



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

EVALUACIÓN ANUAL DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y DEL CONTENIDO
DE CLOROFILA "a" EN EL LAGO CRÁTER, ATEXCAC, PUEBLA

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE BIÓLOGO
PRESENTA:

ROJAS RIOS CÉSAR OSWALDO

DIRECTOR DE TESIS:
DR. JUSTO SALVADOR HERNÁNDEZ AVILÉS

LABORATORIO DE LIMNOECOLOGÍA

CD. MX

MAYO 2017



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.

El agua es la fuerza motriz de toda la naturaleza.

Leonardo da Vinci.

La Tierra es muy frágil, hay que tratarla con cariño, es el lugar más bello para nuestros ojos, inimaginablemente más bello que cualquier otro mundo que conozcamos. Esa generosa belleza ha sido esculpida por el cambio: el cambio suave, casi imperceptible y el cambio repentino y violento.

Carl Sagan.

Basta una gota de agua, una simple gota de agua

Para albergar esperanzas de vida.

José María Montero Sandoval.

DEDICATORIAS

A mis padres

*Por lo bueno y por lo malo, por demostrarme que el amor es un regalo
Por la palabra y el orgullo de la sangre, por el simple milagro del beso que mata el
hambre*

*Ustedes me enseñaron a andar de frente, a no fingir y sentir si el alma siente
A no mentir cuando todo el mundo miente, a mirar siempre a los ojos cuando
hablo con la gente*

*Dijeron “Hijo se valiente, valiente que aquí la vida es cruel
Que no te engañe una fachada reluciente, que lo único que importa está debajo de
la piel”*

*Y si la vida viene y no hace confesiones
Dijeron “hijo has de estar dispuesto a echarle más cojones que el resto, a poner el
corazón en cada palabra de tú texto”*

*Y su palabra fue mi escuela, mi centinela, el viento de mi vela
De ahí aprendí a defender a mi familia y a mi nombre y a siempre comportarme
como un hombre*

*Yo soy la fruta del manzano, ustedes artesanos de la noche y de la calma
Forma del alma de mis hermanos, ustedes alfareros
Yo tan solo barro entre sus manos*

A mis hermanos

*Por ser calor y abrigo, por aconsejarme cuando busco un buen amigo
Por perdonarme cuando no sé lo que digo y por estar siempre conmigo como el
sol está en el trigo*

A mi yo de ayer

Hola, tu a mí no me conoces, aunque yo a ti sí, como la palma de mi mano, sé que tendrás muchas preguntas y yo pocas certezas, me pregunto si me oyes todavía, si queda algo de ti en mi lejanía, yo que soy el fruto de tus fallos y virtudes, tus derrotas y victorias, tus aciertos y manías.

A mi yo de ayer, lo siento si no fui lo que quisiste ser, te juro que lo hice lo mejor que supe hacer, intente crecer feliz en este mundo cruel, quise cambiar el planeta y llevarlo al papel, aunque sea con mala letra para hacer el bien, esto sé que no es gran cosa pero haz de saber, que el día de mañana podrás ponerte muy bien.

Trata de decir siempre lo que sientes, y siempre lo que piensas realmente, que los amigos y amores, vienen y van, pero solo los verdaderos al final se quedan, que jamás cambies lo que más ames en vida, por lo que en el momento deseas se pasa y la vida es pasajera.

Que quien te quiere también daña, hay miradas que lo dicen todo y ojos que no dicen nada, sé que podría decirte el número premiado de la lotería, o incluso decirte cuál de las mujeres será la única que te acompañará el resto de tu vida. Pero ni yo mismo lo sé, y si te lo dijese no llegarías a ser yo, así que quiere, déjate querer, supera, disfruta, aprende, que todo llega.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Raymundo Rojas Plata y Magdalena Ríos Pegueros, por su comprensión, paciencia y apoyo interminable, de no ser por ustedes, por su ejemplo y por su amor incondicional no sé que sería de mi vida, para ustedes todo, por ustedes siempre.

A mis hermanos, Magdi, Rosy, Dany, Anahí y Cris y a mis cuñados Lalo, Toño, Fer y Bere, formamos una gran familia base esencial de mi desarrollo personal, gracias a eso hoy me encuentro aquí a un paso de cumplir un sueño que empezó desde que llegué a este mundo, gracias por su ejemplo, los consejos, los buenos deseos y el cariño que siempre tengo de ustedes.

A mis hermosos chihuelos, retoños de la vida, Danita, Athziri, Jhona, Kevin y kikes, ustedes siempre serán mi eterna inspiración para hacer las cosas bien, para mejorar en todos sentidos y ser un buen ejemplo, gracias por sus risas y por llenar la casa de felicidad, ustedes dan color a este mundo gris.

Agradezco al Dr. Salvador, que más que un profesor se ha convertido en un amigo, gracias por su ejemplo, gracias por haber convertido el trabajo durante todo este tiempo en una lección de vida, gracias por contagiarme de su pasión por la ciencia y demostrarme que aún hay esperanza en el mundo para pelear por los que más lo necesitan, ojalá en el futuro cuando pasen los años pueda ser mejor de lo que usted es.

A mis abuelos Lolito y Rayito incansables luchadores de la vida.

A mis tíos, Daniel Rojas, Maurilia Rojas y Josefina Rojas y a mis tíos, Luis Rios, Maria Rios, Consuelo Rios y Emma Rios.

A mis primos, Daniel e Irvin y a mi tío Carlos, ustedes son parte importantísima de este logro, gracias por ser también mis amigos y darme su apoyo incondicional, son un ejemplo de trabajo y no saben cuánto admiro a cada uno de ustedes.

A mis primos Ana, Paty, Leo, Brenda, Toñito, Charlie, Vale, Judith, Manuel, Ahide, Alma, Pedro, Axel, Salva, Yael, Iván, David, Nancy, Fati, Lau y Juan gracias por su cariño.

A mi compadre y amigo del alma Cuitláhuac, eres el hermano que yo elegí, gracias por estar siempre a mi lado, todo lo que he pasado en esta vida bueno y malo ha sido mejor porque estás en ella, es un enorme honor tener una persona como tú en mi vida, te quiero mucho a ti y a tu familia, ah y tenemos a un amigo que nos cuida desde el cielo gracias a ti también Ángel.

A mis mejores amigos Alejandra, Gabriel AKA Ayga, y Edgar AKA One-go, gracias por arroparme y compartir conmigo el CCH, etapa inolvidable que siempre llevo en mi corazón.

A mis mejores amigos, Marino, Sebitas y Shaid, ustedes son en verdad los mejores amigos que alguien podría tener, me han apoyado en los momentos más grises que pasé en la universidad y han logrado obtener mi respeto y mi cariño como unos verdaderos hermanos, espero que el tiempo nos deje seguir reuniéndonos para reírnos de la vida, como siempre.

A mi mejor amiga Diana Valeria, gracias por los regaños que fueron muchos, gracias por entenderme y defenderme, por ser tan buena, gracias por cuidar nuestra amistad como una joya, eres una persona admirable, te quiero y te respeto.

A todos mis amigos de Kannabis, Capi, Aquino, Ovando, Dr. Pablo, Dr. Aaron, Manuel, Alaín, Diego, Ramiro, Gen, Gio y Jhony por su compañerismo, respeto y genuina amistad, gracias por disfrutar conmigo horas interminables de diversión pateando una pelota de fútbol, eso que nos apasiona y nos hace ser un grupo de amigos único, la vida nunca les pagará la felicidad que me hacen sentir cuando estamos todos juntos.

A Vainilla, por llegar en esta etapa de mi vida y apoyarme a concluirla, te estaré eternamente agradecido por lo que hiciste por mí.

A todos los amigos que compartieron conmigo momentos entrañables y felices durante la carrera, Denisse, Andrea, Fer, Miguel, Cepillo, Daniel, Gael, Tona, Jake, Juano, Miro, Pao, Ari, Bele, Lau, Iliá, Paty, Pato, Pablo, Raúl, Karlita, Chino, Bofo, Oscar, Chuby, Ara, César, David, Gaby, Sole, Ale, Gastor y tantos más que es imposible ponerlos a todos.

A mis amigos Alberto Vizuet y Abimael Cruz, por haber realizado parte de este trabajo conmigo, este logro también es tuyo, les agradezco mucho el apoyo que me dieron durante el trabajo de campo y laboratorio, las risas, la gran amistad y todos los buenos momentos que pasamos juntos en este proceso.

A mis profesores en especial a: Dr. Carlos Castilejos, M en C. Sonia Rojas, Biol. Miguel Castillo, Biol. Elvia Santos, Biol. Leticia López, Dr. Isaias Salgado y M en C. Mitsui Saito, gracias por haberme enseñado tantas cosas y poner un poco más de manera personal para que creciera mi amor por la Biología, gracias a ustedes sigo en este camino.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Gracias a la Universidad Nacional Autónoma de México, máxima casa de estudios de nuestro país, por haberme abierto las puertas desde hace tantos años haciéndome sentir como en casa y darme las armas para buscar un mejor futuro académico y profesional.

Expreso una enorme gratitud a mi alma máter, la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por haberme formado dentro de sus aulas y también a los profesores que tuve año con año enseñándome lo hermoso de la ciencia y la vida hasta alcanzar esta meta.

Agradezco al equipo de alumnos del laboratorio de limnoecología de la FES Zaragoza de todas las generaciones en las que estuve, por su valioso apoyo en la toma de muestras y su procesamiento en el laboratorio.

Agradezco al Dr. Justo Salvador Hernández Avilés, director de este trabajo, gracias por su paciencia, dedicación y compromiso con mi preparación académica y personal, sin su apoyo nunca hubiera llegado hasta aquí.

Agradezco la colaboración y apoyo de la M. en C. Laura Peralta, facilitándome el equipo necesario en el procesamiento de muestras, su intervención fue crucial para el óptimo desarrollo de este trabajo.

Agradezco a mis sinodales: Biol. Angélica Elaine González Schaff, Dr. José Luis Gómez Márquez, Dr. Jorge Antonio Valdivia Anistro y M. en C. Gabriela Selene Ortiz Burgos, por la revisión de esta tesis, por sus valiosos comentarios y por sus observaciones que han contribuido a mejorar significativamente la calidad 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.

Índice

1.-Resumen.....	pág. 1
1.- Introducción.....	pág. 3
2.- Antecedentes.....	pág. 7
3.- Planteamiento del problema.....	pág. 9
4.- Zona de estudio.....	pág. 10
5.- Justificación.....	pág. 12
6.- Hipótesis.....	pág. 14
7.- Objetivos.....	pág. 14
8.- Método.....	pág. 15
9.- Resultados.....	pág. 25
10.- Discusión de resultados.....	pág. 50
11.- Conclusiones.....	pág. 67
12.- Literatura citada.....	pág. 69
13.- Anexos.....	pág. 82

Resumen

En esta investigación se presenta el primer registro de clorofila “a” y productividad primaria durante un ciclo de muestreo anual (febrero 2013- enero 2014) en el lago Atexcac, Puebla. Este estudio se realizó con la finalidad de evaluar el estado trófico y comprender la dinámica de la biomasa clorofílica y fijación de carbono por el fitoplancton a través de la estimación de la productividad primaria y relacionarlas con la variabilidad hidrodinámica de la temperatura, oxígeno disuelto, nutrimentos, pH, conductividad y alcalinidad. La clorofila se determinó con la técnica de fluorimetría, mientras que la productividad primaria se evaluó por el método de botellas claras y oscuras. Estas, junto con los parámetros limnológicos se determinaron mensualmente en la zona limnética profunda.

Durante el proceso de muestreo fueron observados tres florecimientos, el primero se presentó en el mes de febrero y fue realizado por la especie *Cyclotella choctawhatcheeana*, posteriormente durante el mes de abril cianobacterias pertenecientes a la especie *Nodularia cf. spumigena*, formaron otro florecimiento, por último, en el mes de mayo se registró el florecimiento de picocianobacterias “Pcy” que estuvieron asociadas al “fenómeno de emblanquecimiento”.

El estado trófico del lago Atexcac fue determinado mediante el índice de Carlson, para el cual fueron obtenidos los promedios anuales de: transparencia (4 m), fósforo total (0.054 mg L^{-1}) y clorofila “a” ($2.4 \mu\text{g L}^{-1}$). Utilizando las ecuaciones de este método se concluyó que el lago Atexcac se encuentra en una etapa de transición, cambiando de un estado oligotrófico a uno mesotrófico.

La concentración de clorofila “a” a lo largo de año tuvo fluctuaciones entre $0.5 \mu\text{g L}^{-1}$ y $13.6 \mu\text{g L}^{-1}$. En el mes de noviembre durante la estratificación tardía, se registró el máximo profundo de clorofila con la concentración más alta. El patrón más importante en relación con la variabilidad de este pigmento fue la conformación de dos máximos profundos de clorofila en el metalimnion. De abril a julio se presentó el primero, entre 15 y 25 metros, con una concentración promedio de $3.2 \mu\text{g L}^{-1}$, mientras que el segundo máximo fue registrado en los meses de septiembre a

noviembre, entre 20 y 30 metros, con una concentración promedio de $8.7 \mu\text{g L}^{-1}$, este proceso de acumulación se asocia con la, fluctuación y acumulación de nutrimentos en la termoclina.

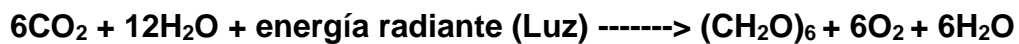
La productividad primaria anual fue de $0.8 \text{ g C m}^2 \text{ dia}^{-1}$ y el mes con la mayor fijación de carbono fue septiembre con $3.7 \text{ g C m}^2 \text{ dia}^{-1}$. El lago Atexcac puede clasificarse como un lago mesotrófico en relación a este parámetro complementándose con los otros factores de clasificación.

Se concluyó que la distribución de las variables de estudio estuvo condicionada por la hidrodinámica del lago, el cual se caracteriza por ser monomítico cálido. De acuerdo con los diagramas espacio-temporales, se observó homogeneidad de todos parámetros durante la época de mezcla, mientras que en la época de estratificación, se registró acumulación de nutrimentos y clorofila en el metalimnion.

1.- Introducción

La ecología es la ciencia que se dedica al estudio de la interrelación que existe entre los seres vivos con su entorno (Haeckel, 1866), también estudia cómo estas interacciones entre ambos factores afecta la distribución y abundancia (Margalef, 1998) dichas interrelaciones pueden ser dadas por la inclusión de materiales inorgánicos u orgánicos dentro de los ciclos biológicos, los productores primarios como; las plantas superiores, las algas acuáticas y las cianobacterias, son los organismos encargados de llevar a cabo la conversión de recursos inorgánicos en recursos orgánicos y que así puedan incluirse en las redes tróficas. Los ecosistemas acuáticos son ejemplos de estas interacciones, ya que en ellos se llevan a cabo flujos de energía unidireccionales y ciclos de materia (Badillo *et al.*, 2010).

El proceso por excelencia que incorpora materia inorgánica para producir materia orgánica y energía química es la fotosíntesis, este proceso se lleva cabo en los cloroplastos y tilacoides de organismos eucariontes y procariontes fotoautótrofos, en este proceso el dióxido de carbono se oxida por la acción reductora del agua y la luz funciona como un catalizador que da la energía necesaria para la reacción en forma de fotones, esta reacción química se resume a continuación:



Con la utilización de esta ecuación se puede obtener una tasa de incorporación de carbono en un periodo de tiempo corto por parte de los productores llamada "productividad primaria", esto puede ayudarnos a obtener consecuentemente la producción primaria que es la incorporación de materia orgánica medida como el peso de materia orgánica en un área por un periodo de tiempo que se fija en un ecosistema, generalmente expresada en g o kg de Carbono/ por área/ año, esto se puede hacer determinando los cambios de la concentración de oxígeno en un sistema natural, a su vez estas proporciones de oxígeno son un reflejo de las cantidades relativas de azúcares, grasas y proteínas producidas por el organismo (Lieth & Whittaker, 1975).

En 1927, Gaarder y Gran desarrollaron un sistema basado en estas conclusiones, lo llamaron método de botellas claras y oscuras el cual se basa en dichos cambios de la concentración de oxígeno disuelto al inicio y término de una incubación controlada dentro del sistema natural con muestras de agua colocadas en botellas tipo DBO (demanda bioquímica de oxígeno), este método es sencillo, barato y práctico.

El proceso de fijación de carbono en la fotosíntesis no sería posible sin la acción de la clorofila “a” (Fig. 1), ésta es la molécula por excelencia que realiza la fotosíntesis, tomando parte fundamental de la maquinaria captadora de luz, cuya principal función es la de generar la excitación de un electrón a un nivel superior de energía (Rosas, 2007), esta luz es captada en dos intervalos de longitud de onda específicas que van de los 430-450 nm y de los 600-690 nm.

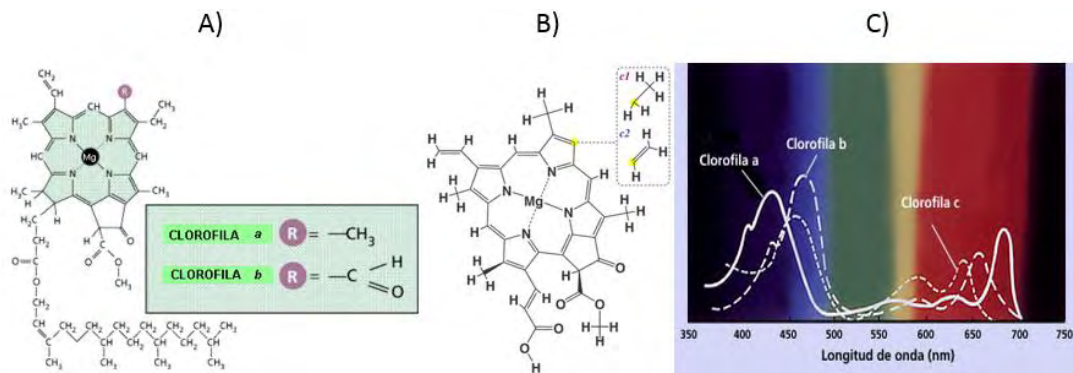


Figura 1. (A) Estructura molecular de la clorofila a y b. (B) estructura molecular de la clorofila c. (C) Espectro de absorción de las clorofilas a, b y c, figura tomada y modificada de Strasburger *et al.*, (1994).

La clorofila “a” se encuentra en el fotosistema I y II dentro del centro de reacción de la fotosíntesis (Fig. 2), el centro de reacción es una red compleja de proteínas embebida en la membrana del tilacoide. Después de la captación del fotón por diferencia de carga debido a la llegada del “excitón” se inicia reacciones óxido-reducción que darán origen al transporte de electrones, los cuales serán llevados hasta sus aceptores finales (moléculas de NADP oxidado) que pasarán a NADPH reducido (Rosas, 2007).

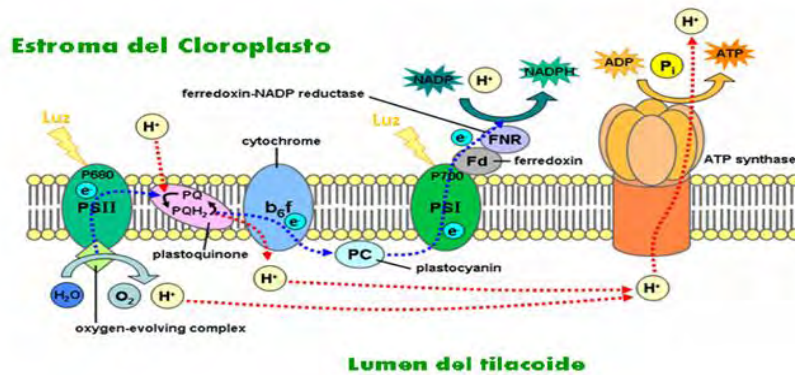


Figura 2. Centro de reacción de la fotosíntesis, imagen basada en Plant Physiology. Taiz & Zeiger, 2010.

Las concentraciones de clorofila “a”, son utilizadas como un indicador indirecto de la biomasa fitoplanctónica (Reynolds, 1984; Gregor & Marsálek, 2004). Esto es importante ya que como se observa en la Tabla 1, la clorofila “a”, está presente en todos los grupos algales, contrastando con otro tipo de clorofilas, como la “b” o “c” que solo se encuentran en ciertos grupos.

Tabla 1. Clorofilas presentes en los grupos de algas, tomado y modificado de Van den Hoek (1995).

	<i>Cyanophyta</i>	<i>Prochlorophyta</i>	<i>Glaucoophyta</i>	<i>Rodophyta</i>	<i>Heterokontophyta/Chrysophyceae</i>	<i>Heterokontophyta/Xanthophyceae</i>	<i>Heterokontophyta/Eurastigmatophyceae</i>	<i>Heterokontophyta/Bacillariophyceae</i>	<i>Heterokontophyta/Raphidophyceae</i>	<i>Heterokontophyta/Dictyochophyceae</i>	<i>Heterokontophyta/Phaeophyceae</i>	<i>Haptophyta</i>	<i>Cryptophyta</i>	<i>Dinophyta I</i>	<i>Dinophyta II</i>	<i>Euglenophyta</i>	<i>Chlorarachniophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>
<i>Clo-a</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Clo-β</i>		x														x	x	x
<i>Clo-c</i>					x	x		x	x		x	x			x			

El estudio en la dinámica espacial y temporal de la clorofila “a” en los ecosistemas acuáticos, marinos y continentales; ha recabado una gran cantidad de datos a lo largo del tiempo, lo cual nos ha ayudado a comprender los patrones en la distribución de dicho pigmento en la columna de agua. El ejemplo más importante en este sentido es la acumulación de clorofila en la “termoclina”, dicho fenómeno es

conocido como máximo profundo de clorofila (DCM, por sus siglas en inglés) (Padisák *et al.*, 2003). Por lo regular los DCM se adjudican a la acumulación de una población monoespecífica de organismos fotosintéticos, aunque a veces puede haber un ensamblaje en donde varias especies cohabitan llevando a cabo este proceso. Está bien registrado que un gran número de especies de diferentes “*phyla*” pueden estar involucrados en la formación de los máximos profundos de clorofila (Lindholm, 1992).

Para entender estos procesos es importante contar con tecnología necesaria para la cuantificación precisa de la clorofila. Una forma de cuantificar la concentración de clorofila “a” fitoplanctónica en un ecosistema acuático es por fluorescencia, en donde se deben extraer los pigmentos con sustancias orgánicas para su posterior lectura en un fluorómetro en campo o en el laboratorio (Strickland & Parsons, 1972).

Por otro lado, algunos grupos específicos de organismos fotosintéticos, pueden ser importantes para la incorporación de elementos en forma de compuestos químicos disueltos en el agua, particularmente nutrientes como nitratos, sulfatos, fosfatos y silicatos que son importantes en la formación y síntesis de biomoléculas de todo tipo, como: proteínas, moléculas energéticas y estructuras que conforman las tecas de las diatomeas (Myklestad & Haug, 1972; Parsons *et al.*, 1984). Gracias a la incorporación de estos elementos por parte de los productores primarios es que existe una funcionalidad, complejidad y diversidad muy alta en los ecosistemas acuáticos.

Algunos ecosistemas acuáticos como los lagos volcánicos de tipo *maar* se crean de una manera muy violenta. Todo inicia cuando el magma de una caldera volcánica entra en contacto con el manto freático generando una explosión, la cual expulsa material rocoso y magma, produciendo una cavidad en el terreno, que finalmente se llena del agua circundante. Este tipo de lagos son generalmente circulares y pequeños, aunque muy profundos; el diámetro es menor a 2 km y pueden llegar a tener profundidades mayores a los 100 metros (Wetzel, 2001).

El lago Atexcac (Fig. 3) pertenece a la cuenca oriental, geográficamente distribuida entre los estados de Puebla y Veracruz. Se formó en el Plioceno-Holoceno hace aproximadamente 330, 000 años (Carrasco-Núñez *et al.*, 2007). Es uno de los seis lagos de tipo *maar* de la zona, también son conocidos como Axalapascos (del náhuatl, ollas de arena con agua) (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983).



Figura 3. Lago Atexcac.

2.- Antecedentes

A la fecha se han realizado relativamente pocos estudios sobre las condiciones limnológicas y biológicas del lago, por ejemplo, estudios que aborden sobre la distribución espacio-temporal de los organismos fitoplanctónicos, productividad primaria y biomasa de clorofila “a”. Dentro de los más representativos se encuentran los realizados por Arredondo-Figueroa *et al.* (1983). En este estudio se describe la morfometría y batimetría de los lagos de la cuenca Oriental, siendo uno de ellos el lago Atexcac, éste trabajo destaca en importancia por ser el primero de su tipo para estos lagos, gracias a él se obtuvieron los datos limnológicos del sistema como: área, profundidad máxima, desarrollo litoral, longitud máxima, volumen, etc. Mientras que en Arredondo-Figueroa (2002) se describen las características biológicas del lugar como tipo de vegetación, fauna presente y clima, así como las

características físicas y químicas entre ellas los SDT, conductividad, características de la fluctuación del oxígeno disuelto y temperatura dentro del agua.

El estudio realizado por Carrasco-Nuñez *et al.*, 2007, describe las características de la formación y evolución del cráter Atexcac desde el punto de vista geológico, en dicho trabajo se describen hallazgos como: Época de formación, antigüedad, origen y caracterización de las rocas que conforman las diferentes zonas del cráter. Además, en este artículo se menciona que aún existe cierta actividad volcánica en zonas profundas del lago.

Por último, el trabajo realizado por Armienta *et al.*, 2008, describe las características químicas del agua de varios lagos de la República Mexicana comparando factores como la alcalinidad, pH, conductividad, sólidos disueltos totales, minerales disueltos en el agua, etc. En dicho trabajo resaltan los datos recopilados de los lagos de la cuenca oriental, en donde se encuentra el lago Atexcac, éste es un estudio base para comprender la dinámica actual del sistema de estudio y compararlo con otros lagos de diferentes características.

Recientemente se han realizado investigaciones por parte de los alumnos del laboratorio de limnoecología de la FES Zaragoza. Arellano y González, 2011, realizaron un análisis de la dinámica espacio temporal de las comunidades de picoplancton procarionte y su relación con las variaciones limnológicas del lago Atexcac. Por otro lado, Lagunas y Martínez en el 2015, realizaron un análisis de la estructura en las comunidades bacterianas del lago Atexcac, en dicho estudio principalmente se estudiaron las biomásas de las comunidades bacterianas, su relación con el circuito microbiano y la relación entre las picocianobacterias y el “fenómeno de emblanquecimiento”.

Las conclusiones a las que llegaron ambos estudios son que la biomasa de la comunidad bacteriana está intrínsecamente ligada a la monomixis anual, con un aumento en la biomasa bacteriana en la época de mezcla debido a las concentraciones de nutrientes asimilables como fósforo y nitrógeno, además la regulación del sistema de amortiguamiento del carbono y la re-asimilación del

mismo, se genera principalmente por el APP durante el “fenómeno emblanquecimiento”, con la utilización de formas bicarbonatadas para realizar la fotosíntesis.

3.- Planteamiento del problema

El impacto de las actividades humanas en el planeta ha generado la aceleración de la degradación de los ecosistemas naturales en todo el mundo, en México los problemas ambientales se han visto acrecentados a partir de los años 50’s con el crecimiento poblacional y las actividades productivas asociadas como las industriales y agropecuarias. La cuenca oriental del estado de Puebla es uno de estos ejemplos ya que la agricultura de la zona con la construcción de pozos profundos utiliza el agua de los mantos acuíferos para el riego, favoreciendo así la pérdida de agua y la salinización de los Axalapascos pues el manto acuífero es su principal aporte, estas acciones han tenido un impacto negativo en el lago Atexcac ya que a través del tiempo se ha reducido su volumen con el incremento en la concentración de iones lo que tiene repercusiones en la generación de biomasa y productividad fitoplanctónica.

En la región intertropical como el caso particular de México existen pocos estudios de la biomasa algal y la productividad primaria en los ecosistemas acuáticos lacustres, que permitan caracterizar el estado trófico y ayuden a comprender los patrones de variación espacio-temporal y los factores que los determinan. En particular en el lago Atexcac no existen reportes de productividad primaria y solamente se ha evaluado de forma esporádica la biomasa clorofílica. Además, no se conoce con precisión como influyen factores como la luz, temperatura, pH, conductividad, alcalinidad, concentración y disponibilidad de nutrimentos en la distribución espacio-temporal de la concentración de la biomasa de clorofila “a” en el lago.

En lagos profundos y poco productivos como Atexcac se presentan máximos profundos de clorofila sobre todo en la etapa de estratificación, esto puede deberse

principalmente a la formación del metalimnion y la acumulación de nutrientes en esta zona donde las picocianobacterias pueden desarrollarse exitosamente y definirlos. A lo largo del estudio se buscará determinar las causas que generan los máximos profundos de clorofila para las diferentes etapas hidrodinámicas del lago y los parámetros físicos y químicos asociados.

4.- Zona de estudio

El lago Atexcac, se ubica en la cuenca oriental en el estado de Puebla, a un costado del poblado San Luis Atexcac, en el municipio de Guadalupe Victoria, en el estado de Puebla (Fig. 4). Sus coordenadas geográficas son: $19^{\circ} 19' 50.68''$, $19^{\circ} 20' 12.30''$ N y $97^{\circ} 26' 45.99''$, $97^{\circ} 27' 15.37''$ O, se encuentran en los llanos de San Juan, al norte de las montañas las derrumbadas y en el extremo suroeste de la sierra de Techachalco. Su altitud es de 2340 m s.n.m y está rodeado de acantilados relativamente elevados (de ahí su nombre en náhuatl, que significa en los texcales o acantilados).



Figura 4. Ubicación del lago Atexcac (Tomado de Google maps, INEGI 2015).

Las rocas que forman al lago son ígneas extrusivas como basaltos, riolitas y tobas ácidas, el suelo del cráter es un Phaeozem (INEGI, 2009) (Anexo IV), su área y volumen aproximados son 0.29 Km^2 y $6.10 \times 10^6 \text{ m}^3$ respectivamente (Arredondo-Figueroa, 1995), un estudio en el cual se utilizó un sonar determinó que la profundidad máxima a la fecha es de 34 m (Hernández-Avilés & Ortiz. Inédito), se

ha demostrado una disminución en la profundidad del lago ya que Arredondo-Figueroa en el año 1983 encontró una profundidad de 39 m y posteriormente en los años 1991-92 la profundidad registrada fue de 38 m (Macek *et al.*, 1994; 2000) (Fig. 5).

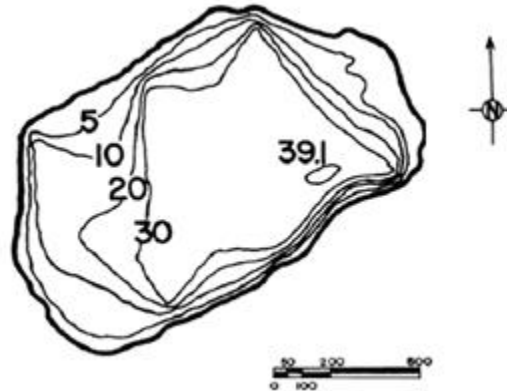


Figura 5. Mapa batimétrico del lago Atexcac (Tomado de Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983).

La temperatura ambiental promedio del clima varía de -5.5 a 30° C, según la clasificación de Köppen modificada por García (1998) el clima que se presenta en esta zona es templado semiseco y templado sub-húmedo con lluvias en verano (C(w´)(w)(i)g) (Anexo IV), la zona presenta una precipitación promedio anual inferior a 500 mm y una evaporación promedio de 600 mm, la vegetación que se presenta en la región es de Matorral xerófilo con principal presencia de *Agave spp* y *Opuntia spp*, particularmente en el cráter se encuentran algunos pinos, pero la vegetación es principalmente un izotal que se conforma de dos géneros de la familia Agavaceae (*Yucca sp* y *Nolina sp*) (Anexo IV).

Con respecto a las características del agua, la temperatura fluctúa entre 16 y 20° C a lo largo del año, la salinidad es de 6 g L^{-1} , con una conductividad de 11.7 mS cm^{-1} , en promedio el pH anual es de 8.4, se ha determinado que las variaciones de estas características fluctúan muy poco a lo largo del tiempo, los aniones dominantes son el Cl^{-1} , HCO_3^{-} y CO_3^{2-} , mientras que los cationes dominantes son el Na^{1+} el Mg^{2+} y el Ca^{2+} (Armienta *et al.*, 2008). Existe una marcada dominancia de

cloro y sodio por lo que se puede clasificar como un lago sódico, $\text{Na} = 1812 \text{ mg L}^{-1}$, $\text{Cl} = 3490 \text{ mg L}^{-1}$, La alcalinidad total también es muy alta 1500 mg L^{-1} debido al origen marino de la cuenca, la fluctuación de los nutrientes es marcada y se debe principalmente a la monomixis que sufre el agua del lago anualmente, los nitratos varían de 0.05 a 0.65 mg L^{-1} , los nitritos 0.02 a 0.4 mg L^{-1} , el amonio 0.02 a 0.2 mg L^{-1} , mientras que el fósforo soluble reactivo (FSR) varía de 0.02 a 2 mg L^{-1} y el fósforo total 0.02 a 5 mg L^{-1} (Arellano & González, 2011).

5.- Justificación

Los lagos volcánicos son lugares dinámicos debido a procesos ambientales, biológicos, físicos y químicos que se presentan a lo largo del año, por ejemplo la temperatura ambiental genera un proceso de estratificación y uno de mezcla anual del lago, por este comportamiento el lago Atexcac es considerado como monomítico cálido (Lewis, 1983) en otras palabras, una etapa del año el lago se encuentra mezclado (en invierno) y posteriormente debido al aumento de la temperatura ambiental el lago se estratifica por cambios en la densidad y temperatura entre las capas de la columna de agua, esta estratificación genera en el lago gradientes de densidad que a su vez se relacionan con gradientes en el oxígeno disuelto y los nutrimentos del lago, gracias a este proceso de estratificación térmica se pueden estudiar los ciclos biogeoquímicos del nitrógeno, fósforo, azufre, sílice y el más importante para este trabajo el del carbono, siendo este tipo de sistema un laboratorio natural para tal fin.

Los florecimientos algales que generan fases turbias y claras por fitoplancton son muy importantes ya que se vuelven una parte fundamental del funcionamiento del lago. Además, en este ecosistema ocurre un fenómeno muy especial e importante, dicho proceso es el emblanquecimiento del agua (*whiting event*), este fenómeno ocurre en muchos lagos del mundo, como es el caso del lago Michigan o el lago Ontario (Anexo III), tal proceso se genera gracias al picoplancton autotrófico (APP, por sus siglas en inglés), éstos organismos miden menos de $2 \mu\text{m}$ y pueden realizar la fotosíntesis con menos del 1% de la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por

sus siglas en inglés), precipitando cristales de carbonato de calcio (CaCO_3) de 1-2 μm de diámetro, cuya saturación en la superficie del agua genera una coloración blanquecina de la misma (Thompson *et al.*, 1997), se ha comprobado que el APP tiene una amplia importancia evolutiva ya que son los organismos que cambiaron la atmósfera de la tierra de reductora a oxidante (Callieri & Stockner, 2002).

Estos procesos biológicos han sido poco estudiados en la zona tropical y son de vital importancia para el entendimiento de las redes tróficas y de su importancia ecológica, a su vez la productividad primaria en México en sistemas poco productivos no ha sido evaluada ya que se requerían técnicas y equipo de alto costo, además el uso de C^{14} requeriría tener un permiso especial, pues es material radiactivo que se utilizaría en un sistema natural.

Naturalmente el lago se encuentra en un proceso de salinización debido al déficit de agua dado por las elevadas tasas de evaporación anual en esta zona, éstas tasas son de alrededor de 600 mm en comparación con la precipitación anual que es de 400-500 mm (México, Sistema Meteorológico Nacional, 2013), además esta salinización es favorecida por la extracción del agua con la construcción de pozos profundos de los mantos freáticos (aporte principal de agua del lago) para la agricultura de la zona (Alcocer *et al.*, 2004), esto genera un impacto negativo en el ecosistema acuático ya que debido a la salinización se reduce la productividad primaria y biomasa fitoplanctónica, pues se generan condiciones menos favorables para el desarrollo de los organismos.

Conservar este ecosistema es imperante ya que aquí se encuentran estructuras órgano-sedimentarias de estromatolitos o microbialitos, cuya formación se asocia al ciclo del carbono y también es un sitio por excelencia en la diversificación de especies por su aislamiento geográfico. A la par se ha planteado que en las zonas tropicales el funcionamiento del circuito microbiano puede ser el determinante en la dinámica trófica (Sarmiento, 2012), lo que plantea nuevos paradigmas en el reciclaje de carbono, siendo importante evaluar la contribución de los productores primarios en este sentido. Por último, este tipo de lagos pueden ser indicadores climáticos ya que algunos procesos que aquí se presentan como el ya mencionado “fenómeno de

emblanquecimiento” (whiting event), pueden ser influenciados por cambios en las condiciones globales.

6.- Hipótesis

La productividad primaria en el lago será máxima durante la mezcla debido a una mayor disponibilidad de nutrientes, disminuyendo consecutivamente durante la estratificación por la reducción de los mismos.

En la etapa de estratificación se encontrarán picos de productividad primaria y contenido de clorofila “a” en el epilimnion y el metalimnion, como resultado de florecimientos algales que se presentan a través del año, como el de *Cyclotella choctawhatcheeana*, el de *Nodularia cf. spumigena* y el de picocianobacterias “Pcy” durante el emblanquecimiento del lago.

La termoclina será la zona en donde se presente la mayor concentración de clorofila “a” debido a la acumulación de nutrientes.

Por ser una formación geológicamente joven, se espera que el sistema esté en un estado de sucesión temprana y por ende en una condición oligotrófica.

7.- Objetivo General

Evaluar la productividad primaria y la concentración de clorofila “a” y su relación con la dinámica limnológica en el lago Atexcac en un ciclo anual.

Objetivos específicos

Analizar la variación espacio-temporal de la clorofila “a”, productividad primaria y parámetros físico-químicos, durante los eventos de mezcla y estratificación del lago.

Establecer si existe una relación entre la productividad primaria y la clorofila a, así como entre estos parámetros biológicos con los físicos y químicos evaluados en el lago.

Determinar el estado trófico del lago Atexcac a partir de la concentración media anual de la productividad primaria, de la clorofila “a”, y de los nutrimentos e índice de Carlson.

8.- Método

Etapas de campo (Determinación de la zona eufótica, perfil de oxígeno y muestreo)

Los muestreos se realizaron mensualmente durante un año del mes de febrero de 2013 a enero de 2014, en estas salidas de campo se procedió a la extracción de muestras de agua en diferentes estratos, para tal caso se realizó el perfil y caracterización de la columna de agua, ya que así se determinaron las profundidades de muestreo, para la evaluación de los parámetros limnológicos, nutrimentos, productividad primaria y clorofila “a”.

Visibilidad al disco de Secchi

El disco de Secchi es un instrumento con el cual se mide la penetración de la luz en un cuerpo acuático, éste instrumento mide de 20 a 30 cm de diámetro, puede ser completamente blanco, aunque generalmente está dividido en cuatro partes iguales, dos partes negras y dos partes blancas (Fig. 6). Dentro del lago se procedió a utilizar el disco de Secchi introduciéndolo de manera vertical en el agua y consecuentemente se observó el momento en que éste dejó de ser observado, en este momento se registró la profundidad.

Posteriormente se sumergió nuevamente el disco hasta que dejó de ser observado y se volvió a sacar poco a poco hasta observar cuando apareció nuevamente, en

este momento se registró la profundidad de aparición. Con estos dos datos se obtuvo un promedio y el resultado se multiplicó por un factor de conversión que depende de la cantidad de sólidos en suspensión (para lagos oligotróficos 3.5). El resultado obtenido se expresa en metros e indica hasta que profundidad llega la luz en la columna de agua, identificando así los límites de la zona eufótica y la zona afótica (Margalef, 1993).

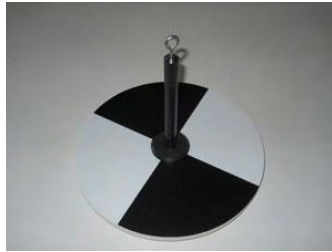


Figura 6. Disco de Secchi.

Perfil de oxígeno disuelto, temperatura y muestreo

El perfil de oxígeno disuelto de la columna de agua fue realizado con una botella Van Dorn de 3 L y una botella tipo DBO (demanda bioquímica de oxígeno) de 300 ml con cuello esmerilado, además de un Oxímetro (HACH, HQ30D) (Fig. 7).



Figura 7. Instrumentos que se utilizan en el muestreo en campo, A) Botella Van Dorn. B) Botellas tipo DBO y C) Oxímetro.

Para realizar este perfil se tomaron muestras en diferentes profundidades de la columna de agua con la botella Van Dorn, dependiendo de la zona eufótica y del perfil vertical de la temperatura y del oxígeno disuelto se determinaron cuantas muestras en cada mes debían ser tomadas y en que profundidades. El perfil de temperatura sirvió para poder identificar el epilimnion, el metalimnion y el hipolimnion (en la temporada de estratificación). Por último, se realizó una gráfica de profundidad contra temperatura y otra de profundidad contra oxígeno, para así determinar la hidrodinámica en ese momento de la columna de agua.

Las muestras de agua para parámetros limnológicos y clorofila a fueron tomadas con la botella Van Dorn, considerando 6 profundidades durante la mezcla: superficie, dos en la zona eufótica, una en límite inferior de la misma, profundidad media y fondo. Y durante la estratificación se incluyeron la superficie, la zona eufótica y su límite inferior, dos en el metalimnion, una en el hipolimnion y en el fondo.

Productividad primaria (método de botellas claras y oscuras)

Para este procedimiento se utilizaron tres pares de botellas DBO, tres claras y tres oscuras para cada profundidad, las botellas se colocaron a las mismas profundidades donde se hizo el muestreo de clorofila, midiendo al inicio de la incubación la cantidad de O₂, posteriormente las muestras fueron suspendidas en una cuerda, procurando que mantuvieran las condiciones naturales (Gaarder & Gran, 1927). Pasado el tiempo de incubación (de 3-5 horas), las botellas se extrajeron a la superficie y se analizó la cantidad de oxígeno disuelto con el oxímetro (HACH, HQ30D) que utiliza tecnología LDO (*Luminescent Dissolved Oxygen*) y en la etapa de gabinete se obtuvo la cantidad de carbono fijado.

Alcalinidad, pH y SDT

En campo también se realizó la determinación de la alcalinidad por el método de indicadores y a la par se realizó la dureza temporal y la dureza total, ésta última es la medición de todos los cationes no alcalinos dentro de una muestra de agua, ambas por titulación con EDTA o método complejométrico (APHA, AWWA & WPCF 1992; Blancas *et al.*, 2011). El pH se obtuvo con un potenciómetro digital Tester Meter (pH 0-14 \pm 0.01) y la conductividad y los sólidos disueltos totales con un multiparámetro Corning Checkmate 90 (0.01 μ S cm^{-1} \pm 0.5% y 0.01 mg L^{-1} \pm 0.5% de precisión respectivamente) (Anexo II).

Etapas de laboratorio

Nitrógeno

El nitrógeno (N) es un elemento muy importante en los ecosistemas acuáticos pues es esencial en la formación de aminoácidos, proteínas y ácidos nucleicos (Margalef, 1993), por lo tanto, su evaluación es indispensable al hacer un análisis biológico en cuerpos de agua. Las formas en que el nitrógeno se encuentra en dichos ecosistemas son: Nitratos (NO_3^-), Nitritos (NO_2^-) y Amonio (NH_4^+).

Para el análisis de nitratos se realizó el método de columna de reducción de Cadmio (NMX-AA-081-1986). En este método se lleva a cabo una reducción cuantitativa del nitrato NO_3^- a nitrito NO_2^- por medio de una reacción de diazotización del nitrito con sulfanilamida y un posterior acoplamiento con dihidrocloruro de N (1-naftil)-etilendiamina formándose así un compuesto “azo” de color intenso, el rango de aplicación de dicho método es de 0.01 a 1.0 mg de NO_3^- . La calibración de la columna se llevó a cabo como lo indica la NOM-AA-081-1986.

Los nitritos se analizaron por el método colorimétrico de ácido sulfanílico (APHA, AWWA & WPCF, 1992; Blancas *et al.*, 2011). Para este método se utiliza una reacción parecida a la de la determinación del nitrato, pues también se realiza una diazotización con sulfanilamida, esta reacción se logra en un pH ácido que va de

(2.0 a 2.5) así se logra producir un compuesto “azo” que posteriormente se hace reaccionar con (N-alfanaftiletildiamina dihidrocloro), formando así un compuesto de color rosa intenso el cual es analizado por espectrofotometría a 530 nm, el rango de aplicación de esta técnica va de los 0.01 a 1.0 mg L⁻¹ de NO²⁻. Para analizar la concentración de nitratos se realiza una curva patrón de concentración conocida, en donde el resultado de la absorbancia de la muestra problema se sustituye en la ecuación de la recta de mejor ajuste.

El amonio se realizó por el método de azul de indofenol (APHA, AWWA & WPCF, 1992; Blancas *et al.*, 2011). Esta técnica simplemente es una reacción entre el amonio, fenol e hipoclorito de sodio en condiciones alcalinas, formando así indofenol azul, para tal caso se utiliza nitroprusiato de sodio como catalizador de la reacción, este método tiene una sensibilidad de 0.01 mg a 0.5 mg L⁻¹ de NH₄⁺. La coloración de las muestras problema es analizada en el espectrofotómetro a 630 nm. Posteriormente para determinar la concentración de amonio se debe manejar una solución estándar, aplicando la siguiente fórmula:

$$\frac{C1}{C2} = \frac{A1}{A2}$$

Dónde:

C1: Concentración de solución estándar

C2: Concentración de muestra problema

A1: Absorbancia de solución estándar

A2: Absorbancia de muestra problema

Despejando:

$$C2 = \frac{A2 \cdot C1}{A1}$$

Fósforo

El fósforo (P) tiene una gran importancia biológica ya que forma parte de las membranas celulares, fosfolípidos, ácidos nucleicos y sobre todo de las moléculas energéticas que utilizan las células para realizar su metabolismo (ATP, NADP, NADPH) (Murray *et al.*, 2001).

El fósforo soluble reactivo (ortofosfatos) se analizó por el método de fosfomolibdato (APHA, AWWA & WPCF, 1992; Blancas *et al.*, 2011). El principio de este método se basa en la reacción de los ortofosfatos con el heptamolibdato de amonio en un medio ácido para formar un complejo de color amarillo de ácido fosfomolibdico y posteriormente en presencia de cloruro estanoso el complejo se convierte en azul de molibdeno, siendo este el compuesto que se mide por espectrofotometría a 690 nm, el rango de detección de este método va de 0.01 a 6 mg L⁻¹ PO³⁻. Para analizar la concentración de fosforo en las muestras problema también se debe realizar una curva patrón con concentraciones conocidas, el resultado de la absorbancia de la muestra se sustituye en la ecuación de la recta de mejor ajuste.

El Fósforo total se realizó por el método de fosfomolibdato con digestión ácida (APHA, AWWA & WPCF, 1992; Blancas *et al.*, 2011). Ya que el fósforo se encuentra dentro de las moléculas orgánicas presentes en las biomoléculas de los organismos, se debe realizar una hidrolización de estas moléculas con ácido sulfúrico, presión y calor, para liberar el fósforo presente en las células y así hacer un análisis exacto del total de fósforo del ecosistema. Posteriormente se realizó el método de fosfomolibdato.

La determinación de todos los nutrientes se realizó en el equipo de espectrofotometría UNICO UV 2150 (con rango de lectura en longitud de onda de 200 a 1000 ± 2nm).

Clorofila “a”

La clorofila “a” se analizó por el método de fluorimetría (APHA, AWWA & WPCF, 1992; Arar & Collins, 1997), para tal caso se filtran 15 ml de muestra en filtros de fibra de vidrio con un dispositivo Millipore®. La filtración se llevó a cabo en condiciones de poca luz y el primer día después del muestreo para evitar la foto-oxidación de la clorofila.

El filtro con la clorofila concentrada se depositó en un tubo para macerar tejidos, posteriormente se agregaron 5 ml de acetona al 90%, y con el macerador de tejidos se desintegra el filtro de fibra de vidrio. Al terminar el macerado, se depositó el contenido en un tubo de ensayo totalmente oscuro y se adicionaron 5 ml más de acetona al 90%, para completar 10 ml de extracto, los tubos se mantuvieron en la oscuridad a baja temperatura alrededor de 4°C durante 24 horas para asegurar la extracción de la clorofila “a”. Pasado el tiempo el extracto se centrifuga de 3000-4000 rpm durante 20 min para aclarar la solución y eliminar las impurezas del filtro en la solución final, después de la centrifugación y antes de la lectura en el fluorómetro se debe registrar el volumen de extracto final. Antes de analizar las muestras se realizó una lectura de blanco con acetona al 90% que se restó a cada muestra problema. Por último, se analizará la concentración de clorofila “a” en el fluorómetro de campo TURNER 10-AU-005, (sensibilidad de 10 partes por trillón de rodamina en agua potable (Anexo II)), la concentración se obtiene con la siguiente ecuación:

$$CM = \frac{C_{corr} \cdot Vol E}{Vol M}$$

Dónde:

CM: Concentración de la muestra

Ccorr: Concentración corregida de clorofila (Resultado de la [Clo “a”] - blanco)

Vol E: Volumen del extracto en litros

Vol M: Volumen de la muestra problema en litros

Etapa de gabinete

IET (índice del estado trófico)

Para la clasificación del estado trófico del lago se utilizó el índice de Carlson (TSI, por sus siglas en inglés), el cuál es obtenido a partir de la visibilidad al disco de Secchi, la concentración promedio anual de fósforo total y la concentración promedio anual de clorofila "a", éste índice varía entre 0 y 100, es decir de oligotrófico a hipereutrófico (Tabla 2). A partir de las fórmulas desarrolladas por Carlson (1977) se puede obtener el IET, sustituyendo los valores promedio anuales de cada variable en las fórmulas.

Tabla 2. Escala de valores del estado trófico en los cuerpos de agua y fórmulas para estimar el estado trófico utilizando los indicadores de eutrofía (Tomado de Carlson, 1977).				
Estado de eutrofía	TSI	Ds (m)	Pt (mg L ⁻¹)	Clo a (µg L ⁻¹)
Oligotrófico (IET < 30)	0	64	0.00075	0.04
	10	32	0.0015	0.12
	20	16	0.003	0.34
	30	8	0.006	0.94
Mesotrófico (30 < IET < 60)	40	4	0.012	2.6
	50	2	0.024	6.4
	60	1	0.048	20
Eutrófico (60 < IET < 90)	70	0.5	0.096	56
	80	0.25	0.192	154
	90	0.12	0.384	427
Hipereutrófico (90 < IET < 100)	100	0.06	0.768	1183
Parámetro de eutrofización			Carlson (1977)	
Transparencia del agua (Ds) (m)			TSI Ds = 60-14.41Ln(Ds)	
Fósforo total (Pt) (mg/m ³)			TSI Pt = 14.42 Ln (Pt) + 4.15	
Clorofila a (Clo a) (µg L ⁻¹)			TSI Clor a = 9.81xLn (Clo a) + 30.6	

Productividad primaria

Para obtener la productividad primaria se realizaron cálculos específicos, se asume que por cada molécula de oxígeno liberada en la fotosíntesis se asimila un átomo de carbono, entonces la productividad primaria puede evaluarse mediante los cambios en la concentración de oxígeno (Brower, 1998; Badillo *et al.*, 2010). De acuerdo con lo anterior, la productividad primaria fotosintética, o bruta, en términos de g de O₂ L⁻¹ día⁻¹ será:

$$PB = \frac{Bcl - Bo}{\Delta t}$$

Dónde.

PB: Productividad bruta.

Bcl: Botella clara.

Bo: Botella oscura.

Δt : tiempo de incubación.

Y la respiración en los mismos términos:

$$R = \frac{Bi - Bo}{\Delta t}$$

Dónde.

R: Respiración.

Bi: Botella inicial.

Bo: Botella oscura.

Δt : tiempo de incubación.

Finalmente, al restar la respiración a la productividad bruta se obtuvo la productividad neta (PN)

$$PN = PB - R$$

Dónde:

PN: Productividad neta.

PB: Productividad bruta.

R: Respiración.

Esta productividad neta está expresada entonces en g de O₂⁻¹ día⁻¹, por lo tanto, se tiene que convertir a g de C⁻¹ día⁻¹. Para hacer esto, se tiene que considerar la premisa de que se produce una molécula diatómica de oxígeno por cada átomo de carbono fijado; entonces, para hacer la conversión se tiene que hacer lo siguiente:

$$PN = (O_2 \text{ producido en la incubación})g/mol \frac{(12 gC/mol)}{(32 gO_2/mol)}$$

Bases de datos

Se realizaron bases de datos en hojas de cálculo de Excel del paquete *Microsoft Office 2013*[®] de todos los resultados obtenidos mes con mes, también se llevó a cabo el procesamiento gráfico de dichos resultados, obteniendo los perfiles verticales de las condiciones ambientales, nutrimentos, clorofila “a” y productividad primaria, además se generaron diagramas con el programa *Surfer 11*[®] para identificar los patrones en la distribución espacio-temporal de las concentraciones de todos los parámetros que se analizaron, así como el comportamiento de la clorofila “a”, corroborando si existe o no relación entre todos los componentes del estudio, para obtener las concentraciones de la curva integrada de producción se analizaron las gráficas de productividad primaria en el programa *IMAGE measurement 2015*[©] identificando la relación entre el área y la concentración de carbono.

Pruebas estadísticas

Por último, se realizaron los análisis exploratorios de los datos biológicos, físicos y químicos como: la curva de probabilidad normal y la prueba de ajuste de datos no censurados para evaluar la distribución normal (Kolmogorov-Smirnov), haciendo también una evaluación de la homocedasticidad (prueba de Levene) para determinar la factibilidad de aplicar estadística paramétrica. Ya que la mayoría de los datos no tuvieron una distribución normal, se buscaron las transformaciones que así lo requirieron, como la transformación logarítmica, raíz cuadrada y potencia al cuadrado.

A pesar de haber realizado las transformaciones matemáticas antes mencionadas los datos no cumplieron con estos supuestos, por lo tanto se empleó estadística no paramétrica en el análisis de los datos, en específico los datos fueron tratados con la prueba de Kruskal-Wallis (H) para determinar si existían diferencias significativas entre las medianas de los tratamientos, cuando se encontraron diferencias se realizaron los diagramas de caja múltiple con bigote y muesca para determinar si existían diferencias significativas entre algunos de los tratamientos (Salgado-Ugarte, 2013): meses y etapas hidrodinámicas para la productividad primaria así como para las concentraciones de clorofila "a". Por otro lado, se realizó la prueba de correlación por rangos de Spearman (Marques, 1991) esta prueba fue utilizada para comprender el grado de asociación entre las variables biológicas contra las variables físicas y químicas de este estudio.

9.- Resultados

Parámetros físicos y químicos

Temperatura

Durante el muestreo que se llevó a cabo de febrero de 2013 a enero de 2014, el lago Atexcac registró fluctuaciones en la temperatura, se identificaron dos periodos de mezcla: el primero en los meses de febrero y marzo de 2013 y el segundo en

enero de 2014, la temperatura más alta registrada en esta etapa fue 17.4°C y la más baja fue 15.4°C, mientras que la temperatura promedio del lago en esta etapa fue de 15.8 °C. Por otro lado, el periodo de estratificación se presentó de abril a noviembre de 2013, este periodo se dividió en tres etapas: estratificación temprana, estratificación bien establecida y estratificación tardía.

Estratificación temprana: Esta etapa se registró en los meses de abril a junio, donde la temperatura máxima fue de 20°C en la superficie en el mes de mayo y la temperatura mínima fue de 15.8 °C y se registró en el fondo del lago. La termoclina se empezó a formar en el mes de abril. Al inicio de la estratificación, el límite superior (*top*) de la termoclina se encontró a los 5 metros, teniendo su límite inferior (*bottom*) a los 17 metros, la amplitud de la termoclina en esta etapa fue de 12 metros, mientras que la temperatura tuvo una variación máxima de 2°C.

Estratificación bien establecida: Esta etapa se presentó entre los meses de julio a octubre, el epilimnion en esta etapa se mantuvo con temperaturas cercanas a 20 °C mientras que en el hipolimnion las temperaturas se mantuvieron alrededor de 16°C. El *top* de la termoclina se registró a una profundidad de 9 metros mientras que el *bottom* descendió hasta los 19 metros, siendo entonces la amplitud de la termoclina de 10 metros. La temperatura en la termoclina tuvo una variación máxima de 3.2°C.

Estratificación tardía: La última etapa de la estratificación se registró en el mes de noviembre, en el que la temperatura más alta en el epilimnion fue de 18.8 °C, mientras que la temperatura más baja fue 15.4°C en el fondo. El *top* de la termoclina en estos meses se registró en 17 metros mientras que el *bottom* fue a 25 metros, teniendo una amplitud de 8 metros, siendo la etapa donde más se profundizó. La variación máxima de la temperatura en la termoclina fue de 2.6°C (Fig. 8).

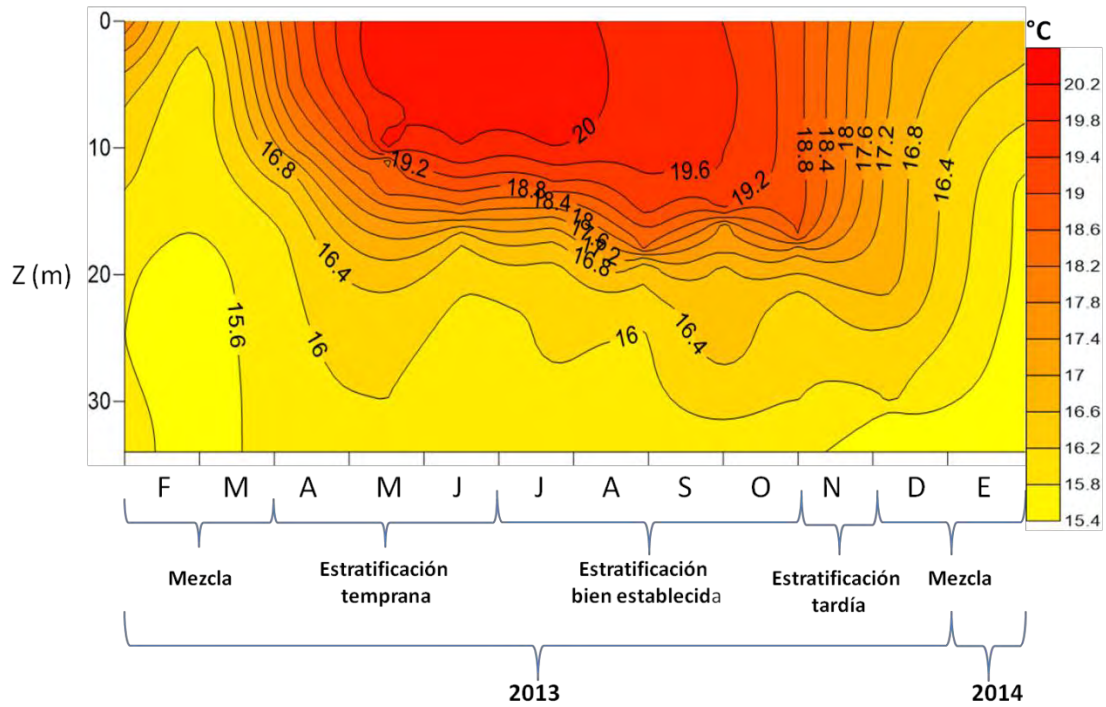


Figura 8. Perfil espacio-temporal de temperatura en el ciclo febrero de 2013 a enero de 2014, en el lago Atexcac.

Oxígeno disuelto

En el lago Atexcac los factores que determinan la distribución vertical del oxígeno a gran escala son la mezcla y la estratificación de la columna de agua. En la época de mezcla que corresponde con los meses de febrero, marzo y diciembre de 2013 y enero de 2014, se presentó en el lago una variación en las concentraciones de oxígeno disuelto que variaron entre 4 mg L^{-1} y 7.5 mg L^{-1} .

A partir del mes de marzo fue registrada la formación de una oxiclina (gradiente máximo en la concentración de oxígeno). Este gradiente no correspondió exactamente con la estratificación pues inició un mes antes (Fig. 9).

La oxiclina que se registró en el mes de marzo es particular pues sigue un comportamiento diferente a la oxiclina de la estratificación, ésta oxiclina se comenzó a formar hacia los 20 metros (*top*) y terminó en los 30 metros (*bottom*) con 6.3 y 4.5

mg L⁻¹ de oxígeno, teniendo una amplitud de 10 metros y una concentración de oxígeno de 1.8 mg L⁻¹ de diferencia.

Por otro lado, la oxiclina de la estratificación temprana siguió un patrón más parecido a la temperatura, la oxiclina en esta etapa se registró de los 14 metros hasta los 20 metros, teniendo 6 metros de amplitud. La concentración de oxígeno en el *top* fue de 7 mg L⁻¹ y en el *bottom* de 3 mg L⁻¹, teniendo una variación de concentración de 4 mg L⁻¹.

En la estratificación bien establecida el *top* y *bottom* de la oxiclina se mantuvieron prácticamente entre 15 y 22 metros durante los meses que duró la etapa, con concentraciones de oxígeno que fluctuaron entre 7 y 3.5 mg L⁻¹. La amplitud de la oxiclina fue de 7 metros con una variación en la concentración de oxígeno de 3.5 mg L⁻¹.

Por último, en la estratificación tardía, que es el periodo previo al rompimiento de la termoclina y la llegada de la mezcla invernal, el *top* de la oxiclina descendió hasta 18 metros, a su vez el *bottom* llegó hasta 25 metros. Las concentraciones de oxígeno en la oxiclina fueron de 4 y 0.3 mg L⁻¹, en esta etapa se presentó una oxiclina con amplitud de 7 metros con una variación de 3.7 mg L⁻¹ de oxígeno.

Los patrones generales observados durante el muestreo determinaron que el epilimnion durante todo el año se mantuvo con concentraciones de oxígeno superiores de 7 mg L⁻¹, mientras que en el hipolimnion las concentraciones no sobrepasaron los 3 mg L⁻¹, además en toda la etapa de estratificación el promedio de la concentración de oxígeno en la oxiclina fue de 5 mg L⁻¹ y de junio a noviembre el hipolimnion fue anóxico.

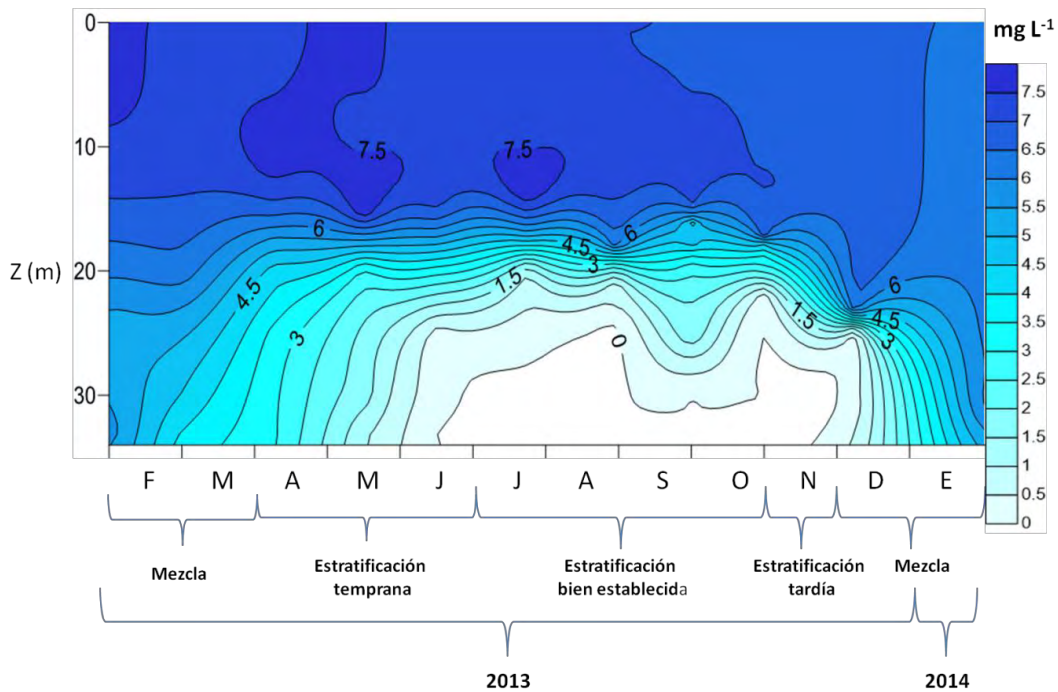


Figura 9. Perfil espacio-temporal del oxígeno disuelto de febrero de 2013 a enero de 2014, en el lago Atexcac.

El porcentaje de saturación de oxígeno disuelto a lo largo del año en las etapas hidrodinámicas (Fig. 10) tuvo mayor concentración en la etapa de mezcla y disminuyó consecutivamente conforme pasó el tiempo, la etapa de estratificación tuvo un marcado déficit, en donde se observa el decaimiento del O_2 , los promedios de la saturación de oxígeno fueron menores del 50%

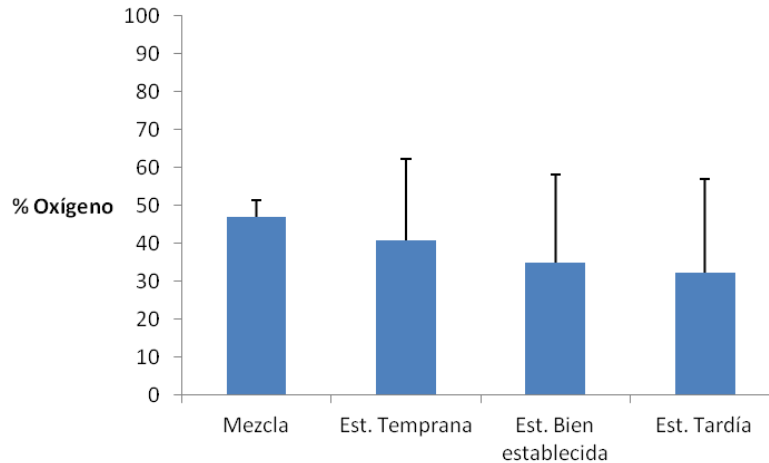


Figura 10. Variación del porcentaje medio de la saturación de oxígeno disuelto más desviación estándar por etapas hidrodinámicas en el lago Atexcac.

Visibilidad al disco de Secchi (VDS)

A partir del mes de febrero de 2013 se inició el registro de la VDS (Fig. 11), para los meses de febrero y marzo llegó hasta 4 metros. Posteriormente, cuando inició la etapa de estratificación en los meses de abril a julio la VDS disminuyó alrededor de los 2.5 metros de profundidad en promedio.

En los meses de agosto, septiembre y octubre la VDS fue registrada alrededor de los 4.5 metros y conforme pasó el tiempo fue aumentando pues éste se observó a mayor profundidad. El ciclo de muestreo terminó con los meses de noviembre y enero en donde se registraron las mayores VDS de toda la etapa de muestreo ya que fue observado hasta 5 y 7.1 metros respectivamente.

Z_{EU}

En los meses de febrero y marzo pertenecientes a la época de mezcla, la Z_{EU} (zona eufótica) llegó hasta los 13.5 metros en promedio, posteriormente al iniciar la estratificación de la columna de agua en los meses de abril a junio la Z_{EU} disminuyó hasta 9 metros, en agosto y septiembre la Z_{EU} fue registrada en 15 metros, mientras

que en noviembre y enero la Z_{EU} se registró hasta 17 y 25 metros respectivamente (Fig. 11).

En los meses de febrero, abril y mayo se presentaron tres florecimientos, el primero por parte de la especie *Cyclotella choctawhatcheeana* el segundo por la especie *Nodularia cf. spumigena*, mientras que el tercero fue un florecimiento de Pcy (picocianobacterias) (Lagunas & Martínez, 2015), que generó un fenómeno de emblanquecimiento (*whiting event*) del agua.

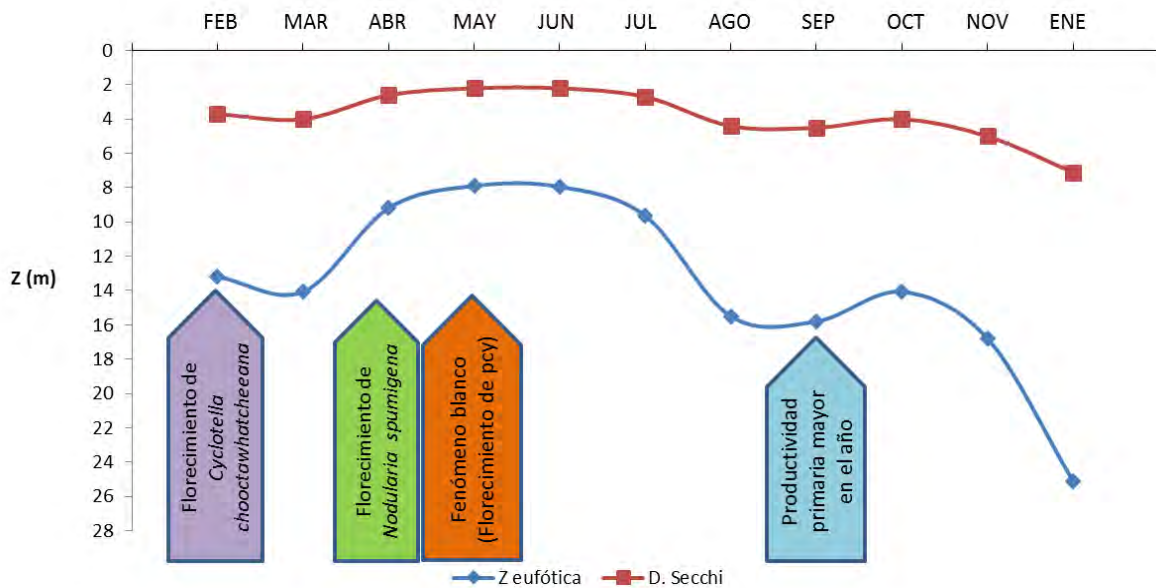


Figura 11. Promedio de la visibilidad del disco de Secchi y la profundidad de la zona eufótica a través del año de muestreo, también se muestran los meses en donde se presentaron florecimientos algales y la mayor productividad primaria.

pH

A lo largo de los muestreos el pH no presentó una variación espacial marcada en la columna de agua, aunque temporalmente si fue registrada (Fig. 12). Los valores más altos se registraron en el mes de abril y fueron de 9.15, mientras que el valor de pH mínimo se registró en el mes de febrero que fue de 8.08. El promedio de pH anual fue de 8.76 ± 0.2 .

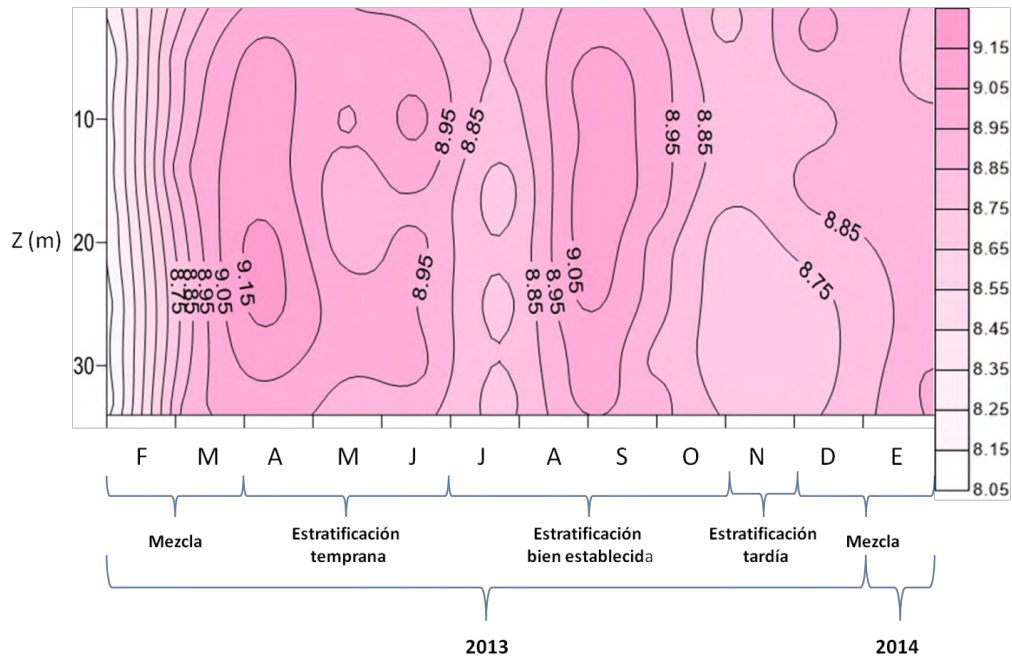


Figura 12. Perfil espacio temporal de la distribución de pH a través del año (se observa la variación temporal y la estabilidad espacial entre los meses).

Debido a la característica conservativa del potencial de hidrógeno, este cuerpo de agua se mantuvo ligeramente alcalino. No se observa una tendencia especial en la variación de pH, aunque en la etapa de mezcla tiende a disminuir manteniéndose en promedio en 8.5, en la etapa de estratificación se mantuvo cerca de 8.8, de superficie a fondo se registraron cambios en ciertas profundidades en febrero y marzo prácticamente hubo homogeneidad en toda la columna de agua, pero en abril hubo un aumento después de 20 metros en donde el pH aumentó hasta 9.15 siendo esta la mayor como se mencionó anteriormente, hacia el inicio de la estratificación hay una disminución del pH y posteriormente vuelve a aumentar. Los promedios de pH por etapa hidrodinámica se muestran en la tabla 3.

Tabla 3. pH			
Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
8.64 ± 0.35	9.01 ± 0.1	8.86 ± 0.15	8.8 ± 0.11

Conductividad y Sólidos disueltos totales (SDT)

La conductividad eléctrica es un parámetro conservativo y que presentó poca variación espacial y temporal durante el estudio, el promedio de la conductividad anual fue de 12.05 mS cm⁻¹ y solo hubo disminución de la conductividad durante la etapa de estratificación bien establecida (Tabla 4).

Tabla 4. Conductividad mS cm⁻¹			
Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
12.08 ± 0.22	12.11 ± 0.2	12.02 ± 0.24	11.89 ± 0.1

A través de los muestreos se identificó que la variación de los sólidos disueltos totales (SDT) en el lago Atexcac fue mínima, el promedio anual del SDT se mantuvo en 6.02 g L⁻¹. En la etapa de estratificación tardía se registró una ligera disminución de los sólidos disueltos totales como se observa en la tabla 5, mientras que en las etapas de mezcla, estratificación temprana y estratificación bien establecida los SDT no mostraron cambios muy importantes.

Tabla 5. SDT g L ⁻¹			
Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
6.06 ± 0.11	6.09 ± 0.09	6.02 ± 0.01	5.91 ± 0.09

Alcalinidad

La alcalinidad representa a todos los aniones disueltos en el sistema, pero se calcula de acuerdo con la cantidad de carbonatos y bicarbonatos; como se mencionó anteriormente el promedio anual de pH fue de 8.76 ± 0.2 , en función de las etapas hidrodinámicas del lago. La alcalinidad tuvo varias fluctuaciones sobre todo en la concentración de carbonatos.

Por etapas hidrodinámicas (mezcla y estratificación) los carbonatos se mantuvieron en promedio en 500 mg L^{-1} , mientras que los bicarbonatos en 700 mg L^{-1} . Las fluctuaciones más importantes se presentaron en la etapa de estratificación bien establecida, ya que los carbonatos aumentaron casi hasta igualarse con los bicarbonatos (700 mg L^{-1}). En la época de mezcla las concentraciones de ambas formas de carbono disminuyeron encontrándose en esta etapa las menores concentraciones de ambos aniones (Fig. 13).

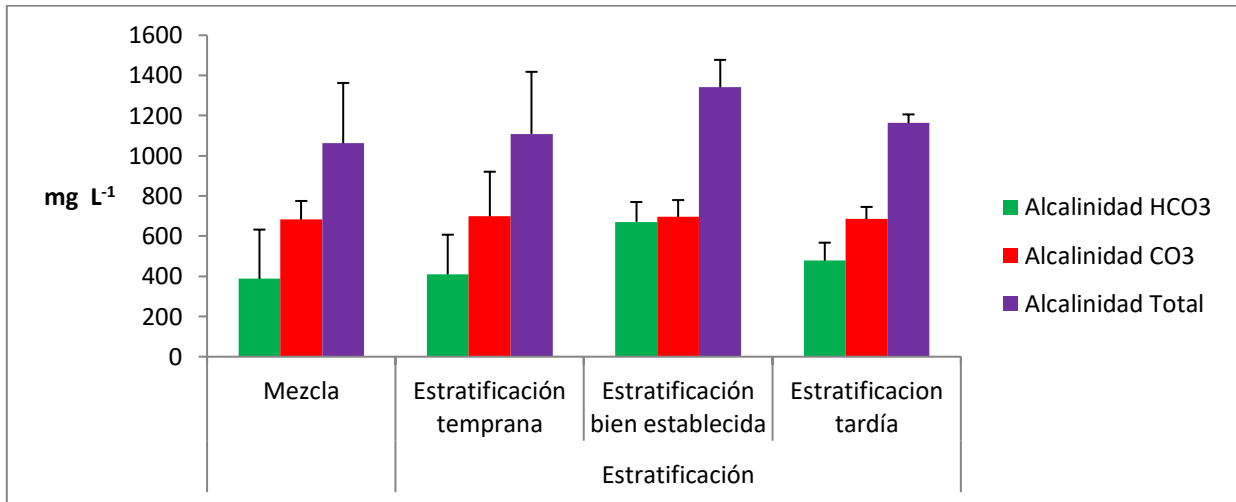


Figura 13. Concentración media más desviación estándar de la alcalinidad de carbonatos y bicarbonatos en las diferentes etapas hidrodinámicas presentes en el ciclo anual del lago Atexcac.

Nutrientos

Nitratos

Los nitratos (Fig. 14) tuvieron una fluctuación anual desde 0 hasta 0.015 mg L⁻¹. En los meses de mezcla febrero y marzo de 2013 se registró una acumulación de 0.008 mg L⁻¹ de 0 a 20 metros, mientras que en enero 2014 también hubo una acumulación entre 10 y 27 metros de 0.013 mg L⁻¹. La concentración más alta de este nutriente se registró en el mes de enero con 0.015 mg L⁻¹ a los 18 metros, el promedio de la concentración de nitratos en la etapa de mezcla fue de 0.009 mg L⁻¹.

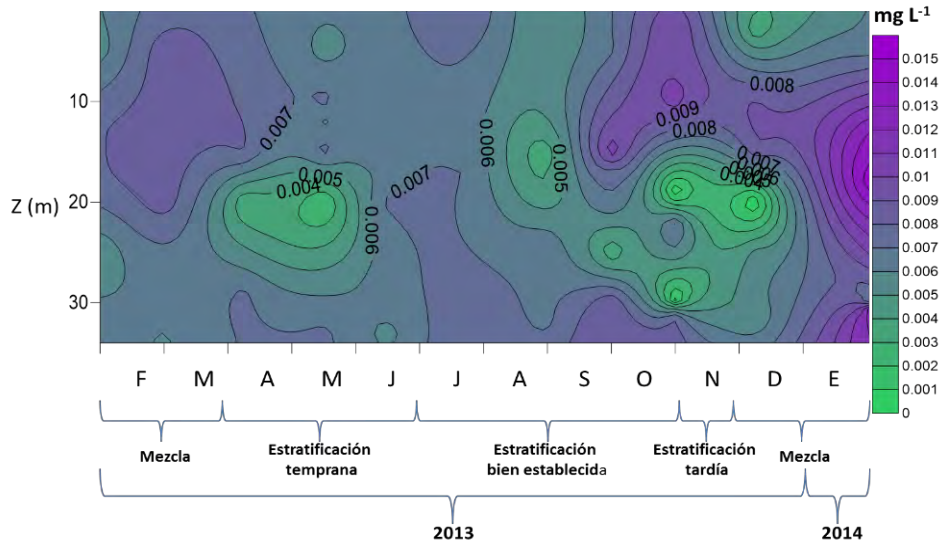


Figura 14. Perfil espacio-temporal de nitratos en el periodo de muestreo 2013-2014 en el lago Atexcac Puebla.

La estratificación temprana corresponde a los meses de abril, mayo y junio de 2013, durante este periodo se registró la disminución de la concentración de nitratos entre 15 y 28 metros, esta disminución fluctuó entre 0.003 y 0.006 mg L⁻¹, el promedio de la concentración de nitratos en esta etapa fue de 0.006 mg L⁻¹.

La estratificación bien establecida correspondió con los meses de julio, agosto, septiembre y octubre, siendo la etapa más extendida durante el muestreo. El patrón más importante se detectó a partir de agosto, en este mes se notó el decremento de los nitratos, este decremento se profundizó consecutivamente con la termoclina, en donde termina con la concentración más baja en 30 metros con 0.001 mg L⁻¹.

La estratificación tardía se presentó en el mes de noviembre, en donde se registró una concentración de 0.009 mg L⁻¹ entre 0 y 15 metros, conforme aumentó la profundidad disminuyó la concentración hasta 0.004 mg L⁻¹, esta etapa tuvo una amplia fluctuación con un promedio de 0.006 mg L⁻¹, la disminución de nitratos en el metalimnion e hipolimnion es notable entre la estratificación bien establecida y la tardía.

Nitritos

Para el ciclo anual de muestreo en la concentración de nitritos (Fig. 15) se registró una fluctuación entre 0.005 y 0.0115 mg L⁻¹. La distribución de dicho nutrimento fue homogénea, ya que durante el ciclo de muestreo solo en dos zonas de la columna de agua hubo acumulación notable. La primera fue registrada en la estratificación temprana entre 25 y 34 metros con una concentración de 0.0085 mg L⁻¹. Por otro lado, en diciembre y enero durante la mezcla se registró la concentración más alta de este nutrimento la cual fue de 0.0115 mg L⁻¹ a los 25 metros. El promedio de la concentración de nitritos durante todo el año fue de 0.007 mg L⁻¹.

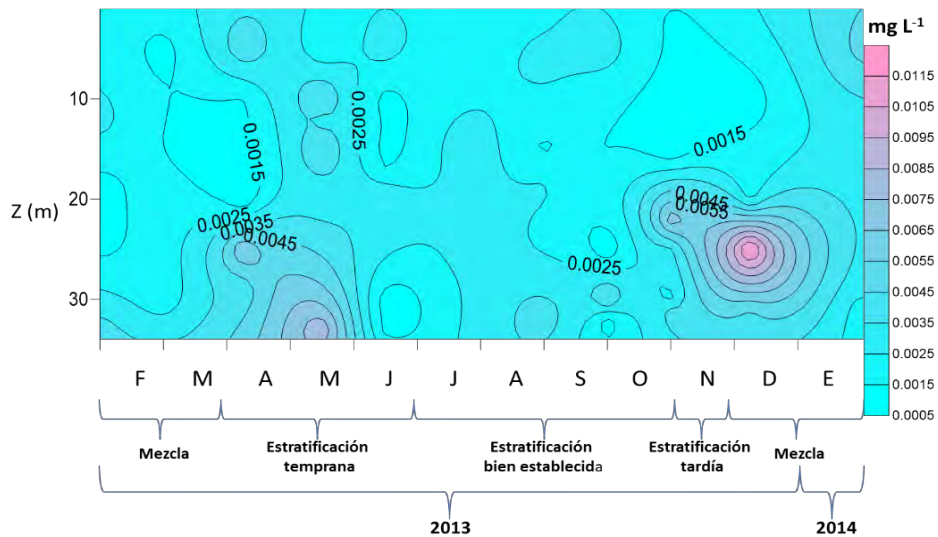


Figura 15. Perfil espacio-temporal de nitritos en el periodo de muestreo 2013-2014 en el lago Atexcac Puebla.

Amonio

La cantidad de amonio en el lago Atexcac en el periodo de muestreo (Fig. 16) tuvo variaciones desde 0 hasta 0.22 mg L⁻¹, la etapa de mezcla no tuvo gran variación espacial y temporal y las concentraciones en promedio fueron de 0.03 mg L⁻¹, aunque en el mes de enero de 2014 se registró la zona con la mayor cantidad de amonio que fue de 0 a 5 metros con 0.22 mg L⁻¹.

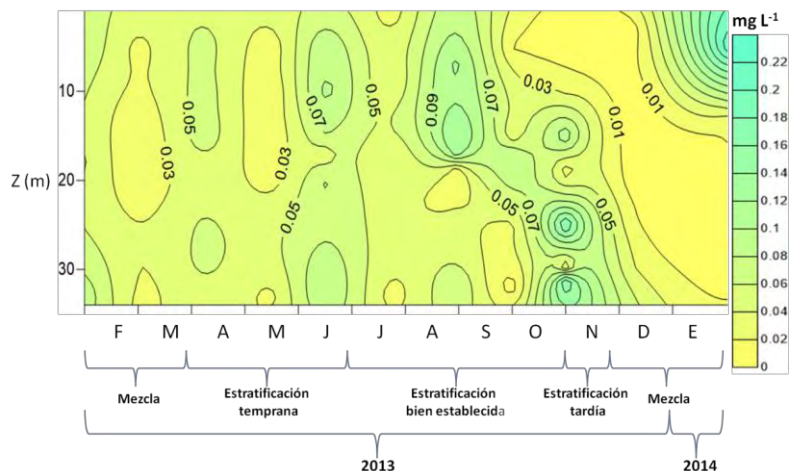


Figura 16. Perfil espacio-temporal de amonio en el periodo de muestreo 2013-2014 en el lago Atexcac Puebla.

La estratificación temprana tuvo variaciones espacio temporales bien marcadas en cada uno de los meses, en abril aumentó la cantidad de amonio a 0.05 mg L⁻¹ cerca de la superficie hasta 15 metros, después en mayo disminuyó a 0.03 mg L⁻¹, en junio el patrón de distribución de amonio mostró una acumulación mayor en estratos superiores de la columna de agua de 0 a 18 metros de 0.07 mg L⁻¹.

En la estratificación bien establecida fue muy notable la acumulación de amonio en la parte superficial de la columna de agua en agosto y septiembre, estas concentraciones variaron desde 0.05 hasta 0.09, manteniéndose constantes en toda esta etapa de 0 hasta 20 metros, siguiendo este patrón de acumulación se nota como descende conforme pasa el tiempo, para la etapa final de la estratificación en el mes de noviembre el amonio se acumuló desde 15 metros aumentando conforme descende la columna de agua, al parecer el amonio siguió el comportamiento de la termoclina, las concentraciones en esta etapa fluctuaron entre 0.05 y 0.18 mg L⁻¹.

El nitrógeno inorgánico disuelto "NID" es la suma promedio anual total de las tres formas de nitrógeno presentes en el lago, para el lago Atexcac el NID fue de 0.06 mg L⁻¹.

Fósforo soluble reactivo (FSR)

El fósforo soluble reactivo (FSR) es una forma inorgánica del fósforo en el ecosistema y es fácilmente asimilable por los organismos fotosintéticos. En el lago Atexcac para el periodo de muestreo las concentraciones de FSR oscilaron entre 0.001 y 0.016 mg L⁻¹ (Fig. 17).

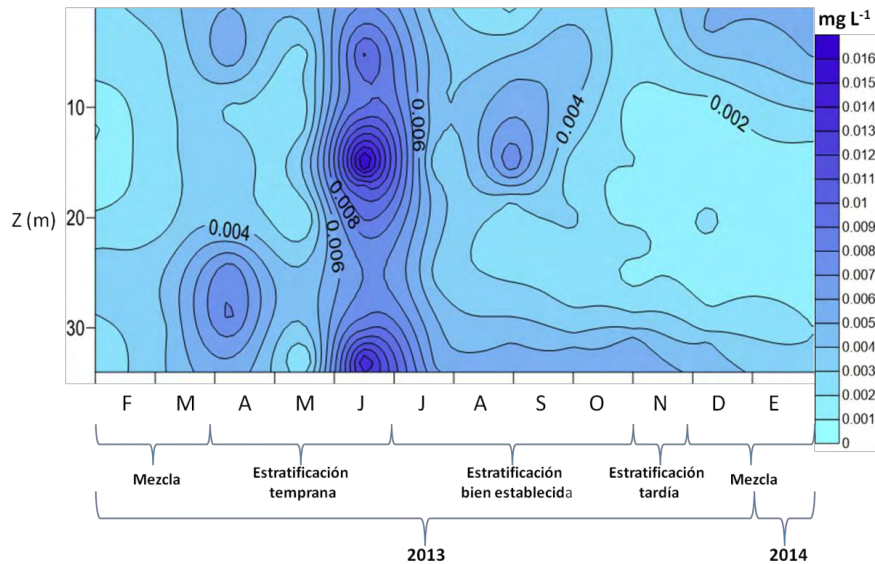


Figura 17. Perfil espacio-temporal de fósforo soluble reactivo en el periodo de muestreo 2013-2014 en el lago Atexcac Puebla.

En las etapas de mezcla (febrero-marzo de 2013 y enero de 2014) se registraron las concentraciones más bajas de este nutrimento ya que nunca fueron mayores a 0.004 mg L⁻¹, posteriormente en los meses de junio y julio se notó un aumento marcado en la concentración de FSR en ciertos intervalos de profundidad entre 10 y 20 metros y de 30 metros hasta el fondo, específicamente de 0.016 mg L⁻¹ siendo estas las concentraciones más altas de FSR en el muestreo.

En la estratificación bien establecida el FSR registró un pico en el mes de septiembre hacia los 15 metros de 0.008 mg L⁻¹, a partir de este momento el PSR fue disminuyendo espacial y temporalmente. En la etapa de estratificación tardía el FSR prácticamente fue homogéneo manteniéndose con concentraciones bajas

entre 0.002 y 0.003 mg L⁻¹, exceptuando el fondo del lago, ya que en esta zona se acumuló el FSR con concentraciones de 0.006 mg L⁻¹.

Fosforo total

Durante el año de muestreo, las concentraciones de fósforo total registradas tuvieron una variación de 0 mg L⁻¹ hasta 0.36 mg L⁻¹ (Fig. 18). En los meses de mezcla (febrero y marzo de 2013 y enero de 2014) el fósforo total tuvo concentraciones bajas, las concentraciones fueron homogéneas espacial y temporalmente y se mantuvieron entre 0.02 y 0.04 mg L⁻¹, exceptuando la zona eufótica en enero de 2014, ya que en este mes este nutrimento no fue detectado.

El mes de mayo correspondiente a la estratificación temprana, registró a los 12 metros la concentración más alta de fósforo total con 0.36 mg L⁻¹, mientras que la concentración más baja en esa etapa fue 0.06 mg L⁻¹. La concentración promedio fue 0.1 mg L⁻¹.

Posteriormente, en la etapa de estratificación bien establecida después de junio la concentración de fósforo total disminuyó en el epilimnion y no fue detectable. En la zona de la termoclina se registró acumulación de fósforo con concentraciones bajas que fueron de 0.02 mg L⁻¹ en 15 metros hasta 0.04 y 0.06 mg L⁻¹ en el hipolimnion.

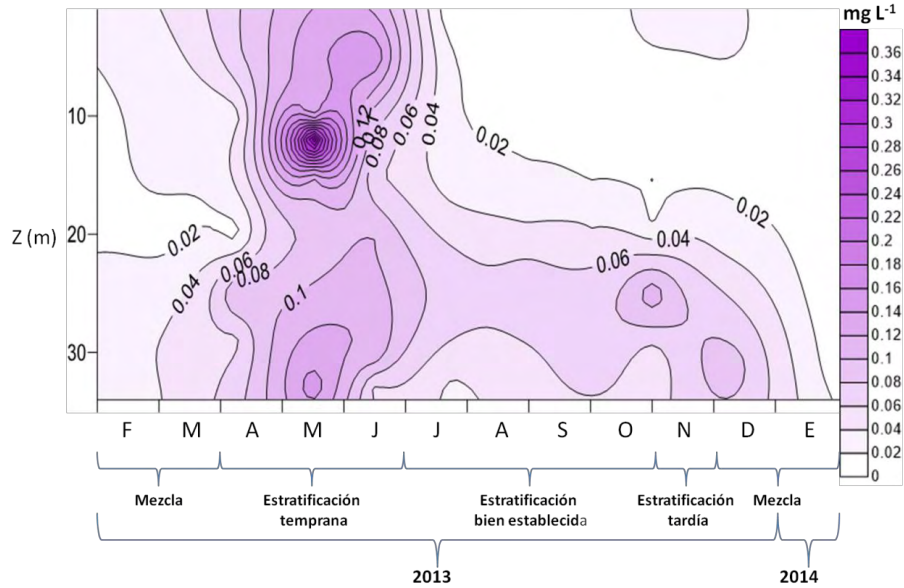


Figura 18. Perfil espacio-temporal de fósforo total en el periodo de muestreo 2013-2014 en el lago Atexcac Puebla.

En la estratificación tardía también se registró un epilimnion sin fósforo, mientras que las concentraciones de este nutrimento en la termoclina y en el hipolimnion aumentaron progresivamente con la profundidad, con la particularidad que entre los meses de octubre y noviembre a 25 metros hubo un pico en la concentración de fósforo que fue de 0.1 mg L⁻¹.

Se puede observar que hay un ciclo en la circulación de fósforo total: en la etapa de mezcla las concentraciones disminuyeron, posteriormente hubo un aumento notable en la estratificación temprana, conforme pasó el tiempo el fósforo disminuyó y se fue depositando hacia el fondo, pues para la última etapa de la estratificación las concentraciones son nulas en el epilimnion y se han ido acumulando hacia el fondo de la columna de agua, el promedio anual de la concentración de fosforo total fue de 0.054 mg L⁻¹.

IET (índice del estado trófico)

Los valores promedio anuales de transparencia, clorofila “a” y fósforo total utilizados para el IET, además de los resultados obtenidos de las fórmulas de Carlson se observan en la Tabla 6.

	Valores promedio anuales	Resultado del IET
Transparencia (Ds) (m)	4	41
Fósforo total (Pt) (mg L ⁻¹)	0.054	62
Clorofila “a” (Clo a) µg L ⁻¹	2.4	38

Productividad primaria

Las tasas de fijación de productividad primaria de cada mes durante el año 2013 (Fig. 19) tuvieron una variación de 0.23 a 3.7 g C m⁻² día⁻¹, en este contexto en el mes de julio fue donde se registró la menor fijación de carbono con 0.23 g C m⁻² día⁻¹, mientras que el mes con la mayor fijación de carbono fue septiembre con 3.7 g C m⁻² día⁻¹.

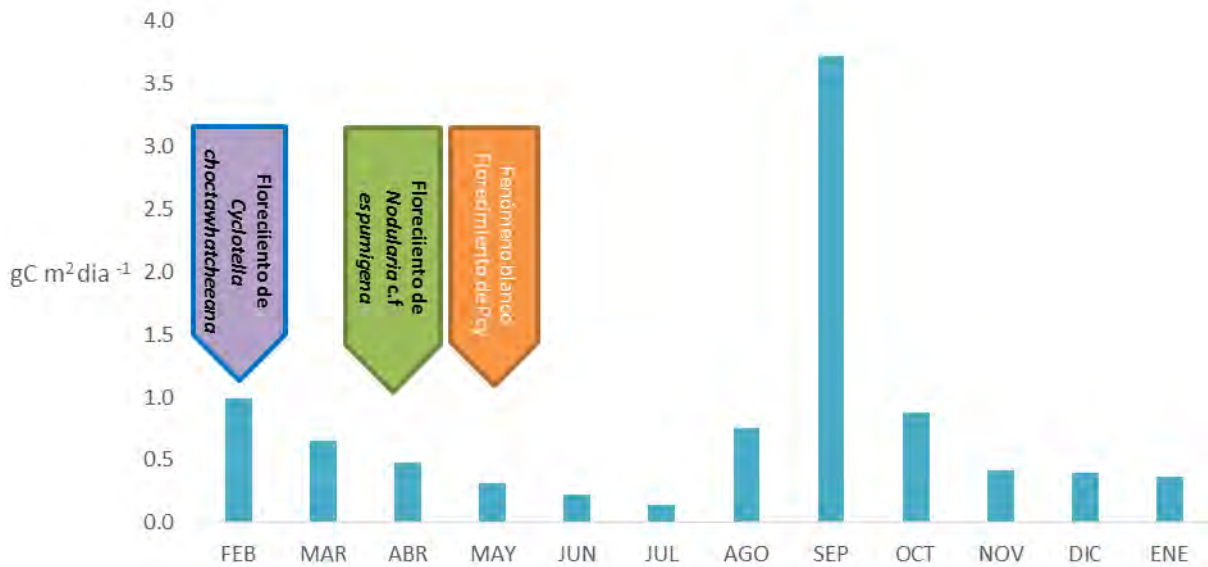


Figura 19. Fluctuación de la productividad primaria integrada a lo largo de los meses en el periodo 2013-2014.

En el mes de marzo ocurrió un florecimiento de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena*, mientras que en abril hubo un florecimiento de picocianobacterias, el promedio de la fijación de carbono durante el año fue de $0.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

Para la época de mezcla la integración de la productividad fue de $2.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, mientras que en la estratificación temprana la integración de la productividad primaria fue de $1.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Posteriormente, en la estratificación bien establecida se registró la máxima integración de carbono con $5.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, ya que en esta etapa se integran las concentraciones de carbono de 4 meses (julio, agosto, septiembre y octubre), por último, en la etapa de estratificación tardía se registró la menor integración de carbono con $0.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en esta etapa solo es considerado el mes de noviembre (Fig. 20).

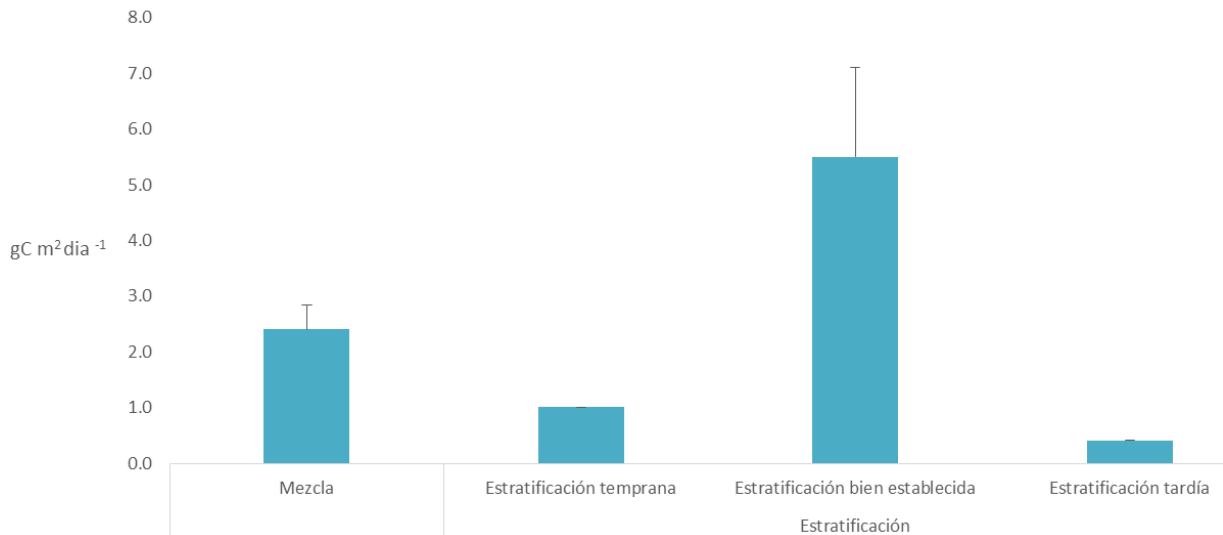


Figura 20. Productividad primaria más desviación estándar en las diferentes etapas hidrodinámicas en el periodo anual 2013-2014 en el lago Atexcac.

Clorofila “a”

De acuerdo con el perfil espacio-temporal de la concentración de clorofila “a” (Fig. 21) a través del año de muestreo se notan ciertos patrones en la acumulación de éste pigmento en la columna de agua. La época de mezcla correspondió con los meses de febrero y marzo de 2013 y enero de 2014, y las concentraciones de clorofila fueron menores a $2 \mu\text{g L}^{-1}$ y prácticamente se mantuvieron homogéneas temporal y espacialmente.

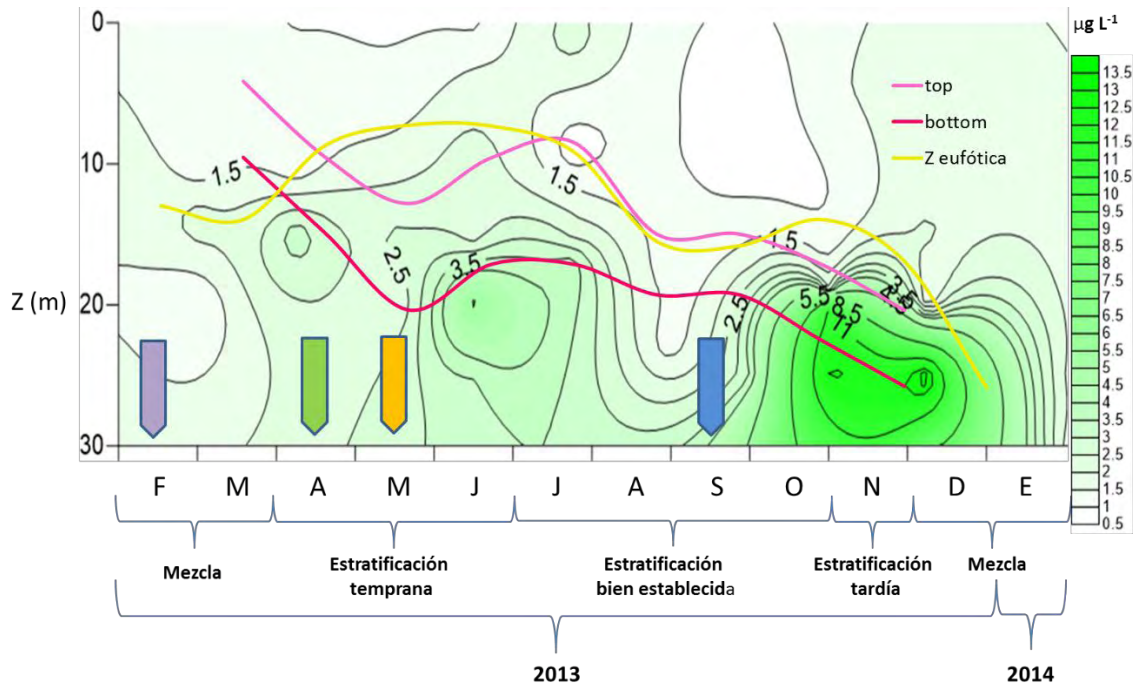


Figura 21. Perfil espacio temporal de la concentración de clorofila “a” en el periodo 2013-2014 en el lago Atexcac, las líneas muestran la termoclina y la zona eufótica, además se muestran los meses de los florecimientos de *Cyclotella choctawhatcheeana* (morado), *Nodularia cf. espumigena* (verde) y Picocianobacterias (naranja), así como la mayor fijación de productividad primaria (azul).

En los meses de abril a junio se presentó la estratificación temprana, a partir de éstos meses la clorofila empezó a aumentar y se acumuló en la termoclina, donde las concentraciones más altas llegaron a $3.5 \mu\text{g L}^{-1}$ en junio. El epilimnion presentó concentraciones por debajo de $2.5 \mu\text{g L}^{-1}$, característica que se mantiene en todo el año de muestreo.

Los meses de julio a octubre correspondieron con la etapa de estratificación bien establecida, en esta etapa continúa el patrón de acumulación de clorofila “a” en la termoclina y debajo de la misma, la concentración más alta se presentó en el mes de julio y es de $5 \mu\text{g L}^{-1}$, en agosto empezó un déficit de clorofila en toda la columna de agua disminuyendo hasta $0.5 \mu\text{g L}^{-1}$.

Por último, en la estratificación tardía se genera la mayor acumulación de clorofila “a” de todo el año, en esta etapa es donde claramente se nota la concentración más alta registrada ($13.5 \mu\text{g L}^{-1}$) en el mes de noviembre a 28 metros.

Clorofila “a” por etapas hidrodinámicas

En función de las etapas hidrodinámicas, la clorofila “a” tuvo características especiales en la distribución espacial y temporal. Se observó que en la etapa de mezcla no hubo alta concentración de clorofila, sin embargo, en la estratificación temprana la clorofila “a” fue mayor a $2.5 \mu\text{g L}^{-1}$ en el hipolimnion. Por otro lado, en la etapa de estratificación bien establecida las concentraciones promedio de clorofila “a” en el metalimnion e hipolimnion son mayores a $2.5 \mu\text{g L}^{-1}$ y en la etapa de estratificación tardía la concentración promedio de clorofila “a” en la termoclina y el hipolimnion sobrepasan los $2.5 \mu\text{g L}^{-1}$ y el hipolimnion rebasa los $8 \mu\text{g L}^{-1}$, en general la clorofila “a” tiende a aumentar en todas las etapas y estratos con el tiempo (Fig. 22).

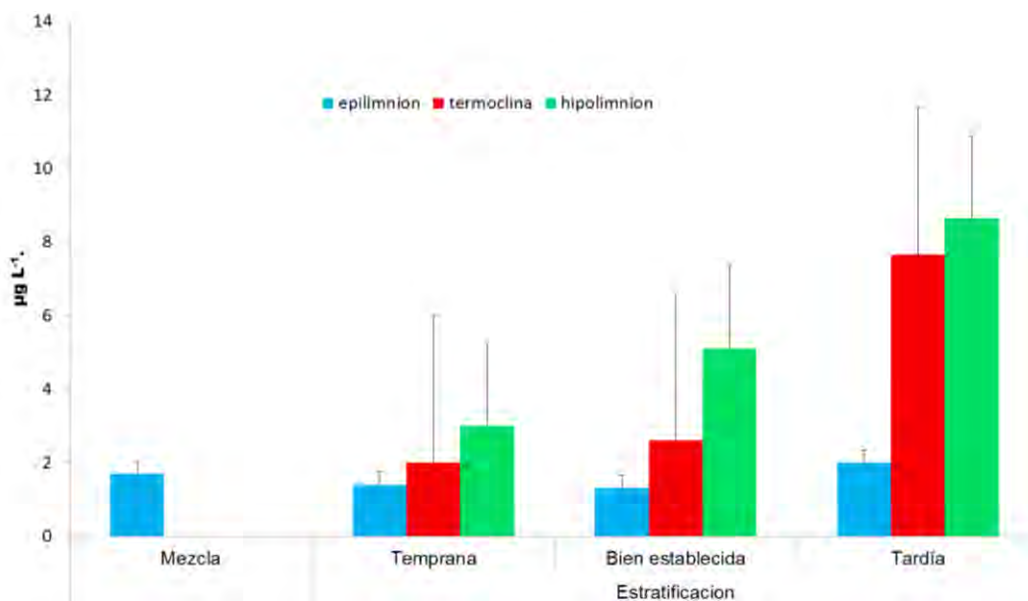


Figura 22. Promedio de las concentraciones de clorofila “a” más desviación estándar en las diferentes etapas hidrodinámicas del año por zonas de la columna de agua en el periodo 2013- 2014.

Análisis estadísticos

Pruebas de Kruskal-Wallis y análisis de caja con bigote y muesca.

La prueba de Kruskal-Wallis para los tratamientos mensuales de clorofila "a" muestra diferencias significativas entre las medianas con un valor de $H= 43.40$, $p < 0.01$, los meses en los que se observan las diferencias significativas se muestran con el traslape de las muescas en el diagrama de cajas con bigote y muesca (Fig. 23).

Los meses de febrero y marzo correspondieron con la etapa hidrodinámica de mezcla y tienen diferencias con los meses de abril, mayo, junio, julio, agosto, septiembre y enero, por otro lado, el mes de agosto muestra un alto número de diferencias ya que exceptuando noviembre los demás meses son diferentes, en este contexto el mes que muestra un mayor número de diferencias significativas es septiembre pues todos los meses de muestreo son diferentes.

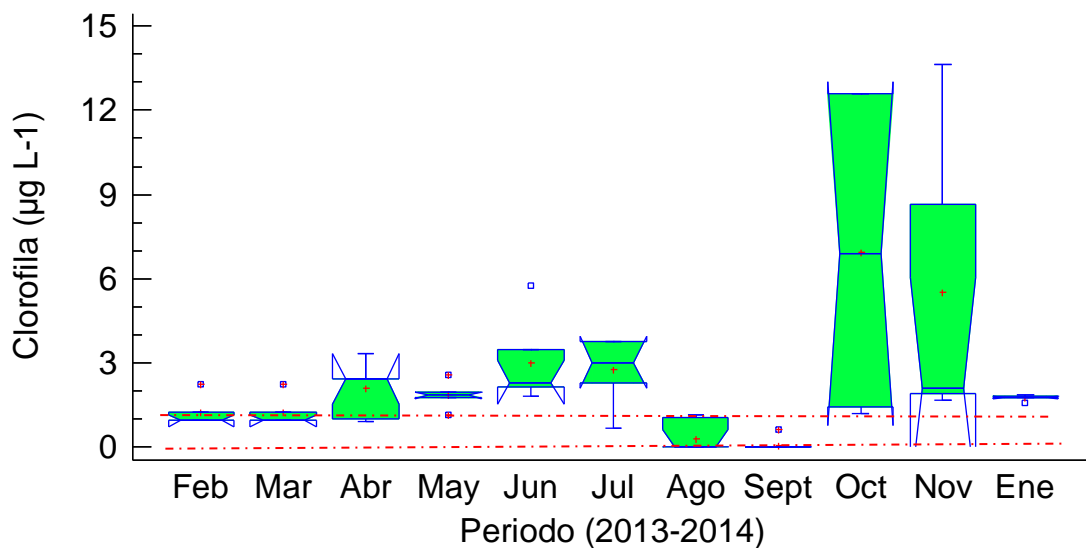


Figura 23. Diagrama de cajas múltiples con muesca de clorofila "a" por meses durante el periodo 2013-2014.

La prueba de Kruskal-Wallis para los tratamientos de clorofila “a” por etapas hidrodinámicas muestra diferencias significativas entre las medianas con un valor de $H=11.88$, $p < 0.01$, para este caso se encontraron diferencias significativas entre la etapa de mezcla y la estratificación temprana (Fig. 24).

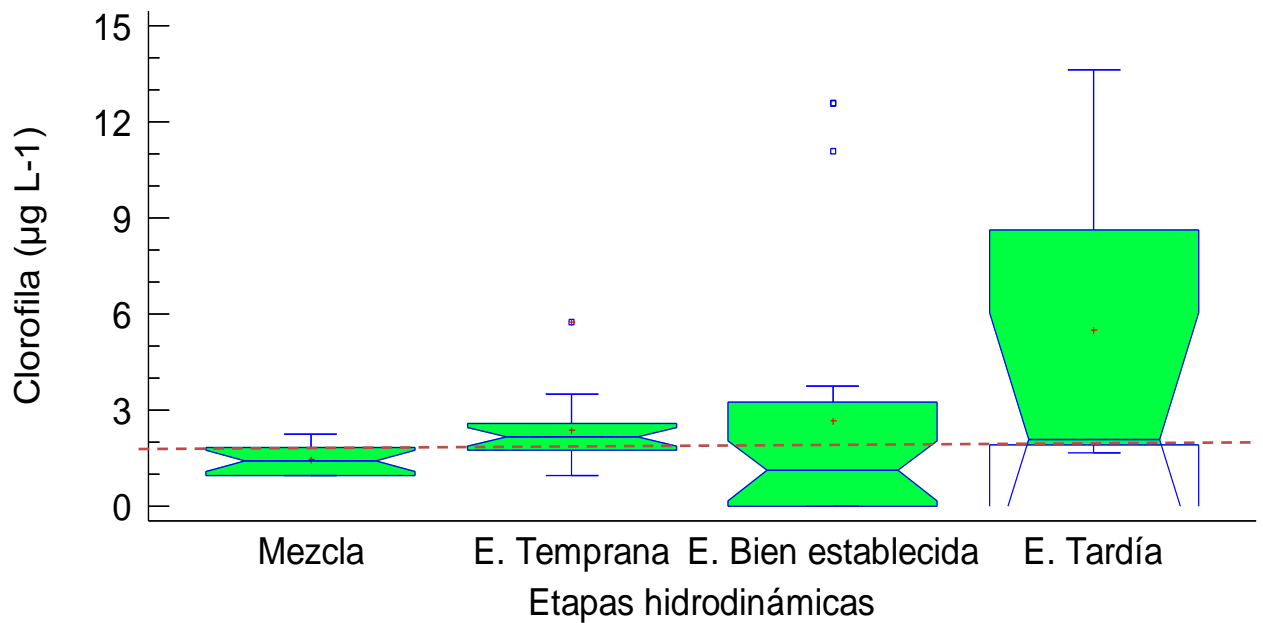


Figura 24. Diagrama de cajas múltiples con muesca de clorofila “a” por etapas hidrodinámicas (la línea roja punteada señala el no traslape de al menos una de las muescas).

Por otro lado, la prueba de Kruskal-Wallis para los tratamientos de productividad primaria por meses y por etapas hidrodinámicas no mostraron diferencias significativas entre las medianas con valores de $H=17.17$; 7.22 y ambas con $p > 0.05$.

Análisis de correlación por rangos de Spearman

La prueba de correlación por rangos de Spearman entre cada par de variables, fue realizada para encontrar la asociación entre la clorofila “a” y la productividad primaria con respecto a las variables físico-químicas. De especial interés fueron las correlaciones entre la clorofila “a” con la productividad bruta (PB), la respiración (R) y los bicarbonatos (HCO_3^-), mientras que la productividad bruta (PB) además de la asociación con la clorofila “a” también tuvo con el pH. En este análisis se encontró que todas las asociaciones fueron negativas (Tabla 7).

Tabla 7. Correlaciones de Spearman entre la concentración de clorofila “a” y la productividad primaria con las variables físico-químicas del lago Atexcac, n=43 solamente se muestran las que fueron significativas ($p < 0.05$)					
	Clorofila “a” $\mu\text{g L}^{-1}$	PB $\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$	R $\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$	HCO_3^- mg L^{-1}	pH
Clo “a” $\mu\text{g L}^{-1}$	X	-0.3	-0.4	-0.3	X
PB $\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$	-0.3	X	X	X	-0.3

10.- Discusión de resultados

Temperatura

De acuerdo con los patrones que se registraron en el lago con el diagrama espacio temporal de isotermas a través del ciclo de muestreo (Fig. 8), se determinó que el lago Atexcac tiene una dinámica anual típica de un lago monomítico cálido, concordando con la clasificación de Hutchinson & Löffler (1956), así como con la clasificación de Lewis (1983) que considera la latitud ajustada por la altitud, así como su relación con la profundidad.

Dado que el lago Atexcac se encuentra a una altitud de 2430 m s.n.m, con una profundidad de 34 metros y a una latitud de 19° 20' N se toma el factor de conversión 0.34° por cada 100 m de altitud, por lo que la latitud ajustada dio un resultado de 27° 20' N lo que correspondió con un comportamiento de monomixis cálida (Figura 25).

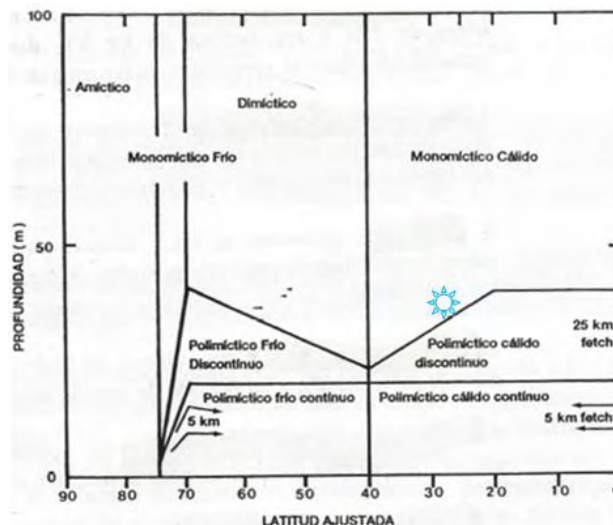


Figura. 25. Distribución mundial de los tipos de circulación de los lagos según el modelo de Lewis (1983), se muestra la ubicación del lago Atexcac dentro de dicha clasificación (estrella azul), imagen tomada de Torres-Orozco & García-Calderón, 1995).

El periodo de mezcla se presentó en los meses correspondientes al invierno hemisférico (febrero y marzo de 2013 así como enero 2014) mientras que el periodo de estratificación comenzó en abril y terminó en noviembre de 2013, que coincidió con lo registrado en el año 2012-2013 (Lagunas & Martínez, 2015). En otros lagos de tipo maar aledaños (Alchichica y La Preciosa-Las Minas) se ha determinado la misma dinámica térmica (Oliva *et al.*, 2001; Alcocer *et al.*, 2008; Pérez & Rivera, 2011).

En comparación con los datos climatológicos de los registros del *National Weather Services* (NWS), el ciclo 2013-2014 fue normal y templado sin especial inclinación hacia temperaturas cálidas o frías (Año Niño ó Niña), hecho que se ve representado en la dinámica del lago, con una época de mezcla en los meses de invierno y una estratificación en las demás estaciones del año con especial intensidad para la estación de verano, concordando con la dinámica en la clasificación antes mencionada de Lewis (1983).

A partir de abril y hasta noviembre del año 2013 fue detectable una zona muy bien delimitada por la diferencia entre dos masas de agua con un gradiente máximo de temperatura con respecto a la profundidad, a esta zona se le denomina termoclina y corresponde con el metalimnion (Hutchinson & Löffler 1956; Margalef, 1993; Lewis 1996). La termoclina tuvo diferente amplitud e intensidad a lo largo del año, en cada etapa la variación e intensidad en los intervalos de temperatura en la termoclina tuvieron variación dependiente a la energía solar absorbida por el lago; en la etapa de estratificación temprana la variación de temperatura en la termoclina por metro fue en promedio de 0.3 °C y la variación máxima entre el “top” y “bottom” de la termoclina fue de 2.3 °C en toda la etapa, en la estratificación bien establecida la variación en la termoclina por metro fue de 0.8 °C con una variación máxima de 2.8 °C entre el “top” y “bottom” en toda la termoclina dentro del metalimnion, fue en esta etapa en donde se registró la mayor variación de temperatura. Por último, en la estratificación tardía la variación en la termoclina por metro fue de 0.7 °C con una variación máxima de 1.7 °C (Figs. 8 y 21). La delimitación del metalimnion es crucial ya que la estabilidad que se genera en la estratificación térmica sobre ciertas zonas

de la columna de agua genera nichos ecológicos especiales que se vinculan directamente con procesos tróficos esenciales en el ecosistema (Reynolds, 1992; Miracle *et al.*, 1998).

Oxígeno disuelto

El oxígeno producto de la fotosíntesis y del intercambio en la interfase entre la atmósfera y el agua es uno de los parámetros más importantes para el buen funcionamiento del sistema acuático. En función de su concentración se llevan a cabo procesos fundamentales como oxidación-reducción, solubilidad de minerales y la descomposición de la materia orgánica. La correcta oxigenación de un ecosistema acuático es fundamental en el funcionamiento del metabolismo de organismos aeróbicos (Lampert & Sommer, 2007).

En este contexto la distribución de oxígeno en la época de mezcla puede ser entendida por varios factores, el primero de ellos es la hidrodinámica general del lago, ya se ha mencionado que Atexcac es un lago que tiene mezclas anuales en la época del invierno hemisférico debido a la disminución de la temperatura, en esta etapa la distancia a la cual el viento ha soplado ininterrumpidamente por vía terrestre (*fetch*), favorece el movimiento de las masas de agua superficiales y por lo tanto la advección y difusión del oxígeno disuelto en toda la columna de agua (Wetzel, 2001), a la par las bajas temperaturas del agua favorecen también una mayor disolución de gases como el oxígeno y el dióxido de carbono.

Por otro lado, a lo largo del periodo de estratificación el epilimnion siempre mantuvo buena oxigenación, mientras que en el hipolimnion las concentraciones de oxígeno decrecieron conforme pasó el tiempo, éste comportamiento se atribuye a los procesos de oxidación de la materia orgánica que se va acumulando en este estrato a través del tiempo y a la disminución de productores primarios hacia las partes más profundas de la columna de agua, además la temperatura y salinidad producen una reducción en la capacidad de solubilidad del oxígeno en el agua (Alcocer *et al.*, 2000).

Las concentraciones más altas de oxígeno que se presentaron en el muestreo fueron registradas durante la mezcla y la estratificación temprana (Figs. 9 y 10), esto se atribuye en principio a tres florecimientos de fitoplancton individuales, florecimientos que están ligados a su vez con las condiciones químicas y ambientales de cada momento hidrodinámico. Está bien documentado que la solubilidad, distribución y dinámica en la concentración de oxígeno están relacionadas con la dinámica y distribución de los organismos acuáticos (Wetzel, 2001).

Así los florecimientos registrados inician con el ciclo invernal, lo cual puede ser comparado con lo que sucede en el lago Alchichica, en dicho lago han sido ampliamente registrados reportes de florecimientos de diatomeas (*Cyclotella alchichicana*) que están asociados con la alta disponibilidad de nutrientes, sobre todo silicio debido a la mezcla (Alcocer *et al.*, 2000; Oliva *et al.*, 2001; 2006), como ocurre en el lago Atexcac aunque el organismo registrado en este caso es la diatomea *Cyclotella choctawhatcheeana* (Macek, *et al.*, 1994) esto trae consigo el aumento de la concentración de oxígeno disuelto y de la productividad primaria de $2.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la etapa de mezcla..

Para los meses correspondientes a la estratificación temprana el oxígeno estuvo relacionado con el florecimiento de la cianobacteria filamentosa (*Nodularia cf. spumigena*), que se genera regularmente cuando inicia la primavera, este comportamiento del lago Atexcac también es muy parecido al del lago Alchichica (Adame *et al.*, 2007).

En el mes de mayo fue registrado el evento de emblanquecimiento en el lago Atexcac, proceso en el cual el carbonato de calcio presente en el ecosistema es precipitado de manera biótica principalmente por organismos pertenecientes al picoplancton procarionte autotrófico "PPA" (Thompson *et al.*, 1997; Dittrich *et al.*, 2004), este fenómeno explica las concentraciones altas de oxígeno presente en este momento del muestreo en el epilimnion siendo las más altas en esta etapa hidrodinámica las cuales fluctuaron alrededor de los 7.5 mg L^{-1} .

Por último el hipolimnion permaneció anóxico en la época de estratificación ya que al aumentar la temperatura y la salinidad se produce una disminución en la capacidad de solubilidad de oxígeno en el agua (Alcocer *et al.*, 2000), se ha demostrado que el agotamiento del oxígeno en el hipolimnion se debe a la degradación de materia orgánica por parte de las bacterias a través del período de estratificación, este proceso produce un déficit hipolimnético de oxígeno (Wetzel, 2001), en el lago Atexcac aún no se ha estudiado con detenimiento la tasa de degradación de la materia orgánica.

Visibilidad al disco de Secchi y zona eufótica

La evaluación de la transparencia es determinada utilizando la visibilidad al disco de Secchi (VSD) y la zona eufótica es determinada por la multiplicación de este valor por una constante relacionada con el coeficiente de absorción vertical de la luz (Margalef, 1993), al realizar este procedimiento se divide la columna de agua en dos importantes zonas, la **zona trofogénica** que corresponde con la zona eufótica, es el estrato superficial del lago en donde predominan los procesos anabólicos o de producción ya que llega la luz suficiente para que se realice la fotosíntesis, cabe mencionar que en estos ambientes ha sido reportado que la zona trofogénica puede incrementar por debajo de la zona eufótica, ya que las picocianobacterias “Pcy” son capaces de fotosintetizar por debajo del 1% del PAR y así tener influencia en la producción del lago (Weisse, 1993; Callieri & Stockner 2002). Por otro lado, se encuentra la **zona trofolítica** que es la contraparte de la primera zona, corresponde con la zona afótica, ya que la cantidad de luz que llega a esta zona es mínima o nula; por lo tanto, aquí se llevan a cabo sobre todo procesos catabólicos o de oxidación y degradación de la materia orgánica (Wetzel, 2001).

Los sólidos suspendidos son uno de los principales factores que influyen en el paso de la luz hacia la columna de agua, debido a la absorción de la luz por estas partículas, en conjunto con este fenómeno otros factores que influyen en la determinación de la visibilidad del disco de Secchi y la zona eufótica en el lago

Atexcac son las fases claras y oscuras generadas por fitoplancton. Dichos fenómenos se generan en ciertos momentos hidrodinámicos durante el ciclo anual del ecosistema acuático, como ya se mencionó con anterioridad, la baja transparencia en la época de mezcla que corresponde con el invierno se debe principalmente a la re-suspensión de materiales del fondo del lago en complemento con el florecimiento de diatomeas.

Los meses con la menor transparencia fueron abril, mayo y junio, con una VDS de 3 metros en promedio y con profundidad eufótica de 8 a 9 metros, que corresponden con los florecimientos de cianobacterias (*Nodularia* cf. *spumigena* y "Pcy"), algo parecido a lo que se ha encontrado en trabajos recientes en los lagos presentes en la zona de estudio (Arellano & González, 2011; Benítez-Hernández & Contreras-Tápia, 2016; Lagunas & Martínez, 2015).

El resto de la estratificación (julio a noviembre 2013) la zona eufótica fue más amplia en profundidad con respecto al tiempo, iniciando con 10 metros en julio y llegando hasta 17 metros en noviembre, la transparencia del lago en este momento se debe al agotamiento de los nutrimentos en el epilimnion y a la formación de la termoclina y a su descenso durante el paso del tiempo, debido a la diferencia y al gradiente en la densidad la termoclina atrapa una gran cantidad de partículas y nutrimentos en suspensión importantes para el fitoplancton lo que impide nuevos florecimientos en el epilimnion y la zona eufótica, por lo tanto se puede inferir que la etapa de estratificación se define como una fase clara, que a su vez culmina en la época de mezcla donde se registró la mayor profundidad eufótica en el lago con 26 metros en el mes de enero 2014 antes de que se generara de nuevo la mezcla total de las masas de agua en el lago.

De acuerdo con el índice del estado trófico (IET) en relación con la transparencia del lago, este ecosistema se puede clasificar como mesotrófico (Tabla 6), a pesar de que en este lago se presenta una etapa clara muy extendida, los meses en los que se presentan florecimientos algales influyen en la transparencia del lago disminuyendo el promedio anual. Esta ponderación en relación a dicha variable puede estar sesgada por el promedio. Sin embargo, en otras referencias (Wetzel,

2001) el promedio de la transparencia es un factor determinante del estado trófico, en la curva de probabilidad de Vollenweider (OCDE 1982) (Anexo V), el promedio de la visibilidad de Secchi cae en la clasificación de lago mesotrófico.

Sólidos disueltos totales (SDT), conductividad, pH y alcalinidad

Atexcac es considerado un lago atalasohalino ya que las sales presentes no son de origen marino, los SDT promedio anuales fueron de $6.02 \text{ g L}^{-1} \pm 0.01$, mientras que la conductividad fue en promedio de $12.05 \text{ mS cm}^{-1} \pm 0.17$ (tablas 4 y 5) estas concentraciones de SDT y conductividad son típicas de cuencas endorreicas ya que la ausencia de afluentes, la dominancia en las rocas presentes en la cuenca y la relación entre la precipitación- evaporación genera la concentración de minerales disueltos (Kilham, 1990), la dominancia iónica en el agua del lago es: Aniones $\text{Cl}^- > \text{CO}_3^{2-} > \text{HCO}_3^- > \text{SO}_4^{2-}$ y cationes $\text{Na}^+ > \text{Mg}^{2+} > \text{K}^+ > \text{Ca}^{2+}$ (Macek et al., 2007), para este mismo ecosistema en los 90's la conductividad era de 10.9 mS cm^{-1} (Vilaclara et al., 1993). Se ha demostrado que este aumento en los SDT y en la conductividad del lago Atexcac se debe principalmente a tres procesos:

1. El primero es atribuido a la historia geológica de las rocas del sistema que determina el tipo de iones que se presentan en el lago, en particular en Atexcac el tipo de rocas presentes son basaltos y riolitas, en donde predominan minerales como olivino y piroxeno, que tienen alta proporción de sodio, calcio, hierro, aluminio y manganeso entre otros además también existen rocas calizas del levantamiento del lecho marino en el Cretácico las cuales tienen una alta proporción de carbonato de calcio y magnesio, lo que determina la composición iónica del agua (Armienta et al., 2008; Carrasco-Nuñez, 2007).
2. El segundo proceso es atribuido a la extracción de agua subterránea para riego de cultivos (Alcocer et al., 2004) disminuyendo conforme pasa el tiempo

los niveles de agua freática de la zona (principal aporte de agua del lago Atexcac).

3. Por último, las tasas de evaporación incrementan la salinidad, ya que se mantiene una relación inversa pues solo llueven 400 mm de agua por 600 mm de evaporación en promedio al año, lo que implica un déficit de agua de 200 mm.

Para la alcalinidad se registró una dominancia muy marcada durante el ciclo de muestreo de la concentración promedio del ion carbonato sobre el ion bicarbonato, algo que está ampliamente registrado para el lago Atexcac (Fig. 12), otro factor que también contribuye a la alcalinidad del agua son las sales de ácidos débiles como boratos, silicatos, nitratos y fosfatos que se encuentran presentes en el ecosistema de estudio, el boro indicador de elevada alcalinidad es también detectable (Vilaclara *et al.*, 1993). En este contexto el pH promedio durante los muestreos fue de 8.8 ± 0.2 , mientras que la alcalinidad promedio de carbonatos y bicarbonatos fue de 700 mg L^{-1} y 500 mg L^{-1} respectivamente, clasificando al lago Atexcac como básico y alcalino (Armienta *et al.*, 2008).

La alcalinidad, no sólo representa el principal sistema amortiguador del agua dulce, sino que también desempeña un rol principal en la productividad de cuerpos de agua naturales, sirviendo como una fuente de reserva para la fotosíntesis, los ecosistemas naturales que tienen alcalinidades mayores a 40 mg L^{-1} pueden ser aprovechados por organismos fotosintéticos ya que una alta proporción de esa alcalinidad equivale a carbonato de calcio, debido a esto los ecosistemas acuáticos con alta alcalinidad también pueden clasificarse como aguas duras (Moyle, 1945; Mairs, 1966). En lagos con pH mayores a 8 y con una alcalinidad que rebasa los 500 mg L^{-1} la capacidad buffer del agua es muy alta lo que promueve la estabilidad iónica. Asimismo, en lagos de durezas altas como es el lago Atexcac ocurre un proceso especial, cuando se ha utilizado el CO_2 presente en la zona trofогénica rápidamente se induce la precipitación del CaCO_3 lo que es conocido como la

descalcificación epilimnética, que se relaciona directamente con los procesos de productividad del lago (Wetzel, 2001).

En los años más recientes se ha determinado cuales son los mecanismos que determinan este comportamiento en el lago Atexcac y se ha descubierto que la reserva de carbonatos es importante principalmente para las "Pcy" ya que cuando el dióxido de carbono se vuelve limitante en el desarrollo del fitoplancton del ecosistema, éstos organismos tienen la capacidad de separar el carbono presente en los bicarbonatos y utilizarlo para activar su metabolismo fotosintético (Dittrich *et al.*, 2004; Riding, 2006). Este proceso biológico es lo que genera la precipitación de calcita, generándose el emblanquecimiento del lago, algo ampliamente documentado en laboratorio y en campo (Thompson *et al.*, 1997; Hodell *et al.* 1998; Merz-Preiss 2000), además este fenómeno ha sido observado y estudiado en el lago Atexcac desde diferentes perspectivas como la composición bacteriana y las relaciones tróficas entre los organismos que realizan este fenómeno (Arellano & González, 2011; Lagunas & Martínez, 2015). En el caso particular del lago Atexcac se ha explicado que la nucleación del calcio se genera en la superficie de las células de los organismos del APP (Couradeau *et al.*, 2011), además de acuerdo con la temperatura superficial del lago durante el fenómeno de emblanquecimiento en el mes de mayo mayor a 19.5°C, puede inferirse que la precipitación de carbonatos en el sistema es resultado de la actividad biológica.

Nutrientes

De acuerdo con el promedio anual de la concentración de nutrientes el lago Atexcac puede clasificarse como mesotrófico en función del fósforo presente en el ecosistema (Carlson, 1977; OCDE, 1982; Wetzel, 2001), mientras que en relación al nitrógeno inorgánico disuelto (NID= 0.06 mg L⁻¹) el lago se considera como oligotrófico (Likens 1975; Vollenweider, 1979; Aizaki *et al.*, 1981; Wetzel, 2001). Si se toma en cuenta la división espacial de la columna de agua, el epilimnion es considerado como pobre en nutrientes, esto se debe principalmente al largo

periodo de estratificación que presenta el lago por su comportamiento hidrodinámico lo que genera un déficit en la concentración de varias formas asimilables de nutrientes en este estrato del lago, lo que llega a ser favorable para el desarrollo de fitoplancton (Florecimiento de cianobacterias) (Alcocer & Lugo, 2003). Por otro lado durante la mezcla anual es típico encontrar homogeneidad espacial y temporal en las concentraciones de nutrientes en la columna de agua (Lewis, 1983).

La disponibilidad de fósforo, nitrógeno y micronutrientes suelen tener amplias restricciones en los niveles del potencial de productividad que puede ser alcanzado en un ecosistema acuático (Payne, 1986). Por lo tanto, debido a las características hidrodinámicas del lago a lo largo del año, la difusión, acumulación y aprovechamiento de los nutrientes se da en zonas específicas de la columna de agua, con lo que en promedio el lago puede ser categorizado como mesotrófico (Carlson, 1977).

En la mayoría de lagos templados ha sido comprobado que el fósforo es el principal factor limitante en el desarrollo de los organismos fotosintéticos, pero en estudios realizados en lagos tropicales del este africano por Talling & Talling (1965) se mencionó que el nitrógeno era probablemente el factor que limitaba el desarrollo de los productores primarios en mayor medida que el fósforo, a partir de este momento se creyó que así era como funcionaba la dinámica trófica en los lagos tropicales, posteriormente debido a evidencias encontradas en trabajos de investigadores de todo el mundo esta idea fue reforzada (Zaret *et al.*, 1981; Henry & Tundisi, 1982; Warwick *et al.*, 1984; Davalos *et al.*, 1989), pero Hernández-Avilés *et al.*, (2001), describieron que para los lagos tropicales mexicanos realmente existe colimitación de ambos elementos, así en este trabajo se determinó que el 80% de los lagos estudiados durante la época de secas y lluvias presentaron colimitación, quedando incluido en este comportamiento el lago Atexcac, además se llegó a la conclusión que el mayor porcentaje de crecimiento de organismos fitoplanctónicos en el lago de estudio se alcanza en la época de lluvias cuando existen concentraciones disponibles de ambos elementos y pueden encontrarse de manera natural en rangos de concentración aprovechables por los mismos.

Nitratos, nitritos y amonio

La distribución de los nitratos al inicio de la estratificación en el lago Atexcac fue en aumento hacia la parte intermedia de la columna de agua (entre 15 y 25 metros), posteriormente se formó otro gradiente de acumulación a partir de la segunda etapa de la estratificación profundizándose consecutivamente con el tiempo siguiendo un patrón de acumulación terminando en la mezcla, este proceso es resultado del gradiente de densidad que conlleva a una acumulación de materiales y que propicia el establecimiento de nutriclinas (White, 2012; Cermeño *et al.*, 2008), este comportamiento está bien registrado en los diagramas espacio temporales de varios nutrimentos no solo el de los nitratos (Figs. 14, 15, 16 y 18).

En el lago se presentó una reducción en la concentración de nitrógeno inorgánico después del florecimiento algal de diatomeas durante la mezcla, lo que produce un desbalance del cociente entre N/P y favorece el florecimiento de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena* en la estratificación temprana, ya que éstas cianobacterias son capaces de fijar el nitrógeno atmosférico, gracias a la enzima nitrogenasa que portan en células especiales llamadas heterocistos (Haselkorn, 1986), por lo que las nuevas fuentes de nitrógeno durante esta época hacia el lago son aportadas por estas algas (Oliva *et al.*, 2009). Esto puede compararse con lo que ocurre en el lago Alchichica pues se ha registrado que en la etapa de estratificación se registra el florecimiento de cianobacterias (Alcocer & Lugo, 2003).

La fijación de nitrógeno por parte de organismos fitoplanctónicos es muy importante en el funcionamiento de la red trófica en este tipo de ecosistemas con poca entrada de nutrimentos a lo largo del año (recordando que el lago Atexcac se encuentra en una cuenca endorreica y en un cráter), hay ocasiones en que los porcentajes de fijación de nitrógeno fitoplanctónico llega a ser del 82% del total en varios ecosistemas acuáticos (Howarth *et al.*, 1988). En el mes de abril se fija una gran cantidad de nitrógeno debido al florecimiento antes mencionado de *Nodularia cf. spumigena*, posteriormente la descomposición de los filamentos de esta cianobacteria libera una alta concentración de amonio (Oliva *et al.*, 2001) que generalmente en los lagos sódicos se volatiliza debido al pH alcalino (Vissers *et al.*,

2013) o bien si no se volatiliza es metabolizado por bacterias nitrificantes para producir nitritos y después nitratos. El amonio es muy importante en los sistemas vivos fotosintéticos ya que es rápidamente asimilable (Wolfe, 1954), debido a esto el proceso de amonificación es aún más importante en el lago Atexcac, pues debido a la duración de 8 meses de la etapa de estratificación la degradación de la materia orgánica siempre mantiene un stock en la liberación de amonio (Fig. 16), por lo tanto a pesar de contar con una baja proporción de otras fuentes de nitrógeno los organismos del lago cuentan con una fuente de nitrógeno constante.

Para la etapa de estratificación comienza un déficit en la concentración de nitratos o desnitrificación que se lleva a cabo principalmente en el metalimnion e hipolimnion debido a las bajas concentraciones de oxígeno y altas temperaturas en la zona tropical (Lewis, 2002). Ya que el oxígeno se agota por bacterias como *Paracoccus* (presente en el lago Atexcac) que utilizan al nitrato para llevar a cabo la respiración bacteriana y completar su metabolismo justo antes de que la reducción de sulfatos se vuelva dominante (Marcos & Reyes, 2012), de tal manera se puede inferir que en conjunto *Nodularia* y *Paracoccus* completan el ciclo de remoción e incorporación de nitrógeno en el lago (Vizuet-Martínez, 2016).

Fósforo soluble reactivo y fósforo total

En los lagos tropicales la distribución del fósforo se relaciona directamente con las concentraciones de oxígeno disuelto, así como también lo está con el régimen térmico de estratificación y no tanto con el estado trófico del sistema en cuestión (Esteves, 1998; Wu *et al.*, 2000). El fósforo disponible se encuentra generalmente en forma de ortofosfatos siendo esta la forma principal de aprovechamiento para el fitoplancton, el papel de este nutrimento en los organismos planctónicos es vital para el almacenamiento de energía además de ser indispensable en la síntesis estructural de la membrana celular, pues forma parte de muchas biomoléculas esenciales, por lo tanto es considerado un elemento limitante en el desarrollo de organismos acuáticos (Björkman *et al.*, 2000; Lampert & Sommer, 2007). Sin

embargo, debido a que unas de sus componentes litológicas son de origen marino sedimentario, el lago Atexcac cuenta con una concentración alta de este nutrimento, además de que generalmente los lagos sódicos tienen altas cantidades de este elemento (Kharaka *et al.*, 1984).

Las concentraciones de fósforo en el ecosistema fluctúan a lo largo del año en correspondencia con la dinámica de la termoclina, en este sentido la época de mezcla se encontraron las concentraciones menores de fósforo (Figs. 17 y 18), estas concentraciones se deben principalmente a la homogeneización de la columna de agua en conjunto con una etapa de florecimiento de diatomeas que se presenta generalmente en enero-febrero, lo que desencadena un déficit en las formas inorgánicas de fósforo, ya que éstos organismos utilizan el fósforo presente en esta etapa (Lagunas & Martínez, 2015).

Posteriormente al continuar con la etapa de estratificación se registró la acumulación de ortofosfatos y fósforo total en la termoclina (formando una nutriclina), este comportamiento se notó en los meses de junio y julio que corresponden con el final de la estratificación temprana y principio de la estratificación bien establecida. La liberación de ortofosfatos puede ser efecto de la descomposición de la materia orgánica remanente de florecimientos anteriores de la *Nodularia cf. spumigena* y del fenómeno blanco causado por "Pcy" de los que ya se ha hablado con anterioridad, en donde la actividad de bacterias como *Pseudomonas*, *Bacterium* y *Cromobacterium* actúan en la mineralización de este nutrimento dejándolo nuevamente disponible a partir del fósforo que estaba presente en los organismos en descomposición (Fallon & Brock 1979; Halemejko & Chrost, 1984). Las concentraciones de fósforo total en la columna de agua concuerdan con estos remanentes en descomposición y con la distribución de organismos fitoplanctónicos en la etapa previa al aumento del FSR en la columna de agua, generalmente la actividad de estos organismos bacterianos es mayor en los sedimentos de los cuerpos acuáticos (Wetzel, 2001), por lo tanto la subsecuente acumulación de la materia orgánica en el hipolimnion es lo que genera las concentraciones considerables de FSR y fósforo total en las etapas finales del ciclo

de muestreo, registrándose en el fondo del lago (Figs. 17 & 18). El promedio anual del fósforo total en el lago Atexcac fue de 0.054 mg L^{-1} , lo que de acuerdo al IET el estado trófico del ecosistema en cuestión fue clasificado como mesotrófico (Carlson, 1977). Por otro lado, de acuerdo con la curva de Vollenweider en la clasificación de la OCDE (1982) (Anexo V), el lago Atexcac se clasifica como mesotrófico. Al tomar en cuenta el origen geológico del lago es importante hacer una ponderación de cómo afectan las rocas fosfatadas presentes en el cráter a su proporción de fósforo en los stocks anuales, ya que en la época de lluvias una fracción de este elemento junto con otros minerales es incorporada al agua, de este modo es importante tomar en cuenta otros factores que determinan el estado trófico del lago Atexcac como la biomasa clorofílica, la productividad primaria y la transparencia del agua, ya que en conjunto se obtiene un mejor criterio para poder desarrollar una opinión acerca del estado trófico real del lago.

Clorofila “a” y productividad primaria

Se considera que la biomasa de fitoplancton en muchos sistemas acuáticos está limitada por bajos intervalos en las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) y fósforo inorgánico disuelto (PID) (Howart & Marino, 2006). Para el lago Atexcac las condiciones que se presentan en los meses de marzo y mayo de 2013 al término de la mezcla fueron: temperatura superficial mayor a 17°C , SDT de 6.1 mg L^{-1} , precipitación pluvial menor a 600 mm y la proporción de (N: P <1) son esenciales para que se lleve a cabo el proceso de florecimiento de la *Nodularia cf. spumigena* (Cook & Holland, 2012; Holland *et al.*, 2012). Esto genera una biomasa fitoplanctónica considerable durante estos meses que corresponde con las concentraciones de clorofila “a” en ese momento, que a su vez se corrobora con observaciones periódicas realizadas por Macek *et al.*, (1994), Komárek & Komárková-Legnerová, (2002) y más recientemente en los trabajos realizados por el laboratorio de limnoecología de la FES Zaragoza (Arellano & González 2011; Lagunas & Martínez, 2015;). Este comportamiento periódico del fitoplancton en el lago se debe a la capacidad de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena* de fijar el

nitrógeno atmosférico gracias a los heterocistos y así compensar las bajas concentraciones de las formas asimilables de nitrógeno en el agua (Marino *et al.*, 2002).

En general se observó que la clorofila tuvo una marcada tendencia a acumularse en la termoclina y sobre todo en el “*bottom*” de la misma durante la etapa de estratificación (Fig. 21), dicho comportamiento se ha determinado en muchos lagos (Gervais *et al.*, 1997; Padisák, *et al.*, 1997), esto es a lo que se denomina como máximo profundo de clorofila por sus siglas en inglés “DCM” (*Deep chlorophyll maxima*) (Padisák, 2003; Hamilton *et al.*, 2010). Además, es común que este fenómeno biológico esté asociado con grupos específicos de fitoplancton (Larson *et al.*, 1987; Bird & Kalf, 1989). En el lago Atexcac, dentro de la conformación de los DCM se han observado al microscopio invertido 3 phylum: *Bacillariophyta*, *Cyanobacteria* y *Chlorophyta*, así como 5 géneros de algas representantes de dichos grupos: *Cyclotella*, *Planktolyngbya*, *Chroococcus*, *Oocystis*, y en algunas ocasiones *Scenedesmus* (Rosas & Hernández-Avilés., *com. pers.*)

Se ha hipotetizado que la formación de los “DCM” puede estar relacionado con la formación de zonas delimitadas en la columna de agua por la luz, los nutrientes y la estabilidad de la estratificación principalmente (Padisák *et al.*, 2003). En ecosistemas que presentan una estratificación muy marcada con una termoclina fuertemente establecida los organismos que se asocian al “DCM” generalmente pertenecen al picoplancton autotrófico y en especial al género *Synechococcus* (Cullen, 1982).

Se ha demostrado que las picocianobacterias “Pcy” son importantes ya que contribuyen ampliamente al total de la biomasa y producción en lagos de todo el mundo (Petersen, 1991; Stockner & Shortreed, 1991; Vörös *et al.*, 1998), en lagos oligotróficos del 50 al 70% del carbono fijado anualmente se atribuye a organismos que pertenecen al picoplancton autotrófico (Caron *et al.*, 1985; Munavar & Fahnenstiel 1982; Callieri & Stockner 2000), en el lago Atexcac la mayor fijación de carbono por los productores primarios fue registrada en el mes de septiembre y sobre todo en la etapa de estratificación bien establecida (Figs. 19 y 20), en

comparación con la clorofila “a” y la transparencia del lago no es posible atribuirlo a un florecimiento algal, esto corresponde con la correlación negativa del análisis de Spearman entre la clorofila “a” y la productividad (Tabla 7), ya que cuando hay altas concentraciones de clorofila “a” la productividad primaria fue baja y viceversa, dicho comportamiento podría ser explicado parcialmente por la metodología ya que una parte importante de la producción primaria en este lago es llevado a cabo por las Pcy, que contribuyen de forma importante con los máximos profundos de clorofila. Sin embargo, la cuantificación de la productividad primaria dada por este grupo no puede ser detectada por el método de las botellas claras y oscuras empleando la producción de oxígeno, siendo necesaria una técnica más fina como el uso de ^{14}C .

Asimismo, organismos pertenecientes al picoplancton autotrófico al ser organismos muy pequeños ($0.2\text{-}2\ \mu\text{m}$) tienen una mayor relación superficie/volumen favoreciendo una mayor utilización de nutrientes cuando estos se encuentran en bajas concentraciones. Además, al contar con clorofila y otros pigmentos accesorios como ficobiliproteínas pueden fotosintetizar con cantidades mínimas de luz (Raven, 1986; Weisse, 1993) con PAR debajo del 1% (Callieri & Stockner 2002). Así una productividad primaria alta podría relacionarse con una elevada biomasa de Pcy, además de las elevadas concentraciones de clorofila en los máximos profundos en las que pudieran estar participando otros grupos fitoplanctónicos. Para la etapa de estratificación tardía se presentó un pico en la concentración de clorofila “a” (Fig. 21), este aumento masivo de clorofila en el mes de noviembre (valor máximo registrado de $13.6\ \mu\text{g L}^{-1}$) se debe a la consecutiva acumulación de los nutrientes a lo largo de la estratificación térmica asociados con los gradientes de densidad del agua. Esto favorece un nicho ecológico rico en nutrientes (nutriclinas) con bajas intensidades lumínicas, que permiten que organismos fotosintéticos adaptados a esas condiciones puedan tener un adecuado desarrollo, como es el caso de la Pcy.

La formación de la nutriclina tiene amplia relación con la formación de los “DCM” (Letelier *et al.*, 2004; Huisman *et al.*, 2006), ya que el metalimnion al ser una zona con diferente densidad dentro de la columna de agua puede retener materiales en suspensión que se van acumulando durante la estratificación.

En relación al promedio anual de la concentración de clorofila “a” que fue de $2.5 \mu\text{g L}^{-1}$ se considera que el lago Atexcac se encuentra en los límites de oligotrofia y mesotrofia de acuerdo a la curva de probabilidad de Vollenweider (OCDE, 1982). Por otro lado, de acuerdo con la concentración del promedio de la productividad primaria integrada anual, éste mismo ecosistema se clasifica como mesotrófico (Wetzel, 2001) (Figs. 19 y 20). Un patrón muy importante registrado en el comportamiento de la clorofila “a” en el epilimnion fue una concentración muy baja, ya que no se registraron concentraciones mayores a $2 \mu\text{g L}^{-1}$. Esta baja biomasa clorofílica puede deberse a un proceso de fotoinhibición que generalmente existe por la incidencia solar directa en la zona más superficial (Döhler et al., 1995; Flores-Moya *et al.*, 1998), particularmente esto sucede en los ambientes con altas penetraciones de luz como lo es Atexcac (Z_e máxima es de 25 m), considerando que la Z_{max} es de 34 m (Fig. 11).

11.- Conclusiones.

La monomixis cálida, es el principal factor que delimita la productividad primaria y la concentración de la clorofila "a" a lo largo de la columna de agua durante el ciclo anual en el lago Atexcac, al afectar la distribución, concentración y disponibilidad de nutrimentos que influyen en la distribución de los organismos fitoplanctónicos.

Durante la estratificación térmica y química se generan nichos que son aprovechados por el fitoplancton, picocianobacterias (Pcy) y bacterias que participan en diferentes fases de los ciclos biogeoquímicos. Las distribuciones de estos organismos dependen de la disponibilidad de luz, nutrimentos y en algunos casos del oxígeno disuelto en las diferentes etapas hidrodinámicas del lago, al presentar este gas amplias variaciones que fluctúan de la saturación hasta la anoxia entre estratos.

La mayor productividad primaria integrada se registró en la estratificación bien establecida, específicamente en el mes de septiembre y no en la mezcla como se había hipotetizado. Este comportamiento estuvo ligado a la acción de las picocianobacterias en la termoclina, asociadas con el máximo profundo de clorofila durante la estratificación térmica. Mientras que en la mezcla la productividad dependió del florecimiento de diatomeas (*Cyclotella choctawhatcheeana*), las cuales estuvieron supeditadas al movimiento de toda la columna de agua.

Durante la estratificación la acumulación de nutrimentos en la termoclina y las bajas intensidades de luz generan un ambiente propicio para el desarrollo de Pcy, las cuales pueden fotosintetizar al contar con pigmentos accesorios que les permite captar bajas intensidades de luz. Así que las formaciones de los máximos profundos de clorofila en la estratificación se vinculan también con ellas, siendo más evidente en la etapa tardía de la misma.

Los diversos florecimientos que se presentan a lo largo del año por *Cyclotella choctawhatcheeana* en la mezcla, *Nodularia* cf. *spumigena* al inicio de la estratificación y APP durante el evento de emblanquecimiento son muy importantes en su aporte a la producción primaria del lago y en la regulación de los ciclos

biogeoquímicos para mantener el equilibrio dentro del ecosistema, ya que estos florecimientos determinan los flujos de elementos limitantes para el desarrollo del fitoplancton como nitrógeno, fósforo, silicio y carbono.

El lago Atexcac se clasifica como mesotrófico con base en la concentración promedio anual de clorofila a y de la productividad primaria integrada, así como con el índice de Carlson.

12.- Literatura citada:

Adame, M.F., Alcocer, J. & Escobar E. 2007. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwat. Biol.*, doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01864.x.

Aizaki, M. O., Otsuki, M., Fukushima, M., Hosomi & Muraoka. 1981. Application of Carlson's trophic state index to Japanese lakes and relationships between the index and other parameters. *Verh. Internat. Verein Limnol.* 21: 675-681.

Alcocer J. & Lugo, A. 2003. Effects of el niño on the dynamics of lake Alchichica, central Mexico. *Geof. Internat.* 24 (3): 523-528.

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

Alcocer, J., Escobar, E. & Oseguera L. A. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18: 115-122.

Alcocer, J., Escolero, O. A. & Marín L. E. 2004. Problemática del agua de la cuenca oriental, estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. En: Jiménez B, Marín L (Ed.) *El Agua el México vista desde la academia.* Academia Mexicana de Ciencias, México. pp 57–77.

APHA, AWWA & WPCF, 1992. *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater.* 18 ed. American Public Health Association, Washington. E.U. 1010 p.

Arar, E. & Collins, G. 1997. In Vitro determination of Chlorophyll a and Pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence. National Exposure Research Laboratory. Office of Research and Development. Environmental Protection Agency. Cincinnati, Ohio E.U.

Arellano J. A. & González, E. 2011. Dinámica espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la variabilidad limnológica del lago volcánico Atexcac, Puebla (Tesis de licenciatura). FES Zaragoza UNAM. México. D.F.

Armienta, M. A., Vilaclara, G., De la Cruz-Reyna, S., Ramos, S., Ceniceros, N., Cruz, O., Aguayo, A. & Arcega-Cabrera F. 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*. 178: 249-258.

Arredondo-Figueroa, J.L. 1995. En: De la Lanza-Espino, G. & Hernández, S. (ed.): *Las aguas interiores de México: conceptos y casos*. Editorial AGT Editor S.A., pp. 201-212.

Arredondo-Figueroa, J.L. 2002. "Los axalapazcos de la cuenca oriental, Puebla". En: De la Lanza-Espino, G. & García-Calderón, J.L. (Comps.). *Lagos y presas de México*. AGT EDITOR, S.A., México. México. pp 8-107.

Arredondo-Figueroa, J.L., Borrego-Enriquez, L.E. & Castillo-Dominguez, R.M. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la cuenca Oriental, Puebla, México. *Biótica* 8: 37-47 pp.

Badillo, A., Galindo, S., Gallardo, T., Lizama, U., Palomino, A., Arena, O. & Chiapa, C. 2010. *Manual de prácticas de ecología acuática*. UNAM. México. 93 p.

Benitez-Hernández, M. & Contreras-Tapia, F. 2016. *Composición y dinámica del plancton procarionte en el lago volcánico, monomíctico cálido subsalino "La Preciosa", Puebla*. (Tesis de licenciatura). Zaragoza UNAM. México. D.F.

Bird, D.F & Kalff, J. 1989. Phagotrophic sustenance of a metalimnetic peak. *Limnol. Oceanogr.* 34: 155-162.

Björkman, K., Thomson-Bulldis, A. L. & Karl D.M. 2000. Phosphorus dynamics in the North Pacific subtropical gyre. *Aquat. Microb. Ecol* 22: 185-198.

Blancas G., Constanzo, E., Cervantes A. & Gómez, J. L. 2011. Manual de análisis de aguas naturales y su aplicación a la microescala. FES Zaragoza UNAM, PAPIIME PE200810.

Brower, E. J. 1998. Field and laboratory methods for general ecology. Dubuque. McGrawhill. 273 p.

Callieri, C. & Stockner, J. 2000. Picocyanobacteria success in oligotrophic lakes: fact or fiction? *Journal of limnology* 59: 72-76.

Callieri, C. & Stockner, J. 2002. Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *J. Limnol.* 61(1): 1-14.

Carlson, R. E. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22: 361-369.

Caron, D.A., Pick, F.R. & Lean, D.R.S. 1985. Chroococcoid cyanobacteria in Lake Ontario: seasonal and vertical distribution during 1982. *J. Phycol.*, 21: 171-175.

Carrasco-Nuñez, G. H., Orth, M. & Romero, C. 2007. Evolution and hydrological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern Mexico). *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 159 (2007) 179–197 pp.

Cermeño, P., Dutkiewicz, S., Harris, R.P., Follows, M., Schofield, O. & Falkowski, P.G. 2008. The role of nutricline depth in regulating the ocean carbon cycle. *PNAS.* 105 (51): 20344-20349.

Cook, P. L. M & Holland D. P. 2012. Long-term nutrient loads and chlorophyll dynamics in a large temperate Australian lagoon system affected by recurring blooms of cyanobacteria. *Biogeochemistry* 107: 261–274.

Couradaeu, E., Benzerara, K., Moreira, D., Gérard, E., Kaźmierczak, J., Tavera, R. & López-García P., 2011. Prokaryotic and Eukaryotic Community Structure in field and Cultured Microbialites from the Alkaline Lake Alchichica (México). *PLoS ONE* 6: 28767.

Cullen, J. 1982. The Deep Chlorophyll Maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Fish. Aquat. Sci.* 39: 791-803 pp.

Dávalos, L., Lynd O.T. & Doyle, R. D. 1989. Evaluation of phytoplankton- limiting factors in lake Chapala. México: turbidity and the spatial and temporal variation in algal assay response. *Lake Reservoir Manage.* 5(2): 99-104.

Dittrich, M., Kurz, P., & Wehrli B. 2004. The Role of Autotrophic Picocyanobacteria in Calcite Precipitation in an Oligotrophic Lake, *Geomicrobiology Journal*, 21 (1): 45-53.

Döhler, G., Hagmeier, E. & David, C. 1995. Effects of solar and artificial UV irradiation on pigments and assimilation of ¹⁵N ammonium and ¹⁵N nitrate by macroalgae. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 30: 179–187.

Esteves, F.A. 1988. *Fundamentos de limnología*. Interciencia/Finep. Rio de Janeiro. 575 p.

Fallon, R. D & Brock, T. D. 1979. Descomposition of bluegreen algal (Cyanobacterial) blooms in lake Mendota, Wisconsin. *Appl. Environ. Microbiol.* 37: 820-830.

Flores–Moya, A., Gómez, I., Viñegla, B., Altamirano, M., Pérez–Rodríguez, E., Maestre, C., Caballero, R.M. & Figueroa, F.L. 1998. Effects of solar radiation on the endemic Mediterranean red alga *Rissoella verruculosa*: Photosynthetic performance, pigment content and the activities of enzymes related to nutrient uptake. *New Phytol.* 139: 673–683.

Gaarder, T. & Gran, H. H. 1927. Investigations of the production of Plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. et Proc. Verb., Cons. Internat. Explor. Mer.* 42: 1-48.

García, E. 1998. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la república mexicana). E. García. México. 217 p.

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

Gregor, J. & Marsálek, B. 2004. Freshwater Phytoplankton Quantification by Chlorophyll a: A Comparative Study of *in vitro*, *in vivo* and *in situ* Methods. *Water Res*; 38: 517-522.

Haeckel, E. 1866. *Morfología general de los organismos*. Barcelona, traducción del alemán por Salvador Sampere y Miquel, 1884.

Halemejko, G. Z. & Chrost, R. J. 1984. The role of phosphatases in phosphorus mineralization during decomposition of lake phytoplankton blooms. *Arch. Hydrobiol.* 101: 489-502.

Hamilton, D.P., O'Brien, K.R., Burtford, M.A., Brookes, J.D. & McBride, C. G. 2010. Vertical Distributions of chlorophyll in deep, warm monomictic lakes. *Aquatic Sciences-Research Across Boundaries*, 72(3): 295-307.

Haselkorn, R. 1986. Organization of the genes for nitrogen fixation in photosynthetic bacteria and cyanobacteria. *Ann. Rev. Microbiol.* 40: 525–547.

Henry, R. & Tundisi, J. G. 1982. Evidence of limitation by molybdenum and nitrogen on the growth of the phytoplankton community of the Lobo Reservoir (Sao Paulo, Brazil). – *Rev. Hydrobiol. Trop.* 15: 201-208.

Hernández-Avilés, J.S., Bernal-Brooks, F., Verlarde, G., Ortíz, D., Lynd O.T. & Davalos-Lynd, L. 2001. The algal growth potential and algae growth-limiting nutrients for 30 of Mexico's lakes and reservoirs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 3583- 3588.

Hodell, DA., Schelske, C.L., Fahnenstiel, G.L. & Robbins LL. 1998. Biologically induced calcite and its isotopic composition in Lake Ontario. *Limnol Oceanogr* 43: 187–199.

Holland, D. P., Van Erp, I., Berdall, J. & Cook P.L. 2012. Environmental controls on the nitrogen-fixing cyanobacterium *Nodularia spumigena* in a temperate lagoon system in SE Australia. *Marine Ecology Progress Series* 461: 47-57.

Howarth, R. H. & Cole J.J. 1988. Nitrogen fixation in freshwater, estuarine and marine ecosystems. 2. Biogeochemical controls, *Limnol Oceanogr.* 33: (4 - 2) 688-701.

Howarth, R.W & Marino, R. 2006. Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades. *Limnol Oceanogr* 51: 364–367.

Huisman, J., Thi, N.N.P., Karl, D.M. & Sommeijer, B. 2006. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature* 439: 322-325.

Hutchinson, G. E. & H. Loeffler. 1956. The thermal classification of lakes. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 42: 84-86.

INEGI, 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Guadalupe Victoria, Puebla. Consultado en <http://www.inegi.org.mx> el 24 de enero de 2017.

INEGI, 2015. Google maps. Consultado en <https://www.google.com.mx/maps> 3 de septiembre de 2015.

Kharaka, Y.K., Robinson, S.W., Law, L.M. & Carothers, W.W. 1984. Hydrogeochemistry of big soda lake, Nevada: an alkaline meromictic desert lake. *Geochimica et cosmochimica Acta.* 48: 823-835.

Komárek, J. & Komarková-Legenerová, J. 2002. Contribution to knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central México. *Nord J Bot* 7: 53-63.

Lagunas, M.Y. & Martínez, J.T. 2015. Estructura del plancton procarionte en el lago volcánico, hiposalino y monomíctico cálido Atexcac, Puebla (Tesis de licenciatura). Zaragoza UNAM. México. D.F.

Lampert, W. & Sommer, U. 2007. *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. 382 p.

Larson, D., Dahm, C.N. & Geiger N.S. 1987. Vertical partitioning of the picoplankton assemblage in the ultraoligotrophic crater lake, Oregon, U.S.A. *Fresh Biol.* 18: 429-442.

Letelier, R. M., Karl, D. M., Abbott, M. R. & Bidigare R. R. 2004. Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre. *Limnology and Oceanography* 29: 508-519.

Lewis, W. M. 1983. A revised classification of lakes based of mixing. *Can J Fish Aquat Science* 40:1779-1787 pp.

Lewis, W. M. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. En: F. Schiemer y K. T. Boland (Eds.). *Perspectives in tropical limnology*. SPB. Amsterdam. pp 43-64.

Lewis, W.M. 2002. Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verh International limnol.* 28: 210-213.

Lieth, H. & Whittaker, R. H. 1975. *Primary Productivity of the Biosphere*. Ed Springer Science & Business Media. Vol 14 *Ecological Studies*. 21 p.

Likens, G. E. 1975. Primary production of inland aquatic ecosystems. In *Primary productivity of the biosphere* Springer Berlin Heidelberg. 185-202.

Lindholm, T. 1992. Ecological role of deep water maxima of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 35: 33-45.

Macek, M., Villaclara, G. & Lugo, A. 1994. Changes of protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 235-249.

Macek, M., Lugo, A. & Villaclara, G. 2000. "Pelagic ciliate assemblage on high-altitude lake Atexcac (Puebla, México)". 45-59, en: Munawar, M., S.G. Lawrence,

I.F. Munawar & Malley, D.F (Comps.). Aquatic ecosystems of México: Status and scope. Ecovision World Monograf Series. Backhuyst Publishers b.v., Holanda.

Macek, M., Vilaclara, G., Lugo, A. & Alcocer, J. 2007. Lago de Atexcac. En: De la Lanza-Espino, G. & Hernández, S. (ed.): Las aguas interiores de México: conceptos y casos. Editorial AGT Editor S.A., pp. 201-212.

Marcos, H. & Reyes M.P. 2012. Variabilidad anual del picoplancton procarionte en el lago monomítico cálido “La Preciosa”, Puebla. (Tesis de licenciatura). FES Zaragoza UNAM. México. D.F.

Margalef, R. 1998. Ecología. Omega, Barcelona. 951 p.

Margalef, R. 1993. Limnología. Omega, Barcelona. 1010 p.

Mairs, D.R. 1966. A total alkalinity atlas for Maine lake waters. *Limnol. Oceanogr.* 11: 68-72.

Marino, R. F., Chan, R., Howarth, W., Pace, M. & Likens G.E. 2002. Ecological and biogeochemical interactions constrain planktonic nitrogen fixation in estuaries. *Ecosystems* 5: 719–725.

Marques De Cantú, M.J. 1991. Probabilidad y estadística para ciencias químico-biológicas. McGraw-Hill. México, 670pp.

Merz-Preiss M. 2000. Calcification in Cyanobacteria. In: Riding RE, Awramik SM, editors. *Microbial sediments*. Berlin-Heidelberg: Springs-Verlag. p 50– 56.

Miracle, M.R., Dasí, M. J. & Vicente. E. 1998. Forced phytoplankton vertical migration due to lake water “whiting”. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 1749-1754.

Moyle, J. B. 1945. Some chemical factors influencing the distribution of aquatic plants in Minnesota. *Am. Midl. Nat.* 34: 402–421.

Munavar, M. & Fahnenstiel, G.L. 1982. The abundance and significance of ultraplankton and microalgae at an offshore station in central Lake Superior. *Can. Tech. Rep. Fish. aquat. Sci.*, 1153: 1-13.

Murray, R. K., Mayes, P., Graner, D. & Rodwell, V. 2001. Bioquímica de Harper. Ed. Manual Moderno. México D.F. 1041 p.

Myklestad, S. & Haug, A. 1972. Production of carbohydrates by the marine diatom *Chaetoceros affinis* Var. *Willei* (Gran) Hustedt. I. Effect of the concentration of nutrients in the culture medium. J. exp. mar. Biol. Ecol. 9: 125-136.

NMX-AA-081-1986. Contaminación del agua. Determinación de nitrógeno de nitrato en agua marina. Método de reducción de nitrato a nitrito en columna de cadmio. Secretaría de comercio y fomento industrial.

OCDE (Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico). 1982. The OCDE Listo Social Indicators, Paris. 164 p.

Oliva, M., Lugo, A., Alcocer, J. & Sánchez R. 2001. Phytoplankton dynamics in deep, tropical hyposaline lake. Hydrobiol. 466: 299-306.

Oliva, M., Lugo, A., Alcocer, J. & Cantoral-Uriza E. 2006. *Cyclotella alchichicana* SP. Nov. From a saline mexican lake. Diatom research. 21 (1): 81-89.

Oliva, M., Lugo, A., Alcocer, J., Peralta, L. & Oseguera L. A. 2009. Planktonic blooforming *Nodularia* in the saline lake Alchichica, Mexico, Natural Ressources and Enviromental Issues: Vol. 15, Art. 22.

Padisák, J., Krienitz, L., Koschel, R. & Nedoma, J. 1997. Deep layer autotrophic picoplankton maximum in the oligotrophic Lake-Stechlin, Germany - Origin, activity, development and erosion. Europ. J. Phycol., 32: 403-416.

Padisák, J., Barbosa, F., Koschel, R. & Krienitz, L. 2003. Deep layer cyanoprokariota maxima in temperate and tropical lakes. Arch Hidrobiol. Spec. Issues. Advanc. Limnol. 58: 175-199.

Parsons, T.R., Takahashi, M. & Hargrave, B. 1984. Biological Oceanographic Processes. 3a. Ed. Pergmon Press Ltd. Oxford, England. 330 pp.

Payne A. I. 1986. The ecology of tropical lakes and rivers. Willey Chichester. 301p.

Pérez, M. A. & Rivera L. N. 2011. Análisis de la abundancia y la biomasa del picoplancton procarionte y su relación con parámetros limnológicos durante un ciclo anual en el lago cráter Alchichica (Puebla, México), (Tesis de licenciatura). FES Zaragoza UNAM. México D.F.

Petersen, R. 1991. Carbon-14 uptake by picoplankton and total phytoplankton in eight New Zealand lakes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 631-641.

Raven, J.A. 1986. Physiological consequences of extremely small size for autotrophic organisms in the sea. In: T. Platt & W.K.W. Li (Eds), *Photosynthetic picoplankton*. *Can. Bull. Fish. aquat. Sci.*, 214: 1-70.

Reynolds, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge. 384 p.

Reynolds, C.S. 1992. Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 35: 12-31.

Riding, R. 2006. Cyanobacterial calcification, carbon dioxide concentrating mechanisms, and Proterozoic–Cambrian changes in atmospheric composition. *Geobiology.*, 4 (4): 299-316.

Rosas, C. D. 2007. Pigmentos fotosintéticos en la columna de agua determinados mediante técnicas espectroscópicas y cromatográficas (HPLC-RP): Variabilidad espacio-temporal y efectos de radiación UV. Tesis de Grado. Licenciado en Ciencias Biológicas. Valdivia-Chile. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias, Escuela de Ciencias. 132 p.

Salgado-Ugarte, I.H. 2013. *Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para análisis de datos. Un enfoque batimétrico*. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México. 307 pp.

Sarmiento, H. 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hidrobiología*. 686: 1-14 pp.

Stockner, J.G & Shortreed, K.S. 1991. Autotrophic picoplankton: community composition abundance and distribution across a gradient of oligotrophic British Columbia and Yukon Territory lakes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76: 581-601.

Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. & Schimper, A. 1994. Fisiología del metabolismo material y energético. 8º ed. En: *Tratado de Botánica*. Ed. Omega. pp 252-320.

Strickland, J. & Parsons, T. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. 2a Ed. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada* 167 p.

Talling, J.F. & Talling, T.B. 1965. The chemical composition of African lake waters. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*. 50 (3): 421-463

Taiz, L. & Zeiger, E. 2010. *Plant Physiology*. 5a Ed. Sinahuer Associates. 782 p.

Thompson, J.B., Schultze-Lam, S., Beveridge, T.J. & Des-Marais, D.J. 1997. Whiting events: biogenic origin due to the photosynthetic activity of cyanobacterial picoplankton. *Limnol Oceanogr* 42:133–141.

Torres-Orozco, B.R.E. & García-Calderón, J.L. 1995. *Introducción al manejo de datos limnológicos*. Univ. Autón. Metropolitana, México. 130 pp.

Van den Hoek. 1995. *Algae. An Introduction to Phycology*. Cambridge University Press. 640 p.

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

Vissers E.W., Blaga, C.I., Bodelier, P.L.E., Muyzer, G., Schleper, C., Sinninghe, J.S. Damsté, Tourna, M. & Laanbroek H.J. 2013. Seasonal and vertical distribution of putative ammonia-oxidizing thaumarchaeotal communities in an oligotrophic lake. *FEMS Microbiol Ecology* 83: 515-526.

Vizuet-Martínez L.A. 2016. Evaluación de la composición del procarioplancton durante el fenómeno de emblanquecimiento “whiting event” en el lago volcánico Atexcac, estado de Puebla. (Tesis de licenciatura). Zaragoza UNAM. México. D.F.

Vollenweider, R. A. 1979. Concept of nutrient load as a basis for the external control of the eutrophication process in lakes and reservoirs. *Zeitschrift fur wasser und abwasser forschung-journal for water and wastewater research*, 12 (2): 46-56.

Vörös, L., Callieri, C., Balogh, K.V. & Bertoni, R. 1998. Freshwater picocyanobacteria along trophic gradient and light quality range. In: M. Alvarez-Cobelas, C.S. Reynolds, P. Sanchez-Castillo & J. Kristiansen (Eds), *Phytoplankton and trophic gradients*. *Hydrobiologia*, 369/370: 117-125.

Warwich, F.V., Wurtsbhaugh, W., Vincent, C.L. & Richerson, P.L. 1984. Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high- altitude lake (Lake Titicaca, Peru-Bolivia): Application of physiological bioassays. – *Limnol. Oceanogr.* 29(3): 540-552.

Weisse, T. 1993. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. In: J. G. Jones (Ed.), *Advances in microbial ecology*. 13. Plenum Press: 327-370.

Wetzel, G. 2001. *Limnology. Lake and River ecosystems*. 3rd Ed. Elsevier Science. AUS.

White, B.A. 2012. Causal mechanisms of the deep chlorophyll maximum in Lake Superior: A numerical modeling investigation. *Journal of great lakes research*. 38 (3): 504-513.

Wolfe, M. 1954. The effect of molybdenum upon the nitrogen metabolism of *Anabaena cylindrica*. 1. A study of the molybdenum requirement for nitrogen fixation, and for nitrate and ammonia assimilation. *Ann. Bot. N. S.* 18: 299-308.

Wu, J. F., Sunda, W., Boyle, E.A. & Karl D.M. 2000. Phosphate depletion in the western North Atlantic Ocean. *Science*. 289: 759-762.

Zaret, T. M., Devol, A.H. & Dos Santos, A. 1981. Nutrient addition experiments in lake Jacaretinga, Central Amazon Basin. Brazil. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.* 21: 721- 724.

13.- Anexos

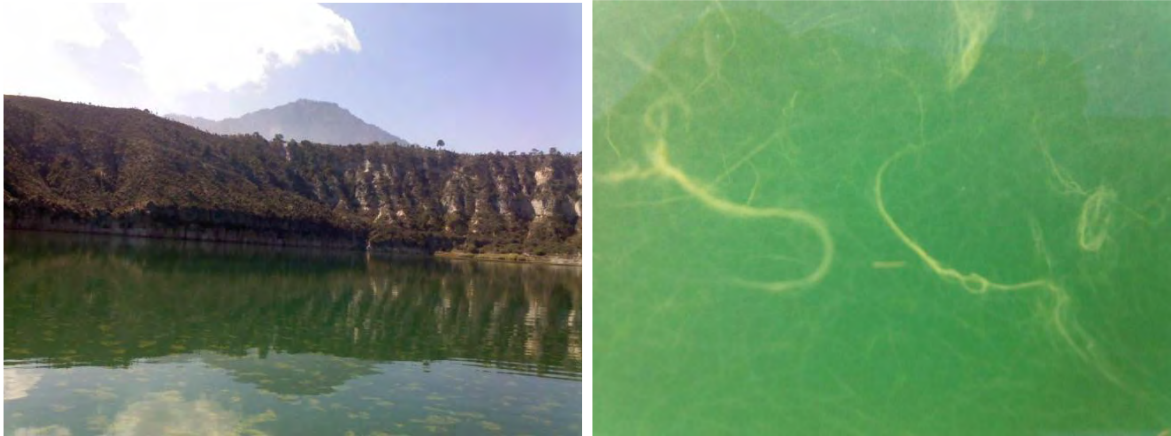
I. Imágenes del lago Atexcac durante el muestreo 2013-2014



Foto 1. En las paredes del lago se encuentra la vegetación típica de un matorral xerófilo, en éste caso se trata de un matorral xerófilo con una amplia dominancia de leguminosas y plantas con hojas pequeñas, también pueden ser apreciadas muchas especies de plantas de la familia Agavaceae, Cactaceae y Crassulaceae.



Foto 2. A lo largo del tiempo se ha registrado que el lago Atexcac pierde todos los años parte considerable de su volumen, la zona blanca entre los acantilados y el espejo de agua es el agua que se ha perdido en el lago desde los años noventa, al parecer la explotación de los mantos acuíferos y el déficit entre lluvia y evaporación han generado éste proceso.



Fotos 3 y 4. En el mes de marzo fue registrado un florecimiento algal de *Nodularia* cf. *spumigena*, durante el cual el lago se tornó de un color verde oscuro, los florecimientos de este tipo de algas están influenciados por el déficit de las formas de nitrógeno en los ecosistemas acuáticos.



Foto 5. Lago Atexcac durante el evento de emblanquecimiento (*whiting event*) en el mes de mayo 2013, éste fenómeno se genera como resultado de la biomineralización del carbonato de calcio.



Foto 6. Lago Atexcac en la etapa de estratificación tardía.



Foto 7. Espuma en el litoral del lago registrada en el mes de octubre, al parecer esta espuma es una cianotoxina liberada por las cianobacterias presentes en el lago.



Foto 8. Estructuras organosedimentarias cerca del litoral del lago Atexcac, antiguamente estuvieron cubiertos por el agua.

II.- Muestreo de campo y métodos de laboratorio



Fotos 9 y 10. Preparación de la lancha y el material para realizar el muestreo.



Fotos 11, 12, 13, 14 y 15. Proceso de toma de muestra con botella Van Dorn.



Fotos 16, 17, 18 y 19. Proceso de preparación de la incubación de productividad primaria por el método de botellas claras y oscuras.



Fotos 20, 21 y 22. Determinación de la alcalinidad, dureza total, pH, conductividad y SDT.



Fotos 23 y 24. Determinación de nutrientes por pruebas colorimétricas y espectrofotometría en el laboratorio.



Fotos 25, 26, 27 y 28. Procedimiento de fluorimetría para determinación de clorofila "a", preparación de muestras para maceración de membranas, extracción del pigmento y lectura en fluorómetro.

III. Evento de emblanquecimiento (*whiting event*) en los grandes lagos de Norteamérica



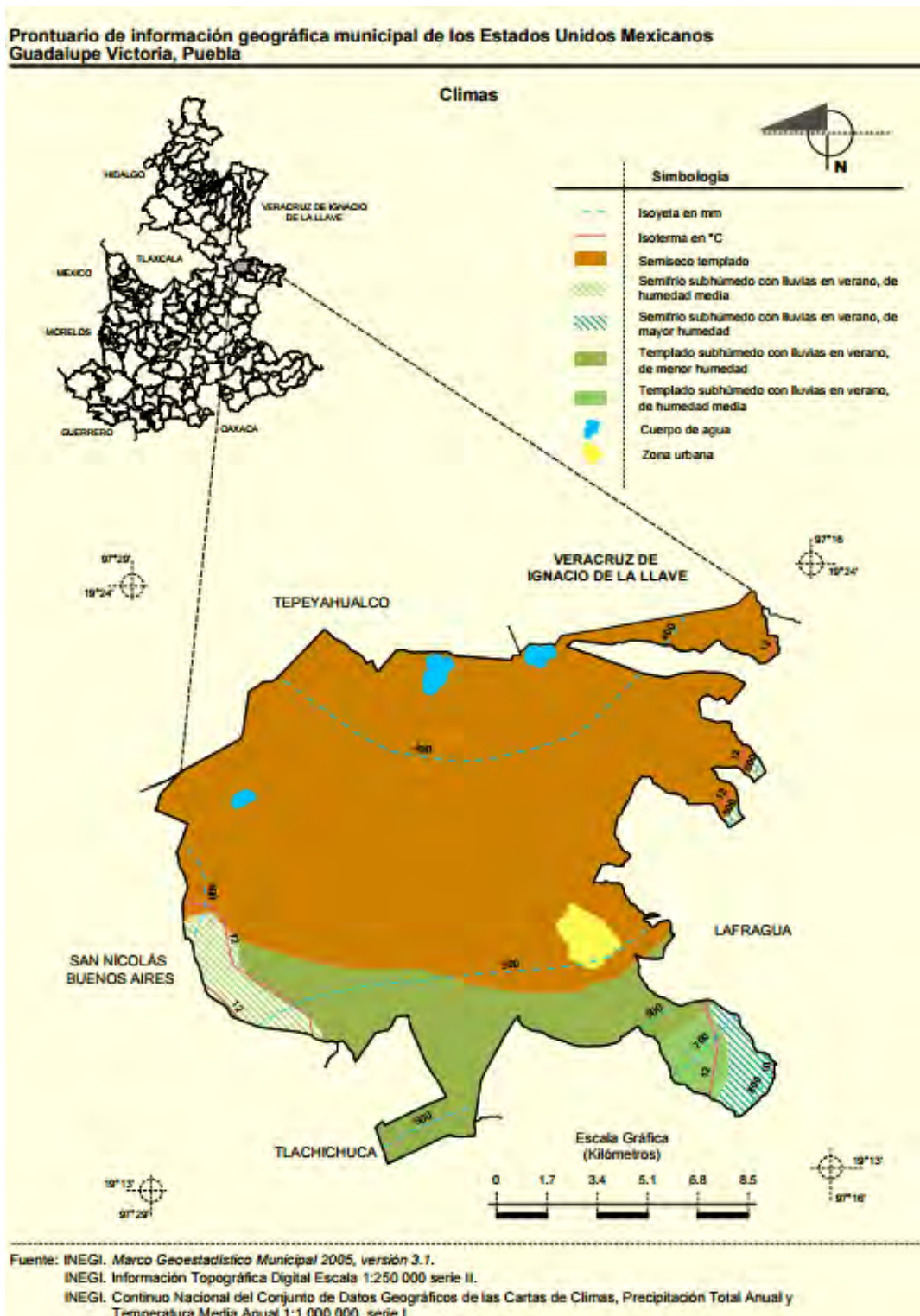
Foto 29. Evento de emblanquecimiento en el lago Michigan en el año 2001
(Tomado de earthobservatory.nasa.gov).



Foto 30. Evento de emblanquecimiento en el lago Ontario en el año de 2013
(Tomado de earthobservatory.nasa.gov).

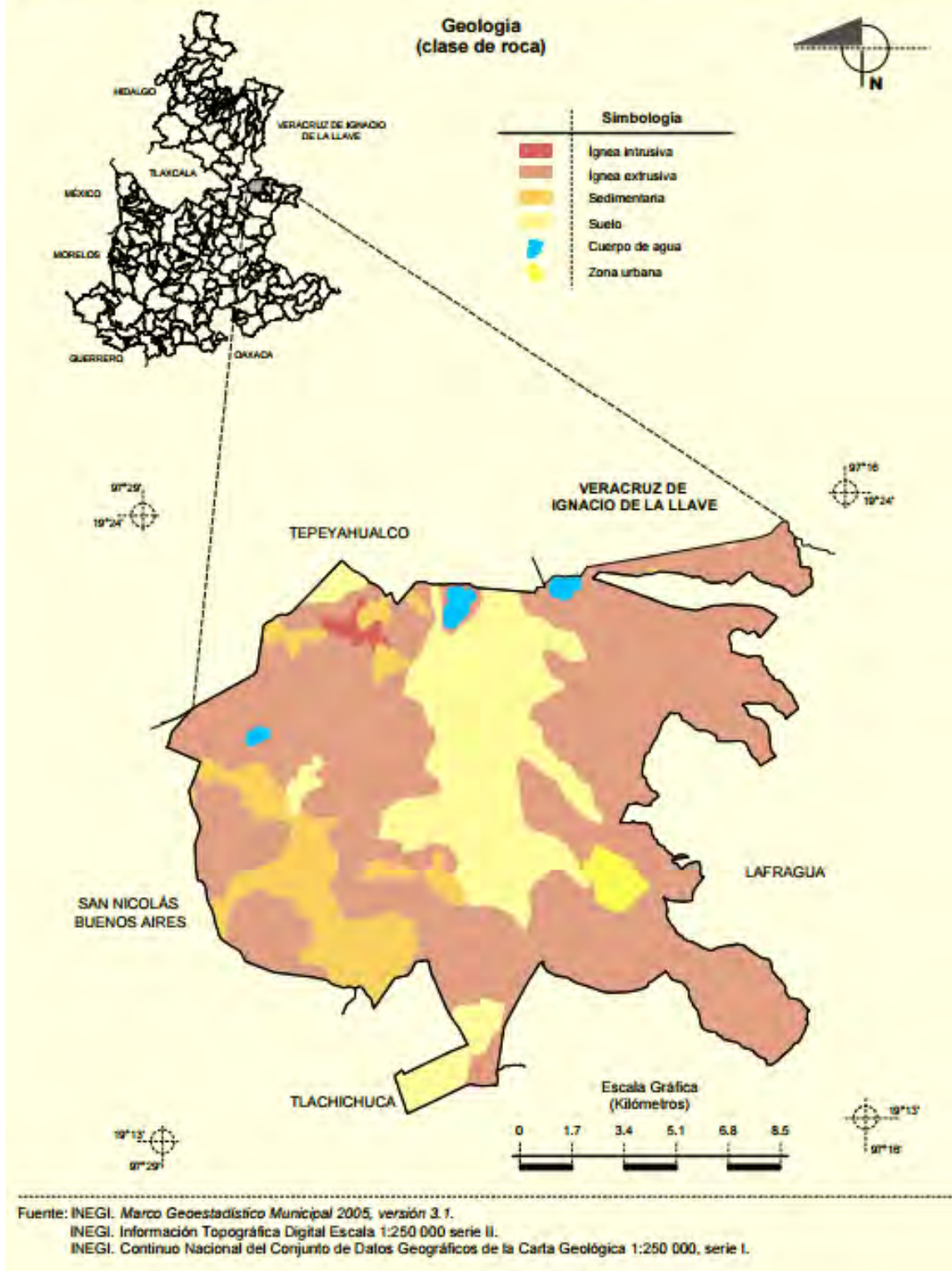
IV. Características generales de la zona de estudio

Clima



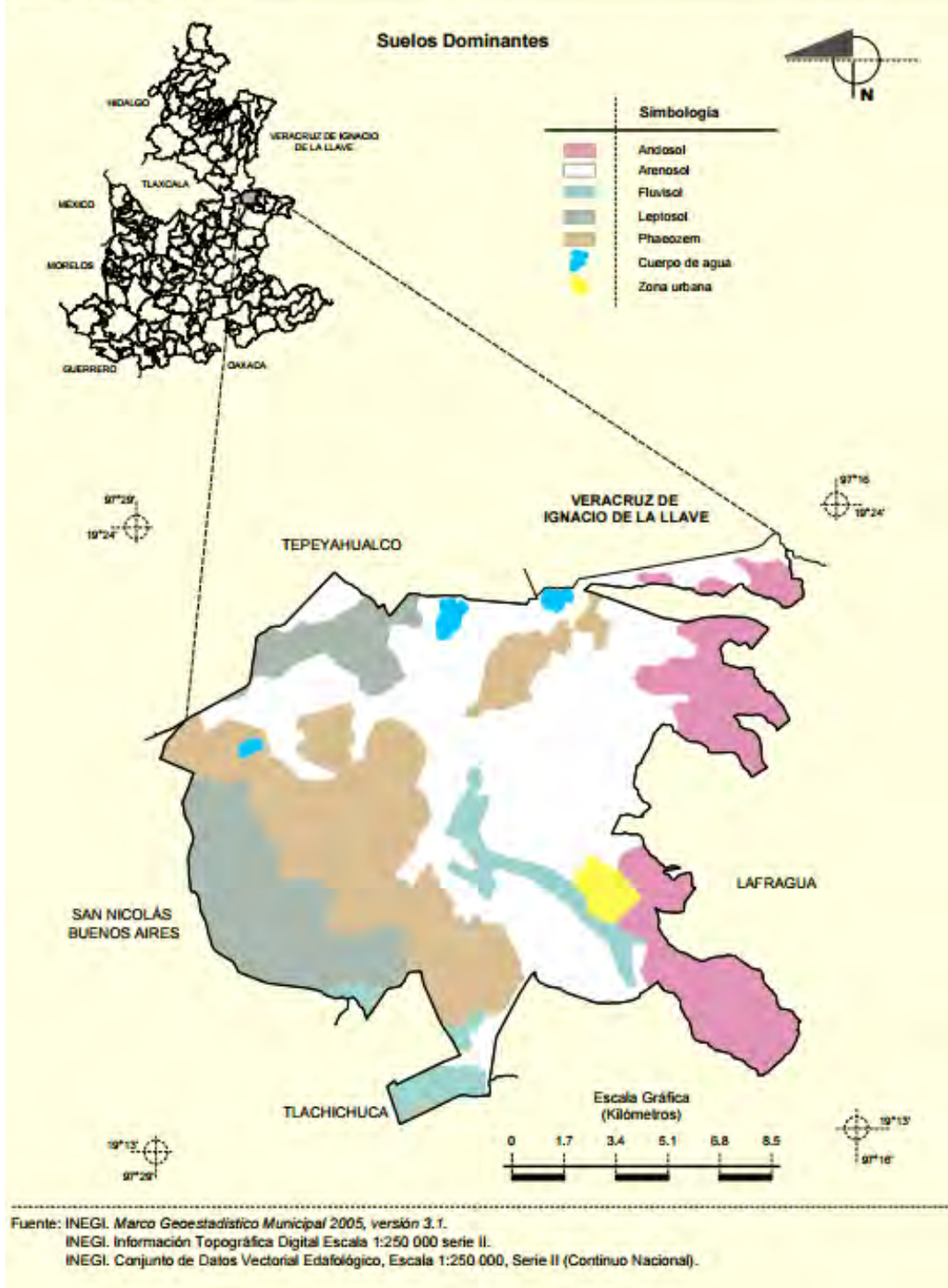
Geología

Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos
Guadalupe Victoria, Puebla



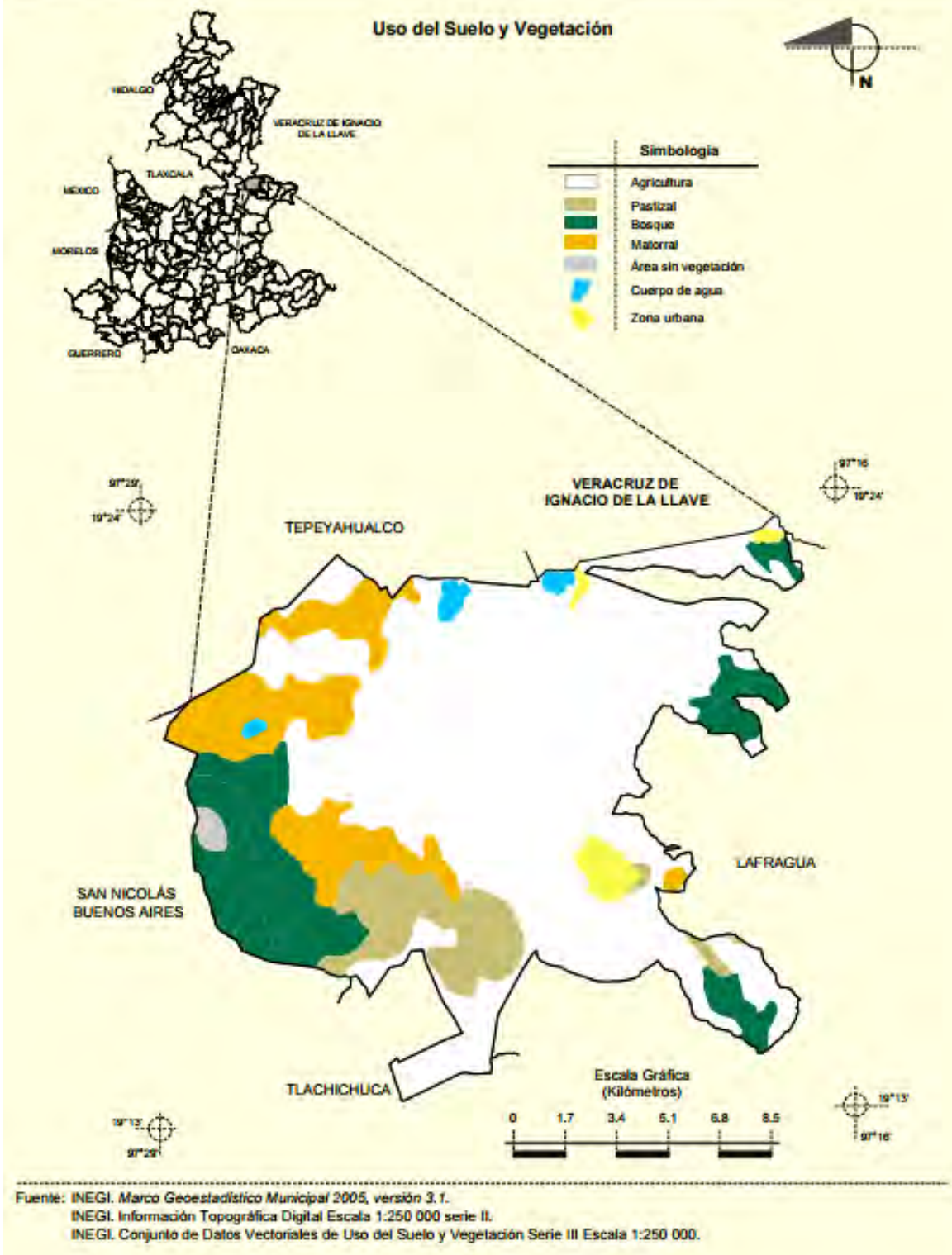
Tipos de suelo

Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos
Guadalupe Victoria, Puebla

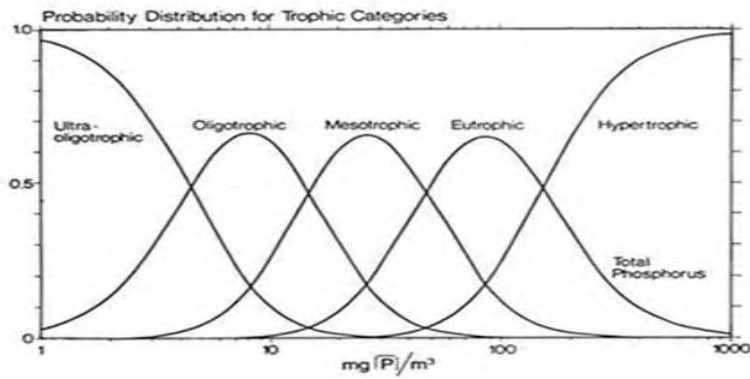


Uso de suelo y vegetación

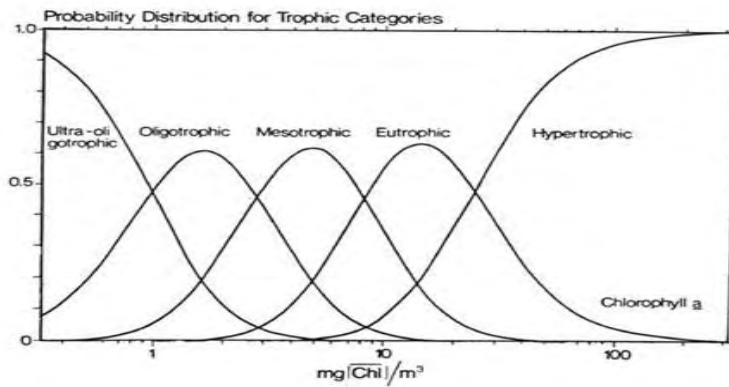
Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos
Guadalupe Victoria, Puebla



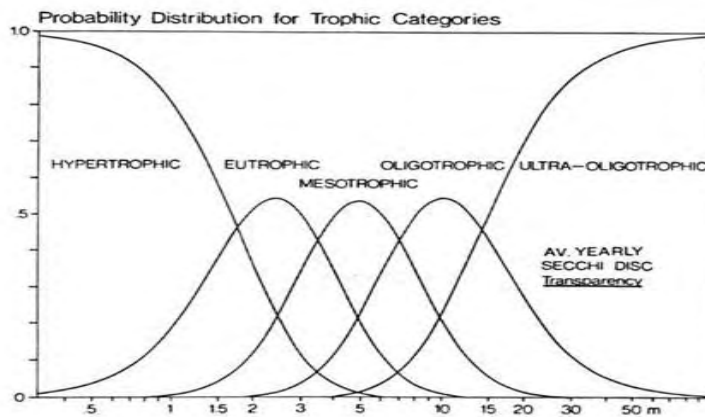
Anexo V. Curvas de probabilidad de Vollenweider (OCDE, 1982)



Curva de distribución de fósforo promedio anual.



Curva de distribución de clorofila "a" promedio anual.



Curva de distribución de visibilidad al disco de Secchi promedio anual.