relevante en controlar la estructura del tamaño del fitoplancton. Por un lado, el forzamiento hidrodinámico controla el suministro de nutrientes a la zona eufótica. Las concentraciones elevadas de nutrientes causan un aumento preferencial en la biomasa y producción primaria del fitoplancton grande (Agawin *et al.*, 2000). Por otro lado, la estabilidad de la columna de agua determina el tiempo de permanencia de las células de fitoplancton de diversos tamaños dentro de la zona eufótica, favoreciendo la pérdida por hundimiento pasivo de células grandes o acumulándolas a través del movimiento vertical (p.e., Rodríguez *et al.*, 2001). Además, el consumo -selectivo- por parte del zooplancton es también un factor importante para el control de la distribución, cantidad y composición del fitoplancton. Por un

lado, la biomasa y la producción del fitoplancton pequeño están controladas por el consumo por parte del zooplancton; por su parte, el fitoplancton grande y sus consumidores se encuentran desacoplados en el tiempo. Como resultado, la estructura del tamaño del fitoplancton depende de una variedad de factores, los cuales últimamente son controlados por la hidrodinámica del sistema.

Consideraciones finales

Cada una de las hipótesis planteadas en este estudio se cumplió. El conjunto de datos empleados para las series de tiempo ha permitido detectar de forma sencilla y robusta la existencia de cuatro ciclos diferentes. Los ciclos observados no se manifiestan con la misma intensidad en todas las series analizadas, de tal forma que los ciclos anual y bienal presentan gran relevancia en las series.

Utilizar la clorofila-a como proxy de la biomasa fitoplanctónica fue útil para reflejar la realidad, de acuerdo con la variación temporal de la composición específica del fitoplancton, quedando reforzado por el análisis de pigmentos con HPLC. En relación al fraccionamiento de la biomasa fitoplanctónica, la filtración diferencial resulta un método eficaz fácil de usar; a pesar de ello, hay aspectos que llegan a dificultarse, como por ejemplo el control preciso del fraccionamiento al momento de la filtración, ya que se debe considerar el tipo de filtro, la presión de la filtración al vacío y las características propias de las especies en la muestra (por ej., forma celular, fragilidad y flexibilidad de células y densidad de la partícula).

Por último, cabe señalar que Alchichica posee una de las series de datos más completas de México, lo que se traduce en información sumamente valiosa para prever escenarios futuros de cambio mediante la utilización de modelos matemáticos predictivos.

Conclusiones

La presente investigación analizó una serie de datos entre los años 1999 y 2008 mediante la cual poder ratificar o modificar la predictibilidad de la ciclicidad anual y la existencia -y explicación- de una ciclicidad bienal en el lago Alchichica.

De acuerdo con esto se concluye lo siguiente:

1. En el Lago Alchichica se confirma que la biomasa fitoplanctónica posee una ciclicidad anual, característica a su vez de los lagos monomícticos cálidos, asociada con un florecimiento de diatomeas -principalmente de *Cyclotella alchichicana*- durante el período de circulación (desde finales de diciembre o principios de enero hasta finales de marzo o principios de abril) y un florecimiento de cianoprocariotas –básicamente de *Nodularia spumigena*- durante la estratificación temprana.
2. Además del ciclo anual, se presenta también un ciclo bienal relacionado con la disponibilidad de sílice y posiblemente con eventos El Niño/La Niña. Dicha bienalidad se observa con mayor claridad como alternancia de años con alta concentración de clorofila-a (2000, 2002, 2004, 2006 y 2008) y años de menor concentración de clorofila-a (1999, 2001, 2003, 2005 y 2007).
3. Los períodos de variación de la biomasa fitoplanctónica de talla grande son similares a los de la biomasa fitoplanctónica total, debido a que esta talla es la dominante, tanto en el florecimiento invernal, como en el máximo profundo de clorofila.
4. Debido a la dominancia de la talla grande del fitoplancton, se favorece la sedimentación de los nutrientes, por debajo de la termoclina hacia el hipolimnion. Esto regula, en gran medida, la cantidad de sílice disponible para el siguiente florecimiento de diatomeas.
5. Es probable la existencia de una relación entre la cantidad de biomasa fitoplanctónica producida y sedimentada y el inicio de las condiciones de anoxia hipolimnética.
6. La disponibilidad de sílice en la columna de agua, propuesta como determinante para la ciclicidad bienal en Alchichica, está relacionada con la magnitud y con las especies

dominantes del florecimiento invernal de diatomeas, al parecer posiblemente relacionado con eventos de escala mayor como los del El Niño/La Niña.

7. Los análisis de series de tiempo muestran la existencia de 4 ciclos de variación relevantes en el conjunto de datos de 10 años para Alchichica, los que, en orden de importancia, son: ciclo anual, ciclo bienal, ciclo bianual y un ciclo de 9 meses.

LITERATURA CITADA

- Adame, M. F. 2004. Fracciones de talla de fitoplancton en un ecosistema limnético tropical en el lago Alchichica, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 91 p.
- Adame, M. F. 2005. Períodos característicos en las oscilaciones de la biomasa fitoplanctónica en un lago oligotrófico tropical. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM, México. 110 p.
- Adame, F.; J. Alcocer y E. Escobar. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* 53: 22-31.
- Agawin, N.; C. Duarte y S. Agustí. 1999. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnology Oceanography* 45(3): 591-600.
- Agawin, N. S. R.; C. M. Duarte y S. Agustí. 2000. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnology and Oceanography* 45: 591-600.
- Alcocer, J. y W. D. Williams. 1993. Lagos salinos mexicanos. En: Salazar-Vallejo, S. I. y González, N. E. (eds.) *Biodiversidad marina y costera de México*, pp. 849-865. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México.
- Alcocer, J.; A. Lugo; E. Escobar; M^a R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, México. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27: 3166-3169.
- Alcocer, J. y A. Lugo. 2003. Effects of El Niño on the dynamics of Lake Alchichica, central Mexico. *Geofísica Internacional* 42(3): 523-528.
- Alcocer, J.; E. Escobar y L. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18: 115-122.
- Alcocer, J. y F. Bernal, 2009. Investigación ecológica a largo plazo en cuerpos acuáticos epicontinentales. *Revista Digital Universitaria*. <http://www.revista.unam.mx/vol.10/num8/art52/int52-1.htm>
- Aminot, A. y R. Kerouel. 1991. Autoclaved seawater as a reference material for the determination of nitrate and phosphate in seawater. *Analytica Chimica Acta* 248: 277-283. En: *The Sanplus segmented flow analyzer. Seawater analysis*.
- Andreassen, I. y P. Wassmann. 1998. Vertical flux of phytoplankton and particulate biogenic matter in the marginal ice zone of the Barents Sea in May 1993. *Marine Ecology Progress Series* 170: 1-14.
- Ansotegui, A.; A. Sarobe; M. Trigueros; I. Urrutxurtu y E. Orive. 2003. Size distribution of algal pigments and phytoplankton assemblages in a coastal-estuarine environment: contribution of small eukaryotic algae. *Journal of Plankton Research* 25(4): 341-355.
- Arar, E. J. y G. B. Collins. 1997. In vitro determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence (445.0). US Environmental Protection Agency. 22 p.

- Armienta, M. A., G. Vilaclara, S. de la Cruz-Reyna, S. Ramos, N. Cenicerros, O. Cruz, A. Aguayo y F. Arcega-Cabrera. 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, doi:10.1016/j.jvolgeores.2008.06.019
- Aubriot, L.; S. Bonilla y C. Kruk. 2009. Cianobacterias: factores que regulan su crecimiento. *Cianobacterias planctónicas del Uruguay*. PHI-LAC, Unesco. 96 p.
- Barbiero, R. P. y M. L. Tuchman. 2004. The deep chlorophyll maximum in lake Superior. *Journal of Great Lakes Research* 30: 256-268.
- Barnes, R. S. K. y K. H. Mann. 1991. *Fundamentals of Aquatic Systems*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 347 p.
- Bendat, J. S. y A. G. Piersol. 1986. *Random Data: Analysis and Measurement Procedures*. Third Edition, John Wiley and Sons, Inc. 566 p.
- Berman, T.; L. Stone; Y. Z. Yacobi; B. Kaplan; M. Schlichter; A. Nishri y U. Pollinger. 1995. Primary production and phytoplankton in Lake Kinneret: A long-term record (1972-1993). *Limnology and Oceanography* 40(6): 1064-1076.
- Boland, K. T. y D. J. Griffiths. 1996. Water column stability as a major determinant of shifts in phytoplankton composition -evidence from two tropical lakes in northern Australia. Pp 89-99. In: Schiemer, F. y K. Boland (eds). *Perspectives in tropical limnology*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Bracewell, R. 2000. *The Fourier Transform and Its Applications*. McGraw-Hill, 3a Edición. 640 p.
- Brandon, R. A.; E. J. Maruska y W. T. Rumph. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, México. *Bulletin Southern California Academy of Sciences* 80(3): 112-125.
- Brázdil, R. y A. N. Zolotokrylin. 1995. The QBO signal in monthly precipitation fields over Europe. *Theoretical and Applied Climatology* 51: 3-12.
- Bricaud, A.; M. Babin; A. Morel y H. Claustre. 1995. Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization. *Journal of Geophysical Research* 100(C7): 13321-13332.
- Bronk, D. A. y B. B. Ward. 2000. Magnitude of dissolved organic nitrogen release relative to gross nitrogen uptake in marine systems. *Limnology and Oceanography* 45:1879-1883.
- Bruland, K. W.; E. L. Rue y G. J. Smith. 2001. Iron and macronutrients in California coastal upwelling regimes: Implications for diatom blooms. *Limnology and Oceanography* 46: 1661-1674.
- Bruno, S. F.; R. D. Staker; G. M. Sharma y J. T. Turner. 1983. Primary productivity and phytoplankton size fraction dominance in a temperate North Atlantic estuary. *Estuaries* 6(3): 200-211.
- Buen, F. 1945. Investigaciones sobre ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. *Anales del Instituto de Biología*. UNAM 16: 475-532.
- 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.; R. Bertoni y M. Contesini. 1986. Settling rates of particulate matter in Lago di Mergozzo (Northern Italy). *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia* 44: 147-164.
- Capblancq, J. y J. Catalan. 1994. Phytoplankton: which, and how much?. In: Margalef, R. (ed). *Limnology now: A paradigm of planetary problems*. Elsevier Science B.V. pp. 9-36.
- Carlsson, P. y E. Granéli. 1999. Effects of N:P:Si ratios and zooplankton grazing on phytoplankton communities in the northern Adriatic Sea. 11. Phytoplankton species composition. *Aquatic microbial ecology* 18: 55-65.
- Carpenter, S. y F. Cottingham. 1997. Resilience and Restoration of Lakes. *Conservation Ecology* 1, art. 2. <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art2/>
- Carrasco-Nuñez, G.; M. H. Ort y C. Romero. 2007. Evolution and hydrological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern Mexico). *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 159: 179-197.
- Cermeño, P. y P. Estévez-Blanco. 2005. Maximum photosynthetic efficiency of size-fractionated phytoplankton assessed by ^{14}C uptake and fast repetition rate fluorometry. *Limnology and Oceanography* 50(5): 1438-1446.
- Chatfield, C. 2003. *The Analysis of Time Series*. Chapman Hall/CRC, sexta edición. ISBN 1584883170. 333 p.
- Chu, G.; J. Liu; G. Schettler; L. Li; Q. Sun; Z. Gu; H. Lu; Q. Liu y T. Liu. 2005. Sediment fluxes and varve formation in Sihailongwan, a maar lake from northeastern China. *Journal of Paleolimnology* 34: 311-324.
- Chung, Y.; Chang, H. C. y G. W. Hung. 2004. Particulate flux and ^{210}Pb determined on the sediment trap and core samples from the northern South China Sea. *Continental Shelf Research* 24: 673-691.
- Claustre, H.; P. Kerhervé; J. C. Marty y L. Prieur. 1994. Phytoplankton photoadaptation related to some frontal physical processes. *Journal of Marine Systems* 5: 251-265.
- Colburn, E. A. 1988. Factors influencing species diversity in saline waters of Death Valley, USA. *Hydrobiologia* 158: 215-226.
- Cole, G. A. 1994. *Textbook of Limnology*. Waveland Press. Oxford. 412 p.
- Cole, J. J.; Y. T. Prairie; N. F. Caraco; W. H. McDowell; L.J. Tranvik; R. G. Striegl; C. M. Duarte; P. Kortelainen; J. A. Downing; J. J. Middelburg y J. Melack. 2007. Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems* 10: 171-184.
- Collos, Y.; K. Yin y P. J. Harrison. 1992. A note of caution on reduction conditions when using the cadmium copper column for nitrate determination in aquatic environments of varying salinities. *Marine Chemistry* 38: 325-329.
- Cooper, J. J. y D. L. Koch. 1984. Limnology of the desertic terminal lake, Walker Lake, Nevada, USA. *Hydrobiologia* 118: 275-292.
- Corral, M. 2006. Modelado y Monitoreo de la Calidad del agua del embalse Los Molinos. Tesis de Maestría en Ciencias de la Ingeniería, Mención en Recursos Hídricos. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 96 p.

- Correll, D. 1998. The Role of Phosphorus in the Eutrophication of Receiving Waters: A Review. *Journal Environmental Quality* 27: 261-266.
- Cossavella, A. 2003. Influencia de efectos antrópicos y naturales en el proceso de eutroficación de las aguas del embalse Los Molinos. Tesis de Maestría, Universidad Tecnológica Nacional. 103 p.
- Cullen, J. J. 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll *a*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 791-803.
- Danielidis, D. B.; M. Spartinou y A. Economou-Amilli. 1996. Limnological survey of Lake Amvrakia, western Greece. *Hydrobiologia* 318: 207-218.
- Davidson, K. y W. S. C. Gurney. 1999. An investigation of non steady state algal growth II. Mathematical modeling of co-nutrient limited algal growth. *Journal of Plankton Research* 21: 839-858.
- Descy, J. P.; H. W. Higgins, D. J. Mackey, J. P. Hurley y T. M. Frost. 2000. Pigment ratios and phytoplankton assessment in northern Wisconsin Lakes. *Journal of Phycology* 36: 274-286.
- Díaz, M. 1994. ANDIS versión 1.0. Programa para el análisis digital de señales desarrollado en la UNAM.
- Dickman, E.; M. J. Vanni y M. J. Horgan. 2006. Interactive effects of light and nutrient on phytoplankton stoichiometry. *Oecologia* 149: 676-689.
- Dodds, W. K. 2003. Misuse of inorganic N and soluble reactive P concentrations to indicate nutrient status of surface waters. *Journal of the North American Benthological Society* 22(2): 171-181.
- Dortch, Q. 1990. The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 61:183-201.
- Eadie, B.; R. Chambers; W. Gardner y G. Bell. 1984. Sediment trap studies in Lake Michigan: resuspension and chemical fluxes in the southern basin. *Journal of Great Lakes Research* 10: 307-321.
- Eckert, W.; J. Didenko; E. Uri y D. Eldar. 2003. Spatial and temporal variability of particulate phosphorus fractions in seston and sediments of Lake Kinneret under changing loading scenario. *Hydrobiologia* 494: 223-229.
- Effler, S.; C. M. Brooks y C. T. Driscoll. 2001. Changes in deposition of phytoplankton constituents in a Ca²⁺ polluted lake. *Environmental Science and Technology* 35: 3082-3088.
- Emery, W. J. y R. E. Thomson. 2004. *Data analysis methods in physical oceanography*. Second Ed. Elsevier B.V. 500 p.
- Eppley, R. W.; E. H. Renger y P. R. Becker. 1983. The residence time of particulate organic carbon in the surface layer of the ocean. *Deep Sea Research* 30: 311-323.
- Esteves, F. 1998. *Fundamentos de limnología*. 2ª edición. Ed. Interciencia. Sao Paulo. 409 p.
- Filonov, A. y J. Alcocer. 2002. Internal waves in a tropical crater lake: Alchichica, Central México. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 28: 1857-1860.
- Filonov, A.; I. Tereshchenko y J. Alcocer. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33. L07404, doi:10.1029/2006GL025901.

- Frenette, J.; L. Legendre; J. L. Dodson; S. Demers y M. Boule. 1994. Mixing, stratification and the fate of primary production in an oligotrophic multibasin lake system (Québec, Canadá). *Journal of Plankton Research* 16(9): 1095-1115.
- Frenette, J.; V. Warwick; L. Legendre y T. Nagata. 1996. Size-dependent phytoplankton responses to atmospheric forcing in Lake Biwa. *Journal of Plankton Research* 18(3): 371-391.
- Gaedke, U. 1993. Ecosystem analysis based on biomass size distributions: A case study of a plankton community in a large lake. *Limnology and Oceanography* 38(1): 112-127.
- Galat, D. L.; E. L. Lider; S. Vigg y S. R. Robertson. 1981. Limnology of a large, deep, North American terminal lake, Pyramid Lake, Nevada, U. S. A. *Hydrobiologia* 82: 281-317.
- García de León, A. 1988. Generalidades del análisis de cúmulos y del análisis de componentes principales. *Divulgación Geográfica*, Instituto de Geografía, UNAM, México. 29 p.
- Gasca, A. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos cráter de la Cuenca de Oriental, Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Departamento de Prehistoria. México, 55 p. (Colección Científica Prehistórica N° 98).
- Gervais, F.; J. Padisák y R. Koschel. 1997. Do light quality and low nutrient concentration favour picocyanobacteria below the thermocline of the oligotrophic lake Stechlin?. *Journal of Plankton Research* 19(6): 771-781.
- Glantz, M. H. 2000. *Currents of change: impacts of El Niño and La Niña on climate and society*. Cambridge University Press, New York. 268 p.
- Glibert, P. M. 1998. Interactions of top-down and bottom-up control in planktonic nitrogen cycling. *Hydrobiologia* 363:1-12.
- Gottman, J. 1984. *Time Series Analysis; A Comprehensive Introduction for Social-Scientists*. Cambridge University Press. ISBN 0 521 23597 9.
- Guildford, S. J.; H. A. Bootsma; W. D. Taylor y R. E. Hecky. 2007. High variability of phytoplankton photosynthesis in response to environmental forcing in oligotrophic Lake Malawi/Nyasa. *Journal of Great Lakes Research* 33(1): 170-185.
- Hambright, K. D.; M. Gophen y S. Serruya. 1994. Influence of long-term climatic changes on the stratification of a subtropical, warm monomictic lake. *Limnology and Oceanography* 39(5): 1233- 1242.
- Han, M. y K. Furuya. 2000. Size and species-specific primary productivity and community structure of phytoplankton in Tokyo bay. *Journal of Plankton Research* 22(7): 1221-1235.
- Hasle, G. R. 1978. The inverted microscope method. Chapter 5.2.1 in *Phytoplankton Manual*. A. Sournia, ed. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. París. 337 p.
- Hawkins, P. R. y D. J. Griffiths. 1993. Artificial stratification of a small tropical reservoir: effects upon the phytoplankton. *Hydrobiologia*. 254: 169-181.
- Haynes, R. 1988. An introduction to the blue-green algae (Cyanobacteria) with an emphasis on nuisance species. *North American lake management society*, Washington, DC. 19 p.

- Hecky, R. E. y P. Kilham. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography*, 33: 4, parte 2, 796-822.
- Herbst, D. B. 1988. Comparative population ecology of *Ephydra hians* Say (Diptera: Ephydriidae) at Mono lake (California) and Albert lake (Oregon). *Hydrobiologia* 158: 145-166.
- Hicks, R. E.; C. J. Owen y P. Aas. 1994. Deposition, resuspension and decomposition of particulate organic matter in the sediments of Lake Itasca, Minnesota, USA. *Hydrobiologia* 284: 79-91.
- Hillebrand, H. y U. Sommer. 1999. The nutrient stoichiometry of benthic microalgal growth: Redfield proportions are optimal. *Limnology and Oceanography* 44:440-446.
- Hoek, C. van den; D. G. Mann y H. M. Jahns. 1998. *Algae: An introduction to phycology*. Cambridge University Press. 627 p.
- Horne, A. J.; J. C. Sandusky y C. J. W. Carmiggelt. 1979. Nitrogen fixation in Clear Lake, California. Repetitive synoptic sampling of the spring *Aphanizomenon* blooms. *Limnology and Oceanography* 24: 316-328.
- Huber, A. L. y K. S. Hamel. 1985. Phosphatasa activities in relation to phosphorus nutrition in *Nodularia spumigena* (Cyanobacteriaceae). *Hydrobiologia* 123: 145-152.
- Huot, Y.; M. Babin; F. Bruyant; C. Grob; M. S. Twardowski y H. Claustre. 2007. Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies?. *Biogeosciences Discussions* 4: 707-745.
- Huszar, V. L. M.; L. H. S. Silva; P. Domingos; M. Marinho y S. Melo. 1998. Phytoplankton species composition is more sensitive than OECD criteria to the trophic status of three Brazilian tropical lakes. *Hydrobiologia*. (369/370): 59-71.
- Interlandi, S. J.; S. S. Kilham y E. C. Theriot. 1999. Responses of phytoplankton to varied resource availability in large lakes of the Greater Yellowstone ecosystem. *Limnology and Oceanography* 44: 668-682.
- Iriarte J. L.; G. Pizarro; V. Troncoso y A. Sobarzo. 2000. Primary production and biomass of size-fractionated phytoplankton off Antofagasta, Chile (23-24°S) during pre-El Niño and El Niño 1997. *Journal of Marine Systems* 26:37-51.
- Karl, D. M.; D. V. Hebel y C. Winn. 1991. Procedures for particulate carbon, nitrogen, phosphorus and total mass analysis used in the US-JGOFS Hawaii ocean time-series program. *En: Hurd, D. C. y D. W. Spencer (Eds.). Marine particles: Analysis and characterization*. Geophysical Monograph 63. American Geophysical Union. Washington, pp. 71-77.
- Kato, M.; Y. Tanimura; K. Matzuoka y H. Fukusawa. 2003. Planktonic diatoms from sediment traps in Omura Bay, western Japan with implications for ecological and taphonomic studies of coastal marine environments. *Quaternary International* 105: 25-31.
- Kempe, S. y H. Schaumburg. 1996. Cap. 18: Vertical particle flux in Lake Baikal. In Ittekkot, V., P. Schäfer, S. Honjo and P. J. Depetris (eds). *Particle Flux in the Ocean*. John Wiley and Sons Ltd.: 325-355.
- Kilham, P.; S. S. Kilham y R. E. Hecky. 1986. Hypothesized resource relationships among African planktonic diatom. *Limnology and Oceanography* 31: 1169-1181.

- Kim, W. S. y M. Chang. 1992. Zooplankton grazing during an euglenoid bloom in Reeves Bay, Nueva York. *Ocean Research* 14:25-34.
- Kjørboe, T. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology* 29: 1-72.
- Kjørboe, T.; H. Kaas; B. Kruse; F. Møhlenberg; P. T. Tiselius y G. Ærtebjerg. 1990. The structure of the pelagic food web in relation to water column structure in the Skagerrak. *Marine Ecology Progress Series* 59:19–32.
- Kirchman, D. L. 1994. The uptake of inorganic nutrients by heterotrophic bacteria. *Microbiology in Ecology* 28: 255-271.
- Kirchman, D. L. y P. A. Wheeler. 1998. Uptake of ammonium and nitrate by heterotrophic bacteria and phytoplankton in the sub-Arctic Pacific. *Deep-Sea Research* 45:347-365.
- Kolber, Z. y P. G. Falkowski. 1988. Effects of growth irradiance and nitrogen limitation on photosynthetic energy conversion in Photosystem II. *Plant Physiology* 88: 72–79.
- Koroleff, F.; K. H. Palmork; O. Ulltang y J. M. Gieskes. 1977. The international intercalibration exercise for nutrient methods, ICES Cooperative Research Report N° 67. 44 p. En: The Sanplus segmented flow analyzer. Seawater analysis.
- Krenkel, P. y V. Novotny. 1980. *Water Quality Management*. Edition published by Academic Press, Inc. (London) Ltd. 657 p.
- Lafond, M.; B. Pinel-Alloul y P. Ross. 1990. Biomass and photosynthesis of size-fractionated phytoplankton in Canadian Shield lakes. *Hydrobiologia* 196: 25-38.
- Lampert, W. y U. Sommer. 1997. *Limnology. The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. Oxford. 382 p.
- Lane, J. L. y C. R. Goldman. 1984. Size-fractionation of natural phytoplankton communities in nutrient bioassay studies. *Hydrobiologia* 18: 219-223.
- Lange, C. B.; U. F. Treppke y G. Fischer. 1994. Seasonal diatoms fluxes in the Guinea Basin and their relationships to trade winds, hydrography and upwelling events. *Deep-Sea Research I* 41: 859-878.
- Lebo, M. E.; J. E. Reuter; C. L. Rhodes y C. R. Goldman. 1992. Nutrient cycling and productivity in a desert saline lake: observations from a dry, low-productivity year. *Hydrobiologia* 243: 213-229.
- Legendre, L. 1999. Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Japanese Journal of Limnology* 60(1): 1-10.
- Legendre, L. y M. Gosselin. 1989. New production and export of organic matter to the deep ocean: Consequences of some recent discoveries. *Limnology and Oceanography* 34: 1374-1380.
- Legendre, L. y F. Rassoulzadegan. 1995. Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia* 41: 153-172.
- Legendre, P. y L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling* 20. Elsevier. Amsterdam. 853 p.

- Leland, H. V. y W. R. Berkas. 1998. Temporal variation in plankton assemblages and physicochemistry of Devils Lake, North Dakota. *Hydrobiologia* 377: 57-71.
- Letelier, R. M.; R. R. Bidigare; D. V. Hebel, M. Ondrusek, C. D. Winn y D. M. Karl. 1993. Temporal variability of phytoplankton community structure based on pigments analysis. *Limnology and Oceanography* 38(7): 1420-1437.
- Lewis, W. M. 1973. The thermal regime of Lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnology and Oceanography* 18: 200-217.
- Lewis, W. M. 1976. Surface/Volume ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science* 192: 885-887.
- Lewis, W. M. 1978. A compositional, phytogeographical and elementary structural analysis of the phytoplankton in a tropical lake: Lake Lanao, Philippines. *Journal of Ecology* 66: 213- 226.
- Lewis, W. M. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 40: 1779-1787.
- Lewis, W. M. 1986. Phytoplankton sucession in Lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia* 138: 189-203.
- Lewis, W. M. 1987. Tropical limnology. *Annual Review Ecological Systems* 18: 59-84.
- Lewis, W. M. 1990. Comparisons of phytoplankton biomass in temperate and tropical lakes. *Limnology and Oceanography* 35 (8): 1838-1845.
- Lewis, W. M. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference, pp. 43-64. In: Schiemer F. y K. Boland (eds.). *Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing.
- Lewis, W. M. 2002. Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologie* 28: 210-213.
- Li, Y. Q. y T. J. Smayda. 1998. Temporal variability of chlorophyll in Narragansett Bay, 1973-1990. *ICES Journal of Marine Science* 55(4): 661-667.
- Lugo, A. 1993. Estudio de las comunidades litorales de protozoarios en seis lagos cráter del estado de Puebla, mediante el método de colonización de sustratos artificiales. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Lugo, A.; E. González; M^a R. Sánchez y J. Alcocer. 1999. Distribution of *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoida) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical (suplemento 1)*: 141-148.
- Lugo, A.; J. Alcocer; M^a R. Sánchez; E. Escobar y M. Macek. 2001. Temporal and spatial variation of bacterioplankton abundance in a tropical, warm-monomictic, saline lake: Alchichica, Puebla, México. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 5: 2968-2971.
- Luque, J. A.; E. Pardo y M. Chica. 2005. Análisis de ciclicidades de series hidrogeológicas en el estudio de los procesos de recarga. VI Simposio del Agua en Andalucía. IGME 451-458.
- Macek, M.; G. Vilaclara y A. Lugo. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Marine Microbiology. Food Webs* 8: 235-249.

- Macek, M.; A. Lugo y G. Vilaclara. 2000. Pelagic ciliate assemblage of high-altitude Lake Atexcac (Puebla, Mexico): Comparison with similar lakes in other regions, pp. 45-59. En: Munawar, M.; S. G. Lawrence; I. F. Munawar y D. F. Malley (Eds.). Aquatic ecosystems of Mexico, status and scope. Backhuyst Publishers, Leiden. 435 p.
- Macek, M.; J. Alcocer; A. Lugo; M. E. Martínez-Pérez, L. Peralta y G. Vilaclara. 2009. Long term picoplankton dynamics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *Journal of Limnology* 68(2): 183-192.
- Malone, T. C. y M. B. Chervin. 1979. The production and fate of phytoplankton size fractions in the plume of the Hudson River, New York Bight. *Limnology and Oceanography* 24(4): 683-696.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona. 951 p.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona. 1010 p.
- McGinnis, K. M.; T. A. Dempster y M. R. Sommerfeld. 1997. Characterization of the growth and lipid content of the diatom *Chaetoceros muelleri*. *Journal of Applied Phycology* 9(1): 19-24.
- Melack, J. M. 1976. Primary Productivity and Fish Yields in Tropical Lakes. *Transactions of the American Fisheries Society* 105: 575-580.
- Melack, J. M. 1996. Recent developments in tropical limnology. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 26: 211-217.
- Meneses, L. 2002. Exploración geofísica e hidrogeológica en la Laguna de Alchichica, Cuenca de Libres-Oriental, Estado de Puebla. Tesis de Licenciatura (Ingeniero geofísico). Facultad de Ingeniería, UNAM, México. 67 p.
- Mistry, V. V. y D. Conway. 2003. Remote forcing of East African rainfall and relationships with fluctuations in levels of Lake Victoria. *International Journal of Climatology* 23(1): 67-89.
- Mostert, S. A. 1988. Notes on improvements and modifications to the automatic methods for determining dissolved micronutrients in seawater, *South African Journal of Marine Science* 1, pp. 295-298. En: *The Sanplus Segmented Flow Analyzer. Seawater analysis*.
- Muyllaert, K.; K. V. Gucht; N. Vloemans; L. D. Meester; M. Gillis y W. Vyverman. 2002. Relationship between bacterial community composition and bottom-up versus top-down variables in four eutrophic shallow lakes. *Applied and Environmental Microbiology* 68: 4740-4750.
- Newton, A.; J. D. Icely; M. Falcao; A. Nobre; J. P. Nunes; J. G. Ferreira y C. Vale. 2003. Evaluation of eutrophication in the Ria Formosa coastal lagoon, Portugal. *Continental Shelf Research*, 23: 1945-1961.
- Oliva, M. G.; A. Lugo; J. Alcocer; L. Peralta y M^a R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.
- Oliva, M. G.; A. Lugo; J. Alcocer y E. Cantoral-Uriza. 2008. Morphological study of *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad (Stephanodiscaceae) from a saline Mexican lake. *Saline Systems* 4:17.
- Ortega, E.; M^a R. Sánchez y J. Ciros. 2005. ¿Puede la composición del fitoplancton determinar la limitación de recursos en el zooplancton en lagos monomícticos tropicales? 3er Congreso de la Asociación Mexicana de Limnología, pp. 46.

- Osorio-Tafall, B. F. 1942. Un Diaptomus del México Central (Copepoda, Diaptomidae). *Revista Brasileña de Biología* 2: 147-154.
- Paasche, E. 1980. Silicon content of five marine plankton diatom species measured with a rapid filter method. *Limnology and Oceanography* 25(3): 474-480.
- Pai, S. C.; C. C. Yang y J. P. Riley. 1990. Effects of acidity and molybdate concentration on the kinetic of the formation of phosphoantimonymolybdenum blue complex. *Analytica Chimica Acta* 229: 115-120.
- Passow, U. 1991. Species-specific sedimentation and sinking velocities of diatoms. *Marine Biology* 108: 449-455.
- Payne, A. I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. Wiley. Chichester. 301 p.
- Philips, E. J.; M. Cichra; K. Havens; C. Hanlon; S. Badylak; B. Rueter; M. Randall y P. Hansen. 1997. Relationship between phytoplankton dynamics and the availability of light and nutrients in a shallow sub-tropical lake. *Journal of Plankton Research* 19(3): 319-342.
- Pilskaln, C. H. 2004. Seasonal and interannual particle export in an African rift valley lake: A 5 year record from Lake Malawi, Southern East Africa. *Limnology and Oceanography* 49: 964-977.
- Poister, D. y D. Armstrong. 2003. Seasonal sedimentation trends in a mesotrophic lake: Influence of diatoms and implications for phosphorus dynamics. *Biogeochemistry* 65: 1-13.
- Poister, D. y C. DeGuelle. 2005. The influence of particle size distribution and composition on seasonal sedimentation rates in a temperate lake. *Hydrobiologia* 537: 34-45.
- Prézelin, B. B. y H. E. Glover. 1991. Variability in time/space estimates of phytoplankton, biomass and productivity in the Sargasso Sea. *Journal of Plankton Research* 13: 45-67.
- Punning, J. A.; T. Jaanus; T. Koff y T. Alliksaar. 2003. Seasonal fluxes of particulate matter in a small closed lake in northern Estonia. *Water, Air, and Soil Pollution* 149: 77-92.
- Ramos, E.; J. Alcocer, E. Ortega y A. Camacho. 2008. Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica* 18(1): 105-113.
- Raven, A. 1986. Physiological consequences of extremely small size for autotrophic organisms in the sea. In Platt T. y W. Li (Eds.) *Photosynthetic picoplankton*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, pp. 1-70.
- Redfield, A. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46: 205-221.
- Redfield, A. C.; B. H. Ketchum y F. A. Richards. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In: Hill, M. N. (ed.), *The sea*. Vol. 2. Interscience: 26-77.
- Reush, B. y M. I. Abdullah. 1977. An automatic method for the determination of ammonia in seawater. *Water Research* 11: 637-638.
- Reynolds, C. S. 1976. Sinking movements of phytoplankton indicated by a simple trapping method. 1-A *Fragilaria* population. 2.- Vertical activity ranges in a stratified lake. *British Phycological Journal* 11: 279-303.

- Reynolds, C. S. 1984. The Ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. Segunda Edición. Gran Bretaña. 384 p.
- Reynolds, C. S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. En: Sandgren C. D. (Ed.) Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. USA, Australia. 442 p.
- Reynolds, C. S. 1992. Eutrophication and the management of planktonic algae: What Vollenweider couldn't tell us. En: Eutrophication: Research and application to water supply. D. W. Sutcliffe and J. G. Jones (eds.): 4-29. Freshwater Biological Association. Ambleside (UK).
- Reynolds, C. S. 1994. The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia* 289: 9-21.
- Reynolds, C. S. 1997. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. Excellence in Ecology, Book 9. Ecology Institute, Nordbunte, Oldendorf/Luhe, Germany. 371 p.
- Reynolds, C. S. 1999a. Metabolic sensitivities of lacustrine ecosystems to anthropogenic forcing. *Aquatic Science* 61: 183-205.
- Reynolds, C. S. 1999b. Non-determinism to probability, or N:P in the community ecology of phytoplankton. Nutrient ratios. *Archiv für Hydrobiologie* 146: 23-35.
- Reynolds, C. S. 2006. Ecology of phytoplankton. Cambridge University Press. 535 p.
- Riley, J. P. y R. Chester. 1971. Introduction to marine chemistry. Academic Press, New York. 465 p.
- Rodríguez, J.; J. Tintoré; J. T. Allen; J. M. Blanco; D. Gomis; A. Reul; J. Ruiz; V. Rodríguez; F. Echevarría y F. Jiménez-Gómez. 2001. Mesoscale vertical motion and the size structure of phytoplankton in the ocean. *Nature* 410: 360-363.
- Rodríguez, J. 2005. La estructura de tamaños del plancton: un tópico interdisciplinario y Margalefiano. *Ecosistemas* 14(1): 40-51.
- Romero, O. E.; C. B. Lange y G. Wefer. 2002. Interannual variability (1988-1991) of siliceous phytoplankton fluxes off northwest Africa. *Journal of Plankton Research* 24: 1035-1046.
- Rosiles, G. 2005. Estudio comparativo del picofitoplancton y fitoplancton de talla mayor en el lago Alchichica. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM, México. 103 p.
- Ross, P. E. y M. Munawar. 1981. Preference for nanoplankton size fractions in Lake Ontario zooplankton grazing. *Journal of Great Lakes Research* 7(1): 65-67.
- Rothhaupt, K. O. 2000. Plankton population dynamics: food web interactions and abiotic constraints. *Freshwater Biology* 45: 105-109.
- Roy, S.; J. P. Chanut; M. Gosselin y T. Sime-Ngando. 1996. Characterization of phytoplankton communities in the lower St. Lawrence Estuary using HPLC-detected pigments and cell microscopy. *Marine Ecology Progress Series* 142: 55-73.
- Ryding, S. y W. Rast. 1992. El control de la eutrofización en lagos y pantanos. Ediciones Pirámide. Madrid, España. 375 p.

- Ryves, D. B.; D. H. Jewson; M. Sturm; R. W. Battarbee; R. J. Flower; A. W. Mackay y N. G. Grain. 2003. Quantitative and qualitative relationships between planktonic diatom communities and diatom assemblages in sedimenting material and surface sediments in Lake Baikal, Siberia. *Limnology and Oceanography* 48:1643-1661.
- Sakshaug, E.; A. Bricaud; Y. Dandonneau; P. G. Falkowski; D. D. Kiefer; L. Legendre; A. Morel; J. Parslow y M. Takahashi. 1997. Parameters of photosynthesis: Definitions, theory and interpretation of results. *Journal of Plankton Research* 19(11): 1637-1670.
- Salas, H. y P. Martino. 1981. Metodologías simplificadas para la evaluación de eutroficación en lagos cálidos tropicales, Versión actualizada, Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente (CEPIS), Lima, Perú. 63 p.
- Salas-de-León, D.; M. A. Monreal-Gómez; D. Salas-Monreal; M. L. Riveron-Enzastiga y N. L. Sánchez-Santillán. 2006. Inter-annual sea level variability in the southern Gulf of Mexico (1966-1976). *Geophysical Research Letters* 33, L08610, doi: 10.1029/2006GL025832. 4 p.
- Salmaso, N. 2000. Factors affecting the seasonality and distribution of cyanobacteria and chlorophytes: a case study from the large lakes south of the Alps, with special reference to Lake Garda. *Hydrobiologia* 438: 43-63.
- Salmaso, N. 2005. Effects of climatic fluctuations and vertical mixing on the interannual trophic variability of Lake Garda, Italy. *Limnology and Oceanography* 50(2): 553-565.
- Sánchez, M. 2000. Variación de la clorofila *a* fitoplanctónica y sus mecanismos de control en un lago atalasalino tropical. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del mar y Limnología. UNAM, México. 66 p.
- Sánchez, R. 2005. Dinámica vertical y temporal de los nutrimentos (N, P, Si) en un lago monomítico cálido tropical, Alchichica, Puebla, México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del mar y Limnología. UNAM, México. 106 p.
- Sarnelle, O. 1992. Nutrient enrichment and grazer effects of phytoplankton in lakes. *Ecology* 73: 551-560.
- Sarvala, J.; K. Salonen; M. Jaervinen; E. Aro; T. Huttula; P. Kotilainen; H. Kurki; V. Langenberg; P. Manzini; A. Peltonen; P. D. Plisnier; I. Vuorinene; H. Moelsae y O. V. Lindqvist. 1999. Trophic structure of Lake Tanganyika: carbon flows in the pelagic food web. *Hydrobiologia* 407: 149-173.
- Sas, H. (Coord), 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading: Expectations, Experiences, Extrapolations. Academia Verlag Richarz, St. Augustin. 497 p.
- Scavia, D. y G. Fahnenstiel. 1987. Dynamics of Lake Michigan phytoplankton: mechanisms controlling epilimnetic communities. *Journal of Great Lakes Research* 13: 103-120.
- Schindler, D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 195: 260-262.
- Schlüter, L.; F. Møhlenberg; H. Havskum y S. Larsen. 2000. The use of phytoplankton pigments for identifying and quantifying phytoplankton groups in coastal areas: testing the influence of light and nutrients on pigment/ chlorophyll *a* ratios. *Marine Ecology Progress Series* 192: 49-63.
- Shannon, C. y W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University Illinois Press, Urbana, Illinois, 125 p.

- Shia, F. K.; S. J. Kao; G. C. Gong y K. K. Liu. 1996. Spatial variability of phytoplankton production and the implications of its controlling mechanisms in the coastal zone near the river mouth of the Lanyang River, en Hermosilla, Z. 2009. Tesis Doctoral de la Universidad politécnica de Valencia. 156 p.
- Sieburth, M^c N; V. Smetacek y J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23: 1256-1263.
- Simon, M.; H. P. Graossart; B. Schweitzer y H. Ploug. 2002. Microbial ecology of aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 28: 175-211.
- Smayda, T. J. 1978. From phytoplankton to biomass. *En: Sournia, A. (ed.). Phytoplankton Manual. Monographs on Oceanographic Methodology* 6. UNESCO, Paris, pp. 273-279.
- Smith, V. H. 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science* 221: 669-671.
- Sommer, U. 1984. Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance. *Journal of Plankton Research* 6: 1-14.
- Soto, Y.; M. Bianchi; J. Martínez y J. Vives-Rego. 1993. Seasonal evolution of microplanktonic communities in the estuarine front ecosystem of the Rhone river plume (North-western Mediterranean Sea). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 37:1-13.
- Stockner, J. G. y K. S. Shortreed. 1989. Algal picoplankton production and contribution to food-webs in oligotrophic British Columbia lakes. *Hydrobiologia* 173: 151-166.
- Stronge, K. M.; R. V. Smith y D. Lennox. 1998. Predicting the spring algal biomass in Lough Neagh using time series analysis. *Freshwater Biology* 39: 593-600.
- Talling, J. F. 1986. The seasonality of phytoplankton in African lakes. *Hydrobiologia* 138: 139-160.
- Talling, J. F. 1987. The phytoplankton of Lake Victoria (East Africa). *Archiv für Hydrobiologie* 25: 229-256.
- Talling, J. F. y J. Lemoalle. 1998. *Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters*. Cambridge. 441 p.
- Tavera, R. y V. Martínez-Almeida. 2005. Atelomixis as a possible driving force in the phytoplankton composition of Zirahuén, a warm-monomictic tropical lake. *Hydrobiologia* 533: 199-208.
- Tereshchenko, I.; A. Filonov y C. Monzón. 2001. Descripción de métodos estadísticos aplicados a la hidrometeorología. Editorial Pandora. Universidad de Guadalajara. México. 123 p.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, 296 p.
- Tremblay, J. E. y L. Legendre. 1994. A model for the size-fractionated biomass and production of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 39: 2004-2014.
- Tremblay, J. E.; L. Legendre y J. C. Therriault. 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.

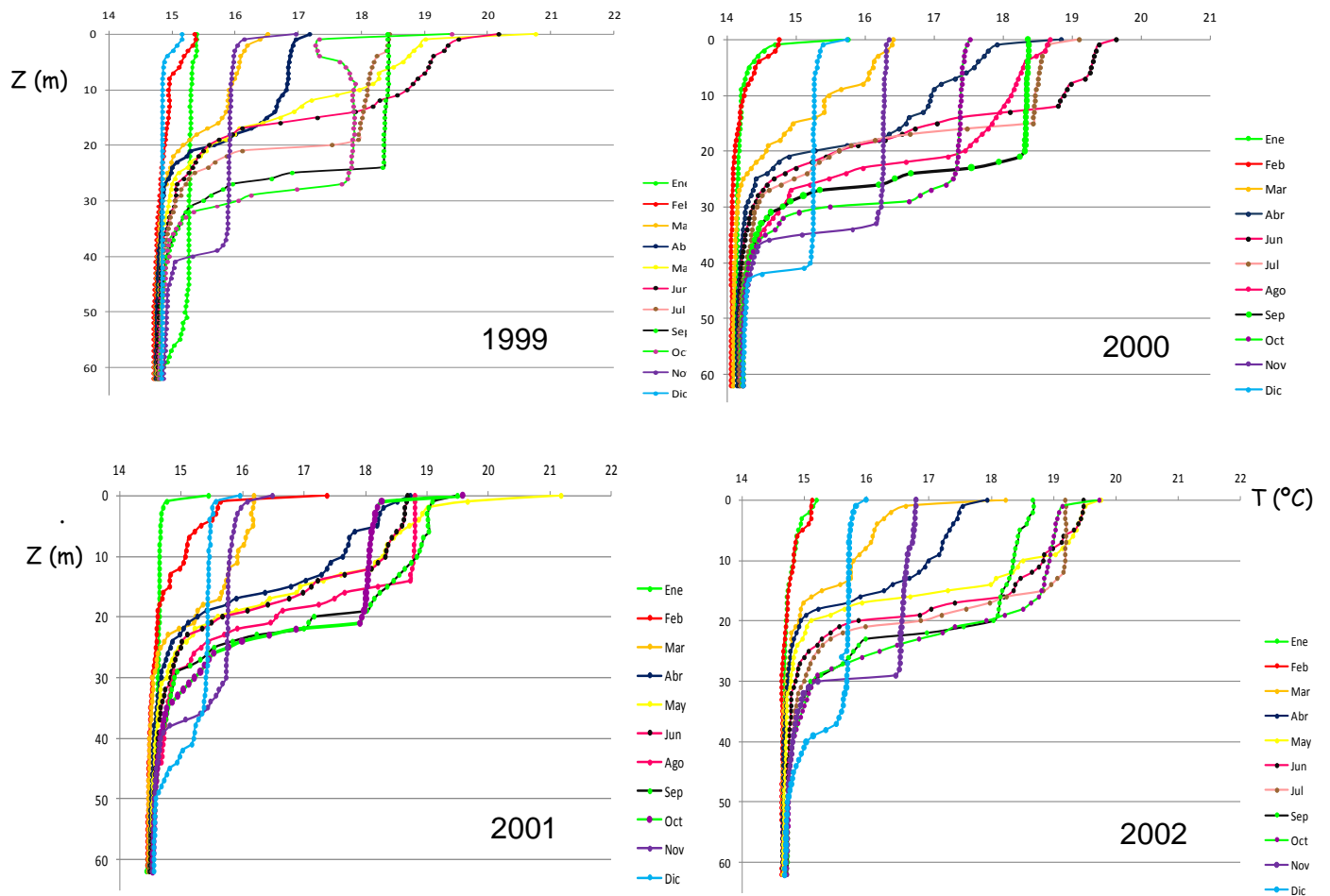
- Velasco, L.; V. Ardiles; G. Vilaclara y J. Alcocer. 2011. Sedimentación de las principales especies de fitoplancton en el lago Alchichica, México. *Interacciones en el planeta Tierra*. Gío-Argáez R. y Rosales-Hoz M. T.L. Editores , ICML, UNAM, México 248 pp.
- Veronesi, M. L.; A. Barbieri y K. W. Hanselmann. 2002. Phosphorus, carbon and nitrogen enrichment during sedimentation in a seasonally anoxic lake (Lake Lugano, Switzerland). *Journal of Limnology* 61: 215-223.
- Vidussi, F.; H. Claustre; J. Bustillos-Guzmán; D. Cailliau y J. C. Marty. 1996. Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: Separation of chlorophyll a from divinyl-chlorophyll a and zeaxanthin from lutein. *Journal of Plankton Research* 18: 2377-82.
- Vilaclara, G.; M. Chávez; A. Lugo; H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of crater-lakes Basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 25: 435-440.
- Villafañe, V. E. y F. M. H. Reid. 1995. Métodos de microscopia para la cuantificación del fitoplancton. *En: Alveal, K., M. E. Ferrario, E. C. Oliveira y E. Sar (eds.). Manual de Métodos Ficológicos*. Universidad de Concepción. Concepción, Chile, pp.169-185.
- Vincent, W. F. 1983. Phytoplankton production and winter mixing: contrasting effects in two oligotrophic lakes. *Journal of Ecology* 71: 1-20.
- Vincent, W. F.; W. Wurtsbaugh; C. L. Vincent y P. J. Richerson. 1984. Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high-altitude lake (Lake Titicaca, Peru-Bolivia): application of physiological bioassays. *Limnology and Oceanography* 29: 540-552.
- Viner-Mozzini, Y.; T. Zahorí y A. Gasith. 2003. Dinoflagellate bloom development and collapse in Lake Kinneret: a sediment trap study. *Journal of Plankton Research* 25: 591-602.
- Webster, I. T. 1990. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cels in lakes. *Limnology and Oceanography* 35: 989-1001.
- Weithof, G.; A. Lorke y N. Walz. 2000. Effects of water-column mixing on bacteria, phytoplankton, and rotifers under different levels of herbivory in a shallow eutrophic lake. *Oecologia* 125: 91-100.
- Welch, E. 1980. Ecological effects of wastewater. *Applied limnology and pollutant effects*. Cambridge, University Press, pp. 66-98.
- Westlake, D. F. 1980. Primary production, pp. 141-246. In: Le Cren E.D. y R.H. Lowe-McConnell (eds.). *The functioning of freshwater ecosystems*. International Biological Programme 22. Cambridge University Press. Cambridge.
- Wetzel, R. y G. Likens. 1979. *Limnological Analyses*. Saunders. Filadelfia. 357 p.
- Wetzel, R. 1981. *Limnología*. Ediciones Omega S. A., Barcelona, 679 p.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. Academic Press, San Diego. 1006 p.
- Williams, W. D.; A. J. Boulton y R. G. Tafee. 1990. Salinity as determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257-266.

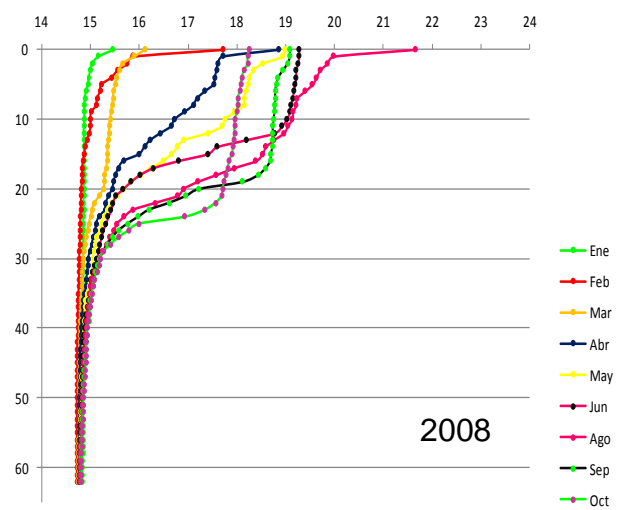
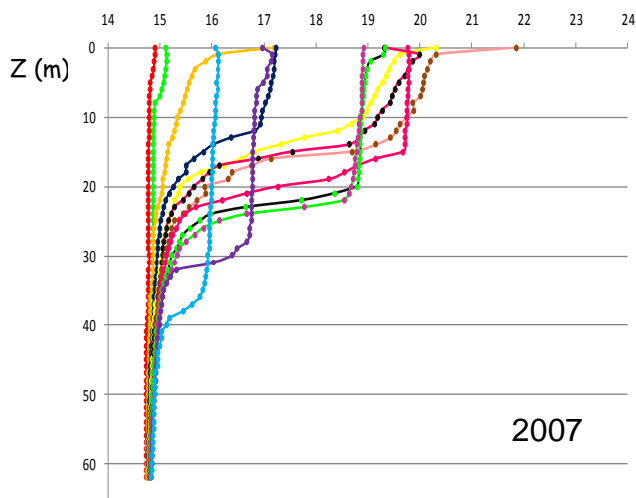
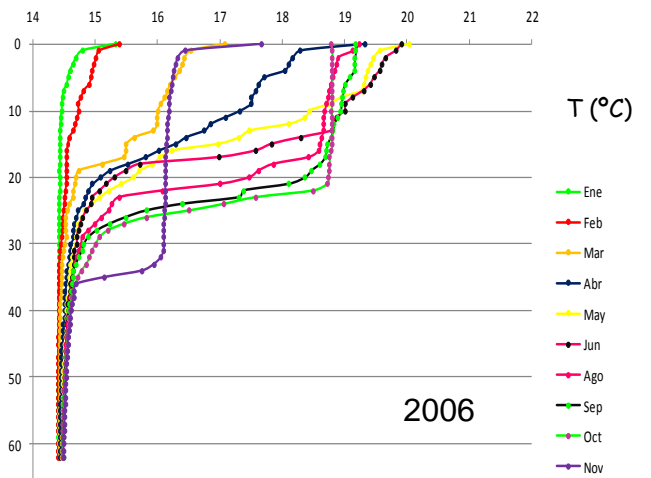
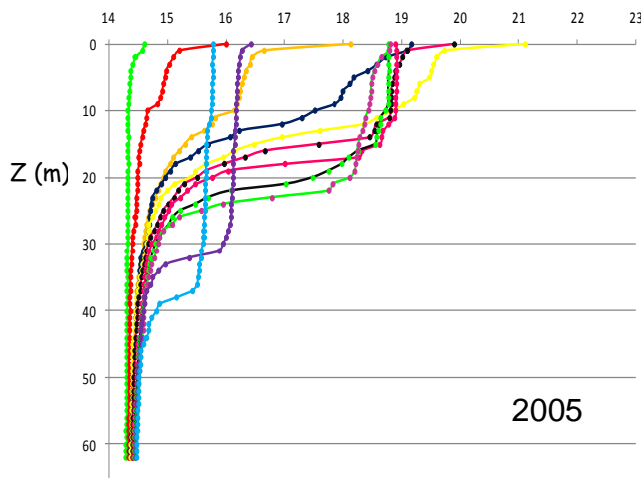
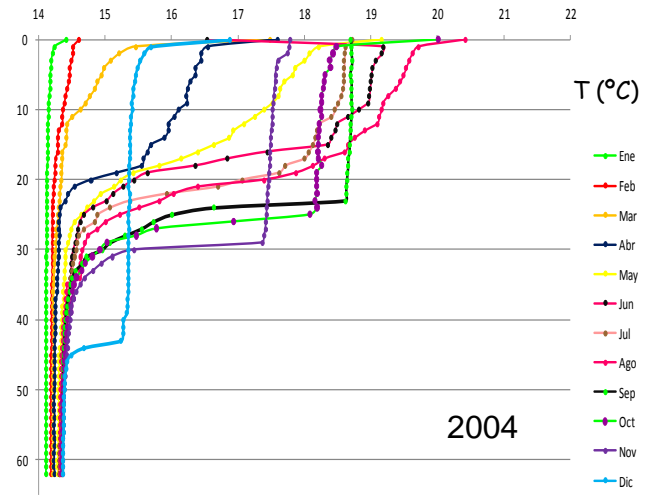
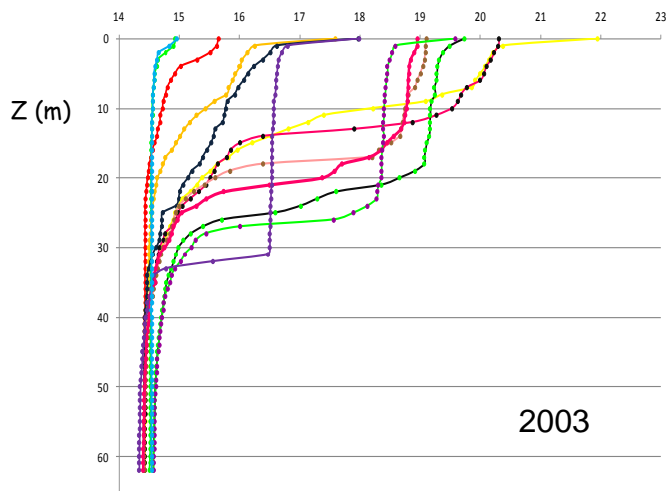
- Woitke, P.; T. Schiwietz, K. Teubner y J. G. Kohl. 1996. Annual profiles of photosynthetic lipophilic pigments in four freshwater lakes in relation to phytoplankton counts as well as to nutrient data. Arch. Hydrobiol. 137: 363-384.
- Yacobi, Y. Z.; U. Pollinger; Y. Gonen; V. Gerhardt y A. Sukenik. 1996. HPLC analysis of phytoplankton pigments from Lake Kinneret with special reference to the bloom-forming dinoflagellate *Peridinium gatunense* (Dinophyceae) and chlorophyll degradation products. Journal of Plankton Research 18: 1781-1796.
- Yoshimizu, C.; T. Yoshida; M. Nakanishi y J. Urabe. 2001. Effects of zooplankton on the sinking flux of organic carbon in Lake Biwa. Limnology 2: 37-43.
- Zafar, A. R. 1986. Seasonality of phytoplankton in some South Indian lakes. Hydrobiologia 138: 177-187.

ANEXOS

ANEXO 1.

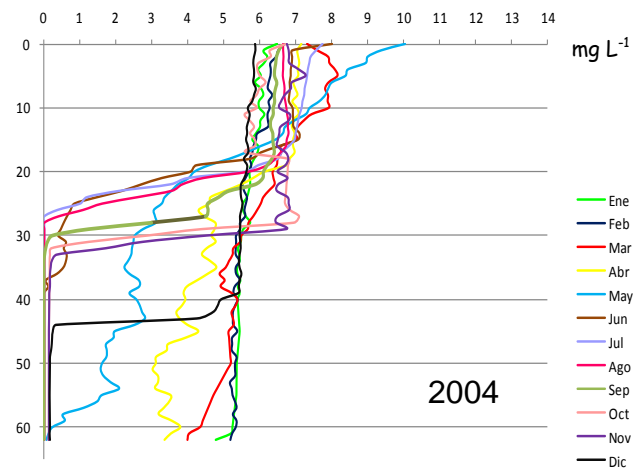
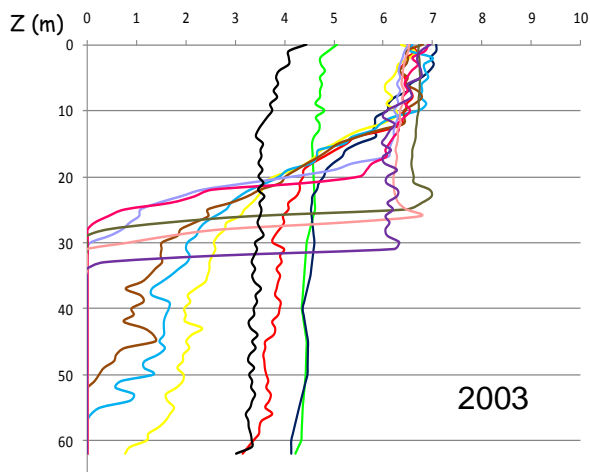
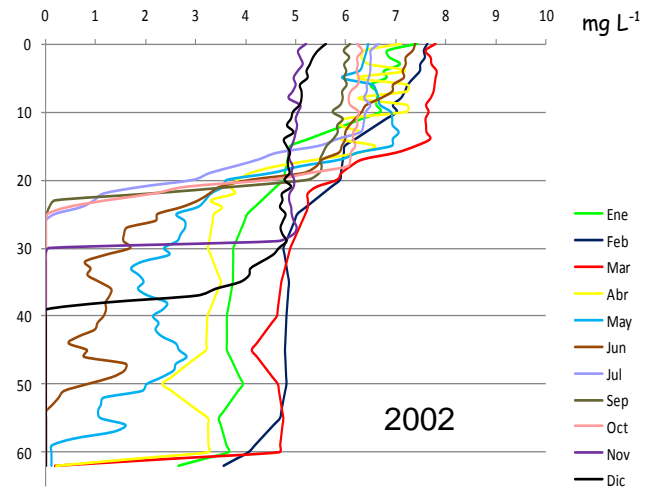
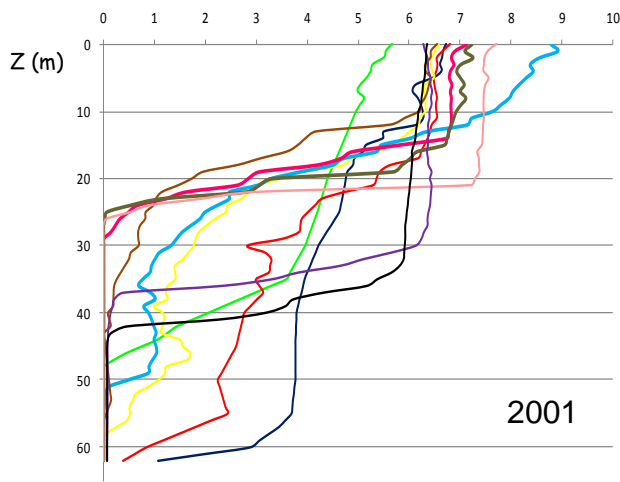
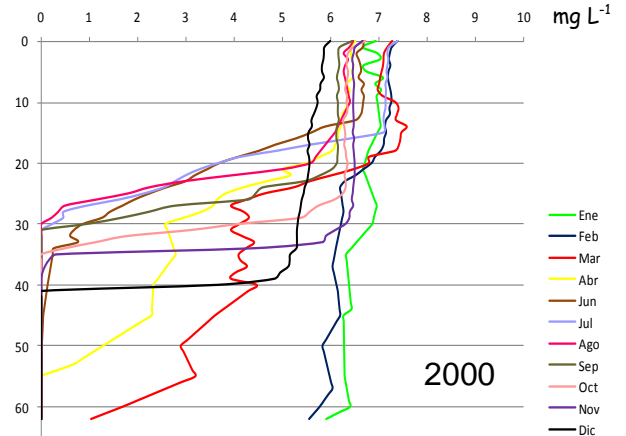
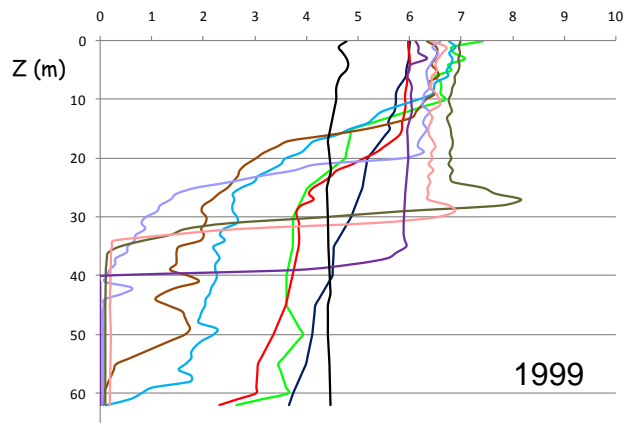
Perfiles verticales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en la columna de agua de cada uno de los años en estudio en el lago Alchichica.

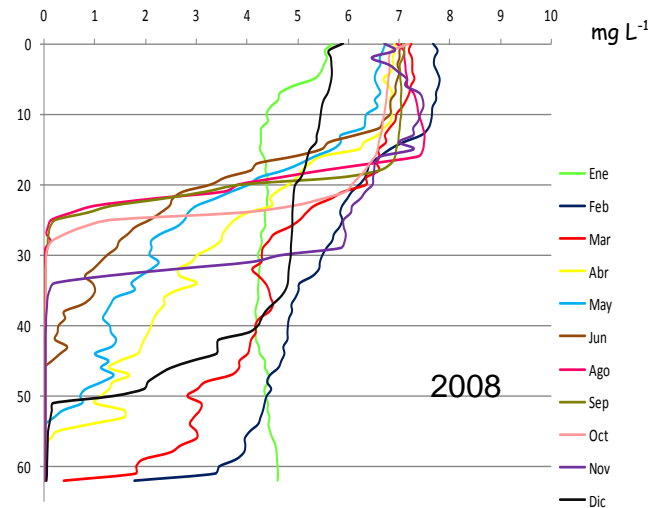
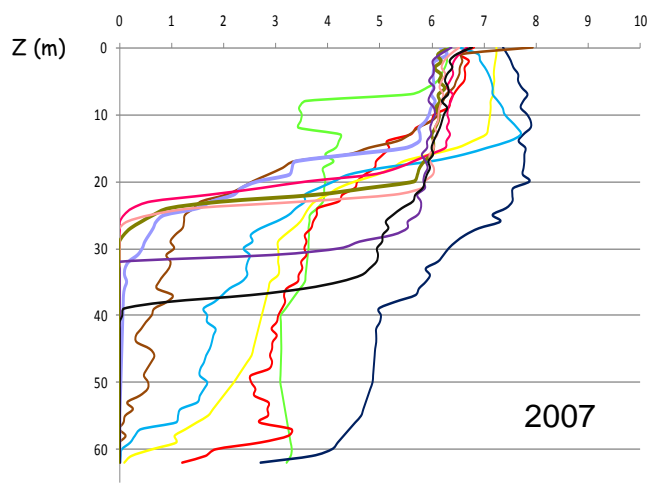
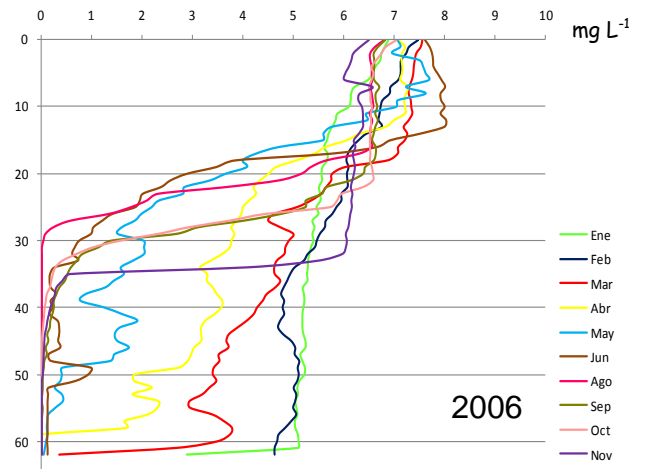
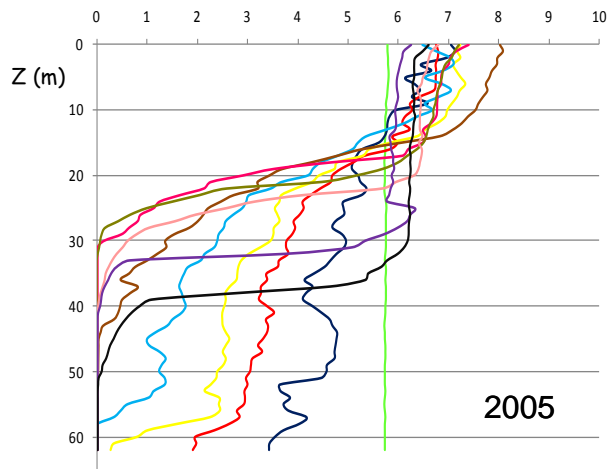




ANEXO 2.

Perfiles verticales de oxígeno disuelto (mg L^{-1}) en columna de agua de cada uno de los años en estudio en el lago Alchichica.





vilmardi@hotmail.com