



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**



**DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DEL PICOPLANCTON PROCARIONTE Y
SU RELACIÓN CON LA VARIABILIDAD LIMNOLÓGICA DEL LAGO
VOLCÁNICO ATEXCAC, PUEBLA.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:
BIOLOGO

P R E S E N T A N

**JUAN ANTONIO ARELLANO POSADAS
EUNICE GONZÁLEZ FLORES**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUSTO SALVADOR HERNÁNDEZ AVILÉS

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*“Nunca consideres el estudio como una obligación
sino como una oportunidad para penetrar en el
bello y maravilloso mundo del saber”*

Albert Einstein

*“Un lago es el rasgo más hermoso y expresivo del
paisaje. Es el ojo de la tierra en el que, mirando a
su interior, el espectador mide la profundidad de su
propia naturaleza”*

Henry David Thoreau

*“Muchos estudiantes toman al estudio como un
líquido que hay que tragar, y no como un sólido que
debe masticarse. Luego se preguntan por qué
proporciona tan poco nutrimento real”*

S. Harris

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestra gratitud a las personas e instituciones que nos ayudaron en la realización de este trabajo:

A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por albergarnos estos años de estudio y formarnos profesionalmente, a nuestra máxima casa de estudios la Universidad Nacional Autónoma de México.

Agradecemos a nuestro Director de tesis el Dr. Justo Salvador Hernández Avilés, por instruirnos en la ciencia y mostrarnos día a día, que esta es como el arte porque siempre busca la perfección. Por enseñarnos que tanto en la vida como en el trabajo hay que mantener disciplina y paciencia, siempre con una actitud positiva ante las adversidades. Gracias por confiar en nosotros y darnos la oportunidad de realizar este trabajo, así como su entusiasmo y sus buenas ideas.

Gracias al Dr. Miroslav Macek y a los Profesores que trabajan en el laboratorio de limnología tropical de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, les agradecemos nos hayan dado la oportunidad de utilizar el microscopio de epifluorescencia, así como también facilitarnos las bases de datos del lago Atexcac y los programas de interpretación de datos.

Agradecemos infinitamente a nuestros sinodales: Dr. José Luis Gómez Márquez, Dr. Isaías H. Salgado Ugarte, Biol. Angélica Elaine González Schaff y la Dra. Bertha Peña Mendoza, a todos ellos les damos gracias por sus oportunas intervenciones en la corrección de nuestro trabajo y tenernos mucha paciencia, por recibirnos y brindarnos su tiempo a pesar de tener múltiples ocupaciones. Gracias por sus críticas siempre constructivas ya que sin su ayuda no hubiera sido posible la culminación de este trabajo.

DEDICATORIAS

Juan:

Cada nuevo amanecer me cuenta lo mejor de estar aquí sabiendo que poseemos ese regalo que llenara mi vida durante y para siempre. Por lo perdido, lo llorado y lo sufrido, pero a la vez por lo ganado y lo bueno, es por lo que esto es el principio y no el final. Agradezco a mis padres por haberme dado esta maravillosa oportunidad de continuar mi sueño y siempre apoyarme nunca dejarme en todo momento.

Dedicado a mi padre Antonio Arellano Uriostegui por haberme inculcado el afán por la superación y el querer ser mejor cada día, con su ejemplo y su amor infinito me ha enseñado que la vida es una lucha constante, gracias por estar siempre ahí y nunca darte por vencido conmigo. A mi madre Juana Posadas Guevara por no dejarme caer durante tantos años siempre deseándome lo mejor haciéndome sentir que merecía la pena el esfuerzo, enseñándome que siempre debo superar los obstáculos de la vida.

Dedicado a mis hermanas Silvia, Marilú y María Guadalupe y mis sobrinos que siempre me han apoyado y dedicado una sonrisa en los momentos difíciles de mi vida.

Eunice:

He vivido una vida repleta de problemas, pero no son nada comparado con los problemas que tuvieron que afrontar mis padres para lograr que mi vida empezase. (Bartrand Hubbard).

Dedicado a mi madre Rosalba Flores Ramos y a mi padre Mario González Guzmán, a los dos les doy las gracias por brindarme fuerza y amor, pues ellos me han dirigido por la vida y me han dado las alas que necesitaba para volar. Ambos han aplaudido mis logros desde que nací. Me enseñaron cuando iba creciendo la diferencia entre el bien y el mal. Durante mi adolescencia eran la autoridad que me ponía límites a mis deseos. Ahora que soy adulta, son los mejores consejeros y amigos que tengo. Gracias a los hombres que me han dejado la herencia más rica de esta vida.

Dedicado a mí hermana Rosalinda y sus tres angelitos a mí hermano Christian, a todas estas personas agradezco infinitamente el haberme acompañado en este diario caminar, esperando ser siempre un ejemplo para ellos

“Gracias a Dios por permitirme formar parte de esta familia tan bonita”

ÍNDICE

Resumen	1
1. GENERALIDADES	
1.1. Introducción	2
1.2. Planteamiento del problema	4
1.3. Zona de estudio	4
1.4. Hipótesis.....	7
1.5. Justificación	8
1.6. Objetivo general.....	8
1.7. Objetivos particulares.....	8
2. MÉTODO	
2.1. Trabajo de campo	9
2.2. Trabajo de laboratorio	
2.2.1. Filtración y montaje	10
2.2.2. Toma de fotografías	11
2.2.3. Análisis de muestras	12
2.2.4. Nutrimentos	12
2.3. Trabajo de gabinete	
2.3.1. Análisis de imágenes	12
2.3.2. Análisis de datos.....	13
2.3.3. Análisis estadísticos.....	14
3. RESULTADOS	
3.1. Parámetros físicos y químicos	
3.1.1. Temperatura	15
3.1.2. Oxígeno disuelto.....	16
3.1.3. Salinidad, conductividad, pH y alcalinidad.....	18
3.1.4. Nutrimentos	
3.1.4.1. Nitratos	18
3.1.4.2. Nitritos	19
3.1.4.3. Amonio	20
3.1.4.4. Fósforo soluble reactivo	21

3.1.4.5. Fósforo total.....	23
3.2. Parámetros biológicos	
3.2.1. Abundancia del picoplancton autotrófico.....	24
3.2.2. Contenido de carbono del picoplancton autotrófico	25
3.2.3. Biomasa del picoplancton autotrófico	26
3.2.4. Abundancia del picoplancton heterotrófico	27
3.2.5. Contenido de carbono del picoplancton heterotrófico.....	28
3.2.6. Biomasa del picoplancton heterotrófico.....	29
3.3. Análisis estadísticos	
3.3.1. Abundancia del picoplancton autotrófico.....	30
3.3.2. Biomasa del picoplancton autotrófico	32
3.3.3. Abundancia del picoplancton heterotrófico	34
3.3.4. Biomasa del picoplancton heterotrófico.....	37
3.3.5. Correlaciones entre variables biológicas y fisicoquímicas.....	40
4. DISCUSIÓN	
4.1. Parámetros físicos y químicos	
4.1.1. Temperatura	43
4.1.2. Oxígeno disuelto	43
4.1.3. Salinidad, conductividad, pH y alcalinidad	44
4.1.4. Nutrientes	45
4.2. Parámetros biológicos	
4.2.1 Abundancia del picoplancton autotrófico	49
4.2.2 Abundancia del picoplancton heterotrófico.....	51
4.2.3 Contenido de carbono del picoplancton autotrófico	52
4.2.4 Contenido de carbono del picoplancton heterotrófico	53
4.2.5 Biomasa del picoplancton autotrófico.....	54
4.2.6 Biomasa del picoplancton heterotrófico	55
5. CONCLUSIONES	57
6. LITERATURA CITADA.....	59

7. ANEXOS

I.	Coloración del Agua del lago Atexcac durante el periodo de estudio 2009-2010	68
II.	Descalcificación hipolimnética	69
III.	Procesamiento de muestras para análisis del picoplancton autotrófico (APP) y heterotrófico (HPP)	71

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig.1	Tamaño e interrelaciones de los grupos generales de microorganismos pelágicos (Woese y Wheelism, 1990)	3
Fig.2	Localización del lago Cráter Atexcac, Estado de Puebla (Ramírez-García y Novelo, 1984)	5
Fig.3	Imagen satelital del lago Atexcac, Puebla (Google Earth, NASA- INEGI, 2010)	6
Fig.4	Mapa batimétrico del lago Atexcac, Puebla (Arredondo-Figueroa <i>et al.</i> , 1983)	7
Fig.5	Variación espacio-temporal de la temperatura del agua durante el año 2009 y el primer semestre del 2010 en el lago Atexcac	16
Fig.6	Isopletas de oxígeno disuelto del lago Atexcac	17
Fig.7	Variación espacio-temporal de los nitratos en el lago Atexcac	19
Fig.8	Variación espacio-temporal de los nitritos en el lago Atexcac	20
Fig.9	Variación espacio-temporal del amonio en el lago Atexcac	21
Fig.10	Variación espacio-temporal del fósforo en el lago Atexcac	22
Fig.11	Variación espacio-temporal del fósforo total en el lago Atexcac	23
Fig.12	Diagrama espacio-temporal de la abundancia (cél. mL ⁻¹) del picoplancton autotrófico (APP) durante un ciclo anual en el lago Atexcac	24
Fig.13	Variación temporal del contenido de carbono promedio celular y su desviación estándar para el picoplancton autotrófico (APP) durante el año 2009 en el lago Atexcac.....	25
Fig.14	Diagrama espacio-temporal de la biomasa ($\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$) del picoplancton autotrófico (APP) durante un ciclo anual en el lago Atexcac	26

Fig.15 Diagrama espacio-temporal de la abundancia (cél. mL ⁻¹) del picoplancton heterotrófico (HPP) durante un ciclo anual en el lago Atexcac ...	27
Fig.16 Variación temporal del contenido de carbono promedio celular y su desviación estándar para el picoplancton heterotrófico (HPP) durante el año 2009 en el lago Atexcac.....	28
Fig.17 Diagrama espacio-temporal de la biomasa ($\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$) del picoplancton heterotrófico (HPP) durante un ciclo anual en el lago Atexcac	29
Fig.18 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la abundancia del APP durante un ciclo anual en el lago Atexcac.....	30
Fig.19 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la abundancia del APP, para la columna de agua durante la circulación y por estratos durante la estratificación térmica del lago Atexcac	31
Fig.20 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa del APP durante un ciclo anual en el lago Atexcac	32
Fig.21 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa APP, para la columna de agua durante la circulación y por estratos durante la estratificación térmica del lago Atexcac	33
Fig.22 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la abundancia del HPP durante un ciclo anual en el lago Atexcac.....	34
Fig.23 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la abundancia del HPP, para la columna de agua durante la circulación y por estratos durante la estratificación térmica del lago Atexcac	36
Fig.24 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa del HPP durante un ciclo anual en el lago Atexcac	37
Fig.25 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa del HPP, para la columna de agua durante la circulación y por estratos durante la estratificación térmica del lago Atexcac	39

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Promedio y desviación estándar de parámetros físico-químicos del lago Atexcac durante el año 2009 y primer semestre del 2010	18
Cuadro 2. Prueba de intervalos múltiples de Tukey para el logaritmo de la abundancia del HPP entre meses.....	35
Cuadro 3. Prueba de intervalos múltiples de Tukey para el logaritmo de la biomasa del HPP entre meses	38

Cuadro 4. Correlaciones de Pearson entre los parámetros biológicos del picoplancton heterotrófico y las variables físicas y químicas del lago Atexcac..... 41

Cuadro 5. Correlación de Pearson entre los parámetros biológicos del picoplancton autotrófico y las variables físicas y químicas del lago Atexcac..... 42

ANEXOS

I.	Coloración del Agua del lago Atexcac durante el periodo de estudio 2009-2010	
	Fig.1 Fotografía del lago Atexcac durante el periodo de mezcla	68
	Fig.2 Fotografía del lago Atexcac en el periodo de estratificación temprana	68
II.	Descalcificación hipolimnética	
	Fig.3 Vista hacia el este del lago Atexcac durante el evento blanco	69
	Fig.4 Vista norte del lago Atexcac durante el evento blanco.....	69
	Fig.5 Vista noroeste del lago Atexcac correspondiente a la estratificación bien establecida durante el evento blanco	69
	Fig.6 Fotografía del lago Atexcac en el periodo de estratificación tardía	70
	Fig.7 Fotografía del lado norte del lago Atexcac durante el florecimiento de <i>Nodularia Sp.</i>	70
	Fig.8 Fotografías del florecimiento de <i>Nodularia Sp.</i> en el lago Atexcac	71
III.	Procesamiento de muestras para análisis del picoplancton autotrófico (APP) y heterotrófico (HPP)	
	Fig.9 Material para la filtración y tinción del picoplancton.....	71
	Fig.10 Fluorocromo utilizado para la tinción del picoplancton heterotrófico	71
	Fig.11 Membranas de policarbonato montadas sobre porta objetos	72
	Fig.12 Microscopio de epifluorescencia	72
	Fig.13 Toma de fotografías y conteo del picoplancton	72
	Fig.14 Fotografía tomada por microscopia de epifluorescencia donde se observa al picoplancton autotrófico	73

Fig.15 Autofluorescencia del picoplancton autotrófico bajo excitación de un haz de luz verde.....	73
Fig.16 Fotografía por microscopia de epifluorescencia del picoplancton heterotrófico.....	73
Fig.17 Fluorescencia del picoplancton heterotrófico al ser teñido con DAPI y excitado con luz ultravioleta	73
Fig.18 Filtración de muestras colectadas en campo para la determinación de nutrimentos	74
Fig.19 Determinación de nitratos por el método del ácido fenoldisulfónico	74
Fig.20 Determinación de nitritos por el método del ácido sulfanílico	74
Fig.21 Determinación de amonio por el método del azul de indofenol.....	74
Fig.22 Fósforo soluble reactivo y total por el método del fosfomolibdato.....	75
Fig.23 Cuantificación por espectrofotometría.....	75

Resumen

Se evaluó la dinámica espacio-temporal del picoplancton autotrófico (APP) y heterotrófico (HPP) en el lago maar Atexcac, Puebla durante un periodo anual (2009), con la finalidad de conocer la estructura y el funcionamiento del bacterioplancton en un lago volcánico tropical. Para tal fin, se analizó la abundancia, el contenido de carbono y la biomasa de ambos grupos y se estableció su relación con la variabilidad limnológica, del sistema. Para la cuantificación del HPP se utilizó DAPI (4,6-diamidino, 2-fenilindol) un fluorocromo que tiñe el ADN bacteriano, mientras que para el APP se analizó a través de la autofluorescencia de sus ficoeritrinas y/o ficocianinas, ambos a través de microscopia de epifluorescencia y análisis de imágenes. La dinámica del bacterioplancton estuvo determinada por la hidrodinámica del lago, que se caracteriza por ser monomítico cálido al presentar un periodo de mezcla durante el invierno y otro de estratificación el resto del año. Durante la mezcla e inicios de la estratificación las máximas concentraciones de abundancia y biomasa del picoplancton se encontraron asociados con la disponibilidad de nutrientes, posteriormente con el desarrollo de la estratificación hubo una disminución gradual de estos parámetros biológicos, en respuesta a la formación de la termoclina y gradientes químicos de oxígeno disuelto y nutrientes. En general para el HPP se registró una mayor variación temporal que se vincula con las condiciones óxicas-anóxicas de la columna de agua, relacionados con los procesos de degradación de la materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes, mientras para el APP su variación fue mas de tipo espacial, dado que su distribución dependió principalmente de la disponibilidad de luz y nutrientes. Al APP se le atribuye un fenómeno de descalcificación epilimnética durante la estratificación bien establecida. Al parecer la dinámica general del sistema presentó una variación interanual asociadas con los fenómenos del niño y de la niña que se presentaron durante el estudio.

1. GENERALIDADES

1.1. Introducción

El picoplancton con tamaño entre 0.2 y 2 μm (Fig. 1) es un componente universal en sistemas marinos y de agua dulce (Kalff, 2001). La importancia de estos microorganismos reside en que su componente autotrófica es parte fundamental de los productores primarios presentes en sistemas poco productivos (oligotróficos) ya que pueden contribuir de manera significativa en la biomasa fitoplanctónica total (Worden *et al.*, 2004). El picoplancton incluye tanto organismos procariontes como eucariontes que se distribuyen en lagos con diferentes estados tróficos. Este grupo ha sido más estudiado en las zonas costeras y en ambientes de agua dulce (Callieri y Stockner, 2002). El picoplancton también es un componente esencial del circuito microbiano, donde el papel que juegan las bacterias es el de transferir su biomasa a los microdepredadores, desempeñando también un papel significativo en los principales ciclos biogeoquímicos de los sistemas acuáticos (Courties *et al.*, 1994; Li y Dickie, 2001; Bec *et al.*, 2004; Rodríguez *et al.*, 2005).

La abundancia del picoplancton en los sistemas pelágicos puede ser regulado ya sea por el control “bottom-up” (disponibilidad de nutrientes) o por el control top-down (depredación) (Weisse, 1993; Stockner *et al.*, 2000). La presencia del picoplancton puede tener efectos indirectos sobre los componentes del circuito microbiano ya sea por el reciclaje de nutrientes o por cambios en las comunidades planctónicas. El conocimiento de las bacterias en el uso de los nutrientes permite modelar más adecuadamente los flujos energéticos y los ciclos biogeoquímicos en el medio donde el bacterioplancton tiene la capacidad de utilizar el carbono inorgánico disuelto del medio e incorporarlo en carbono orgánico particulado, formando de esta manera una reserva disponible para los niveles tróficos superiores (Carlson *et al.*, 1992; Revilla *et al.*, 2000).

El picoplancton está constituido por dos grupos funcionales, de tipo heterotrófico y autotrófico, mejor conocidos por sus siglas en inglés como HPP heterotrophic picoplankton y APP autotrophic picoplankton (Fig. 1); el HPP se observa al microscopio de epifluorescencia por medio de DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol) que es un

fluorocromo que tiñe el ADN bacteriano el cual es observado de un color azul mediante excitación a luz UV, mientras que el APP se observa por medio de autofluorescencia de ficoeritrinas y ficocianinas con un haz de luz verde con la utilización de un filtro de tipo CY3 (cianina) (Maclsaac y Stockner, 1993; Callieri y Stockner, 2002).

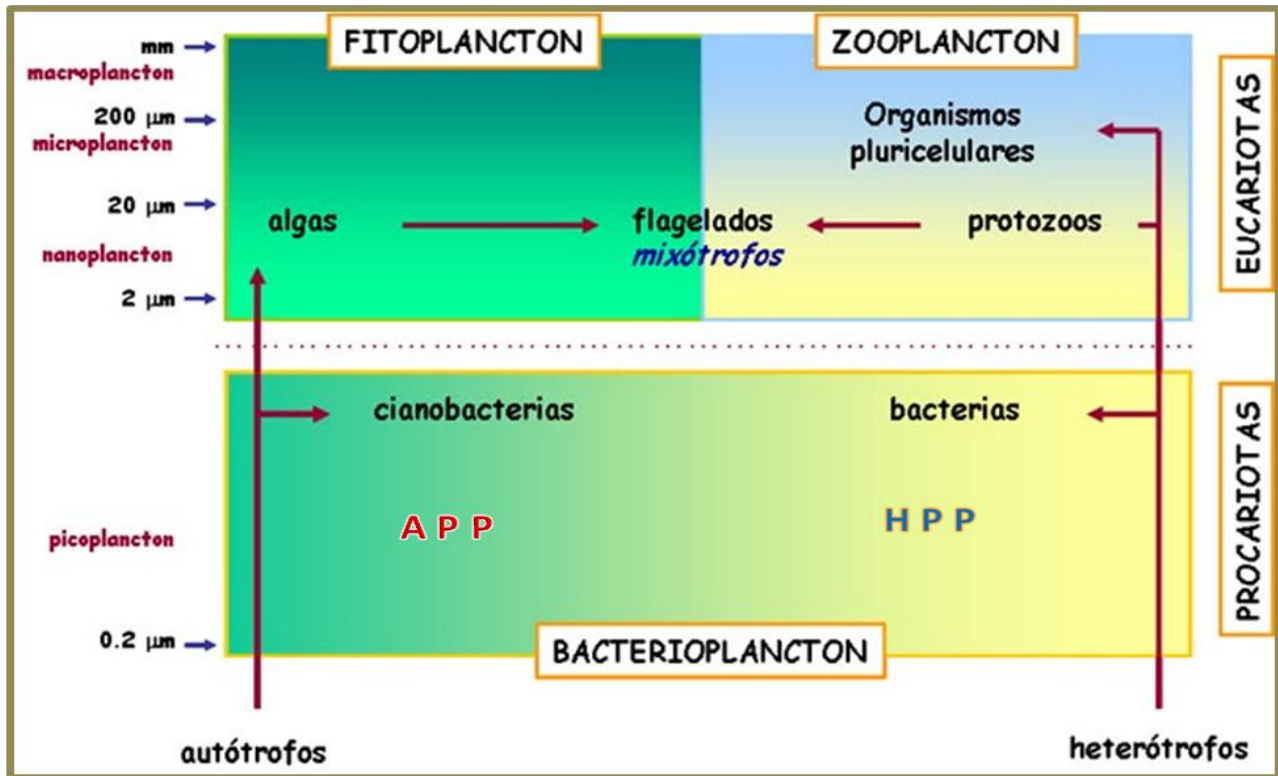


Fig. 1 Tamaño e interrelaciones de los grupos generales de microorganismos pelágicos (Tomado de Woese y Wheelism, 1990)

Se ha reportado que el picoplancton autótrofo (APP) forma una parte importante de la biomasa del fitoplancton en ambientes oligotróficos (Weisse, 1993; Stockner, 1991; Callieri, 2008) donde generalmente los sustratos secundarios son producidos por la producción primaria que controlan al picoplancton heterótrofo (HPP) junto con la dinámica de la disponibilidad de los nutrientes inorgánicos. En aguas con bajo contenido de nutrientes y de carbono, el APP puede tomar ventaja en la competencia contra del HPP (Drakare, 2002).

1.2. Planteamiento del problema

Los lagos de la cuenca endorreica Oriental del estado de Puebla se encuentran en proceso creciente de salinización favorecida por la extracción de agua de los mantos freáticos, debido a la construcción de pozos profundos en la zona, siendo así que la salinización tiene un impacto negativo en el ecosistema lacustre al producir una disminución de la biomasa y productividad planctónica.

El lago Atexcac perteneciente a la cuenca Oriental es un cuerpo de agua salino poco productivo, donde el procarioplancton cumple un papel importante dentro de la dinámica trófica del sistema. Atexcac presenta una monomixis cálida donde la zona del hipolimnion generalmente tiende a una disminución gradual en la concentración de oxígeno debido a la oxidación de la materia orgánica llevada a cabo por este grupo, que aunado con otros procesos biogeoquímicos como la desnitrificación y la amonificación le confieren un marcado dinamismo.

Aún cuando la contribución del picoplancton procarionte autotrófico y heterotrófico es muy importante en lagos poco productivos como Atexcac, no se conoce con precisión de que manera influyen los parámetros físicos (luz y temperatura) y químicos (pH, conductividad, alcalinidad, oxígeno disuelto y nutrimentos) en la distribución espacio-temporal del bacterioplancton.

1.3. Zona de estudio

Atexcac se ubica entre los paralelos $19^{\circ} 19' 50.68''$, $19^{\circ} 20' 12.30''$ N y los meridianos $97^{\circ} 26' 45.99''$, $97^{\circ} 27' 15.37''$ O cerca del poblado de San Luis Atexcac, Municipio de Guadalupe Victoria, estado de Puebla (Fig. 2), situado en una cuenca endorreica al este de los límites del eje neovolcánico; a 2510 m s.n.m (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006). Presenta un clima templado subhúmedo con una variante de sequía de medio verano, con poca oscilación anual de las temperaturas medias mensuales (5 a 7 °C) donde el mes más caliente se presenta antes del solsticio de verano Cw (w'')(i')g, de acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen modificado por García (2004);

presenta una temperatura mínima de 16°C y una máxima de 22°C donde la precipitación anual es de 400-500 mm y la evaporación es de 600 mm.

De acuerdo con la regionalización fitogeográfica de Rzedowski (1981) la región presenta elementos de las provincias florísticas conocidas como serranías meridionales y altiplanicie. La vegetación nativa ha sido sustituida por la agricultura; sin embargo, todavía parte de la vegetación original aún se conserva debido al difícil acceso de sus elevadas paredes, destacando entre ellas izotal de yuca, *Yucca* sp y *Nolina* sp; con matorral desértico de *Agave lechuguilla* o magueyes (*Agave* spp), nopales y *Opuntia* spp.

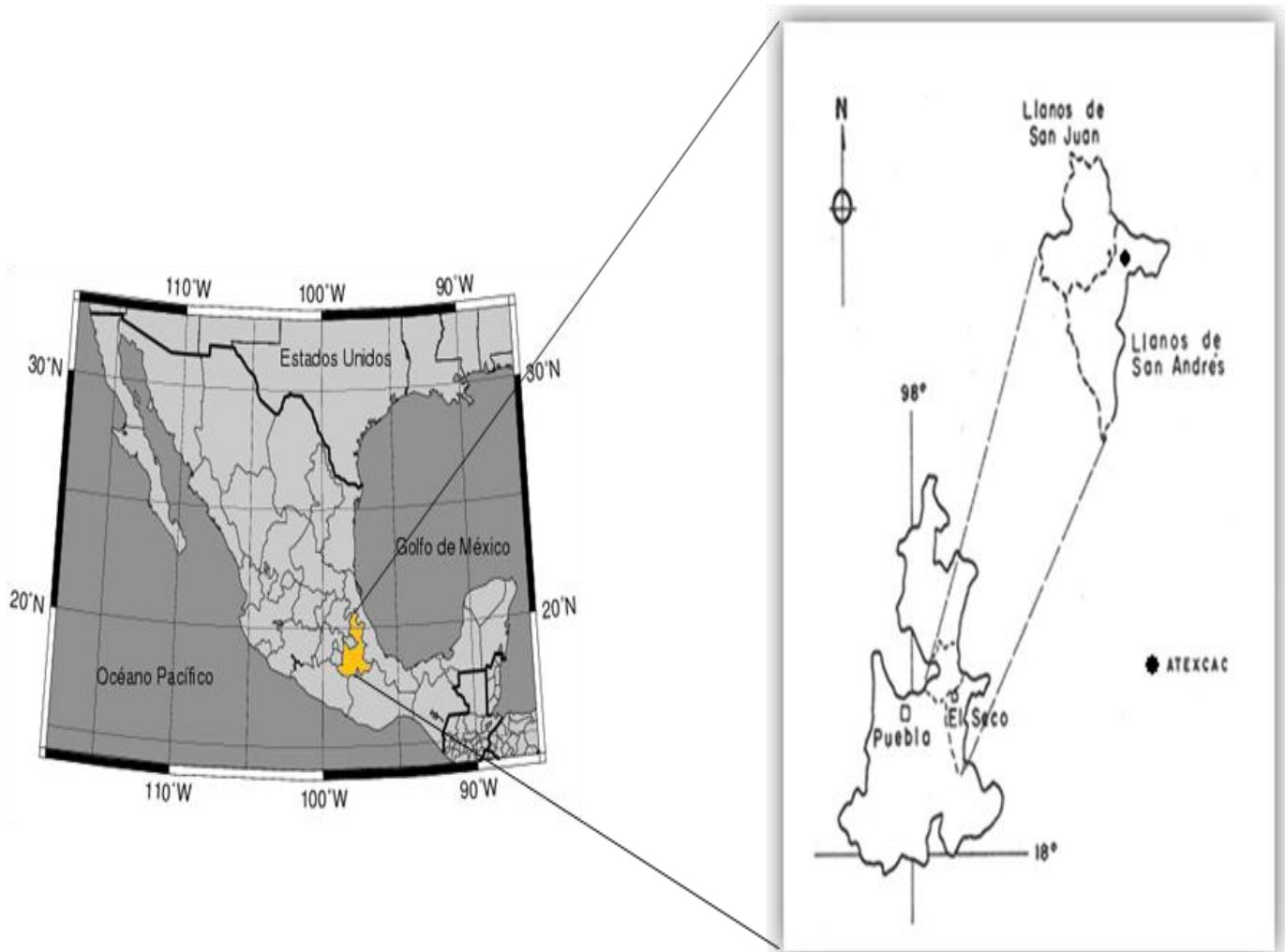


Fig. 2 Localización del lago Cráter Atexcac, Estado de Puebla (Ramírez-García y Novelo, 1984).

El origen de los lagos depende de varios procesos y pueden ser divididos de acuerdo con su naturaleza de formación y de las características generales que este posea. El lago Atexcac (Fig. 3) de aproximadamente 330,000 mil años está clasificado como un cuerpo de agua de origen volcánico de tipo maar; esto quiere decir que el cráter que ocupa el lago fue formado de explosiones freatomagmáticas producto de las diferencias térmicas y de la interacción del magma con el agua del manto freático (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006). Es un lago tropical atalasoalino (aguas con sal de origen no marino), oligotrófico (poco productivo), monomítico cálido al seguir un patrón de variación térmica con un periodo de mezcla durante el invierno hemisférico de diciembre a marzo y un periodo de estratificación los meses restantes del año; durante el periodo de mezcla y estratificación se observa una temperatura que oscila entre 16 a 22 °C, la concentración de oxígeno disuelto se encuentra entre 2 y 7 mg L⁻¹. La salinidad fluctúa entre 6 y 7 gL⁻¹, siendo el Na⁺ y Cl⁻ los iones dominantes, el pH se encuentra entre 8.1 y 8.3 (Armienta *et al.*, 2008).



Fig. 3 Imagen satelital del lago Atexcac, Puebla (Google Earth, NASA- INEGI, 2010).

El área del lago es de 0.29 km², con un diámetro máximo de 1150 m (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006), una profundidad media de 25.7 m y una profundidad máxima de 39 m (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983) (Fig. 4). Este lago presenta una limitada zona de litoral. Su forma es irregular pero se aproxima a una elipse, cuya longitud máxima es de 780 m con orientación suroeste-noreste. La pared tiene una fuerte inclinación en la parte central de la cuenca, la que se ve interrumpida por la zona más profunda que se encuentra ligeramente desplazada hacia el este, donde alcanza aproximadamente 39 m. Las pendientes se presentan al suroeste y noreste (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983).

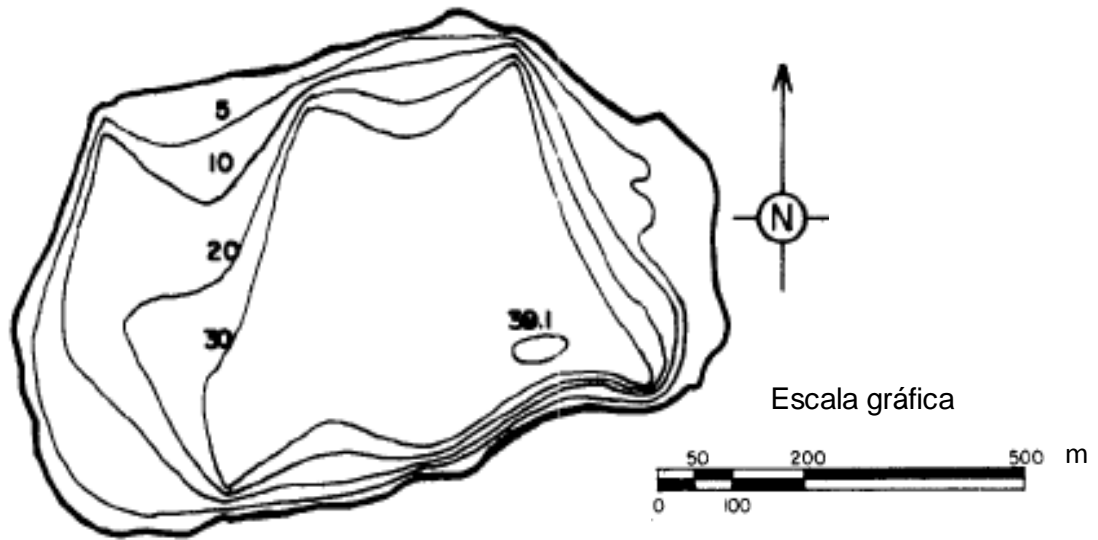


Fig. 4 Mapa batimétrico del lago Atexcac, Puebla (Tomado de Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983).

1.4. Hipótesis

Si la dinámica espacio-temporal del picoplancton procarionte depende de los procesos de mezcla y estratificación en el lago a lo largo del año, entonces durante el período de mezcla con el incremento y la homogenización en la concentración de oxígeno disuelto y de los nutrientes a lo largo de la columna de agua se tendrá una mayor densidad, biovolumen, contenido de carbono y biomasa de éste grupo. Mientras para la estratificación éstos parámetros biológicos tenderán a una disminución hacia el epilimnion por el agotamiento consecutivo de los nutrientes, registrándose máximos en la termoclina por acumulación de los mismos debido al gradiente de densidad del agua y mínimos en el hipolimnion asociados con las condiciones de anoxia.

1.5. Justificación

El lago Atexcac es un sistema oligotrófico salino considerado de excepcional belleza paisajística donde se pueden desarrollar proyectos ecoturísticos e incluso ser considerado como un patrimonio natural (Carrasco-Núñez *et al.*, 2006). Los lagos al ser sitios donde prevalece la diversificación biológica por su aislamiento geográfico permite que se puedan desarrollar estudios tendientes a entender los procesos biogeográficos y evolutivos. En particular el picoplancton procarionte autotrófico (picocianobacterias) es importante para la biomasa y productividad primaria en los sistemas oligotróficos, lo que ha sido reconocido recientemente, además estos microorganismos son parte esencial del circuito microbiano al transferir carbono de las bacterias heterotróficas a otros niveles tróficos al ser consumidas por nanoflagelados y ciliados principalmente (Stockner *et al.*, 2000). Asimismo, el picoplancton heterótrofo (HPP) juega un papel determinante en los procesos de descomposición de la materia orgánica y otros procesos biogeoquímicos (Wetzel, 2001). Sin embargo, en sistemas lacustres salinos poco productivos, como es el caso del lago de Atexcac en Puebla, el papel de este grupo operativo y funcional aún es desconocido en cuanto a su estructura, composición y dinámica espacio-temporal.

1.6. Objetivo general

Determinar la dinámica espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la variabilidad de los parámetros físicos y químicos en el lago Atexcac durante un ciclo anual.

1.7. Objetivos particulares

- Cuantificar la abundancia, volumen, contenido de carbono y biomasa del picoplancton heterotrófico y autotrófico del lago Atexcac.
- Evaluar la variación anual de los parámetros físicos y químicos en el sistema acuático.
- Relacionar la distribución picoplanctónica en función de la dinámica limnológica del lago.

2. MÉTODO

2.1. Trabajo de campo

De acuerdo con la batimetría del lago se ubicó un sitio de muestreo donde se registró la profundidad máxima del sistema. El muestreo biológico se llevó a cabo mensualmente de enero a diciembre del año 2009, siendo el muestreo limnológico extendido hasta el primer semestre del año 2010.

En el sitio de muestreo se registraron los siguientes datos:

- Fecha y hora de muestreo (hora de inicio y término).
- Elementos meteorológicos (temperatura ambiental y porcentaje de nubosidad).

En campo se evaluó la variación de la temperatura y del oxígeno disuelto a lo largo de la columna de agua mediante un instrumento de monitoreo de calidad del agua marca Hydrolab, modelo DS4 acoplado a un sistema de captura y almacenaje de información marca Hydrolab modelo SVR4 o con un oxímetro digital YSI modelo 57 (Ohio, USA) con una precisión para la temperatura de $\pm 1^{\circ}\text{C}$ y para el oxígeno disuelto $\pm 0.05 \text{ mg L}^{-1}$ calibrado con la salinidad específica del lago.

Esta medición permitió obtener los perfiles verticales a partir de los cuales se establecieron diferentes profundidades de muestreo. Asimismo, se midió la visibilidad al disco de Secchi para posteriormente estimar la profundidad de la zona eufótica a partir de multiplicar esta por una constante de 2.5 (Margalef, 1983).

Durante el periodo de mezcla se tomaron 5 profundidades de muestreo (0, 5, 15, 22 y 34 m) donde quedó incluida la capa superficial y el fondo, y otras 3 profundidades distribuidas a lo largo de la columna de agua. Para el período de estratificación se tomaron de igual manera 5 muestras, una en el epilimnion, en la zona de termoclina, oxíclina, hipolimnion y fondo. En el que se obtuvieron muestras de agua con la ayuda de una botella Van Dorn (marca Wildco, Michigan, USA) de 2.5 L de capacidad, las cuales son almacenadas en botellas de polietileno de 1 L, y se colocaron en una hielera con hielo y sal para alcanzar temperaturas inferiores a los 0°C .

Una vez tomadas las muestras de agua, en campo se determinó para cada una de ellas el pH con un potenciómetro de campo (marca Conductronic) con precisión de ± 0.01 , conductividad eléctrica con un equipo Check mate 90 mS cm^{-1} (± 0.01) y la salinidad gL^{-1} (± 0.01) (marca Corning, New York, USA). Asimismo, se determinó la alcalinidad por la técnica colorimétrica con indicadores (Cervantes, 1984).

Para el picoplancton se tomaron muestras de agua en botellas de 150 mL las cuales tuvieron 7.5 mL de formol al 40% libre de bacterias (obtenido mediante la filtración del formol a través de una membrana de $2\mu\text{m}$) lo que permitirá tener una concentración final al 2% de acuerdo con lo propuesto por Porter y Feig (1980). Las muestras permanecieron en refrigeración hasta el momento de su análisis. Para el caso del APP antes de 24 horas y para el HPP pueden procesarse antes de un mes.

2.2. Trabajo de laboratorio

2.2.1. Filtración y Montaje

El procedimiento de preparación de las muestras en membranas de policarbonato se realizó de acuerdo con el protocolo propuesto por Pernthaler *et al.*, (2001) y que consistió en el montaje de una torre de filtración; con una membrana de soporte y una membrana de policarbonato blanca de $0.2\mu\text{m}$ de diámetro de poro, ajustándose al sistema de vacío (colocando una torre de forma vertical para homogeneizar la distribución de células); se agitó la botella que contiene la muestra antes de tomar una alícuota. Se añade a la torre de filtración un volumen de muestra de 1 a 2 mL para el HPP con una micropipeta marca Eppendorf. Posteriormente se adicionó 50 μl de DAPI (4'6-diamidino-2-fenilindol), el cual es un fluorocromo que tiñe el ADN bacteriano, finalmente se agitó ligeramente para conseguir una mezcla uniforme; esperando así de dos a tres minutos, para después realizar el filtrado al vacío a baja presión.

Cuando se confirma toda la filtración de la muestra, se continuó a desmontar la torre para poder retirar la membrana de policarbonato en una campana de flujo laminar, esto realizado con la ayuda de unas pinzas, posteriormente se pasa esta a una caja petri, la cual contenía alcohol al 80% esto por 15 minutos; una vez transcurrido este

tiempo se cambió la membrana a agua libre de bacterias (obtenida a partir de la filtración de agua destilada por una membrana de 0.2 μ); evitando la incidencia directa de la luz. Cumplido el tiempo necesario de lavado aproximadamente unos 10 minutos, se procuró secar la membrana al ambiente sobre papel absorbente para después ser montada sobre un portaobjetos, colocando una gota de Vectashield: vector labs (medio de montaje acuoso, basado en glicerol que previene la pérdida de fluorescencia) en la parte central del cubreobjetos, una vez terminado el montaje se rotuló con el nombre de la muestra, fecha y el volumen filtrado, (esto puede realizarse antes del montaje).

Las preparaciones se guardaron en congelación (-20°C) hasta el momento de su observación, las cuales se cuantifican en un microscopio de epifluorescencia (Leica, Alemania) con un lente de inmersión 100x apocromático en campos seleccionados al azar. Para estimar la abundancia del HPP se contabilizaron las células teñidas con DAPI en excitación UV, en campos seleccionados al azar hasta que sean contadas de 400 a 600 bacterias para tener un coeficiente de variación entre el 3.5 y 5% del valor medio de acuerdo con Hobbie *et al.*, (1977), Porter y Feig (1980).

Para el picoplancton autotrófico se utilizó nuevamente la torre de filtración, el procedimiento de filtración es similar al del HPP con la excepción de que no se añade ningún fluorocromo, ya que el APP posee feopigmentos (ficoeritrina y ficocianina) que reaccionan por autofluorescencia emitida por un haz de luz verde de un filtro de tipo CY3 (cianina) dando las células una emisión naranja a roja. Se contabilizaron de 600 a 800 células del APP a través de imágenes tomadas al azar del microscopio de epifluorescencia con la finalidad de tener un margen de variación equivalente al del HPP.

2.2.2. Toma de fotografías

Las fotografías se tomaron en un microscopio de epifluorescencia, montado con una cámara digital (marca Canon) capturando las mismas con ayuda del programa ZoomBrowser, para el APP se hizo por su autofluorescencia con el empleo de un filtro Cy3 (cianina); y para el HPP por medio de luz UV. De cada preparación por profundidad se tomarán entre 10-15 imágenes, lo que permitió evaluar al menos 1000 bacterias por

grupo funcional, para evitar la subestimación de las bacterias debido al factor de miniaturización a causa del formol, registrando la fecha de muestreo y el volumen utilizado para la estimación posterior de los parámetros biológicos del picoplancton.

2.2.3. Análisis de muestras

El análisis de las muestras de agua almacenadas en botellas de polietileno con capacidad de un litro se llevó a cabo mediante:

- Alcalinidad con el método de indicadores, Método basado en el manejo de los pH utilizando la fenolftaleína y el anaranjado de metilo como indicadores
- Dureza total método de titulación con EDTA
- Dureza de calcio por método complejométrico (Cervantes, 1984)

2.2.4. Nutrientes

Se determinó por métodos colorimétricos y espectrofotométricos empleando un espectro Milton Roy Spectronic 20D con precisión de absorbancia de ± 0.001 y transmitancia de $\pm 0.1\%$.

- Nitratos, método del ácido fenoldisulfónico
- Nitritos, método del ácido sulfanílico
- Amonio, método del azul de indofenol
- Fósforo soluble reactivo, método del fosfomolibdato
- Fósforo total, las diferentes formas de fósforo son hidrolizadas a fosfatos por tratamiento con ácido, calentamiento y presión. Midiendo la concentración de fosfato por el método del fosfomolibdato (Cervantes, 1984).

2.3. Trabajo de gabinete

2.3.1. Análisis de imágenes

El análisis de las imágenes se llevó a cabo mediante el uso del software ImageJ versión 1.33 el cual proporciona las herramientas para limpiar, contar y medir las

dimensiones morfométricas bacterianas (área, perímetro, Feret (largo) y el número de células presentes.

2.3.2. Análisis de Datos

Las dimensiones morfométricas de las bacterias obtenidas por ImageJ versión 1.33 como el área, perímetro, máximo Feret o largo máximo se transfirieron a una hoja de cálculo de Microsoft Excel con macros realizados por el Instituto de Hidrobiología de la Academia de Ciencias de la República Checa, los cuales ayudaron a calcular los parámetros bacterianos (longitud, ancho, volumen celular y contenido de carbono).

Para el contenido de carbono se empleó la ecuación alométrica de Loferer-Krößbacher para el HPP (Posch *et al.*, 2001), para el APP se usó un factor de corrección obtenido experimentalmente (Weisse y Stadler 2006).

Ecuación alométrica de Loferer-Krößbacher
(HPP)

$$CC= 218 \times V^{0.86}$$

Donde:

CC= Contenido de carbono (fg C_{org} cél.⁻¹)
V=Volumen celular (μm³ cél.⁻¹)

Factor de corrección de Weiss
(APP)

$$CC= V \times 200$$

Donde:

CC= Contenido de carbono (fg C_{org} cél.⁻¹)
V=Volumen celular (μm³ cél.⁻¹)

Con los datos del volumen celular (μm³ cél.⁻¹) y del contenido de carbono (fg C_{org} cél.⁻¹) multiplicados por la abundancia (cél. mL⁻¹) de los grupos del picoplancton se estimó el biovolumen (μm³ L⁻¹) y la biomasa (μg C_{org} L⁻¹) respectivamente.

Para analizar la variación espacio-temporal del procarioplankton en cuanto al contenido de carbono, abundancia y biomasa se realizaron gráficas tridimensionales, mientras que para la temperatura, oxígeno disuelto y nutrientes las graficas fueron de dos dimensiones ya que muestran con mayor claridad la dinámica de los mismos, éstas fueron diseñadas con el programa Surfer versión 9.

2.3.3. Análisis estadísticos

Para las abundancias, contenido de carbono y biomásas por mes y por profundidad se realizará un análisis exploratorio de datos a través de diagramas de caja y bigotes múltiples con muesca (Salgado-Ugarte, 1992). Para determinar si existen diferencias significativas para estos parámetros biológicos por mes y profundidad se emplearon análisis no paramétricos (Márquez, 1991). Y para establecer las relaciones funcionales entre los parámetros limnológicos y biológicos del picoplancton se buscaron correlaciones no paramétricas o paramétricas de acuerdo con el comportamiento de los datos a través del programa STATGRAPHICS centurión XV.I.

3. RESULTADOS

3.1. Parámetros físicos y químicos

3.1.1. Temperatura

Durante el estudio correspondiente al año 2009 y primer semestre del año 2010, con respecto a la temperatura del lago Atexcac se registró una monomixis cálida en la dinámica térmica, identificando un periodo de mezcla y uno de estratificación (Fig.5). El lago Atexcac registró el periodo de mezcla de diciembre hasta principios de marzo, con temperaturas que oscilaron entre 14.5 y 16°C, mientras el período de estratificación se presentó los ocho meses restantes, de finales de marzo hasta finales de diciembre, esto durante el invierno hemisférico del norte, registrándose temperaturas entre 14.5 y 22 °C.

De acuerdo a la clasificación de Hutchinson (1941) para lagos de tipo monomítico cálido se presentaron durante la estratificación tres etapas:

1. Temprana, donde la termoclina o metalimnion se definió por diferencias térmicas menores a 1°C (0.4-0.6°C) por cada metro de profundidad, dicha estratificación se registró de finales de marzo a principios de junio con temperaturas que fluctuaron de 14.5 a 22°C para ambos años. El epilimnion se ubicó entre los 8 y 9 m de profundidad y la termoclina fluctuó desde este nivel hasta los 16 y 17 m, es decir con una variación interanual en su ubicación de un metro de profundidad. Por lo tanto, el hipolimnion se ubico por debajo de la termoclina (Fig.5).
2. Bien establecida, etapa en el que la termoclina se definió por una diferencia térmica de 1°C por cada metro de profundidad, la cual comenzó de mediados de junio y finalizó en octubre para el 2009. Durante este periodo se registró una temperatura que osciló entre 15 y 21.5 °C (Fig.5), donde el epilimnion se registró hasta los 13 m de profundidad, en tanto que la termoclina se ubicó desde esta profundidad hasta los 20 m.
3. Tardía, etapa que comprendió de mediados de octubre a principios de diciembre, en el que la temperatura osciló entre 14.5 y 17.5 °C. El epilimnion se ubicó hasta los 17 m, siendo así que la termoclina osciló entre 17 y 27 m. Esto evidencia una

disminución en el grosor del hipolimnion (de 16 a 5 m), mostrándose así que la termoclina se profundiza conforme avanza la estratificación (Fig.5).

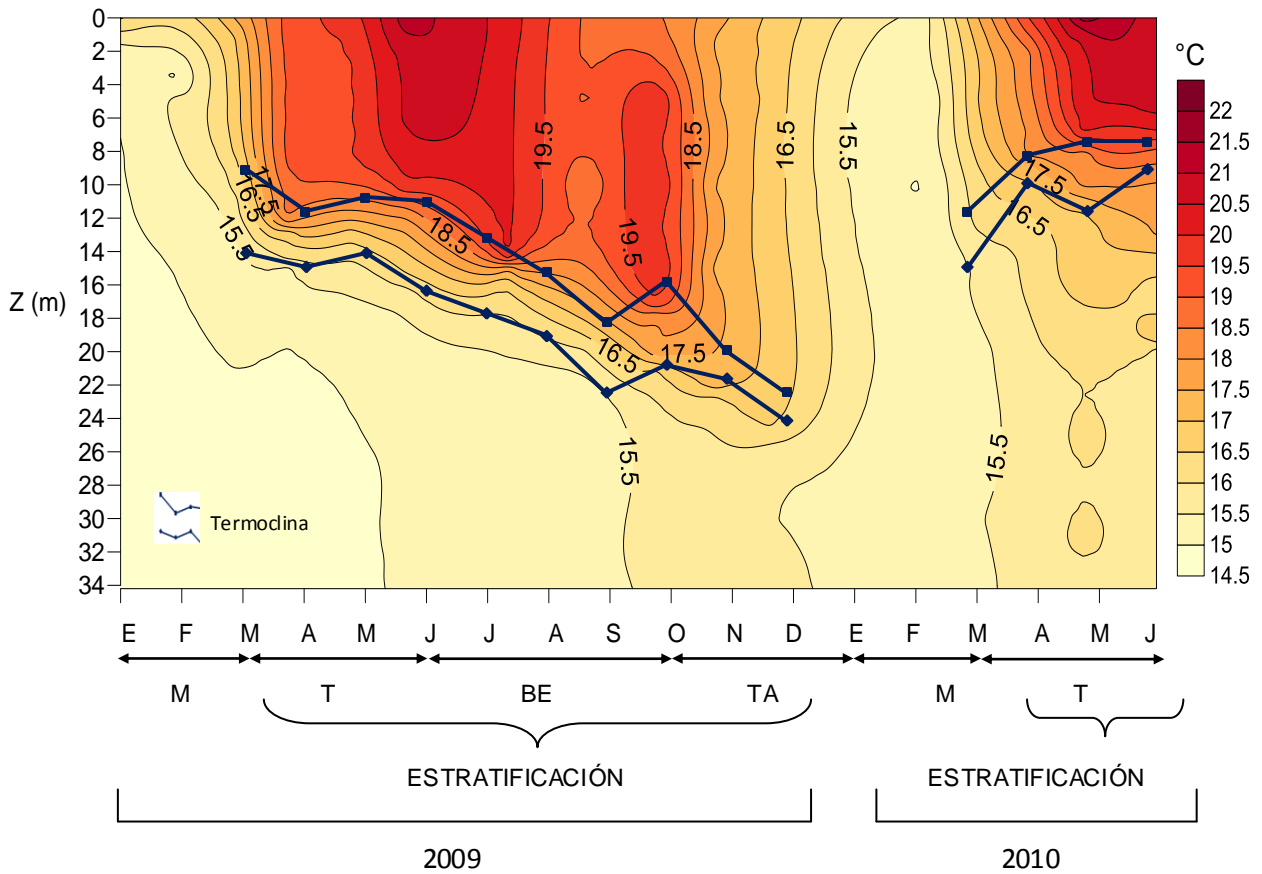


Fig.5 Variación espacio-temporal de la temperatura del agua durante el año 2009 y el primer semestre del 2010 en el lago Atexcac. (Para la estratificación se señalan tres etapas T=Temprana, BE=Bien establecida y TA= Tardía).

3.1.2. Oxígeno disuelto

Durante el periodo de mezcla para el año 2009 y el primer semestre del 2010 la concentración de oxígeno disuelto a lo largo de la columna de agua osciló entre 4 y 9 mgL^{-1} para el 2009 (Fig.6). Para el año 2010 durante la mezcla se observó un incremento en la concentración de oxígeno disuelto hacia la superficie de 10 a 11 mgL^{-1} , lo que pudo haber sido provocado por el florecimiento de *Nodularia sp* la cual se presentó durante los meses de mezcla y en donde se registró una estratificación atípica de la concentración de oxígeno disuelto al estar el lago circulando.

Como el lago Atexcac se estratifica a finales de marzo, el oxígeno disuelto disminuye considerablemente por debajo de la termoclina (es decir entre 8 y 9 m). En el 2009 la estratificación temprana registró una oxíclina donde la concentración de oxígeno disuelto osciló entre 2 a 7 mgL⁻¹, mientras que para el 2010 esta fluctuó entre 1 a 9 mgL⁻¹ (Fig.6).

Durante la estratificación bien establecida se registró en la superficie un aumento en la concentración de oxígeno disuelto de hasta 9 mgL⁻¹, mientras que por debajo de la termoclina se midió un descenso gradual obteniendo hasta un mínimo de 0.25 mgL⁻¹ de oxígeno disuelto sin llegar a un estado de anoxia.

La última etapa de la estratificación mostró una homogeneización hasta los 16m de profundidad, en donde fue posible observar por debajo de esta profundidad una disminución gradual del oxígeno disuelto, en el que la concentración de oxígeno disuelto osciló entre 0.25 a 6 mgL⁻¹ (Fig.6).

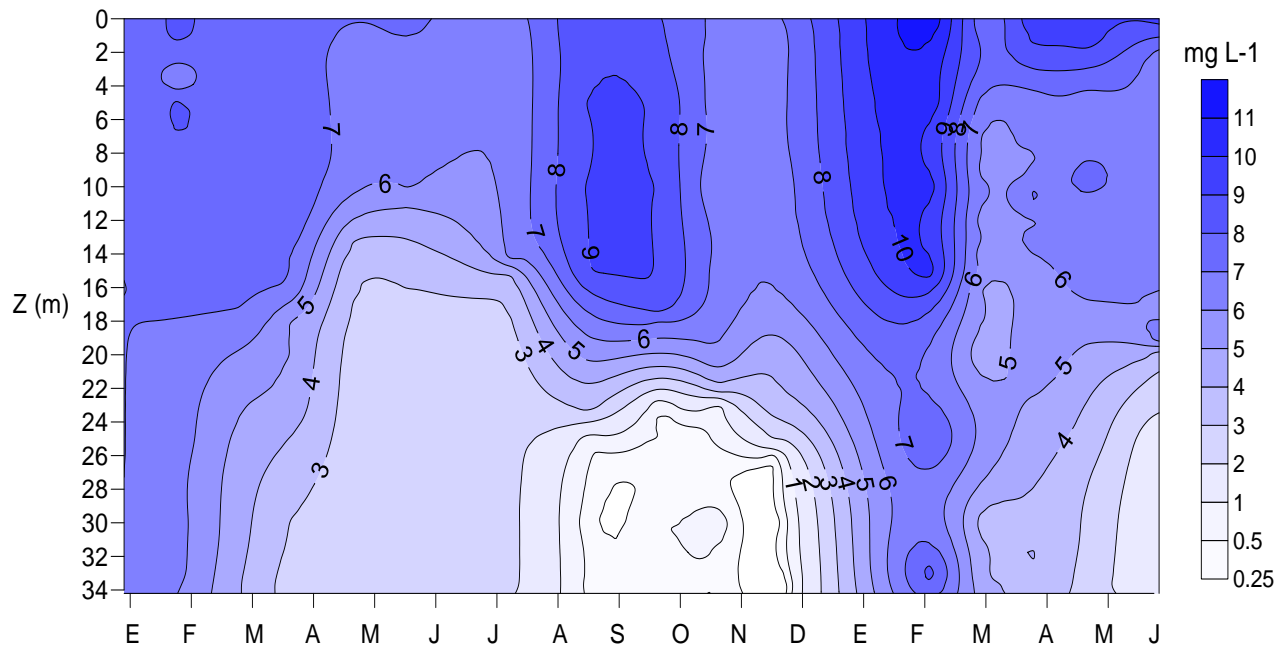


Fig.6 Isoplethas de oxígeno disuelto del lago Atexcac.

3.1.3. Salinidad, conductividad, pH y alcalinidad

El pH, la salinidad y la conductividad fueron parámetros conservativos en el lago Atexcac al presentar una baja variabilidad a través del tiempo. El pH en el lago fue alcalino, predominando los bicarbonatos sobre los carbonatos, mientras que los valores de conductividad correspondieron con la condición hiposalina del lago (Cuadro 1).

Cuadro 1. Promedio y desviación estándar de parámetros físico-químicos del agua en el lago Atexcac durante el año 2009 y primer semestre del 2010.

pH	Salinidad g L ⁻¹	Alcalinidad mg L ⁻¹	Conductividad mS cm ⁻¹
8.6 ± 0.3	5.59 ± 0.84	Carbonatos 769 ± 204 Bicarbonatos 828 ± 249	10.8 ± 1.6

3.1.4. Nutrientes

3.1.4.1. Nitratos

Durante el periodo de estudio las concentraciones de nitratos oscilaron entre 0.2 a 3.5 $\mu\text{mol NO}_3^- \text{L}^{-1}$. Para el periodo de mezcla del año 2009 se registró una concentración máxima de 2.0 $\mu\text{mol NO}_3^- \text{L}^{-1}$ en los 15 m de profundidad, mientras en el resto de la columna de agua se tuvieron concentraciones homogéneas, entre 0.5 y 0.8 $\mu\text{mol NO}_3^- \text{L}^{-1}$. Para el periodo de mezcla del 2010 las concentraciones fluctuaron a lo largo de la columna de agua entre 0.2 a 2 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Fig.7).

Durante 2009, para el periodo de estratificación temprana correspondiente a los meses de marzo a junio se observaron las máximas concentraciones (2.3 $\mu\text{mol NO}_3^- \text{L}^{-1}$) las cuales fueron registradas en la zona del epilimnion; por otro lado, las concentraciones en el 2010 oscilaron entre 0.2 a 3.5 $\mu\text{mol NO}_3^- \text{L}^{-1}$, siendo esta última concentración registrada en el epilimnion (Fig.7). En la etapa tardía de la estratificación se observó un decremento en las concentraciones ($>0.5 \mu\text{mol NO}_3^- \text{L}^{-1}$), siendo evidente la homogeneización de la columna de agua.

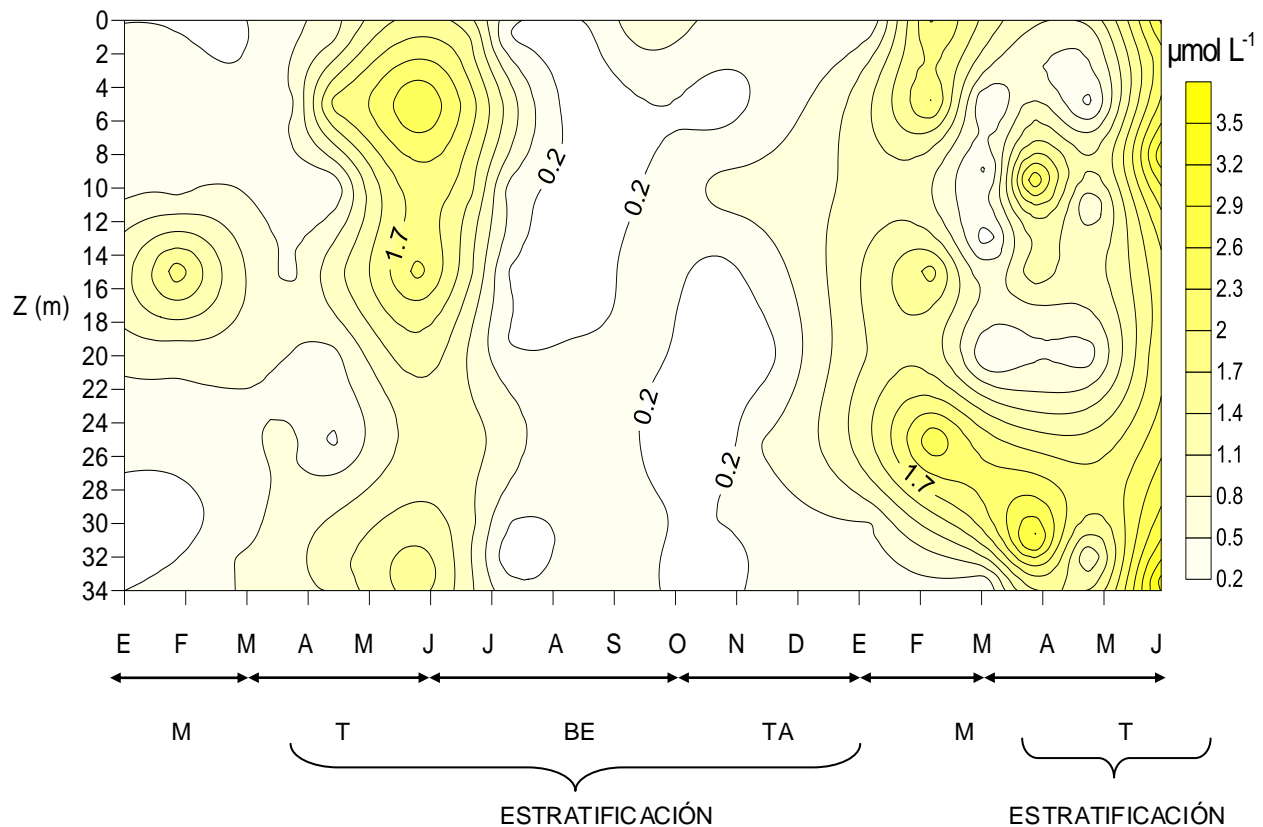


Fig.7 Variación espacio-temporal de los nitratos en el lago Atexcac.

3.1.4.2. Nitritos

Para los tres semestres que comprendió el estudio, el análisis de las concentraciones de los nitritos registraron una fluctuación entre 0.03 a 0.29 $\mu\text{mol NO}_2^- \text{L}^{-1}$ (Fig.8).

En el 2010 durante el periodo de mezcla se observaron concentraciones que fluctuaron entre 0.05 a 0.07 $\mu\text{mol NO}_2^- \text{L}^{-1}$, mientras que al inicio de la estratificación se registró un incremento de esta forma oxidada del nitrógeno hacia el fondo alcanzando los 0.21 $\mu\text{mol NO}_2^- \text{L}^{-1}$.

Para la estratificación tardía las concentraciones en el epilimnion y en el metalimnion fueron de 0.05 $\mu\text{mol NO}_2^- \text{L}^{-1}$, mientras en el hipolimnion se presentó una concentración mayor, ya que esta última presentó concentraciones entre 0.07 a 0.11 $\mu\text{mol NO}_2^- \text{L}^{-1}$ (Fig.8). Posteriormente conforme avanzó la estratificación y hasta

principios de la mezcla del 2010 las concentraciones de nitritos tendieron a hacerse homogéneas.

Al inicio de la estratificación del 2010 se encontró una mayor heterogeneidad a lo largo de la columna de agua, registrándose concentraciones máximas hacia el fondo de $0.29 \mu\text{mol NO}_2^- \text{L}^{-1}$.

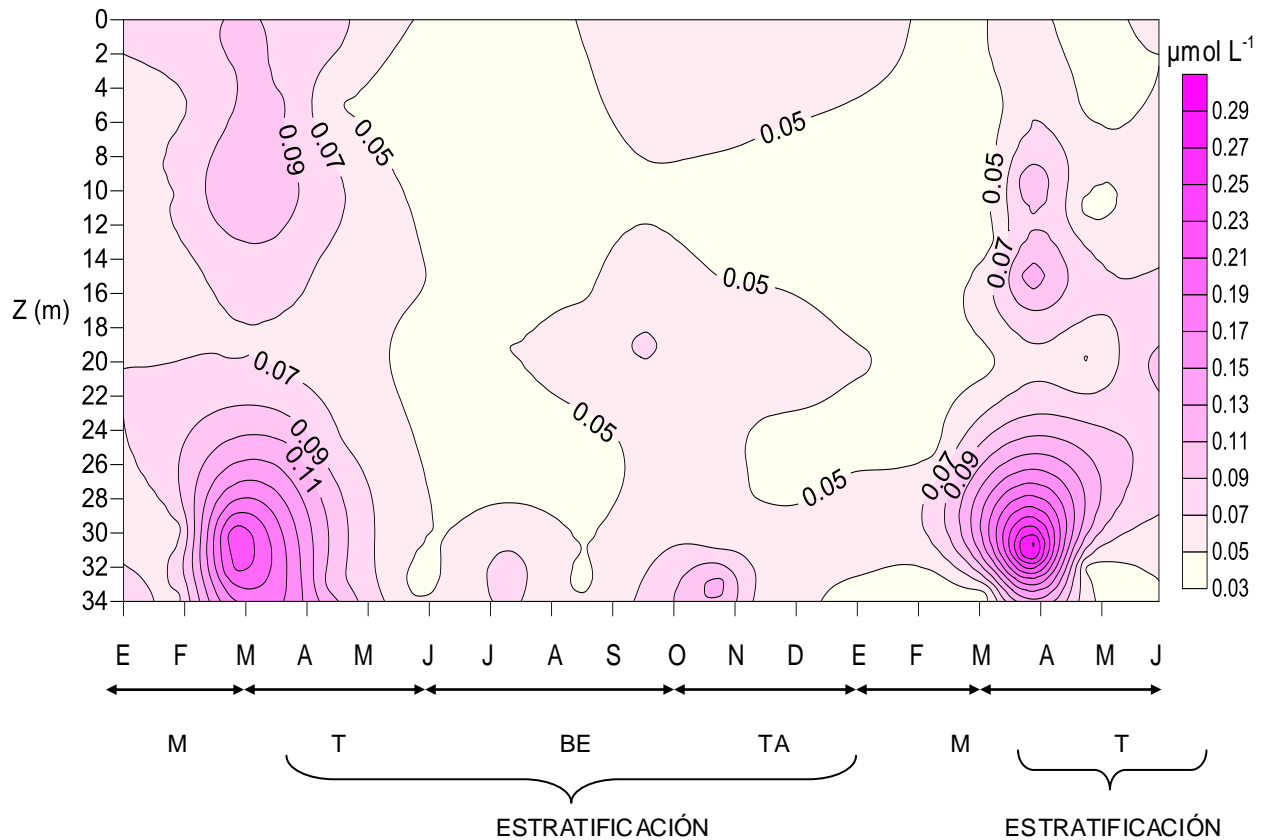


Fig.8 Variación espacio-temporal de los nitritos en el lago Atexcac.

3.1.4.3. Amonio

Al analizar las concentraciones de amonio del lago Atexcac se encontró para el periodo de mezcla correspondiente al año 2009, que éstas oscilaban entre 2.3 a $3.5 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{L}^{-1}$ y en el 2010 estas concentraciones se incrementaron en la columna de agua fluctuando entre 2 a $4.4 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{L}^{-1}$.

Al inicio de la estratificación la concentración de amonio se incrementó hasta 5 $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{L}^{-1}$ para el 2009, con un descenso desde la estratificación bien establecida hasta la tardía, siendo durante la estratificación temprana donde se presentó la máxima concentración de amonio dentro de la zona del epilimnion, mientras que al inicio de la estratificación del 2010 se registró un descenso gradual, alcanzando concentraciones que fluctuaron de 0.5 a 1.7 $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{L}^{-1}$ (Fig.9).

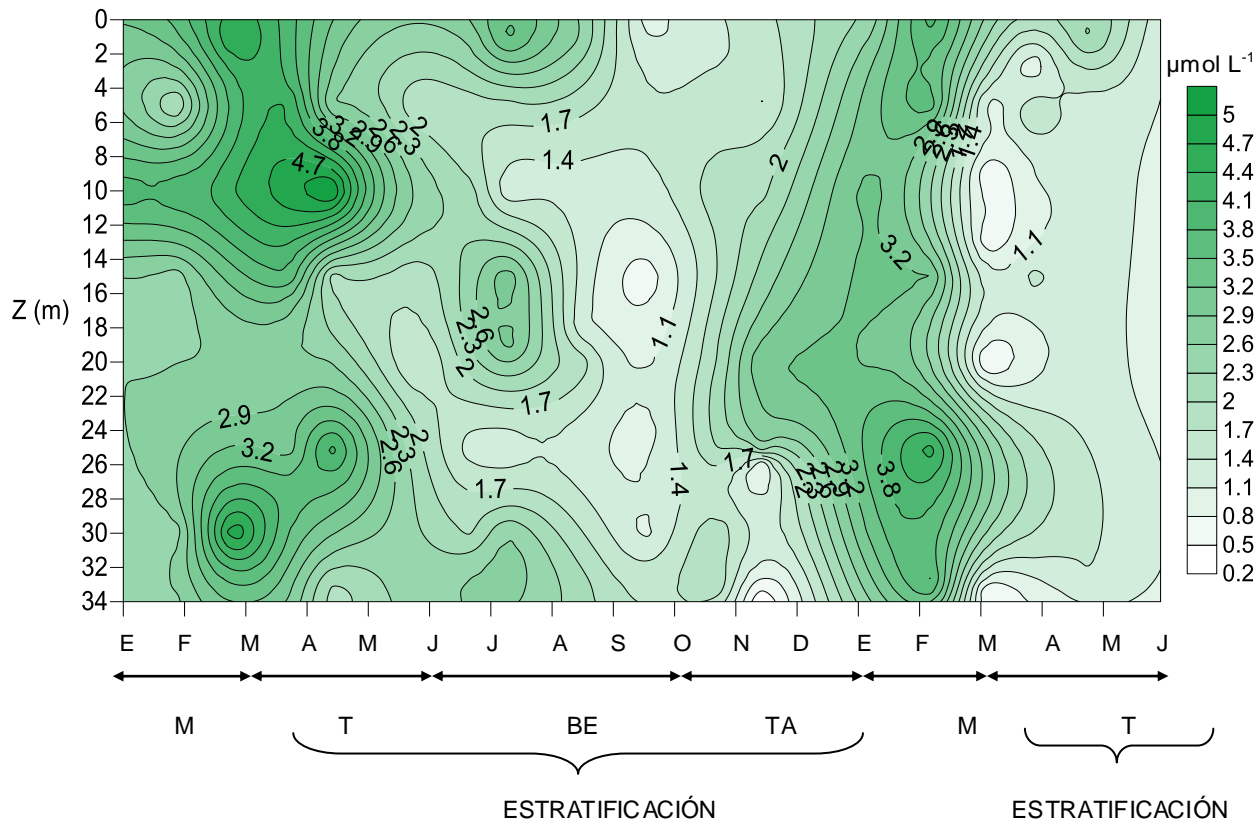


Fig. 9 Variación espacio-temporal del amonio en el lago Atexcac.

3.1.4.4. Fósforo soluble reactivo

Las concentraciones del fósforo soluble reactivo para el periodo de mezcla del primer semestre del 2009 mostraron una concentración homogénea en la columna de agua alcanzando un máximo de 0.4 $\mu\text{mol L}^{-1}$, por otro lado, en el año 2010 la concentración máxima fue de 0.8 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Fig.10).

El fósforo soluble reactivo durante la estratificación registró un incremento a lo largo de la columna de agua con concentraciones que fluctuaron entre 0.4 a 0.6 $\mu\text{mol L}^{-1}$. A partir de la estratificación bien establecida se dieron incrementos graduales en toda la columna de agua. Durante la estratificación tardía, se presentaron las mayores concentraciones de fósforo soluble reactivo con dos máximos de concentración de 3.6 $\mu\text{mol L}^{-1}$ entre los 14 y 16 m y entre los 32 a 34 m. Durante el año 2010 la concentración del fósforo soluble reactivo para la estratificación disminuyó considerablemente desde el inicio de la mezcla hasta el comienzo de la estratificación bien establecida en donde las concentraciones oscilaron de 0.05 a 0.8 $\mu\text{mol L}^{-1}$ y permanecieron homogéneas al final de esta (Fig.10).

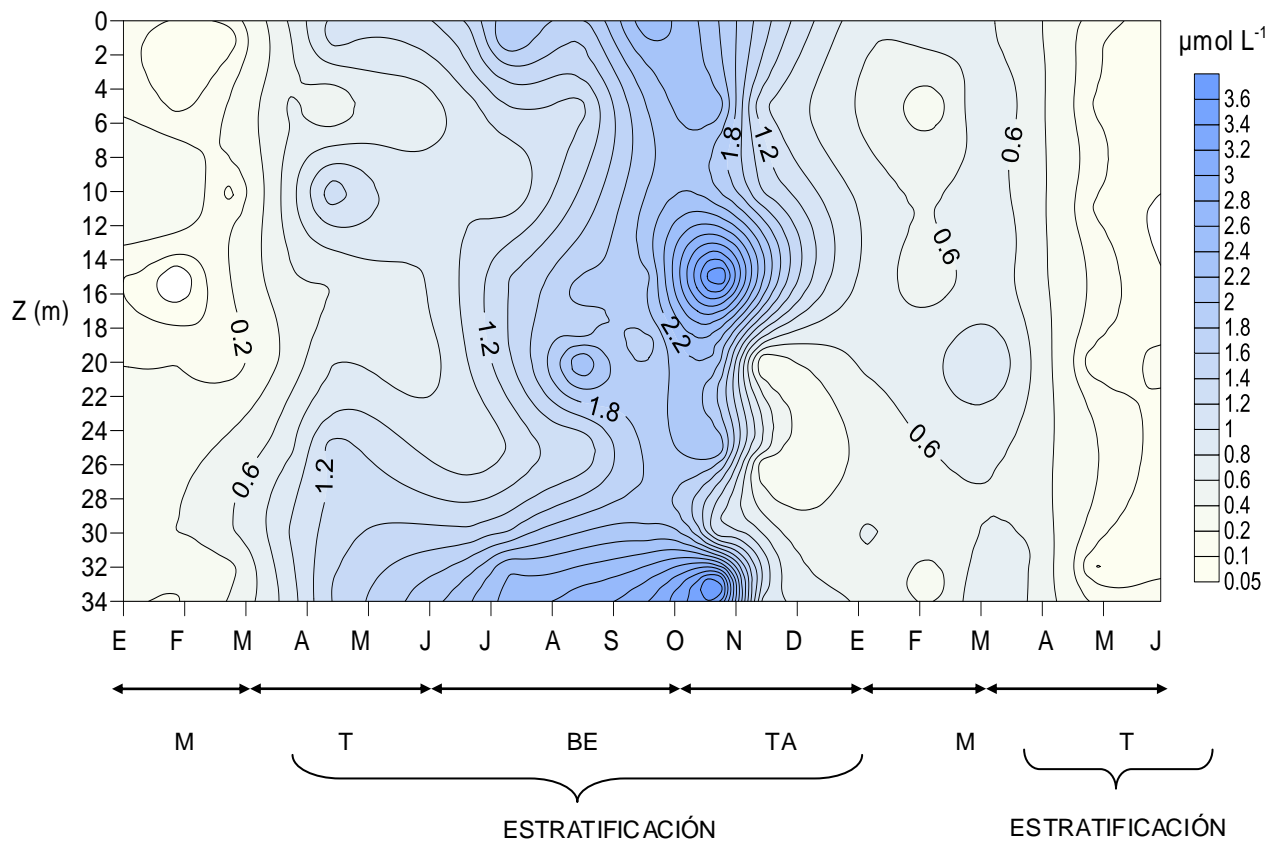


Fig.10. Variación espacio-temporal del fósforo soluble reactivo en el lago Atexcac

3.1.4.5. Fósforo total

El fósforo total en el año 2009 durante la mezcla registró concentraciones entre 0.25 a 3 $\mu\text{mol L}^{-1}$, mientras que en el año 2010 el fósforo total se incrementó en 0.25 $\mu\text{mol L}^{-1}$ en su concentración mínima (Fig.11); sin embargo, en la concentración máxima no se registró incremento alguno en comparación con el año anterior.

Durante la estratificación en el año 2009 se observó desde el inicio de la misma un aumento gradual, siendo así que en la estratificación bien establecida se registraron las máximas concentraciones en las zonas del epilimnion y del metalimnion las cuales oscilaron entre 10 a 23 $\mu\text{mol L}^{-1}$; posteriormente se fue dando un descenso gradual de estas concentraciones conforme la estratificación avanzó. En el 2010 la concentración del fósforo total fue disminuyendo sucesivamente desde el inicio de la estratificación temprana hasta el comienzo de la bien establecida en el que las concentraciones fluctuaron de 0.5 a 6 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Fig.17).

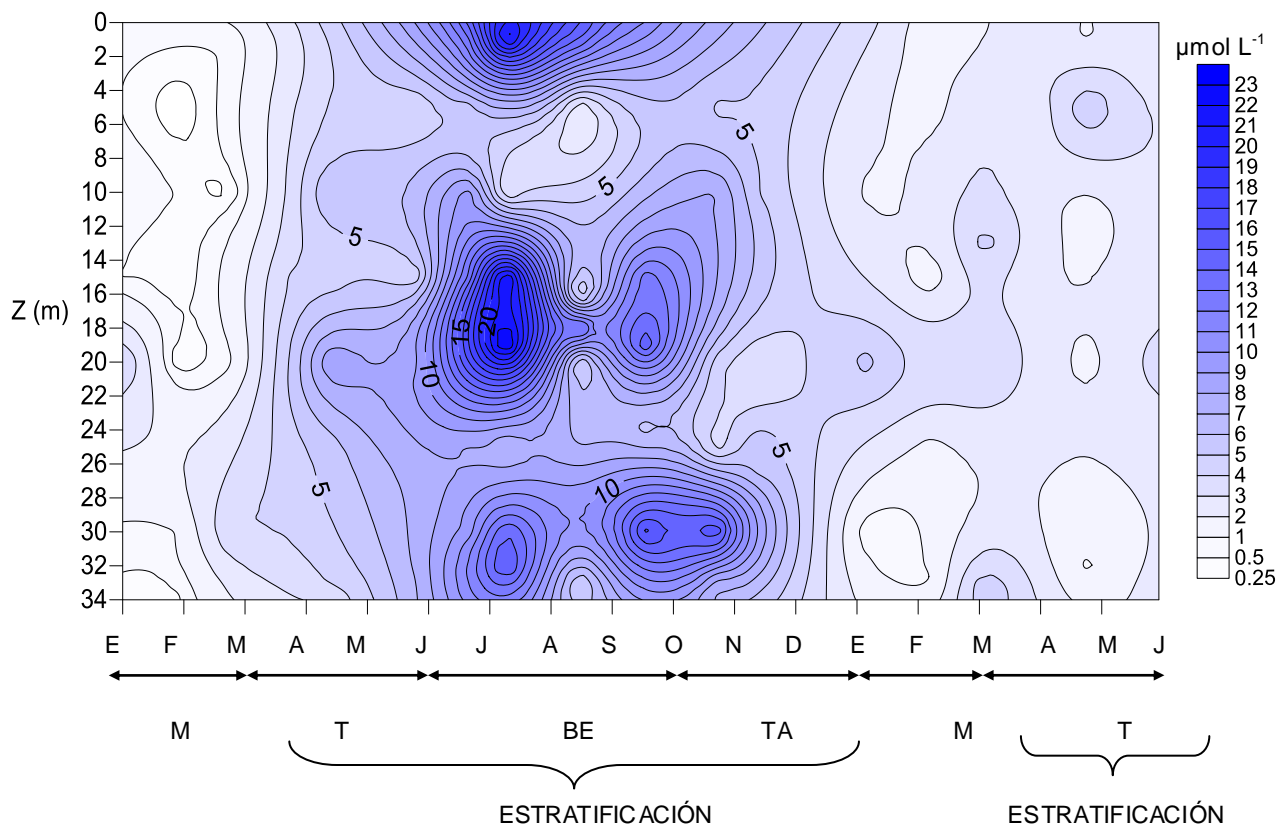


Fig.11. Variación espacio-temporal del fósforo total en el lago Atexcac.

3.2. Parámetros biológicos

3.2.1. Abundancia del picoplancton autotrófico

Los resultados obtenidos para el picoplancton autotrófico mostraron una mayor abundancia hasta los 8 m de profundidad durante el periodo de mezcla, dicha abundancia osciló entre 4×10^5 a 6.50×10^5 cél. mL^{-1} , y se observó una disminución de la misma hacia la parte más profunda del lago (Fig.12).

Conforme la estratificación se fue estableciendo se detectó que la máxima abundancia se ubicó dentro de la zona de la termoclina (4×10^5 cél. mL^{-1}) en la estratificación temprana, presentándose una disminución considerable hacia el hipolimnion. En la estratificación bien establecida (mediados de junio a finales de octubre) se registró un nuevo incremento en la zona de la termoclina siendo en ella apreciable un máximo de abundancia, en un intervalo entre 2.50×10^5 y 5×10^5 cél. mL^{-1} (Fig.12).

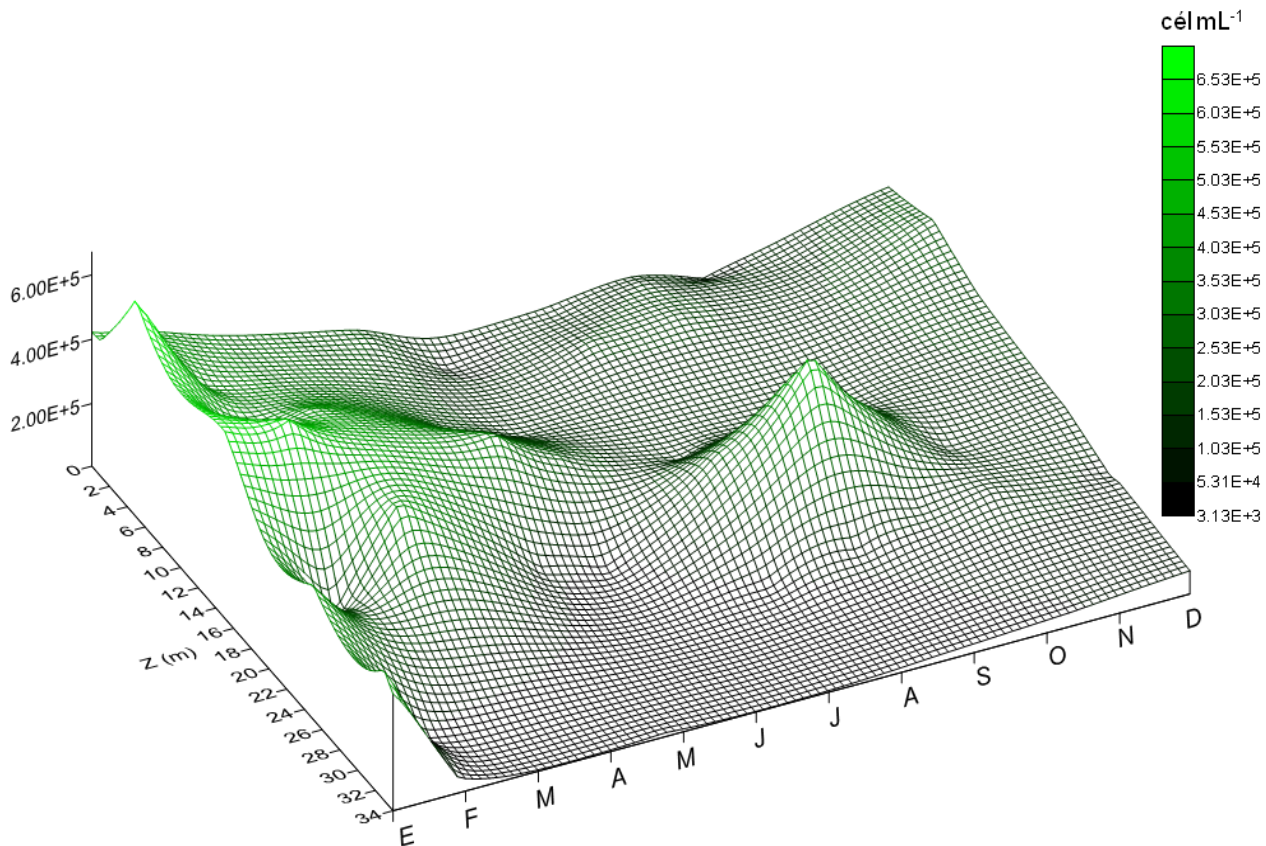


Fig.12 Diagrama espacio-temporal de la abundancia (cél. mL^{-1}) del picoplancton autotrófico (APP) durante un ciclo anual en el lago Atexcac.

3.2.2. Contenido de carbono del picoplancton autotrófico

El picoplancton autotrófico registró el máximo contenido de carbono promedio durante la mezcla y finales de la estratificación, siendo durante estos periodos donde se registraron hasta $120 \text{ fg C}_{\text{org}} \text{ cél.}^{-1}$, denotando para el resto de la estatificación que el contenido de carbono disminuyó considerablemente hasta $60 \text{ fg C}_{\text{org}} \text{ cél.}^{-1}$, observándose tanto en la estratificación temprana (finales de marzo a principios de junio) como bien establecida (mediados de junio a finales de octubre) un comportamiento típico de campana (Fig.13).

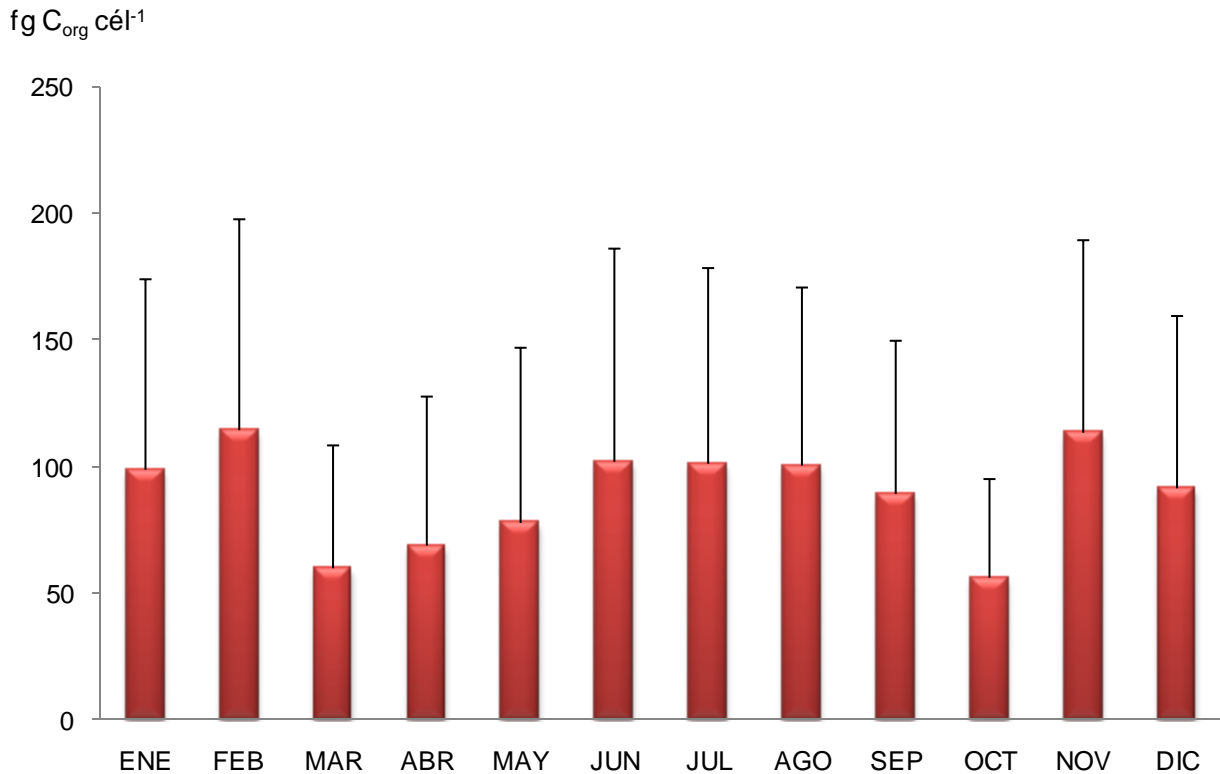


Fig.13 Variación temporal del contenido de carbono promedio celular y su desviación estándar para el picoplancton autotrófico (APP) durante el año 2009 en el lago Atexcac.

3.2.3. Biomasa del picoplancton autotrófico

La biomasa del picoplancton autotrófico fluctuó de $5 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ hasta un máximo de $85 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ biomasa, este último se registró en los 6 m de profundidad durante la mezcla, siendo la concentración máxima registrada para todo el periodo de estudio. La disminución de la biomasa se hizo evidente con el desarrollo de la estratificación observando que las concentraciones oscilaron entre 5 y $50 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ (Fig.14). Para la estratificación temprana las concentraciones registradas fluctuaron entre 5 y $30 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ en donde únicamente la termoclina presentó las máximas concentraciones para esta etapa (20 a $30 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$), mientras que para el epilimnion e hipolimnion las concentraciones observadas fueron homogéneas y menores a las registradas en la termoclina.

La estratificación bien establecida presentó concentraciones que fluctuaron de 5 a $50 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$, siendo esta última la concentración máxima registrada en la termoclina, mientras que para la estratificación tardía se observó una disminución de la biomasa registrando concentraciones que oscilaron entre 5 a $15 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ (Fig.14).

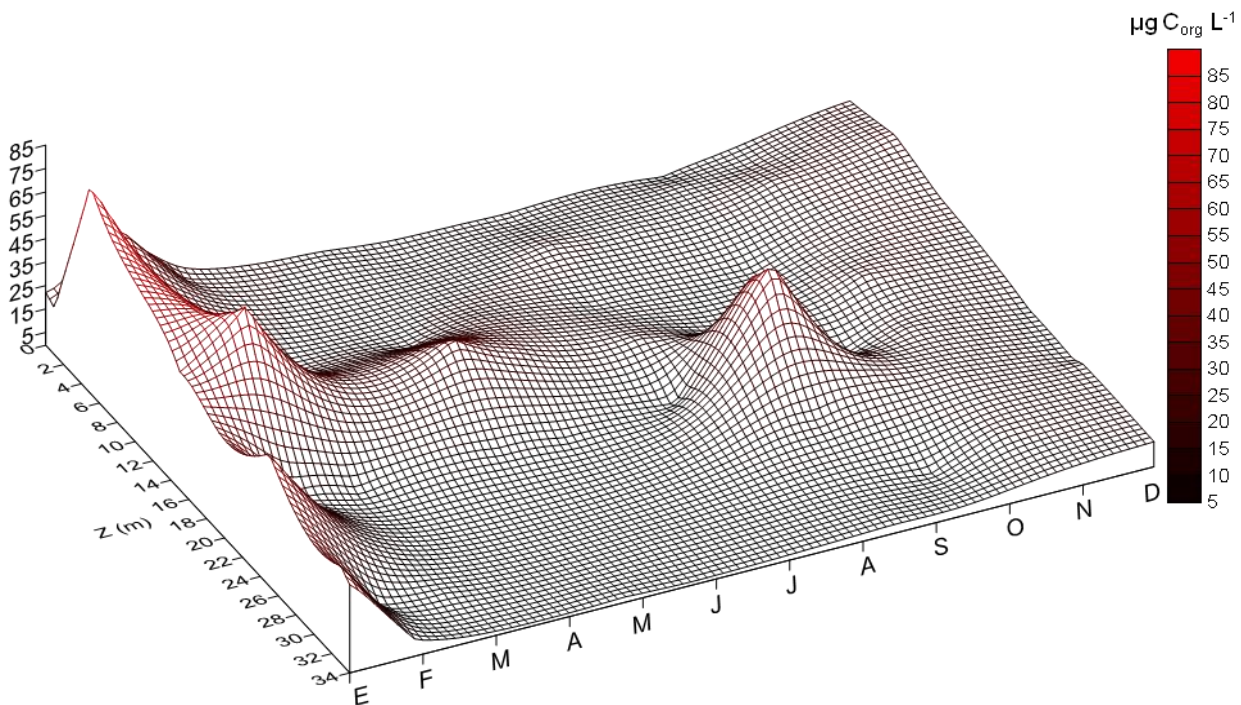


Fig.14 Diagrama espacio-temporal de la biomasa ($\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$) del picoplancton autotrófico (APP) durante un ciclo anual en el lago Atexcac.

3.2.4. Abundancia del picoplancton heterotrófico

El picoplancton heterotrófico registró una abundancia que osciló entre 3×10^6 a 7.5×10^6 cél. mL^{-1} durante el periodo de mezcla, dicha abundancia se incrementó hasta dar paso al periodo de estratificación. Al comienzo de la estratificación se observó en la zona del epilimnion una abundancia que fluctuó alrededor de 5×10^6 cél. mL^{-1} hasta alcanzar un máximo 9.5×10^6 cél. mL^{-1} (Fig.15), mientras que para la termoclina y el hipolimnion se presentó una disminución en abundancia la cual osciló entre 4×10^6 cél. mL^{-1} y 6×10^6 cél. mL^{-1} .

Durante la estratificación tanto bien establecida como tardía la abundancia descendió gradualmente hasta registrar densidades que fluctuaron entre 2×10^6 y 6.5×10^6 cél. mL^{-1} en la columna de agua. Durante la estratificación tardía se registró una abundancia máxima de 5×10^6 cél. mL^{-1} hacia el fondo del lago (Fig.15).

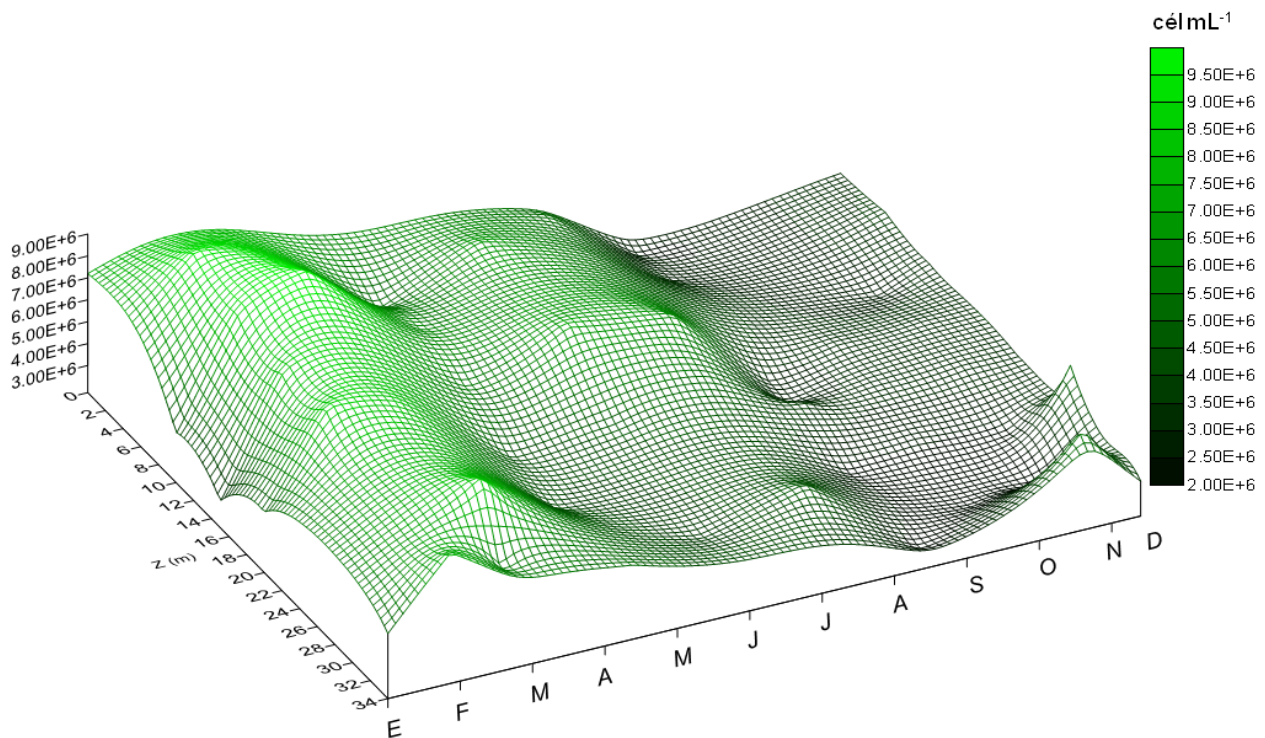


Fig.15 Diagrama espacio-temporal de la abundancia (cél. mL^{-1}) del picoplancton heterotrófico (HPP) durante un ciclo anual en el lago Atexcac.

3.2.5. Contenido de carbono del picoplancton heterotrófico

La variación temporal del contenido de carbono promedio para el picoplancton heterotrófico registró un mínimo de 20 fg C_{org} cél.⁻¹ durante el periodo de mezcla y un máximo durante el inicio de la estratificación alcanzando hasta 75 fg C_{org} cél.⁻¹, observando que conforme avanzó la estratificación se presentó un descenso gradual del contenido de carbono, incrementándose ligeramente en la estratificación tardía (finales de octubre a principios de diciembre) (Fig.16).

fg C_{org} cél.⁻¹

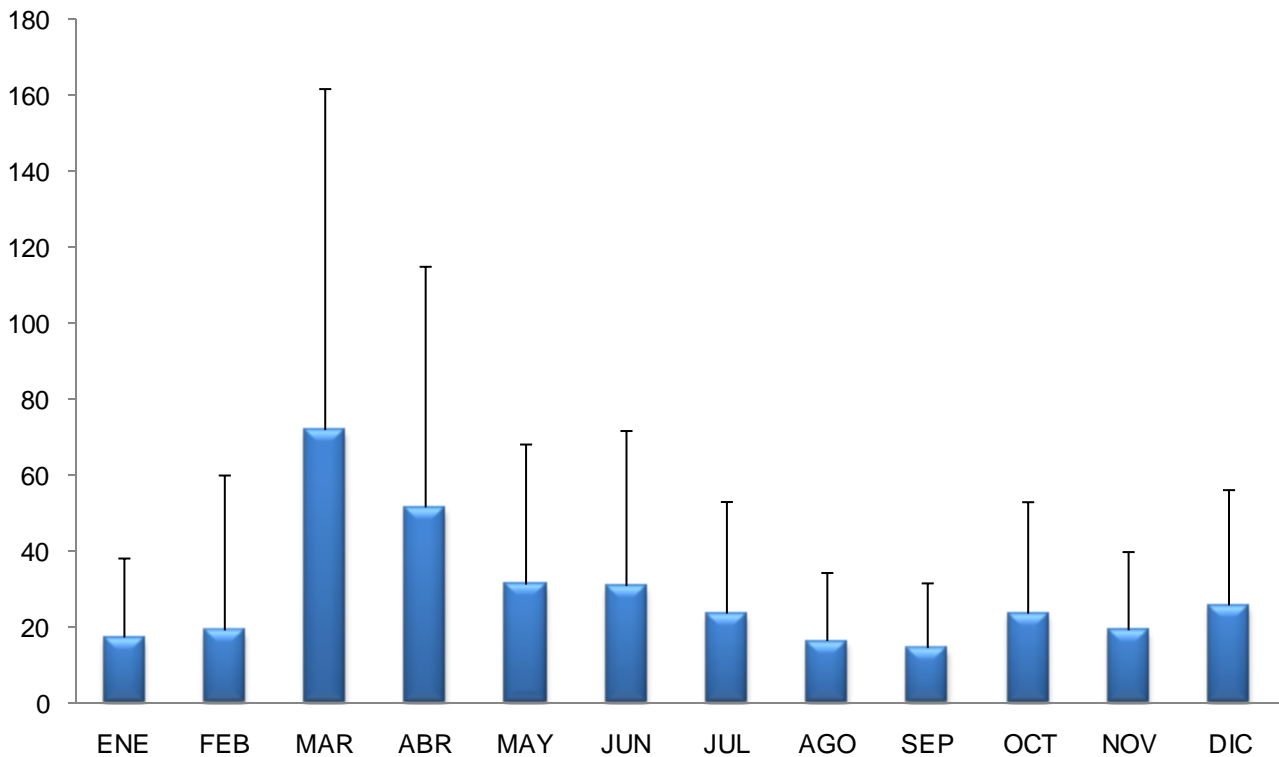


Fig.16 Variación temporal del contenido de carbono promedio celular y su desviación estándar para el picoplancton heterotrófico (HPP) durante el año 2009 en el lago Atexcac

3.2.6. Biomasa del picoplancton heterotrófico

La biomasa del picoplancton heterotrófico registró una concentración que osciló entre los 25 y 200 $\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ durante el periodo de mezcla (Fig.17), incrementándose ésta de forma gradual al final de la misma.

Al inicio de la estratificación temprana se registraron tres máximos de biomasa, observando dos picos en los primeros 12 m de profundidad con una concentración de 650 $\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ y otro a 30 m de profundidad alcanzando una concentración de 750 $\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ (Fig.17). Posteriormente se registró un descenso gradual a partir del mes de mayo en donde se presentó un mínimo de 25 $\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$, con una tendencia hacia la homogeneidad a lo largo de la columna de agua. Únicamente al final de la estratificación (finales de octubre y principios de diciembre) se registró un máximo hacia la zona más profunda del lago con una concentración de 200 $\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$.

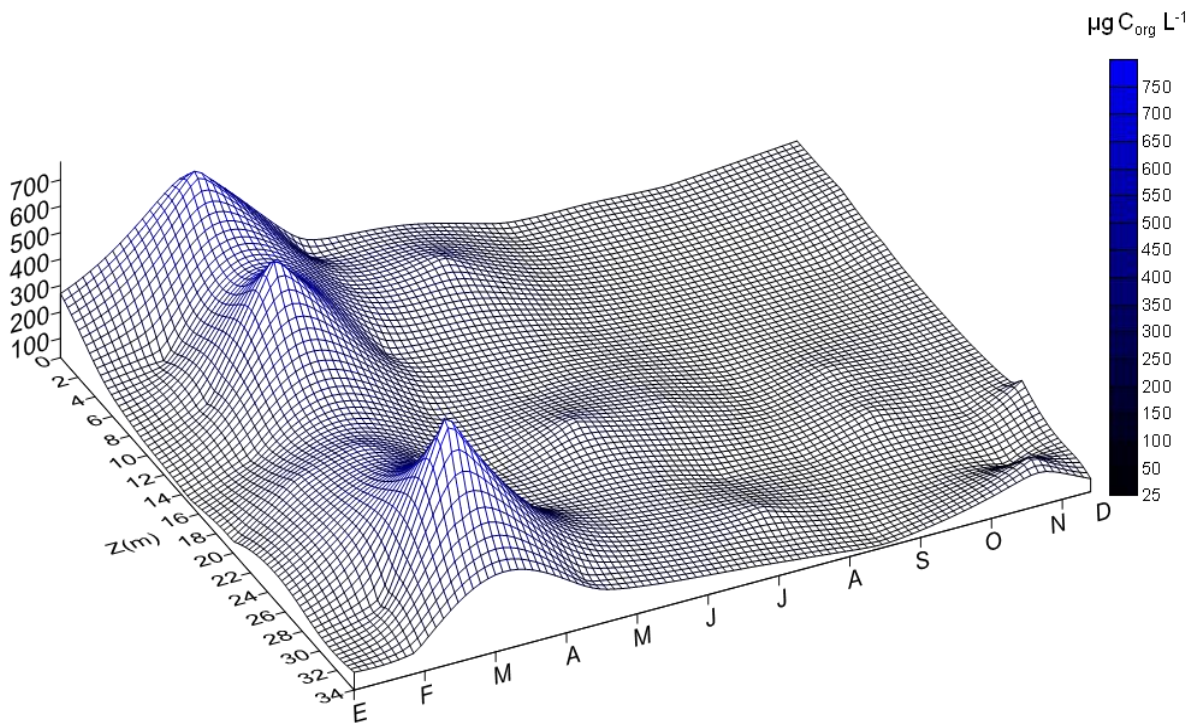


Fig.17 Diagrama espacio-temporal de la biomasa ($\mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$) del picoplancton heterotrófico (HPP) durante un ciclo anual en el lago Atexcac.

3.3. Análisis estadísticos

3.3.1. Abundancia picoplancton autotrófico

Para la abundancia del APP entre los meses de mezcla no se observan diferencias significativas ($p > 0.05$) de acuerdo con el diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca, notando que si se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) de estos con respecto a la mayoría de los meses de estratificación térmica (Fig. 18).

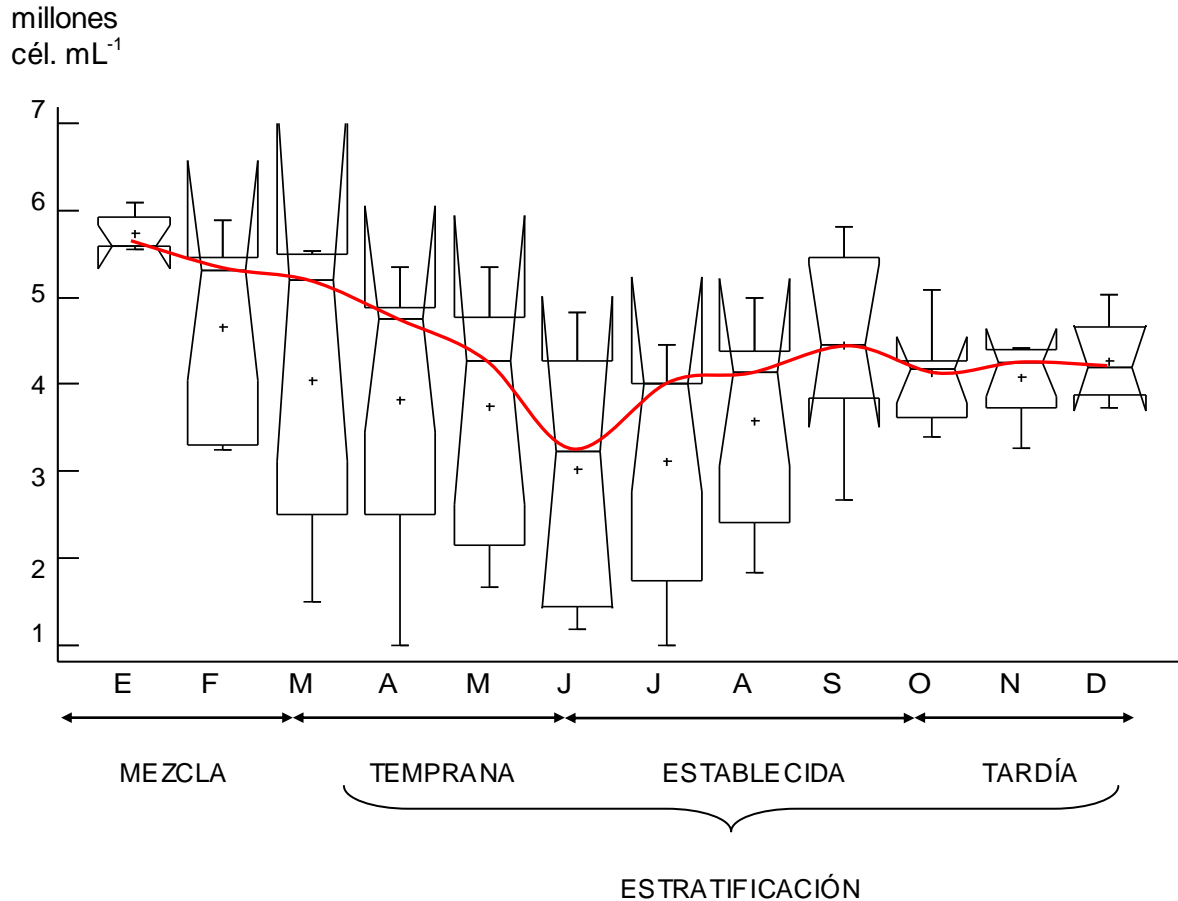


Fig. 18 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la abundancia del APP durante un ciclo anual en el lago Atexcac, (con rojo se conectan las medianas de la abundancia con respecto al tiempo).

Esto se corroboró para el logaritmo de la abundancia del APP al encontrar diferencias temporales significativas ($F_{9,54}=2.40$, $p < 0.05$). De acuerdo con la prueba de intervalos múltiples de Tukey solamente se registraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el mes de enero con respecto al resto de los meses con excepción de febrero y septiembre.

Al comparar el periodo de mezcla con respecto a los diferentes estratos durante la estratificación térmica se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el epilimnion y el hipolimnion, pero no presentó diferencias con el metalimnion ($p > 0.05$) con base en el diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca. Sin embargo, entre el epilimnion y el metalimnion no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$), aunque de estos sí con respecto al hipolimnion ($p < 0.05$) (Fig. 19). Esto se confirmó al evaluar el logaritmo de las biomazas ($F_{2, 49}= 0.14$, $p < 0.05$), en donde para el período de estratificación térmica se registraron diferencias significativas por estratos y de estos con respecto a la mezcla de acuerdo con la prueba de Tukey.

millones
cél. mL⁻¹

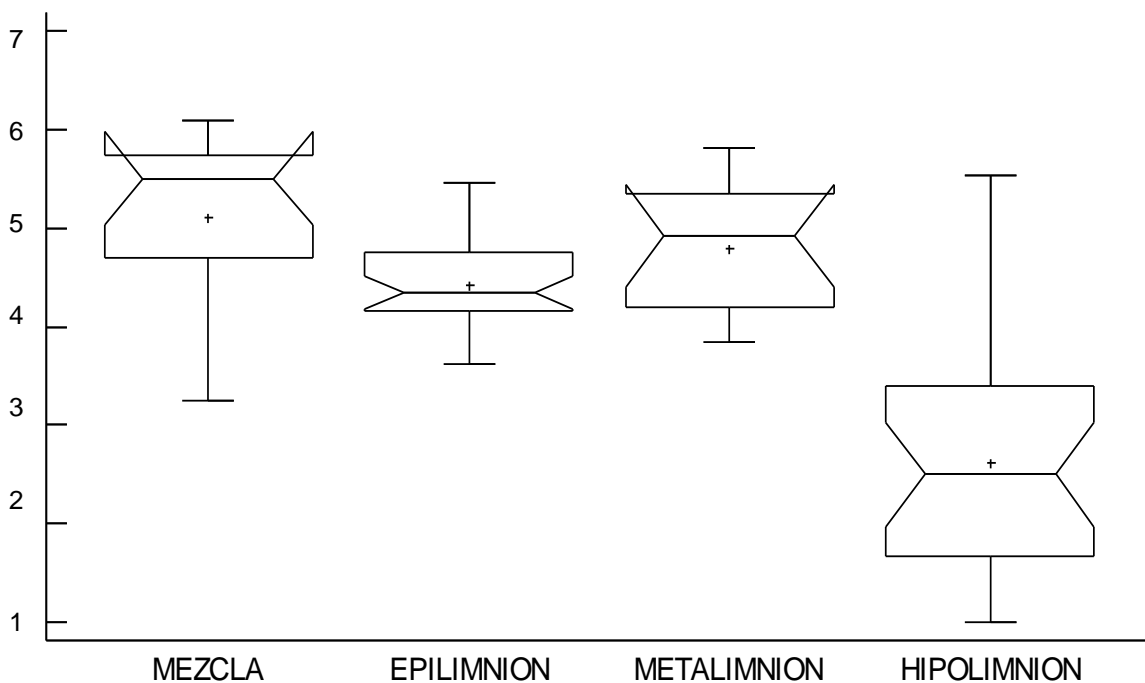


Fig. 19 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la abundancia del APP, para la columna de agua durante la circulación y por estratos durante la estratificación térmica del lago Atexcac.

3.3.2. Biomasa del picoplancton autotrófico

Para la biomasa del APP no se observaron diferencias significativas entre los meses de enero y febrero ($p > 0.05$) denotando que si hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) de estos meses con respecto a los meses de la estratificación térmica a través del diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca (Fig. 20).

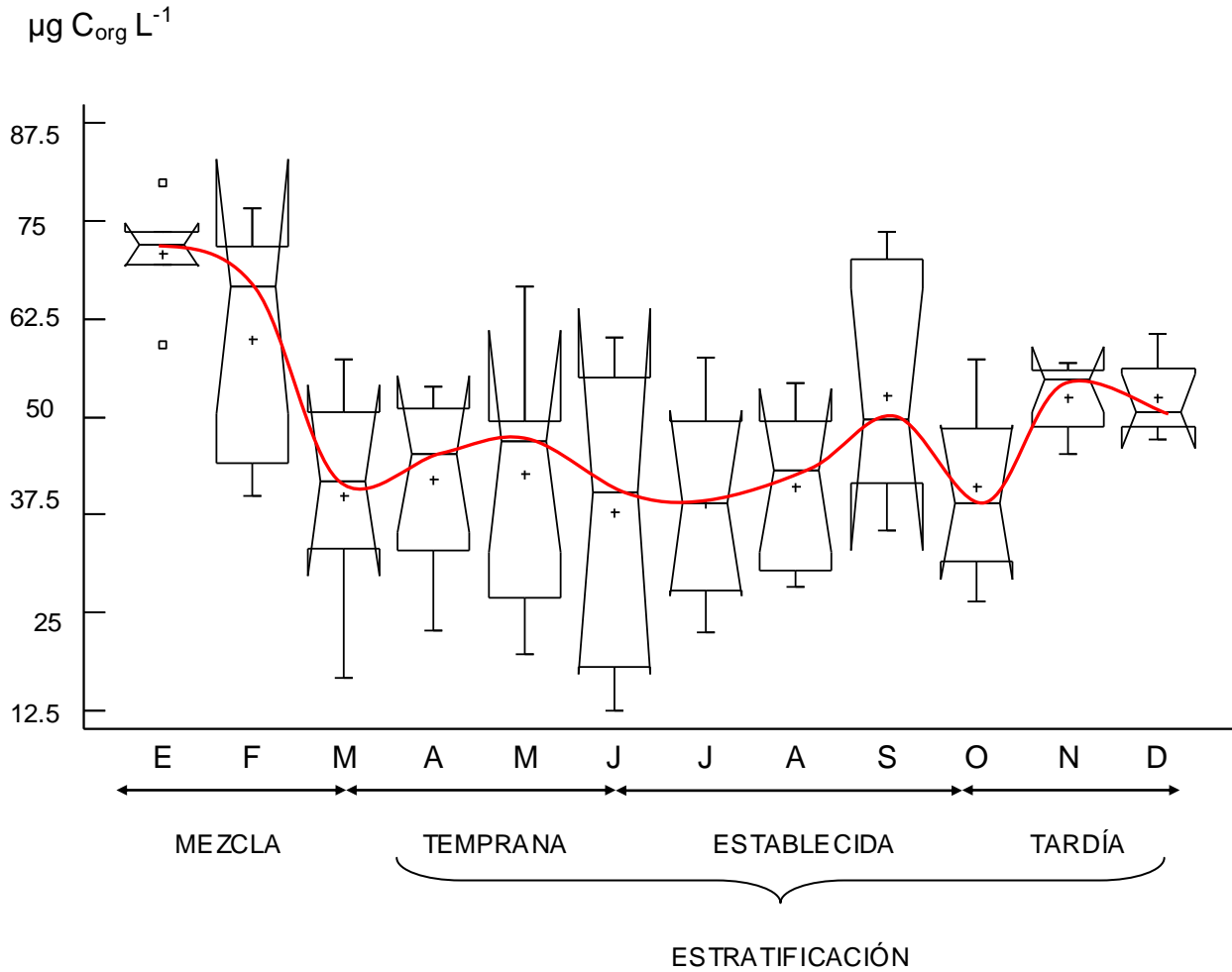


Fig. 20 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa del APP, durante un ciclo anual en el lago Atexcac, (con rojo se conectan las medianas de la biomasa con respecto al tiempo).

Las diferencias temporales se registraron también con el logaritmo de la biomasa ($F_{9,54}=3.99$, $p<0.01$), mismas que fueron corroboradas de acuerdo con la prueba de intervalos múltiples de Tukey. Al comparar la mezcla se registraron diferencias significativas con los estratos durante la estratificación térmica mediante el diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca ($p<0.05$) (Fig. 21). Al realizar el análisis de varianza para el logaritmo de las biomases, se encontró que hubo diferencias significativas ($F_{2,49}= 3.99$ $p<0.05$).

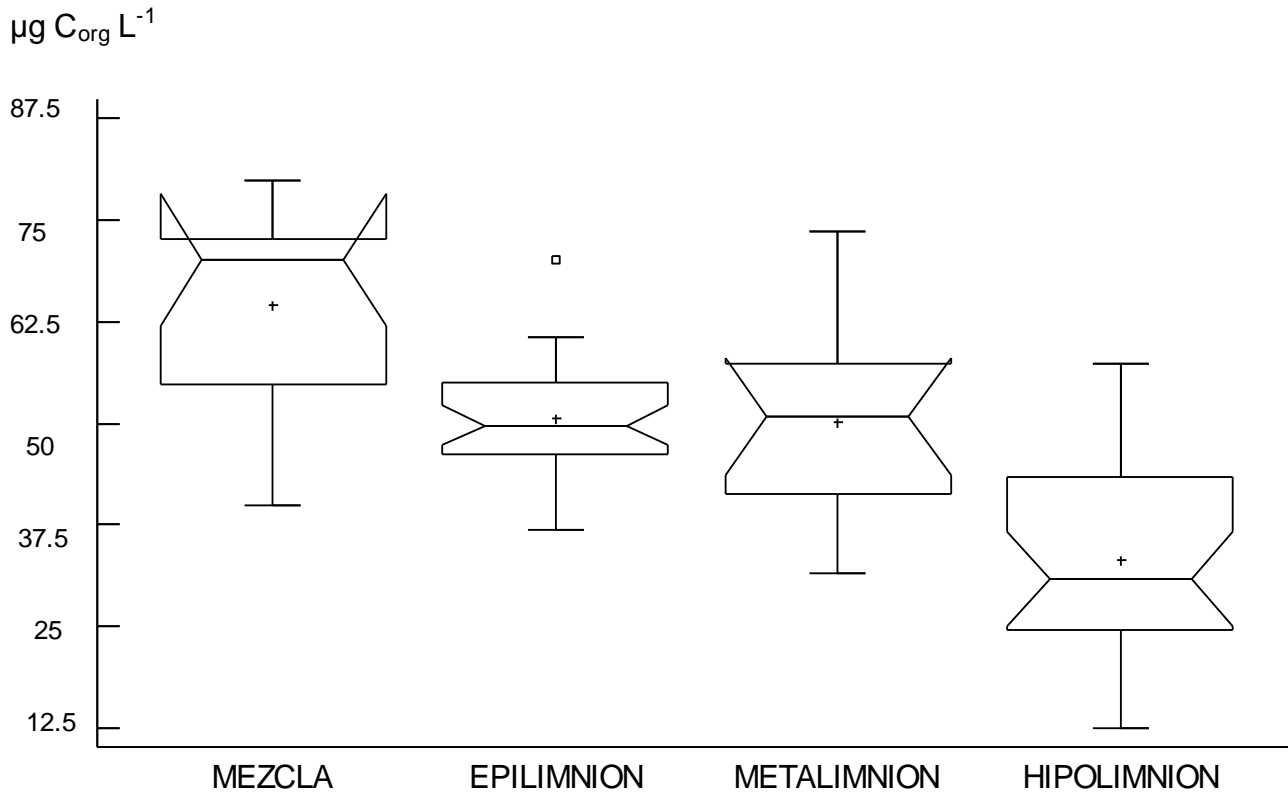


Fig. 21 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa APP, para la columna de agua durante la circulación y por estratos durante la estratificación térmica del lago Atexcac.

Mediante el análisis de intervalos múltiples de Tukey se encontraron diferencias significativas espaciales entre la mezcla con respecto a los distintos estratos que conforman la columna de agua, en donde el metalimnion no presentó diferencias significativas con el epilimnion, pero si con el resto de los estratos.

3.3.3. Abundancia del picoplancton heterotrófico

La abundancia del HPP de acuerdo con la comparación de muescas de los diagramas de caja y bigotes múltiples mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el mes de enero con respecto a los meses de febrero y marzo y de estos dos últimos con los meses de la estratificación térmica. Asimismo, del mes de mayo a agosto se registran diferencias con respecto al período de septiembre a diciembre. Este patrón corresponde en general con el periodo de circulación y las diferentes etapas del periodo de estratificación térmica (Fig.22).

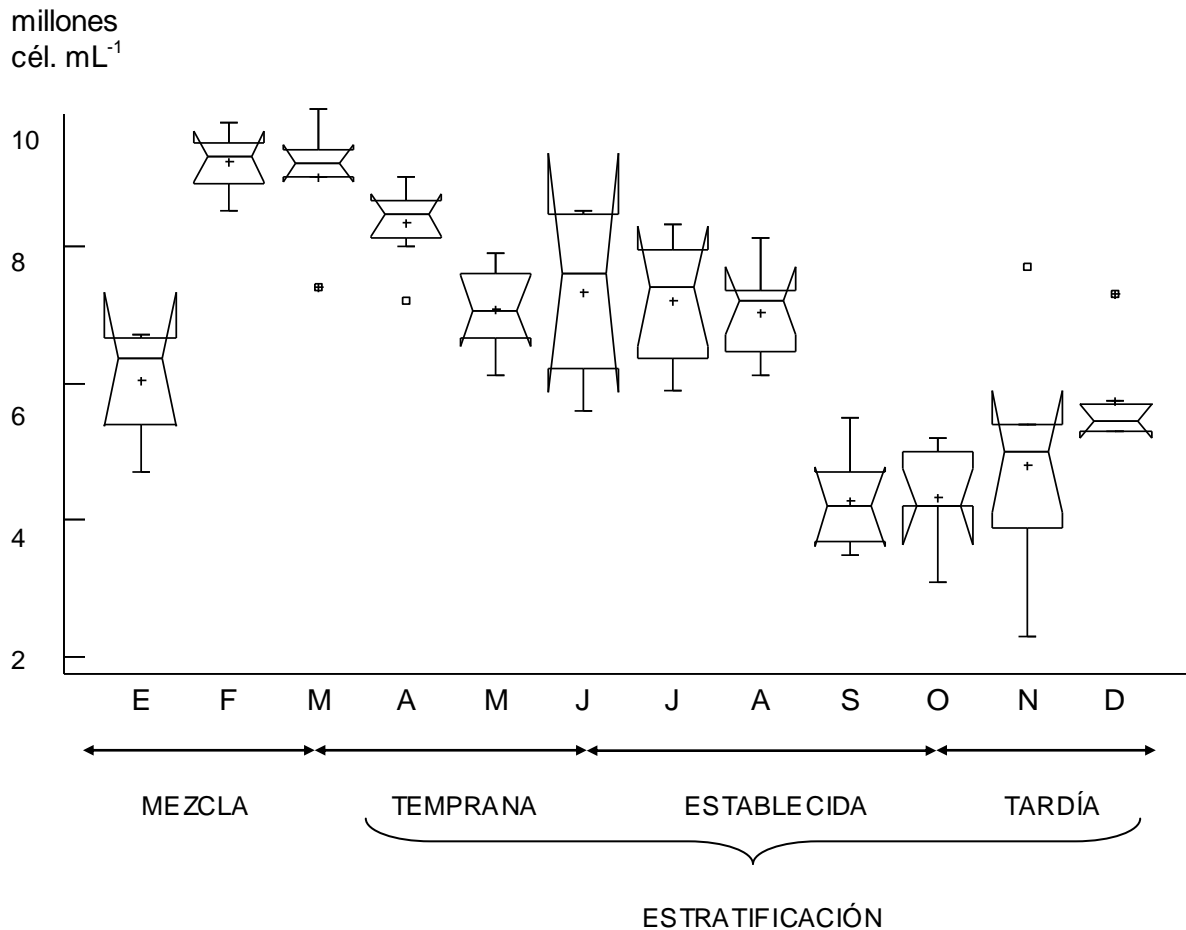


Fig.22 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la abundancia del HPP durante un ciclo anual en el lago Atexcac.

Las diferencias temporales se corroboraron con el logaritmo de la densidad del HPP ($F_{9,50}=20.65$, $p < 0.01$), de acuerdo con la prueba de intervalos múltiples de Tukey se registraron las mismas diferencias significativas entre los meses del año (Cuadro 2) (Fig. 22).

Cuadro 2. Prueba de intervalos múltiples de Tukey para el logaritmo de la abundancia de HPP entre meses, se marcan con una X donde hubo diferencias significativas ($p < 0.05$).

MES	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT
ENE										
FEB	X									
MAR	X									
ABR	X									
MAY		X	X	X						
JUN	X	X	X							
JUL	X	X	X	X						
AGO		X	X	X						
SEP	X	X	X	X	X	X	X	X		
OCT	X	X	X	X	X	X	X	X		
NOV	X	X	X	X	X	X	X	X		
DIC		X	X	X	X	X	X	X	X	X

Entre el período de mezcla con respecto a los estratos durante la estratificación térmica solamente se encontró diferencias significativas ($p < 0.05$) con el hipolimnion por medio del diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca, mientras que entre los estratos no se registraron diferencias significativas ($p > 0.05$) (Fig.23) Esto se confirmó al evaluar el logaritmo de la densidad para el período de estratificación térmica, donde no se registraron diferencias significativas por estratos ($F_{2, 47} = 0.14$, $p > 0.05$).

millones
cél. mL⁻¹

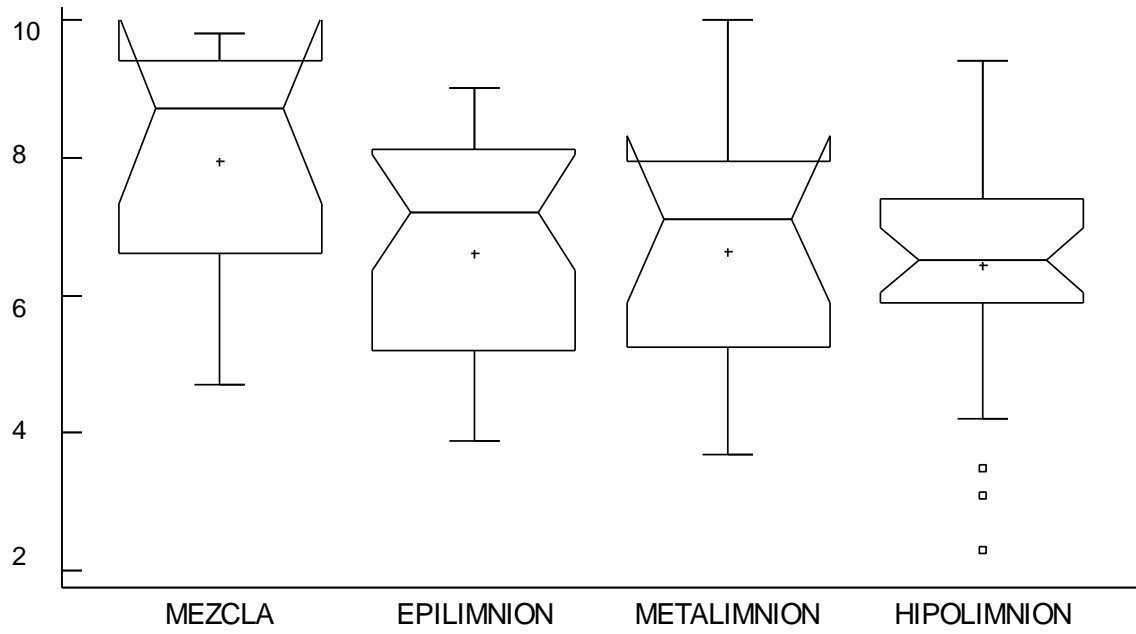


Fig. 23 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la abundancia del HPP, para la columna de agua durante la circulación y por estratos durante la estratificación térmica del lago Atexcac.

3.3.4. Biomasa del picoplancton heterotrófico

Para la biomasa del HPP se registró una diferencia máxima en el mes de marzo con respecto a los meses de enero-febrero y estos con la estratificación. En los meses de estratificación hubo diferencias significativas en general entre los diferentes periodos de la estratificación ($p < 0.05$). La tendencia que sigue la variación temporal de la mediana muestra un comportamiento de campana asimétrica en donde es evidente un incremento considerable de la biomasa al inicio de la estratificación térmica y un descenso consecutivo conforme la estratificación avanza a lo largo del tiempo (Fig. 24).

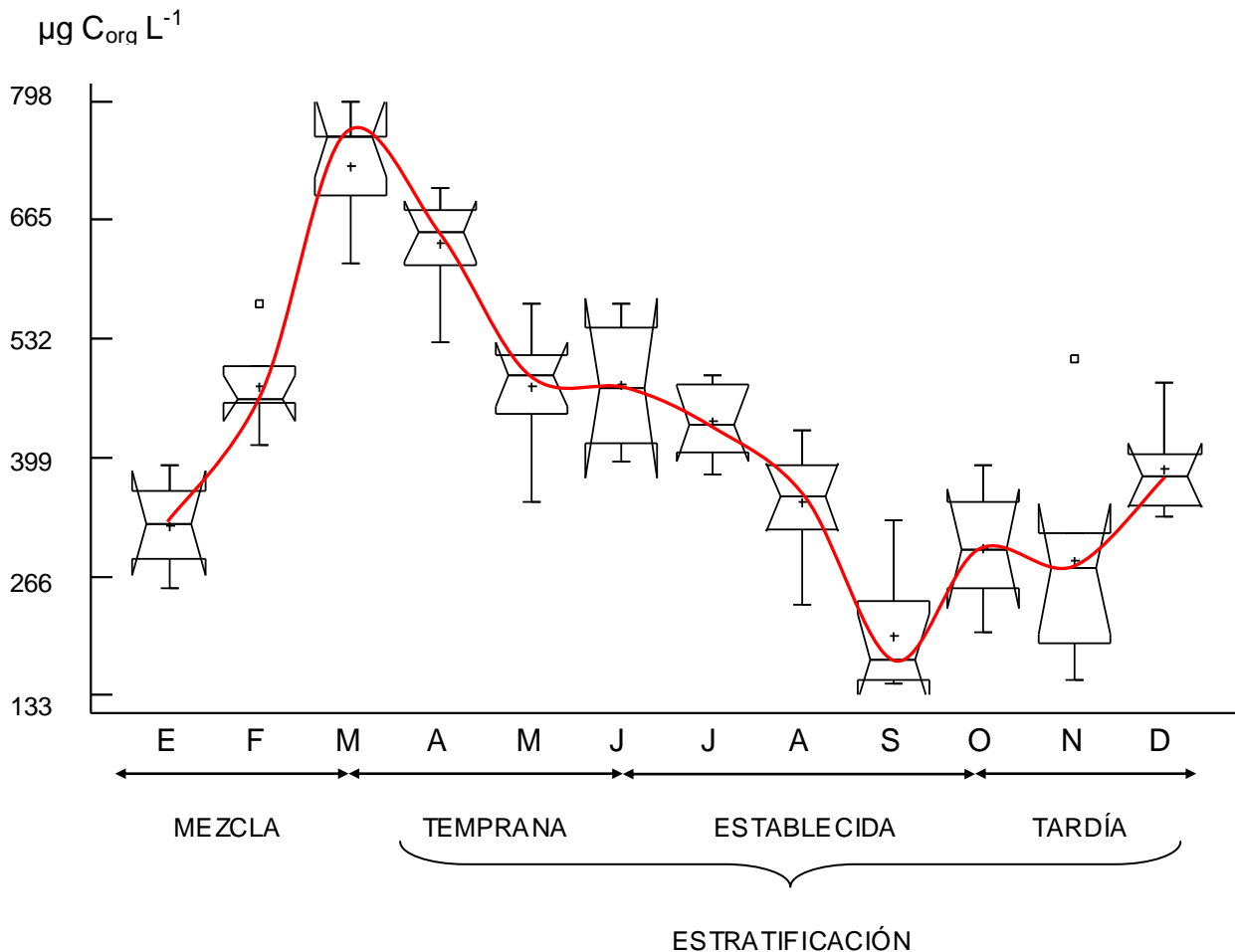


Fig. 24 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa del HPP durante un ciclo anual en el lago Atexcac, (con rojo se conectan las medianas de la biomasa con respecto al tiempo).

Las diferencias significativas mensuales se corroboran con el logaritmo de la biomasa para el picoplancton heterotrófico de acuerdo con el análisis de varianza ($F_{9,50}=23.44$, $p < 0.01$) y la prueba de intervalos múltiples de Tukey (Cuadro 3).

Cuadro 3. Prueba de intervalos múltiples de Tukey para el logaritmo de la biomasa del HPP entre meses, se marcan con una X donde hubo diferencias significativas ($p < 0.05$).

MES	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
ENE											
FEB	X										
MAR	X	X									
ABR	X	X	X								
MAY	X		X	X							
JUN	X		X	X							
JUL	X		X	X							
AGO		X	X	X	X	X	X				
SEP	X	X	X	X	X	X	X	X			
OCT		X	X	X	X	X	X		X		
NOV		X	X	X	X	X	X		X		
DIC		X	X	X	X	X			X	X	X

Al realizar el diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa durante la circulación y por estratos para la estratificación térmica no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) (Fig.25). Los resultados obtenidos se corroboran al evaluar el logaritmo de la biomasa a partir del análisis de varianza mostrando también que no hubo diferencias significativas ($F_{3, 56} = 0.51, p > 0.05$).

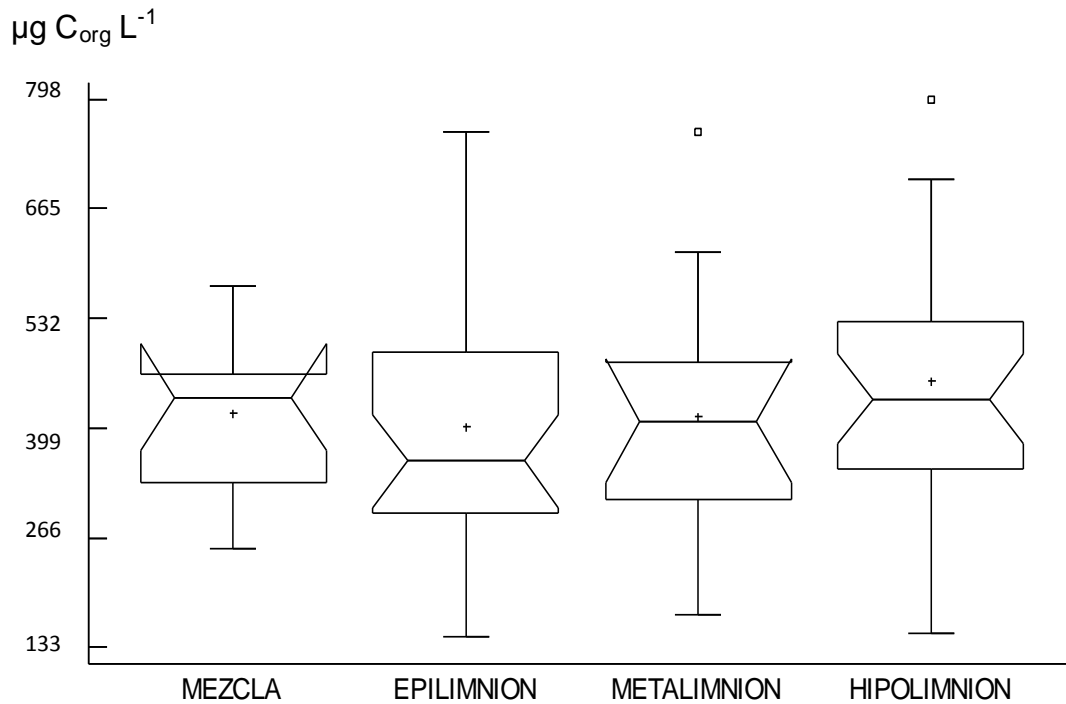


Fig. 25 Diagrama de caja y bigotes múltiples con muesca para la biomasa del HPP, para la columna de agua durante la circulación y por estratos durante la estratificación térmica del lago Atexcac.

3.3.5. Correlaciones entre variables biológicas y físico-químicas

Para los logaritmos de los parámetros biológicos del picoplancton heterotrófico se encontraron correlaciones positivas ($p < 0.05$ ó < 0.01) en general con la salinidad, conductividad, nitritos y amonio. Mientras, fueron negativas ($p < 0.01$) con el fósforo soluble reactivo y el fósforo total (Cuadro 4). Destacando que no se presentaron correlaciones de los parámetros biológicos del HPP con la temperatura, el oxígeno disuelto y el pH (Cuadro 4).

Para el logaritmo de los parámetros biológicos del picoplancton autotrófico se correlacionaron de manera positiva con la concentración de oxígeno disuelto ($p < 0.01$). A diferencia del HPP donde se asoció con varias variables químicas (Cuadro 4), para el APP únicamente hubo una correlación negativa con el fósforo soluble reactivo y el fósforo total ($p < 0.05$ o $p < 0.01$) (Cuadro 5).

Cuadro 4. Correlaciones de Pearson entre los parámetros biológicos del picoplancton heterotrófico y las variables físicas y químicas del lago Atexcac

Parámetros biológicos \ Parámetros químicos	SALINIDAD g L ⁻¹	CONDUCTIVIDAD mS cm ⁻¹	NITRATOS NO ₃ ⁻	NITRITOS NO ₂ ⁻	AMONIO NH ₄ ⁺	FOSFORO SOLUBLE REACTIVO P-PO ₄ ⁻³	FOSFORO TOTAL PT
Log Abundancia	0.5726	0.4969	0.2848	0.3416	0.2557	-0.5182	-0.3607
Log contenido de carbono	0.2722	NS	NS	0.6245	0.3166	-0.2759	NS
Log Biovolumen	0.4734	0.3395	NS	0.5898	0.3357	-0.4699	-0.3510
Log Biomasa	0.4872	0.3596	0.2673	0.6037	0.3488	-0.4644	-0.3411

n=60 p< 0.05 NS= No significativo p>0.05, en esta categoría también quedó incluida la no asociación de los parámetros biológicos con el OD, la temperatura y el pH.

Cuadro 5. Correlaciones de Pearson entre los parámetros biológicos del picoplancton autotrófico y las variables físicas y químicas del lago Atexcac

Parámetros químicos / Parámetros biológicos	SALINIDAD g L ⁻¹	CONDUCTIVIDAD mS cm ⁻¹	OXIGENO DISUELTO mg L ⁻¹	TEMPERATURA °C	NITRATOS NO ₃ ⁻	NITRITOS NO ₂ ⁻	AMONIO NH ₄ ⁺	FOSFORO SOLUBLE REACTIVO P-PO ₄ ⁻³	FOSFORO TOTAL PT
Log Abundancia	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-0.2915	NS
Log contenido de carbono	0.3042	0.3664	NS	-0.2780	NS	NS	NS	NS	-0.2669
Log Biovolumen	NS	NS	0.3933	NS	NS	NS	NS	-0.2825	-0.3871
Log Biomasa	NS	NS	0.3932	NS	NS	NS	NS	-0.2827	-0.3872

n=60 p< 0.05 NS= No significativo p>0.05, donde además quedó incluida la no asociación de los parámetros biológicos con el pH.

4. DISCUSIÓN

4.1. Parámetros físicos y químicos

4.1.1. Temperatura

Los perfiles verticales de temperatura y de oxígeno disuelto (OD) en el lago Atexcac, se asociaron con un comportamiento de monomixis cálida, donde el periodo de mezcla del lago inició de finales de diciembre o principios de enero y se extendió hasta mediados de marzo tanto para el año 2009 como el 2010, permaneciendo estratificado el resto del año.

Este mismo comportamiento de monomixis cálida ha sido reportado anteriormente por Oliva *et al.*, (2001) para el lago Alchichica mientras que Lewis (1996) describe este comportamiento para lagos tropicales profundos, en donde Atexcac de 34 m de profundidad registra temperaturas superficiales de 21.5°C en la estratificación bien establecida durante el año 2009, mientras que en el primer semestre del año 2010 estas se presentaron en la estratificación temprana con 22°C, en el período de mezcla del año 2009 las temperaturas fluctuaron de 14.5 a 16.5°C y en el año 2010 de 15.5°C. Las máximas diferencias entre la temperatura superficial y el fondo fueron mayores a 5°C las cuales se registraron de junio a octubre donde se presentó un metalimnion bien definido como lo observado por Lewis (1996) para los lagos tropicales profundos, y en donde la temperatura fue mayor para el 2010 con respecto al año anterior, siendo este ligero aumento en temperatura un posible efecto del fenómeno de la niña, ya que se sabe que tanto el niño/niña afectan a los lagos de la cuenca oriental provocando un aumento o reducción en la precipitación así como variaciones interanuales en el clima que pueden generar un retraso en la estratificación (Alcocer *et al.*, 2000).

4.1.2. Oxígeno disuelto

El oxígeno disuelto durante la estratificación desarrolló un perfil clinógrado, en el que el epilimnion permaneció saturado debido probablemente al florecimiento explosivo del fitoplancton durante invierno y primavera como sucede en otros lagos tropicales

como ha sido reportado por Vinner-Mozzini *et al.*, (2003); ejemplo de ello, es el lago Alchichica donde se ha encontrado un florecimiento de diatomeas (ejem. *Cyclotella alchichicana*) en el invierno asociado con la mezcla y uno de cianobacterias *Nodularia spumigena* en la estratificación temprana (Adame *et al.*, 2008). La saturación de oxígeno fue disminuyendo por debajo de la termoclina conforme la estratificación avanzó, ya que la temperatura y la salinidad producen una reducción en la capacidad de solubilidad del oxígeno en el agua (Alcocer *et al.*, 2000), registrándose concentraciones mínimas de 0.25 mg L^{-1} de oxígeno disuelto en la zona del hipolimnion. Sin embargo, en esta zona no se produjo un estado de anoxia hipolimnética, ya que generalmente el agotamiento del oxígeno disuelto en este tipo de lagos se debe a la descomposición bacteriana por los restos de la materia orgánica producto de organismos muertos por su hundimiento de las capas superficiales y a la respiración heterotrófica bacteria (Fuhrman y Azam, 1982; Ducklow, 2000), esta ausencia de la anoxia hipolimnética ha sido confirmada por Macek *et al.*, (1994, 2000) en un estudio realizado para los años 1991-1992 en el lago Atexcac (Macek *et al.*, 2000) y que contrasta con lo reportado en Alchichica, el cual al ser un sistema más profundo presenta anoxia hipolimnética.

4.1.3. Salinidad, conductividad, pH y alcalinidad

Desde el punto de vista de sus componentes químicos el agua del lago Atexcac se puede clasificar como alcalina, con una predominancia en la concentración del ión bicarbonato sobre carbonatos, favorecida por un pH de 8.6 ± 0.84 , en donde el clima sub-árido crea un desbalance entre la precipitación anual (400-500 mm) y la evaporación (600 mm), dando como resultado procesos que reflejan la dominancia del sodio y del bicarbonato (Armienta *et al.*, 2008).

Por otro lado la salinidad registrada en Atexcac fue de 5.59 ± 0.84 , de esta manera se clasifica como un lago hiposalino y atalasalino (Vilaclara *et al.*, 1993) por tener sales de origen no marino, además de presentar un creciente proceso de salinización producto de la extracción de aguas subterráneas (Alcocer y Escobar, 1990;

Cruickshank, 1992). Cabe mencionar que la salinidad se encuentra influenciada por tres mecanismos, uno de ellos depende de los iones dominantes en las rocas, de la precipitación atmosférica y de los procesos de evaporación (Gibbs, 1970), siendo este último el que predomina en Atexcac.

En lo que respecta a la conductividad y alcalinidad Armienta *et al.*, (2008) menciona que la conductividad se encuentra controlada por factores externos, siendo importantes la dilución y los procesos de concentración de minerales, por lo que una baja conductividad y alcalinidad, pueden ser resultado de una precipitación mayor a 2000 mm/año, siendo así que Atexcac presentó lo contrario al registrar altas conductividades que lo caracterizan como un sistema Tipo 2, típico de cuencas endorreicas en donde la ausencia de efluentes determina un proceso de concentración de iones que tienen a acentuarse por el déficit de lluvia, de tal manera que la columna de agua solo puede perder materiales mediante la precipitación de sales, ya sea hacia el fondo o la zona litoral tal como lo reportan Torres y García (1995) en donde las alcalinidades altas indican que este lago sea de aguas duras (Vilaclara *et al.*, 1993) (Cuadro 1.).

4.1.4. Nutrientes

Dentro de los lagos tropicales se incluyen los de tipo monomítico cálido como Atexcac, los cuales debido a su largo periodo de estratificación presentan una limitación por el agotamiento de nutrientes en el epilimnion (Alcocer y Lugo, 2003), mientras que durante el periodo de mezcla, las concentraciones son homogéneas en toda la columna de agua (Lewis, 1983). Los nutrientes analizados durante el periodo de estudio ratificaron la condición oligotrófica del lago por encontrarse dentro del rango de 307 a 1630 mg/m³ de N total y de fósforo de 3 a 21 mg/m³ de acuerdo a Wetzel (2001), mientras que Komárek y Komárková-Legnerová (2002) lo establecieron mediante cuantificación por clorofila "a" con un promedio menor a 4 µg L⁻¹.

De esta manera para el año 2009 se registró para los nitratos una concentración máxima de $2.3 \mu\text{mol NO}_3^- \text{ L}^{-1}$ tanto en el epilimnion como el metalimnion durante la estratificación temprana, mientras que para el año 2010 la concentración máxima fue de $3.5 \mu\text{mol NO}_3^- \text{ L}^{-1}$ en el epilimnion y el hipolimnion. La distribución de los nitratos del año 2009 puede ser explicado probablemente como una consecuencia del florecimiento de *N. spumigena* registrado durante este periodo, coincidiendo con el patrón reportado por Lugo *et al.*, (2000) y Arredondo *et al.*,(1983) para el lago Alchichica que presenta una condición similar al de Atexcac en el que el florecimiento de cianobacterias provoca una acumulación de la materia orgánica, donde los procesos de fijación del nitrógeno atmosférico por parte de las cianobacterias se concentra en las partes superficiales del lago (Arredondo *et al.*, 1983; Oliva *et al.*, 2001), en tanto que para el año 2010 las altas concentraciones en el hipolimnion se pueden explicar a través de la acumulación de la materia orgánica y a las tasas de amonificación que ocurre a esas profundidades (Payne, 1986).

Asimismo Atexcac registró para el año 2009 concentraciones de nitratos que oscilaron entre 0.2 a $0.5 \mu\text{mol NO}_3^- \text{ L}^{-1}$ durante la estratificación bien establecida y tardía, lo que puede deberse al decaimiento del florecimiento de *N. spumigena* y al consumo del fitoplancton tal como lo menciona Oliva *et al.*, (2001), lo cual trae como consecuencia la disminución en las tasas de fijación del nitrógeno y su posterior reducción a amonio (Falcón *et al.*, 2002). Las altas temperaturas del agua en los lagos tropicales puede ser un factor que trae como consecuencia la pérdida interna de nitrógeno a través de los procesos de desnitrificación, ya que estos ocasionan una menor disponibilidad de nitrógeno (Lewis, 2002).

En los lagos tropicales la concentración de nitritos comparada con las concentraciones de nitrógeno amoniacal y de nitratos es más baja, mostrando así que en Atexcac se registró una concentración de nitritos que oscila de 0.03 a $0.29 \mu\text{mol NO}_2^- \text{ L}^{-1}$, en donde el perfil vertical de nitritos se caracteriza por registrar concentraciones mínimas tanto en el epilimnion como en el metalimnion durante la estratificación bien establecida y tardía, debido a las condiciones oxigenadas y a los

procesos de desnitrificación, además de la asimilación y amonificación (Libes, 1992) mientras que en el fondo del cuerpo de agua se exhibe un incremento importante (0.21 a 0.29 $\mu\text{mol NO}_2^- \text{L}^{-1}$) en la concentración de estas formas de nitrógeno durante la estratificación temprana para los años 2009 y 2010, debido principalmente a una mayor intensidad en los procesos de desnitrificación que ocurren en los ambientes con bajas condiciones de oxígeno, en los cuales el nitrato es reducido a nitrito (Esteves, 1988), ya que por su inestabilidad química y por ser una fase de transición tienen que ver con la cantidad de oxígeno y el potencial redox (Wetzel, 2001). El incremento de esta forma de nitrógeno hacia el fondo del lago es similar a la del lago D. Helvécio (0.16 $\mu\text{mol NO}_2^- \text{L}^{-1}$) en Brasil (Tundisi, 1991).

Durante el periodo de estudio 2009 y 2010 referente a la mezcla, la concentración de amonio osciló entre 3.8 a 4.1 $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{L}^{-1}$, estas concentraciones son producto de la descomposición de la materia orgánica acumulada en el hipolimnion durante ocho meses de estratificación (Wetzel, 2001), la cual posteriormente se distribuye homogéneamente a lo largo de toda la columna de agua por medio de la mezcla.

Durante la estratificación temprana se registraron tanto en el epilimnion como en el metalimnion concentraciones que oscilaban entre 3.2 a 5 $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{L}^{-1}$, esta distribución del amonio puede estar en respuesta al florecimiento de *N. spumigena* y al efecto barrera que produce la termoclina, ya que el amonio después de la mezcla es oxidado y queda disponible en forma de nitratos en el epilimnion mismos que permiten el desarrollo del fitoplancton y de las cianobacterias (Yamasaki *et al.*, 2002). Se observó también que a pesar de que la concentración de oxígeno disuelto es un factor que limita la cantidad de amonio, en el caso de Atexcac conforme se da la disminución gradual del oxígeno disuelto este último no causa un gran incremento del amonio dentro del hipolimnion, como sucede en el lago Alchichica en el que se presenta un comportamiento inverso amonio-oxígeno observado comúnmente en el hipolimnion (Hernández-Avilés *et al.*, 2010), donde se favorecen los procesos de amonificación

como también se presenta en los lagos Onogawa en Japón, Carioca y D. Helvécio en la región de los doce Ríos en Brasil (Yamasaki *et al.*, 2002; Tundisi, 1991 y Esteves, 1988).

Durante la estratificación bien establecida y tardía las concentraciones máximas del amonio oscilaron entre 1.1 a 2.6 $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{L}^{-1}$, en el que particularmente en los meses de julio y agosto (estratificación bien establecida) se presentó una concentración de amonio peculiar al estar ubicada dentro del metalimnion, lo cual puede ser una respuesta al efecto barrera que la termoclina produce dentro del lago en donde se acumulan las células muertas cuando decae el florecimiento de *Nodularia spumigena* (Anexo Fig. 7 y 8).

La distribución de los fosfatos se encuentra en función del oxígeno disuelto y del régimen de estratificación térmico y va de un intervalo nanomolar a micromolar y varía con otros nutrientes dependiendo de la profundidad (Wu *et al.*, 2000), más que con el estado trófico del lago (Esteves, 1988). El fósforo generalmente se encuentra en forma de fosfatos, que es la fuente de fósforo para el fitoplancton. En Atexcac para el periodo de estudio de los años 2009 y 2010 el fósforo soluble reactivo se registró en concentraciones homogéneas en la mezcla que oscilaron entre 0.05 a 0.8 $\mu\text{mol PO}_4^{3-} \text{L}^{-1}$, mientras que en la estratificación temprana el epilimnion registró concentraciones de 1.2 $\mu\text{mol PO}_4^{3-} \text{L}^{-1}$, lo cual es resultado de la alta descomposición de la materia orgánica en el hipolimnion durante el periodo de estratificación previa y su posterior redistribución en el epilimnion al momento de la mezcla (Payne, 1986). También se debe a su liberación desde los sedimentos hacia la columna de agua producto de las condiciones anóxicas del hipolimnion (Lampert y Sommer 1997) que en el caso particular del lago Atexcac a pesar de la ausencia de la anoxia hipolimnética estos incrementos si suceden, al encontrar concentraciones de 0.25 mg L^{-1} de oxígeno disuelto, durante la estratificación bien establecida en el que las concentraciones oscilaron entre 1.2 a 2.2 $\mu\text{mol PO}_4^{3-} \text{L}^{-1}$ al presentarse una mayor descomposición de la materia orgánica hacia el hipolimnion.

La distribución vertical del fósforo tanto soluble reactivo (PSR) como total (PT) durante la estratificación tardía registró concentraciones mínimas en el epilimnion ($0.25 \mu\text{mol PO}_4^{3-} \text{ L}^{-1}$) y máximas en el metalimnion e hipolimnion para el PSR de $3.5 \mu\text{mol PO}_4^{3-} \text{ L}^{-1}$ y para el fósforo total solo se encontraron máximos durante la estratificación bien establecida y tardía ($23 \mu\text{mol PO}_4^{3-} \text{ L}^{-1}$). En el caso del epilimnion la reducción del PSR fue resultado de la asimilación del ortofosfato por parte del fitoplancton, ya que el fósforo es un nutriente esencial que tiene un papel vital en el almacenamiento de energía y como transformador dentro de la estructura de la membrana (Björkman *et al.*, 2000), ya que las altas concentraciones del fósforo soluble reactivo y total registradas en el hipolimnion pueden deberse a la remineralización y a la relación que existe entre la baja disponibilidad de oxígeno disuelto y los sedimentos, como lo mencionan Lampert y Sommer (1997).

4.2. Parámetros biológicos

4.2.1. Abundancia del picoplancton autotrófico

El APP generalmente se encuentra compuesto por formas unicelulares de tamaño pequeño, el cual tiende a predominar en los lagos oligotróficos y mesotróficos (Macek *et al.*, En preparación) como los registrados en el lago Atexcac donde la funcionalidad y estabilidad de los ecosistemas acuáticos está regulada por las transformaciones metabólicas de la materia orgánica hacia la zona fótica, donde se realizan los procesos de síntesis de materia orgánica por fotoautótrofos, mientras que los procesos de degradación u oxidación de la materia orgánica hacia la zona afótica son llevadas a cabo por las bacterias. Es así que el bacterioplancton está limitado por la disponibilidad de sustratos orgánicos y nutrientes, en donde la distribución espacial y temporal de la abundancia es altamente variable de un lago a otro y de un año a otro (Wetzel, 2001).

Kilham (1981) reporta que las abundancias del APP suelen ser altas para ambientes oligotróficos, como las registradas para Atexcac durante la mezcla (6.5×10^5 cél. mL^{-1}), donde estas solo han sido registradas en lagos tropicales alcalinos o lagos

salinos donde la abundancia del APP solo fluctúa en dos órdenes de magnitud (10^5 - 10^7 cél. mL⁻¹) tal como lo propone Weisse (1993).

Durante la estratificación se observó un descenso gradual del APP. Craig (1987) y Malinsky-Rushansky *et al.*, (1997) sugieren que el APP tiene una alta eficiencia fotosintética a bajas condiciones de radiación lumínica por lo que se encuentran bien aclimatadas, lo que concuerda con lo registrado en Atexcac ya que durante la estratificación las máximas abundancias (5×10^5 cél. mL⁻¹) solo se registraron en el metalimnion lo que coincide con otros lagos estratificados (Camacho *et al.*, 2003) (Fig. 12), debido a que en la profundidad en la que se ubican, la luz es enriquecida por un espectro verde (Camacho y Vicente, 1998), donde se conoce que el APP posee una ventaja al aprovechar este tipo de luz, por la eficiencia en su fotosíntesis que depende de sus ficoeritrinas que absorben efectivamente esta luz y predominan en aguas turbias (Stomp *et al.*, 2007). El gradiente de densidad en el agua y la baja velocidad de hundimiento del APP por causa del llenado de gas en sus vacuolas, les permite moverse hacia arriba o hacia abajo en el metalimnion (Reynolds, 2006; Macek *et al.*, en preparación) además de presentar un bajo costo metabólico de mantenimiento (Weisse, 1993).

Sin embargo, el decaimiento de la abundancia durante la estratificación también puede estar relacionada con la desestabilización de la columna de agua, así como con la limitación de los nutrientes principalmente en el epilimnion (Weisse *et al.*, 1990), mientras que los incrementos durante la mezcla pueden estar en relación con la producción o regeneración de los nutrientes durante este periodo (Søndergaard, 1990; Kuosa, 1991).

Durante el periodo de estudio se observó sobre la superficie del lago Atexcac, un cambio en su coloración llamado comúnmente precipitación de calcio o “evento blanco” (Dittrich y Obst, 2004), denominado así por la coloración lechosa que presenta la cual fue observada durante el mes de junio (Anexo Fig. 3 a 5), este fenómeno es atribuido al picoplancton autotrófico, ya que a través de experimentación se ha demostrado la influencia que tienen estos organismos sobre la precipitación del calcio dentro de lagos

oligotróficos de aguas duras. Los factores que influyen en este evento son: la toma de carbono inorgánico y la estructura de las paredes celulares de las picocianobacterias, así como la composición química del agua.

La mayoría de los eventos blancos registrados en los lagos oligotróficos de aguas duras está documentado que ocurren durante el verano (Küchler-Krischun, 1990) donde sus aguas adquieren completamente una coloración lechosa por cerca de dos semanas (Strong y Eadie, 1978). Este fenómeno también se asocia con un proceso de descalcificación epilimnética (Wetzel, 2001) favorecido en este caso por las cianobacterias.

4.2.2. Abundancia del picoplancton heterotrófico

El HPP del lago Atexcac está representado por células simples, con bajo contenido de carbono individual, que se comparan con lo reportado para el lago Alchichica por Hernández-Avilés *et al.*, (2010) y el lago monomítico Biwa, donde estos lagos presentan vulnerabilidad a pequeños cambios en la temperatura (Yoshimizu *et al.*, 2010).

La importancia del HPP en los ecosistemas oligotróficos radica en que este influye sobre el flujo de materia y energía, ya que hay evidencia que sugiere que su dominancia es sensible a la disponibilidad de nutrientes y contaminantes (Schallenberg y Burns, 2001). Es en este contexto la dinámica espacio-temporal del HPP en el lago Atexcac mostró un patrón regular ligado a su hidrodinámica (mezcla y estratificación), donde se registró para la abundancia un máximo al inicio de la primavera (9.5×10^6 cél. mL^{-1}) (Fig.15) como respuesta a la disponibilidad de nutrimentos y la variación estacional de la temperatura del agua (Campbell *et al.*, 1997), la cual influye en la redistribución de los nutrimentos entre los distintos estratos como producto de la formación de la termoclina. Finalmente para el resto del año se observó un decremento (2.0×10^6 a 6.5×10^6 cél. mL^{-1}) como lo reporta Izaguirre *et al.*, (2003) para los lagos tropicales. Lo antes mencionado se ratificó con lo propuesto por Weisse (1993) quien determinó que la dinámica del picoplancton en los lagos oligotróficos depende de la

distribución de los nutrientes, es en este sentido que la correlación entre la abundancia del HPP y los nutrientes fue significativa (Cuadro 4), en comparación con el APP (Cuadro 5) el cual solo mantuvo correlación con el fósforo soluble reactivo, lo que se asocia a que este grupo tiene la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, siendo el fósforo su recurso limitante, siendo también importante la relación N:P para su desarrollo.

Sin embargo, la abundancia del HPP no solo se ve afectada por los nutrientes, sino también por causa de los parámetros ambientales como la luz ultravioleta y la depredación (Wetzel, 2001). Cabe decir que Camacho *et al.*, (2003) mencionan que la profundidad del lago, el estado trófico y la mezcla o estabilidad de la superficie así como la profundidad de las capas a lo largo de la columna de agua también pueden influir significativamente en las abundancias del HPP.

4.2.3. Contenido de carbono del picoplancton autotrófico

La dinámica del carbono orgánico no ha sido estudiada ampliamente para el picoplancton ya que la información que se ha generado solo se limita para lagos templados (Karl *et al.*, 1991; Ittekkot *et al.*, 1996). EL contenido de carbono presenta una relación cercana a la hidrodinámica del lago (Punning *et al.*, 2003), mostrando para el APP máximos durante la mezcla y finales de la estratificación ($120 \text{ fg C}_{\text{org}} \text{ cél.}^{-1}$), en tanto que en el periodo de estratificación temprana y bien establecida se presentó un comportamiento típico de campana donde el contenido de carbono celular promedio no rebasó los $90 \text{ fg C}_{\text{org}} \text{ cél.}^{-1}$, siendo así que el contenido de carbono puede estar afectado por la biodisponibilidad de los nutrientes, así también de la luz y la temperatura (Weisse 1993), destacando que los parámetros físico-químicos más importantes para el APP en Atexcac de acuerdo con las correlaciones fueron la salinidad y la conductividad, sin dejar de lado la temperatura y el fósforo total con quienes tuvo correlaciones negativas (Cuadro 5).

El APP representa una fuente potencial del carbono para el circuito microbiano y el metazooplancton (Stockner *et al.*, 2000), teniendo como ventaja sobre otros

organismos el presentar un tamaño pequeño en ambientes oligotróficos, haciéndolos menos limitados a nivel molecular especialmente cuando se incrementa el cociente superficie volumen (Raven, 1986; Chisholm, 1992).

4.2.4. Contenido de carbono del picoplancton heterotrófico

Porter y Feig (1980) proponen que el HPP es una fuente importante de carbono para los altos niveles tróficos en sistemas oligotróficos ya que este transfiere su contenido de carbono al zooplancton (Lampert y Sommer, 1997), lo que corrobora lo registrado en el lago Atexcac ya que es este grupo aporta más contenido de carbono por sus altas abundancias, aun cuando el HPP tiene un contenido de carbono celular promedio menor en comparación con el APP (Fig. 13 y 16). El contenido de carbono para el HPP registró mínimos durante el periodo de mezcla ($20 \text{ fg C}_{\text{org}} \text{ cél.}^{-1}$) y un máximo al inicio de la estratificación respondiendo a la disponibilidad de nutrientes, en donde se registró hasta $75 \text{ fg C}_{\text{org}} \text{ cél.}^{-1}$

La mayor cantidad de carbono que aporta el HPP en comparación con el APP se debe quizás a la fuerte correlación que existe con el volumen celular siendo este calculado mediante una ecuación alométrica (Posch *et al.*, 2001) lo que hace que las altas abundancias aporten por célula mayores contenidos de carbono y en donde se puede observar un decremento consecutivo durante la estratificación temprana y bien establecida (Fig. 16). Esto puede ser causado como respuesta a los cambios ambientales como lo reportan Baumert y Petzoldt (2008) para los lagos oligotróficos; particularmente en el lago Atexcac puede ocurrir la transición de una condición aerobia en la mezcla a una microaerobia o casi anaerobia durante la estratificación en la zona del metalimnion hacia el hipolimnion, siendo este patrón reportado para lagos oligotróficos y meromícticos (Karnachuk *et al.*, 2006)

4.2.5. Biomasa del picoplancton autotrófico

La evaluación de la biomasa mediante análisis de imágenes demuestra que el APP es una forma muy importante de la biomasa total para el circuito microbiano en los lagos oligotróficos (Straškrabová *et al.*, 1999), donde la variación estacional de la biomasa del APP en ambientes oligotróficos se encuentra regularmente afectada por la temperatura; sin embargo, no se encontró correlación entre la temperatura y la biomasa en Atexcac (Cuadro 5). Cabe decir que las adiciones de materia orgánica disuelta, pueden ser la razón por la cual los ambientes oligotróficos como Atexcac registren máximos de biomasa durante el invierno (mezcla) y la primavera (inicio de estratificación), donde los picos de biomasa del APP están en respuesta a los cambios estacionales en los nutrimentos y la cantidad de luz disponible (Fahnenstiel y Carrick, 1992; Ernst *et al.*, 1995).

De esta manera el máximo de biomasa registrado fue durante la mezcla ($85 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$) (Fig.14); sin embargo, aún cuando el APP es considerado como un importante reservorio de biomasa para la base de las redes tróficas en ambientes oligotróficos (Callieri y Stockner, 2002), en Atexcac este grupo no es el mayor contribuyente de biomasa debido probablemente a su baja abundancia en comparación con el HPP (Fig. 12 y 15).

Durante la estratificación Kirchman y Richdl (1997) y Shia y Ducklow (1994) reportan para los lagos oligotróficos un declive en la biomasa en respuesta al agotamiento de nutrimentos, mientras que Camacho *et al.*, (2003) y Macek *et al.*, (En preparación) reportan que solo se hallarán durante la estratificación bien establecida y tardía máximos de biomasa en el metalimnion como se registraron para Atexcac (20 a $30 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$) y para los lagos Constance, Maggiore y Stechlin (Weisse y Schweizer, 1991; Callieri y Pinolini, 1995; Padisák *et al.*, 1997), ya que este grupo tiene la capacidad para sintetizar y acumular altas concentraciones de ficoeritrinas (Maclsaac y Stockner, 1993; Callieri y Stockner, 2002).

Sin embargo, el declive de las biomásas no solo puede ser explicado por el agotamiento de nutrientes, ya que durante la estratificación el pastoreo por el nano y microzooplancton puede limitar la biodisponibilidad de los recursos (Stockner y Shortreed, 1994; Callieri y Stockner, 2002) y también debido a que las picocianobacterias pueden verse afectadas por los picoeucariontes ya que compiten con otras formas del picofitoplancton por la radiación de la luz en los grandes y limitados ambientes oligotróficos (Stockner *et al.*, 2000; Callieri y Stockner, 2002).

4.2.6. Biomasa del picoplancton heterotrófico

La biomasa del HPP registró un patrón de distribución vertical al inicio de la estratificación en donde se ve favorecido este grupo (Kirchman, 2000) observándose un incremento gradual de la biomasa en Atexcac desde el epilimnion hasta el hipolimnion (Fig. 17), donde la concentración en este último estrato se registró de $750 \mu\text{g C}_{\text{org}} \text{L}^{-1}$ siendo esta concentración la máxima registrada para todo el periodo de estratificación, cabe decir que la biomasa del HPP sobrepasa a la del APP, delimitando así que sea el picoplancton heterotrófico y no el autotrófico el mayor contribuyente de biomasa, aún cuando las biomásas para ambos grupos están basadas en mediciones de células, abundancias, volúmenes celulares y contenido de carbono, estas hacen que existan diferencias de magnitud entre un grupo y otro (Hoehn *et al.*, 1998).

De esta manera se indica que el HPP es un importante enlace de transferencia de energía a los altos niveles tróficos, donde la biomasa generada puede seguir una distribución asociada con los gradientes físicos y químicos de la columna de agua, los cuales pueden cambiar estacionalmente y contribuyen al incremento en los niveles de nutrientes (Fernández *et al.*, 1990) específicamente de amonio para el lago de Atexcac (Fig. 9), hallando correlación con los nutrientes, conductividad y salinidad (Cuadro 4). Sin embargo, las concentraciones de biomasa no se relacionan de manera significativa con la temperatura y oxígeno disuelto como sucede también en el lago monomítico cálido oligotrófico Annecy en Francia (Domaizon *et al.*, 2003).

Cabe resaltar que la disminución en la concentración de biomasa que se presenta en el resto de la estratificación puede ser causada por la depredación de los nanoflagelados, mixótrofos y ciliados (Weisse *et al.*, 1990; Šimek *et al.*, 1995) donde estos mantienen la concentración de biomasa de manera homogénea (Hart *et al.*, 2000) y afectan directamente a la abundancia y estructura del HPP (Chrzanowski y Šimek, 1990; Jürgens *et al.*, 1999).

5. CONCLUSIONES

Este estudio confirmó el comportamiento térmico de monomixis cálida que presenta el lago cráter Atexcac, en donde anualmente hay un periodo de mezcla seguido por una diferencia de temperatura que favorece la formación de una termoclina, y el establecimiento de estratos durante ocho meses del año. La termoclina constituye una barrera efectiva contra la exportación de nutrimentos y el desarrollo del picoplancton hacia el hipolimnion el cual tiende a condiciones de anoxia.

El régimen de monomixis cálida y los eventos del niño/niña afectaron la dinámica espacio-temporal de los parámetros físico-químicos y del picoplancton en el lago Atexcac, siendo a través de los perfiles verticales de temperatura como se corroboró que el fenómeno del niño/niña afecta de manera particular en el lago, generando variaciones interanuales.

En el lago Atexcac la abundancia y la biomasa del picoplancton autotrófico (APP) y del heterotrófico (HPP) respondieron al incremento de nutrimentos durante la mezcla y al proceso de estratificación ya que siguieron una distribución asociada con los gradientes físicos y químicos de la columna de agua. El APP tuvo como estrategia el acoplarse a la termoclina rica en nutrimentos y a la zona eufótica por verse afectados directamente por las variaciones en la incidencia de luz en la columna de agua, mientras que el HPP se encontró estrechamente relacionado con la concentración de nutrimentos asociados con los procesos de oxidación de la materia orgánica. Para ambos grupos la abundancia, el contenido de carbono y la biomasa tuvieron un descenso gradual hacia el hipolimnion conforme avanzó la estratificación.

La abundancia del picoplancton heterotrófico fue mayor (9.5×10^6 cél. mL^{-1}) en comparación con la del picoplancton autotrófico (6.5×10^5 cél. mL^{-1}); sin embargo, esta relación no se vio reflejada en el contenido de carbono pero si en la biomasa, ya que el APP a pesar de tener menores abundancias fue un

importante reservorio de biomasa para el sistema al poseer las máximas concentraciones de carbono por célula.

La biomasa del HPP en el lago Atexcac sobrepasa a la del APP, delimitando así que sea el picoplancton heterotrófico y no el autotrófico el mayor contribuyente de biomasa lo que se asoció con su elevada densidad ya que las biomásas para ambos grupos se calcularon con base en las abundancias y las mediciones de volúmenes y contenidos de carbono celulares.

La densidad y la biomasa del HPP mostraron mayor variación temporal que espacial en respuesta con la dinámica de los nutrientes, mientras para estos parámetros del APP tuvieron un comportamiento inverso, al predominar la variación espacial en el que hubo evidencia que sugiere que la dominancia del APP es sensible a la intensidad lumínica y a la competencia por nutrientes con el HPP; por otro lado, la biomasa del HPP es considerada como la parte más importante de la columna de agua con excepción de los picos del APP en el metalimnion, donde la relación entre APP y HPP estuvo balanceada.

El cambio drástico sucedido en la coloración del agua durante el mes de junio en el lago Atexcac llamado comúnmente en la literatura como “evento blanco” se le atribuyó al picoplancton autotrófico, donde se presenta una precipitación del carbonato de calcio epilimnético.

6. LITERATURA CITADA

- Adame MF, Alcocer J, Escobar E (2008) Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Fresh Biol* 53:22-31
- Alcocer J, Lugo A, Escobar E, Sánchez MR, Vilaclara G (2000) Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Ver Theor Limnol* 27:3166-3169
- Alcocer J, Lugo A (2003) Effects of niño on the dynamics of lake Alchichica, Central México. *Ver Internat. Limnol* 27:3166-3169
- Alcocer J, Escobar E (1990) The drying up of the Mexican plateau axalapazcos. *Salinet* 4:34-36
- Armienta MA, Vilaclara G, De la Cruz-Reyna S, Ramos S, Cenicerros N, Cruz O, Aguayo A, Arceaga-Cabrera F (2008) Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *J Volcanol Geotherm Res* 178: 249-258
- Arredondo-Figueroa JL, Borrego-Enríquez LE, Castillo-Domínguez RM, Valladolid-Laredo MA (1983) Batimetría y morfometría de los lagos "Maars" de la cuenca Oriental, Puebla, México. *Biótica* 8: 3-47
- Baumert HZ, Petzoldt T (2008) The role of temperature, cellular quota and nutrient concentrations for photosynthesis, growth and light-dark acclimation in phytoplankton. *Limnol* 38:313-326
- Bec B, Hussein-Ratrema J, Collos P, Souchu, Vaquer A (2004) Phytoplankton seasonal dynamics in a Mediterranean coastal lagoon: emphasis on the picoeukaryotic community. *J Plankton Res* 27: 881-894
- Björkman K, Thomson-Buldis AL, Karl DM (2000) Phosphorus dynamics in the North Pacific subtropical gyre. *Aquat Microb Ecol* 22: 185-198
- Callieri C (2008) Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. *Freshwater Reviews* 1 doi: 10. 1608/FRJ-1.1.1
- Callieri C, Stockner JG (2002) Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *J Limnol* 61:1-14
- Callieri C, Stockner JG (2000) Picocyanobacteria success in oligotrophic lakes: fact or fiction? *J Limnol* 59:72-76

- Callieri C, Pinolini ML (1995) Picoplankton in lake Maggiore, Italy. *Int review Geo Hydrobiol* 80:491-501
- Camacho A, Miracle RM, Vicente E (2003) Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. *Arch Hydrobiol* 157:332-336
- Camacho A, Vicente E (1998) Carbon photoassimilation by sharply stratified phototrophic communities at the chemocline of lake Arcas (Spain). *Microbiol Ecol* 25:11-22
- Campbell L, Porter KG, Paerl H, Hodson R, Pace ML, Priscu J, Riemann B, Scavia D, Stockner JG (1997) Microbial interactions in lake food webs. En Carpenter, S. R. (Ed.), *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer-Verlag, New York. 209-227
- Carlson CA, Ducklow HW, Sleeter TD (1992) Stocks and dynamics of bacterioplankton in the northwestern Sargasso Sea. *Deep-Sea Res II* 43:491-515
- Carrasco-Núñez G, Ort HM, Romero C (2006) Evolution and hydrological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern México). *J Vulcanol Geotherm Res* 179-181
- Cervantes SA (1984) *Manual de técnicas básicas para el análisis de ambientes acuáticos*. ENEP Zaragoza, UNAM. 106
- Chrzanowski TH, Šimek K (1990) Prey-size selection by freshwater flagellated protozoa. *Limnol Oceanogr* 35:1429-1436
- Chisholm SW (1992) *Prochlorococcus marinus* nov. *Arch Microbiol* 21:15-26
- Courties C, Vaquer A, Trouselier M, Lautier J, Chrétiennot-Dinet M-J, Neveux J, Machado C, Claustre H (1994) Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370: 255-259
- Craig SR (1987) The distribution and contribution of picoplankton to deep photosynthetic layers in some meromictic lakes. *Act of Acad Aboensis* 47:55-81
- Cruickshank VLC (1992) Relación entre las aguas superficiales y subterráneas en una Cuenca. *Ing hidráulica en México* 7:53-63
- Dittrich M, Obst M (2004) Are picoplankton responsible for calcite precipitation in lakes? *Ambio* 33:559-564
- Drakare S (2002) Competition between picoplanktonic cyanobacteria and heterotrophic bacteria along crossed gradients of glucose and phosphate. *Microbiol Ecol* 44: 327-335

- Domaizon FG, Paerl H, Hodson R, Pace ML, Priscu J, Riemann B, Scavia D, Stockner JG (2003) Primary production, bio-mass and abundance of heterotrophic picoplankton in the lake Annecy, France. *Aquat. Microb Ecol* 9:97-104
- Ducklow HW (2000) Bacterial production and biomass in the oceans. En D. L. Kirchman (Ed.), 1st ed. Wiley-Liss, *Microb Ecol Oceans* 85-120
- Ernst A, Marschall P, Postius C (1995) Genetic diversity among *Synechococcus* spp. (cyanobacteria) isolated from the pelagial of Lake Constance. *Microbiol Ecol* 17:197-204
- Esteves FA (1988) *Fundamentos de limnología*. Interciencia/Finep. Río de Janeiro. 575
- Fahnenstiel GL, Carrick HJ(1992) Phototrophic picoplankton in lakes Huron and Michigan: abundance, distribution, composition and contribution to biomass and production. *Can. J Fish aquat sci* 49:379-388
- Falcón L, Escobar E, Romero D (2002) Nitrogen fixation patterns displayed by cyanobacterial consortia in Alchichica Crater Lake México. *Hydrobiol* 467:71-78
- Fernández M, Hidalgo RM, López I, García E, Periasé L (1990) Caracterización hidroquímica de la fosa de la Jogua y la ZEE de Cuba. *Arch Cient Inst Oceanol* 17
- Fuhrman JA, Azam F (1982) Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: Evaluation and field results. *Mar Biol* 66:109-120
- García ME (2004) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de México. Quinta edición Ed. García ME., México. 217
- Gibbs RJ (1970) Mechanisms controlling world water chemistry. *Science* 170:1080-1090
- Golden software Surfer version 9 (1997-2010) Technologically advanced mapping and graphing solutions Inc.
- Google earth (2010) NASA, INEGI. Transnavicom USA. Ltd., Europa Technologys
- Hart DR, Stone L, Berman T (2000) Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: the importance of the microbial loop. *Limnol Oceanogr* 45:350-361

- Hernández-Avilés JS, Macek M, Alcocer J, López-Trejo B, Ibarra MM (2010) Prokaryotic picoplankton dynamics in a warm-monomictic saline lake: temporal and spatial variation in structure and composition. *J Plankton Res* 27:1-14
- Hobbie JD, Daley RJ, Jasper S (1977) Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl Environ Microbiol* 22: 1225-1228
- Hoehn E, Ketelaars HA, Ewig MB (1998) *ATT Technische Informationen*, 2nd edn. Siegburg Kommissionsverlag R. Oldenbourg, Munich 65:277-289
- Hutchinson GE (1941) Chemical stratification and lake morphology. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 24:63-69
- ImageJ version 1.33 (2004) Wayne Rasband Institutes of Health, USA.
- Ittekkot V, Schafer P, Honjo S, Depetris PJ (1996) *Particle Flux in the Ocean*. Wiley. 396
- Izaguirre I, Allende L, Marinote MC (2003) Comparative study of the planktonic communities of three lakes of contrasting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula). *J Plankton Res* 25:1079-1097
- Jürgens G, Pernthaler J, Schalla S, Amann R (1999) Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing. *Environ Microbiol.*56:1241-1250
- Kalff JA (2001) Comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus. *Limnol Oceanogr* 29:298–310
- Karl DM, Hebel DV, Winn C (1991) Procedures for particulate carbon, nitrogen, phosphorus and total mass analysis used in the US-JGOFS Hawaii ocean timeseries program. En: Hurd DC, Spencer DW (Eds.), *Marine particles: analysis and characterization*. American Geophysical Union, Washington DC. 71-77
- Karnachuk OV, Pimenov NV, Yusupov SK (2006) Distribution, diversity and activity of sulphate-reducing in the water column in Gek-Gel Lake, Azerbaijan. *Microb* 75: 82-89
- Kirchman DL (2000) Uptake and regeneration of inorganic nutrients by marine heterotrophic bacteria. *Microb Ecol Oceans* 9:262-288
- Kirchman DL, Richdl JH (1997) Regulation of bacterial growth by dissolved organic carbon and temperature in the Equatorial Pacific Ocean *Microb Ecol* 33:11-20

- Kilham P (1981) Pelagic bacteria: Extreme abundances in African saline lakes. *Naturwissenschaften* 67:380-381
- Komarék J, Komárková-Legnerová J (2002) Contribution to the knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central México. *Nord J Bot* 7:53-63
- Kuosa H (1991) Picoplanktonic algae in the northern Baltic Sea: Seasonal dynamics and flagellate grazing. *Marine Ecol Prog Ser* 73:269-276
- Kűchler-Krischun J (1990) Nukleierung der calcitfallung durch phytoplanktonalgen, Constance University. *Arch Hydrobiol* 276:20-32
- Lampert W, Sommer U (1997) *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press. Oxford. 382 p
- Lewis W (2002) Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verh international Limnol* 28:210-213
- Lewis WM (1996) Tropical lakes: how latitude makes a difference. En: F Schiemer y Boland BT (Ed.), *Perspectives in Tropical Limnology*. Acad Publ, Amsterdam. 43-64
- Lewis, WM (1983) A revised classification of lakes based on mixing. *Can J Fish Aquat Science* 40:1779-1787
- Li WKW, Dickie PM (2001) Monitoring phytoplankton, bacterioplankton, and virioplankton in a coastal inlet (Bedford Basin) by flow cytometry. *Cytometry* 44:236-246
- Libes SM (1992) An introduction to marine biogeochemistry. *Mar Ecol Prog Ser*. 732
- Lugo A, Alcocer J, Sánchez MR, Escobar E, Macek M (2000) Temporal and spatial variation of bacterioplankton abundance in a tropical, warm-monomictic, saline lake: Alchichica, Puebla, México. *Vert Int Limnol* 27: 2968-2971
- Macek M, Gonzalez AGJ, Jezberová J, Rosiles GG, Pestova D, Hernandez Aviles JS, Perez MAE, Durand JA, Ibarra MM, Šimek K (En preparación) Periodical pattern of picophytoplankton importance within microbial-loop in a warm-monomictic lake in semidesert area.
- Macek M, Lugo A, Vilaclara G (2000) Pelagic ciliates assemblage of high altitude lake Atexcac (Puebla, México). *Aquatic Ecosystems of México* 45-49
- Macek M, Vilaclara G, Lugo A (1994) Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar Microb* 8:235-249

- MacIsaac EA, Stockner JG (1993) Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy. En: Kemp P, Sherr B, Sherr E y Cole J. Ed. Handbook of Methods in Aquatic Microbiology. Lewis Publ., Boca Raton FL, USA: 187-197
- Malinsky-Rushansky NZ, Berman T, Dubinsky Z (1997) Seasonal photosynthetic activity of autotrophic picoplankton in lake Kinneret, Israel, J Plankton Res 19:979-993
- Margalef R (1983) Limnología. Omega, Barcelona. 1010
- Márquez SM J (1991). Probabilidad y estadística para ciencias químico-biológicas. McGraw-Hill. México. 657
- Oliva M, Lugo GA, Alcocer J, Peralta L, Sanchez Ma del R (2001) Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. Hydrobiol 466:299-306
- Padisák J, Krienitz L, Koschel R y Nedoma J (1997) Deep-layer autotrophic picoplankton maximum in the oligotrophic lake stechlin, Germany. Eur J Phycol 32:403-416
- Payne AI (1986) The ecology of tropical lakes and rivers. Willey Chichester. 301 p
- Pernthaler J, Glöckner FO, Schönhuber W, Amann R (2001) Fluorescence in situ hybridization (FISH) with rRNA-targeted oligonucleotide probes. Methods Microbiol 30: 207-226
- Porter KG, Feig YS (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. Limnol Oceanogr 25: 943-948.
- Posch T, Krößbacher LM, Gao G, Alfreider A, Pernthaler J, Psenner R (2001) Precision of bacterioplankton biomass determination: a comparison of two fluorescent dyes, and of allometric and linear volume-to carbon conversion factors. Aquat Microb Ecol 25: 55-63
- Punning JA, Janus T, Kof T, Alliksaar T (2003) Seasonal fluxes of particulate matter in a small closed lake in northern Estonia. Water Air Soil Pollut 149:77-92
- Ramírez-García P, Novelo A (1984) La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. Bol. Soc. Bot. Mex. 46: 75–88
- Raven JA (1986) Physiological consequences of extremely small size for autotrophic organisms in the sea. Aquat Science 214:1-70
- Revilla M, Iriarta A, Madriasa I, Orive E (2000) Bacterial and phytoplankton dynamics along a tropic gradient in a shallow temperate estuary. Estuarine Coastal and Shelf Science 50: 297-313

- Reynolds CS (2006) The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. 384
- Rodriguez F, Derelle E, Guilloule L, Gall F, Vaultot D, Moreau H (2005) Ecotype diversity in the marine picoeukaryote *Ostreococcus* (Chlorophyta, Prasinophyceae). *Environ Microbiol* 7:853-859
- Rzedowski J (1981) La vegetación de México. Limusa, México DF. 342 p
- Salgado-Ugarte, IH (1992) El análisis exploratorio de datos biológicos, fundamentos y aplicaciones. ENEP Zaragoza, UNAM. Ediciones Marc. México. 243 p
- Yamasaki S, Uneshida H, Shimada T, Shimeka M, Seok-Kyong (2002) Factors controlling Hypolimnetic ammonia accumulation in a lake. *Limnol* 3:43-46
- Schallenberg M, Burns CW (2001) Tests of autotrophic pico-plankton as early indicators of nutrient enrichment in an ultra-oligotrophic lake. *Freshwater Biol* 46:27-37
- Shia FK, Ducklow HW (1994) Temperature regulation of heterotrophic bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay. *Limnol Oceanogr* 39:1243-1250
- Šimek K, Bobková J, Macek M, Nedoma J, Psenner R (1995) Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: a study at the species and community level. *Limnol Oceanogr* 40:1077-1090
- Søndergaard M (1990) Picophytoplankton in Danish lakes. *Limnol* 24:609-612
- Statgraphics centurion XV.1 (2009) Statpoint technologies Inc
- Stockner J, Callieri C, Cronberg G (2000) Picoplankton and other non-bloom-forming Cyanobacteria in lakes. En: Whitton, BA, Potts, M (Eds). *The Ecology of Cyanobacteria*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 195-231
- Stockner JG, Shortreed KS (1994) Autotrophic picoplankton community dynamics in a prealpine lake in British Columbia lakes. *Hydrobiol* 274: 133-142
- Stockner JG (1991) Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Rev Ges Hydrobiology* 76: 483-492
- Stomp M, Huisman J, Vörös L, Pick FR, Laamanen M, Haverkamp T, Stal LJ (2007) Colourful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas. *Ecol Lett* 10:290-298

- Straškrabová V, Callieri C, Cruz Pizarro L, Hartman P, Macek M, Nedoma J, Šimek K (1999) Investigations on microbial food webs in mountain lakes-aims and methods. In: Straškrabová V, Callieri C and Fott, J. (Eds), Pelagic food web in mountain lakes. Mountain lakes Research Program. J Limnol 58:77-87
- Strong AE, Eadie BJ (1978) Satellite observations of calcium carbonate precipitation in the great's lakes. Limnol Oceanogr 23:877-887
- Torres GJ, Garcia BR (1995) Canonical correspondence analysis: technique for multivariate gradient analysis *Microbiology*. San Francisco. 887
- Tundisi JG (1994) Tropical South America: present and perspectives. Limnol. 553
- Vilaclara G, Chavez M, Lugo A, Gonzalez H, Gaytán M (1993) Comparative description basic chemistry of crater-lakes in Puebla State, Mexico. Ver Int Limnol 25:435-440
- Vinner-Mozzini Y, Zohary T, Gasith A (2003) Dinoflagellate bloom development and collapse in lake Kinneret: A sediment trap study. J Plankton Res 25:591-602
- Weisse T, Stadler P (2006) Effect of pH on growth, cell volume and production of freshwater ciliates and implications for their distribution. Limnol Oceanogr 51:1708-1715
- Weisse T (1993) Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. In: Jones JG (Ed) Advances in microbial ecology, Plenum Press, New York. 327-370
- Weisse T, Schweizer A (1991) Seasonal and interannual variation of autotrophic picoplankton in a large prealpine lake. Ver Int Limnol 24:821-825
- Weisse T, Müller H, Pinto-Coelho RM, Schweizer A, Springmann D, Baldringer G (1990) Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. Limnol Oceanogr 35:781-794
- Wetzel, RG (2001) *Limnology. Lake and River Ecosystems*. 3rd. Edition. Academic Press. Elsevier Science. 1006
- Woese CR, Wheelism I O (1990) Towards a natural system of organisms: proposal of the domains *Archaea*, bacteria and *Eukarya*. Proc Natl Sci 97: 4576-4579
- Worden A, Nolan J, Palenik B (2004) Assessing the dynamics and ecology of marine Picophytoplankton: the importance of the eukaryotic component. Limnol Oceanogr 49:168-179

- Wu JF, Sunda W, Boyle EA y Karl DM (2000) Phosphate depletion in the western North Atlantic Ocean. *Science* 289:759-762
- Yoshimizu C, Yoshiyama K, Tayasu I, Koltabashi T, Nagata T (2010) Vulnerability of a large monomictic lake (Lake Biwa) to warm winter event. *Jap. Soc Limnol.* 11: 233-239

7. ANEXO

I. Coloración del Agua del lago Atexcac durante el periodo de estudio 2009-2010



Fig.1 Fotografía del lago Atexcac durante el periodo de mezcla.



Fig.2 Fotografía del lago Atexcac en el periodo de estratificación temprana.

II. Descalcificación hipolimnética



Fig.3 Vista hacia el este del lago Atexcac durante el evento blanco.



Fig.4 Vista norte del lago Atexcac durante el evento blanco.



Fig.5 Vista noroeste del lago Atexcac correspondiente a la estratificación bien establecida durante el evento blanco.



Fig.6 Fotografía del lago Atexcac en el periodo de estratificación tardía.



Fig.7 Fotografía del lado norte del lago Atexcac durante el florecimiento de *Nodularia* Sp.

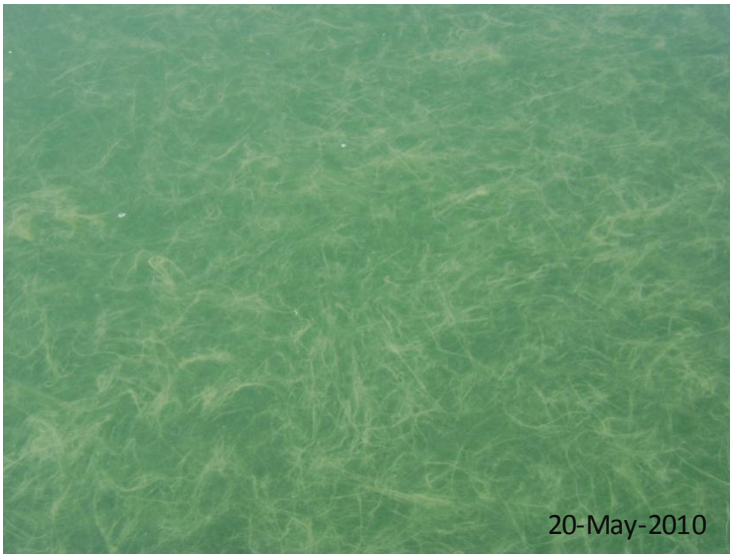


Fig.8 Fotografías del florecimiento de *Nodularia Sp.* en el lago Atexcac.

III. Procesamiento de muestras para análisis del picoplancton autotrófico (APP) y heterotrófico (HPP).



Fig.9 Material para la filtración y tinción del picoplancton.



Fig.10 Fluorocromo utilizado para la tinción del picoplancton heterotrófico.



Fig.11 Membranas de policarbonato montadas sobre porta objetos.



Fig.12 Microscopio de epifluorescencia.



Fig.13 Toma de fotografías y conteo del picoplancton.

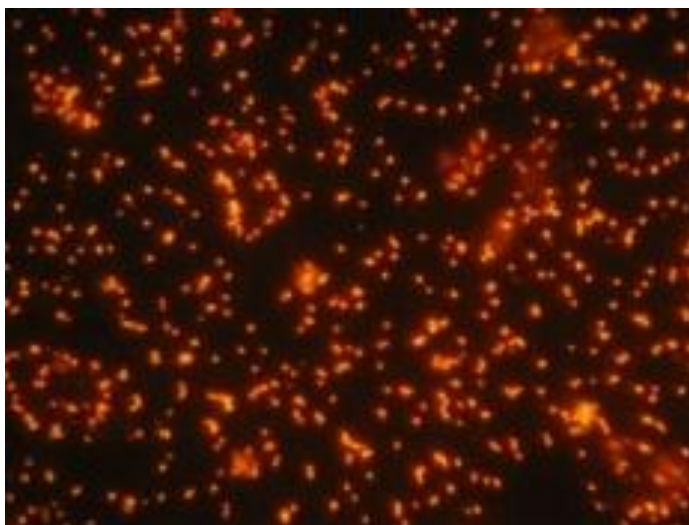


Fig.14 Fotografía tomada por microscopia de epifluorescencia donde se observa al picoplancton autotrófico.

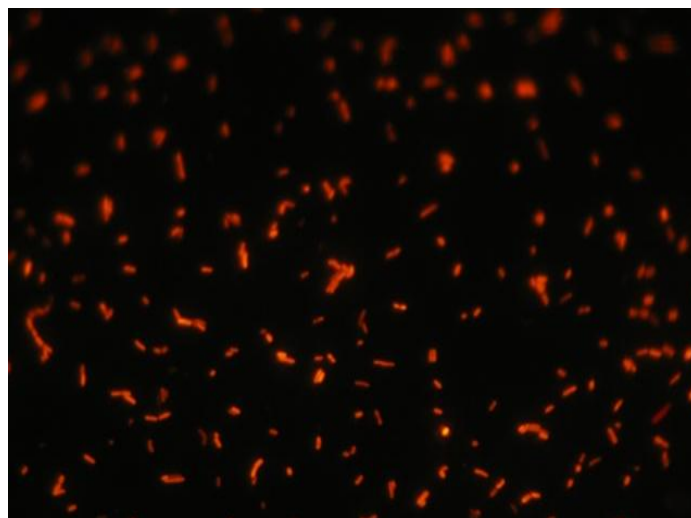


Fig.15 Autofluorescencia del picoplancton autotrófico bajo excitación de un haz de luz verde.

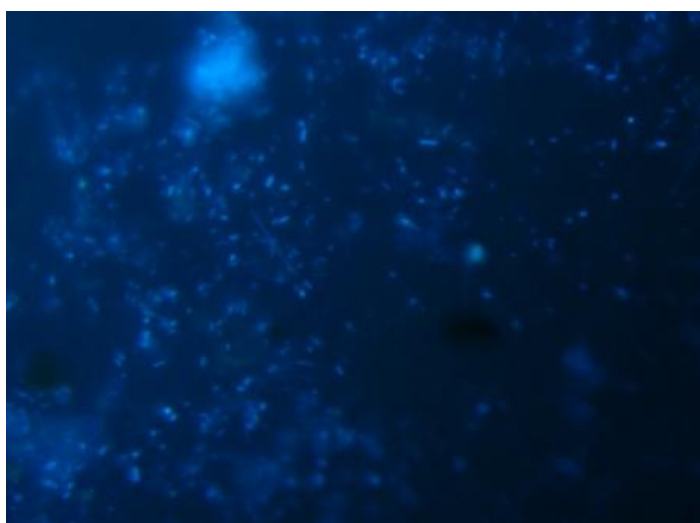


Fig.16 Fotografía por microscopia de epifluorescencia del picoplancton heterotrófico.

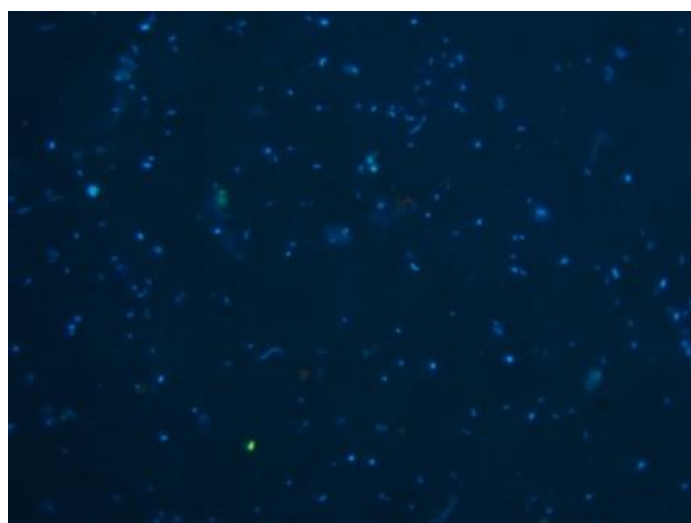


Fig.17 Fluorescencia del picoplancton heterotrófico al ser teñido con DAPI y excitado con luz ultravioleta.



Fig.18 Filtración de muestras colectadas en campo para la determinación de nutrientes.



Fig.19 Determinación de nitratos por el método del ácido fenoldisulfónico.



Fig.20 Determinación de nitritos por el método del ácido sulfanílico.



Fig.21 Determinación de amonio por el método del azul de indofenol.



Fig.22 Fósforo soluble reactivo y total por el método del fosfomolibdato



Fig.23 Cuantificación por espectrofotometría