



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

FLUJO DE CARBONO PARTICULADO A LO LARGO DE UN TRANSECTO LONGITUDINAL
(CENTRO-ORILLA) DE UN LAGO OLIGOTRÓFICO TROPICAL

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRÍA EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

PRESENTA:

BIÓL. TANIA PASCOE ORRALA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JAVIER ALCOCER DURAND
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA - UNAM

COMITÉ TUTORAL:

DRA. MARGARITA CABALLERO MIRANDA
INSTITUTO DE GEOFÍSICA - UNAM
DR. JOAN ALBERT SÁNCHEZ CABEZA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA - UNAM
DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA - UNAM
DR. FELIPE GARCÍA OLIVA
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS - UNAM

MÉXICO D.F. NOVIEMBRE DEL 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

“Nothing in life is to be feared, it is only to be understood”

- Marie Curie -

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo brindado a este trabajo por el Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica, DGAPA, UNAM (PAPIIT IN215512), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT 103332), al Programa de Apoyo a los Profesores de Carrera para la Formación de Grupos de Investigación (PAPCA 2013-2014) de la FES Iztacala y a la UNAM por seguir siendo la Casa de Estudios donde me he desarrollado en mi carrera profesional. Asimismo, deseo expresar mi gratitud a las personas que hicieron posible la realización de este estudio: Armando Rodríguez, David Pineda, León F. Álvarez y Vania J.J. Pérez por su apoyo en el trabajo de campo, a mis sinodales Dra. Margarita Caballero Miranda, Dr. Joan Albert Sánchez Cabeza, Dr. Alfonso Lugo Vázquez, Dr. Felipe García Oliva por su ayuda para enriquecer esta tesis y al Dr. Luis Oseguera Pérez por ser un amigo y guía a lo largo de éste trabajo y siempre responder a mis llamados de auxilio.

Muy especialmente quiero agradecer a mi director de tesis Javier Alcocer Durand por darme la oportunidad y la confianza de trabajar en este proyecto, por la energía positiva que emanaba siempre de cada reunión, la paciencia, los conocimientos transmitidos y el apoyo desde el inicio de este trabajo para continuar mi desarrollo profesional, muchas gracias.

DEDICATORIA

Con todo mi corazón, quiero dedicar el presente trabajo a los dos grandes pilares de mi vida, “mi padres”, gracias Santiago y Beatríz los admiro y los amo. A mi querida familia y amigos que sin importar donde estén siempre me brindan su apoyo incondicional y a cada una de las personas que en su momento me brindaron el apoyo y fuerza para continuar mi formación como un mejor ser humano.

¡Muchas gracias por estar allí en cuerpo y espíritu para seguir escribiendo parte de esta historia y cerrar otro capítulo importante en mi vida!

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	3
DEDICATORIA	4
RESUMEN	6
ABSTRACT	6
1. INTRODUCCIÓN	7
2. ANTECEDENTES	10
3. HIPÓTESIS	13
4. OBJETIVO GENERAL	13
4.1. OBJETIVOS PARTICULARES	13
5. ÁREA DE ESTUDIO	14
6. METODOLOGÍA	16
7. RESULTADOS	23
8. DISCUSIÓN	33
9. CONCLUSIONES	40
10. ANEXOS	42
11. BIBLIOGRAFÍA	44

RESUMEN

La cuantificación de los flujos de carbono en los lagos tropicales es fundamental para entender el papel que estos cuerpos acuáticos juegan en el ciclo de carbono tanto a nivel global como regional. Si bien la dinámica temporal y vertical de los flujos de carbono es de relevancia fundamental y aún poco conocido para lagos tropicales y en particular en lagos mexicanos, se desconoce su variación en el plano horizontal. Con el fin de contribuir al conocimiento sobre esta variación, se establecieron cuatro estaciones de muestreo equidistantes a lo largo de un transecto centro-orilla en el lago Alchichica, Puebla. En cada estación se instaló un sistema de trampas de sedimento para evaluar los flujos de materia total particulada (MTP), carbono total particulado (CTP) y clorofila-a (Clo-a), así como los componentes de la materia total particulada (CMTP). La variación en los flujos de MTP fue de 612 a 4,480 mg m⁻² d⁻¹, para los de CTP de 140 a 772 mg m⁻² d⁻¹ y para los de Clo-a de 0.9 a 8.8 mg m⁻² d⁻¹. Los flujos más elevados se registraron durante la temporada de mezcla y estratificación temprana. Se encontraron diferencias horizontales en los flujos de MTP, CTP y Clo-a siendo mayores cerca de la orilla y disminuyen conforme se acercan al centro del lago. Los intervalos de los flujos de MTP, CTP y Clo-a fueron de similares a mayores comparados con otros lagos de características tróficas similares así como con los estudios previos realizados en Alchichica. En cuanto a los CMTP, se encontró que el principal constituyente de ésta es la diatomea *Cyclotella alchichicana* en todas las estaciones. No se encontró un patrón de sedimentación diferencial entre las estaciones ni para la cianobacteria *Nodularia spumigena* ni para los demás integrantes biogénicos o terrígenos de la MTP.

ABSTRACT

Quantifying carbon fluxes in tropical lakes is important to understand the role they play in the global and regional carbon cycle. Although understanding the temporal and vertical dynamics of carbon fluxes is essential, the horizontal variation is poorly known in tropical lakes, particularly in Mexico. With the aim of better understanding the impact of this variation four sediment trap stations were deployed equidistantly along a center-shore transect in tropical Lake Alchichica to evaluate the horizontal variation of the fluxes of total particulate matter (TPM), total particulate carbon (TPC) and chlorophyll-a (Chlo-a), as well as the main constituents of the particulate matter (TPMC). The TPM fluxes ranged between 612 and 4,480 mg m⁻² d⁻¹, the TPC fluxes 140 and 772 mg m⁻² d⁻¹ and the Chlo-a between 0.9 to 8.8 mg m⁻² d⁻¹. The MTP, CTP and Chlo-a fluxes ranged from similar to higher when compared to other lakes of similar and higher trophic levels, and also with other studies made in Alchichica. We found horizontal differences in the magnitude of fluxes in TPM, TPC and TPMC. Regarding to the TPMC, the principal constituent is the same, the large diatom *Cyclotella alchichicana*. We did not found a differential sedimentation pattern between the stations not even for the cianobacteria *Nodularia spumigena* or any other biogenic or terrigenous constituents.

1. INTRODUCCIÓN

Los cuerpos limnéticos en el planeta representan aproximadamente el 2.7 % del total del agua y de éste sólo el 0.7 % se encuentra disponible en forma líquida (WMO 1997, World Resources Institute 2001). Contradictoriamente y a pesar de su importancia, son los menos estudiados, lo cual se refleja, por ejemplo, en el pobre conocimiento que se tiene sobre los flujos de carbono en estos cuerpos acuáticos (Alcocer *et al.* 2007).

El ciclo del carbono incluye procesos que ocurren a diferentes escalas espacio-temporales, que van desde el nivel molecular hasta el global (Martínez 2004). La forma más común del carbono en la atmósfera es el dióxido de carbono (CO_2), que puede ser el resultado de procesos biogeoquímicos y cuya presencia en la atmósfera es fundamental en la regulación de la temperatura del planeta (Ducklow *et al.* 2001). La incorporación de gases de efecto invernadero a la atmósfera -siendo el CO_2 el principal contribuyente- ha aumentado desde la revolución industrial debido a las actividades humanas, sobre todo en la utilización de combustibles fósiles y los cambios en el uso y la cobertura vegetal de los suelos que, sumados a los fenómenos naturales, han contribuido al calentamiento global (IPCC 2013). Además, estas actividades antropogénicas son factores vinculados a perturbaciones en el ciclo global del carbono reconocido como «cambio ambiental global» (Martínez 2004).

Las variaciones de CO_2 atmosférico también están relacionadas con los flujos de carbono en los sistemas acuáticos (Honjo 1997, Martínez 2007). Uno de los mecanismos que supone una importante disminución de los niveles atmosféricos de CO_2 es el secuestro de carbono orgánico particulado (COP) en depósitos naturales (Martínez 2004). Éste es el resultado de una serie de procesos llamados “bomba biológica”, en los cuales se involucra la ecología del sistema acuático (Ducklow *et al.* 2001). La bomba biológica involucra cuatro procesos principales (Lutz *et al.* 2007):

1. El proceso de producción ocurre en la zona eufótica donde se desarrolla el fitoplancton, conjunto de organismos responsables de la producción primaria limnética. En la fotosíntesis, el fitoplancton incorpora: i) el carbono inorgánico en sus células en forma de carbono orgánico y ii) nutrientes disueltos. En la zona eufótica también se lleva a cabo la producción reciclada, que utiliza los nutrientes

regenerados en la capa de mezcla y que mantienen la producción primaria. La fracción restante de la materia orgánica particulada (MOP), la que no se recicla, puede ser consumida y regenerada por los heterótrofos a través de procesos como el ramoneo por parte del zooplancton, transfiriendo el carbono a lo largo de la red trófica y transportándolo a zonas de mayor profundidad; mientras que otra parte se oxida para eventualmente regresar a la atmósfera (Honjo 1997).

2. Durante la exportación se transfiere carbono a través de heces fecales y agregados macroscópicos ($\geq 500 \mu\text{m}$, denominados nieve marina o lacustre), restos de materia orgánica (se pueden encontrar agregados de cubiertas pesadas de organismos constituidas por ejemplo de aragonita, calcita y sílice) e inorgánica, así como minerales suspendidos conocidos como “lastre” (Honjo 1997), que aceleran la sedimentación de la MOP.

3. En una menor proporción se presenta el flujo hacia el fondo y donde la MOP puede ser consumida por organismos bentónicos o bien ser remineralizada por los microorganismos del sedimento (Honjo 1997). Cuando el cuerpo acuático se mezcla, los nutrientes remineralizados en el fondo y conducidos hacia la zona eufótica dan lugar a “la producción nueva”.

4. La parte no remineralizada del carbono puede ser sedimentada y potencialmente secuestrada, esto es, almacenada en los sedimentos por más de 100 años (Jiau *et al.* 2014, Sagarin *et al.* 2007).

Una herramienta utilizada para el estudio de la variabilidad temporal y espacial del flujo de partículas, como son la bomba biológica (Honjo 1997) y el aporte de la materia total particulada (Oseguera 2011), son las trampas de sedimento. Éstas fueron desarrolladas a finales de los años 70' por el “WHOI PARFLUX group” y hasta la fecha han sido utilizadas en ambientes marinos y lacustres. Estos instrumentos capturan las partículas que caen verticalmente a través de la columna de agua en un área y periodo de tiempo a una profundidad específica; estas partículas o lluvia marina o lacustre, según sea el caso, se aminoran al aumentar la profundidad y solo una pequeña fracción alcanza el fondo del cuerpo acuático (Honjo 1997, Valdes 1997).

Según Viner *et al.* (2003), la dinámica de los flujos de seston (partículas orgánicas e inorgánicas que se encuentran suspendidas a lo largo de la columna de agua) en sistemas

marinos y epicontinentales se asocia principalmente con los florecimientos fitoplanctónicos. Estos florecimientos se consideran una vía potencial de exportación de la MOP producida en la zona fótica a través de la termoclina y hacia la zona profunda (Oseguera y Alcocer 2010). Los florecimientos fitoplanctónicos son importantes para controlar los flujos de carbono biogénico y el intercambio de CO₂ entre el agua y la atmósfera constituyendo una fuente clave en la exportación de materia orgánica particulada hacia el fondo del lago. El estudio de estos procesos resulta imprescindible para entender cambios en el ambiente, tanto locales como regionales, así como procesos relacionados con el secuestro de carbono (Oseguera y Alcocer 2010). Conocer las rutas de estos fenómenos es importante para entender más ampliamente el funcionamiento del ecosistema.

El seston en un cuerpo acuático está compuesto tanto de partículas autóctonas como alóctonas. Una fuente autóctona hace referencia a todo el material generado dentro del lago y es principalmente orgánico, como los florecimientos fitoplanctónicos. Por otro lado, una fuente alóctona refiere a aquel material que proviene del exterior, por ejemplo, el polvo que cae sobre el lago por acción del viento y la gravedad, constituido principalmente por detritos minerales (con dominancia de silicio y aluminio). Estas partículas son importantes pues, además de aportar nutrientes esenciales al lago que favorecen la productividad primaria, pueden integrarse a los agregados macroscópicos orgánicos, hacerlos más densos y ayudar al efecto de lastre (Honjo 1997).

El presente estudio se realizó en el lago Alchichica, uno de los lagos más estudiados en México, de especial interés debido a que posee características únicas a nivel mundial por su origen, belleza paisajística y especies endémicas (CONABIO 2011). Alchichica se encuentra en la región denominada “Los Llanos de San Juan” y es uno de los seis lagos cráter (tipo maar) o *axalapascos* (del Náhuatl “cuenco de tierra y arena con agua”) que se localizan en la cuenca endorreica Oriental, en el extremo SE del Altiplano Mexicano, entre los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (CONABIO 2011). Su origen data aproximadamente de hace un millón de años, época que corresponde al periodo Cuaternario y fue generado por una explosión freato-magmática (Gasca 1981). Presenta características fisiográficas particulares debido a la presencia de depósitos estromatolíticos producidos por una intensa actividad biogénica y características ecológicas únicas que lo hacen diferente a otros lagos tropicales.

Su riqueza de especies, a pesar de ser reducida, posee un conjunto importante de endemismos: el pez aterínido *Poblana alchichica* (de Buen 1945), el insecto corixido *Krizousacorixa tolteca* (Jansson 1979), el anfibio ambistomátido *Ambystoma taylori* (Brandon *et al.* 1981), el isópodo *Caecidotea williamsi* (Escobar-Briones y Alcocer 2002), la diatomea central *Cyclotella alchichicana* (Oliva *et al.* 2006), el copépodo diaptómido *Leptodiaptomus garciai* (Montiel-Martínez *et al.* 2008) y el copépodo harpacticoide *Cletocamptus gomezi* (Suárez-Morales *et al.* 2013).

Existen pocos estudios en relación con la dinámica del carbono en cuerpos epicontinentales tropicales, particularmente para lagos mexicanos. En Alchichica se ha puesto especial atención al estudio de los florecimientos fitoplanctónicos por su importancia para entender las rutas que sigue la MOP (p.ej., Oliva *et al.* 2009, Ardiles *et al.* 2011), así como del aporte alóctono (Oseguera *et al.* 2011).

2. ANTECEDENTES

El carbono en la biosfera se distribuye en tres grandes compartimentos: tierra, océano y atmósfera (IPCC 2001). En Limnología, los estudios sobre subcompartimentos que existen e interactúan con estos grandes reservorios han sido investigados principalmente en ríos (Schlesinger y Melack 1981). Es importante conocer el papel que juegan otros cuerpos acuáticos, por ejemplo los lagos tropicales, para ayudar a descifrar las rutas que sigue el ciclo del carbono en las aguas continentales.

Las aguas dentro del continente reciben un aporte anual de carbono del sistema terrestre del orden de 1.9 Pg año⁻¹, del cual 12% es enterrado en los sedimentos, 40% regresa a la atmósfera como intercambio gaseoso y 48% es liberado en los océanos (Cole *et al.*, 2007). Para el caso específico de los lagos, Cole *et al.* (2007) publicaron, a partir del análisis de diversas bases de datos, una red global para flujos de CO₂ de aproximadamente 5,000 lagos alrededor del mundo en su mayoría de zonas templadas y boreales (Sobek *et al.*, 2005,) con valores promedio de 0.11 Pg C año⁻¹ (del 0.07-0.15 Pg C año⁻¹ hacia la atmósfera y de 0.03-0.07 Pg C año⁻¹ hacia los sedimentos). Estos valores resaltan la importancia de los cuerpos limnéticos, pues son relevantes para los balances de carbono a escala regional.

Un aspecto importante que define en gran medida las rutas de transferencia del carbono biogénico en los sistemas acuáticos es la talla del fitoplancton (Legendre 1999). El fitoplancton de Alchichica está dominado por especies de talla grande; cuenta con 16 especies fitoplanctónicas mayores a 2 μm tales como la diatomea central *Cyclotella alchichicana* (célula de 35-63 μm) y la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia spumigena* (filamento de 10-130 μm). Esta característica difiere de lo encontrado en otros ecosistemas acuáticos oligotróficos, ya sea lagos u océanos, donde dominan las especies de talla pequeña (Adame *et al.* 2008). La exportación del material orgánico a capas más profundas de este lago es favorecida por la talla del fitoplancton, la dominancia de diatomeas con frústulos (par de valvas de una célula de diatomea) silíceos y pesados y por una baja presión de depredación sobre éstas, ya que por su gran talla son difícilmente consumidas por el zooplancton del lago y, por ende, se exportan rápidamente al fondo del lago, generalmente formando agregados, favoreciendo la exportación de carbono y nutrientes fuera de la zona productiva y hacia el sedimento (Ardiles *et al.* 2011).

En trabajos realizados en el lago Alchichica (e.g., Hernández 2011, Oseguera *et al.* 2011, Velasco *et al.* 2011) se ha mostrado que los flujos más elevados de carbono y materia total particulada a lo largo del año se presentan en tres máximos: el primero asociado al invierno, durante el periodo de mezcla o circulación, que puede abarcar desde finales de diciembre o principios de enero hasta finales de marzo o inicios de abril (Alcocer *et al.* 2008) y está dominado por la diatomea *Cyclotella alchichicana*; el segundo, al inicio de la estratificación, entre abril y junio, está asociado al florecimiento de la cianobacteria *Nodularia spumigena*; y el tercero, durante la estratificación bien establecida y tardía, entre septiembre y octubre, asociado al desarrollo de un máximo profundo de clorofila (DCM) dominado nuevamente por *C. alchichicana*.

El material sedimentado en este lago se compone del 70 al 95% (para MTP y MOP) de diatomeas y sus frústulos vacíos, siendo la especie principal *C. alchichicana* (Velasco *et al.* 2011). Oseguera *et al.* (2011) mostraron correlaciones entre los flujos de carbono total particulado (CTP) y el COP lo que indica que en Alchichica el material total particulado es prioritariamente autóctono y de origen biogénico .

Los estudios realizados en Alchichica sobre MOP, MTP y Clo-a se han distinguido por medir flujos verticales en una estación ubicada en la zona central y más profunda del lago (p.ej. Alcocer *et al.* 2007; Ardiles *et al.* 2011; Oliva *et al.* 2009; Oseguera *et al.* 2011), sin

embargo, se ha mencionado la posibilidad de que se presenten variaciones horizontales en el tipo y cantidad de material que es exportado al fondo del lago por influencia del viento que favorece la generación de corrientes y transporte horizontal (Oseguera *et al.* 2010). El viento también afecta a la sedimentación debido a que, si su intensidad es alta, produce turbulencia en la zona o capa de mezcla provocando agregación o desagregación de partículas (Pesant *et al.* 2002) y movilizandolas hacia la superficie (Oseguera 2011).

Por estar ubicado en una zona semiárida, se esperaba que existiera un aporte importante de material alóctono al lago. Sin embargo, a pesar de que las cantidades de material alóctono recolectadas en las trampas aéreas ubicadas en la orilla del lago fueron similares a las de otros lagos de regiones áridas/semiáridas, menos del 3% del total se encontró en las trampas de sedimento en el fondo en la porción central del lago (Oseguera *et al.* 2010). Los autores especulan que el material alóctono se deposita rápidamente cerca de la orilla al cambiar la temperatura del aire que viniendo caliente al desplazarse por el suelo se enfría rápidamente al tocar el agua del lago y con ello deposita parte de su carga cerca de la orilla.

Otro aspecto que se espera responder es el destino del carbono generado durante los florecimientos de *Nodularia spumigena*. De acuerdo a Ardiles *et al.* (2011), Velasco (2011) así como Oseguera y Alcocer (2011), la presencia de *N. spumigena* es abundante en las trampas superficiales disminuyendo su relevancia en las de media agua, pero sólo una pequeña porción de lo que se genera en superficie llega al fondo en la porción central del lago.

La morfología de las especies fitoplanctónicas, que habitan este lago, puede estar involucrada en el transporte de las mismas. Tal es el caso de las cianobacterias que están formadas por filamentos rectos con presencia de células discoidales vegetativas dentro de las cuales alojan aerótopos (vesículas de gas) importantes en su flotabilidad positiva y manteniéndolas mayormente cerca de la superficie, disminuyendo su velocidad de sedimentación (Bianchi *et al.* 2002) y limitando su exportación al fondo del lago. Esta flotabilidad positiva supone que parte del material orgánico es arrastrado por el viento hacia la orilla (Oseguera *et al.* 2011).

Por las razones antes mencionadas, se espera que exista una importante diferencia en la cantidad de MTP, CTP y Clo-a que se deposita entre la orilla y el centro del lago,

favorecida por la acción del viento. Asimismo, se espera que los componentes de los sedimentos depositados sean diferentes y con mayor contribución de *N. spumigena* y material alóctono cerca de la orilla, disminuyendo hacia el centro del lago.

3. HIPÓTESIS

De acuerdo con lo encontrado, durante y después del florecimiento de *Nodularia spumigena*, existe una cantidad importante de la cianobacteria que se recolecta en las trampas superficiales (base de la capa de mezcla) de la cuál sólo aproximadamente la mitad llega al fondo debido a su flotabilidad positiva. Adicionalmente, muy poco del material alóctono transportado por el viento y recolectado en las trampas aéreas ubicadas en la orilla del lago alcanza a registrarse en las trampas de sedimentación en el fondo (Oseguera *et al.* 2011). Con base en lo anterior se plantearon las siguientes hipótesis.

- H1. Los flujos de carbono particulado se incrementarán del centro hacia la orilla, producto del transporte de material biológico (particularmente de *Nodularia spumigena*) por corrientes generadas por el viento.
- H2: El material recolectado en las trampas de sedimento ubicadas cerca de la orilla estará compuesto por un mayor porcentaje de *N. spumigena*, diatomeas bentónicas (pennales) y sedimentos terrígenos en comparación con las trampas ubicadas al centro del lago, donde dominarán las diatomeas pelágicas (centrales) y será muy escaso el aporte de *N. spumigena* y material terrígeno.

4. OBJETIVO GENERAL

Cuantificar la dinámica temporal y espacial de los flujos de carbono particulado a lo largo de un transecto del centro a la costa en Alchichica, un lago oligotrófico tropical.

4.1 OBJETIVOS PARTICULARES

- Cuantificar la dinámica temporal y espacial de los flujos de materia total

particulada, carbono particulado total y clorofila "a".

- Identificar y reconocer la dinámica temporal y espacial de los principales constituyentes de la materia total particulada (fracción $> 2 \mu\text{m}$).

5. ÁREA DE ESTUDIO

Alchichica es uno de los seis lagos cráter que se localizan en la cuenca endorreica Oriental en el extremo SE del Altiplano Mexicano ($19^{\circ}24.7'N$; $97^{\circ}24.0'O$), en el Eje Neovolcánico Transversal (Gasca 1981) (Fig. 1). Este lago es tropical, monomítico cálido (Alcocer *et al.* 2000) y es uno de los más profundos de México con 62 m profundidad máxima y 40.9 m de profundidad media (Filonov *et al.* 2006).

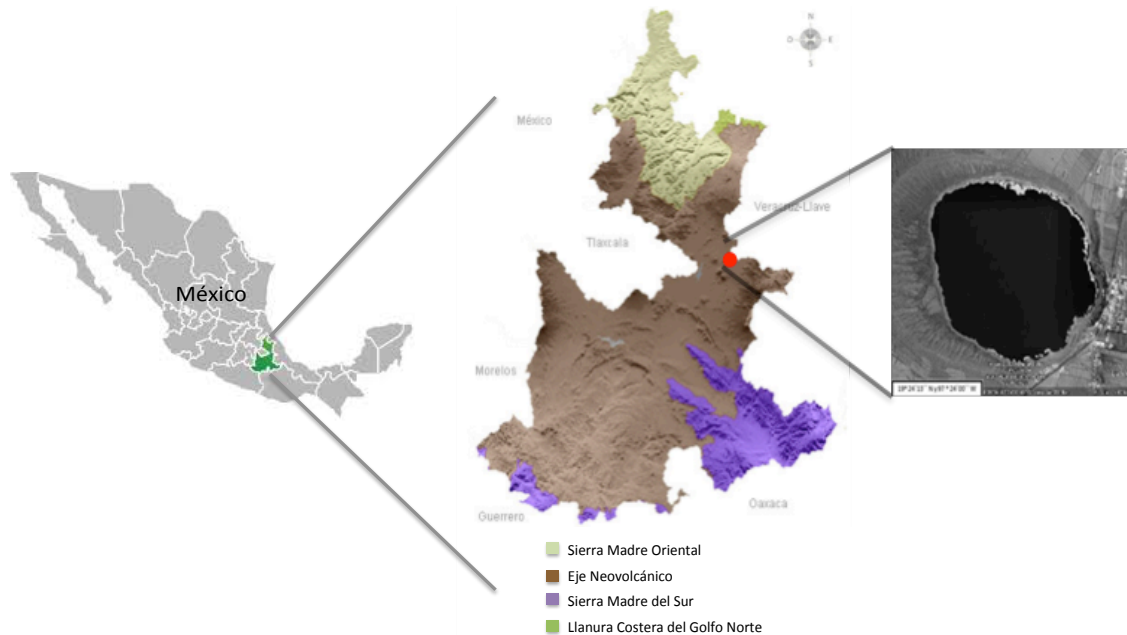


Figura 1. Ubicación del estado de Puebla y el lago Alchichica dentro y orografía de la zona. Mapa modificado de:

<http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/pue/default.aspx?tema=me&e=21>

La superficie del lago es de 2.3 km^2 y un diámetro de 1.8 km. Alchichica contiene alrededor de $94,214,080 \text{ m}^3$ (Filonov *et al.* 2006) de agua hiposalina (8.5 g L^{-1}) y alcalina ($\text{pH} = 8.7-9.2$); es abastecido principalmente por agua del manto freático y en menor proporción por precipitación pluvial; su régimen de precipitación anual es menor a 500 mm con una evaporación anual de 1,690 mm (Adame *et al.* 2008, Vilaclara *et al.* 1993).

La región donde se ubica Alchichica presenta un clima templado-seco, su altitud es de 2,300 m s.n.m. y la temperatura ambiental media de 12.9°C (Alcocer *et al.* 2000). Se reconocen dos épocas climáticas definidas, temporada fría-seca (9.2~13°C, de enero a marzo) y cálida-lluviosa (14.5~15.4°C, de abril a diciembre), registradas como clima tipo monzónico (Oseguera *et al.* 2010).

En esta zona se registran vientos mayores a 7.5 m s⁻¹ a lo largo del año y su dirección varía entre temporadas: en la fría-seca predominan vientos fuertes provenientes del oeste-suroeste (OSO) y oeste (O) en contraste con la temporada cálida-lluviosa donde predominan en dirección noreste-suroeste (NE-SO) y norte-noreste-sur-suroeste (NNE-SSO) (Oseguera *et al.* 2010) como se muestra en la figura 2.

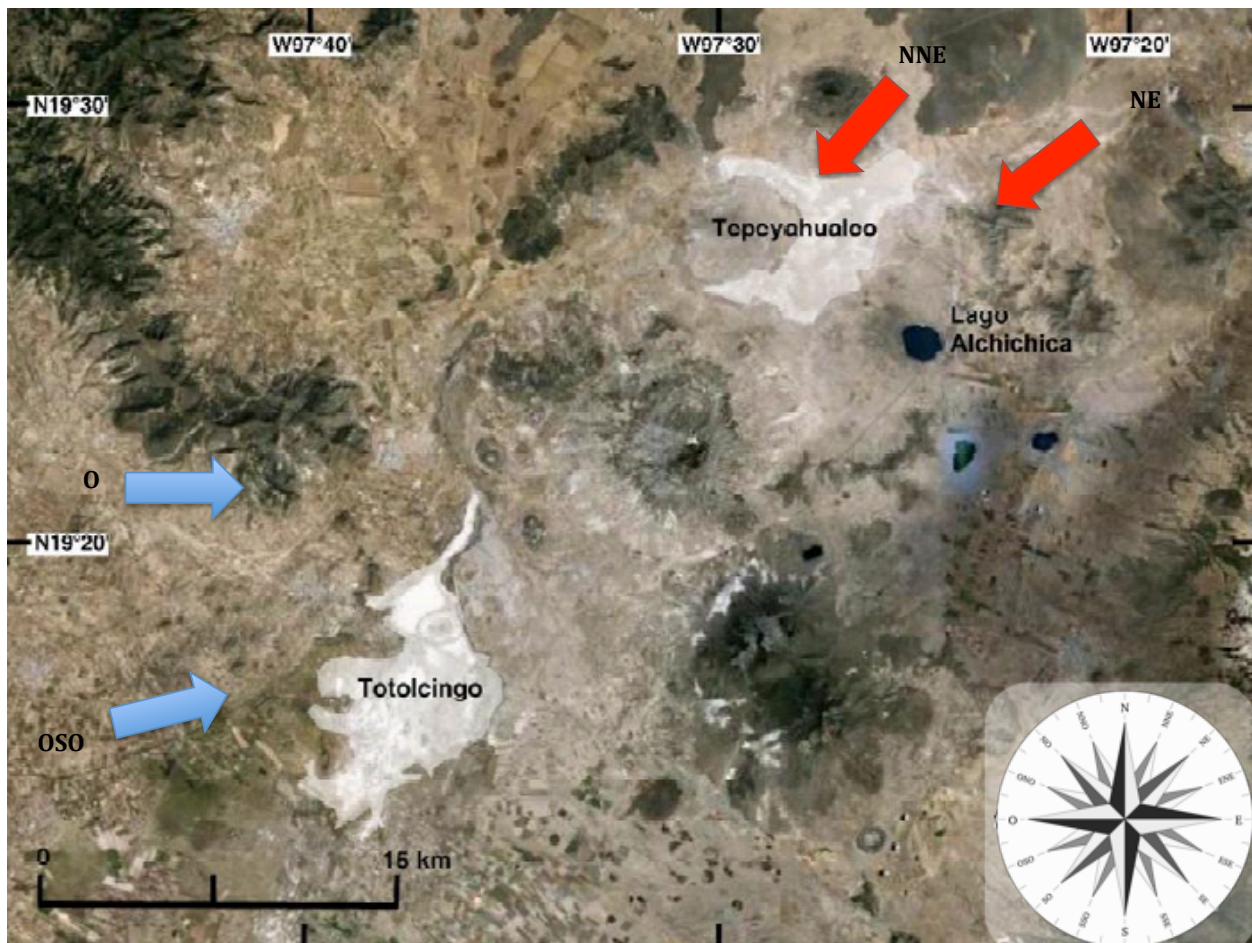


Figura 2. Vista aérea del lago Alchichica. Se muestra la dirección de los vientos dominantes: flechas azules temporada fría-seca, flechas rojas temporada cálida-lluviosa (modificado de Google Earth).

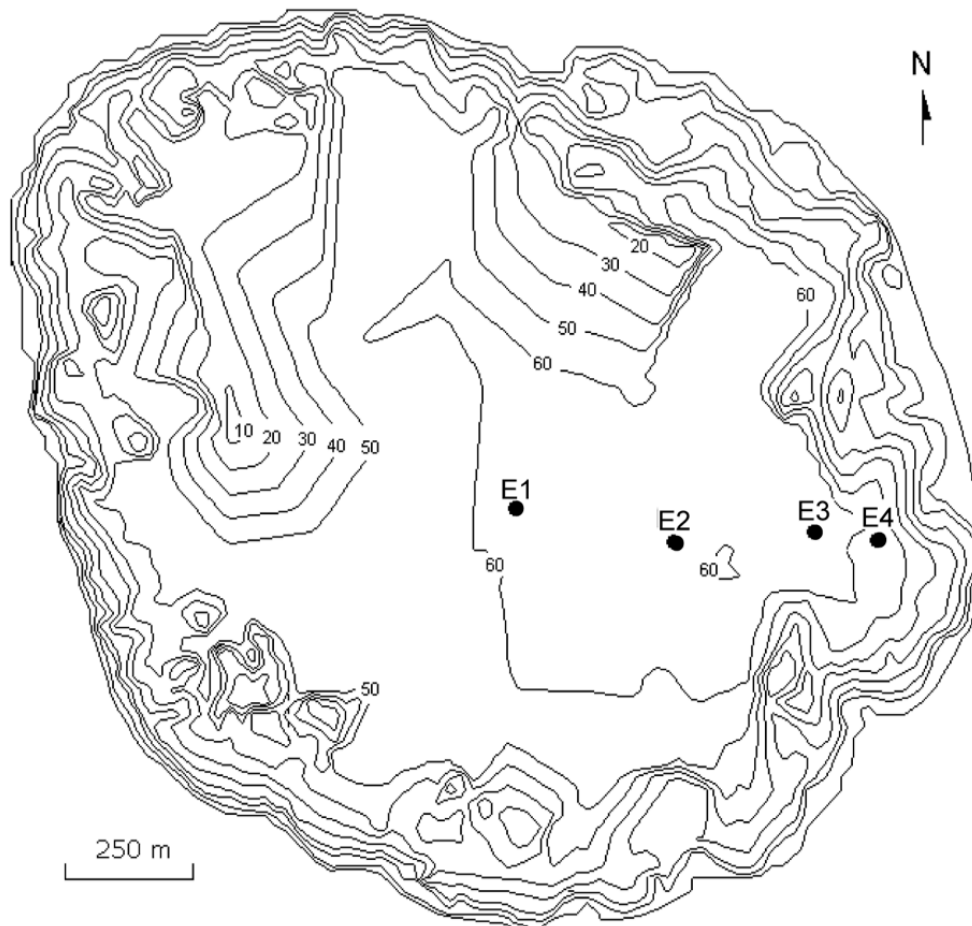
6. METODOLOGÍA

Trabajo de campo

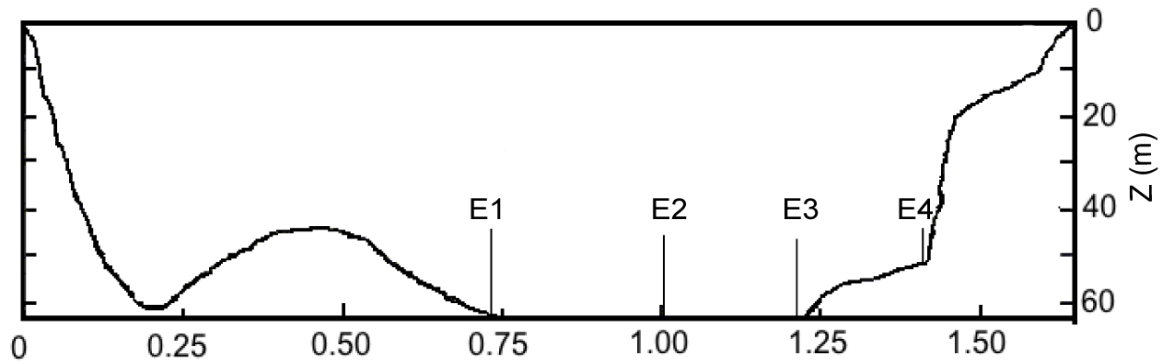
Se realizaron muestreos mensuales de noviembre del 2009 a diciembre del 2010. Se establecieron cuatro estaciones, aproximadamente equidistantes, entre el centro del lago y la línea de costa, todas ellas instaladas a una profundidad ≥ 50 m (Tabla 1, Fig. 3).

Tabla 1. Coordenadas geográficas y profundidad de las estaciones de muestreo.

Estaciones	E1	E2	E3	E4
Latitud N	19°24'75"	19°24'72"	19°24'73"	19°24' 72"
Longitud W	97°24'08"	97°24'02"	97°23'83"	97°23'76"
Profundidad	62 m	61 m	60 m	50 m



A.



B.

Figura 3. Ubicación de las estaciones de muestreo: A. en el mapa batimétrico del lago; B. posición del anclaje las trampas, vista del perfil del lago.

En cada estación se instaló un sistema de trampas de sedimento (KC-Denmark) compuestas por 2 tubos de acrílico de 74 mm de diámetro interno (\emptyset), 450 mm de longitud, 1.9 L de volumen y con una proporción de L: \emptyset mayor a 6, la cual garantiza que el material capturado no se resuspenda (p.ej., Callieri 1997, Weyhenmeyer 1997, Punning *et al.* 2003) y recomendada para aguas con corriente y turbulencia bajas (Bloesch 1994). Los tiempos de exposición fueron cortos (semanas) y las temperaturas bajas ($<15^{\circ}\text{C}$) por lo que la actividad bacteriana en las trampas puede considerarse como poco apreciable (Callieri 1997, Veronesi *et al.* 2002).

Los tubos se llenaron con agua previamente filtrada (malla de 100 μm) de la profundidad dónde se colocaron para garantizar la ausencia de seston en el agua de llenado. Al recuperar las trampas, el agua y material recolectado fue homogenizado y filtrado a través de una malla de 100 μm , con el fin de separar el zooplancton y en general los “swimmers” (Pilskaln 2004), ya que el estudio contempló sólo material en sedimentación. Las muestras se mantuvieron en oscuridad, a una temperatura de aproximadamente 4°C en una hielera durante su transporte al laboratorio, para su posterior análisis dentro de las siguientes 24 horas. Alícuotas de 600 ml fueron fijadas con acetato de Lugol y transportadas al laboratorio a temperatura ambiente para la identificación de los componentes de la MTP.

Trabajo de laboratorio

- **Materia Total Particulada (MTP)**

Para la medición de la MTP se emplearon filtros tipo GF/F (Whatman®) de 47 mm de diámetro y con 0.7 μ m de apertura nominal de poro. Éstos se calcinaron a 550°C por 4 horas, se pesaron una vez a temperatura ambiente con ayuda de un comparador de masas (Mettler Toledo®, precisión 0.1 μ g) y se almacenaron en un desecador (Karl *et al.* 1991).

Se realizaron dos réplicas por trampa utilizando un equipo de filtración (Millipore®) con un filtro como blanco por cada una, debajo del filtro donde se retuvo la muestra, con el fin de retener las sales y la posible contaminación derivada de la manipulación y/o almacenamiento. Con ayuda de una bomba de vacío se filtró un volumen de 100 mL sin exceder las 0.3 atm de presión, para no perder material por lixiviación de las células (Karl *et al.* 1991). Posteriormente, los filtros con el material retenido se secaron en una estufa (Lab-Line Instruments) a una temperatura de 60°C por 48 horas; una vez secos se pesaron nuevamente. Para el cálculo del flujo de la materia total particulada (FMTP) se utilizó la ecuación 1 (Karl *et al.* 1991).

$$FMTP = \frac{[(PF_1 - PF_2) - (B_1 - B_2)] \cdot Vt}{Vf \cdot At \cdot T} \quad (1)$$

Donde:

FMTP = Flujo de MTP ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)

PF₁ = Peso seco del filtro después del filtrado de la muestra (mg)

PF₂ = Peso seco del filtro antes del filtrado de la muestra (mg)

B₁ = Peso del blanco después del filtrado

B₂ = Peso del blanco antes del filtrado

Vt = Volumen de la trampa

Vf = Volumen del filtrado

At = Área de la boca de la trampa (superficie m^{-2})

T = Tiempo de exposición de las trampas (días)

- **Carbono total particulado (CTP)**

Se filtraron dos réplicas de 10 mL con ayuda de un equipo de filtración (Millipore®) usando filtros tipo GF/F (Whatman®) (13 mm de diámetro y 0.7 μ m de retención nominal), previamente calcinados en una mufla a 550°C durante 4 horas para eliminar el carbono. Los filtros con las muestras se secaron y se procesaron con un analizador elemental (Carbo Erba®) en el *Center for Marine Science* de la University of North Carolina Wilmington (EEUU). Para el cálculo del flujo del carbono total particulado (FCTP) se utilizó la ecuación 2 (Karl *et al.* 1991).

$$FCTP = \frac{CTP \cdot V_t}{V_1 \cdot T \cdot A_t} \quad (2)$$

donde:

FCTP: Flujo de CTP

CTP = Valor del peso seco obtenido por el analizador elemental (mg)

Vt = Volumen de la trampa

V1 = Volumen del filtrado

T = Tiempo de exposición de las trampas (días)

At = Área de la boca de la trampa (superficie)

Se realizó un análisis de incertidumbre para los flujos de MTP y CTP debido a la importancia de conocer el porcentaje de incertidumbre en cada medición experimental y cuál de éstas tiene mayor peso a lo largo de la metodología. El cálculo se realizó mediante la propagación cuadrática de incertidumbres, ecuación 3 para sumas y restas y ecuación 4 para divisiones y multiplicaciones (JCGM 2008, EURACHEM Group 2000).

$$u(y) = \sqrt{\sum u(x_i)^2} \quad (3)$$

donde:

$u(y)$ = incertidumbre del valor calculado

y = valor calculado

(x_i) = variable medida

$u(x_i)$ = incertidumbre de la variable medida (fuente de incertidumbre)

$$u(y) = y \cdot \sqrt{\sum \left[\frac{u(x_i)}{(x_i)} \right]^2} \quad (4)$$

donde:

$u(y)$ = incertidumbre del valor calculado

$u(x_i)$ = incertidumbre de la variable medida (fuente de incertidumbre)

- **Clorofila “a” (Clo-a)**

Para evaluar la concentración de clorofila “a” se filtraron por duplicado 5 mL de cada muestra a través de filtros de fibra de vidrio GF/F Whatman®, 13 mm de diámetro y 0.7 μm de apertura nominal de poro (método 445 de la EPA, Arar y Collins 1997). Todos los filtros se almacenaron en seco dentro de un frasco con sílica-gel y se mantuvieron en congelación y oscuridad hasta su análisis.

Para determinar la concentración de Clo-a se adicionaron 5 mL de acetona al 90% como solvente de extracción. Posteriormente, se utilizó un macerador de tejidos para romper mecánicamente las células. Al finalizar este proceso, se enjuagó el macerador con 5 mL de acetona al 90%. Las muestras se colocaron en tubos de centrifuga de 15 mL previamente etiquetados y cubiertos con cinta de aislar negra, que se mantuvieron durante 20 horas en refrigeración a 4°C en oscuridad para llevar a cabo la extracción del pigmento.

Las muestras fueron centrifugadas a 17,000 r.p.m. durante 15 minutos. Previo al análisis, las muestras se dejaron en reposo para alcanzar la temperatura ambiente ya que la fluorescencia varía en función de la temperatura. Se decantó el sobrenadante y se midió la fluorescencia con ayuda de un fluorómetro (Turner Desings®). Las muestras que excedían el rango de detección (bajo; 0.2 a 5 $\mu\text{g L}^{-1}$), fueron diluidas (al 25%) con acetona.

Posteriormente, las lecturas se transformaron a μg de Clo-a L^{-1} utilizando la ecuación 5, según el método 445.0 de la EPA (Arar y Collins 1997).

$$Clo - a = \frac{(C_e V_e FD)}{V_m} \quad (5)$$

donde:

$Clo-a$ = Concentración de clorofila-a ($\mu\text{g L}^{-1}$)

C_e = Concentración de Clo-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) no corregida en la solución extraída y analizada

V_e = Volumen (L) de la extracción preparada antes de ser diluida

FD = Factor de dilución

V_m = Volumen (L) de toda la muestra de agua.

- **Identificación de los componentes integrantes de la MTP**

Las muestras almacenadas en las botellas de 600 mL y fijadas con Lugol se utilizaron para identificar los componentes de la MTP y realizar una evaluación de sus proporciones. Se tomaron alícuotas de cada muestra para colocarlas en cámaras de sedimentación siguiendo el método de Utermöhl (1958).

Las observaciones se realizaron con ayuda de un equipo fotográfico digital marca SONY instalado en un microscopio invertido (LEICA®), utilizando un aumento de 40x. Las imágenes capturadas fueron analizadas directamente en la pantalla de una computadora con el programa iPhoto'11 versión 9.1.3.

Para diferenciar los componentes de la MTP se utilizó como primera clasificación la diferencia entre materia orgánica particulada (MOP) y materia inorgánica particulada (MIP) (Cole 1994, Lenz 1977). A continuación, la evaluación de las proporciones de MOP y MIP se realizó ajustando una plantilla, dividida en 200 cuadros, sobre el tamaño final de cada fotografía. El número total de cuadros con contenido tanto de MOP como de MIP del material que se logró identificar se tomó como el 100% (porcentaje relativo), descartando el no identificado. El resultado de los conteos se incorporó en las categorías mostradas en la Tabla 2; ejemplos de los constituyentes de la MTP pueden observarse en el Anexo 1.

El número de fotografías analizadas se estandarizó sedimentando una muestra del periodo de estratificación temprana, donde existe mayor sedimentación, y contando en su totalidad la diatomea más abundante -*C. alchichicana*-. Para obtener una muestra representativa se estimó la media y la desviación estándar hasta que se mantuviera constante, independiente del número de partículas analizadas. Lo anterior se alcanzó a las 16 fotografías. Con base en lo anterior se realizaron un total de 2,880 registros fotográficos contabilizados cubriendo todo el periodo de estudio.

Tabla 2. Cuadro de evaluación de las proporciones (%) de los constituyentes de la MTP en las trampas de sedimento: MNI = materia no identifica, MOP = materia orgánica particulada, Pol = granos de polen; Ca = *Cyclotella alchichicana* con contenido celular; Caf = frústulos vacíos de *C. alchichicana*; Cc = *Cyclotella choctawhatcheeana* con contenido celular, Ccf = frústulos vacíos de *C. choctawhatcheeana*, Ns = *Nodularia spumigena*; MIP = materia inorgánica particulada; Vv = vidrio volcánico. (* Debido a que en el proceso de sedimentación las partículas caen gradualmente una sobre otra, la columna “plano” se refiere a la visión en 3D, esto es, en la vertical. En cada campo óptico se consideraron tres planos -superior, medio e inferior- para cubrir todo el espesor de la muestra analizada, de los cuales se tomaron registros fotográficos -a, b y c-).

		Muestra								
Campo	Plano*	MNI	Pol	Ca	Caf	MOP		Dp	Ns	MIP
						Cc	Ccf			Vv
1	a									
	b									
	c									

- **Tratamiento de datos**

Las bases de datos del presente trabajo se generaron en hojas de cálculo de Microsoft Excel (2010). Para los análisis estadísticos el software empleado fue IBM-SPSS Statistics versión 22. Los datos utilizados presentaron una distribución normal (prueba Kolmogorov-Smirnov), por lo que, para reconocer si las estaciones del muestreo tenían algún patrón de sedimentación, se realizaron pruebas estadísticas de análisis de varianza de una vía entre las cuatro estaciones por cada mes. Adicionalmente, se incorporó un análisis ANOVA de medidas repetidas (Post Hoc de Tukey) utilizando el programa STATISTICA versión 9.0 para corroborar si existían diferencias significativas entre las estaciones, así como entre temporadas.

7. RESULTADOS

- **Dinámica temporal y espacial para los flujos de MTP, CTP y Clo-a**

La dinámica temporal de los flujos de MTP, CTP, y Clo-a responde al comportamiento térmico del lago (i.e., monomixis cálida), el cual muestra dos épocas: mezcla y estratificación. La época de estratificación se subdividió en tres periodos siguiendo el criterio de Adame *et al.* (2008): temprana, bien establecida y tardía. Para este estudio, debido a que se consideraron 15 meses de muestreo, las etapas se desglosaron en: estratificación tardía uno (E.tar-1), correspondiente a los primeros tres meses del muestreo de noviembre 2009 a enero del 2010; la mezcla comprende los meses de febrero a abril del 2010; la estratificación temprana (E.tem.) comprendida por los meses de mayo a julio del 2010, la estratificación bien establecida (E.B.E.) que constituyó los meses de agosto a octubre del 2010 y por último la estratificación tardía 2 (E.tar-2) integrada por noviembre y diciembre del 2010.

Las magnitudes con los porcentajes más altos de contribución a los flujos totales se presentaron en la época de mezcla para el FMTP (31%), en estratificación temprana para el FCTP (32%) y en mezcla para el FClo-a (35%) (Tabla 3).

- **Flujo de Materia Total Particulada (MTP)**

Los FMTP mostraron fluctuaciones de 579 a 4,241 mg m⁻² d⁻¹ (Fig. 4, tabla 3) a lo largo del ciclo muestral. Se presentaron los siguientes flujos anuales: E1 = 0.45 ± 0.01, E2 = 0.46 ± 0.02, E3 = 0.57 ± 0.03, E4 = 0.73 ± 0.04 (Figura 5) y un promedio de 0.56 ± 0.03 kg m⁻² año⁻¹; mientras que los valores de incertidumbre se mantuvieron alrededor del 1%. Espacialmente, la E4 fue mayor significativamente (p < 0.05) que la E1 y E2 (Tabla 3). Temporalmente, el FMTP durante el periodo de mezcla tuvo valores significativamente mayores (p < 0.05) a los obtenidos en las diferentes épocas de estratificación.

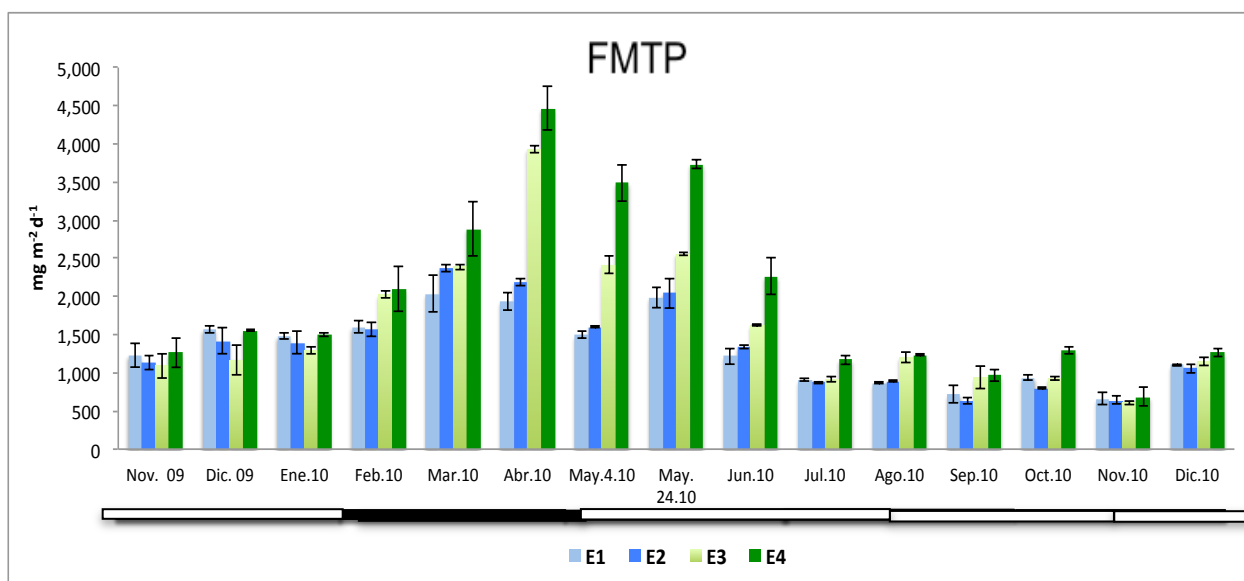


Figura 4. Flujos de MTP por estación (E1, E2, E3 y E4) del lago Alchichica (las barras blancas debajo de los meses indican la etapa de estratificación y la negra la de mezcla).

Respecto a la dinámica espacial entre estaciones, el FMTP en E1 fue significativamente menor que en E4 durante los periodos de mezcla, estratificación temprana y bien establecida (Figura 4). En la estratificación temprana adicionalmente hay una diferencia significativa entre la E2 y la E4, siendo mayor la última. La mayor diferencia entre estaciones se presentó durante la estratificación bien establecida siendo la E4 significativamente mayor que la E1 y E3. Asimismo, la E3 fue significativamente menor a la E4 y significativamente mayor a la E1. No se observaron diferencias significativas entre ninguna de las estaciones durante la estratificación tardía uno y dos

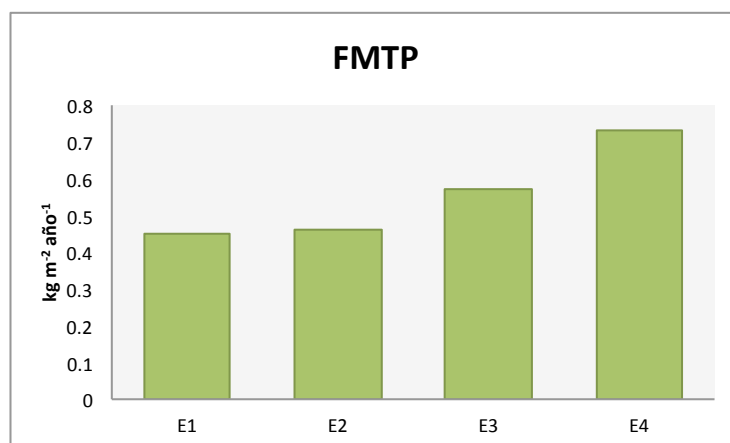


Figura 5. Flujo anual total de materia total particulada por estación en el lago Alchichica.

Tabla 3. Flujos de MTP, CTP y Clo-a por temporada (promedio \pm desviación estándar en el primer renglón y rango en el segundo renglón; % = porcentaje exportado al fondo).

Temporada	Estación	FMTF $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	%	FCTP $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	%	FClo-a $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	%
E. Tar-1	1	1435 \pm 731 1174-1494	19	254 \pm 45 208-288	17	2.0 \pm 1 1.1 - 3.0	12
	2	1322 \pm 158 1079-1374		237 \pm 32 194-255		2.0 \pm 1 1.0 - 3.1	
	3	1187 \pm 100 1038-1109		210 \pm 11 191-210		1.6 \pm 0.4 1.3 - 1.9	
	4	2077 \pm 946 1425-3000		237 \pm 1 224-225		2.2 \pm 0.3 1.9 - 2.4	
Mezcla	1	1866 \pm 951 1523-1933	31	291 \pm 55 216-312	24	5.6 \pm 2 3.7 - 8.3	35
	2	2054 \pm 419 1497-2255		279 \pm 30 232-286		5.3 \pm 2.0 3.4 - 7.8	
	3	2794 \pm 1012 1929-2272		360 \pm 45 303-386		6.0 \pm 2.1 4.2 - 8.6	
	4	3163 \pm 1208 1996-4241		420 \pm 76 352 - 481		6.4 \pm 2.0 4.4 - 8.8	
Est. Tem.	1	1409 \pm 459 864-1889	26	312 \pm 124 200 - 445	32	3.5 \pm 2.0 1.3 - 5.3	30
	2	1473 \pm 494 829-1947		285 \pm 135 177 - 459		3.2 \pm 2 1.1 - 4.6	
	3	1884 \pm 766 867-2431		325 \pm 194 172 - 572		3.8 \pm 2 1.0 - 6.2	
	4	2675 \pm 1189 1115-3548		398 \pm 272 182 - 731		4.5 \pm 3 1.3 - 7.3	
E.B.E.	1	801 \pm 433 687-892	12	252 \pm 62 197 - 306	18	2.4 \pm 0.6 1.7 - 2.9	14
	2	779 \pm 133 602-894		241 \pm 83 179 - 318		2.0 \pm 0.2 1.7 - 2.2	
	3	1029 \pm 157 882-1146		248 \pm 43 199 - 280		2.2 \pm 0.4 1.9 - 2.7	
	4	1172 \pm 178 918-1235		260 \pm 24 220 - 262		2.6 \pm 0.6 2.1 - 3.2	
E. Tar-2	1	886 \pm 311 631-1047	12	204 \pm 38 168 - 219	9	2.8 \pm 0.9 2.1 - 3.4	9
	2	854 \pm 297 610-1008		180 \pm 51 137 - 205		2.0 \pm .001 2.0 - 2.0	
	3	881 \pm 381 579-1090		190 \pm 56 142 - 218		1.8 \pm 0.4 1.5 - 2.1	
	4	982 \pm 411 654-1205		201 \pm 74 141 - 240		2.3 \pm 0.7 1.8 - 2.9	
Promedio total	1	1323 \pm 457	100	270 \pm 77	100	3.2 \pm 1	100
	2	1338 \pm 552		251 \pm 81		2.9 \pm 1	
	3	1622 \pm 892		275 \pm 114		3.1 \pm 1	
	4	2127 \pm 1164		316 \pm 158		3.6 \pm 1	

Con respecto a la variación temporal por estación, se observó que el flujo en la E1 la época de mezcla fue significativamente mayor a la estratificación temprana, bien establecida y tardía dos; además, los flujos durante la estratificación bien establecida y la tardía dos fueron significativamente menores a la estratificación temprana y los flujos durante la estratificación tardía uno fueron mayores significativamente a los de la estratificación bien establecida y la tardía dos.

- **Flujo de Carbono Total Particulado (FCTP)**

El FCTP mostró una variación de 137 a 731 mg m⁻² d⁻¹ (Figura 6, Tabla 3) a lo largo del ciclo muestral. Se presentaron los siguientes flujos anuales: para la E1 = 0.092 ± 0.002, E2 = 0.086 ± 0.002, E3 = 0.097 ± 0.003 y E4 = 0.111 ± 0.003 kg m⁻² año⁻¹ (Figura 7). El flujo promedio anual fue de 0.096 ± 0.008 kg m⁻² año⁻¹; mientras que los valores de incertidumbre se mantuvieron alrededor del 1%. Espacialmente, se presentaron diferencias significativas (p < 0.05) entre las estaciones más cercanas y las más alejadas a la costa del lago, siendo significativamente mayores las primeras. Las temporadas significativamente (p < 0.05) mayores se relacionaron con la mezcla y la estratificación temprana.

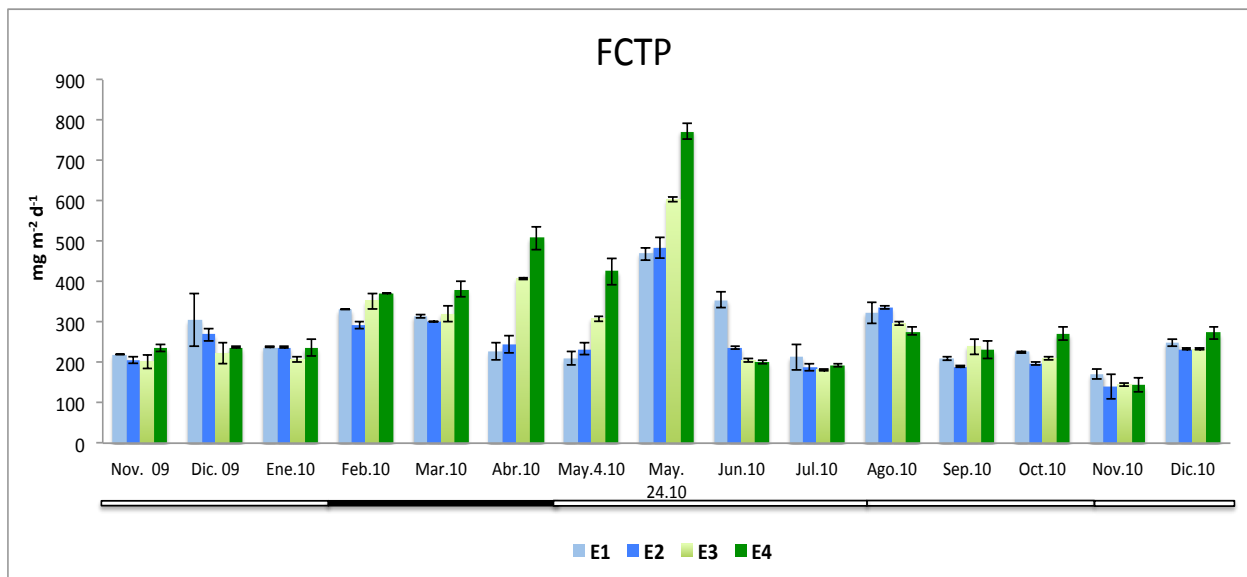


Figura 6. Flujos de CTP en el lago Alchichica (las barras blancas debajo de los meses indican la etapa de estratificación y la negra la de mezcla).

En relación con la dinámica espacial tan sólo se presentaron diferencias significativas entre estaciones durante la temporada de mezcla; en la E1 se obtuvieron

flujos con diferencias significativamente menores que los de la E4, así como la E2 que fue significativamente menor a la E3 y E4. Para las temporadas de estratificación temprana, bien establecida y tardía (uno y dos) no se obtuvieron diferencias significativas entre estaciones.

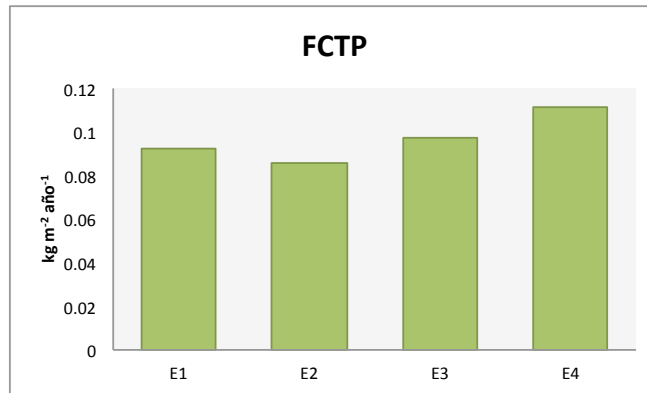


Figura 7. Flujos anuales de carbono total particulada en el lago Alchichica.

En relación con la dinámica temporal se observó que el flujo durante la temporada de estratificación temprana fue significativamente mayor que en la bien establecida y tardía (uno y dos); adicionalmente la temporada de mezcla fue significativamente mayor que la bien establecida y tardía (uno y dos). No se obtuvieron diferencias para la variación temporal por estación.

- **Flujo de clorofila “a” (FClo-a)**

Los FClo-a variaron de 0.9 a 8.8 mg m⁻² d⁻¹ (Tabla 3, Fig. 8) y se obtuvo una concentración promedio global de 3.3 ± 2 mg m⁻² d⁻¹. Se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) tanto en la dinámica espacial como en la temporal. Con relación a la dinámica espacial se mostraron diferencias significativas sólo durante de la estratificación tardía, entre E1 y E3. No se observaron otras diferencias para el resto del periodo.

Respecto a la variación temporal por estación se observó que en la E1 existieron diferencias entre flujos significativamente mayores para la temporada de mezcla contra la estratificación tardía uno y la bien establecida. Para la E2 se obtuvieron igualmente diferencias significativamente mayores entre la mezcla y la estratificación temprana, bien establecida y tardía (uno y dos). En la E3, la estratificación tardía uno fue significativamente menor que todas las demás temporadas. Respecto a la E4, la temporada

de mezcla fue significativamente mayor a las de estratificación bien establecida y la tardía uno y dos.

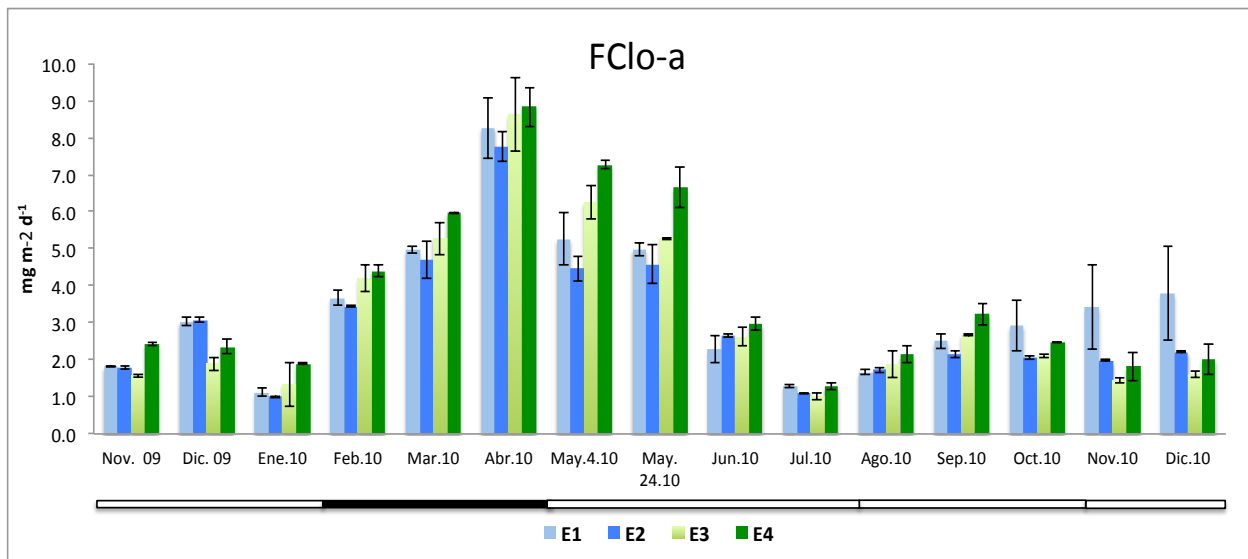


Figura 8. Flujos de Clo-a en el lago Alchichica. (Las barras blancas debajo de los meses indican la etapa de estratificación y la negra la de mezcla).

Con referencia a las fuentes de incertidumbre medidas para los flujos de MTP (u FMTP) y CTP (u FCTP), el volumen de la trampa resultó ser la fuente de incertidumbre más importante en ambos casos (incertidumbre relativa del volumen de la trampa para FMTP y FCTP= 91 y 93 %, respectivamente). Sin embargo, la incertidumbre de los flujos para cada muestra representó un valor aceptable para datos de estudios ambientales (de 2.7 a 4.3 %).

- **Identificación de los Componentes de la MTP**

Las partículas sedimentadas se dividieron en dos categorías principales: materia orgánica particulada (MOP) y materia inorgánica particulada (MIP). El intervalo de contribución de la MOP fue de 58 a 99%, mientras que los de MIP de 1 a 42% (Figura 9), con un promedio de de $84 \pm 10\%$ y $16 \pm 10\%$ respectivamente.

Los componentes identificados de la MOP autóctona fueron, como parte del fitoplancton, las diatomeas centrales –y sus frústulos vacíos- *Cyclotella alchichicana* y *C. choctawhatcheana* así como la cianobacteria *Nodularia spumigena*; como parte del fitobentos se encontraron diatomeas pennadas –y sus frústulos vacíos-. Dentro de la MOP alóctona se identificaron sólo granos de polen. La MIP fue de origen alóctono y estuvo

constituida por vidrio volcánico; en este lago no se ha reportado la existencia de carbono autigénico. Las partículas sedimentadas e identificadas en registros fotográficos que formaron parte de la MTP se muestran en el Anexo 1.

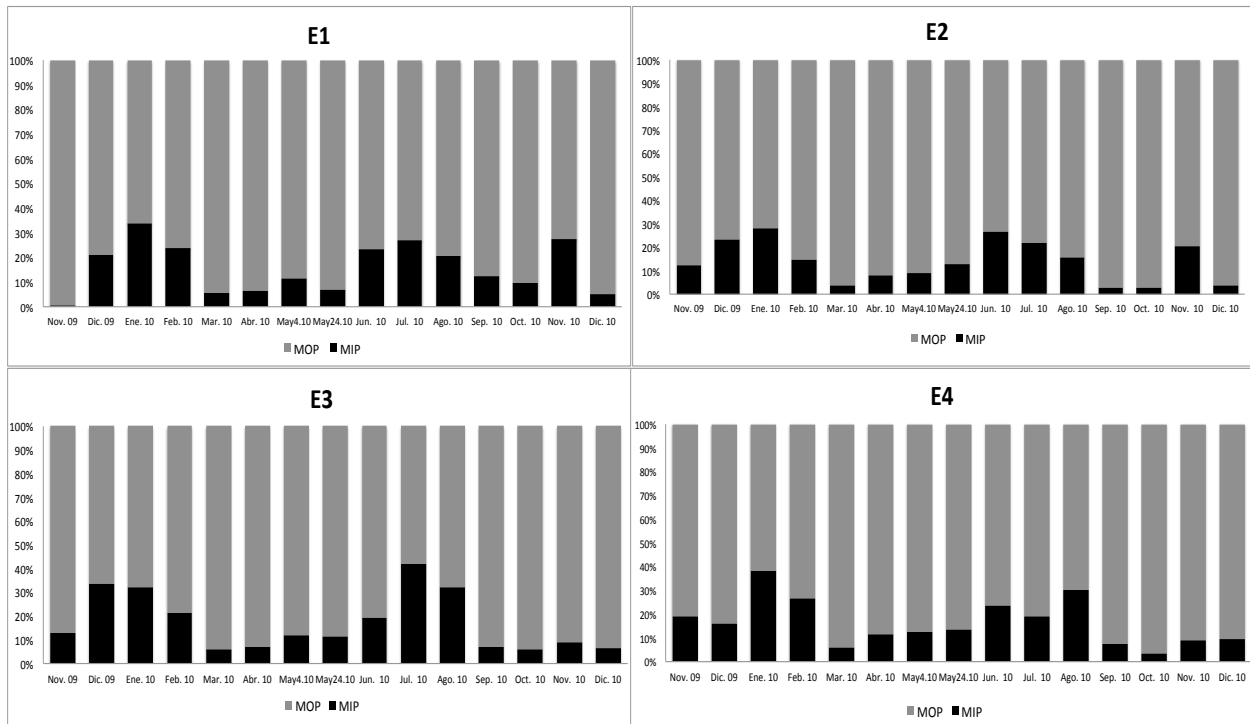
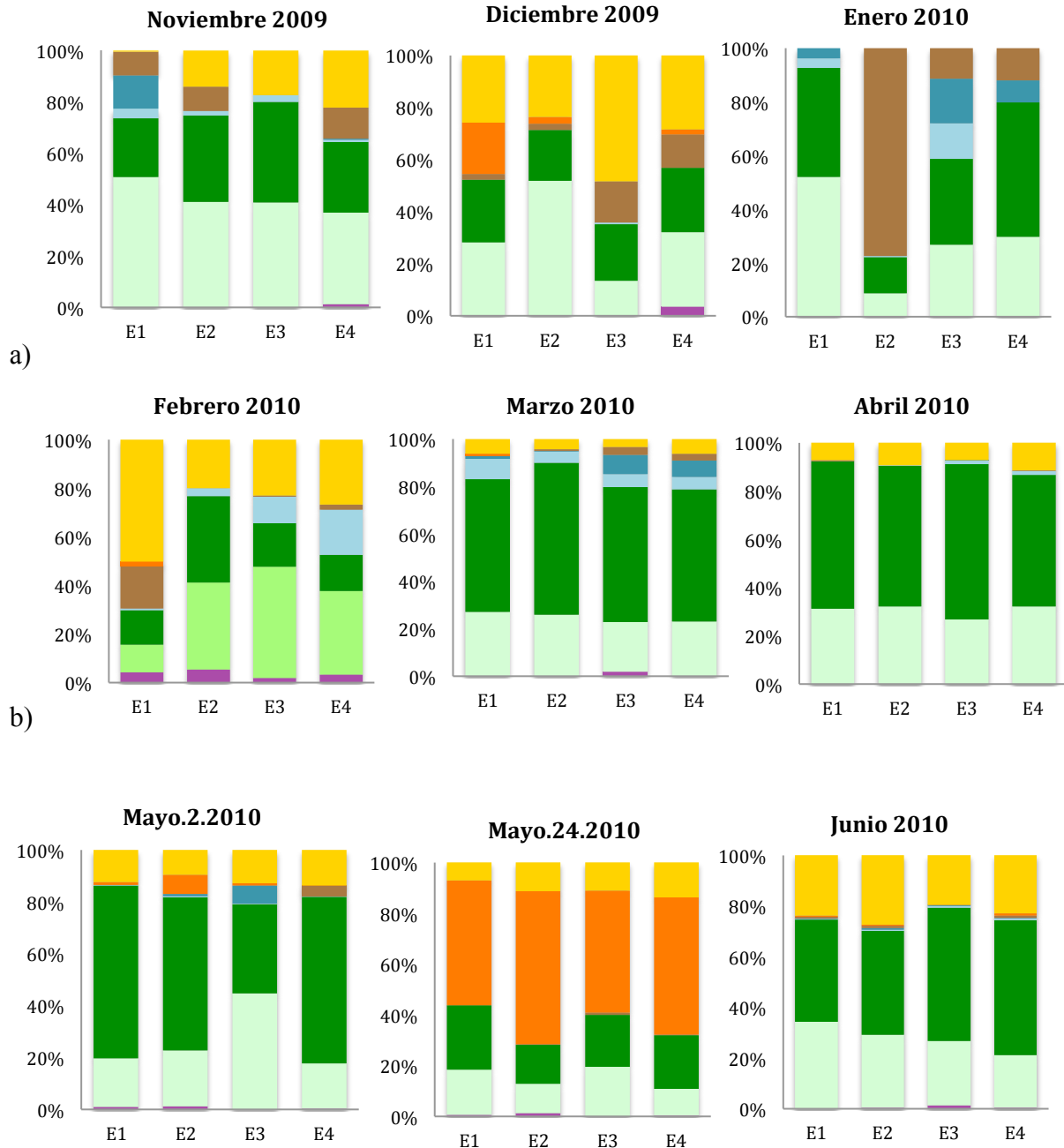


Figura 9. Variación temporal y espacial para los porcentajes de contribución de la MOP y la MIP a los flujos de MTP en el lago Alchichica, para cada estación.

En el aporte orgánico, las células de *C. alchichicana* con contenido celular (Ca) así como sus frústulos vacíos (Caf) fueron dominantes a lo largo de las cuatro estaciones (alcanzando hasta un 87% por estación) y en casi todos los meses de muestreo, con un promedio del ciclo de 36 ± 20 y $28 \pm 17\%$, respectivamente (Figs. 10 a, b, c, d). *N. spumigena* (Ns), como se esperaba, presentó un aporte escaso en la mayoría de los meses (a excepción de mayo alcanzando un 64%), con un promedio anual de $5 \pm 13\%$. Durante su florecimiento, época de estratificación temprana (mayo 2010), esta cianobacteria representó el porcentaje más alto y resultó dominante en las cuatro estaciones de muestreo (40-60%) (Fig. 10 c). La diatomea *C. choctawhatcheeana* (Cc) y sus frústulos vacíos (Ccf) contribuyeron con un 0-20% (Fig. 10 d) y con un promedio anual de $1 \pm 2\%$ y $4.9 \pm 9\%$, respectivamente; las diatomeas pennales, bentónicas, (Dp) contribuyeron de 0-52% (figura 10 a) y obtuvieron un promedio anual de $4 \pm 7\%$; por último, se encontraron los granos de polen (Pol) con 0-5% (Fig. 10 b) y un promedio anual de $0.6 \pm 1\%$.

Para el caso del aporte inorgánico, compuesto por vidrio volcánico (Vv), el porcentaje fue del 0-67%, con un promedio anual de $21 \pm 16\%$ y fue contabilizado en todas las temporadas y en la mayoría de las estaciones (Fig. 10 a, b, c, d, e).



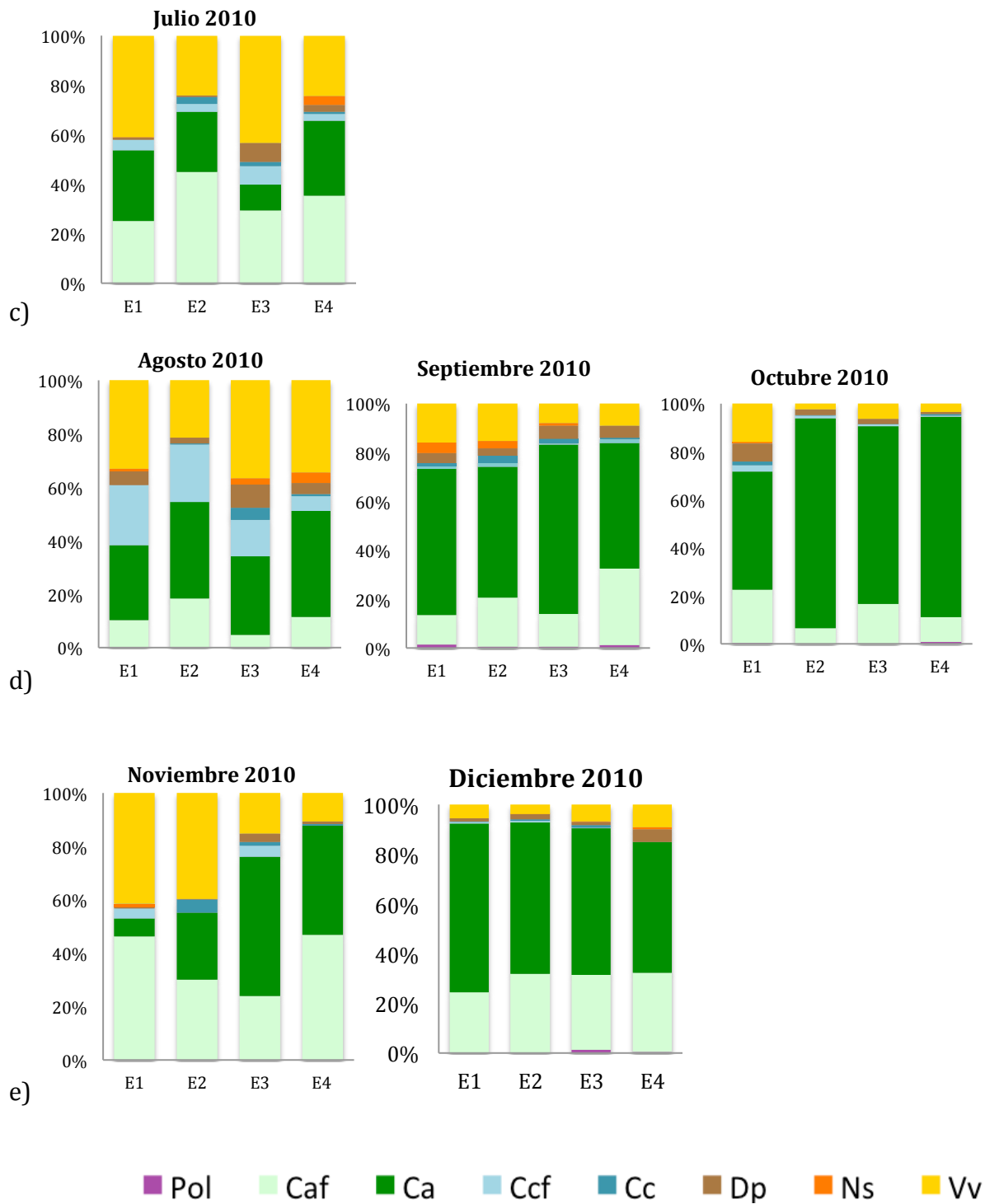


Figura 10. Porcentajes relativos por temporada de los componentes de la MTP. Se muestran meses representativos para: a) E.tar-1, b) Mezcla, c) E.tem., d) E.B.E., e) E.tar-2. Categorías: Pol: granos de polen, Caf: frústulos de *C. alchichicana*, Ca: *C. alchichicana* con contenido celular, Ccf: frústulos de *C. choctawhatcheeana*, Cc: *C. choctawhatcheeana* con contenido celular, Dp: diatomeas pennales, Ns: *Nodularia spumigena*, Vv: vidrio volcánico.

- **Relación entre estaciones**

Se realizaron pruebas de ANDEVA de una vía a los componentes de la MTP donde se mostró que se presentaron diferencias significativas entre estaciones para cada temporada. Durante la estratificación tardía uno, para las Ca las diferencias significativamente mayores fueron en la E1 comparada con la E3, que la E3 fue mayor a la E4 (noviembre). Para las Caf, la E1 fue mayor a E3, E4 (noviembre) y a la E2 (diciembre); la E2 fue menor a E4 (diciembre). Las Dp fueron mayores en la E1 contra la E3 (noviembre). Para el Vv la E1 fue menor que las E2, E3 y E4 (noviembre, diciembre), y la E2 menor a E3 (diciembre).

En la temporada de mezcla las siguientes categorías tuvieron diferencias significativas. Para las Ca la E2 fue menor a la E1 y E3 (febrero y abril). En los Caf la E1 fue mayor a la E2 y E4 (febrero y marzo); la E3 fue mayor a la E4 (febrero) y menor a la E1 y E2 (abril). Para las Cc la E1 fue menor a E3 y E4; la E2 fue menor a la E3 y E4 (marzo). Para los Ccf la E1 fue menor a las estaciones 2, 3 y 4 (febrero y abril); la E2 fue menor a la E3 (febrero) y a la E4 (febrero y abril). La Ns obtuvo para la E1 diferencias significativamente mayores contra las E2 y E3 (febrero). Para el Vv la E4 fue mayor a la E2 y E3.

Para el caso de la estratificación temprana, en las Ca se obtuvieron diferencias significativamente menores entre la E3 y la E1, E2 (mayo) y E4 (mayo, junio y julio). En la categoría de los Caf la E3 fue mayor a la E1 y E2 ; adicionalmente, la E3 fue mayor a la E4 (mayo.2). Para las Cc las diferencias se mostraron en la E1 mayor a la E2, E3 y E4 (mayo.24). Para el caso de los Ccf la E1 fue menor que las estaciones 2, 3 y 4; así como la E2 fue menor que la E4 (mayo.24). Por último para el Vv la E1 fue menor a la E4 (mayo.24).

Respecto a la estratificación bien establecida, se mostraron diferencias en las siguientes categorías: en las Ca la E1 fue menor a las E2, E3 y E4 (octubre). Se obtuvo para los Caf que la E2 fue menor a la E3 (agosto); E4 mayor a la E1 y E3 (septiembre); E2 menor a E1 y a E3 (octubre). Para las Cc la E3 fue mayor a la E1 y E2 (agosto). El Vv obtuvo una diferencia significativamente menor de la E1 con respecto a la E2.

Por último, se observó que en la estratificación tardía-2 las Ca obtuvieron diferencias significativamente menores para la E1 contra las E3 y E4 (noviembre); la E2 fue igualmente menor que la E3 (noviembre) y la E1 fue mayor a la E4 (diciembre). Para el Vv la E1 fue mayor a la E3; mientras que la E4 fue menor a la E1 (noviembre) y mayor a la E2 (diciembre).

A pesar de que se reconocieron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las estaciones lejanas y cercanas a la orilla para los componentes de la MTP en las distintas estaciones y temporadas, no existió una clara tendencia en la composición que indicara un aporte creciente como se había hipotetizado. Tal es el caso de *N. spumigena* que para ninguna época se encontraron diferencias significativas entre las estaciones de muestreo. Por último, en el caso de las células de *Cyclotella alchichicana*, *C. choctawhatcheeana* y el vidrio volcánico en algunos periodos se registraron diferencias significativamente ($p < 0.05$) mayores entre las estaciones más cercanas a la orilla (E3 y E4) con respecto a las centrales (E1 y E2), aunque no es una tendencia constante. Adicionalmente, se realizó un ANDEVA de medidas repetidas, donde se corroboró que las diferencias significativas se dieron principalmente para las diatomeas del género *C. alchichicana* así como sus frústulos vacíos y el vidrio volcánico, igualmente sin reportar un patrón de sedimentación.

8. DISCUSIÓN

Existe poca información sobre los flujos de carbono particulado en lagos tropicales. En la Tabla 4 se comparan los flujos medidos en este estudio con los de otros lagos del mundo con características afines al lago Alchichica. Los rangos obtenidos en otros cuerpos acuáticos epicontinentales profundos y de características tróficas semejantes a Alchichica (oligo y mesotróficos) resultaron mayores en el caso de lago Kinneret y para los demás fueron similares o por debajo de los valores medidos en este estudio.

Para el caso de los flujos de MTP, el lago Malawi presentó valores más bajos que los obtenidos en este estudio. Debido a de que el lago Malawi es más grande y profundo (29,600 km² y $Z_{\max} = 706$ m), su producción primaria es baja en la zona central donde fue realizado el muestreo (Pilschaln 2004).

El lago Mergozzo posee dimensiones similares a las de Alchichica (1.81 km² y $Z_{\max} = 73$ m) pero, a diferencia de Alchichica y como es común en los sistemas oligotróficos, la mayor parte del fitoplancton es de talla pequeña. Por lo anterior, las magnitudes de los flujos en el lago Mergozzo son menores que en Alchichica en donde predomina el fitoplancton de talla grande.

Tabla 4. Rango de variación de flujos de MTP y COP en diferentes lagos del mundo; valores mostrados en $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$. [* Para el lago Alchichica se muestran las estaciones centrales (E1 y E2) en el primer renglón y las cercanas a la orilla (E3 y E4) en el segundo].

Lago	Estado trófico	FMTP	FCOP	Referencia
Malawi (Este de África)	Oligotrófico	10 - 480	-	Pilschaln (2004)
Mergozzo (Italia)	Oligotrófico	250 - 1,200	86 - 170	Callieri <i>et al.</i> (1991)
Kinneret (Israel)	Oligotrófico	1,000 - 13,500	-	Ecker <i>et al.</i> (2003)
Superior (EUA)	Oligotrófico	-	60 - 90	Baker <i>et al.</i> (1991)
Lucerna (Suiza)	Mesotrófico	-	160 - 212	Bloesch <i>et al.</i> (1988)
Chuzenji (Japon)	Oligotrófico	-	50 - 470	Galvez y Niell (1992)
Alchichica (México)*	Oligotrófico	636 - 2382 612 - 4480	145 - 485 149 - 772	Este estudio

A diferencia de los lagos anteriores, el lago Kinneret presenta magnitudes de similares a mayores que en Alchichica. Los valores mínimos se relacionan con el florecimiento del dinoflagelado de talla grande *Peridinium gatunense*. Por el otro lado, las magnitudes más elevadas se relacionan con la resuspensión de sedimento dentro del lago (Ecker *et al.* 2003).

Los valores de los flujos de CTP en Alchichica son comparables con los flujos de COP de otros lagos ya que en Alchichica la mayor parte del material sedimentado (> 90%) proviene de la fracción autóctona y principalmente orgánica (Oseguera *et al.* 2010), por lo que se tomará como referencia para las siguientes descripciones.

El lago Chuzenji, en Japón, presenta flujos máximos de COP similares a los de Alchichica. Sin embargo, y a diferencia de éste último, son en gran medida producto del aporte de COP a través de los numerosos ríos tributarios (Gálvez y Niell 1992). Por otro lado, los mayores flujos en Chuzenji se relacionan con la resuspensión de sedimento causada por la entrada de agua los tributarios. Lo anterior no es de extrañar, conociendo que los ríos funcionan como conductos de carbono terrestre producido en la cuenca hacia los lagos (Cole 2007).

En el lago mesotrófico Lucerna, en Suiza, la exportación del fitoplancton se atribuye al exceso de biomasa producida en la zona eufótica (Bloesch *et al.* 1988), pero la mayor

parte de éste es de talla pequeña y está expuesto a fuerte presión de depredación. Por lo anterior, los flujos medidos en Lucerna son menores que en Alchichica.

Según la teoría dinámica de los lagos (Hakanson y Janson, 2002) los eventos de resuspensión pueden considerarse importantes si la proporción dinámica, calculada a partir de dividir la raíz cuadrada de la superficie del lago en km² entre la profundidad media del mismo en m, se encuentra dentro del rango de 0.1 y 1.1. En Alchichica esta proporción se encuentra por debajo del intervalo ($\sqrt{2.3 \text{ km}^2 / 40.9} = 0.04$) por lo que la resuspensión de sedimentos no es un punto crítico a ser considerado.

Comparando al lago Superior, EUA, con Alchichica, los valores del primero también resultaron menores. Baker *et al.* (1991) indican que en el lago Superior las magnitudes bajas obtenidas en las trampas de fondo fueron menores que las de trampas superficiales debido a que la exportación del FCOP al fondo presenta un alto grado de degradación como consecuencia del gran número de poblaciones de micro y macrofauna, que dependen de éste material. Además, el fitoplancton en el lago Superior es principalmente de talla pequeña (< 2 µm).

Contrastando los resultados obtenidos en el presente trabajo con estudios previos realizados en el lago Alchichica (Tabla 5), se observa claramente que existen diferencias interanuales en los distintos flujos. Las estaciones centrales resultaron de similares a mayores que las registradas por Oseguera *et al.* (2011) y Oseguera y Alcocer (2011). Las diferencias sobresalientes se presentan entre el centro y la orilla del lago. Los flujos de MTP fueron mayores y los de COP y Clo-a similares o menores cerca de la orilla.

Tabla 5. Flujos promedio en temporada de mezcla y estratificación (\pm desviación estándar) en las trampas de fondo para cada flujo en el lago Alchichica.

Tipo de flujo	Estación	Mezcla mg m ⁻² d ⁻¹	Estratificación mg m ⁻² d ⁻¹	Referencia
MTP	centro	602 ± 230	355 ± 78	Oseguera y Alcocer (2011)
	centro	1855 ± 302	1046 ± 414	Este estudio
	orilla	2294 ± 758	1502 ± 880	
COP	centro	301 ± 115	177 ± 39	Oseguera <i>et al.</i> (2011)
	centro	285 ± 38	243 ± 92	Este estudio
	orilla	369 ± 61	274 ± 153	
Clo-a	centro	7.7 ± 4.3	1.9 ± 1.8	Oseguera y Alcocer (2011)
	centro	5.5 ± 2.1	2.5 ± 1.2	Este estudio
	orilla	6.2 ± 2.0	2.8 ± 1.7	

Los flujos más elevados de MTP, COP y Clo-a para el lago Alchichica se relacionan, en gran medida, con la exportación de material autóctono. Durante y después de los florecimientos, los frústulos silíceos de las diatomeas (principalmente de talla grande $\geq 50 \mu\text{m}$) forman agregados y caen masivamente lo que acelera su caída al fondo (Adame *et al.* 2008, Ardiles *et al.* 2012). El máximo profundo de clorofila (DCM) también se observó después de los florecimientos mencionados, aunque con menor intensidad, durante la temporada bien establecida.

Los flujos de MTP y COP de las estaciones cercanas a la costa revelan que la exportación de seston es mayor a lo que se registra en el centro del lago y superan el aporte total de sedimentos al fondo que se tenía registrado en Alchichica tanto para la época de mezcla como de estratificación. En el caso del FClo-a, hay que recordar que no todo el fitoplancton representado en el COP presenta clorofila-a como pigmento principal, tal es el caso de *N. spumigena* que contiene ficocianina como pigmento principal, por lo que no se refleja en estas mediciones. Sin embargo, los valores altos del FCTP durante el florecimiento de esta cianobacteria, si reflejan su aporte al sedimento.

En general, para los tres flujos analizados, las magnitudes mayores se presentaron en las dos estaciones cercanas a la orilla; sin embargo, no se encontró una tendencia de menores a mayores flujos del centro a la orilla por lo que se acepta parcialmente la hipótesis uno que menciona que “*los flujos de carbono particulado se incrementarán del centro hacia la orilla producto del transporte que llevan a cabo las corrientes generadas por el viento sobre el material biológico, particularmente de Nodularia spumigena*”. El mayor aporte a los flujos no procede de la contribución de *N. spumigena*, la cual no fue significativamente diferente entre estaciones, sino el aporte de la diatomea *C. alchichicana*.

Los flujos de MTP, CTP y Clo-a coinciden con lo reportado por varios autores (p.ej., Velasco *et al.* 2011, Oseguera y Alcocer 2011, Oseguera *et al.* 2011) en que son principalmente consecuencia de los dos florecimientos fitoplanctónicos que ocurren regularmente en el lago, aunado a su gran tamaño, gran cantidad de biomasa y a que la mayoría de esta materia no es consumida por el zooplancton sino que se agrega y se hunde junto con el fitodetrito, predominando la exportación por debajo de la termoclina hasta el sedimento.

Como se encontró en los trabajos antes mencionados, el mayor aporte de materia sedimentada en Alchichica se da a través del flujo de la MOP (materia orgánica particulada), principalmente la diatomea *C. alchichicana*, de manera que en el presente estudio se corrobora el origen autóctono del material sedimentado como sugieren otros autores (p.ej., Ardiles *et al.* 2011; Oseguera *et al.* 2011). En menor porcentaje se encuentra el material alóctono (MIP), medido como el aporte de partículas de vidrio volcánico sedimentadas, las cuales se observan en la mayoría de los meses muestreados (Figs. 9 y 10), como también reportan Oseguera *et al.* (2010). En este último trabajo se enfatiza que el lago de Alchichica a pesar de hallarse en una región árida-semiárida con muchas fuentes de material inorgánico particulado tales como los lagos playa (Totolcingo y Tepeyahualco) y zonas agrícolas cercanas, se registra un alto contenido de este material en trampas aéreas y menor dentro de las trampas acuáticas.

Oseguera *et al.* (2010) proponen que, probablemente, los remolinos que se forman en la región se desvanecen en la orilla del lago al perder energía rápidamente en contacto con el agua fría del lago, depositando el material alóctono en la zona litoral y rara vez alcanzan la zona pelágica. Adicionalmente, las magnitudes altas coinciden con lo reportado por los autores antes mencionados, durante la temporada fría y seca (mezcla) donde los vientos fuertes, provenientes del oeste-suroeste y oeste, atraviesan el lago playa Totolcingo y tierras de cultivo que carecen de cobertura vegetal después de la cosecha. De este modo, los vientos transportan hacia el lago Alchichica partículas tanto de polvo y fertilizantes naturales como de herbicidas e insecticidas, convirtiéndolos también en una fuente potencial de contaminantes.

Las diferencias en el aporte de células de *Cyclotella* spp. y sus frústulos vacíos pueden relacionarse con su ciclo de vida. Según Froneman *et al.* (2007), cuando estas diatomeas se encuentran en crecimiento tienen menores tasas de sedimentación que cuando están en senescencia, lo que coincide con los registros obtenidos en el estudio presente, en donde los valores más altos se presentan un poco después del florecimiento de diatomeas y siguen sedimentando en los meses posteriores. En enero y febrero, cuando comienza el florecimiento, se registró un porcentaje de sedimentación del 11 al 46% por temporada de estas diatomeas y sus frústulos, a diferencia de abril a mayo, poco después del florecimiento, con un aporte de 19 a 67% (Fig. 10 a y b), lo que coincide con las magnitudes más altas (abril y mayo) registradas para el flujo de Clo-a (Fig. 8).

Se encontraron algunas diferencias significativas entre estaciones y temporadas, sin embargo, ninguna mostró un patrón constante en la sedimentación de los componentes la MTP. En el caso de la hipótesis uno, donde se esperaba encontrar un aporte menor en el centro y mayor en la orilla para el caso específico de *N. spumigena*, una de las preguntas centrales de este estudio, se puede señalar que aunque no existieron diferencias significativas en la sedimentación horizontal, en las figura 4, 5, 6 y 7 se observa que el aporte total de los flujos, de MTP y CTP, hacia las estaciones cercanas a la costa es generalmente mayor que los medidos al centro del lago, tanto en los florecimientos como después de éstos. Por lo tanto la exportación al fondo es mayor en las zonas cercanas a la costa no sólo para *N. spumigena* sino también para el resto de las categorías contabilizadas en cada temporada, según sea el caso.

Exponiendo nuevamente la hipótesis dos que indica que “*el material recolectado en las trampas de sedimento ubicadas cerca de la orilla estará compuesta por un mayor porcentaje de N. spumigena, diatomeas bentónicas (pennales) y sedimentos terrígenos en comparación con las trampas ubicadas al centro del lago en donde dominarán las diatomeas pelágicas (centrales) y será muy escaso el aporte de N. spumigena y material terrígeno*”, se puede mencionar que los resultados de las pruebas estadísticas revelan algunas diferencias significativas para cada una de las categorías, aunque no se encontró la tendencia general de sedimentación gradual de materiales considerada en la hipótesis dos.

Las especies *Cyclotella alchichicana* y *C. choctawhatcheeana* se mantuvieron presentes a lo largo del año. *C. choctawhatcheeana* presentó porcentajes más bajos en comparación con *C. alchichicana*, que resultó ser la constituyente principal dentro de la materia total particulada (tanto las células como sus frústulos vacíos).

Para la cianobacteria *N. spumigena*, presente principalmente durante la estratificación temprana, su sedimentación fue similar en porcentajes relativos a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo (Fig. 10 c, mayo.24). Para las diatomeas bentónicas y el polen sedimentados, cuya contribución porcentual fue menor, las diferencias estadísticas no muestran que los porcentajes sean mayores significativamente en las estaciones tres y cuatro (Fig. 10 a y d).

Por último, con respecto a la categoría del vidrio volcánico, Oseguera *et al.* (2010) sugiere que se presenta un depósito pronto de vidrio volcánico cerca de la orilla del lago en

la superficie, que no se refleja en las trampas de fondo sino que se observó una distribución en las cuatro trampas sin un patrón definido.

Filonov *et. al.* (2006) explican la formación de dos rizados en la superficie de Alchichica formados por la circulación de la brisa de montaña. Éstos tienen influencia en capa de mezcla por lo que se sugiere que pueden estar relacionados con el movimiento de la materia particulada en esta capa del lago.

9. CONCLUSIONES

1. Los flujos más elevados de MTP, CTP y Clo-a a lo largo del año se presentaron en tres momentos: el primero relacionado con el florecimiento invernal de diatomeas (*C. alchichicana*) en temporada de mezcla, el segundo con el florecimiento primaveral de cianobacterias (*N. spumigena*) durante la estratificación temprana y el tercero, de menor intensidad, con la formación del DCM durante la estratificación bien establecida.

2. Existen diferencias horizontales entre las estaciones; los mayores flujos de MTP, CTP y Clo-a se presentaron en las estaciones cercanas a la orilla del lago. Estas diferencias se derivan, muy probablemente, por el transporte que llevan a cabo las corrientes generadas por el viento, no solo de *Nodularia spumigena*, sino también para los demás constituyentes de la MTP. Por lo anterior, se acepta la hipótesis uno que enuncia que “*los flujos de carbono particulado se incrementarán del centro hacia la orilla producto del transporte que llevan a cabo las corrientes generadas por el viento sobre el material biológico*”.

3. Los principales constituyentes de la materia total particulada a lo largo del ciclo de muestreo son la diatomea *Cyclotella alchichicana* y sus frústulos vacíos.

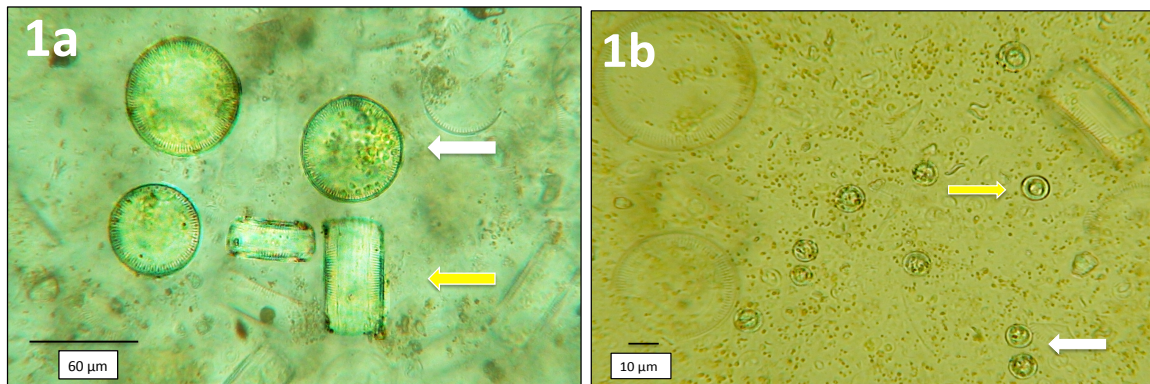
4. A pesar de que, en general, los flujos analizados resultaron mayores en las trampas cercanas a la orilla, la composición del MTP resultó ser similar entre estaciones, esto es, no se encontró una contribución porcentual mayor de *Nodularia spumigena*, diatomeas pennales ni material de origen terrígeno (alóctono) en las estaciones cercanas a la orilla. Por lo tanto, se rechaza la segunda hipótesis que indica que “*el material recolectado en las trampas de sedimento ubicadas cerca de la orilla estará compuesto por un mayor porcentaje de N. spumigena, diatomeas bentónicas (pennales) y sedimentos terrígenos en comparación con las trampas ubicadas al centro del lago en donde dominarán las diatomeas pelágicas (centrales) y será muy escaso el aporte de N. spumigena y material terrígeno*”.

5. El flujo anual de MTP exportado al fondo del lago fue para la E1 = 0.45 ± 0.01 , E2 = 0.46 ± 0.02 , E3 = 0.57 ± 0.03 y E4 = 0.73 ± 0.04 , con un promedio de 0.56 ± 0.03 kg m⁻² año⁻¹. Para el FCTP fue para la E1 = 0.092 ± 0.002 , E2 = 0.086 ± 0.002 , E3 = 0.097 ± 0.003 y E4 = 0.111 ± 0.003 kg m⁻² año⁻¹, con un flujo promedio anual de 0.096 ± 0.008 kg m⁻² año⁻¹.

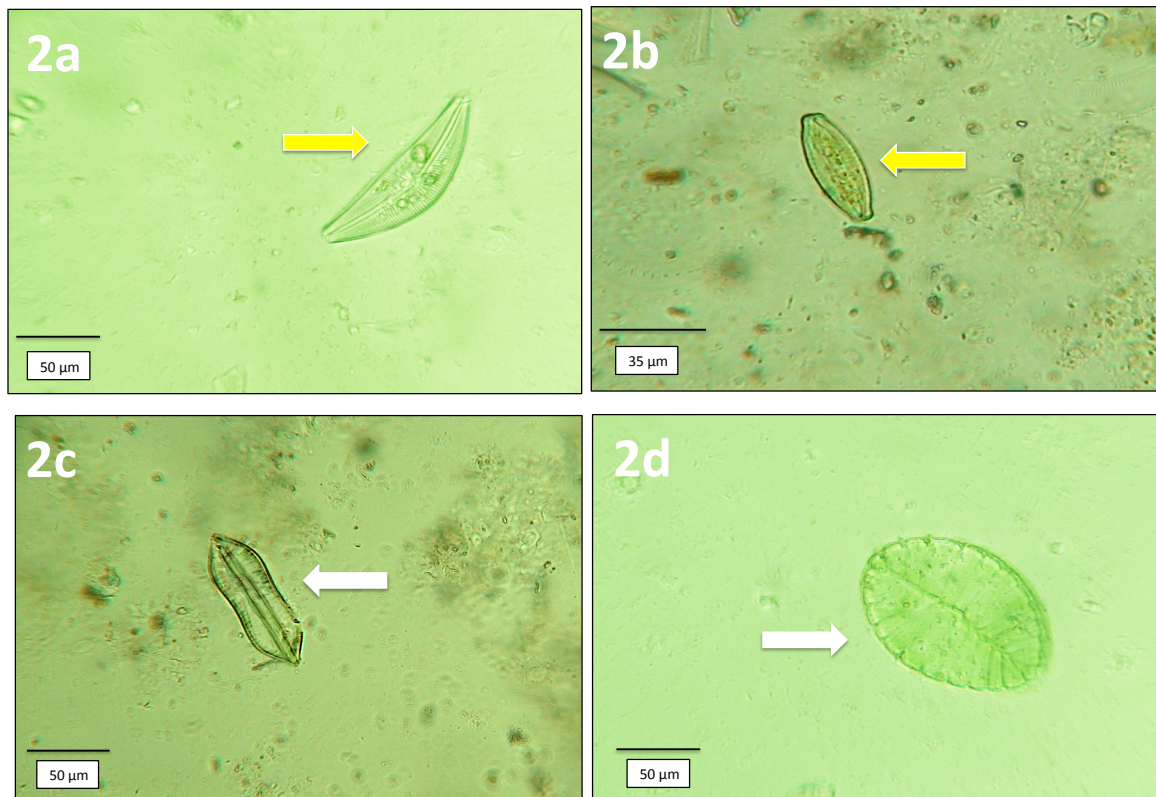
6. El carbono exportado hacia el hipolimnion del lago fue en general más alto en las estaciones cercanas a la orilla que en las centrales; asimismo, fue más elevado comparado con otros lagos de características tróficas similares o incluso mayores y con estudios realizados anteriormente en Alchichica. Lo anterior indica que se ha subestimado el aporte sedimentario total en los estudios anteriores en los que solo se evaluaron los flujos al centro del lago.

10. ANEXO 1

Componentes de la materia total particulada (MTP) del lago Alchichica:

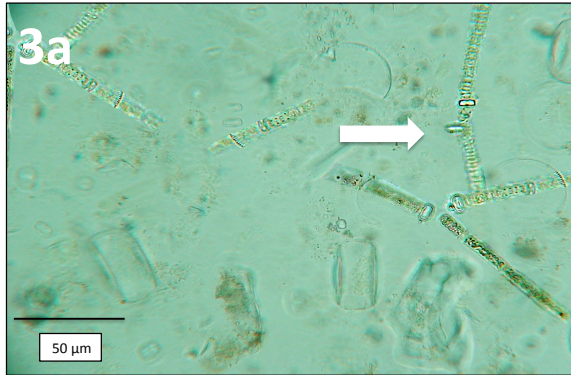


Diatomeas centrales: **1a.** *Cyclotella alchichicana*, vista frontal y lateral (frústulo vacío); **1b.** *Cyclotella choctawhatcheeana*, vista frontal.



Diatomeas pennales*: **2a, b, c y d** vista valvar de especies no identificadas.

* Flecha amarilla células con contenido celular, flecha blanca sin contenido (frústulo vacío).



Filamentos de *Nodularia spumigena*: **3a** en la E4 y **3b** en la E1.



4. Partículas de vidrio volcánico. **5.** Granos de polen.

11. BIBLIOGRAFÍA

Adame M.F., Alcocer J. y Escobar E. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology*. 53:22-31.

Alcocer J., Lugo A., Escobar E., Sánchez M.R. y Vilaclara G. 2000. Water column stratification and its implication in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, México. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 27: 3166-3169.

Alcocer J., López D. y Oseguera L. 2007. Dinámica del carbono orgánico particulado en un lago tropical profundo. En: *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México* (Comps. B Hernández de la Torre & G. Gaxiola). INE-CICECE, México. 239-247.

Arar E. J. y Collins G. B. 1997. In-vitro determination of chlorophyll a and pheophytin in marine and freshwater algae by fluorescence: Cincinnati. U.S. Environmental Protection Agency. Método EPA 445.

Ardiles V., Alcocer J., Vilaclara G., Oseguera L. y Velasco L. 2011. Diatom fluxes in a tropical, oligotrophic lake dominated by large-sized phytoplankton. *Hydrobiologia*. 697:77-90.

Baker J. R., Eisenreich S. J. y Eadie B.J. 1991. Sediment trap fluxes, and benthic recycling of organic carbon, polycyclic aromatic hydrocarbons, and polychlorobiphenyl congeners in Lake Superior. *Environmental Science and Technology* 25: 500-509.

Bianchi T.S., Rolff C., Widbom B. y Elmgren R. 2002. Phytoplankton pigments in Baltic sea seston and sediments: seasonal variability, fluxes, and transformation. *Estuarine, coastal and shelf science*. 55:369- 382.

Brandon R. A., E. J. Maruska y W. T. Rumph. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla; México. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 80:112-125.

Bloesch J. 1994. A review of methods used to measure sediment resuspension. *Hydrobiologia*. 284: 13- 18.

Bloesch J., Bossard P., Bühner H., Bürgi H. R. y Uehlinger U. 1988. Can results from limnocorral experiments be transferred to *in situ* conditions?. *Hydrobiologia*. 159(3), 297-308.

Callieri C., Bertoni C., De Marco C. y Contesini M. 1991. Settling flux and sinking velocity of seston in Lago Di Mergozzo (Northern Italy) and influence of microbial activity on the decomposition of entrapped organic material. *Hydrobiologia*, 213(2), 155-165.

Callieri C. 1997. Sedimentation and aggregate dynamics in lake Maggiore, a large deep lake in Northern Italy. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia*, 56: 37-50.

Cole G.A. 1994. Textbook of limnology. Waveland Press, Inc., U.S.A. 238 pp.

Cole J. J., Prairie Y. T., Caracao N.F., McDowell W. H., Tranvik L. J., Striegl R. G., Duarte C. M., Kortelainen P., Downing J. A., Middelburg J. J. y Melack J. 2007. Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget. *Ecosystems*, 10(1), 172-185.

CONABIO. 2011. La biodiversidad en Puebla, Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; Gobierno del Estado Puebla.; Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.

De Buen, F. 1945. Investigaciones sobre ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 16: 475-532.

Gasca, D. A. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos cráter de la cuenca de Oriental. Puebla-Tlaxcala-Veracruz, Colección Científica Prehistoria 98. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F. 55 pp.

Ducklow W., Steinberg K. y Buesseler O. 2001. Upper Ocean Carbon Export and the Biological Pump. *Oceanography*, 14: 4.

Escobar Briones, E., J. Alcocer, E. Cienfuegos y P. Morales. 1998. Carbon stable isotopes of pelagic and littoral communities in Alchichica crater-lake, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research* 7:345-355.

EURACHEM Group. 2000. Quantifying Uncertainty in Analytical Measurement. Second edition. CITAC Guide CG4. 126 pp.

Filonov, A. y Alcocer J. 2002. Internal waves in a tropical crater-lake: Alchichica, Central México. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 28: 1857-1860.

Filonov A., Tereshchenko I. y Alcocer J. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33(7).

Flett F. 2003. Understanding the PB-210 Method. Página electrónica: <http://www.flettresearch.ca/Webdoc4.htm>

Gasca A. 1981. Algunas notas de la génesis de los lagos de la Cuenca Oriental, Puebla-Tlaxcala-Veracruz. Colección Científica Prehistoria 98. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 98 pp.

Hernández B. 2011. Flujo de carbono particulado en un lago oligotrófico tropical. Tesis M. en C. ICMYL. 24-45 pp.

Hernández M., Escobar E. y Alcocer J. 2010. Ensamble de crustáceos bentónicos en un lago salino tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:S, 133-140.

Honjo S. 1997. The Rain of Ocean Particles and Earth's Carbon Cycle. *Oceanus* 40, 8-9.

Gitay, H, Suárez A., Watson R. y Dokken D. Climate Change and Biodiversity. 2002. IPCC Technical Paper V. Intergovernmental Panel On Climate Change (IPCC). 11-43.

International vocabulary of metrology – Basic and general concepts and associated terms (VIM). 2012. Geneva, 3ª. edición.

Jansson, A. 1979. A new species of *Krizousacorixa* from Mexico (Heteroptera, Corixidae). *Pan-Pacific Entomologist* 55: 258-260.

JCGM/WG 1 (Working Group 1 of the Joint Committee for Guides in Metrology). 2008. Evaluation of measurement data – Guide to the expression of uncertainty in measurement. BIPM, IEC, IFCC, ILAC, ISO, IUPAC, IUPAP and OIML. 134 pp.

Jiao, N., Robinson, C., Azam, F., Thomas, H., Baltar, F., Dang, H., Hardman-Mountford, N. J., Jhonson, M., Kirchman, D.L. Koch, B. P. Legendre, L. Li, C. Liu, J. Luo, J. Luo, Y.W. Mitra A. Romanou, A. Tang, K. Wang, X. Zhang, C. y Zhang, R. 2014. Mechanisms of microbial carbon sequestration in the ocean–future research directions. *Biogeosciences*, 11(19), 5285-5306.

Karl, D. M., Dore, J. E., Hebel, D. V. y Winn, C. 1991. Procedures for particulate carbon, nitrogen, phosphorus and total mass analyses used in the US - JGOFS Hawaii Ocean time - series program. *Marine particles: Analysis and characterization*. 71-77.

Legendre L. 1999. Environment fate of biogenic carbon in lakes. *Japanese Journal of Limnology*. 60: 1-10.

Libes Susan M. 2009. Introduction to marine biogeochemistry. 2da. Ed. Academic Press. EUA. 909 pp.

Martínez J., Fernández A. y Osnaya P. (compiladores). 2004. Cambio climático global: una visión desde México. Instituto Nacional de Ecología. 77-84.

Margalef R. 1983. Limnología. Ediciones Omega. Barcelona. 951 pp.

Lutz M. J., Caldeira K., Dunbar R.B. y Behrenfeld M.J. 2007. Seasonal rhythms of net primary production and particulate organic carbon flux to depth describe the efficiency of biological pump in the global ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978–2012), 112: C 10.

Oliva M.G., Alcocer J., Lugo A. y Cantoral-Uriza E. 2011. Morphological study of *Cyclotella choctawatcheana* Prasad (Stephanodiscaceae) from a saline mexican lake. *Saline Systems*, 4: 17.

Oliva M.G., Alcocer J., Lugo A., Peralta L. y Oseguera L. 2009. Planktonic bloom-forming *Nodularia* in the saline lake Alchichica, México. *Natural Resources and Environmental Issues*, 15: 1, 22.

Oliva M.G., Alcocer J., Lugo A. y Cantoral-Uriza E. 2006. *Cyclotella alchichicana* sp. nov. from a saline mexican lake. *Diatome Reserch*, 21(1): 81-89.

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

Oseguera L. y Alcocer J. 2011. Flujos de seston en el lago de Alchichica, México. En: *Interacciones del Planeta Tierra*. Gío-Argáez F. Raúl & Rosales Hoz M.T. Leticia editores. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 151-159.

Oseguera L., Alcocer J. y Peralta L. 2011. Flujo de carbono particulado en un lago oligotrófico con dominancia de fitoplancton de talla grande. En: *Interacciones del Planeta Tierra*. Gío-Argáez F. Raúl & Rosales Hoz M.T. Leticia editores. ICMYL, UNAM. 141-150.

Oseguera L., Alcocer J. y Vilaclara G. 2010. Relative importance of dust inputs and aquatic biological production as sources of lake sediments in an oligotrophic lake in a semi-arid area. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36: 419-426.

Pilskaln CH. 2004. Seasonal and interannual particle export in an African rift valley lake: a 5 year record from Lake Malawi, Sothern East Africa. *Limnology and Oceanography* 49: 964-977.

Sagarin, R., Dawson, M., Karl, D., Michael, A., Murray, B., Orbach, M., y Clair, N. S. 2007. Iron fertilization in the ocean for climate mitigation: Legal, economic, and environmental challenges. Nichols School of the Environment, Duke University. 14 pp.

Sobek S., Tranvik L.J. y Cole J. 2005. Temperature independence of carbone dioxide supersaturation in global lakes. *Global Biogeochemical Cycles*. 19 (2).

Stocker T. F., Qin D., Plattner G. K., Tignor M., Allen S. K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V. y Midgley, B. M. 2013. IPCC: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton methodick. *Mitteilungen-Internationale Vereinigung für Limniogie*, 9: 1-38.

Velasco, L., Ardiles, V. y Alcocer, J. 2011. Sedimentación de las principales especies de fitoplancton en el lago de Alchichica, México. En: *Interacciones en el Planeta Tierra*. Gío-Argaez R. y Rosales-Hoz M.T.L. Editores. ICMYL, UNAM. 161-173.

Valdes, J. R., Buesseler, K. O., y Price, J. F. (1997). A new way to catch the rain. *OCEANUS-WOODS HOLE MASS.*, 40, 33-35.

Veronesi M.L., Barbieri A. y Hanselmann W. 2002. Phosphorus, carbon and nitrogen enrichment during sedimentation in a seasonally anoxic lake (Lake Lugano, Switzerland). *Journal of Limnology*. 61: 215-223.

Viner Y., Zohary T. y Gasith A. 2003. Dinoflagellate bloom development and collapse in Lake Kinneret: a sediment trap study. *Journal of Plankton Research*, 25(6): 591-602.

Vilaclara G., Chávez M., Lugo A., González H. y Gaytán M. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla state, México. *Verhandlugen der Internationalen Vereinigug fur theoretische und angewandte Limnologie*. 25: 435-440.

Weyhenmeyer G. A. Hakanson L. y Meili M. 1997. A validated model for daily variations in the flux, origin distribution of settling particles within lakes. *Limnology and Oceanography*, 42: 1517-1529.

World Meteorological Organization (WMO). 1997. *Comprehensive Assesment of the Freshwater Resources of the World*. Geneva.

World Resources Institute, UNDP, UNEP, World Bank. 2001. *People and Ecosystems. The Fraying Web of Life*. World Resources Institute. 103- 118.