



Universidad Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza



*Estructura de la comunidad fitoplanctónica durante las etapas hidrodinámicas del lago
La Preciosa, Puebla*

Tesis que para obtener el título de Bióloga, presenta:

Mariell Morán Ventura

Director de Tesis:

Dr. Justo Salvador Hernández Avilés

Ciudad de México, 2016



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.

DEDICATORIAS

*Digno espacio para expresarte mis afectos, pero omitir no es mentir, y lo peor es que me quieras así;
sólo espero nunca hacerte dudar de la existencia de mis sentimientos por ti.
Porque ausencia no significa abandono, y vice versa...*

A mi familia; a mis padres, y a mis hermanos:

*"Cause when you're running by yourself,
it's hard to find someone to hold your hand."
Oblivion — Grimes*

A mis amigos:

Irene...Perla Eunice...Abigail...

Sarai Elizabeth, Marisol Guadalupe, Karina...

Amarantha Lizeth, José Antonio, Axayacatl, Levinn, Ana Gabriela, Dianelly...

*"Don't go out much at all,
I've never been the type to call.
I realize to be happy,
maybe I need a little company."
Happy — Marina + the Diamonds*

A: Hugo Abraham, y Valeria...

*"And the license said you had to stick around until I was dead,
but if you're tired of looking at my face,
I guess I already am."
Divorce Song — Liz Phair*

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de México, a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, a la Carrera de Biología, por la formación académica y profesional brindada.

A mis sinodales: Dr. José Luis Gómez Márquez, Dr. Guillermo Artemio Blancas Arroyo, Biól. Angélica Elaine Gonzáles Schaff, Biól. José Luis Guzmán Santiago, por sus comentarios y observaciones, con su perspectiva contribuyeron a la mejora de este trabajo.

En particular al Dr. Justo Salvador Hernández Avilés, director de mi tesis, por aceptarme en su laboratorio, incluirme en sus proyectos, y compartirme su conocimiento. Por su eterna confianza.

Al equipo de laboratorio de Limnoecología FESZ, por su apoyo durante la toma de muestras y colaboración en el procesamiento de estas.

En especial, al Biól. Luis Alberto Vizuet Martínez y a la Biól. Aranza Ivonne Daw Guerrero, así como a la Biól. Lorena Escobar Limón y al Biól. Jesús Torres Huesca, por su infinita disposición y paciencia en la enseñanza y discusión de técnicas y temas, por guiarme durante mi estancia en el laboratorio, y a lo largo de la elaboración de este estudio. Por su amistad.

Al Proyecto de Investigación en Limnología Tropical de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala; al Biól. Miguel Pavel Reyes Rodríguez, a la M. en C. Miriam Martínez Chávez, a la Dr. Elizabeth Ortega Mayagoitia, por la orientación y facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

Investigación realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN219313 con el proyecto: Dinámica del plancton procariota en lagos monomícticos cálidos volcánicos en la Cuenca Oriental Puebla.

*"Nothing happens in contradiction to nature,
only in contradiction to what we know of it."*

- Dana Scully

Contenido

RESUMEN-----	1 -
I. INTRODUCCIÓN -----	2 -
II. HIPÓTESIS -----	4 -
III. OBJETIVO-----	5 -
3. 1. General-----	5 -
3. 2. Particular-----	5 -
IV. MÉTODO -----	6 -
4. 2. Zona de estudio -----	6 -
4. 2. Muestreo -----	7 -
4. 2. 1 Campo -----	7 -
4. 2. 2. Laboratorio-----	8 -
4. 2. 3. Gabinete-----	8 -
V. RESULTADOS -----	10 -
5. 1. Hidrodinámica -----	10 -
5. 2 Parámetros Físico-Químicos -----	11 -
5. 2. 1. Total de Sólidos Disueltos y Conductividad Eléctrica-----	11 -
5. 2. 2. Alcalinidad y pH-----	12 -
5. 2. 3. Durezas -----	13 -
5. 3. Nutrientes-----	14 -
5. 3. 1. Fósforo Soluble Reactivo (FSR) -----	14 -
5. 3. 2. Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID)-----	15 -
5. 3. 3. Silicatos (SiO ₄)-----	16 -
5. 4. Parámetros Biológicos-----	17 -
5. 4. 1. Fracción grande (nano- y microfitoplancton)-----	17 -
5. 4. 2. Fracción pequeña (picoplancton autotrófico) -----	22 -
5. 5. Análisis-----	24 -
5. 5. 1. Análisis Ecológico-----	24 -
5. 5. 2 Análisis Estadístico-----	25 -
VI. DISCUSIÓN -----	36 -
VII. CONCLUSIONES -----	48 -
LITERATURA CITADA -----	49 -
ANEXOS-----	55 -
I. Valores reales de temperatura y oxígeno disuelto. -----	55 -
II. A. Valores reales de las densidades fitoplanctónicas por especie.-----	56 -
II. B. Valores reales de las biomásas fitoplanctónicas por especie. -----	57 -
III. Valores reales de la densidad y biomasa del picoplancton autotrófico.-----	58 -

Índice de Figuras

Figura. 1. Localización geográfica de los axalapascos de la Cuenca Oriental, Puebla -----	6 -
Figura. 2. Perfiles verticales de temperatura y oxígeno disuelto, con la extensión de la zona eufótica, y sus respectivas clinas (termoclina y oxiclina)-----	10 -
Figura. 3. Concentraciones sobre la alcalinidad de carbonatos y bicarbonatos, y variación del pH -----	12 -
Figura. 4. Concentraciones de las durezas: total, temporal, permanente y de calcio -----	13 -
Figura. 5. Concentraciones de fósforo reactivo soluble -----	14 -
Figura. 6. Concentraciones promedio del nitrógeno inorgánico disuelto -----	15 -
Figura. 7. Concentración media de las formas nitrogenadas: amonio, nitritos, y nitratos -----	15 -
Figura. 8. Concentraciones promedio de silicatos -----	16 -
Figura. 9. Distribución temporal de las densidades fitoplanctónicas totales por división -----	18 -
Figura. 10. Biomasa fitoplanctónica total por división en cada etapa hidrodinámica -----	19 -
Figura. 11. Distribución espacio-temporal de las densidades fitoplanctónicas por especie -----	20 -
Figura. 12. Biomasa de las especies fitoplanctónicas en el lago La Preciosa -----	21 -
Figura. 13. Distribución espacio-temporal de la densidad del picoplancton autotrófico -----	22 -
Figura. 14. Biomasa del picoplancton autotrófico presente en el lago La Preciosa -----	23 -
Figura. 15. Diagrama Olmstead-Tukey de las especies fitoplanctónicas en el lago La Preciosa -----	24 -
Figura. 16. Diagrama de cajas múltiples con muescas respecto a la temperatura -----	25 -
Figura. 17. Diagrama de cajas múltiples con muescas sobre la concentración de oxígeno -----	26 -
Figura. 18. Diagrama de cajas múltiples con respecto al pH -----	26 -
Figura. 19. Diagrama de cajas múltiples sobre la concentración de carbonatos -----	27 -
Figura. 20. Gráfico de medias sobre la concentración de bicarbonatos -----	27 -
Figura. 21. Diagrama de cajas múltiples con muescas sobre la concentración de la dureza temporal -----	28 -
Figura. 22. Diagrama de cajas múltiples sobre la concentración de la dureza de calcio -----	28 -
Figura. 23. Diagrama de cajas múltiples con muescas sobre la concentración del nitrógeno inorgánico disuelto -----	29 -
Figura. 24. Diagrama de cajas múltiples con muescas sobre la concentración de los silicatos -----	29 -
Figura. 25. Diagrama de ordenación respecto a los dos primeros componentes por ACP -----	33 -
Figura. 26. Diagrama de ordenación de ACC para las variables bióticas y abióticas -----	35 -
Figura. 27. Lago “La Preciosa” durante el evento de emblanquecimiento -----	45 -
Figura. 28. Variación temporal de la densidad por especie dominante, de acuerdo al diagrama Olmstead-Tukey -----	46 -

Índice de Tablas

Tabla 1. Clasificación del fitoplancton por tamaños -----	2 -
Tabla 2. Concentración media del total de sólidos disueltos, y de la conductividad eléctrica -----	11 -
Tabla 3. Composición fitoplanctónica durante el estudio del lago la Preciosa, con su respectivo nivel de organización y volumen -----	18 -
Tabla 4. Riqueza específica e índices de diversidad alfa -----	25 -
Tabla 5. Correlaciones de Spearman entre la biomasa del fitoplancton por divisiones y los parámetros físico-químicos -----	30 -
Tabla 6. Correlaciones de Spearman entre la biomasa del fitoplancton por divisiones y los nutrientes ---	30 -
Tabla 7. Correlaciones de Spearman entre los parámetros físico-químicos y las especies fitoplanctónicas-	31 -
Tabla 8. Correlaciones de Spearman entre los nutrientes y las especies fitoplanctónicas -----	31 -
Tabla 9. Correlaciones de Spearman entre la biomasa del picoplancton autotrófico y los parámetros ----	32 -
Tabla 10. Eigenvalor y varianza porcentual, obtenida por ACP -----	32 -
Tabla 11. Valor de las correlaciones de cada variable en los dos primeros componentes principales ----	33 -
Tabla 12. Acotación de especies del fitoplancton de fracción grande por números -----	34 -
Tabla 13. Eigenvalores, correlación y varianza de los ejes por ACC -----	34 -
Tabla 14. Eigenvectores -----	34 -

RESUMEN

El presente estudio evaluó la comunidad fitoplanctónica en las etapas hidrodinámicas del lago La Preciosa durante un ciclo anual, incluyendo además un muestreo correspondiente al mes en el que se desarrolló el “evento de emblanquecimiento” (*whiting event*). Se examinó la diversidad y la abundancia, de la fracción grande (nano- y microfitoplancton) y pequeña (picoplancton autotrófico) del fitoplancton, así como su estructura con respecto a los parámetros limnológicos (físico-químicos y nutrimentales). Ambas fracciones fueron muestreadas con una botella Van Dorn; posteriormente el análisis de la fracción grande fue realizado con un microscopio invertido, mientras que la fracción pequeña se analizó mediante microscopía de epifluorescencia. Después, se determinaron las diferencias temporales –por etapa hidrodinámica–, y espaciales –a lo largo de la columna de agua–, que presentaron las variables, así como las correlaciones entre las mismas.

El principal determinante de la distribución fitoplanctónica en lago fue el comportamiento hidrodinámico de monomixis cálida. La fracción grande, compuesta de 16 especies pertenecientes a 4 divisiones taxonómicas (*Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Cryptophyta*, y *Cyanobacteria*), presentó una sucesión estacional caracterizada por un florecimiento invernal en el período de mezcla, protagonizado por la diatomea *Cyclotella* sp., y una dominancia de clorofitas a lo largo del período de estratificación térmica; siendo las especies del género *Oocystis* (*O. parva*, *O. sp. 1*, *O. sp. 2*, y *O. submarina*), así como *Kirchneriella* sp., y *Cosmarium* sp., junto con la única cianobacteria filamentosa del sistema, *Planktolyngbya tallingii*, los organismos dominantes. La fracción pequeña estuvo representada esencialmente por picocianobacterias (*Synechococcus* spp.); concentrándose en el metalimnio y registrando su mayor densidad durante la etapa de estratificación temprana.

I. INTRODUCCIÓN

Fitoplancton

El plancton (del griego *πλαγκτος* [planktos], “errante”) es un conjunto de organismos vivos a la deriva, en aparente suspensión, flotando o nadando débilmente, que habitan parte o toda su vida en la columna de agua de los ecosistemas acuáticos (Wetzel, 2001; Reynolds, 2006).

No representa un grupo taxonómico formal de organismos, sino que constituye una diversa matriz filogenética; incluye: virus, bacterias, protozoarios, hongos, y metazoos (Reynolds, 2006; Likens, 2010).

Los organismos planctónicos pueden ser subdivididos bajo criterios fisiológicos, taxonómicos o dimensionales (Callieri & Stockner, 2002).

A lo largo de las líneas funcionales se diferencian tres grupos: el fitoplancton, el zooplancton, y el bacterioplancton (Callieri & Stockner, 2002).

El fitoplancton es un grupo polifilético conformado por organismos esencialmente fototróficos; que comprende en su mayoría algas eucariotas y algunas procariotas (Litchman & Klausmeier, 2008; Krienitz, 2009; Moss, 2010).

Se reconocen diferentes grupos taxonómicos dependiendo del autor; así en la obra de Wehr & Sheath (2003), utilizada en el desarrollo del presente estudio, se distinguen 12 divisiones algales:

1. *Cyanobacteria* o *Cyanophyta* (cianobacterias –algas verde azules–),
2. *Rhodophyta* (algas rojas),
3. *Chlorophyta* (algas verdes),
4. *Euglenophyta* (euglenófitas),
5. *Eustigmatophyte*, *Raphidophyte*, y *Tribophyte* (algas verde-amarillas y relacionadas),
6. *Chrysophyte* (algas doradas),
7. *Haptophyte* (cocolitóforos),
8. *Synurophyte*,
9. *Bacillariophyta* (diatomeas),
10. *Pyrrhophyta* (dinoflagelados),
11. *Cryptophyta* (criptofitas), y
12. *Phaeophyta* (algas pardas).

La mayoría de las especies algales de aguas dulces parecen ser cosmopolitas. En sí, no hay divisiones exclusivas de aguas dulces, pero ciertos grupos exhiben una gran abundancia y diversidad en estas, especialmente los grupos de cianobacterias y clorofitas. Por otra parte, las diatomeas y algas doradas están bien representadas tanto en ambientes marinos como lacustres (Wehr & Sheath, 2003).

En la actualidad, la categorización por tamaños [Tabla 1], responde a un carácter más funcional (Wetzel, 2001), tomándose en cuenta la considerable variación en la biología y ecología a través de los órdenes de magnitud (Reynolds, 2006).

La mayoría del fitoplancton se encuentra en las categorías de picoplancton, nanoplancton, y microplancton (Knox, 2007).

Tabla 1. Clasificación del fitoplancton por tamaños (Sieburth *et al.*, 1978 en Reynolds, 2006).

Término	Longitud Lineal Máxima
Picofitoplancton	0.2 – 2 μm
Nanofitoplancton	2 – 20 μm
Microfitoplancton	20 – 200 μm
Mesofitoplancton	200 μm – 2 mm
Macrofitoplancton	> 2 mm

Picofitoplancton (picoplancton autotrófico)

La riqueza de información sobre la abundancia y producción del picoplancton en el mar, sugiere que estos organismos son de gran importancia en aguas oligotróficas (Agawin *et al.*, 2000). Sin embargo, a menudo las aguas oligotróficas son cálidas, por lo que su percibida dominancia podría derivar de la abundancia (Li, 1998) y crecimiento (Agawin *et al.*, 1998) brindado por la temperatura.

A pesar, de que la relación entre el estado trófico y la abundancia del picofitoplancton o picoplancton autotrófico (PPA) no es clara, estudios indican que la abundancia de este incrementa con la eutrofia, pero su contribución a la biomasa y producción total fitoplanctónica decrecen al alcanzar dicho nivel trófico, tanto en ecosistemas marinos como dulces (Raven, 1998; Callieri & Stockner, 2000; Agawin *et al.*, 2000; Bell & Kalff, 2001). No obstante, el picoplancton es ubicuo a todos los tipos y estados tróficos de los lagos, por tanto su éxito en aguas oligotróficas no es seguro pero sí altamente probable (Callieri & Stockner, 2000; 2002). Factores como la limitación nutrimental, variabilidad climática de la luz, competencia contra otras especies fitoplanctónicas, y la estructura de la red alimenticia, quizá sean más significativos que el estado trófico, para determinar la abundancia y contribución del picoplancton fototrófico (PPP) a la biomasa autotrófica total (Sarmiento *et al.*, 2008).

Lagos Tropicales

De acuerdo con la clasificación de Lewis (1983), el comportamiento termodinámico típico de los lagos profundos de México, como el lago de estudio La Preciosa, al estar localizados dentro del área tropical es de tipo monomítico cálido (Oliva *et al.*, 2001; Martínez-Almeida & Tavera, 2005; Vázquez *et al.*, 2005; Adame *et al.*, 2008; Hernández-Morales *et al.*, 2011), con circulación en el invierno hemisférico y estratificación el resto del año (Lewis, 2000).

El patrón de sucesión biológica en lagos profundos tropicales es influenciado por la hidrodinámica y los eventos meteorológicos.

La columna de agua se rige por períodos de mezcla y estratificación térmica que generan fluctuaciones temporales y espaciales en las variables físicas y químicas, determinando la sucesión de las comunidades biológicas, al influenciar su composición y densidad (Estevez, 1998). La luz y la temperatura son relativamente constantes en el curso del año, por tanto, las variaciones estacionales pronunciadas del fitoplancton, respecto a su composición y desarrollo, usualmente corresponden con cambios en la precipitación, la descarga y/o la mezcla vertical del lago, variables que, al contribuir a los cambios hidrodinámicos del sistema, influyen de manera directa en la concentración de nutrientes (Wetzel, 2001).

Los lagos profundos tropicales muestran uno o dos auges de abundancia algal que parecen determinados principalmente por cambios en la estructura hidrográfica, relacionada con la radiación, la temperatura, y el viento (Talling & Lemonalle, 1998).

Dependiendo de las interacciones de las picocianobacterias con el resto del picoplancton, presenta un pico a principios de la primavera (Peštová *et al.*, 2008) o en el verano (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1995).

Whiting Event (“Evento de Emblanquecimiento”)

En el lago La Preciosa se ha observado la presencia de *whittings* (Marcos & Reyes, 2012) eventos de precipitación de carbonatos de calcio (CaCO_3), que dan al agua un color blanco por el rico contenido de carbonatos suspendidos en la columna de agua (Robbins *et al.*, 1997; Thompson *et al.*, 1997; Hodell *et al.*, 1998; Thompson, 2000; Yates & Robbins, 2001; Dittrich & Obst, 2004; Sondi & Juračić, 2010).

Para explicar los *whittings* o *whiting events* (“eventos de emblanquecimiento”), se han propuesto dos teorías. La primera, se refiere a una precipitación inorgánica en respuesta a un cambio en la temperatura del agua y actividades iónicas, relacionadas con los cambios climáticos estacionales (García-Ruiz, 1998; Shiraishi, 2012). La segunda propuesta, habla sobre una precipitación bio-inducida debido a la remoción de dióxido de carbono por fotosíntesis (Thompson *et al.*, 1997).

Sin embargo, varios estudios apuntan a que este fenómeno no es meramente orgánico o inorgánico, sino una combinación de ambas vías. Se ha demostrado que la formación de carbonatos necesita condiciones físicas y químicas establecidas por la actividad biológica, durante eventos específicos de un sistema (Thompson *et al.*, 1997; Hodell *et al.*, 1998; Sondi & Juračić, 2010).

II. HIPÓTESIS

Se espera que se presenten florecimientos algales de diatomeas durante el período de circulación, y de cianobacterias y/o clorofitas durante el período de estratificación térmica, de acuerdo con el patrón típico de lagos tropicales, dadas las condiciones favorables, nutrimentales e hidrodinámicas presentes en dichos momentos.

Si el “evento de emblanquecimiento” es inducido biológicamente, entonces se encontrará un incremento en la densidad y/o biomasa del picoplancton autótrofo en los estratos superficiales de la columna de agua, debido a los diferentes mecanismos que sugieren a las picocianobacterias como responsables de la mineralización de CaCO_3 .

III. OBJETIVO

3. 1. General

Evaluar la estructura limnética de la comunidad fitoplanctónica, fracción grande (nano- y microfitoplancton) y pequeña (picoplancton autotrófico), en las diferentes etapas hidrodinámicas del lago La Preciosa.

3. 2. Particular

- Determinar la composición taxonómica del fitoplancton que caracteriza el lago.
- Cuantificar la abundancia de las especies fitoplanctónicas durante el período de circulación y estratificación térmica.
- Establecer el patrón general de sucesión de la comunidad fitoplanctónica durante la mezcla y estratificación.
- Examinar la importancia del picoplancton autotrófico en el lago La Preciosa, y su relación con el “evento de emblanquecimiento”
- Establecer la relación entre la dinámica del fitoplancton y los parámetros limnológicos (físico-químicos y nutrimentales) del sistema.

IV. MÉTODO

4. 2. Zona de estudio

La Preciosa es uno de los seis lagos cráter tipo maar [Fig. 1], conocidos como *axalapascos* (en náhuatl significa “ollas de arena con agua”), pertenecientes a la Cuenca Oriental del Altiplano Mexicano, que comprende parte de los estados de Puebla, Tlaxcala, y Veracruz (Arredondo, 2002).

El lago la Preciosa se localiza en Puebla, entre las coordenadas 19° 22' N y 97° 23' W, a 2 330 m s. n. m. promedio (Caballero *et al.*, 2003; Armienta *et al.*, 2008). Sus características morfométricas son: una profundidad máxima de 45 m, un área superficial de 0.78 Km², un volumen de 0.018 Km³, una longitud máxima de 1 340 m con orientación noreste-suroeste, y una anchura máxima de 920 m (Arredondo, 2002).

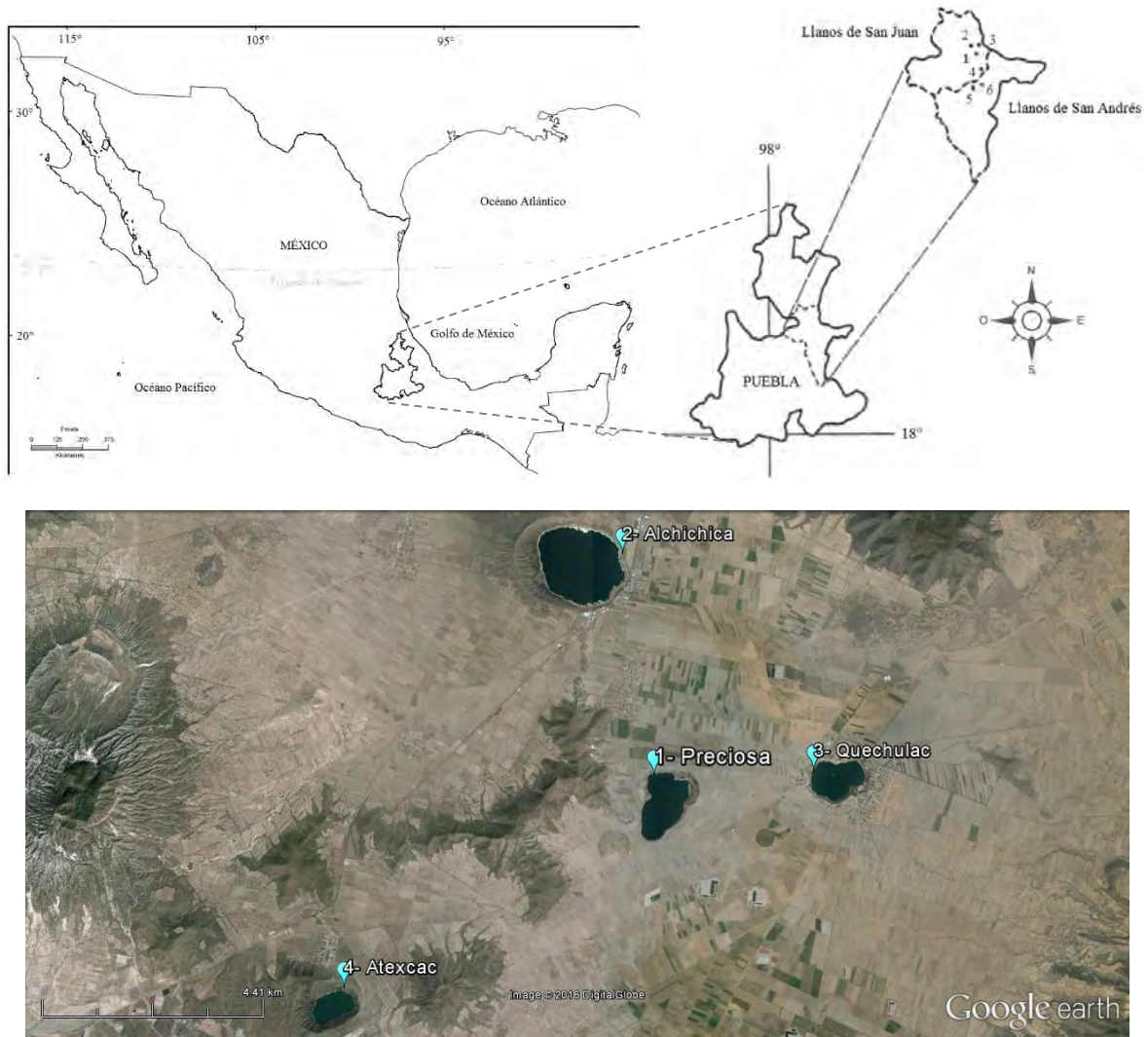


Figura. 1. Localización geográfica de los axalapascos de la Cuenca Oriental, Puebla
1— La Preciosa, 2— Alchihica, 3— Quechulac, 4— Atexcac, 5— Tecuitlapa, 6— Aljojuca
(Tomado de Ramírez-García & Novelo, 1984; INEGI, 2010; Google Earth, 2016).

El origen del lago La Preciosa, se remonta al Pleistoceno tardío, donde explosiones volcánicas ocasionaron fallas y rupturas en el manto freático, las cuales eventualmente llenaron los cráteres de agua. Su forma irregular se asemeja a una figura triangular, posiblemente por la triple explosión freática en puntos muy próximos y casi simultáneos que la crearon (Arredondo, 2002; Armienta *et al.*, 2008).

La alimentación del lago depende directamente de los mantos acuíferos, los que a su vez se recargan con agua pluvial (Arredondo, 2002; Alcocer *et al.*, 2004; Caballero *et al.*, 2003).

La región se caracteriza por presentar una temporada de lluvias entre los meses de mayo a octubre, con una precipitación pluvial anual de < 500 mm, y una tasa de evaporación anual de <1690 mm (Adame *et al.*, 2008); mientras que la temperatura media anual es de 17.8 °C (promedio de datos de 2010-2014 del Servicio Meteorológico Nacional). El clima de la zona es de transición entre semiárido tropical con lluvias en verano (BS) y templado subhúmedo (Cw), según la clasificación climática de Köppen, modificado por García (2004); y se ve influido notablemente por la altitud, la exposición a los vientos secos, y la sombra orográfica que producen (Ramírez & Novelo, 1984 en Martínez, 2010) los Llanos de San Juan, macizos montañosos de origen lacustre que la rodean (Arredondo, 2002).

Por otra parte, presenta un pH predominantemente alcalino (~8.6). Su concentración iónica está dominada por el magnesio, cloruros, y bicarbonatos (Armienta *et al.*, 2008); de acuerdo con la clasificación de Margalef (1983) respecto a la concentración de cloro, se considera atalasoalino, al tener una mayor cantidad de este, que carbonatos y sulfatos. Además, su salinidad se encuentra en el límite entre agua dulce y salina, con una concentración de 1.1 g L⁻¹ (Martínez, 2010).

La Preciosa, también es conocida como el lago Las Minas, porque hacia el suroeste se hallan unas minas de oro abandonadas (Marcos & Reyes, 2012).

Una gran parte de sus alrededores se encuentra compuesta por cultivos introducidos, que evidencia una creciente tasa de deforestación para uso de suelo agrícola (CONABIO, 2011). De la vegetación original permanece una serie de pastizales y una pequeña extensión de bosque de pino (Marcos & Reyes, 2012); respecto a su flora acuática cuenta con algunas hidrófitas (Arredondo, 2002).

En cuanto a su fauna, destaca por el endemismo de *Poblana letholepis*, el charal de La Preciosa (CONABIO, 2011); además de ciertas especies de cladóceros, rotíferos, y copépodos (Martínez, 2010). Asimismo, se ha reportado la introducción de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) como cultivo (Alcocer *et al.*, 2004; CONABIO, 2011).

4. 2. Muestreo

4. 2. 1 Campo

El estudio abarcó desde finales del 2013 hasta mediados del 2014, seleccionándose un muestreo representativo por cada etapa hidrodinámica. Así, en el 2013 se tomó: noviembre para la estratificación tardía (de septiembre a noviembre); y, en el 2014: enero para la mezcla (de diciembre del 2013 a febrero del 2014), marzo para la estratificación temprana (de marzo a mayo), julio para la estratificación bien establecida (de junio a agosto), y un muestreo adicional perteneciente al evento de emblanquecimiento en agosto.

El muestreo fue realizado en una sola estación, correspondiente a la zona más profunda del lago. Todas las muestras de agua fueron obtenidas por medio de una botella Van Dorn de 2.5 L de capacidad [Wildco].

Previo al inicio de cada muestreo se midió la visibilidad al disco de Secchi (V_{DS}), con la cual se estimó la profundidad de la zona eufótica (Z_e) multiplicándola por la constante de 3.8; calculada a partir de los perfiles de intensidad lumínica determinados con un perfilador [Biospherical Instruments PNF-300].

Para discernir la etapa hidrodinámica, se midió la temperatura y el oxígeno disuelto por medio de un oxímetro [Hach; con sensor de oxígeno disuelto tipo LDO –Light dissolved oxygen– y un sistema de agitación integrado, con una precisión de ± 0.1 °C y ± 0.05 mg L⁻¹, respectivamente]. Dichos parámetros se midieron cada 5 m a lo largo de columna de agua para obtener el perfil vertical de temperatura-oxígeno, con el cual se determinaron las profundidades de muestreo; considerándose además la extensión de la zona eufótica.

En el período de estratificación térmica, se tomaron alrededor de 3 muestras de agua por estrato, dependiendo de la amplitud de los mismos y la localización de la termoclina; mientras que durante el período de mezcla se tomaron cerca de 6 muestras a lo largo de toda la columna.

Cada muestra para evaluar la fracción grande fitoplanctónica (nano- y microplancton), se almacenó en botellas de plástico transparentes de 200 mL, e inmediatamente fueron fijadas con 5 mL de lugol básico (Utermöhl, 1958; modificada en MAGRAMA, 2011). En el caso de la fracción pequeña (picoplancton autotrófico), las

muestras fueron fijadas en botellas de 125 mL con formaldehído libre de bacterias [concentración final 2%] (Porter & Feig, 1980).

El material biológico, durante la estratificación térmica comparte las mismas profundidades de muestreo en el epilimnio y metalimnio, sin embargo el picoplancton también fue evaluado en el hipolimnio; y, durante la circulación, ambas se evaluaron en toda la columna de agua.

De manera *in situ*, para las mismas profundidades tomadas, se registró el pH con un potenciómetro pluma [PHMETER; con una precisión de ± 0.1 pH]; así como la conductividad eléctrica (C.E.), y el total de sólidos disueltos (T.D.S), por medio de un multiparámetro [Corning, con una precisión de ± 0.01 mS cm^{-1} y ± 0.01 g L^{-1} , respectivamente].

Por titulación se analizó la alcalinidad [método de indicadores –fenolftaleína y anaranjado de metilo–], y las durezas: total y de calcio [método de titulación con EDTA complejométrico] (APHA, 2012).

Aquellas muestras de agua destinadas para evaluar los nutrientes fueron transportadas al laboratorio en bidones de plástico de 1 L, dentro de una hielera a menos de 4°C; con el fin de inhibir la actividad biológica y preservarlas para su análisis dentro de los siguientes días.

4. 2. 2. Laboratorio

Las muestras de picoplancton autotrófico (PPA) fueron concentradas por filtración al vacío, a través de membranas de policarbonato blancas [diámetro de poro: 0.2 μm] (Weisse, 1998).

Dichas preparaciones se observaron bajo un filtro de luz verde Cy3 (Callieri & Stockner, 2002) en un microscopio de epifluorescencia [Leica DMLB] y, se fotografiaron con una cámara digital a color [Canon S45], para su posterior análisis [ver IV. Metodología (4. 2. 3)].

Siguiendo el método de Utermöhl (1931; 1958; citado en Edler & Elbrächter, 2010) se realizó la cuantificación de la fracción grande (nano– y microfitoplancton): en cámaras de sedimentación con columnas de 45 mL de capacidad, se sedimentó durante 24 horas cada muestra. Por medio de un microscopio invertido [Leica DMIRB, con contraste de fases, a 400x] se efectuó el conteo de los organismos [intervalo de confianza del 95% con un límite de significancia $\pm 20\%$] (Edler & Elbrächter, 2010).

La determinación de las especies fitoplanctónicas se realizó de acuerdo con su morfología, utilizando como guía la obra de Wehr & Sheath (2003).

NOTA: Las muestras de fitoplancton deben mantenerse en la oscuridad, para evitar la degradación y evaporación del lugol por fotooxidación. Se debe vigilar la pérdida de color, y en caso necesario se añadirá más fijador a la muestra (MAGRAMA, 2005; 2011)

La concentración de nutrientes, se determinó bajo técnicas con principios colorimétricos por espectrofotometría [UNICO, modelo S-2150 series, con una precisión $\pm 2\text{nm}$]: Fósforo Reactivo Soluble (FSR) [método del fosfomolibdato]; Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID): amonio [método de azul de indofenol –fenato–], nitritos [método de ácido sulfanílico], y nitratos [método de columna de reducción]; y Silicatos [método de molibdosilicato] (APHA, 2012).

4. 2. 3. Gabinete

Respecto a las durezas, a partir de la suma de las alcalinidades registradas en campo se obtiene la dureza temporal. Dicho dato se sustrae a la dureza total, y así se calcula la dureza permanente (Boyd, 1990).

Para obtener la densidad del PPA, se cuantificó el número de células, de cada fotografía tomada, por medio de la superposición de una cuadrícula diseñada en Microsoft Power Point (Microsoft Office, 2013). Mediante una constante, que relaciona el área de la muestra filtrada con el área de cada cuadro cuantificado, se determinó la densidad por profundidad muestreada.

A través del programa ImageJ (Image Processing & Analysis in Java. Versión 1.41o, 2008), se obtuvo una serie de valores morfométricos de las células presentes en cada fotografía, los cuales fueron vaciados en una hoja de cálculo de Microsoft Excel que contiene Macros (realizados en el Instituto de Hidrobiología de la Academia de Ciencias de la República Checa), para con ellos calcular el volumen de picoplancton. El producto del biovolumen por el factor de Weisse (1993) determinó el contenido de carbono por profundidad de muestreo. Finalmente, del producto de la densidad y el contenido de carbono calculados, se obtuvo la biomasa del picoplancton.

La densidad del nano- y microfitoplancton, se determinó a partir del conteo previamente realizado [ver IV. Metodología (4. 2. 2.)] sobre la abundancia de sus especies (Edler & Elbrächter, 2010).

Para obtener la biomasa, primero se calculó el biovolumen a partir de las medidas morfométricas tomadas previamente por Martínez (2010), con base en la aproximación de las formas celulares algales a cuerpos geométricos sólidos, siguiendo las recomendaciones de Hillebrand *et al.* (1999) y Sun & Liu (2003). Dichos datos de biovolumen fueron convertidos a biomasa ($\mu\text{g L}^{-1}$), asumiendo que las algas tienen una densidad específica de 1.

Se elaboraron gráficos que ilustraban la distribución/concentración de los diferentes parámetros a lo largo de la columna de agua durante cada uno de los muestreos (durante la estratificación los estratos quedan señalados como: Epi = Epilimnio, Meta = Metalimnio, e Hipo = Hipolimnio).

▪ **Análisis Ecológico:**

A partir de la relación entre la abundancia y frecuencia de aparición de las especies fitoplanctónicas se construyó el diagrama de Olmstead-Tukey, el cual jerarquiza la dominancia de los organismos, en: dominantes, constantes, ocasionales y, raras (Sokal & Rohlf, 1981).

La diversidad alfa fue evaluada con los índices de: Shannon-Wiener (H'), equidad de Pielou (J') y Simpson (λ) (Moreno, 2001).

▪ **Análisis Estadístico:**

Para identificar las diferencias significativas de los datos, primero se verificó que estos cumplieran los supuestos de normalidad [Gráfico de Probabilidad Normal] y homocedasticidad [Prueba de Levene's]; si fuese necesario, los datos se ajustarían con transformaciones logarítmicas. Satisfechos dichos principios, se realizó un análisis paramétrico [Análisis de Varianza Simple (ANDEVA) – F –]; si este indicaba diferencias significativas, se proseguía a una Prueba de Rangos Múltiples, la cual señalaba entre cuales medias existían dichas diferencias, ilustrándolas con el Gráfico de Medias.

En caso de que los datos no pudieran normalizarse, se realizó un análisis no paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis – H –); si este indicaba la presencia de diferencias significativas, se proseguía a realizar un Gráfico de Cajas Múltiples con Muestras para determinar entre cuales medianas había diferencias.

Se determinaron las correlaciones entre los parámetros limnológicos y el fitoplancton, a partir de un análisis de correlación no paramétrica de Spearman.

La ordenación de datos (Rocha *et al.*, 2007) se realizó con el Análisis de Componentes Principales (ACP), y el Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC).

Dentro del primer análisis estadístico se evaluó a la fracción grande del fitoplancton a nivel de divisiones (4 variables biológicas), mientras que en el segundo se trabajó a nivel de especies (16 variables biológicas); además de una variable biológica correspondiente a la fracción pequeña, APP, en cada caso.

Para ambos análisis, con el fin de evitar autocorrelaciones entre los parámetros físico-químicos, se trabajó sólo con 13 variables abióticas: temperatura, oxígeno disuelto, pH, conductividad eléctrica, carbonatos, bicarbonatos, dureza de calcio, dureza permanente, fósforo soluble reactivo, amonio, nitritos, nitratos, y silicatos.

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa Statgraphics Centurion XVI (Versión 16.1.18, 2012); con excepción del ACC, el cual se obtuvo con el programa CANOCO (Windows 4.5).

V. RESULTADOS

5.1. Hidrodinámica

Durante la estratificación tardía [Fig. 2A] la termoclina alcanzó su punto más hondo (25 m), al incrementarse el epilimnio como preámbulo de la etapa de mezcla. Respecto a la concentración del oxígeno disuelto, el fondo se encontró en completo estado de anoxia. Aunado a esto, fue la etapa que registró la mayor amplitud de la zona eufótica (~21 m), extendiéndose por debajo del top de la termoclina.

En la mezcla [Fig. 2B], al ser el período más frío, se mostraron las temperaturas más bajas (<15°C). Además, tanto la temperatura (de 13.8 a 14.2 °C) como el oxígeno (de 6.76 a 7.09 mgO₂ L⁻¹) registraron la menor fluctuación entre sus respectivos valores, es decir, se comportaron de manera homogénea a lo largo de toda la columna de agua, reflejando un estado de completa circulación. Aunado a dicha hidrodinámica, que consigna a la mezcla como fase turbia, se presentó un florecimiento invernal algal, reduciendo la extensión de la zona eufótica (~17 m).

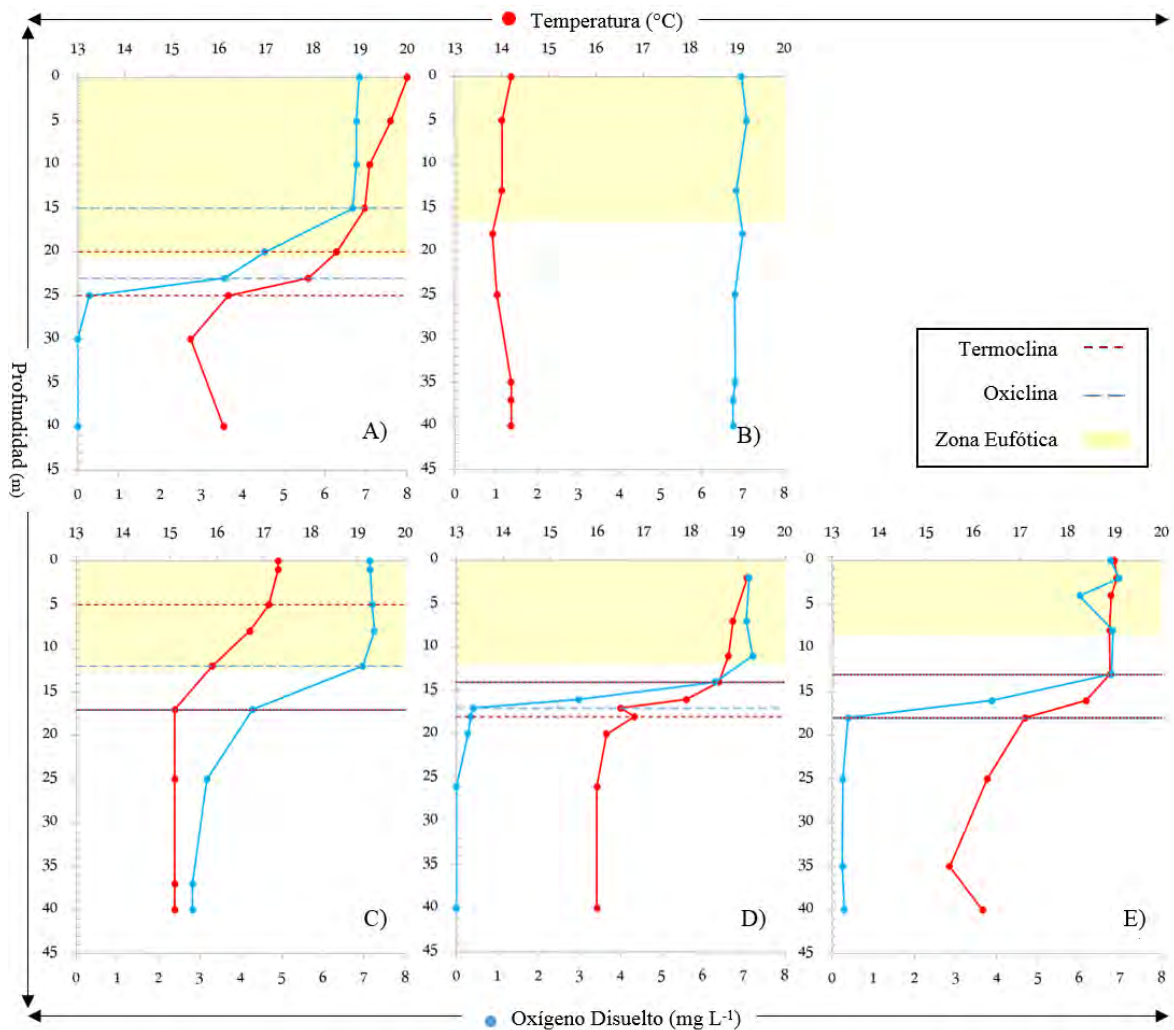


Figura. 2. Perfiles verticales de temperatura y oxígeno disuelto, con la extensión de la zona eufótica, y sus respectivas clinas (termoclina y oxiclina) durante: A) Estratificación Tardía, B) Mezcla, C) Estratificación Temprana, D) Estratificación Bien Establecida, y E) Evento de Emblanquecimiento.

La etapa de estratificación temprana [Fig. 2C] al ser el inicio de la estabilización del período de estratificación térmica exhibió la termoclina más cercana a la superficie y con mayor amplitud (de 5 a 17 m); por debajo de ella, la concentración del oxígeno disuelto disminuyó gradualmente hacia el fondo. En cuanto a la zona eufótica, la amplitud coincidió con el top de la oxiclina (12 m); cuyo bottom (17 m) terminó a la misma profundidad que el de la termoclina.

Conforme la estratificación avanzó la termoclina se profundizó. Durante la estratificación bien establecida [Fig. 2D] mostró una termoclina plena, propia de la etapa. Su amplitud fue la más estrecha del período (de 14 a 18 m), y sus límites fueron similares a los de la oxiclina. Es pertinente señalar que el estrato más profundo registró condiciones anóxicas.

Dada la naturaleza del mismo, durante el evento de emblanquecimiento [Fig. 2E] se registró la menor amplitud de la zona eufótica (~9 m). Cabe resaltar, la completa coincidencia espacial (de 13 a 18 m) de la termoclina con la oxiclina; así como, el cambio de condiciones anóxicas, típicas de la estratificación establecida, a hipóxicas en el hipolimnio [Anexo I].

5. 2 Parámetros Físico-Químicos

5. 2. 1. Total de Sólidos Disueltos y Conductividad Eléctrica

Dada las mínimas variaciones a través del tiempo, tanto el total de sólidos disueltos (TSD) como la conductividad eléctrica (CE), se consideraron como parámetros conservativos [Tabla 2].

Tabla 2. Concentración media del total de sólidos disueltos, y de la conductividad eléctrica.

	Estratificación Tardía	Mezcla	Estratificación Temprana	Estratificación Bien Establecida	Evento de Emblanquecimiento
TSD (g L ⁻¹)	1.08 ± 0.04	1.07 ± 0.03	1.11 ± 0.02	1.11 ± 0.01	1.08 ± 0.01
CE (mS cm ⁻¹)	2.16 ± 0.05	2.12 ± 0.06	2.21 ± 0.02	2.19 ± 0.03	2.12 ± 0.04

5. 2. 2. Alcalinidad y pH

A lo largo de la estratificación térmica los bicarbonatos (HCO_3^-) predominaron sobre los carbonatos (CO_3^{2-}). No obstante, durante el evento de emblanquecimiento sólo el hipolimnio siguió esta tendencia, mientras que el resto de los estratos, al igual que la columna de agua en la etapa de circulación, registraron una mayor cantidad de carbonatos [Fig. 3]; siendo la mezcla, el muestreo con mayor concentración de estos. Entretanto, la etapa con menor concentración de carbonatos fue la estratificación tardía.

La mayor abundancia de bicarbonatos se exhibió en la estratificación temprana, y la menor cantidad de estos en el evento de emblanquecimiento.

Cabe indicar, que dichas etapas, con mayor o menor concentración de especies de carbono, presentaron además el máximo o mínimo respectivo; excepto en el caso del máximo de carbonatos, el cual se presentó en el evento de emblanquecimiento.

A pesar de los cambios en la alcalinidad, el pH se mantuvo alcalino con ligeros cambios espaciales y temporales; sin embargo, es pertinente destacar que a partir de la estratificación bien establecida su valor aumenta, mostrando su pico máximo en el epilimnio durante el fenómeno de emblanquecimiento.

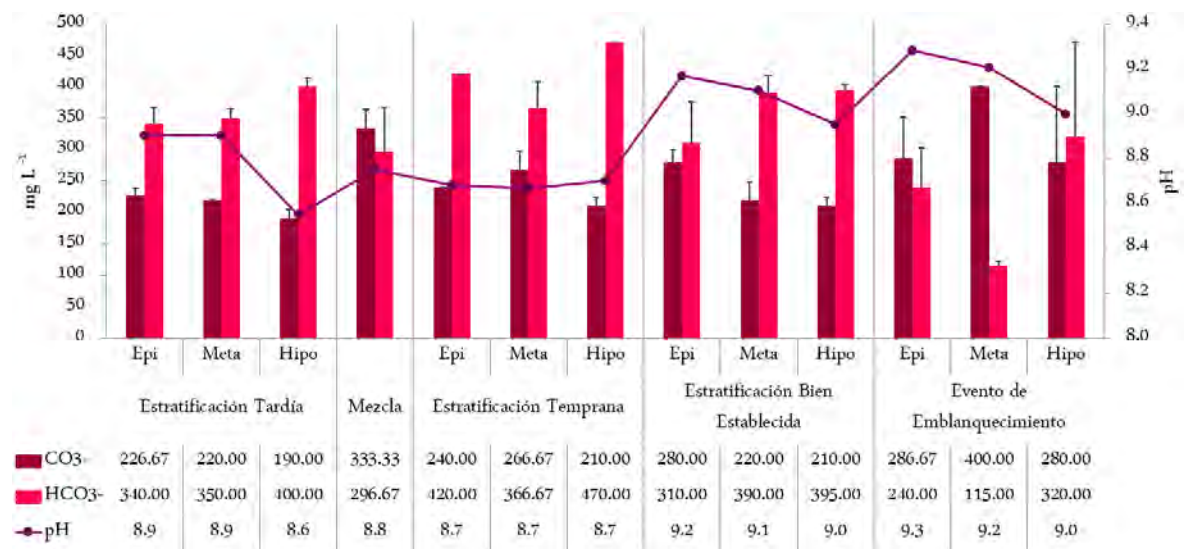


Figura. 3. Concentraciones sobre la alcalinidad de carbonatos y bicarbonatos, y variación del pH por estrato a lo largo de la estratificación térmica, y de la columna de agua en la mezcla.

5. 2. 3. Durezas

La concentración de la dureza de calcio en el lago fue mínima, con respecto a la permanente, y por lo tanto a la total. Durante los muestreos de la estratificación bien establecida, así como en la estratificación tardía, la columna de agua mostró una concentración recurrente. En tanto que, la estratificación temprana presentó el pico de concentración en la superficie, y fue disminuyendo conforme la profundidad aumentaba; mientras que la mínima concentración se exhibió en la mezcla.

La dureza permanente mostró una relativa constancia a lo largo del ciclo, excepto en el evento de emblanquecimiento donde registró la mayor y menor concentración en el metalimnio e hipolimnio, respectivamente.

La dureza temporal, como la permanente, se mantiene relativamente constante a lo largo del estudio, salvo por el evento de emblanquecimiento, donde registro sus menores concentraciones en los estratos superiores; mientras que durante la estratificación temprana se encuentran sus mayores concentraciones a lo largo de toda la columna de agua.

En consecuencia, la dureza total exhibió una variedad de fluctuaciones [Fig. 4]. La etapa de estratificación tardía tuvo una concentración semejante a lo largo de la columna de agua. En cambio, la estratificación temprana y bien establecida registraron la menor concentración en la superficie, mientras que los estratos subsecuentes mostraron una dureza similar. Durante el evento de emblanquecimiento el metalimnio presentó la mayor dureza total, seguida del epilimnio, e inmediatamente por el hipolimnio.

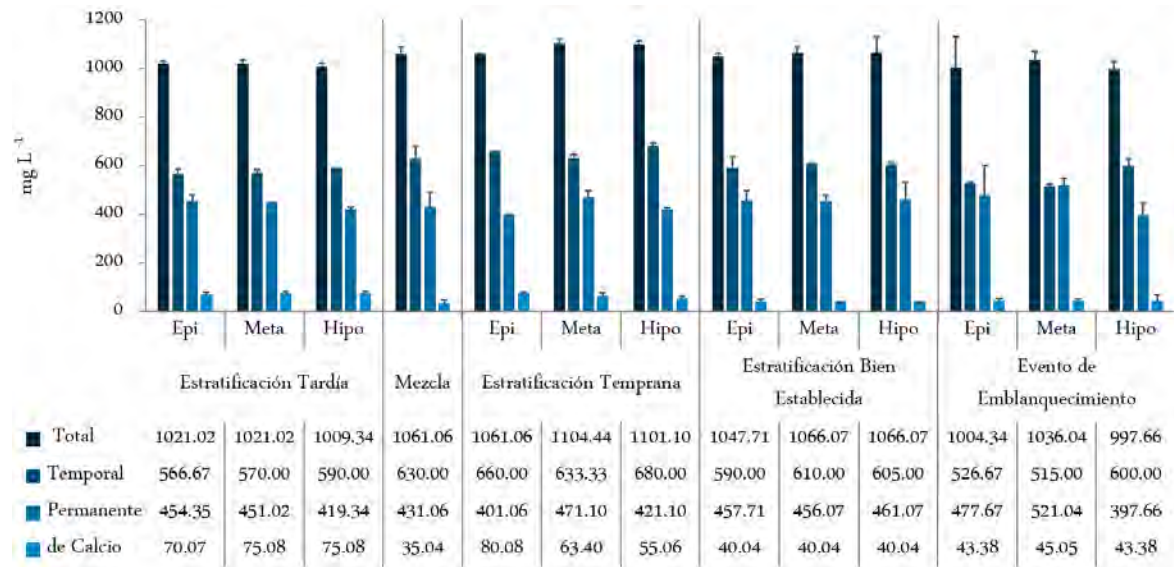


Figura. 4. Concentraciones de las durezas: total, temporal, permanente y de calcio por estrato a lo largo de la estratificación térmica, y de la columna de agua en la mezcla.

5. 3. Nutrientes

5. 3. 1. Fósforo Soluble Reactivo (FSR)

La concentración de fósforo soluble reactivo (PO_4^{3-}) [Fig. 5] fue considerablemente más alta en el evento de emblanquecimiento, en particular hacia la superficie, donde se presentó el pico de ortofosfatos; dicha disposición se presentó en menor magnitud, durante la estratificación temprana. Mientras que en la estratificación tardía se observó la tendencia contraria, al aumentar la concentración del fósforo de manera gradual hacia el fondo.

En contraste, la estratificación bien establecida mostró una concentración homogénea a lo largo de la columna de agua. Y, la mezcla fue la etapa con menor concentración de PO_4^{3-} .

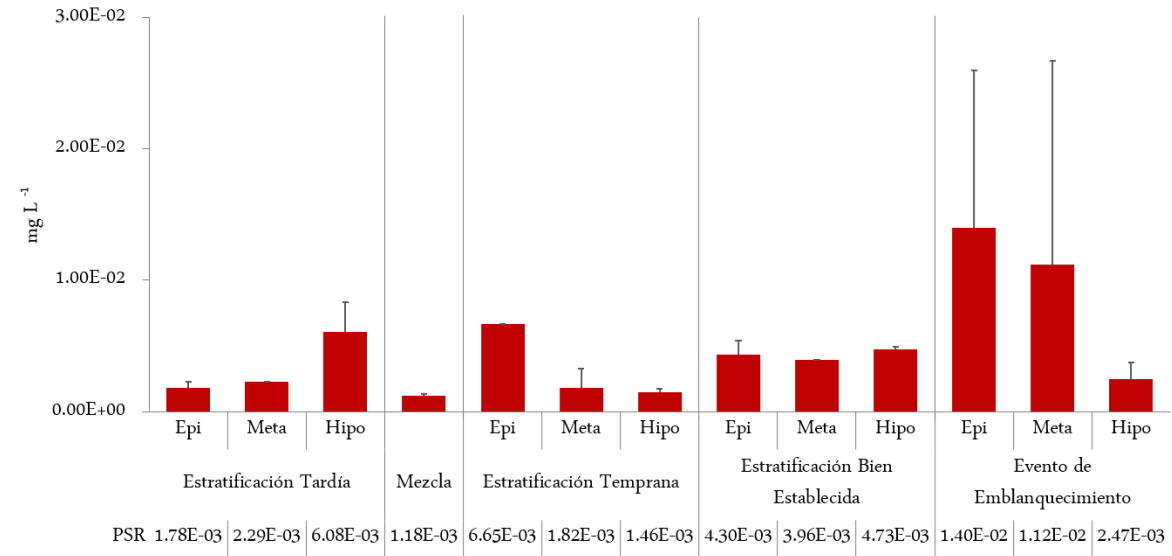


Figura. 5. Concentraciones de fósforo reactivo soluble por estrato a lo largo de la estratificación térmica, y de la columna de agua en la mezcla.

5.3.2. Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID)

La estratificación tardía mostró un incremento gradual en la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto conforme la profundidad aumentaba, registrando tanto el pico mínimo como máximo, respectivamente. Entretanto, la estratificación temprana exhibió la mayor concentración de formas de nitrógeno en el epilimnio, seguida del hipolimnio, y el metalimnio. Por otro lado, la estratificación bien establecida registró de manera equitativa, la mayor concentración de NID en sus estratos superiores. Y, el evento de emblanquecimiento presentó una concentración similar de nitrógeno a lo largo de la columna de agua; siendo además el muestreo con mayor concentración total, mientras que la etapa con menor concentración fue la mezcla [Fig. 6].

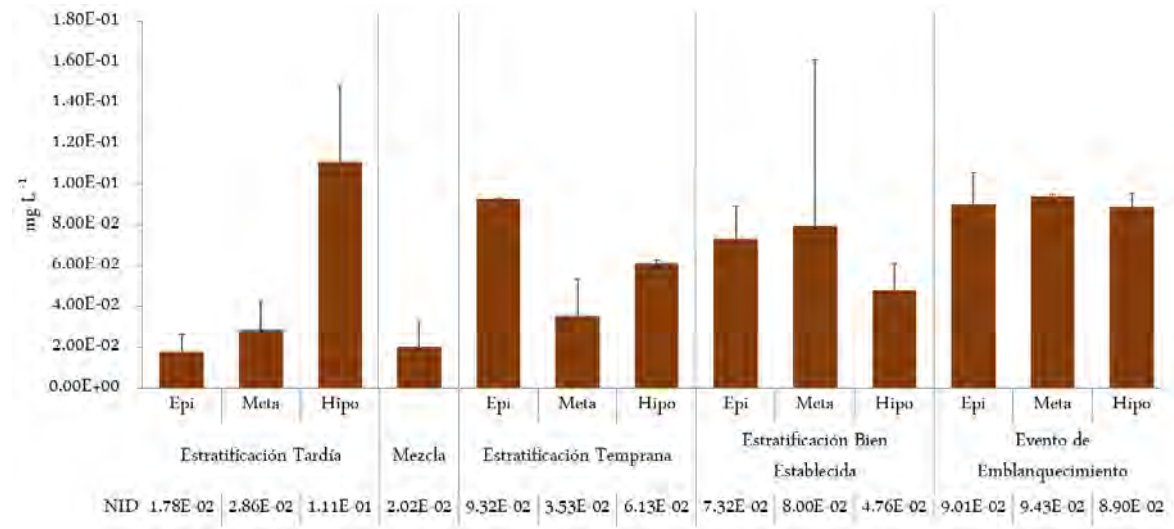


Figura. 6. Concentraciones promedio del nitrógeno inorgánico disuelto por estrato a lo largo de la estratificación térmica, y de la columna de agua en la mezcla.

La forma más reducida de nitrógeno, amonio (NH_4^+), fue el componente principal del NID, seguida por la especie más oxidada, nitratos (NO_3^-), y por último, el menor aporte correspondió a los nitritos (NO_2^-) [Fig. 7].

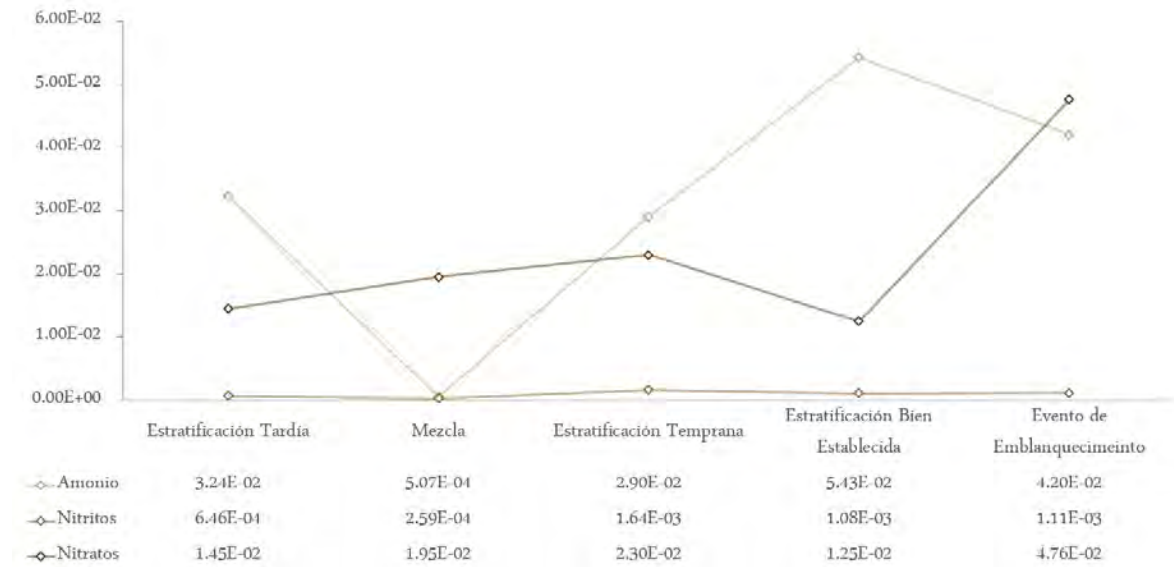


Figura. 7. Concentración media de las formas nitrogenadas: amonio, nitritos, y nitratos en las diferentes etapas hidrodinámicas.

El menor número de formas de nitrógeno se registró en la mezcla. No obstante, la estratificación bien establecida, fue la etapa con la menor concentración de nitratos; mientras que el evento de emblanquecimiento presentó la mayor cantidad de estos. En cuanto a los nitritos, la estratificación temprana presentó la mayor concentración, seguida por la estratificación bien establecida; el cual registró la más alta concentración de amonio, predominando el muestreo propio a la etapa.

5. 3. 3. Silicatos (SiO₄)

A lo largo de la columna de agua, se exhibió una tendencia relativamente homogénea para los silicatos; excepto por los muestreos pertenecientes a la estratificación bien establecida, los cuales a pesar de mostrar una concentración recurrente en los estratos superiores, registraron la mayor cantidad de silicatos en el hipolimnio [Fig. 8].

La mayor concentración de silicatos se encontró en la etapa de estratificación temprana, y durante la mezcla la menor cantidad de estos; no obstante, la concentración mínima se registró en el evento de emblanquecimiento.

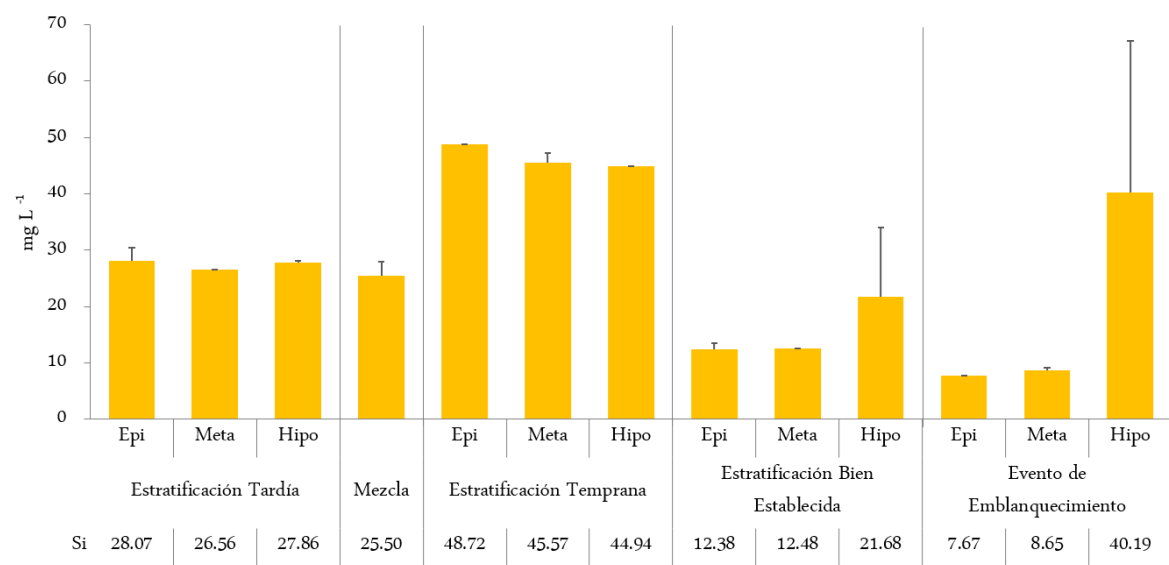


Figura. 8. Concentraciones promedio de silicatos por estrato a lo largo de la estratificación térmica, y de la columna de agua en la mezcla.

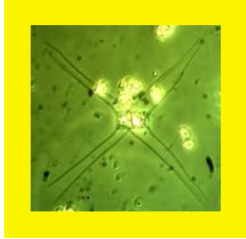

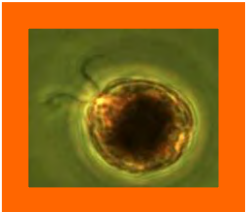
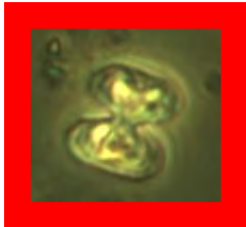
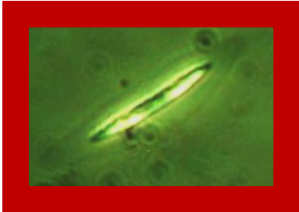





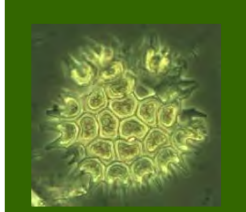
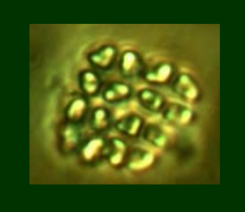
5. 4. Parámetros Biológicos

5. 4. 1. Fracción grande (nano– y microfitoplancton)

La comunidad fitoplanctónica estuvo compuesta por 16 especies [Tabla 3], pertenecientes a 4 divisiones taxonómicas: *Bacillariophyta* (2), *Chlorophyta* (11), *Cryptophyta* (2), y *Cyanobacteria* (1).

Ejemplo:

División	Especie Fotografía [100x] Nivel de organización (número de células) Volumen promedio (μm^3)
----------	---

<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chaetoceros</i> spp.		<i>Cyclotella</i> sp.	
		filamento 595 ± 315		unicelular 2300 ± 200
<i>Chlorophyta</i>	<i>Chlamydomonas</i> sp.		<i>Cosmarium</i> sp.	
		unicelular flagelada 191 ± 67		unicelular 245 ± 17
			<i>Elakatothrix</i> sp.	
				colonial* (1-3) 1010 ± 175
	<i>Gloeococcus</i> cf. <i>alsius</i>		<i>Kirchneriella</i> sp.	
		colonial* (1-4) 4060 ± 2250		unicelular 58 ± 7
			<i>Oocystis parva</i>	
				colonial* (1-4) 1605 ± 300
			<i>Oocystis</i> sp. 1	
				colonial* (1-8) 908 ± 210
		<i>Oocystis</i> sp. 2		<i>Oocystis submarina</i>
	colonial* (2-16) 750 ± 260		colonial* (1-6) 1690 ± 480	
		<i>Pediastrum boryanum</i>		
			colonial (8-16) 7730 ± 4200	
		<i>Tetrastrum</i> sp.		
			colonial (4-16) 427 ± 100	

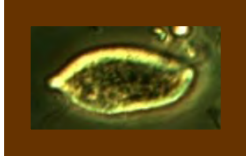
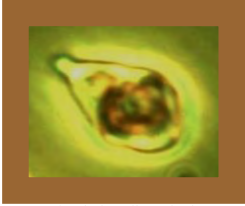
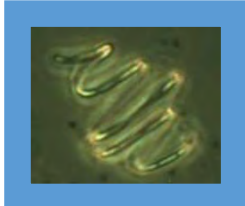
<i>Cryptophyta</i>	<p><i>Campylomonas</i> sp.</p>  <p>unicelular flagelada 1272 ± 450</p>	<p><i>Plagioselmis lacustris</i></p>  <p>unicelular flagelada 100 ± 5</p>
<i>Cyanobacteria</i>	<p><i>Planktolyngbya tallingii</i></p>  <p>filamento 65 ± 10</p>	

Tabla 3. Composición fitoplanctónica durante el estudio del lago la Preciosa, con su respectivo nivel de organización y volumen (véase: Ejemplo). El subíndice: *, indica especies con cubierta mucilaginosa.

◆ División

❖ Densidad

La densidad durante la estratificación térmica estuvo encabezada por las clorofitas (*Chlorophyta*), la cual continuó siendo abundante durante el período de mezcla, a pesar del florecimiento de las diatomeas (*Bacillariophyta*) [Fig. 9].

Por otra parte, la estratificación tardía mostró la mayor densidad de cianobacterias (*Cyanobacteria*); y, la estratificación bien establecida tuvo la mayor densidad de criptofitas (*Cryptophyta*), así como la mayor abundancia total del ciclo estudiado. Mientras que la etapa con menor densidad fue la estratificación temprana.

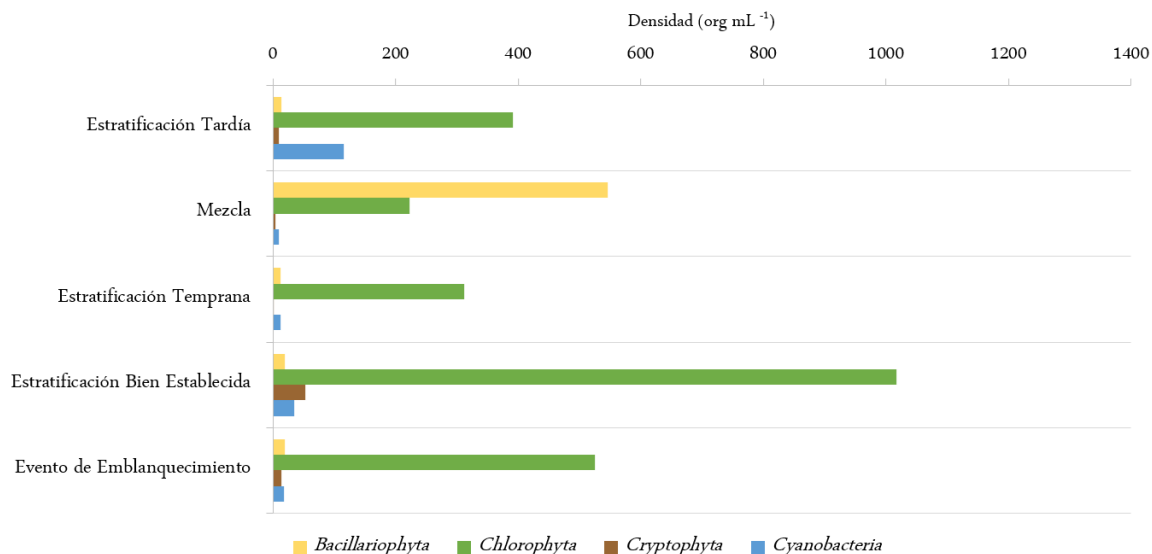


Figura. 9. Distribución temporal de las densidades fitoplanctónicas totales por división.

❖ Biomasa

La biomasa estuvo dominada por las diatomeas durante el período de circulación, y por las clorofitas el resto del año [Fig. 10]. Entretanto, el aporte conjunto de cianobacterias y criptofitas no fue mayor al 2% de la biomasa total.

La etapa que registró la mayor biomasa total fue la mezcla, mientras que la estratificación temprana tuvo el menor aporte.

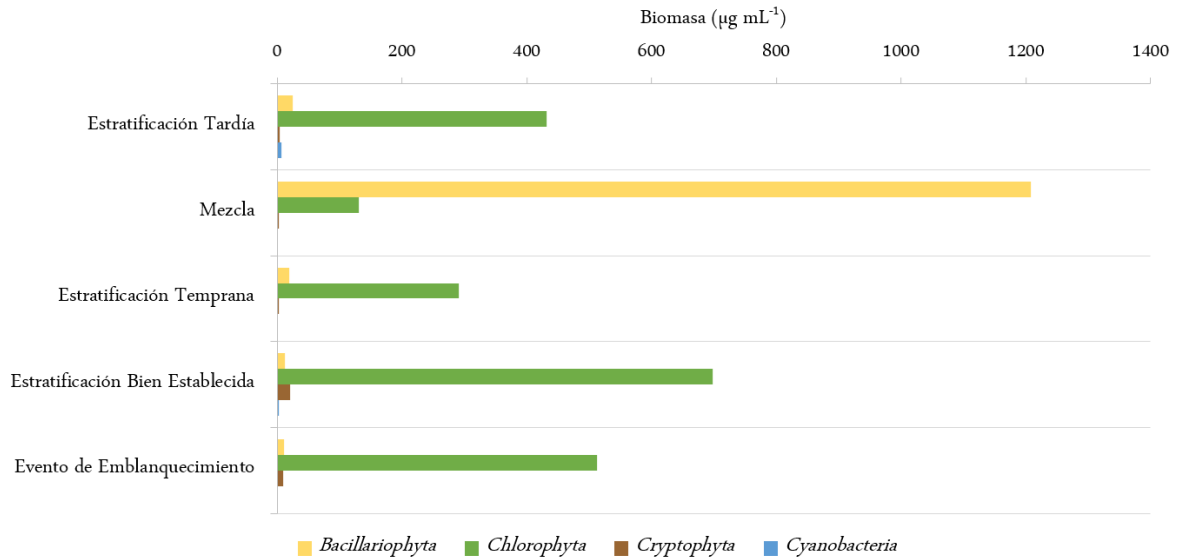


Figura. 10. Biomasa fitoplanctónica total por división en cada etapa hidrodinámica.

◆ Especie

❖ Densidad

Durante las etapas de transición (tardía y temprana) del período estratificación, se presentó ligeramente una mayor densidad total de especies en el epilimnio que en el metalimnio. La composición de la estratificación tardía estuvo dominada por la cianobacteria *Planktolyngbya tallingii*, seguida de las especies dominantes: *Kirchneriella* sp. y *Oocystis* sp. 2. Mientras que la composición de la estratificación temprana estuvo dominada por *Oocystis* sp. 2, seguida de *Cosmarium* sp., y *Oocystis* sp. 1.

La composición en los muestreos durante la estratificación bien establecida, estuvieron dominados por las especies más abundantes del sistema: *Oocystis* sp. 2, *Kirchneriella* sp., y *Oocystis parva* [Fig. 11]. La estratificación bien establecida también presentó la tendencia antes mencionada, pero con una diferencia más marcada, al registrarse una gran densidad de la especie *Kirchneriella* sp. hacia la superficie. En contraste, el evento de emblanquecimiento tuvo una mayor densidad total en el metalimnio.

La mezcla estuvo compuesta principalmente por la especie *Cyclotella* sp., la cual destacó por su gran abundancia [Anexo II. A].

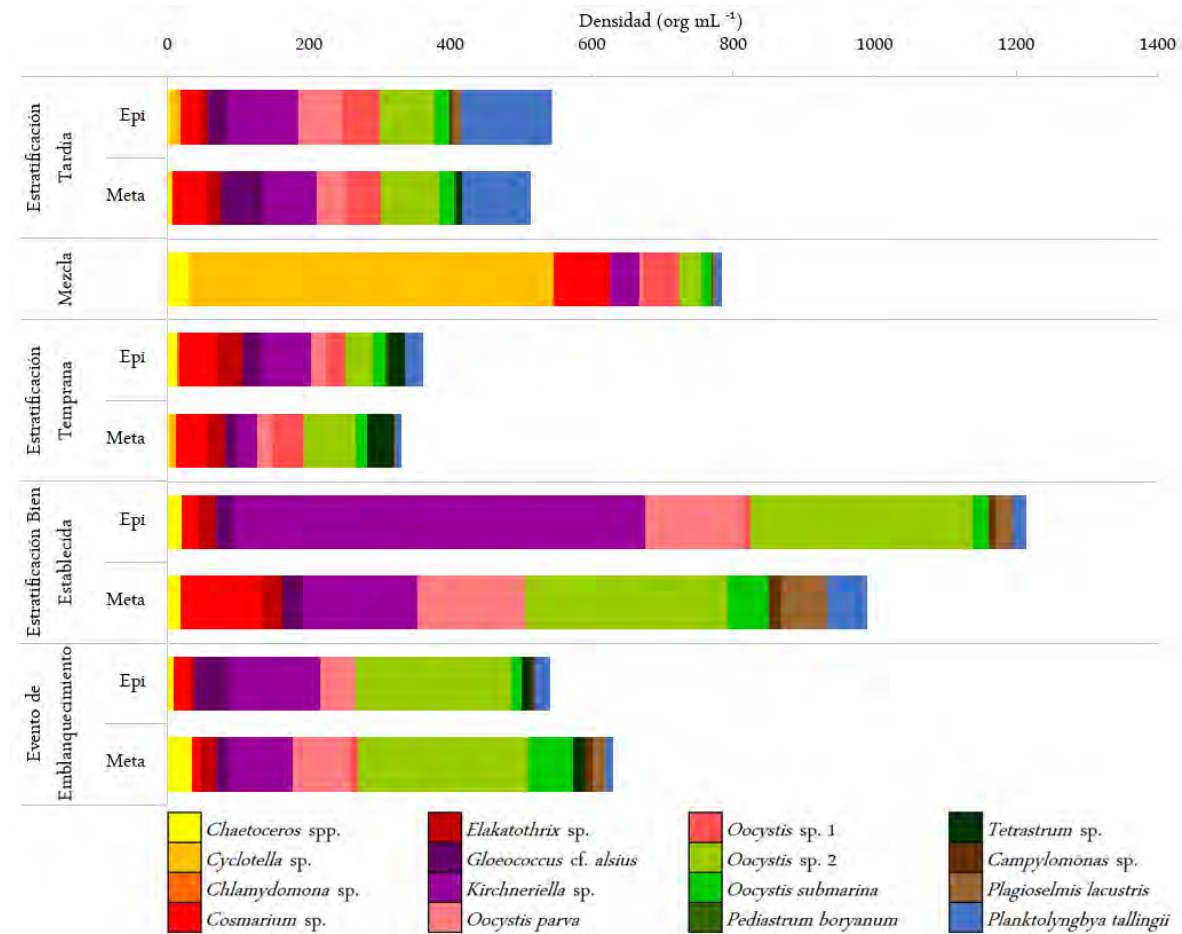


Figura. 11. Distribución espacio-temporal de las densidades fitoplanctónicas por especie.

❖ Biomasa

Las especies con mayor biomasa fueron las clorofitas: *O. parva*, *Gloeococcus* cf. *alsius*, *Oocystis* sp. 2, y la cianobacteria: *Cyclotella* sp.; la cual, fue la especie con mayor biomasa total, por una gran diferencia, concentrada específicamente en la etapa de mezcla, siendo las *Oocystis* previamente mencionadas, las especies que aportaron mayor biomasa de manera constante durante todo el ciclo [Fig. 12].

Por otra parte, *Chlamydomona* sp. registró la menor biomasa [Anexo II. B].

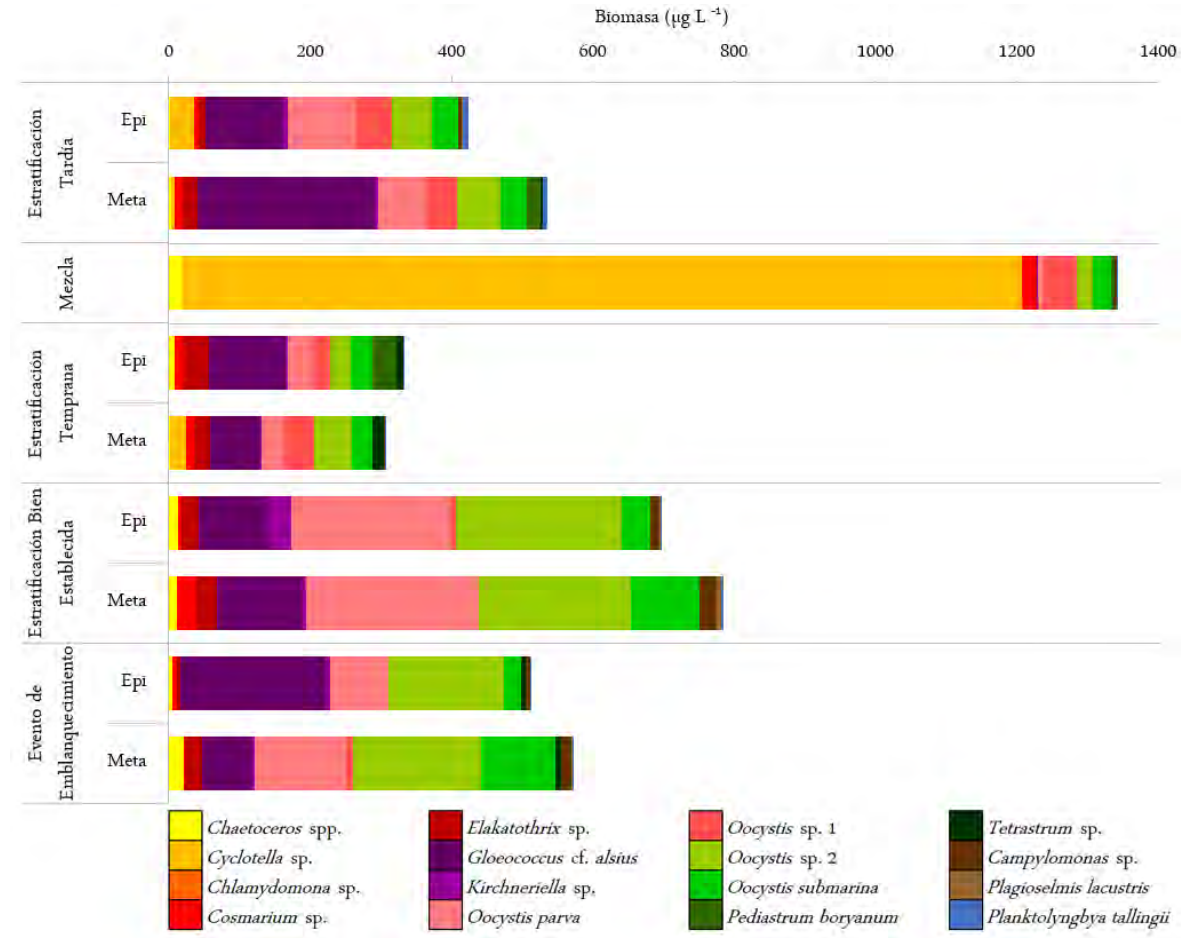


Figura. 12. Biomasa de las especies fitoplanctónicas en el lago La Preciosa.

5. 4. 2. Fracción pequeña (picoplancton autotrófico)

❖ Densidad

En general, durante el período de estratificación térmica la mayor densidad de picoplancton autotrófico se presentó en el metalimnio, seguido por el epilimnio y por último, con la menor densidad presente en el hipolimnio; no obstante, la estratificación tardía mostró una disminución en la densidad conforme la profundidad aumentaba [Fig. 13], registrando en el hipolimnio el estrato con menor densidad de PPA en el ciclo. En tanto que, la estratificación temprana registró el pico de densidad, y fue la etapa con mayor abundancia total en el ciclo anual. Por otra parte, la mezcla fue la etapa con menor densidad total [Anexo III].

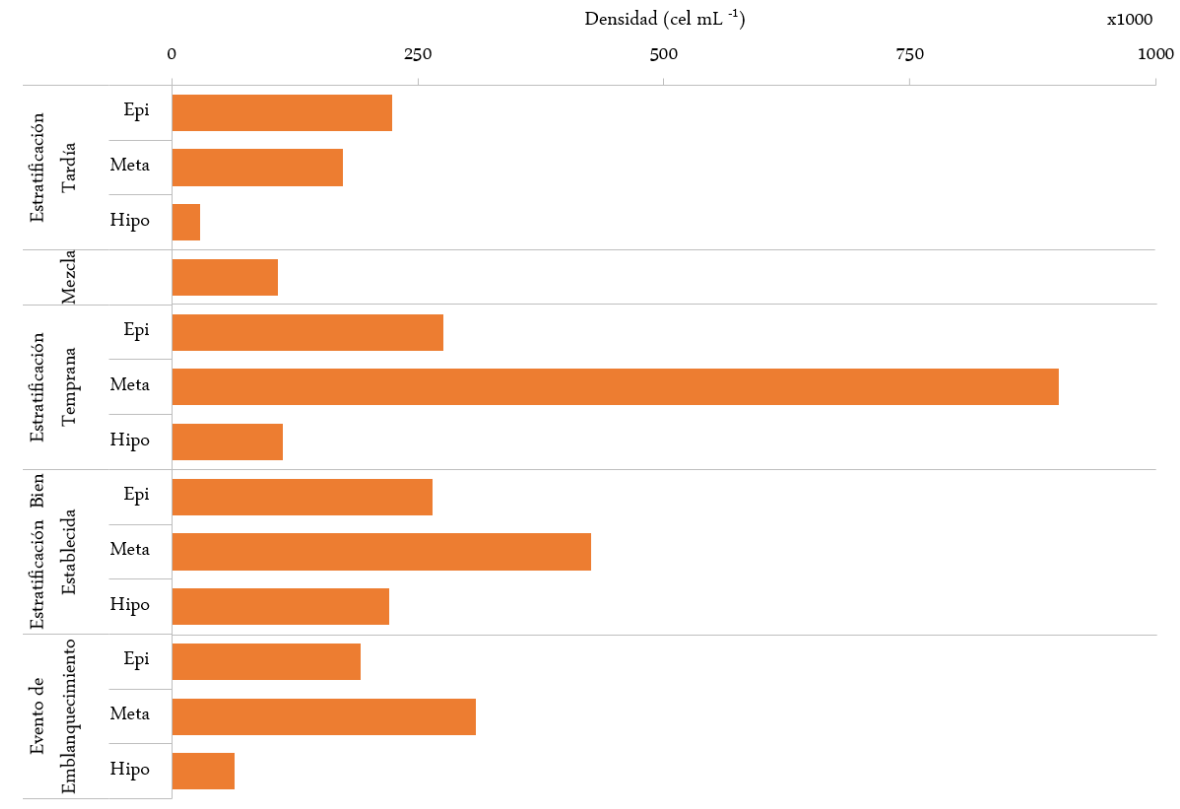


Figura. 13. Distribución espacio-temporal de la densidad del picoplancton autotrófico.

❖ Biomasa

La dinámica de la biomasa del PPA [Fig. 14], fue similar a la de su densidad. Sin embargo, el evento de emblanquecimiento fue el único muestreo que siguió la tendencia de densidad, donde la mayor concentración se encuentra a la mitad de la columna de agua, seguida por el estrato superficial y por último el fondo; asimismo, fue la etapa con la menor biomasa anual.

Mientras que, tanto la etapa de estratificación temprana como la bien establecida, continuaron exhibiendo la más alta concentración de PPA en el metalimnio, pero su estrato con menor biomasa fue el epilimnio.

La estratificación tardía, a pesar de mostrar una concentración semejante en sus estratos superiores, registró la menor biomasa en su hipolimnio; sin embargo la mezcla fue la etapa con menor biomasa total. Por otro lado, la estratificación temprana, además de ser la etapa con mayor biomasa, registró el máximo de esta [Anexo III].

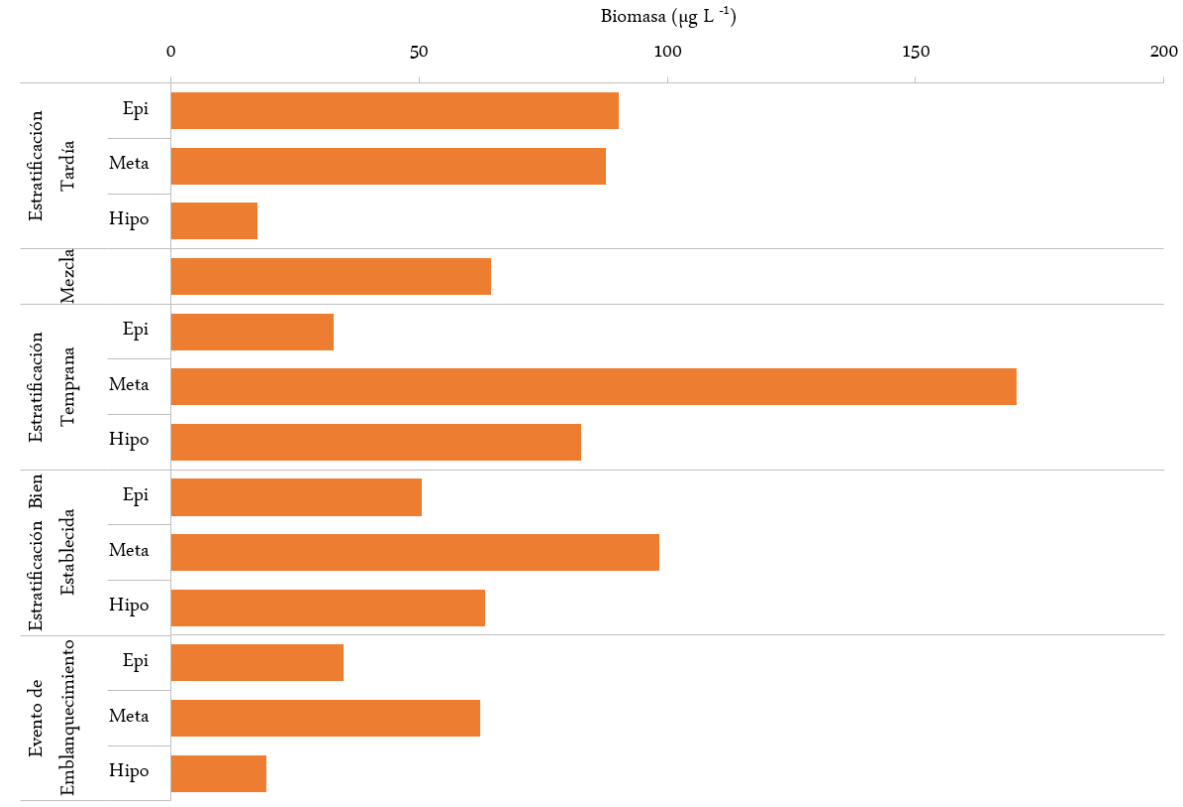


Figura. 14. Biomasa del picoplancton autotrófico presente en el lago La Preciosa.

5. 5. Análisis

5. 5. 1. Análisis Ecológico

- **Categorización de especies**

De acuerdo con el diagrama de Olmstead-Tukey [Fig. 15], las especies dominantes (7) dada su alta frecuencia, al presentarse durante todos los muestreos (100%), y su gran abundancia, fueron, en orden ascendente: *Oocystis submarina*, *Oocystis* sp.1, *Planktolyngbya tallingii*, *Oocystis parva*, *Cosmarium* sp., *Kirchneriella* sp., y *Oocystis* sp. 2; las últimas dos, con casi el mismo valor de abundancia. Todas las especies fueron clorofitas, con excepción de la única cianobacteria filamentosa.

Las especies constantes, con la mayor frecuencia (100%) pero con una abundancia menor a la media relativa, fueron, por orden de abundancia: *Elakatothrix* sp., *Chaetoceros* spp., *Plagioselmis lacustris* y *Campylomonas* sp..

Dentro de las especies clasificadas como ocasionales, se registró: *Gloeococcus* cf. *alsius*, presente en toda estratificación térmica (80%); y *Cyclotella* sp., presente en todas las etapas, excepto en los muestreos de la estratificación bien establecida (60%).

Mientras que el grupo de especies raras estuvo compuesto totalmente por clorofitas: *Chlamydomona* sp., presente únicamente durante la estratificación temprana (20%); *Pediastrum boryanum*, siempre presente, salvo durante la estratificación bien establecida (60%); y, *Tetrastrum* sp., presente solamente en el período de estratificación térmica (80%).

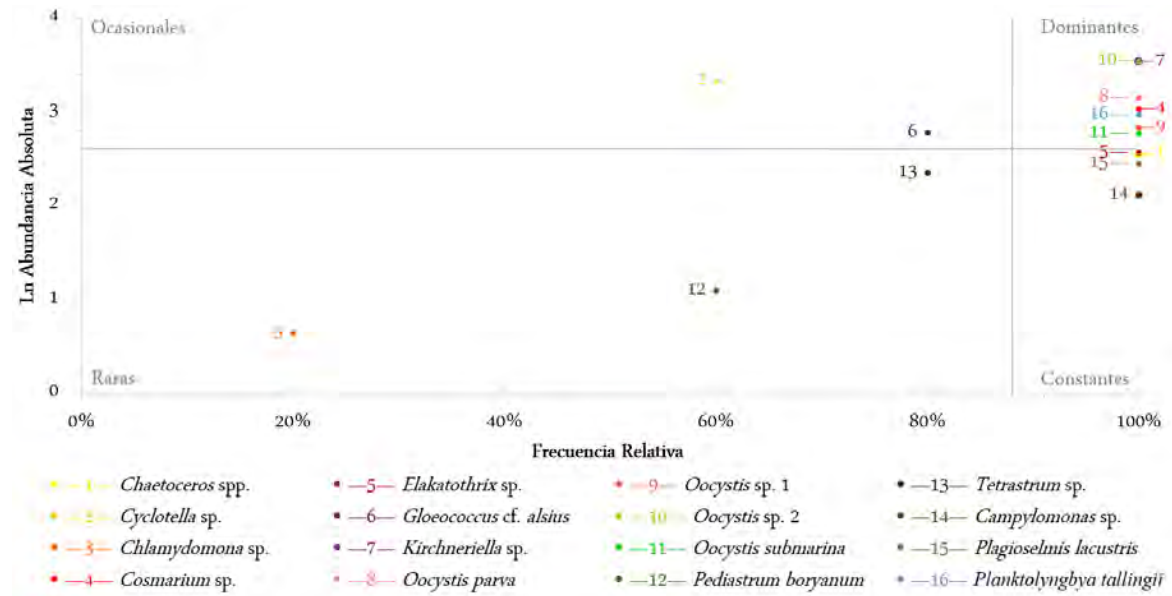


Figura. 15. Diagrama Olmstead-Tukey de las especies fitoplanctónicas en el lago La Preciosa.

- **Diversidad alfa**

La mayor riqueza de especies se presentó durante la estratificación temprana, mientras que el menor valor se registró en la estratificación bien establecida.

En cuanto a la estructura [Tabla 4], el índice de Shannon-Wiener indicó la mayor diversidad durante la estratificación temprana, y la menor en la mezcla.

El índice de Pielou indicó la menor equidad en el período de circulación, entretanto el período de estratificación térmica a pesar de mostrar valores similares presentó las estimaciones más altas en las etapas de transición (tardía y temprana).

Por lo tanto, dada la relación inversa entre dominancia y equitatividad, el índice de Simpson tuvo el mayor valor en la mezcla, y los menores durante la estratificación, siendo las estimaciones más bajas en las etapas de transición.

Tabla 4. Riqueza específica e índices de diversidad alfa: Shannon-Wiener, Pielou, y Simpson.

	Estratificación Tardía	Mezcla	Estratificación Temprana	Estratificación Bien Establecida	Evento de Emblanquecimiento
Riqueza de Especies (S)	15	13	16	12	13
Shannon-Wiener (H')	0.96	0.56	1.02	0.78	0.83
Equidad de Pielou (J')	0.81	0.50	0.84	0.72	0.75
Simpson (λ)	0.13	0.45	0.11	0.23	0.21

5. 5. 2 Análisis Estadístico

- **Diferencias Significativas**

La temperatura presentó diferencias significativas ($H = 31.46$, $p < 0.05$) entre el período de estratificación térmica y la circulación. Asimismo, cada división por estratos generada por la termoclina mostró diferencias [Fig. 16].

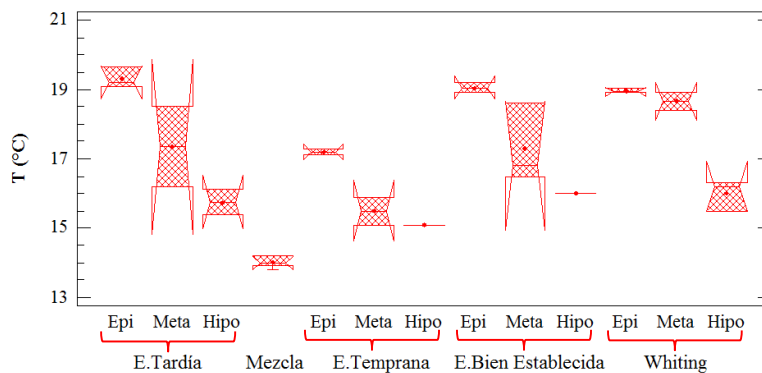


Figura. 16. Diagrama de cajas múltiples con muescas respecto a la temperatura.

El oxígeno disuelto presentó diferencias significativas ($H = 29.16$, $p < 0.05$) durante el evento de emblanquecimiento, entre el hipolimnio y el resto de la columna; mientras que el resto de muestreos durante la estratificación térmica exhiben diferencias entre todos sus estratos, respectivamente. Además, el estrato superficial de la estratificación temprana y bien establecida, mostraron diferencias entre ellos y contra el resto de las zonas de mixis [Fig. 17].

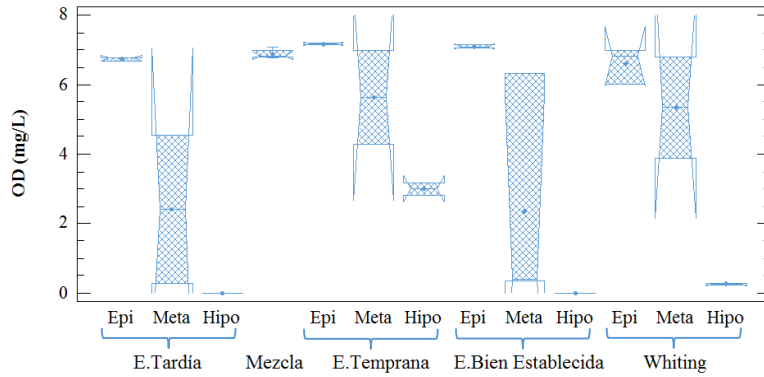


Figura. 17. Diagrama de cajas múltiples con muescas sobre la concentración de oxígeno.

El pH presentó diferencias significativas ($H = 30.42$, $p < 0.05$) entre cada estrato del muestreo de la estratificación bien establecida, así como entre el epilimnio e hipolimnio en el resto de los muestreos durante la estratificación térmica. Por otra lado, se distingue una diferencia clara entre los muestreos de la estratificación bien establecida y las demás etapas [Fig. 18].

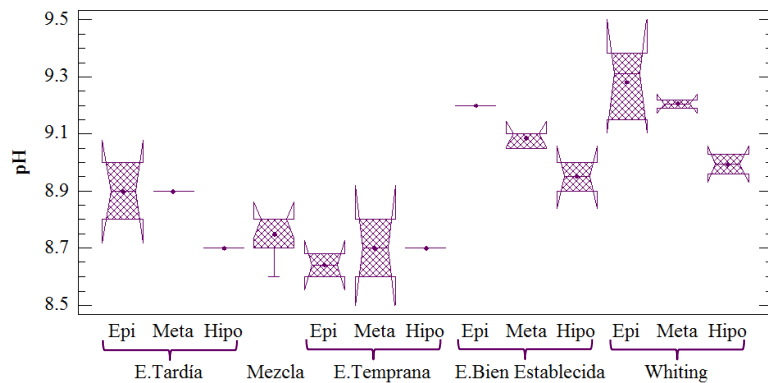


Figura. 18. Diagrama de cajas múltiples con respecto al pH.

Los carbonatos presentaron diferencias significativas ($H = 24.21, p < 0.05$) durante los muestreos de la estratificación bien establecida, entre el epilimnio y los demás estratos; en contraste con las etapas de transición (tardía y temprana) que mostraron diferencias entre el hipolimnio y el resto de la columna. También, la circulación exhibió diferencias contra el resto de las zonas de mixis, excepto con el epilimnio del evento de emblanquecimiento [Fig. 19].

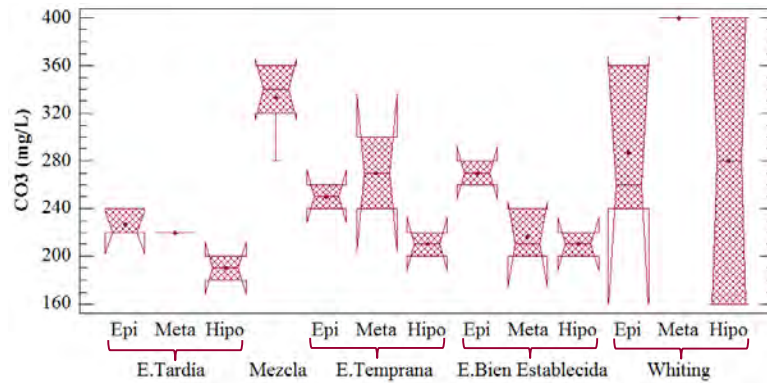


Figura. 19. Diagrama de cajas múltiples sobre la concentración de carbonatos.

Los bicarbonatos presentaron diferencias significativas ($F_{(12, 33)} = 4.14, p < 0.05$) respecto al metalimnio en el evento de emblanquecimiento contra las todas demás muestras. En sí, el resto de las diferencias corresponden a las medias de dicha etapa [Fig. 20].

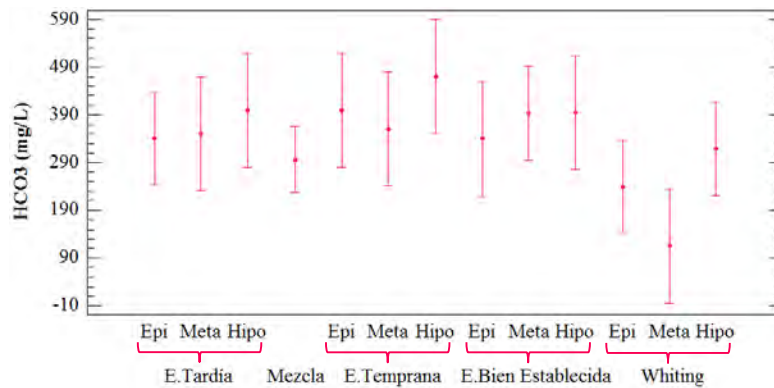


Figura. 20. Gráfico de medias sobre la concentración de bicarbonatos.

La dureza total no registró diferencias significativas ($H = 18.51, p \geq 0.05$).

La dureza temporal presentó diferencias significativas ($H = 25.15, p < 0.05$), salvo durante la estratificación bien establecida, a lo largo de toda columna de agua de cada muestreo sin seguir un patrón aparente. Cabe resaltar, que los estratos superiores durante el evento de emblanquecimiento se diferencian de todas las demás muestras [Fig. 21].

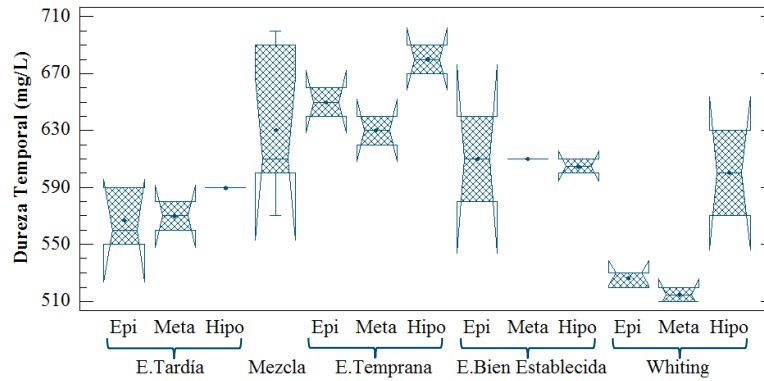


Figura. 21. Diagrama de cajas múltiples con muescas sobre la concentración de la dureza temporal.

La dureza permanente no registró diferencias significativas ($H = 19.79, p \geq 0.05$).

La dureza de calcio presentó diferencias significativas ($H = 24.00, p < 0.05$) en la estratificación temprana, entre el epilimnio y el resto de los estratos. Por otro parte, se aprecia en el resto de las etapas estratificadas la agrupación de los estratos por columna de agua, con diferencias entre la estratificación tardía y los muestreos de la estratificación bien establecida [Fig. 22].

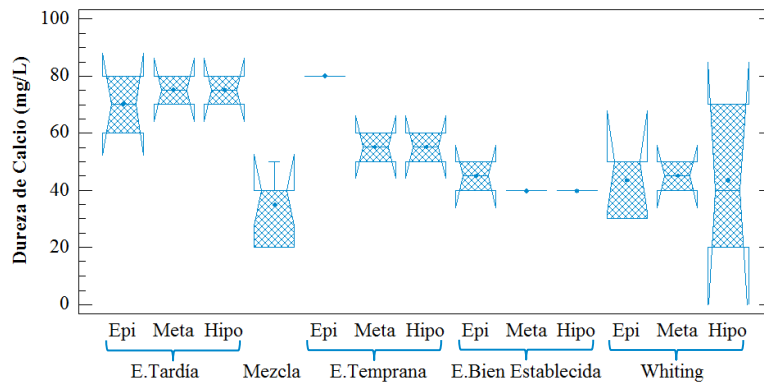


Figura. 22. Diagrama de cajas múltiples sobre la concentración de la dureza de calcio.

El FSR no registró diferencias significativas ($H = 18.08, p \geq 0.05$).

El NID presentó diferencias significativas ($H = 23.54, p < 0.05$) en la estratificación tardía, entre el hipolimnio y el resto de la columna, mientras que en la estratificación temprana el hipolimnio mostró diferencias sólo con el metalimnio. Asimismo, el estrato superior de los muestreos de la estratificación bien establecida exhibió diferencias contra el resto de las zonas de mixis [Fig. 23].

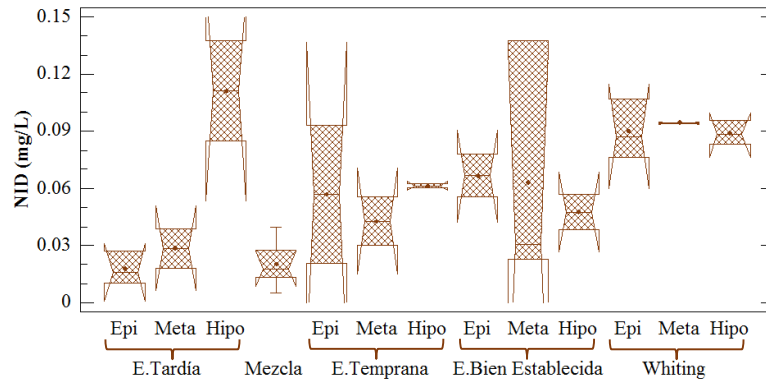


Figura. 23. Diagrama de cajas múltiples con muescas sobre la concentración del nitrógeno inorgánico disuelto.

Los silicatos mostraron diferencias significativas ($H = 25.57, p < 0.05$) entre los estratos superiores del evento de emblanquecimiento y todas las demás muestras. Por otra parte, se aprecia en el resto de las etapas estratificadas la agrupación de los estratos por columna de agua, con diferencias entre la estratificación temprana y el resto del ciclo, así como entre la estratificación tardía y mezcla, contra el resto de los muestreos a excepción del estrato más profundo de los muestreos de la estratificación bien establecida [Fig. 24].

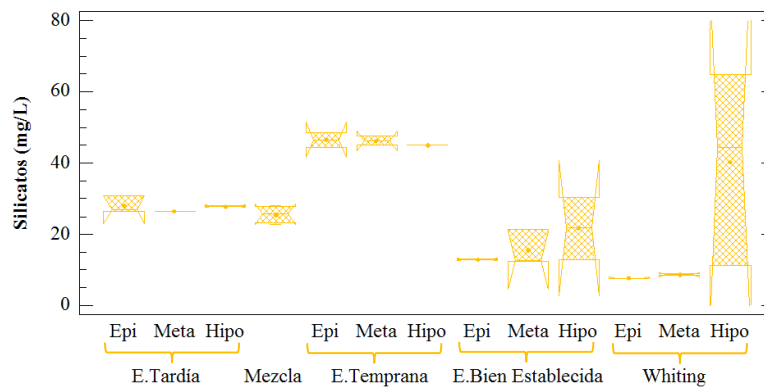


Figura. 24. Diagrama de cajas múltiples con muescas sobre la concentración de los silicatos.

- **Correlaciones**

- ◆ Fracción grande (nano– y microfitoplancton)

- ❖ División

Solo la división de las diatomeas, no mostró correlaciones con los parámetros físico-químicos [Tabla 5]. La temperatura registró correlaciones directas con las divisiones *Chlorophyta* y *Cyanobacteria*. También, el pH registró un par de correlaciones positivas con las clorofitas y criptofitas. Por otra parte, presentaron una correlación inversa, la dureza temporal con las clorofitas, y tanto los carbonatos como la dureza total con las cianobacterias.

Tabla 5. Correlaciones de Spearman entre la biomasa del fitoplancton por divisiones y los parámetros físico-químicos; se omiten aquellos elementos que no presentaron ninguna significancia.

División	T	pH	CO ₃ ⁼ Dureza	
				Total	Temporal
<i>Chlorophyta</i>	0.42 ^a	0.65 ^b	ns	ns	-0.48 ^a
<i>Cryptophyta</i>	ns	0.43 ^a	ns	ns	ns
<i>Cyanobacteria</i>	0.46 ^a	ns	-0.61 ^b	-0.43 ^a	ns

Correlación significativa: ^a = p < 0.05, ^b = p < 0.01; no significativa: ns = (p > 0.05).

Respecto a los nutrientes, sólo las cianobacterias no registraron correlaciones [Tabla 6]. *Bacillariophyta* y *Chlorophyta* presentaron correlaciones con el fósforo soluble reactivo, nitrógeno inorgánico disuelto y amonio, de manera negativa y positiva respectivamente. Tanto los nitritos y silicatos se relacionaron con las clorofitas y criptofitas de manera directa, a excepción de los últimos elementos, donde la correlación es inversa.

Tabla 6. Correlaciones de Spearman entre la biomasa del fitoplancton por divisiones y los nutrientes; se omiten aquellos elementos que no presentaron ninguna significancia.

División	FSR	NID	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	SiO ₄
<i>Bacillariophyta</i>	-0.45 ^a	-0.51 ^a	-0.50 ^a	ns	ns
<i>Chlorophyta</i>	0.53 ^a	0.48 ^a	0.46 ^a	0.70 ^b	0.55 ^b
<i>Cryptophyta</i>	ns	ns	ns	0.54 ^a	-0.42 ^a

Correlación significativa: ^a = p < 0.05, ^b = p < 0.01; no significativa: ns = (p > 0.05).

- ❖ Especie

El análisis de correlación entre los parámetros con respecto a la biomasa de las especies fitoplanctónicas mostró diversas significancias. Sin embargo, *Chlamydomona* sp. y *Elakatothrix* sp., fueron las únicas especies que no registraron alguna correlación de significancia.

Los parámetros físico-químicos [Tabla 7] que tuvieron más correlaciones fueron: la temperatura (5/16), la dureza temporal (5/16), y el pH (7/16). En contraste, a parte de la dureza de calcio, con un par de correlaciones negativas de similar significancia, el resto de los parámetros mostraron solo una correlación, en su mayoría negativas, excepto por los bicarbonatos y la dureza permanente. Cabe resaltar que la conductividad eléctrica no presentó ninguna relación.

En el caso de los nutrientes [Tabla 8], el mayor número de correlaciones se presentó en los silicatos (6/16), y nitritos (7/16), y por lo tanto también en el nitrógeno inorgánico disuelto (5/16).

Tabla 7. Correlaciones de Spearman entre los parámetros físico-químicos y las especies fitoplanctónicas; se omiten aquellos elementos que no presentaron ninguna significancia.

Especie	T	OD	pH	TSD	CO ₃ ⁼	HCO ₃ ⁻	Dureza			
							Total	T.	P.	Calcio
<i>Chaetoceros</i> spp.	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0.47 ^a
<i>Cyclotella</i> sp.	-0.46 ^a	ns	-0.67 ^b	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Cosmarium</i> sp.	-0.62 ^b	ns	-0.53 ^a	ns	ns	0.46 ^a	ns	0.57 ^b	ns	ns
<i>Gloeococcus</i> cf. <i>alsius</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0.47 ^a	ns	ns
<i>Kirchneriella</i> sp.	0.70 ^b	ns	0.77 ^b	ns	ns	ns	ns	-0.42 ^a	ns	ns
<i>Oocystis parva</i>	0.53 ^a	ns	0.67 ^b	ns	ns	ns	ns	-0.47 ^a	ns	ns
<i>Oocystis</i> sp. 1	ns	ns	-0.72 ^b	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Oocystis</i> sp. 2	ns	ns	0.72 ^b	ns	ns	ns	ns	-0.43 ^a	ns	-0.48 ^a
<i>Oocystis submarina</i>	ns	-0.42 ^a	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Pediastrum boryanum</i>	ns	ns	ns	-0.43 ^a	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Tetrastrum</i> sp.	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.49 ^a	ns
<i>Campylomonas</i> sp.	ns	ns	0.46 ^a	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Planktolynghya tallingii</i>	0.46 ^a	ns	ns	ns	-0.61 ^b	ns	-0.43 ^a	ns	ns	ns

Correlación significativa: ^a = p < 0.05, ^b = p < 0.01; no significativa: ns (p > 0.05).

Tabla 8. Correlaciones de Spearman entre los nutrientes y las especies fitoplanctónicas, se omiten aquellas que no presentaron ninguna significancia.

Especie	FSR	NID	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁼	SiO ₄
<i>Cyclotella</i> sp.	-0.56 ^b	-0.69 ^b	-0.71 ^b	-0.42 ^a	ns	0.59 ^b
<i>Cosmarium</i> sp.	ns	-0.55 ^a	ns	ns	-0.58 ^b	ns
<i>Kirchneriella</i> sp.	0.68 ^b	0.45 ^a	ns	0.62 ^b	ns	-0.64 ^b
<i>Oocystis parva</i>	ns	ns	ns	0.71 ^b	ns	-0.52 ^a
<i>Oocystis</i> sp. 1	-0.50 ^a	-0.79 ^b	-0.67 ^b	ns	-0.42 ^a	0.64 ^b
<i>Oocystis</i> sp. 2	ns	0.56 ^b	0.58 ^b	0.61 ^b	ns	-0.64 ^b
<i>Oocystis submarina</i>	ns	ns	ns	0.52 ^a	ns	ns
<i>Campylomonas</i> sp.	ns	ns	ns	0.52 ^a	ns	-0.45 ^a
<i>Plagioselmis lacustris</i>	ns	ns	ns	0.52 ^a	ns	ns

Correlación significativa: ^a = p < 0.05, ^b = p < 0.01; no significativa: ns (p > 0.05).

◆ Fracción pequeña (picoplancton autotrófico)

La biomasa del PPA [Tabla 9] en los estratos superficiales, epilimnio y metalimnio, registró correlaciones negativas con el oxígeno disuelto y nitratos, así como con el NID, y sólo tuvo correlaciones positivas con los bicarbonatos y silicatos.

Tabla 9. Correlaciones de Spearman entre la biomasa del picoplancton autotrófico y los parámetros, se omiten aquellos que no presentaron ninguna significancia.

Biomasa	OD	HCO₃⁻	NID	NO₃⁼	SiO₄
PPA	-0.51	0.37	-0.43	-0.43	0.42

Correlación significativa: $p < 0.05$

- **Análisis de Componentes Principales (ACP)**

De los componentes generados en el ACP, el conjunto de los cinco primeros explican el 80.1% de la información total entre dichas variables [Tabla 10].

Al reparar en la distribución de puntos y varianza acumulada de las diversas ordenaciones generadas con los componentes mencionados, se escogió el gráfico conformado por los dos primeros componentes, que representan más del 50% de la variación total.

Tabla 10. Eigenvalor y varianza porcentual, obtenida por ACP.

Componentes	Eigenvalor	Varianza (%)	Varianza Acumulada (%)
1	5.73946	31.886	31.886
2	3.44099	19.117	51.003
3	2.22119	12.340	63.343
4	1.95851	10.881	74.223
5	1.07101	5.950	80.173

El criterio considerado para la selección de variables que explican cada componente fue que el valor de su correlación fuera al menos de un tercio [Tabla 11]. En el primer componente el pH, los nitritos y silicatos son los parámetros mejor representados. El segundo componente destaca al incluir las divisiones más abundantes del fitoplancton, diatomeas y clorofitas, así como el sistema de amortiguamiento de carbono, con los carbonatos y bicarbonatos.

Tabla 11. Valor de las correlaciones de cada variable en los dos primeros componentes principales.

Componente	1	2
PPA	0.20434	0.164285
Bacillariophyta	0.142198	-0.374138
Chlorophyta	-0.265368	0.324551
Cryptophyta	-0.216699	0.213494
Cyanobacteria	0.00453318	0.25126
T	-0.259711	0.241922
O.D.	0.0243323	-0.28626
pH	-0.378155	0.0695768
C.E.	0.160227	0.245003
CO ₃ ⁼	-0.119035	-0.453511
HCO ₃ ⁻	0.263789	0.328256
D.C.	0.18117	0.190136
D.P.	0.218839	0.0648347
FSR	-0.241814	-0.0499215
NH ₄ ⁺	-0.228539	0.0860668
NO ₂ ⁻	-0.335398	0.124199
NO ₃ ⁼	-0.239261	-0.171439
SiO ₄	0.372829	0.0717695

La representación gráfica exhibe tres nubes de puntos [Fig. 25]. La primera relaciona el fósforo y las diferentes formas de nitrógeno con las clorofitas y criptofitas; la segunda asocia el sistema de amortiguamiento de carbono e iones y el PPA; por último, la tercera nube vincula a las diatomeas con el oxígeno.

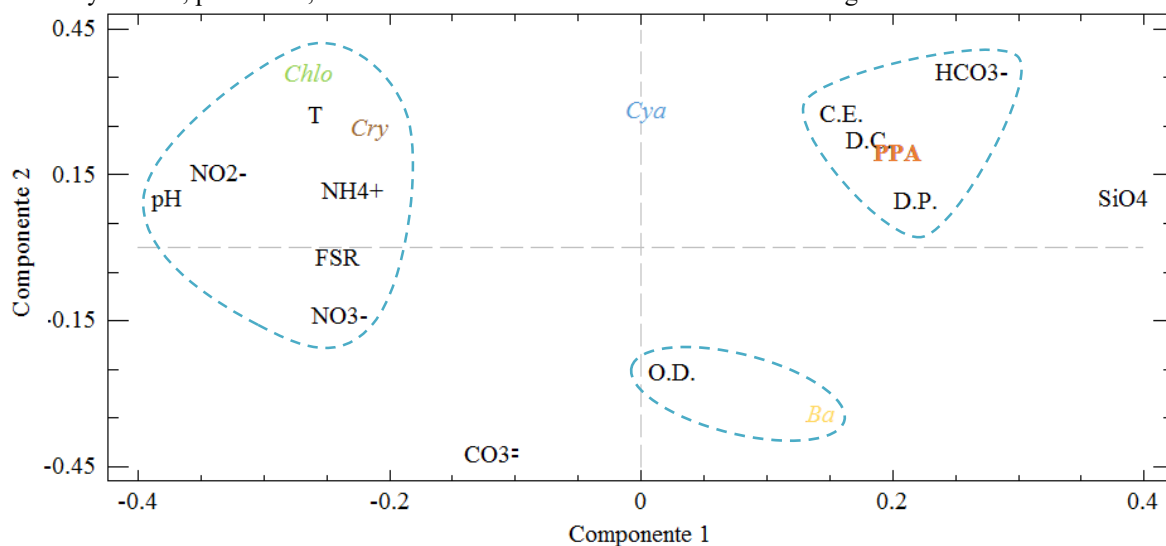


Figura. 25. Diagrama de ordenación respecto a los dos primeros componentes por ACP.

- **Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC)**

En el ACC respecto a las variables biológicas, estas fueron acotados en números, así el PPA se indica con el número cero (0), y la enumeración del fitoplancton de fracción grande queda listada en la Tabla 12.

Tabla 12. Acotación de especies del fitoplancton de fracción grande por números.

Especie	Número	Especie	Número
<i>Chaetoceros</i> spp.	1	<i>Oocystis</i> sp. 1	9
<i>Cyclotella</i> sp.	2	<i>Oocystis</i> sp. 2	10
<i>Chlamydomona</i> sp.	3	<i>Oocystis</i> submarina	11
<i>Cosmarium</i> sp.	4	<i>Pediastrum boryanum</i>	12
<i>Elakatothrix</i> sp.	5	<i>Tetrastrum</i> sp.	13
<i>Gloeococcus</i> cf. <i>alsius</i>	6	<i>Campylomonas</i> sp.	14
<i>Kirchneriella</i> sp.	7	<i>Plagioelmis lacustris</i>	15
<i>Oocystis parva</i>	8	<i>Planktolyngbya tallingii</i>	16

De acuerdo con el ACC, dos ejes definen la mayor varianza acumulada con un elevado coeficiente de correlación entre las variables bióticas y abióticas [Tabla 13].

Tabla 13. Eigenvalores, correlación y varianza de los ejes por ACC.

Ejes	1	2
Eigenvalor	0.77	0.087
Correlaciones Biótico-Abiótico	0.996	0.802
Varianza Acumulada (%) de:	Biótico	66.8
	Abiótico	78.2

Las variables seleccionadas para cada eigenvalor estuvieron en función de los coeficientes de correlación múltiple más alto [Tabla 14].

Tabla 14. Eigenvectores

Eje	1	2
T	-0.8834	0.0187
O.D.	0.3918	0.0017
pH	-0.6049	0.0525
C.E.	-0.1431	-0.0128
CO ₃ ⁼	0.5865	-0.0967
HCO ₃ ⁻	-0.0812	0.0492
D.C.	-0.2786	0.4465
D.P.	-0.27	-0.0228
FSR	-0.3981	0.2534
NH ₄ ⁺	-0.6225	-0.0261
NO ₂ ⁻	-0.6001	-0.1341
NO ₃ ⁼	-0.2938	0.1981
SiO ₄	0.3102	0.0803

El diagrama de ACC muestra tres grupos de correlaciones [Fig. 26]. El primero agrupa las diatomeas (1, 2) con el oxígeno, silicatos y carbonatos; el segundo relaciona las criptofitas (14, 15) y a un número considerable de clorofitas (5, 7, 8, 10, 11, 13) con la temperatura, dureza permanente, y dos formas nitrogenadas (NH_4^+ y NO_2^-); y el tercer grupo asocia los bicarbonatos, pH, dureza de calcio, C.E., FSR, y NO_3^- con el resto de clorofitas (6, 9, 16) —exceptuando dos especies raras (3, 12)—, la cianobacteria *P. tallinii* (16), así como el PPA (0).

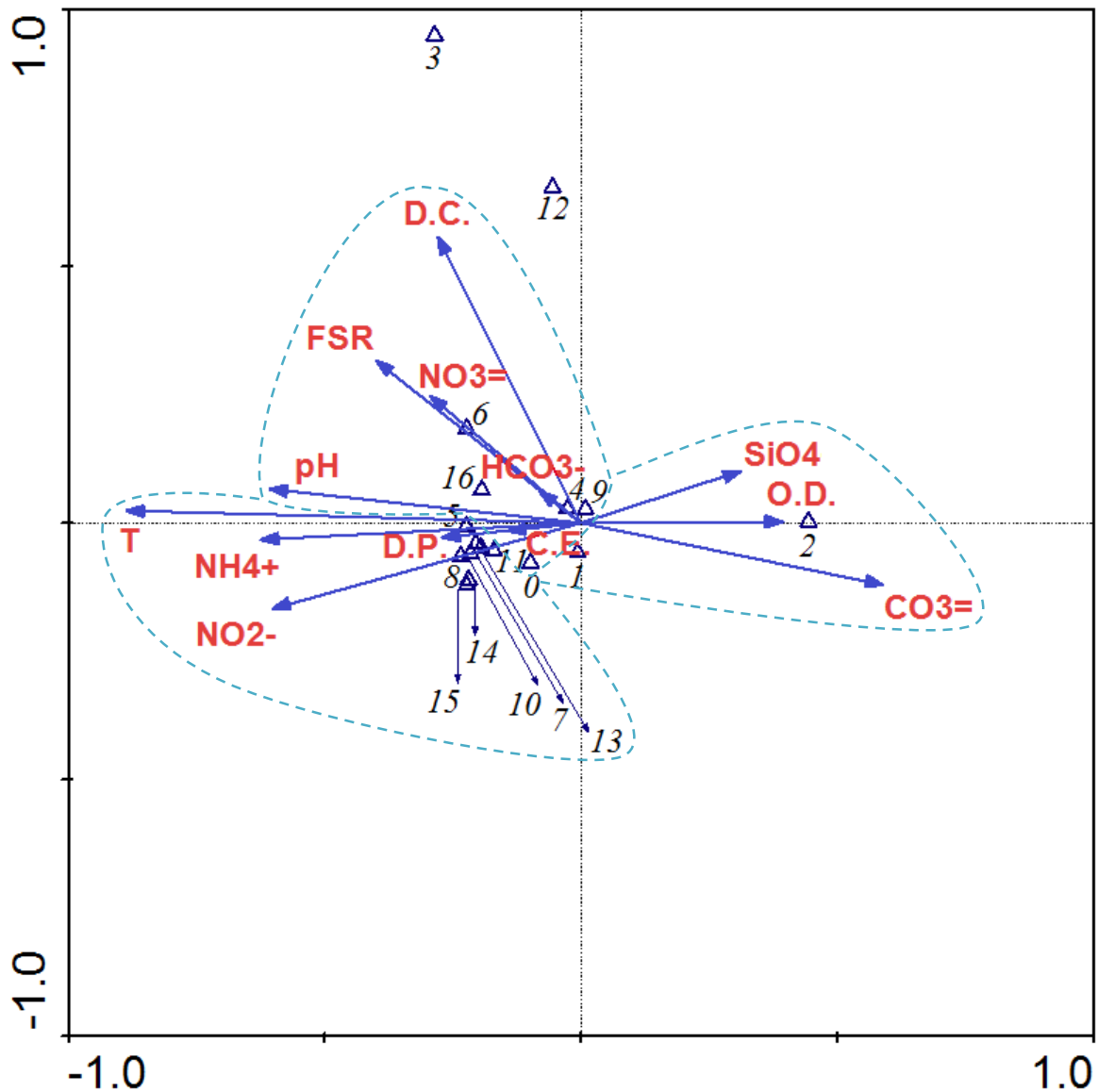


Figura. 26. Diagrama de ordenación de ACC para las variables bióticas y abióticas.

VI. DISCUSIÓN

Fundamentalmente, la clasificación del plancton por magnitudes responde al tamaño de los poros de las redes, mallas o filtros utilizados para su obtención (Callieri, 2007; Moss, 2010; Karleskint *et al.*, 2012). Al referirse al fitoplancton, usualmente se alude a la porción nano- y microplanctónica. Es sólo a partir de la década de los 70's y 80's, con el desarrollo de nuevas técnicas, que la importancia del picoplancton comienza a considerarse, y por tanto a reportarse (Callieri & Stockner, 2002).

Como consecuencia, mucha de la información sobre la dinámica fitoplanctónica, al menos con respecto a lagos, se suele encontrar en estudios separados; es decir, se reporta, ya sea la fracción grande, o la fracción pequeña. Pocos son los trabajos que involucran ambas fracciones; como tal, se puede citar el artículo de Adame *et al.* (2008).

Ya sea en ambientes marinos o lacustres, el picoplancton, incluye procariontes y eucariontes, tanto heterótrofos como fotótrofos (Raven, 1998). Para distinguir su forma de nutrición se utiliza como criterio la presencia de pigmentos fotosintéticos, ficobiliproteínas (FBPs) y clorofila a (Chl a), en los organismos fotótrofos. Estos tienen la capacidad de mostrar autofluorescencia bajo microscopía de epifluorescencia (Davis & Sieburth, 1982 en Callieri & Stockner, 2002); técnica utilizada en este estudio [ver IV. Metodología (4. 2. 2.)]. Cabe mencionar, que el picoplancton heterotrófico debe ser teñido previamente para poder ser observado bajo epifluorescencia (Callieri & Stockner, 2002), lo que asegura que al no realizar un tratamiento previo las únicas células que brillen naturalmente sean organismos fotótrofos.

El picoplancton fotosintético (PPP) incluye cianobacterias procariontes y eucariotas fotótrofos (Callieri, 2007; Stenuite *et al.*, 2009), siendo en general, las picocianobacterias (Pcy) unicelulares el mayor componente (Camacho *et al.*, 2003a); particularmente en lagos profundos de oligo- a mesotróficos (Callieri & Pinolini, 1995; Passoni *et al.*, 1997; citados en Callieri, 2007).

La técnica antes indicada, bajo excitación de luz verde, permite diferenciar entre picoeucariotas y picocianobacterias según la coloración fluorescente que den los pigmentos; las primeras aparecen rojas, dada la Chl a, mientras que las últimas exhiben tonos anaranjados, de acuerdo con la concentración del tipo de FBPs que contengan: autofluorescencia amarilla-naranja por ficoeritrinas (FE), y por ficocianinas (FC) autofluorescencia rojiza (Callieri & Stockner, 2002; Callieri, 2007).

En el caso de La Preciosa, esencialmente toda la fluorescencia apreciada fue naranja, y rara la aparición de células rojizas, por lo que la presencia de picoeucariotas es prácticamente nula. Por tanto, se asume, dada la información previamente mencionada, que en el lago de estudio, la población de picoplancton está representada principalmente por la porción de las picocianobacterias.

La importancia de este apartado recae en puntualizar el vocabulario utilizado en el presente trabajo. Los términos: fracción pequeña, picoplancton autotrófico (PPA), picoplancton fotosintético (PPP), y picocianobacterias (Pcy), se utilizarán como sinónimos. Por otra parte, cuando se nombre a la fracción grande, se hará referencia al nano- y microplancton fotosintético.

Diversidad

◆ Fracción grande (nano- y microfitoplancton)

La diversidad de la fracción grande del fitoplancton de La Preciosa, no presentó una diversidad alfa particularmente alta de acuerdo con el índice Shannon-Wiener.

En relación con la composición taxonómica de la comunidad, esta fue relativamente estable a lo largo del tiempo, al presentarse de manera permanente la mayoría de las especies fitoplanctónicas registradas (11 de 16), siendo la variación principal la abundancia, y en consecuencia la biomasa de las mismas. Es importante recalcar, que la abundancia numérica no refleja necesariamente el aporte de la biomasa, ya que cada especie posee una diferente morfología y volumen característicos.

Los grupos más comunes de algas en lagos tropicales, son: *Cyanophyceae*, *Chlorophyceae*, *Bacillariophyta*, *Pyrrophyceae*, y *Chrysophyceae* (Tavera & Castillo, 2000). Para las aguas continentales de México, se reporta que las diatomeas son el grupo con la mayor riqueza taxonómica, seguido por el de las cianobacterias, y el de las clorofitas; además, entre los géneros con mayor número de especies se menciona *Cosmarium* (Oliva *et al.*, 2014).

La composición fitoplanctónica de La Preciosa se basó en los primeros tres taxones antes mencionados, además de la división *Cryptophyta*. Las algas verdes representaron casi el 70% de la colección total en el sistema, mientras que el resto de grupos estuvieron constituidos por sólo 1 a 2 especies.

Chlorophyta, es el filo más ampliamente distribuido en aguas interiores, habitando todo tipo de sistemas; dada su ubicuidad es difícil resumir su ecología (Naselli-Flores & Barone, 2009). Por otra parte, respecto a las criptofitas, mucho se desconoce sobre su ecología y fisiología; sin embargo, se presentan en casi todos los lagos, independientemente del estado trófico (Stewart & Wetzel, 1986 en Wetzel, 2001), y están caracterizadas por tener una presencia permanente a lo largo del año, con una gran capacidad de fotoadaptación y eficiencia metabólica en ambientes con baja penetración de luz.

Por otra parte, la comunidad fitoplanctónica en lagos tropicales está dominada por especies no móviles (Lewis, 1978; Talling, 1986; Carney *et al.*, 1987; citados en Silva *et al.*, 2013). Todas las especies dominantes del sistema, indicadas en el diagrama Olmstead-Tukey [Fig. 14], siguieron esta norma. En sí, los únicos organismos fitoplanctónicos con la capacidad de desplazarse, fueron las especies flageladas: *Chlamydomona* sp., *Campylomonas* sp., y *Plagioselmis lacustris*, siendo las dos últimas criptofitas.

Entre las especies dominantes en el lago, las clorofitas coloniales del género *Oocystis* (*O. parva*, *O. submarina*, *O. sp. 1*, y *O. sp. 2*) tienen envolturas mucilaginosas; así como las especies constantes *Elakatothrix* sp., y *Gloeococcus* cf. *Alsius*. El mucílago, resulta útil para un rápido transporte y migración a través de aguas poco turbulentas; además, tiene varios beneficios de defensa contra infecciones fúngicas, pastoreo, digestión y toxicidad de metales (Reynolds, 2006). Por lo tanto, su expresión provee de grandes ventajas, que explicarían su permanencia perenne y abundancia sobre el resto del fitoplancton de fracción grande.

La especie *Planktolyngbya tallingii*, única alga verde-azul de la fracción grande registrada en el sistema, pertenece al orden de las *Oscillatoriales*, cianobacterias carentes de heterocistos y aquinetos (Vincent, 2009); posee bajos requerimientos de luz, y es capaz de mantenerse en suspensión (Tavera, 1996 en Tavera & Castillo, 2000). Originalmente fue descrita para el lago Victoria en África; su distribución es pantropical, y se encuentra en sistemas de oligo- a eutróficos. En México se reporta para los lagos volcánicos de Catemaco, y Tecuitlapa, otro lago maar en Puebla, y La Preciosa (Komárek & Komárková-Legnerová, 2002).

Komárek & Komárková-Legnerová (2002), reportan a la especie *Anabaena manguinni*, miembro de comunidades mesotróficas lacustres, como una población perenne en el lago La Preciosa, de acuerdo con muestras recolectadas durante el verano del 1993; sin embargo, a lo largo del estudio esta cianobacteria no fue observada.

De manera similar, la especie unicelular flagelada *Peridinium* sp., perteneciente al taxón *Dynophyceae*, no fue observada, a diferencia de lo reportado por Martínez (2010), que registra esta especie durante la estratificación plena; no obstante, el resto de especies enlistadas en dicho ensayo, sí aparecen en este estudio.

Muchas de las especies presentes en La Preciosa son cosmopolitas; asimismo, la mayoría de los taxones son afines a cuerpos de agua dulces, y algunas también son capaces de habitar sistemas moderadamente salinos.

El sistema comparte algunas especies (*O. parva* y *O. submarina*) con el lago hiposalino ($\approx 8.5 \text{ g L}^{-1}$) Alchichica; usualmente la biota de este tipo de lagos está compuesta por formas halotolerantes (Williams, 1998 en Oliva *et al.*, 2001). *O. parva*, también se presenta en el lago atalasalino Atexcac (Macek, *et al.*, 2009). Ambos sistemas citados, son axalapascos de la Cuenca Oriental del Centro de México, como La Preciosa. Además, Kebede & Willén (1998), reportan que el género *Oocystis* se encuentra ampliamente distribuido en los lagos Etiópes, ubicados en la franja tropical, cuya salinidad comprende un rango muy amplio ($0.2 - 26 \text{ g L}^{-1}$) y presentan características similares a los lagos maar encontrados en la misma formación a la que pertenece La Preciosa.

Por último, se observó la presencia del género *Chaetoceros*, cuya distribución se da principalmente en ambientes marinos (Wehr & Sheath, 2003), lo cual sugiere que su presencia no se ve limitada por la salinidad del sistema que habita.

◆ Fracción pequeña (picoplancton autotrófico)

Sobre la diversidad del picoplancton, Komárek (1996) indica que los géneros de Pcy dominantes en sistemas lacustres son del tipo de *Cyanobium*, *Synechococcus*, y *Cyanothece diana/cedrorum*. *Cyanobium* es el género más común en ambientes oligotróficos dulces (Søndergaard, 1991; Pick & Agbeti, 1991; Stockner & Shortreed, 1991; citados en Padisák *et al.*, 1997), y la mayoría de las cepas de *Synechococcus* citadas en la literatura pertenecen a este género (Callieri & Stockner, 2002). Usualmente las picocianobacterias unicelulares en lagos, son adscritas al género *Synechococcus*; sin embargo, esta es una categoría taxonómica artificial que comprende diversos géneros y fenotipos (Vincent, 2009).

El tamaño que caracteriza al PPA, así como la similitud de sus características morfológicas (Callieri & Stockner, 2002; Callieri *et al.*, 2013) hacen necesario el uso de técnicas genéticas para determinar su taxonomía completa.

Callieri *et al.* (2013), realizaron un estudio filogenético sobre la diversidad de picocianobacterias no marinas dentro del cual evaluó a La Preciosa, así como a otros lagos maar atalashalinos de la Cuenca Oriental: Alchichica, Aljojuca y Atexcac. Estos, salvo el último sistema, formaron un nuevo clado monofilético halotolerante, hermano del clado marino *Synechococcus* 5.3., con cepas ricas en ficoeritrinas (FE 7G6 y 7H9, en La Preciosa).

Las Pcy que comprenden en su mayoría FE, son las predominantes en lagos profundos oligotróficos (Callieri & Stockner, 2002; Camacho *et al.*, 2003a) de aguas duras (Callieri, 2007); características presentes en La Preciosa. Por tanto, de acuerdo con la información del estudio previamente mencionado –en el cual las cepas son clasificadas en función de su FBP prevaeciente– el sistema siguió esta pauta, al presentar una comunidad picoplanctónica compuesta predominantemente por organismos ricos en ficoeritrina.

Quizá las diferencias en la calidad subacuática de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) dicten la presencia de ficoeritrina o ficocianina (Sommaruga & Robarts 1997; Vörös *et al.*, 1998), ya que las condiciones de luz en la columna de agua tienen un gran impacto en la composición de las comunidades de Pcy, al favorecer el pigmento dominante: las células ricas en FC son típicas en sistemas con bajos regímenes de luz, mientras que en aguas con mayor transparencia, las células ricas en FE son las más comunes (Vörös *et al.*, 1998; Stomp *et al.*, 2007 en Stenuite *et al.*, 2009). Esta distinción surge de la banda de absorción específica del espectro de luz que posee cada pigmento: luz roja (~625nm) para las FC, y luz verde (~560nm) para las FE (Callieri *et al.*, 1996; Haverkamp *et al.*, 2008).

Posiblemente, la composición del PPA es responsable de su distribución vertical misma en lagos, dada las propiedades selectivas de las diferentes cepas de picocianobacterias a la luz (Callieri, 1996), que las lleva a exhibir diferentes pigmentos accesorios para su adaptación (Callieri *et al.*, 2007). Por lo tanto, a pesar de que varias cepas de *Synechococcus* se han distinguido, aun es útil clasificar a las Pcy de acuerdo con su pigmento dominante.

Al no estar confirmada la filogenia del picoplancton, se continuará refiriéndose a esta fracción como picocianobacterias en general; no obstante, tomando en cuenta toda la información previa, no se considerará erróneo valorar a la población de Pcy como perteneciente del género *Synechococcus*.

Sucesión estacional

◆ Fracción grande (nano- y microfitoplancton)

El fitoplancton correspondiente a la fracción grande, mostró una sucesión influenciada por la hidrodinámica de la columna de agua, con respecto al período de mezcla y estratificación termal. La Preciosa presentó un florecimiento invernal de diatomeas, influenciado por la disponibilidad de nutrientes durante la circulación, éste florecimiento es común en lagos tropicales. Sin embargo, no exhibió el típico florecimiento primaveral de cianobacterias, que se ha observado en otros sistemas al iniciar la estratificación (Oliva *et al.*, 2001; Chale *et al.*, 2004 en Ndebele-Murisa *et al.*, 2010; Hernández-Morales *et al.*, 2011), sino una considerable abundancia de clorofitas; rasgo característico en lagos templados durante esta etapa (Lewis, 1978; Oliver & Ganf, 2000; citados en Vázquez *et al.*, 2005). La dominancia de algas verdes continuo durante todo el período de estratificación; no se limitó a la temporada de verano, donde su abundancia es común, tanto en lagos templados (Wehr & Sheath, 2003), como en tropicales (Oliva *et al.*, 2001; Hernández-Morales *et al.*, 2011).

El arreglo de las comunidades fitoplanctónicas de lagos tropicales representa un extensivo traslape con la composición veraniega de especies en lagos templados, además de incluir elementos pantropicales y endémicos regionales (Vyverman, 1996 en Silva *et al.*, 2013). No siempre es claro hasta qué punto las tendencias de sucesión y diversidad del fitoplancton en lagos de latitudes templadas se parecen a las presentes en sistemas tropicales (Talling & Lemonalle, 1998; Lewis, 2000).

La presencia del fitoplancton es influenciada por factores: físicos (temperatura, movimiento de las masas de agua, luz, precipitación pluvial), químicos (nutrientes), y bióticos (pastoreo y parasitismo); cuyo peso difiere significativamente en la determinación de la composición, crecimiento (tamaño), y sucesión de especies (Talling & Lemonalle, 1998; Reynolds, 2006). Asimismo, es importante considerar la naturaleza propia de los organismos: las interacciones bióticas entre los mismos, la competencia por recursos (capacidades y adaptaciones), la respuesta a fluctuaciones (tolerancia), y los requerimientos fisiológicos bajo condiciones naturales (Wetzel, 2001; Wehr & Sheath, 2003); así, la ventaja competitiva de alguna especie sobre otra es relativa, y puede cambiar si las condiciones varían. Por tanto, a pesar de que ambos análisis estadísticos, Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC), muestran un patrón general similar, queda claro que la magnitud de influencia de los factores abióticos sobre cada división y especie, respectivamente, es diferente. La interacción entre los parámetros se trata en el apartado de Hidrodinámica.

◆ Fracción pequeña (picoplancton autotrófico)

En cuanto a la fracción pequeña, al no delinear las cepas de Pcy, no es posible establecer un ciclo estacional como comúnmente se realiza para las especies del fitoplancton de mayor tamaño (*vide supra*); en sí, no existen trabajos que describan como tal esta sucesión, sino que la dinámica del picoplancton se evalúa de acuerdo con la distribución de su abundancia.

El PPA usualmente alcanza sus mayores números a finales de verano en sistemas marinos y de agua dulce (Stockner, 1991 en Padisák *et al.*, 1997). Para lagos tropicales, se reportan picos de abundancia a principios de primavera (Peřtová *et al.*, 2008) o verano (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1995), dependiendo de las interacciones de las Pcy con el resto de las especies fitoplanctónicas (Callieri, 2010). En La Preciosa, la mayor abundancia se registró durante el muestreo primaveral, en la de estratificación temprana; en cambio, Marcos & Reyes (2012) reportaron la máxima densidad a mediados de verano, durante la estratificación bien establecida.

Respecto a la distribución vertical, se conocen picos de abundancia para lagos oligo- a mesotróficos en el meta- o hipolimnio (Booras *et al.*, 1991; Pick & Agbeti, 1991; citados en Padisák *et al.*, 1997). En el sistema, como en años anteriores (Marcos & Reyes, 2012), se registraron las mayores abundancias en diferentes estratos dependiendo de la época. Durante la mayor parte del período de estratificación la abundancia se concentró en el metalimnio; sólo en la etapa tardía, la mayor abundancia se registró en el epilimnio, al igual que en el lago monomíctico cálido Kinneret (Malinsky-Rushanski *et al.*, 1995).

Durante la mezcla, la concentración de Pcy se mantuvo prácticamente similar a lo largo de toda columna de agua ($\sim 1.08 \times 10^5$ cel L⁻¹).

De esta forma, tanto la variación del picoplancton en La Preciosa, como la de la fracción grande, se vieron influenciadas por las fases hidrodinámicas del lago. Este mismo patrón se ha observado en el lago Alchichica (Macek *et al.*, 2009), el cual no sólo presenta la misma dinámica térmica, como lago monomíctico cálido, sino que también reporta máximos de abundancia de Pcy tanto en el epilimnio como en el metalimnio (Peřtová *et al.*, 2008; Hernández-Avilés *et al.*, 2010).

Al comparar la abundancia correspondiente a cada fracción fitoplanctónica, se observó claramente la dominancia del picoplancton en el lago, con una alta densidad celular de Pcy ($10^5 - 10^6$ cel L⁻¹), que coincide con lo reportado para otros lagos tropicales (Malinsky-Rushansky *et al.*, 1995; Peřtová *et al.*, 2008). Este patrón se ha observado en muchas comunidades fitoplanctónicas de sistemas lacustres y marinos (Stockner *et al.*, 2000). A lo largo de diversos gradientes de salinidad se ha observado una gran abundancia del filo *Cyanobacteria*, conformada casi exclusivamente por *Synechococcus* spp., en lagos de altas latitudes con

diferente composición química, así como con una pobre concentración de nutrientes y baja producción primaria (Xing *et al.*, 2009); características propias del sistema de estudio. Asimismo, la fracción pequeña suele dominar sobre la fracción grande en aguas oligotróficas (Frenette *et al.*, 1996; Stockner, 1998; citados en Adame *et al.*, 2008) y usualmente el PPP llega a representar más de la mitad del fitoplancton en sistemas lacustres (Vörös *et al.*, 1998; Bell & Kalff, 2001; Stenuite *et al.*, 2009).

En aguas cálidas y pobres en nutrientes, la importancia del picoplancton incrementa (Agawin *et al.*, 2000); entre mayor sea el grado de oligotrofia, mayor será el aporte del picoplancton a la biomasa total fitoplanctónica (Vörös *et al.*, 1998; Bell & Kalff, 2001). En La Preciosa, a pesar de la dominancia numérica del PPA, su aporte a la biomasa fue claramente menor en comparación con la respectiva contribución de la fracción grande; este comportamiento también se encontró en el lago Alchichica (Adame *et al.*, 2008).

Usualmente la biomasa de la fracción pequeña y la de la fracción grande, muestran una dinámica contrastante, donde la importancia de una incrementa cuando la otra decrece (Padisák *et al.*, 1997). Dada la fuerte variación de los nutrientes en respuesta a la temperatura, así como la creciente importancia del picoplancton con el aumento de temperatura, se sugiere un cambio estacional en la fracción dominante del fitoplancton, con la fracción grande durante el invierno, y la fracción pequeña en el verano (Agawin *et al.*, 2000). Esta alternancia en el sistema es inexistente, siendo el fitoplancton de mayor talla la fracción dominante a lo largo de todo el ciclo. La disparidad entre las fracciones se acentuó durante el florecimiento de diatomeas, en la mezcla, y en el muestreo de la estratificación bien establecida; únicamente durante la estratificación temprana sus respectivos valores fueron equiparables, empero la fracción grande fue la predominante.

Hidrodinámica

Durante el período de estudio se registró una temperatura de 13 – 20 °C a lo largo de la columna de agua, misma que se sitúa por debajo de la temperatura típica (< 20 °C) presente en lagos tropicales (Esteves, 1998). No obstante, en el caso de la temperatura ambiental, el período en el que se desarrolló el estudio (2013 – 2014), a pesar de tener condiciones neutrales respecto al fenómeno ENOS (El Niño –Oscilación del Sur), se consideran de los años más calurosos registrados en el planeta (SMN, 2013; 2014).

El efecto termal sobre el fitoplancton debe ser tomado en cuenta, tanto por el efecto de temperatura *per se*, como por los movimientos del agua, dada la formación de gradientes de densidad.

Durante el período de estratificación la distribución del oxígeno disuelto (OD) exhibió perfiles clinógrados, dado que las mayores concentraciones de OD se registraron en el epilimnio, disminuyendo paulatinamente hasta una reducción significativa en el hipolimnio. Este patrón se asocia con la producción de oxígeno por organismos fotótrofos en la superficie, el consumo por heterótrofos a lo largo de la columna de agua, y la oxidación de la materia orgánica en el fondo. Asimismo, los niveles de saturación de oxígeno en la zona superficial, son apoyados por la fuerza de acción del viento; la cual, es considerable en el lago dada la gran exposición que presenta.

Los lagos tropicales se estratifican y mezclan más fácilmente que los templados en respuesta al viento o al flujo de calor, reciclando nutrientes y reestableciendo el reloj estacional para las comunidades fitoplanctónicas (Lewis, 1996).

Las condiciones desarrolladas durante la estratificación térmica –baja disponibilidad de nutrientes, alta temperatura e irradiancia solar– favorecen el crecimiento del grupo *Chlorophyta* (Lewis, 1978 en Oliva *et al.*, 2001; Naselli-Flores & Barone, 2009), permitiéndole dominar a lo largo de todo este período. La gran correlación entre las clorofitas y estos parámetros, temperatura y nutrientes (fósforo y nitrógeno), se aprecia no sólo en las correlaciones positivas registradas, sino también en una de las nubes de puntos del Análisis de Componentes Principales; la cual también engloba al pH, factor característico del sistema al ser un ambiente alcalino y de aguas duras, cuya variación está vinculada con los procesos fotosintéticos.

Para el lago Alchichica (Ramos-Higuera *et al.*, 2008), cuyas similitudes con el sistema de estudio ya han sido aludidas, se reporta que las especies con mejor respuesta de adaptación al déficit de nutrientes, fueron las clorofitas: *O. parva* y *O. submarina*.

Dicha serie de condiciones, también favorecen a *Cyanobacteria* (Lewis, 1978 en Oliva *et al.*, 2001). *Planktolyngbya tallingii*, muestra similar abundancia durante toda la estratificación; salvo por la etapa tardía,

donde registra la mayor densidad. Probablemente porque en esa etapa se registraron las temperaturas más cálidas, que proveen el estado óptimo para el crecimiento de cianobacterias, lo que explicaría la correlación positiva que presenta con dicho factor. Además, poseen una gran tolerancia a los rayos ultravioleta (Vincent, 2009), misma que durante la fase tardía sería mayor, ya que de acuerdo con la transparencia, la penetración de la luz incrementa proporcionándoles una ventaja con respecto al resto del fitoplancton.

Respecto a las picocianobacterias, a altas temperaturas, otros factores aparte de la misma, pueden volverse dominantes y controlar su crecimiento (Callieri, 2010). Callieri & Stockner (2000) notaron que el decremento en el número de células de Pcy coincidía con el incremento de las cianobacterias filamentosas. Este evento, pudo ser apreciado en La Preciosa durante la etapa tardía, donde la cianobacteria filamentosas *P. tallingii*, como ya se mencionó antes, registra su mayor abundancia, mientras que el conteo de las picocianobacterias es el más bajo, después de la etapa de mezcla.

Los valores más altos de temperatura (>18 °C) coincidieron con las concentraciones más bajas de oxígeno disuelto, ilustrado por un hipolimnion anóxico; aparte del evento de emblanquecimiento, que mostró condiciones hipóxicas. Este estado hipolimnético se ve favorecido en este tipo de lagos, dadas las temperaturas relativamente altas en el fondo, lo que reduce la cantidad de oxígeno en disolución que puede mantener el agua, favoreciendo una alta tasa de descomposición y consumo de oxígeno; aunado a que las tasas metabólicas microbianas son más elevadas en comparación con las de los lagos templados (Esteves, 1998; Lewis, 2000).

En general, una cantidad importante de fitoplancton no es o no puede ser consumida por los herbívoros, ya sea por su gran abundancia o tamaño, se agrega y hunde, para posteriormente degradarse, contribuyendo a las condiciones anóxicas (Legendre *et al.*, 1999 en Alcocer *et al.*, 2014). Asimismo, el agotamiento de oxígeno por descomposición explicaría los valores bajos de pH, durante todo el período de estratificación.

El aumento de temperaturas no sólo acelera el comienzo de la desoxigenación hipolimnética, sino que además fortalece la estabilidad de la estratificación (Ndebele-Murisa *et al.*, 2010); dado que la diferencia de temperatura entre la superficie y el fondo favorece la formación de un gradiente de densidad que funciona como una barrera mecánica, la cual favorece el transporte de nutrientes fuera de la capa de mixis por asentamiento del detritus (Camacho *et al.*, 2003b).

Dicha situación permite mantener condiciones de oligotrofia durante la mayor parte del año (Ramos-Higuera *et al.*, 2008), dada la prolongada duración del período de estratificación, típica de lagos tropicales con profundidad moderada a profunda (Lewis, 2000), como La Preciosa. Estado que se corrobora con la concentración de Chl a, que caracterizó al lago como un sistema oligotrófico, tal como lo indica la literatura, con excepción del período de mezcla, donde la concentración de este pigmento indica condiciones mesotróficas (Cárcamo, Com. Pers.).

La estabilidad de la estructura vertical del lago, tiene un efecto profundo en la distribución y diversidad de los picos de abundancia de Pcy (Camacho *et al.*, 2003a; Callieri, 2010). Además, la estabilidad de la columna de agua junto con la oligotrofia, facilitan la dominancia de la fracción pequeña (Lafond *et al.*, 1990; Frenette *et al.*, 1994; Tremblay *et al.*, 1997; Tamigneaux *et al.*, 1999; Cai *et al.*, 2002; citados en Adame *et al.*, 2008).

Esta alta abundancia de PPP, representada principalmente por cianobacterias del género *Synechococcus*, parece caracterizar a lagos tropicales, grandes, y oligotróficos (Sarmiento *et al.*, 2008), como La Preciosa. La abundancia del picoplancton parece estar particularmente afectada por la temperatura del agua y los nutrientes disponibles (Sarmiento *et al.*, 2008). De acuerdo con Pirlot *et al.* (2007), dicha dominancia se ve favorecida en sistemas tropicales por las aguas persistentemente claras y cálidas. A pesar de que la temperatura fue un factor evidentemente determinante en el sistema, la transparencia no fue una variable notable del mismo, lo cual parece no restringir la gran abundancia de estos microorganismos. Probablemente esto se deba a la gran plasticidad que poseen las Pcy, como muchos procariontes, para aclimatarse a diferentes condiciones ambientales y niveles de irradiación lumínica (Hauschild *et al.*, 1991; Callieri, 1996; Vörös *et al.*, 1998); permitiéndoles crecer bajo un amplio rango de condiciones de luz, al ajustar su composición pigmentaria (Loënnborg *et al.*, 1985; Kana & Glibert, 1987; Postius *et al.*, 1998; Moore *et al.*, 1995; citados en Stenuite *et al.*, 2009).

Las temporadas de lluvias y secas en los sistemas lacustres no sólo tienen un efecto sobre la temperatura, sino también sobre la luz (Brönmark & Hanson, 2005 en Atıcı & Tokatli, 2014). En lagos estratificados, la luz se ve sesgada hacia la longitud de onda amarillo-verde (540 a 600 nm) a mayor profundidad (Camacho *et al.*, 2000; 2002; citados en Camacho *et al.*, 2003a), aumentado el coeficiente de extinción de la

luz roja más no el de la verde; este fenómeno permite el uso efectivo de la luz por parte de las FE dentro de las Pcy (Camacho *et al.*, 2003a). Durante este estudio, a pesar de no haberse medido la luminosidad autofluorescente, se pudo apreciar una irradiación más marcada en las células encontradas a mayores profundidades, lo que sugiere un mayor contenido de pigmento por masa o/y una adaptación cromática para aprovechar la luz a bajas intensidades (Padisák *et al.*, 1997). De acuerdo con Camacho *et al.* (2003b), una mayor proporción de FE se encuentra en las picocianobacterias con el aumento de profundidad, evidenciando una adaptación cromática. Sin embargo, al no conocerse las cepas presentes, esto no puede concluirse en el sistema.

La habilidad para aprovechar la escasa luz en zonas profundas, no es factor suficiente para asegurar la dominancia de las picocianobacterias sobre el resto del fitoplancton, pero representa una gran ventaja frente al agotamiento nutrimental del epilimnio durante la estratificación de lago (Camacho *et al.*, 2003b). Así estas Pcy proliferan considerablemente hacia el fondo de la zona eufótica (Raven, 1998), en la interfase óxico-anóxica, donde se encuentra una mayor disponibilidad de nutrientes (Stenuite *et al.*, 2003).

La pérdida de nutrientes en el epilimnio es uno de los principales factores limitantes para el crecimiento del picoplancton en aguas fuertemente estratificadas (Lewis, 2010). La baja disponibilidad de nutrientes afecta al fitoplancton, al disminuir la energía disponible para los procesos metabólicos; también, reduce el crecimiento dependiente de la luz, e incrementa la sensibilidad a la fotoinhibición (Litchman *et al.*, 2002; 2003; Young & Beardall, 2005; citados en Litchman & Klausmeier, 2008). Los nutrientes, tales como el nitrógeno y el fósforo, resultan de suma importancia para la producción primaria, y su escasez limita la fotosíntesis (Ramos-Higuera *et al.*, 2008). Asimismo, la incorporación de carbono para la fotosíntesis del fitoplancton es afectada por el régimen de irradiación lumínica subacuática y la temperatura del agua (Callieri & Stockner, 2002).

En muchos lagos templados y tropicales, el fitoplancton está limitado por bajos niveles nutrimentales (Bergamino *et al.*, 2007 en Ndebele-Murisa *et al.*, 2010). Los lagos tropicales monomíctico cálidos, son caracterizados por una productividad uniformemente baja, causada por una constante limitación nutrimental permanente (Falcón *et al.*, 2002).

Generalmente, el nitrógeno y el fósforo son los agentes principales en la limitación nutrimental de los autótrofos, los demás macronutrientes parecen estar en cantidades suficientes universalmente; solo el carbono inorgánico y el sílice resaltan como elementos de limitación, además de los nutrientes ya mencionados (Lewis, 2000; 2002).

El nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en el sistema, se mantuvo siempre en una concentración baja ($1.68 \text{ E-01 mg L}^{-1}$). En los lagos tropicales, el nitrógeno es el elemento que más frecuentemente limita el crecimiento fitoplanctónico (Salas & Martino, 1991 en Tavera & Martínez-Almeida, 2005), debido principalmente a la pérdida de este elemento por procesos de desnitrificación, promovidos por temperaturas elevadas (Reddy & Hoch, 2012), así como por los largos períodos de anoxia hipolimnética.

La concentración de fósforo soluble reactivo (FSR) en el lago se encontró bajo los límites de detección ($1.24 \text{ E-02 mg L}^{-1}$). Esto, pese al origen volcánico como lago maar de La Preciosa, además del material sedimentario que la compone (Carrasco-Núñez *et al.*, 2007), cuya exposición en la zona litoral a secarse y humedecerse durante el cambio de temporada de lluvias a secas genera fosfatos (Moss, 2010). Asimismo, la dolomita, y la caliza, puede contener depósitos ricos en fósforo (Wurtsbaugh, 1998 en Camacho *et al.*, 2003b); la primera, es un mineral de magnesio, que usualmente satura los lagos tipo maars, como La Preciosa, y la segunda aflora en las cercanías del sistema (Armienta *et al.*, 2008).

Quizá, los bajos niveles de fósforo en el agua podrían ser resultado de un rápido consumo por parte de la comunidad fitoplanctónica. Es ampliamente aceptado que, con el incremento en la concentración de fósforo, aumenta la abundancia y la biomasa de PPA, y se reduce su importancia relativa (Callieri & Stockner, 2002). Sin embargo, dado el hecho de que a menudo, durante condiciones estratificadas, el picofitoplancton exhibe su máxima abundancia al 1% del PAR, probablemente la alta irradiación actué como fotoinhibidor para la proliferación de Pcy, siendo un factor más importante que la concentración de fósforo (Padisák *et al.*, 1997).

Respecto al nitrógeno, el amonio es la forma preferida por *Synechococcus* (Gilbert & Ray, 1990), una vez que ésta se agota son capaces de hacer uso del nitrato disponible (Bird & Wyman, 2003) Finalmente, bajo una limitación severa de N, algunas Pcy pueden usar las reservas de nitrógeno localizadas en sus ficobiliproteínas, como moléculas de almacenamiento de aminoácidos (Grossman *et al.*, 1993 en Callieri, 2010).

Por otra parte, el nitrógeno y el fósforo favorecen un incremento en la abundancia de algas verdes, y en algunos casos la producción de diatomeas. Mientras que el hierro en combinación con el N y P favorece la proliferación de picocianobacterias (De Wever *et al.*, 2008 en Ndebele-Murisa *et al.*, 2010).

La correlación entre dichos nutrientes con las clorofitas, así como con las criptofitas se demuestra en la distribución generada por el ACP, y de manera más precisa con el ACC, donde la mayoría de clorofitas, junto con las criptofitas quedan agrupados con los nitritos y el amonio; mientras el resto de las clorofitas, con las cianobacterias –*Pcy* y *P. tallingii*–, el FSR y los nitratos; esta última, forma nitrogenada con más correlaciones específicas.

Diversos autores, consideran diferentes concentraciones nutrimentales bajo las cuales el crecimiento del fitoplancton se ve restringido (Ardiles *et al.*, 2012). También puede darse una colimitación, o presentarse una rotación entre un nutriente limitante y otro, por temporadas (Lewis, 2000; Hernández-Avilés *et al.*, 2001).

Comúnmente la proporción entre nitrógeno inorgánico disuelto, y fósforo reactivo soluble indica el elemento limitante; Danielidis *et al.* (1996), propone que cuando: NID/FSR > 20, el fósforo es el nutriente limitante; y cuando NID/FSR < 10, el nitrógeno es el nutriente limitante.

La proporción de NID/FSR (15 ~ 17) presente en La Preciosa, indicó una colimitación durante todo el ciclo; excepto durante el evento de emblanquecimiento, donde de acuerdo con la proporción entre los nutrientes (9), el nitrógeno se consideraría como el elemento limitante. No obstante, sería necesario realizar experimentos, a nivel de mesocosmos, para no sólo saber la concentración a la que dicho nutriente no es suficiente para los requerimientos de crecimiento, sino confirmar el nutriente (o los nutrientes) que se considera(n) como limitante(s).

Los nutrientes exportados del epilimnio hacia el hipolimnio son acumulados durante la estratificación, y regresan hacia las zonas superficiales vía flujos ascendentes. En gran medida, esto depende de la mezcla; anualmente esta se encarga de remineralizar los nutrientes, incrementando su concentración a lo largo de la columna y favoreciendo el crecimiento fitoplanctónico (Lewis, 1996; Wetzel, 2001; Falcón *et al.*, 2002). Tanto la concentración de FSR como la del NID durante la etapa de estratificación tardía se encuentran acumuladas en el hipolimnion, pero después de la circulación, en la estratificación temprana, sus concentraciones aumentan considerablemente en el epilimnio (de 1.78 E-03 a 6.65 E-03 mg L⁻¹, y de 1.78 E-02 a 9.32 E-02 mg L⁻¹; respectivamente); contribuyendo al florecimiento de toda la comunidad fitoplanctónica, al registrar la mayor riqueza de especies.

Es importante resaltar que en lagos oligotróficos no se puede inferir que la disponibilidad de nutrientes este directamente conectada con las concentraciones disueltas medidas en la columna (Frenette *et al.*, 1994 en Martínez-Almeida & Tavera, 2005).

Asimismo, se debe considerar el efecto de la precipitación en las concentraciones nutrimentales. Particularmente, porque los muestreos realizados durante la estratificación del 2014 coinciden con los meses más lluviosos (SMN, 2013; 2014). La lluvia favorece el desgaste y arrastre de sedimentos, que no solo acarrea nutrientes, sino también materiales que alteran el pH y la transparencia del lago. Este efecto de acarreo se ve potenciado, además, por la forma de la cuenca del lago, cuyas paredes inclinadas facilitan el proceso.

En los muestreos realizados durante la estratificación bien establecida, los límites de la termoclina coincidieron con los de la oxiclina, dando pauta a una fuerte delimitación. No obstante, en lagos tropicales la estratificación es menos estable en comparación con sistemas templados, debido a que la cantidad de calor requerido para causar cambios notables en la estabilidad de la columna es menor en los trópicos; resultado en un repetido reajuste del grosor de la capa de mixis, que permite reincorporar los nutrientes antes de la circulación (Lewis, 2000; Barbosa & Tundisi, 1980 en Tavera & Martínez-Almeida, 2005). Lo que en parte podría explicar la diferencia de concentración de fósforo en los estratos superiores de dichos muestreos.

La dominancia de las clorofitas se vio mermada únicamente durante el período de mezcla, donde se desarrolló un florecimiento de *Bacillariophyta*, compuesto por *Cyclotella* sp.. Las diatomeas son comunes en muchos lagos tropicales; durante la temporada fría, en la mezcla, las condiciones de turbulencia y alta disponibilidad de nutrientes, así como la resuspensión de material particulado y disuelto, crean el ambiente propicio que las beneficia sobre otras formas de fitoplancton (Hernández-Morales *et al.*, 2011). El género *Cyclotella*, está ampliamente distribuido en aguas alcalinas, se encuentra en un amplio rango de condiciones ambientales pero

principalmente en agua dulces (Oliva *et al.*, 2008), y es indicador de oligotrofia en lagos y embalses (Hutchinson, 1967; Trifonova, 1998; citados en Yerli *et al.*, 2013).

Durante todo el ciclo, la concentración de silicatos en el sistema es abundante; aún durante la estratificación bien establecida, donde se registran los mínimos valores en la superficie ($7 \sim 12 \text{ mg L}^{-1}$). Su concentración es elevada ($25 \sim 49 \text{ mg L}^{-1}$), particularmente, durante las etapas en las que se presenta *Cyclotella* sp.; registrando una correlación directa.

Para las diatomeas, el silicio es un macronutriente esencial, como el nitrógeno y fósforo. Principalmente por su incorporación biológica, el sílice se convierte en un nutriente limitante para este grupo (Ardiles *et al.*, 2012); además de incrementar su producción, debido a sus frústulas silicadas (Ndebele-Murisa *et al.*, 2010).

En los trópicos el silicio, se encuentra en mayores concentraciones debido al desgaste por efecto de la temperatura sobre los minerales de silicato. Sin embargo, a pesar de la abundancia de sílice, su proporción con respecto al fósforo y nitrógeno es más importante para determinar su agotamiento, que su misma concentración (Lewis, 1996; 2000). Las especies *Cyclotella* son de tamaño pequeño (diámetro de 5 a 8 μm), teniendo una mayor habilidad competitiva bajo proporciones menores de Si:P, en comparación con otras penadas más grandes (Salmaso, 2002). Como se observó durante la circulación, donde la proporción Si:P es la menor durante todo el ciclo.

De acuerdo con su tamaño, las células poseen una sedimentación diferencial; aquellas de talla media a grande ($>2\mu\text{m}$) sedimentan más fácilmente que las de talla pequeña ($<2\mu\text{m}$) (Frenette *et al.*, 1996 en Alcocer *et al.*, 2008). Por lo tanto, se espera que la importancia relativa de la fracción pequeña sea mayor en períodos de baja turbulencia, siguiendo la sedimentación del fitoplancton más denso (Bell & Kalff, 2001). En el sistema, durante la estratificación temprana, a pesar de las remanencias de la circulación, como ya se mencionó previamente, el PPA registró la mayor abundancia, mientras que el fitoplancton de mayor tamaño tuvo el menor conteo.

A pesar del reducido tamaño de las células Pcy, que resulta en una tasa de hundimiento despreciable, su abundancia y distribución en la columna de agua puede cambiar rápidamente con las diferencias termales y regímenes de luz, así como con la presencia de depredadores y virus (Pernthaler *et al.*, 1996; Muhling *et al.*, 2005). Se hipotetiza que, a pesar de no presentar desventajas competitivas bajo altos niveles nutrimentales y sufrir pocas pérdidas por sedimentación, al incrementar su biomasa su abundancia decrece, en parte, como resultado de la depredación (Bell & Kalff, 2001).

Al sedimentar en masa, los grandes florecimientos de diatomeas exportan muchos recursos debajo de la termoclina; proceso que afecta la composición elemental de los organismos fitoplanctónicos, que dependen de la disponibilidad de nutrientes (Ardiles *et al.*, 2012). El pico de diatomeas en lagos tropicales suele coincidir con una marcada profundización de la termoclina, y con un declive de clorofitas y cianobacterias (Lewis, 1978; Oliver & Ganf, 2000; citados en Vázquez *et al.*, 2005), ya que su abundancia limita la luz y nutrientes para los demás grupos (Wetzel, 2001; John *et al.*, 2002 en Hernández-Morales *et al.*, 2011); lo cual es evidente en la dominancia que exhiben las diatomeas sobre el resto de la comunidad, reflejado en el mayor valor del índice de Simpson.

Cuando no hay florecimientos, la presión de depredación del mesozooplancton sobre el nanofitoplancton impide su exportación hacia el fondo. Mientras que el microzooplancton consume el picofitoplancton, que al tener una velocidad de sedimentación comparablemente menor, permite su consumo y remineralización en la zona eufótica (Legendre & Rassoulzadegan, 1996 en Alcocer *et al.*, 2008).

En lagos tropicales debido a las altas temperaturas, el rápido hundimiento por una baja densidad del agua se contrarresta por las propiedades hidrodinámicas del sistema durante la estratificación. Además, la convección nocturna en estos ambientes es más fuerte, y la baja resistencia auxilia a los organismos en su traslado a través de la columna de agua, y por lo tanto, su capacidad para explotar los recursos (Naselli-Flores & Barone, 2009). Sin embargo, el sílice de las paredes en las diatomeas resulta en un mayor peso celular, haciéndolas más susceptibles al hundimiento; aunado a esto, aquellas que viven en hábitats oligotróficos usualmente están mayormente silicificadas (Wehr & Sheath, 2003). Por tal, la rápida desoxigenación del hipolimnion después de la mezcla, se asocia con el gran aporte de materia orgánica provocado por el asentamiento de las grandes células del florecimiento invernal de diatomeas (Alcocer *et al.*, 2008).

Whiting Event (“Evento de Emblanquecimiento”)

El evento de emblanquecimiento en La Preciosa ha sido observado en dos ocasiones previas al 2014. Durante el 2010, se presentó en la estratificación temprana, a principios de la primavera (Marcos & Reyes, 2012). En el 2013, se advirtió durante la misma fase hidrodinámica (Hernández-Avilés, Com. Pers.). Mientras que para este estudio, se desarrolló en la etapa de estratificación bien establecida. Al parecer, no es un fenómeno estrictamente anual, ni se expresa con la misma intensidad (Hodell *et al.*, 1998).

El sistema exhibe un cambio en su coloración típica de verde esmeralda a un azul neón [Fig. 27], y registra un decremento notable en su zona eufótica (de 12 a 8 m); ambas, particularidades que caracterizan el inicio del evento (Thompson *et al.*, 1997; Thompson, 2000).

El declive de la transparencia se asocia con el aumento de la concentración de carbonato calcio suspendido (CaCO_3) en la superficie del sistema (Dittrich *et al.*, 2004). Para La Preciosa, se desconoce si la saturación en la columna de agua corresponde a dicha sal o quizá se trate de otra; o bien, carbonato de calcio en forma de calcita o aragonita, como se reporta en varios eventos de emblanquecimiento marinos (Robbins *et al.*, 1997; Gischler *et al.*, 2013). Los lagos maar como La Preciosa, se caracterizan por ser sistemas sobresaturados de silicatos de magnesio, así como de minerales de calcio y magnesio, tales como la dolomita, la calcita y aragonita (Armenta *et al.*, 2008). De acuerdo con Thompson (2000), la mineralogía del precipitado depende del grado de sobresaturación, que a su vez se ve sometido a factores biológicos o cinéticos.



Figura. 27. Lago “La Preciosa” durante el evento de emblanquecimiento.

En diversos lagos se ha demostrado que la precipitación está influenciada por el aumento de temperatura (Sondi & Juračić, 2010), reportándose en los meses con altas temperaturas superficiales en lagos y mares alcalinos (Thompson *et al.*, 1997; Thompson, 2000).

La temperatura puede influenciar la precipitación de carbonato de calcio (CaCO_3), al afectar la remoción neta de dióxido de carbono (CO_2) del epilimnio, que controla la tasa de productividad primaria, dictando el inicio y duración del período de estratificación. Una mayor actividad fotosintética, modifica el equilibrio del carbono, al decrecer el CO_2 acuoso y aumentar el pH (Hodell *et al.*, 1998; Dittrich & Obst, 2004). Además, a altas temperaturas la solubilidad de la calcita decrece, lo que conlleva a su saturación (Yates & Robbins, 2001).

Pero en La Preciosa la temperatura, no se considera un factor determinante para desencadenar el evento de emblanquecimiento. Debido a que la temperatura se mantiene relativamente constante (entre 19 °C y 19.2 °C), durante y previo el evento. Esto pese a que el 2014 es históricamente el año más caluroso reportado desde 1880 (NASA, 2015); y, principalmente por la comparación con los demás eventos reportados en el sistema (Marcos & Reyes, 2012), los cuales se desarrollaron durante la etapa temprana con temperaturas bajas (17.1 °C en el 2010, a 17.4°C en el 2013).

Por otro lado, la componente biológica puede estar relacionada con el emblanquecimiento. Varios mecanismos que suponen al picoplacton como responsable de la mineralización de CaCO_3 se han sugerido (Kosamu & Obst, 2009).

De estas propuestas, se considera a la calcificación inducida por fotosíntesis como la forma más común de precipitación de carbonatos (Hammes & Verstraete, 2002); donde el efecto de la remoción de CO_2 durante la actividad fotosintética, produce cambios químicos en el medio circundante de la pared celular, que favorecen la formación y precipitación de carbonatos (Delille *et al.*, 1997; Riding, 2006; Kosamu & Obst, 2009; Shiraishi, 2012; Geilfus *et al.*, 2013). Además, para comenzar la precipitación se requiere que los respectivos inductores estén vivos, lo que sugiere que el proceso que desencadena la precipitación está directamente conectado con la actividad metabólica a través de la fotosíntesis (Thompson *et al.*, 1997; Hartley *et al.*, 1995 en Dittrich & Obst, 2004; Yates & Robbins, 1998; Riding, 2006; Couradeau *et al.*, 2012; Couradeau *et al.*, 2013).

Aparentemente, durante el evento de emblanquecimiento los florecimientos de fitoplancton son usuales (Sondi & Juračić, 2010). En lagos con este tipo de eventos, durante los meses de alta producción, se han observado florecimientos estacionales de cianobacterias (Robbins *et al.*, 1997). Thompson *et al.* (1997) y Hodell *et al.* (1998), indican una correlación entre el momento en que de *Synechococcus* spp. alcanza su máxima abundancia y los eventos se desarrollan. Sin embargo, durante el fenómeno no se observó un incremento en la abundancia de ningún grupo fitoplanctónico; por lo cual destaca el hecho de que a principios del mes de agosto, a días del evento de emblanquecimiento, se registró una gran abundancia de *Kirchneriella* sp. (372 org mL^{-1} durante el muestreo de la estratificación bien establecida, y 109 org mL^{-1} en el fenómeno), exclusivamente en la muestra más superficial de la columna de agua (2 m). Asimismo, cabe resaltar la gran abundancia del género *Oocystis*, específicamente de *O. sp 2* (299 org mL^{-1} durante el muestreo de la estratificación bien establecida, y 230 org mL^{-1} en el fenómeno), cuya abundancia domina durante el evento. Ambas algas verdes presentan la misma tendencia [Fig. 28], una gran abundancia previa al emblanquecimiento, seguida de una considerable disminución en el mismo. Por otra parte, *O. parva* también presenta dicho patrón, pero su abundancia es considerablemente menor (146 org mL^{-1} durante el muestreo de la estratificación bien establecida, y 65 org mL^{-1} en el fenómeno).

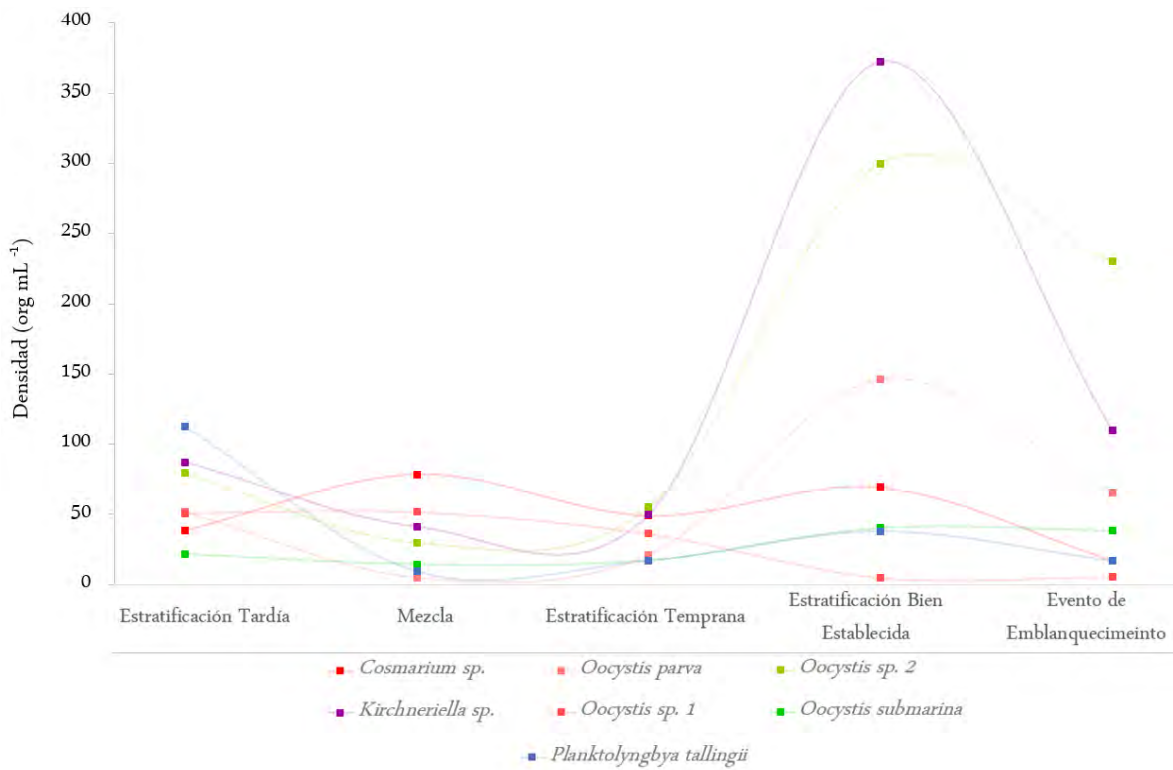


Figura. 28. Variación temporal de la densidad por especie dominante, de acuerdo al diagrama Olmstead-Tukey.

Dicha proliferación de fotótrofos significa un incremento de la tasa fotosintética, generando un cambio en el sistema de amortiguamiento de carbono, de bicarbonatos a carbonatos, en los estratos superiores (epi— y metalimnio), lo cual conlleva a un aumento en el pH (de ~9.1 a ~9.3), que propicia la precipitación de carbonatos en su superficie celular (Dittrich & Obst, 2004).

Es interesante notar que dicho cambio también se presentó durante la mezcla, en donde a pesar del florecimiento de *Cyclotella* sp. el pH no varió, además la magnitud de los carbonatos a lo largo de la columna fueron similares a la concentración registrada en el epilimnio, pero representaron una concentración mucho menor a la encontrada en el metalimnio. Probablemente debido a la naturaleza de esta etapa, la turbulencia que caracteriza su hidrodinámica, obstruya la formación de cristales.

Una asociación entre los cristales de calcita y las células algales se ha observado (Dittrich & Obst, 2004), a pesar de que no en todos los casos se ha reportado una coincidencia entre los florecimientos y los eventos (Groleau *et al.* 2000). Dittrich *et al.* (2004), reportaron no sólo una relación temporal sino también espacial, entre la abundancia de picoplancton autotrófico y la concentración de calcita.

Esto lleva a considerar otro mecanismo, la mineralización biológicamente controlada; donde la superficie de las células actúa como sitio de nucleación para la cristalización de calcita (Dittrich & Obst, 2004; Dittrich *et al.*, 2004; Kosamu & Obst, 2009), o bien se da de manera intracelular (Couradeau *et al.*, 2012). Dada su talla, que provee una gran proporción superficie-volumen, las picocianobacterias representan excelentes candidatos para la nucleación heterogénea (Dittrich & Obst, 2004), además cuando se considera el alto número de células, su composición puede tener una profunda influencia en los procesos químicos asociados (Thompson *et al.*, 1997). Pese a la falta de estudios especializados para comprobar dicha vía, la posibilidad de una relación directa entre el PPA y el evento de emblanquecimiento recae en el análisis de clúster por Callieri *et al.* (2013); cuyo árbol filogenético no solo indica un nuevo clado, del cual ya se habló, sino que también señala una ramificación en la que únicamente La Preciosa (FE 8C7) y el lago Atexcac (FE 6A2) figuran. Si se considera que solo en estos dos cuerpos de los seis que se encuentran en la misma formación de lagos maar, se ha observado el evento de emblanquecimiento, es plausible sugerir que dichas cepas de Pcy estén vinculadas con el mismo.

Aparte de picocianobacterias, se han descrito microalgas verdes con la capacidad de precipitar CaCO_3 (Robbins *et al.*, 1997; Riding, 2000; Yates & Robbins, 2001; Dittrich & Obst, 2004; Dittrich *et al.*, 2004; Kosamu & Obst, 2009); entre estas, para agua dulce se han reportado los géneros de: *Chlorella*, *Chlorococcum*, y *Nannochloris* (Stabel, 1986; Hartley *et al.*, 1995; citados en Yates & Robbins, 1998).

Es necesario investigar la habilidad particular de dichos organismos para calcificar, sin embargo, tanto algas verdes como cianobacterias pueden utilizar CO_2 o HCO_3 para su metabolismo y calcificación, dependiendo de la concentración externa de formas de carbono (Yates & Robbins, 2001).

Así en la Preciosa, quizá el evento de emblanquecimiento se encuentre inducido por la clorofitas y la precipitación de carbonatos sea llevado a cabo por las picocianobacterias.

VII. CONCLUSIONES

En el lago La Preciosa, la diversidad de la fracción grande del fitoplancton estuvo compuesta por 16 especies, pertenecientes a 4 divisiones taxonómicas: *Bacillariophyta* (*Chaetoceros* spp., y *Cyclotella* sp.), *Chlorophyta* (*Chlamydomona* sp., *Cosmarium* sp., *Elakatothrix* sp., *Gloeococcus* cf. *alsius*, *Kirchneriella* sp., *Oocystis parva*, *Oocystis* sp. 1, *Oocystis* sp. 2, *Oocystis submarina*, *Pediastrum boryanum*, y *Tetrastrum* sp.), *Cryptophyta* (*Campylomonas* sp., y *Plagioselmis lacustris*), y *Cyanobacteria* (*Planktolyngbya tallingii*). De acuerdo a con su frecuencia, y principalmente por su abundancia, ya que la composición específica sólo cambia ligeramente en el transcurso del ciclo anual, las especies dominantes fueron las clorofitas *Kirchneriella*, *Cosmarium*, aquellas del género *Oocystis*, así como la única cianobacteria filamentosa.

Mientras que la composición de la fracción pequeña estuvo representada esencialmente por picocianobacterias ricas en ficoeritrinas, que se presume pertenecen al género *Synechococcus*.

Los cambios en la distribución de ambas fracciones fitoplanctónicas, estuvieron influenciados por la hidrodinámica del sistema, de tipo monomíctico cálido.

Así, el patrón de sucesión de la fracción grande se caracterizó por una predominancia de clorofitas a lo largo de la estratificación térmica. Y, por un florecimiento invernal de *Cyclotella* sp. en el período de mezcla; destacando por ser el único auge típico de lagos tropicales presente en el sistema.

El picoplancton autotrófico frecuentemente presentó una mayor abundancia en el metalimnio, debido a que la baja irradiación lumínica y la acumulación de concentración de nutrientes en dicho estrato, benefician su desarrollo. Respecto a su variación temporal, la densidad del PPA fue más alta en la etapa de estratificación temprana, dada su gran capacidad de aprovechamiento en condiciones nutrimentales limitantes; acentuadas después de que la turbulencia de la mezcla termina, sedimentando una gran cantidad de nutrientes, aunado al acarreo que produce el hundimiento masivo de diatomeas.

La relación entre el evento de emblanquecimiento y la comunidad fitoplanctónica, no es concluyente. Sin embargo, la naturaleza y presencia de las picocianobacterias así como de las algas verdes, *Kirchneriella* sp., y *O. sp 2*, sugieren un cierto nivel de participación en el origen y/o desarrollo del fenómeno.

LITERATURA CITADA

- Adame M. F., Alcocer J. & E. Escobar (2008). Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology*; 53 (1): 22 – 31
- Alcocer D. J., Escolero F. O. & S. L. Marín (2004). Problemática del agua en la Cuenca Oriental, estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala: 57 - 77. En: *El Agua en México vista desde la Academia*. Jiménez B. & L. Marín (eds). Academia Mexicana de Ciencias. México.
- Alcocer D. J., Escobar E. & L. A. Oseguera (2008). Acoplamiento pelágico-bentónico respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico. *Hidrobiológica*; 18: 115 – 122
- Agawin N. S. R., Duarte C. M. & S. Agustí (1998). Growth and abundance of *Synechococcus* sp. in a Mediterranean Bay: seasonality and relationship with temperature. *Marine Ecology Progress Series*; 170: 45 – 53
- Agawin N. S. R., Duarte C. M. & S. Agustí (2000). Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnology and Oceanography*; 45 (3): 591 – 600
- Ardiles V., Alcocer J., Vilaclara G., Oseguera L. A. & L. Velasco (2012). Diatom fluxes in a tropical, oligotrophic lake dominated by large-sized phytoplankton. *Hydrobiologia*; 679 (1): 77 – 90
- Armienta M. A., Vilaclara G., De la Cruz-Reyna S., Ramos S., Cenicerros N., Cruz O., Aguayo A. & F. Arcega-Cabrera (2008). Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*; 178 (2): 249 – 258
- Arredondo F. J. L. (2002). Los axalapascos de la Cuenca Oriental, Puebla: 81 – 107. En: *Lagos y Presas de México*. Lanza-Espino G. (ed). AGT Editor S.A. México.
- Atıcı T. & C. Tokatlı (2014). Algal diversity and water quality assessment with cluster analysis of four freshwater lakes (Mogan, Abant, Karagöl and Poyrazlar) of Turkey. *Wulfenia Journal*; 21 (4): 155 – 169
- A.P.H.A., A.W.W.A., W.P.C.F. & W.E.F (2012). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 22nd edition. American Public Health Association.
- Bell T. & J. Kalff (2001). The contribution of picophytoplankton in marine and freshwater systems of different trophic status and depth. *Limnology and Oceanography*; 46 (5): 1243 – 1248
- Bird C. & M. Wyman (2003). Nitrate/nitrite assimilation system of the marine picoplanktonic cyanobacterium *Synechococcus* sp. strain WH8103: effect of nitrogen source and availability on gene expression. *Applied and Environmental Microbiology*; 69: 7009 – 7018
- Boyd C. E. (1990). *Water quality in Ponds for Aquaculture*. Birmingham Publishing Company, Birmingham, Alabama.
- Caballero M., Vilaclara G., Rodríguez A. & D. Juárez (2003). Short-term climatic change in lake sediments from Lake Alchichica, Oriental, México. *Geofísica Internacional*; 42 (3): 529 – 537
- Callieri C. (2007). Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. *Freshwater Reviews*; 1: 1 – 28
- Callieri C. (2010). Single cells and microcolonies of freshwater picocyanobacteria: a common ecology. *Journal of Limnology*; 69 (2): 257 – 277
- Callieri C., Bertoni R., Amicucci E., Pinolini M. L. & I. Jasser (1996). Growth rates of freshwater picocyanobacteria measured by FDC: problems and potentials for the estimation of picoplankton organic carbon synthesis. *Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology*; 48: 93 – 103
- Callieri C., Corno G., Caravati E., Galafassi S., Bottinelli M. & R. Bertoni (2007). Photosynthetic characteristics and diversity of freshwater *Synechococcus* at two depths during different mixing conditions in a deep oligotrophic lake. *Journal of Limnology*; 66 (2): 81 – 89
- Callieri C., Coci M., Corno G., Macek M., Modenutti B., Balseiro E. & R. Bertoni (2013). Phylogenetic diversity of nonmarine picocyanobacteria. *FEMS –Federation European Microbiological Societies– Microbiology Ecology*; 85: 293 – 301
- Callieri C. & J. G. Stockner (2000). Picocyanobacteria success in oligotrophic lakes: fact or fiction? . *Journal of Limnology*; 59 (1): 72 – 76
- Callieri C. & J. G. Stockner (2002). Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *Journal of Limnology*; 61 (1): 1 – 14

- Camacho A., Miracle M. R. & E. Vicente (2003a). Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. *Archiv für Hydrobiologie*; 157 (3): 321 – 338
- Camacho A., Wurtsbaugh W. A., Miracle M. R., Armengol X. & E. Vicente (2003b). Nitrogen limitation of phytoplankton in a Spanish karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach. *Journal of Plankton Research*; 25 (4): 397 – 404
- Carrasco-Núñez G., Ort M. H. & C. Romero (2007). Evolution and hydrological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern Mexico). *Journal of Volcanology and Geothermal Research*; 159: 179 – 197
- CONABIO (2011). Diversidad de Especies: 150 – 151. En: *La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado*. Gobierno del Estado de Puebla. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Couradeau E., Benzerara K., Gérard E., Estève I., Moreira D., Tavera R. & P. López-García (2013). Cyanobacterial calcification in modern microbialites at the submicrometer scale. *Biogeosciences*; 10: 5255 – 5266
- Couradeau E., Benzerara K., Gérard E., Moreira D., Bernard S., Brown G. E. & P. López-García (2012). An early-branching microbialite cyanobacterium forms intracellular carbonates. *Science*; 336: 459 – 462
- Danielidis D. B., Spartinou M. & A. Economou-Amilli (1996). Limnological survey of Lake Amavrakia, western Greece. *Hydrobiologia*; 318: 207 – 218
- Delille D., Marty G., Cansemi-Soullard M. & M. Frankignoulle (1997). Influence of subantarctic *Macrocystis* bed metabolism in diel changes of marine bacterioplankton and CO₂ fluxes. *Journal of Plankton Research*; 19: 1251 – 1264
- Dittrich M., Kurz P. & B. Wehrli (2004). The role of autotrophic picocyanobacteria in calcite precipitation in an oligotrophic lake. *Geomicrobiology Journal*; 21: 45 – 53
- Dittrich M. & M. Obst (2004). Are picoplankton responsible for calcite precipitation in lakes. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*; 33 (8): 559 – 564
- Edler L. & M. Elbrächter (2000). The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis: 13 – 20. In: *Microscopic and Molecular Methods for Quantitative Phytoplankton Analysis*. Karlson B., Cusack C. & Eileen Bresnan (eds). Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. España.
- Esteves F. de A. (1998). *Fundamentos de Limnología*. 2ª edición. Interciencia. Brasil.
- Falcón L. I., Escobar-Briones E. & D. Romero (2002). Nitrogen fixation patterns displayed by cyanobacterial consortia in Alchichica crater-lake, México. *Hydrobiologia*; 467 (1 – 3): 71 – 78
- García E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 5ª edición. México.
- García-Ruiz J. M. (1998). Carbonate precipitation into alkaline silica-rich environments. *Geology*; 26 (9): 843 – 846
- Geilfus N. X., Carnat G., Dieckmann G. S., Halden N., Nehrke G., Papakyriakou T., Tison J. L. & B. Delille (2013). First estimates of the contribution of CaCO₃ precipitation to the release of CO₂ to the atmosphere during young sea ice growth. *Journal of Geophysical Research: Oceans*; 118: 244 – 25
- Gischler E., Dietrich S., Harris D., Webster J. M. & R. N. Ginsburg (2013). A comparative study of modern carbonate mud in reefs and carbonate platforms Mostly biogenic, some precipitated: mostly biogenic, some precipitated. *Sedimentary Geology*; 292: 36 – 35
- Gilbert P. M. & R. T. Ray (1990). Different patterns of growth and nitrogen uptake in two clones of marine *Synechococcus* spp.. *Marine Biology*, 107: 273 – 280
- Groleau A., Sarazin G., Vincon-Leite B., Tassin B. & C. Quiblier-Lloberas (2000). Tracing calcite precipitation with specific conductance in a hard water alpine lake (Lake Bourget). *Water Research*; 17: 4151 – 4160
- Hammes F. & W. Verstraete (2002). Key roles of pH and calcium metabolism in microbial carbonate precipitation. *Reviews in Environmental Science & Biotechnology*; 1: 3 – 7
- Hauschild C. A., McMurter H. J. G & F. R. Pick (1991). Effect of spectral quality on growth and pigmentation of picocyanobacteria. *Journal of Phycology*; 27: 698 – 702
- Haverkamp T. H., Schouten D., Doeleman M., Wollenzien U., Huisman J. & L. J. Stal (2009). Colorful microdiversity of *Synechococcus* strains (picocyanobacteria) isolated from the Baltic Sea. *The International Society for Microbial Ecology Journal*; 3: 397 – 408
- Hernández-Avilés J. S., Bernal-Brooks F., Velarde G., Ortíz D., Lind O. T. & L. Dávalos-Lind (2001). The algal growth potential and algae growth-limiting nutrients for 30 of México's lakes and reservoirs. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*; 27: 3583 – 3588

- Hernández-Avilés J. S., Macek M., Alcocer J., López-Trejo B. & M. Merino-Ibarra (2010). Prokaryotic picoplankton dynamics in a warm-monomictic saline lake: temporal and spatial variation in structure and composition. *Journal of Plankton Research*; 32 (9): 1301 – 1314
- Hernández-Morales R., Ortega M. M., Sánchez H. J., Alvarado V. R. & R. M. Aguilera (2011). Distribución estacional del fitoplancton en un lago cálido monomictico en Michoacán, México. *Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo*; 13 (2): 21 – 28
- Hillebrand H., Dürselen C.D., Kirschtel D., Pollinger U. & T. Zohary. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*; 35: 403 – 424
- Hodell D. A., Schelske C. L., Fahnenstiel G. L. & L. L. Robbins (1998). Biologically induced calcite and its isotopic composition in Lake Ontario. *Limnology and Oceanography*; 43 (2): 187 – 199
- Karleskint G., Turner R. & J. W. Small (2012). *Introduction to marine biology*. Cengage Learning. 4^a edition. USA.
- Kebede E. & E. Willén (1998). Phytoplankton in a salinity-alkalinity series of lakes in the Ethiopian Rift Valley. *Algological Studies*; 89: 63 – 96
- Knox G. A. (2007). *Biology of the Southern Ocean*. Marine Biology Series. 2nd edition. CRC Press. Taylor & Francis Group, LLC. USA.
- Komárek J. (1996) Towards a combined approach for the taxonomic and species delimitation of picoplanktic cyanoprokaryotes. *Algological Studies*; 83: 377 – 401
- Komárek J. & J. Komárková-Legnerová (2002). Contribution to the knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central México. *Preslia Journal*; 74: 207 – 233
- Kosamu I. B. M. & M. Obst (2009). The influence of picocyanobacterial photosynthesis on calcite precipitation. *International Journal of Environmental Science & Technology*; 6 (4): 557 – 562
- Krienitz L. (2009). Algae (including cyanobacteria): planktonic and attached: 99 – 109. In: *Plankton of Inland Waters: Encyclopedia of Inland Waters*. Likens G. E. (ed). Elsevier Inc. Academic Press. China.
- Lewis W. M. (1983). A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*; 40: 1779 – 1787
- Lewis W. M. (1996). Tropical lakes how latitude makes a difference: 43 – 64. In: *Perspectives in Tropical Limnology*. Schiemer F. & K.T. Boland. Amsterdam.
- Lewis W. M. (2000). Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*; 5 (1): 35 – 48
- Lewis W. M. (2002). Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*; 28 (1): 210 – 213
- Lewis W. M. (2010). Biogeochemistry of tropical lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*; 30: 1595 – 1603
- Li W. K. W. (1998). Annual average abundance of heterotrophic bacteria and *Synechococcus* in surface ocean waters. *Limnology and Oceanography*; 43: 1746 – 1753
- Likens G. E. (2010). *Plankton of Inland Waters: Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier Inc. Academic Press. China.
- Litchman E. & C.A. Klausmeier (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*; 39: 615 – 639
- Macek M., Alcocer J., Lugo V. A., Martínez-Pérez M. E., Peralta S. L. & F. G. Vilaclara (2009). Long term picoplankton dynamics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *Journal of Limnology*; 68 (2): 183 – 192
- Malinsky-Rushansky N., Berman, T. & Z. Dubinsky (1995). Seasonal dynamics of picophytoplankton in Lake Kinneret, Israel. *Freshwater Biology*; 34: 101 – 114
- Marcos H. B. & M. P. R. Reyes (2012). Variabilidad anual del picoplancton procarionte en el lago monomictico cálido “La Preciosa”, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Margalef R. (1983). *Limnología*. Omega. Barcelona.
- Martínez-Almeida V. & R. Tavera (2005). A hydrobiological study to interpret the presence of desmids in Lake Zirahuén, México. *Limnologica: Ecology and Management of Inland Waters*; 35 (1): 61 – 69
- Martínez M. C. (2010). Efecto de cladóceros y copépodos sobre el fitoplancton del lago La Preciosa, Puebla. Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- MAGRAMA (2005). Metodología para el Establecimiento el Estado Ecológico según la Directiva Marco del Agua: Protocolo de Muestreo y Análisis para Fitoplancton. Secretaría de Estado de Medio Rural y Agua. Dirección General de Agua. España.
- MAGRAMA (2011). Protocolo de Muestreo de Fitoplancton en Lagos y Embalses. Secretaría de Estado de Medio Rural y Agua. Dirección General de Agua. España.
- Moreno C. E. (2001). Métodos para Medir la Biodiversidad. Manuales y Tesis SEA. Vol. I. México.
- Moss B. (2010). Ecology of Freshwaters: A View for the Twenty-first Century. 4th edition. Wiley-Backwell. Malasya.
- Muhling M., Fuller N. H, Millard A., Somerfield P. J., Marie D., Wilson W. H., Scanlan D. J., Post A. F., Joint I. & N. H. Mann (2005). Genetic diversity of marine *Synechococcus* and co-occurring cyanophage community: evidence for viral control of phytoplankton. *Environmental Microbiology*; 7: 499 – 508
- N.A.S.A. (2015). NASA, NOAA, Find 2014 Warmest Year in Modern Record. Consultado el 15/07/2015, en: <https://www.nasa.gov/press/2015/january/nasa-determines-2014-warmest-year-in-modern-record>
- Naselli-Flores L. & R. Barone (2009). Green Algae: 157 – 164. In: *Plankton of inland waters: encyclopedia of inland waters*. Likens G. E. (ed). Elsevier Inc. Academic Press. China.
- Ndebele-Murisa M.R., Musil C. F. & L. Raitt (2010). A review of phytoplankton dynamics in tropical African Lakes. *South African Journal of Science*; 106 (1 – 2): 1 – 6
- Oliva-Martínez M. G., Godínez-Ortega J. L. & C. A. Zuñiga-Ramos (2014). Biodiversidad del fitoplancton de aguas continentales de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*; 85: 54 – 61
- Oliva M. G., Lugo A., Alcocer J., Peralta L. & Ma. del R. Sánchez (2001). Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia*; 466 (1 – 3): 299 – 306
- Oliva M. G., Lugo A., Alcocer J. & E. A. Cantoral-Uriza (2008). Morphological study of *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad (*Stephanodiscaceae*) from a saline Mexican lake. *Saline Systems*; 4: 1 – 17
- Padisák J., Krienitz L., Koschel R. & J. Nedoma (1997). Deep-layer autotrophic picoplankton maximum in the oligotrophic Lake Stechlin, Germany: origin, activity, development and erosion. *European Journal of Phycology*; 32 (4): 403 – 416
- Pernthaler J., Šimek K., Sattler B., Schwarzenbacher A., Bobkova J. & R. Psenner (1996). Short-term changes of protozoan control on autotrophic picoplankton in an oligomesotrophic lake. *Journal of Plankton Research*; 18: 443 – 462
- Peštová D., Macek M. & M. E. Martínez (2008). Ciliates and their picophytoplankton-feeding activity in a high-altitude warm-monomictic saline lake. *European Journal of Protistology*; 44: 13 – 25
- Pirlot S., Unrein F., Descy J-P. & P. Servais (2007). Fate of the heterotrophic bacteria in Lake Tanganyika, East Africa. *FEMS – Federation European Microbiological Societies–*; 62 (3): 354 – 364
- Porter K. G. & Y. S. Feig (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography*; 25: 943 – 948
- Ramos-Higuera E., Alcocer J., Ortega-Mayagoitia E. & A. Camacho (2008). Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica*; 18: 105 – 113
- Raven J. A. (1998). The twelfth Tansley lecture. Small is beautiful: the picophytoplankton. *Functional Ecology*; 12: 503 – 513
- Reddy M. M. & A. Hoch (2012). Calcium Carbonate Nucleation in an Alkaline Lake Surface Water, Pyramid Lake, Nevada, USA. *Aquatic Geochemistry*; 18: 95 – 113
- Reynolds C. (2006). *The Ecology of Phytoplankton: Ecology, Biodiversity, and Conservation*. Cambridge University Press. UK.
- Riding R. (2006). Cyanobacterial calcification, carbon dioxide concentrating mechanisms, and Proterozoic-Cambrian changes in atmospheric composition. *Geobiology*; 4: 299 – 316
- Robbins L. L., Tao Y. & C. A. Evans (1997). Temporal and spatial distribution of whittings on Great Bahama Bank and a new lime mud budget. *Geology*, 25 (10): 947 – 950
- Rocha A., Chávez R., Ramírez A. & S. Cházaro (2007). *Comunidades: Métodos de Estudio*. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México
- Salmaso N. (2002). Ecological patterns of phytoplankton assemblages in Lake Garda: seasonal, spatial and historical features. *Journal of Limnology*; 61 (1): 95 – 115
- Sarmiento H., Unrein F. & M. Isumbisho (2008). Abundance and distribution of picoplankton in tropical, oligotrophic Lake Kivu, Eastern Africa. *Freshwater Biology*; 53 (4): 756 – 771
- Sun J. & D. Liu. (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*; 25: 1331 – 1346

- SMN. 2013. Reporte del Clima en México. CONAGUA
- SMN. 2014. Reporte del Clima en México. CONAGUA
- Shiraishi F. (2012). Chemical conditions favouring photosynthesis-induced CaCO₃ precipitation and implications for microbial carbonate formation in the ancient ocean. *Geochimica et Cosmochimica*; 77: 157 – 174
- Silva E. I., Rott E., Thumpela I., Athukorala N. & E. N. Silva (2013). Species composition and relative dominance of reservoir phytoplankton in Sri Lanka: Indicators of Environmental Quality. *International Journal of Biological Sciences and Engineering*; 4 (4): 92 – 102
- Sokal R.R. & F. J. Rohlf (1981). *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W. H. Freeman Publishers. USA.
- Sommaruga R. & R. D. Robarts (1997). The significance of autotrophic and heterotrophic picoplankton in hypertrophic ecosystems. *FEMS – Federation European Microbiological Societies*–; 24: 187 – 200
- Sondi I. & M. Juračić (2010). Whiting events and the formation of aragonite in Mediterranean Karstic Marine Lakes: new evidence on its biologically induced inorganic origin. *Sedimentology*; 57: 85 – 95
- Stenuite S., Tarbe A-L, Sarmiento H., Unrein F., Pirlot S., Sinyinza D., Thill S., Lecomte M., Leporcq B., Gasol J. M. & Descy J-P (2009). Photosynthetic picoplankton in Lake Tanganyika: biomass distribution patterns with depth, season and basin. *Journal of Plankton Research*; 00 (0): 1 – 14
- Stockner J. G., Callieri C. & G. Cronberg. 2000. Picoplankton and other non-bloom-forming Cyanobacteria in lakes: 195 – 231. In: *The Ecology of Cyanobacteria*. Whitton B.A. & M. Potts (eds). Kluwer Academic Publishers. Springer Netherlands.
- Talling J. F. & J. Lemonalle (1998). *Ecological dynamics of tropical inland waters*. Cambridge University Press. UK.
- Tavera R. & S. Castillo (2000). An eutrophication-induced shift in the composition, frequency and abundance of the phytoplankton in Lake Catemaco, Veracruz, México: 103 – 117. In: *Aquatic Ecosystems of México: Status and Scope*. Ecovision World Monograph Series. Backhuys Publishers. Netherlands.
- Tavera R. & V. Martínez-Almeida (2005). Atelomixis as a possible driving force in the phytoplankton composition of Zirahuén, a warm-monomictic tropical lake. *Hydrobiologia*; 533 (1 – 3): 199 – 208
- Thompson J. B. (2000). Microbial Whittings: 250 – 260. In: *Microbial Sediments*. Riding R.E. & S.M. Awramik. Springer. Germany.
- Thompson J. B., Schultze-Lam S., Beveridge T. J. & D. J. Des Marais (1997). Whiting events: Biogenic origin due to the photosynthetic activity of cyanobacterial picoplankton. *Limnology and Oceanography*; 42 (1): 133 – 141
- Vázquez G., Jiménez S., Favila M. E. & A. Martínez (2005). Seasonal dynamics of the phytoplankton community and cyanobacterial dominance in a eutrophic crater lake in Los Tuxtlas, México. *Ecoscience*; 12 (4): 485 – 493
- Vincent W.F. (2009). Cyanobacteria: 142 – 148. In: *Plankton of inland waters: encyclopedia of inland waters*. Likens G. E. (ed). Elsevier Inc. Academic Press. China.
- Vörös L., Callieri C., Balogh K. & R. Berton (1998). Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range: 117 – 125. In: *Phytoplankton and Trophic Gradients*. Springer. Netherlands.
- Weisse T. (1993). Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems: 327 – 370. In: *Advances in microbial ecology*. Gwynfryn J. J. (ed). Springer. US.
- Weisse T. (1998). Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance. *Journal of Plankton Research*; 10 (6): 1179 – 1188
- Wehr J. D. & R.G. Sheath (2003). *Freshwater algae of North America: Ecology and Classification*. Academic Press. USA.
- Wetzel R. G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3rd edition. Elsevier.
- Xing P., Hahn M. W. & L. W. Qinglong (2009) Low taxon richness of bacterioplankton in high-altitude lakes of the Eastern Tibetan Plateau, with a predominance of *Bacteroidetes* and *Synechococcus spp.*. *Applied and Environmental Microbiology*; 75: 7017 – 7025
- Yates K. K. & L. L. Robbins (1998). Production of carbonate sediments by a unicellular green alga. *American Mineralogist*, 83: 1503 – 1509
- Yates K. K. & L. L. Robbins (2001). Microbial lime-mud production and its relation to climate change: 267 – 283. In: *Geological perspectives of global climate change*. Gerhard L.C., Harrison W.E. & B.M. Hanson (ed). AAPG studies in Geology: *Geologic Perspectives of Global Climate Change*.

Yerli S. V., Kivrak E., Grbz H., Manav E., Mangit F. & O. Trkecan (2012). Phytoplankton community, nutrients and chlorophyll a in Lake Mogan (Turkey); with comparison between current and old data. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences; 12 (1): 95 – 104

*“I cannot remember the books I’ve read any more than the meals I have eaten;
even so, they have made me.”
– Ralph Waldo Emerson*

ANEXOS

I. Valores reales de temperatura y oxígeno disuelto.

Estratificación Tardía			Mezcla			Estratificación Temprana			Estratificación Bien Establecida			Evento de Emblanquecimiento		
Z (m)	T (°C)	O.D. (mg O ₂ /L)	Z (m)	T (°C)	O.D. (mg O ₂ /L)	Z (m)	T (°C)	O.D. (mg O ₂ /L)	Z (m)	T (°C)	O.D. (mg O ₂ /L)	Z (m)	T (°C)	O.D. (mg O ₂ /L)
0	20	6.84	0	14.2	6.96	0	17.3	7.14	2	19.2	7.13	0	19	6.76
5	19.65	6.77	5	14	7.09	1	17.3	7.15	7	18.9	7.07	2	19.05	6.97
10	19.2	6.77	13	14	6.84	5	17.1	7.2	11	18.8	7.22	4	18.93	6.015
15	19.1	6.68	18	13.8	6.99	8	16.7	7.25	14	18.6	6.3	8	18.9	6.815
20	18.5	4.54	25	13.9	6.8	12	15.9	6.97	16	17.9	2.98	13	18.91	6.79
23	17.9	3.57	35	14.2	6.81	17	15.1	4.29	17	16.5	0.41	16	18.4	3.88
25	16.2	0.28	37	14.2	6.76	25	15.1	3.18	18	16.8	0.35	18	17.1	0.39
30	15.4	0	40	14.2	6.76	37	15.1	2.83	20	16.2	0.28	25	16.3	0.26
40	16.1	0				40	15.1	2.83	26	16	0	35	15.5	0.25
									40	16	0	40	16.2	0.3

II. A. Valores reales de las densidades (org mL⁻¹) fitoplanctónicas por especie.

<i>Etapa</i>	<i>E. Tardía</i>		<i>Mezcla</i>	<i>E. Temprana</i>		<i>E. Bien Establecida</i>		<i>Whiting Event</i>	
	<i>Epi</i>	<i>Meta</i>		<i>Epi</i>	<i>Meta</i>	<i>Epi</i>	<i>Meta</i>	<i>Epi</i>	<i>Meta</i>
<i>Chaetoceros</i> spp.	3.66	5.21	29.06	13.22	1.53	20.69	19.09	9.55	34.37
<i>Cyclotella</i> sp.	14.48	2.39	517.54	0.00	9.94	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Chlamydomona</i> sp.	0.00	0.00	0.00	4.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Cosmarium</i> sp.	30.18	47.30	78.49	52.88	45.37	23.87	114.56	22.91	11.46
<i>Elakatothrix</i> sp.	9.44	20.40	0.80	35.25	23.99	23.87	28.64	4.77	22.91
<i>Gloeococcus</i> cf. <i>alsius</i>	26.94	61.84	0.00	26.44	17.29	23.87	28.64	50.60	17.18
<i>Kirchneriella</i> sp.	100.24	73.99	41.13	70.50	28.97	582.37	162.30	127.93	91.65
<i>Oocystis parva</i>	61.37	42.74	5.23	22.03	20.72	140.02	152.75	50.60	80.19
<i>Oocystis</i> sp. 1	54.47	47.52	51.83	26.44	46.14	9.55	0.00	0.00	11.46
<i>Oocystis</i> sp. 2	76.43	82.23	30.12	39.66	71.39	313.46	286.41	219.58	240.58
<i>Oocystis submarina</i>	21.48	22.35	14.64	17.63	16.90	23.87	57.28	14.32	63.01
<i>Pediastrum borvanum</i>	0.00	2.39	0.80	4.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Tetrastrum</i> sp.	0.00	7.81	0.00	22.03	37.79	0.00	0.00	13.37	17.18
<i>Campylomonas</i> sp.	4.67	0.00	1.59	0.00	1.74	9.55	19.09	4.77	11.46
<i>Plagioselmis lacustris</i>	11.09	0.00	3.07	0.00	0.76	23.87	63.65	0.00	17.18
<i>Planktolyngbya tallingii</i>	127.82	97.21	9.66	26.44	8.26	19.09	57.28	22.91	11.46

II. B. Valores reales de las biomásas ($\mu\text{g L}^{-1}$) fitoplanctónicas por especie.

<i>Etapa</i>	<i>E. Tardía</i>		<i>Mezcla</i>	<i>E. Temprana</i>		<i>E. Bien Establecida</i>		<i>Whiting Event</i>	
	<i>Epi</i>	<i>Meta</i>		<i>Epi</i>	<i>Meta</i>	<i>Epi</i>	<i>Meta</i>	<i>Epi</i>	<i>Meta</i>
<i>Chaetoceros</i> spp.	2.18	3.10	17.29	7.87	0.91	12.31	11.36	5.68	20.45
<i>Cyclotella</i> sp.	33.30	5.49	1190.34	0.00	22.86	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Chlamydomona</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.84	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Cosmarium</i> sp.	7.39	11.59	19.23	12.95	11.11	5.85	28.07	5.61	2.81
<i>Elakatothrix</i> sp.	9.54	20.60	0.80	35.60	24.23	24.11	28.93	4.82	23.14
<i>Gloeococcus</i> cf. <i>alsius</i>	109.39	251.06	0.00	107.34	70.19	96.90	116.28	205.43	69.77
<i>Kirchneriella</i> sp.	5.81	4.29	2.39	4.09	1.68	33.78	9.41	7.42	5.32
<i>Oocystis parva</i>	98.49	68.60	8.39	35.36	33.25	224.74	245.17	81.21	128.71
<i>Oocystis</i> sp.1	49.46	43.15	47.06	24.01	41.90	8.67	0.00	0.00	10.40
<i>Oocystis</i> sp.2	57.32	61.68	22.59	29.74	53.54	235.09	214.81	164.69	180.44
<i>Oocystis submarina</i>	36.30	37.77	24.73	29.79	28.57	40.34	96.81	24.20	106.49
<i>Pediastrum borvanum</i>	0.00	18.45	6.15	34.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Tetrastrum</i> sp.	0.00	3.34	0.00	9.41	16.14	0.00	0.00	5.71	7.34
<i>Campylomonas</i> sp.	5.94	0.00	2.02	0.00	2.21	12.14	24.29	6.07	14.57
<i>Plagioselmis lacustris</i>	1.11	0.00	0.31	0.00	0.08	2.39	6.36	0.00	1.72
<i>Planktolyngbya tallingii</i>	8.31	6.32	0.63	1.72	0.54	1.24	3.72	1.49	0.74

III. Valores reales de la densidad y biomasa del picoplancton autotrófico.

<i>Etapa</i>	<i>Estrato</i>	Densidad (cel/mL)	Biomasa ($\mu\text{g/L}$)
Estratificación Tardía	<i>Epi</i>	223535.62	90.21
	<i>Meta</i>	174329.29	87.58
	<i>Hipo</i>	29060.82	17.51
Mezcla		107553.52	64.46
Estratificación Temprana	<i>Epi</i>	275650.40	32.76
	<i>Meta</i>	901740.07	170.41
	<i>Hipo</i>	112776.87	82.63
Estratificación Bien Establecida	<i>Epi</i>	265322.41	50.53
	<i>Meta</i>	425623.85	98.30
	<i>Hipo</i>	220983.30	63.21
Evento de Emblanquecimiento	<i>Epi</i>	191993.36	34.73
	<i>Meta</i>	308771.19	62.32
	<i>Hipo</i>	63392.47	19.22