



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



**FACULTAD DE ESTUDIOS
SUPERIORES ZARAGOZA**

**EVALUACIÓN DEL POTENCIAL PRODUCTIVO DE LOS MÁXIMOS
PROFUNDOS DE CLOROFILA A TRAVÉS DE LA PRODUCTIVIDAD
PRIMARIA EN EL LAGO VOLCÁNICO TROPICAL ATEXCAC,
PUEBLA**

TESIS

Que para obtener el título de

BIÓLOGO

P R E S E N T A

JOSÉ DE JESÚS ROSAS URIBE

DIRECTOR DE TESIS

DR. JUSTO SALVADOR HERNÁNDEZ AVILÉS

CDMX 2018



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.

“Los dos días más importantes de tu vida
son el día que naces y el día en que descubres por qué”

Mark Twain

“Nada es demasiado maravilloso para ser cierto
si obedece a las leyes de la naturaleza”

Michael Faraday

“Las plantas, los bosques y el plancton podrían sobrevivir sin nosotros,
pero nosotros y todos los demás animales no podríamos sin ellos... La
fotosíntesis es la energía verde por excelencia, conocemos la fotosíntesis a
un nivel químico y podemos recrear el proceso en un laboratorio, pero no
somos tan buenos como las plantas...”

Neil deGrasse Tyson

Dedicatorias

A mi padre:

A ti Rufino por haber sido mi primer mentor en muchos aspectos de la vida, por enseñarme el valor del trabajo, y mostrarme que se debe trabajar duro por lo que se quiere. Por ser esa persona tan diferente a lo que la sociedad marca como padre y siempre luchar por mí y mi hermana. Gracias por la confianza, la comprensión y la paciencia para terminar este trabajo, por nunca dejarme solo y enseñarme a ver el valor de las personas. Sobre todo, gracias por tus incansables esfuerzos por hacer de mi un buen ser humano y por ser el padre que cualquiera quisiera, no hay forma alguna en que yo no deseara el haber sido criado por ti.

A mis dos madres:

A ti Alejandra Uribe, gracias por haberme concedido el maravilloso regalo de la vida, gracias por permitirme disfrutar de este hermoso mundo, por tu gran apoyo hacia años recientes y por, a tu manera, siempre estar conmigo, gracias por enseñarme la dificultad de la vida y por mostrarme como superar las cosas pase lo que pase, gracias por haberme heredado toda esa fuerza y hambre de salir adelante que te caracteriza. En verdad que me enorgullece ser tu hijo.

A ti Marina Jimenez, gracias por demostrar la fortaleza y constancia para hacer de mi prácticamente todo lo que soy, gracias por cada uno de los días que has pasado a mi lado, no hay manera terrenal que exprese toda mi gratitud hacia ti, simplemente gracias por ser mi madre más que mi abuela, por haberme criado como uno más de tus hijos, por quererme tanto, por ser el claro ejemplo de una mujer fuerte y de una madre innata. Tu eres probablemente el mejor ejemplo que tengo de lo que es el amor sincero y que sin duda hasta el final de mis días llevare conmigo. Muchas gracias por todo.

Agradezco a la vida el haberme dado la oportunidad de conocer a dos grandes mujeres como lo son ustedes, y sobre todo el poder tenerlas como mis madres.

A mis hermanos:

A ti Conny por ser la mejor amiga que alguien pudiera tener, por no juzgarme y siempre apoyarme en cada una de mis decisiones, por los consejos y la motivación para la conclusión de este trabajo, por crecer conmigo y soportar a mi lado más de una situación complicada, por mostrarme el valor de la hermandad y por siempre incentivarme a mejorar.

A ti Angel, por mostrarme la nobleza de tu persona, por ser mi hermano y demostrármelo constantemente, por siempre tener una forma para hacerme reír y también por la facilidad que tienes para hacerme enojar, pues eso demuestra cuanto me importas realmente.

A ambos, gracias por las bromas, los momentos gratos y los no tan gratos. Espero que nunca vean en mi un ejemplo, sino que procuren siempre ser mucho mejor que yo. Los quiero.

A la Familia Rosas Jiménez:

Gracias a cada uno de los que conforman ese bello grupo, ustedes fueron ese pilar necesario para la crianza y crecimiento de la persona que soy, gracias por los buenos ejemplos y por la enseñanza de la importancia de la unidad en cualquier circunstancia.

Gracias a ti abuelo Ismael, por muy fiel a tu estilo transmitirme tus enseñanzas, esas que solamente los años te dan y que sin duda en más de una vez me han servido de algo.

Gracias a mi tía Azusena y su marido, y a mis tíos Marcos e Ignacio por su constante apoyo, y por proveerme de un ambiente increíble para crecer. A mis pequeños primos Iván y Giovanni que sin duda alegran mis días con sus travesuras y ocurrencias. Sin duda cerrar este ciclo en mi vida es también un éxito en la suya, espero así lo vean y que reconozcan el valor que cada uno de ustedes tiene para mí.

Agradecimientos personales

Sin duda alguna me he encontrado con muchas personas a lo largo de mi vida y una gran parte de ellas han representado cosas importantes para mí, así agradezco a cada uno el haberme permitido ser parte de su existencia.

Agradezco al Dr. Salvador por sus enseñanzas, por mostrarme el compromiso con el que un profesor instruye a sus alumnos, pero sobre todo le agradezco el permitirme llamarle amigo, pues a pesar de la brecha generacional siempre me demostró la valía de su amistad, gracias por dejarme conocerlo y darme cuenta que si como académico es muy bueno como persona es aún mejor.

A una persona muy especial para mí, que ha estado conmigo en estos últimos años, de quien he aprendido, y que me siempre me incentiva a ser mejor en todos los aspectos de mi vida, gracias Amalia por tu paciencia y por ese cariño tan hermoso que siempre me demuestras, bien sabes que eres correspondida y yo bien sé que soy muy afortunado de tenerte a mi lado. Ojalá que el tiempo que nos toque estar juntos (que espero sea mucho), lo aprovechemos al máximo y que como hasta ahora a pesar de las dificultades nos mantengamos igual de unidos.

Muchas gracias a Yazmín, Poncho, Diego, Valeria, a quienes conozco desde primer semestre y con los que sin duda he compartido momentos muy gratos.

Les agradezco a ustedes Iván Arredondo y Omar Moreno por su gran amistad incondicional, es muy grato ver que la simbiosis (como dijera en la FES) que formamos los tres a través de estos años de universidad siga vigente. A ti Iván te agradezco la nobleza de tu persona, y a ti Omar esa competencia sana que siempre hubo entre nosotros y que sin duda nos ha hecho mejorar día con día. A los dos agradezco la confianza y la solidaridad que siempre tuvieron para conmigo.

Ulises en verdad gracias por tu amistad y porque sé que muy fiel a tu estilo representas una amistad sincera, Jovas gracias por ser un ejemplo de superación continua y Jebus gracias porque a pesar de ser de una generación diferente a la nuestra te adaptaste a nosotros y nos dejaste ver la gran persona que eres.

Gracias al equipo de limnoecología; a Itza, Ana, Jamet, Alexei con los que compartí muchas salidas a campo y mucho trabajo en el lago y en el laboratorio, sin duda fueron el mejor equipo de laboratorio que me pudo tocar. Así también agradezco a gente que estuvo antes que yo en el laboratorio, con quienes me llevé muy bien y que además me ayudaron cuando lo necesité: Ramiro, Cesar, Yisus, Alberto, Ara.

De igual forma reconozco a los que llegaron después y que demostraron ser muy buenos en el laboratorio como estudiantes, compañeros y como amigos: Vicky, Fernanda, Jair, Iván Lira, Moy, Irving y David.

Agradezco a los amigos que conocí durante la carrera: Moni, David, Azulon, Marco, Anelly, Max, con quienes sinceramente me pasé ratos de mucha diversión.

Asimismo, agradezco a ese equipo de futbol con quienes pase muchas alegrías y muchos corajes, pero que siempre fue un gusto portar esa playera de los piratas, Gracias Paco, Jorge, Chaparro, Mario, Yozi, Ricardo y al DT Lalo, por esos partidos. Gracias a la porra conformada por Eyra, Monse, Claudia, neta nadie gritaba como ustedes, sin duda la mejor porra de la vida.

Le agradezco al entrenador de futbol rápido Martin Javier Fuentes Varela por haberme dado la oportunidad de representar a la facultad, gracias por las enseñanzas y por la confianza, gracias por permitirme disfrutar del deporte que más me gusta portando los colores de la FES Zaragoza y gracias por dejarme ver la gran persona que es, realmente me da mucho gusto haberlo conocido y haber sido entrenado por usted.

Asimismo, les agradezco a Geovanni Jimenez, Jesús Nava, Rodrigo Fuentes, Mario Nava, Juanito, y a todos aquellos tanto del equipo varonil como femenino de la FES Zaragoza con los que compartí entrenamientos y partidos, pues, aunque breve mi paso aprendí de ustedes otra forma de identificarme con mi universidad, gracias por enseñarme tanto, y por contagiarme de esa pasión que se vive al llevar puesta la playera de FES Zaragoza. En verdad muchas gracias por dejarme disfrutar con ustedes del mejor deporte de todos.

Agradecimientos institucionales

Primeramente, le agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme abierto las puertas, por permitirme desarrollarme como persona y como estudiante y por proveerme con los conocimientos necesarios para mi vida dentro y fuera de las instalaciones.

Le expreso mi más sincero agradecimiento a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, mi alma máter, donde aprendí, y crecí como persona y ahora como profesionista, gracias por la formación y las tan buenas experiencias que me deja.

Agradezco a cada uno de los profesores con los que tuve alguna vez clase durante mi estancia en la FES Zaragoza, con especial énfasis en el Dr. Justo Salvador director de esta tesis y la Biol. Elvia García, quienes, con sus enseñanzas, su apoyo, y confianza repercutieron significativamente en mí y en mi desarrollo académico.

Gracias a la FES Iztacala porque en gran medida este trabajo se llevó a cabo en sus instalaciones, asimismo gracias por su colaboración y apoyo a este trabajo a la M. en C. Laura Peralta y al Dr. Miroslav Macek, por las facilidades brindadas para el uso de las instalaciones y equipo de sus laboratorios, que permitieron el desarrollo de este trabajo.

Finalmente les agradezco a mis sinodales: Dra. Alejandrina Graciela Ávila Ortiz, Dr. Justo Salvador Hernández Avilés, Dr. José Luis Gómez Márquez, Biol. Angélica Elaine Gonzáles Schaff y Biol. José Luis Guzmán Santiago, por la revisión realizada a esta tesis, sus observaciones y contribuciones que ayudaron a la mejora de este trabajo.

Por los recursos financieros otorgados a través del Programa de Apoyo a Proyectos para la Innovación y Mejoramiento de la Enseñanza (PE216016) para la realización del trabajo de campo y presentación de resultados en eventos académicos.

Por el apoyo recibido por parte de la Beca para la Titulación de Egresados de Alto Rendimiento para la conclusión y presentación de este trabajo en eventos académicos.

Contenido

1-Resumen	1
2-Introducción	3
2.1-Fotosíntesis y clorofila-a	6
2.2-Fitoplancton y picoplancton autotrófico	11
2.3-Productividad primaria	14
2.4- Máximos profundos de clorofila (DCM).....	14
3-Antecedentes	16
4-Planteamiento de problema	17
5-Hipótesis.	17
6-Objetivos	18
6.1- Objetivo general	18
6.2- Objetivos particulares	18
7-Método	19
7.1-Zona de estudio.	19
7.2-Trabajo en campo.....	21
7.2.1-Productividad primaria y diseño experimental	21
7.2.2-Clorofila-a.....	22
7.2.3-APP	23
7.2.4-Fitoplancton.....	23
7.2.5-Parámetros físicos y químicos	23
7.2.6-Nutrimentos	23
7.3-Trabajo de laboratorio y gabinete	23
7.3.1- Productividad Primaria.....	23
7.3.2-Clorofila-a.....	25
7.3.3-APP	25
7.3.4-Fitoplancton.....	26
7.3.5-Nutrimentos	27
7.3.6- Bases de datos	27
7.3.7-Análisis estadísticos	27
8-Resultados.....	29
8.1-Hidrodinámica	29

8.2- Parámetros físicos y químicos	31
8.2.1- Conductividad eléctrica y total de sólidos disueltos	31
8.2.2- Alcalinidad y pH	31
8.2.3-Dureza	32
8.2.4- Nutrientos	34
8.3- Clorofila-a	40
8.4- Productividad Primaria	46
8.5- Densidad y riqueza de especies de fitoplancton	50
8.5.1-Gráficos caja con bigote y muesca de nanoplancton autotrófico	55
8.6- Densidad de picoplancton autotrófico (APP)	56
8.7-Prueba de correlación	61
8.7.1- Correlación de clorofila-a con nanoplancton autotrófico y APP	64
9-Discusión de resultados	65
10-Conclusiones	95
11-Referencias	97
Anexos	105
Anexo I. Densidades promedio de todos los grupos de nanoplancton.	105
Anexo II. Densidades Promedio de APP individuales y en colonia.	106

1-Resumen

En la presente investigación se analizaron los máximos profundos de clorofila (DCM, por sus siglas en inglés) en el lago Atexcac Puebla, durante la etapa de estratificación térmica de octubre de 2015 a agosto de 2016. La finalidad del estudio consistió en evaluar la composición y abundancia de las comunidades fitoplanctónicas y del picoplancton autotrófico (APP) que los constituyen, así como su capacidad fotosintética potencial, medidas a través de la productividad primaria, realizando un diseño experimental *in situ* de los DCM al ser trasvasados a la zona eufótica y medidos en su profundidad respectiva.

En las tres etapas de la estratificación los DCM se ubicaron hacia la zona del metalimnion y parte superior del hipolimnion. Asimismo, como resultado de las diferentes condiciones experimentales de luz se encontraron variaciones en las concentraciones clorofila-a con respecto a su estadio inicial, lo que indica una respuesta fisiológica a la variación a este recurso.

La productividad primaria se incrementó en las muestras experimentales con respecto sus controles, probando la hipótesis de que el fitoplancton y el APP son fotosintéticamente activos tanto en su zona de origen (DCM), como en la zona eufótica con mayor disponibilidad de luz, siendo esta última donde se incrementa su rendimiento fotosintético.

Se encontró una variación en la composición y abundancia fitoplanctónica del DCM en los periodos de estratificación térmica. En la estratificación tardía dominio la cianobacteria *Merismopedia trolleri*, en la estratificación temprana se caracterizó por una mayor abundancia de la diatomea *Cyclotella choctawhatcheeana* y la aparición en la comunidad de la clorofita *Scenedesmus sp.* Finalmente la estratificación bien establecida presentó una mayor homogeneidad de los grupos de fitoplancton teniendo un ligero dominio la clorofita *Kirchneriella sp.* Asimismo, se encontraron variaciones en las densidades fitoplanctónicas en los tratamientos experimentales, como posible respuesta al cambio de condiciones lumínicas a las que fueron expuestos los organismos.

El APP individual y colonial presentó mayores densidades en la estratificación tardía con respecto a las otras dos etapas. Se registró un aumento de las células individuales a mayor intensidad de luz y la formación de colonias cuando ésta disminuía como una posible respuesta adaptativa.

El APP fue el principal formador de los máximos profundos de clorofila, mientras el nanoplancton contribuyó mayoritariamente en la productividad primaria en el lago Atexcac.

2-Introducción

Los organismos se han encontrado influenciados por el medio en el que se desarrollan desde el inicio de la vida en el planeta, el conocimiento de esto ha sido revisado desde las antiguas civilizaciones que tal vez sin darse cuenta realmente de lo que hacían, ya trataban de explicar muchos de los eventos que sucedían a su alrededor; así el desarrollo de la ecología como tal ha ido acrecentándose con el paso del tiempo, posiblemente y como muchos registros lo marcan desde los antiguos griegos hasta las épocas más recientes.

Sin embargo, y sin demeritar ninguna de las observaciones realizadas desde ese entonces hasta ahora, no fue sino hasta 1866 que el término ecología fue acuñado por Ernst Haeckel.

El concepto de ecología básicamente hace referencia a las interacciones y la relación que tienen los organismos con su ambiente, como lo menciona Nason (1977), todos los organismos se encuentran en un estado dinámico, tomando continuamente múltiples sustancias de su ambiente próximo, sujetándose así a variaciones tanto físicas como químicas; al mismo tiempo excretan productos al medio externo que en su mayoría lejos de ser desechos, los constituyentes orgánicos de estos llegan a desintegrarse y resintetizarse en diversas formas.

Asimismo, Krebs (1985) define a la ecología como el estudio científico de los procesos que regulan la distribución y la abundancia de organismos y las interacciones entre ellos, así como el estudio de cómo, a su vez, esos organismos sirven de medio para el transporte y la transformación de la energía y la materia a través de la biosfera (es decir, el estudio del diseño de la estructura y la función del ecosistema).

Estos conceptos pueden ser aplicados sin ningún problema a los diversos ecosistemas que actualmente se conocen, tanto terrestres como acuáticos, ya que en este caso en ambos la interacción organismos-medio ambiente se lleva a cabo a través de lo que se conoce como ciclos biogeoquímicos, los cuales de alguna

manera regulan la disposición y aprovechamiento de elementos químicos que son fundamentales para los procesos metabólicos que sustentan la vida, uno de estos ciclos es el del carbono, el cual de manera general implica una serie de procesos (en los que se incluye a la fotosíntesis) que regulan la presencia de este elemento en la biosfera.

De igual manera la Limnología es una ciencia derivada de la ecología que se encarga del estudio de las aguas continentales y es la responsable de proveer la información acerca de tanto ríos como de lagos (Lampert y Sommer, 2007), estos últimos en particular han sido considerados como pequeños escenarios en los que las interacciones ecológicas organismo-organismo y organismos-ambiente permiten estudiar de una manera más fácil la ecología. Así los lagos son considerados como microcosmos (Forbes, 1877 citado en Lampert y Sommer, 2007) dado que se considera son relativamente fáciles de muestrear, tienen límites claros y definidos y la realización de experimentos en ellos llega a ser más simple, si se les compara con ecosistemas terrestres (Lampert y Sommer, 2007).

Sin embargo, los lagos a su vez implican cierta complejidad en cuanto a sus interacciones y es por eso que surge un gran interés en su estudio, el concepto del “lago como microcosmos” implica por supuesto un concepto de “unidad ecológica” lo que a su vez supone que los principios y leyes que rigen la dinámica limnológica hacen lo mismo para otros sistemas del planeta (Lampert y Sommer, 2007).

Los cuerpos de agua lénticos dentro de los que se ubican los lagos se caracterizan por definición por ser masas de agua estancadas en una depresión del territorio, que pueden tener diversos orígenes y donde estructura lacustre tiene un alto impacto en diferentes características físicas, químicas y biológicas (Ramachandra y Solanki, 2007).

La estabilidad y la productividad de la vida de un lago depende de una amplia red de factores que van desde su origen, localización geográfica, morfometría, hasta el impacto que el ser humano puede llegar a tener sobre estos sistemas acuáticos (Roldán y Ramírez, 2008).

Así como en ecosistemas terrestres el flujo de energía y los ciclos de materia repercuten ampliamente en el desarrollo de las comunidades bióticas de los sistemas acuáticos, así factores como la penetración de la luz, la disponibilidad de nutrimentos a través de los ciclos biogeoquímicos son determinantes tanto para la composición, abundancia y desarrollo metabólico de los organismos presentes en el ecosistema.

En los lagos se presenta una zonación general, en la que se distinguen diferentes estratos o regiones en las cuales se llevan a cabo diversas interacciones ecológicas que permiten el desarrollo de dichos cuerpos acuáticos (Fig. 1)

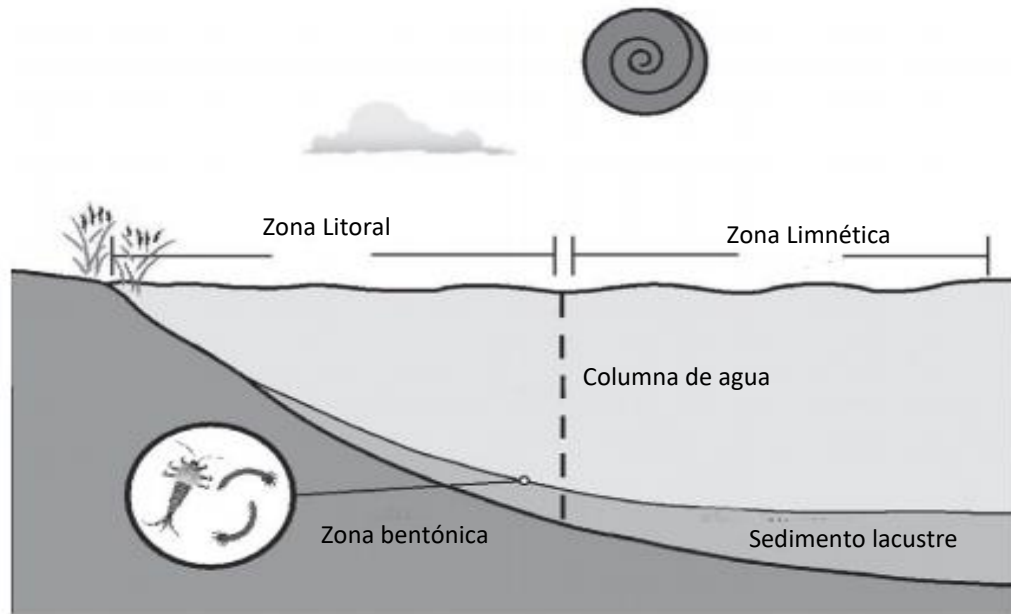


Fig. 1. Zonación general en lagos. Modificado de Lewis (2009).

Así, se tiene la zona litoral que representa un ecotono importante dado la convergencia de una zona terrestre y la zona acuática y, por otro lado, la zona limnética que a su vez se puede dividir en tres zonas importantes, la zona trofógena en la que se lleva a cabo la productividad primaria, el punto o zona de compensación en donde la producción y consumo son iguales y la zona trofólita

donde predominan los procesos de consumo. En conjunto llevan a cabo el metabolismo del cuerpo de agua (Fig. 2).

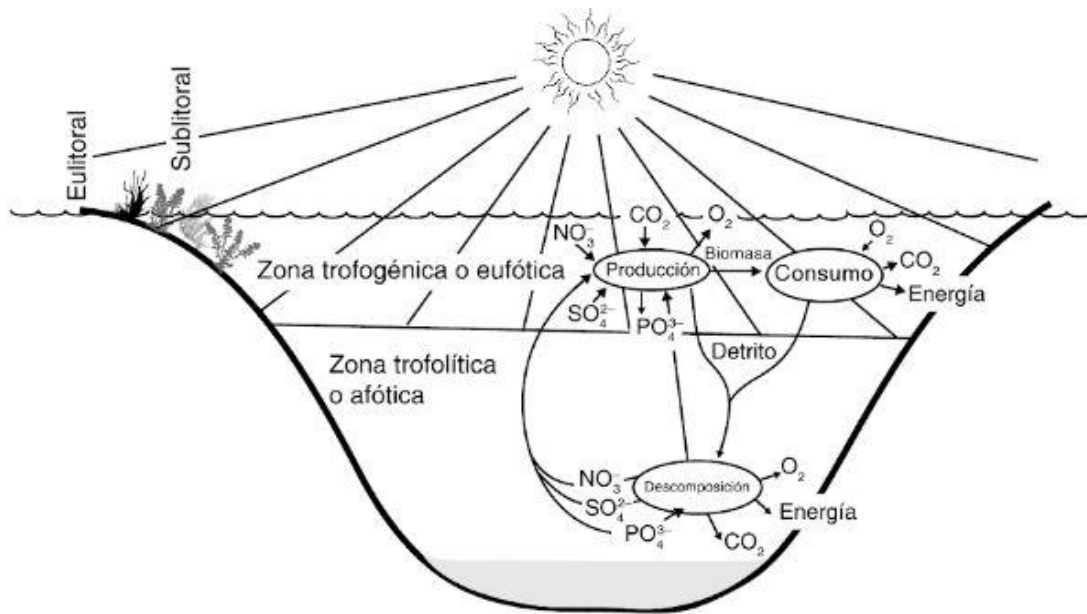


Fig. 2 Principales etapas del metabolismo de un ecosistema acuático. Tomada de Roldán y Ramírez, (2008).

Dicho metabolismo es llevado a cabo por diferentes interacciones entre el entorno y las comunidades bióticas de los sistemas, dentro de estas comunidades es donde se encuentra a los productores primarios que representan una importante parte en el funcionamiento de los ecosistemas dado que son capaces de sintetizar materia orgánica a través de diferentes procesos metabólicos propios.

2.1-Fotosíntesis y clorofila-a

La fotosíntesis es el único proceso fisiológico que asegura la renovación de oxígeno, la evidencia geológica indica que este proceso apareció en su forma oxigénica hace aproximadamente 2600 millones de años en el grupo de las cianobacterias, que fueron capaces de utilizar la energía solar para transformarla en energía química, así conforme evolucionó la vida en la Tierra también lo hizo la fotosíntesis , dando

como resultado que otros grupos como las algas y plantas realizarán también la fotosíntesis de manera oxigénica (Fig. 3) (Moreira, 2000)

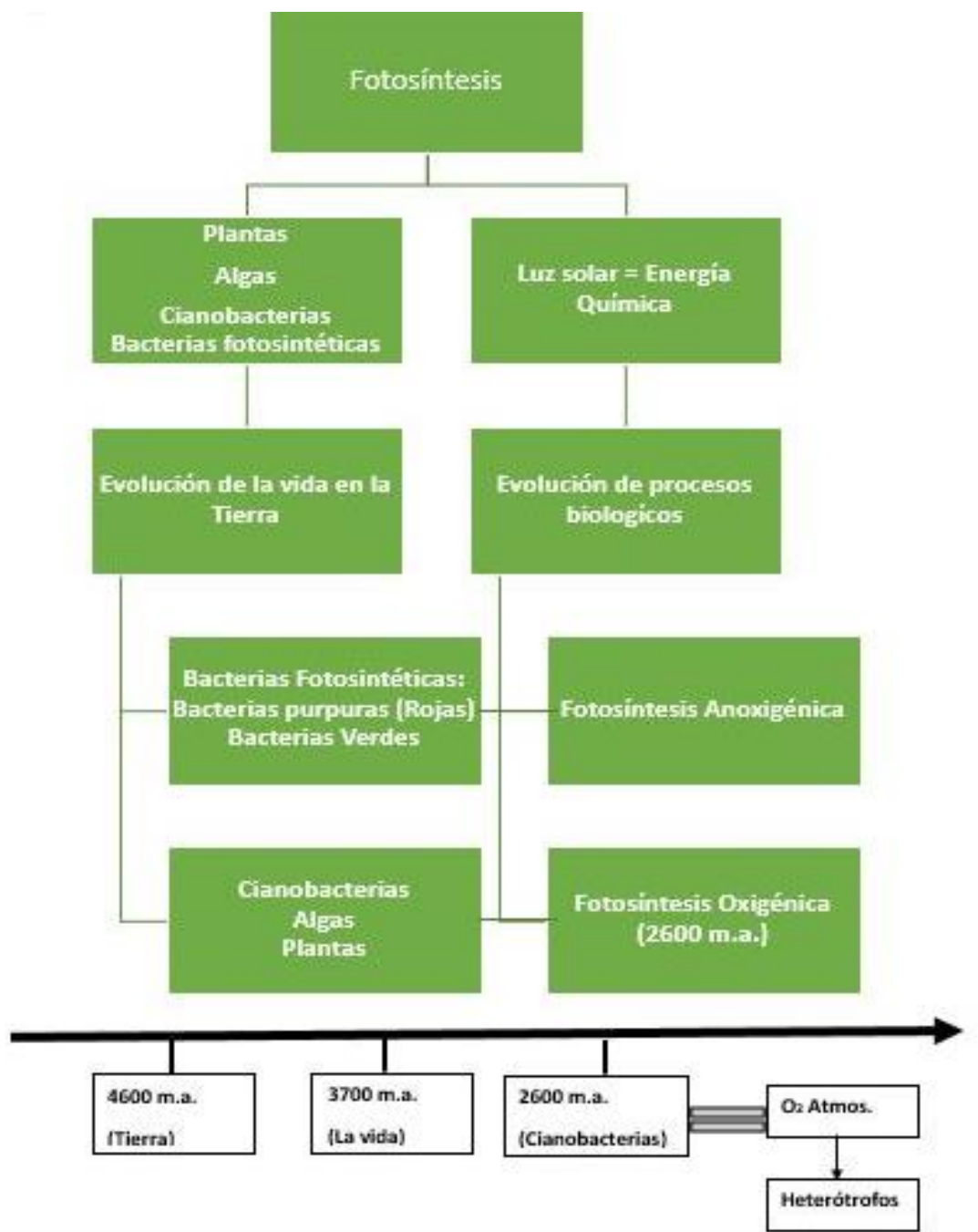


Fig. 3. Origen de la fotosíntesis y de organismos fotosintéticos. Modificada de Pérez-Urria (2009).

De esta forma se define a la fotosíntesis como el proceso por el cual las plantas, algas, cianobacterias y bacterias fotosintéticas anoxygenicas convierten la energía luminosa en energía química y es la base de todas las tramas tróficas en prácticamente todos los sistemas (González *et al.*, 2006). Asimismo, es en esencia un proceso de óxido-reducción.

Aunque en algunos organismos el proceso pueda llegar a ser diferente, en general la fotosíntesis tiene como resultado glucosa + oxígeno, esto a partir de moléculas inorgánicas de carbono (CO₂) como sustrato a reducir y el agua como dador de electrones, mediante el aprovechamiento de la energía lumínica que se almacena como energía química dentro de la molécula sintetizada (Alegria, 2016)

El proceso en general se puede expresar de la siguiente forma:



Como se ha mencionado para que este proceso se lleve a cabo se necesita de la luz solar. Esta luz es absorbida por diversos pigmentos tales como carotenoides y la clorofila a, b, c, d y f (Chen *et al.*, 2010).

La biosfera recibe la radiación solar comprendida entre los 290 y los 3000 nm de longitud de onda, pero básicamente la mayor proporción (45%) se comprende en el intervalo captado por la clorofila y por los pigmentos accesorios, es decir, entre los 380 nm y los 710 nm (Lancher, 1995), esto de manera general, pues la incidencia de la radiación sobre los organismos vivos puede verse afectada por la latitud, longitud y algunos otros factores del clima.

Asimismo, cada uno de los pigmentos (clorofilas y accesorios) presentan una diferencia en la longitud de onda que son capaces de captar (Cuadro 1). Todos los organismos fotosintéticos contienen uno o más pigmentos capaces de absorber radiación (dentro del espectro visible), estos pigmentos son los responsables de desencadenar las reacciones encargadas de la fotosíntesis. En el caso de plantas, algas y cianobacterias la membrana tilacoidal de los cloroplastos es la zona encargada del almacenaje de la energía química procedente de la energía solar.

Cuadro 1. Información adaptada de Lawlor (1993) por Manrique (2003).

Organismo	Pigmento primario	Pigmentos accesorios	Longitud de onda (nm)
Procariotas			
Bacterias purpúreas	bchl a	bchl a bchl b	Azul-violeta a rojo 470-750 Azul violeta a rojo 470-1020
Bacterias verdes sulfúreas	bchl a	bchl c	Azul a rojo 470-750
Cianobacterias	chl a	Ficocianina Ficoeritrina Aloficocianina	Violeta-azul a naranja-rojo 415-670 Naranja 630 Verde 570 Rojo 650
Eucariotas			
Algas rojas	chl a	Ficocianina Ficoeritrina Aloficocianina	Violeta-azul a naranja-rojo 415-670 Naranja 630 Verde 570 Rojo 650
Algas marrones	chl a	chl c	Violeta-azul a rojo 415-750
Algas verdes, musgos y plantas vasculares	chl a	chl b Alfa carotenos Beta carotenos Xantofilas	Violeta-azul a naranja rojo 454-670 Azul-verde 450

La clorofila es el pigmento más común entre los organismos fotosintéticos, existen varios tipos de este pigmento que se diferencian por una pequeña variación en su estructura, en general son tres las más comunes y se denominan con las letras a, b y c.

Por su parte la clorofila-a esta presente en prácticamente todos los grupos de productores primarios, tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos; en estos últimos se encuentra inmersa en los procesos metabólicos de una gran variedad de grupos fitoplanctónicos.

En todos los organismos con clorofila a y b se forman agregados entre sí y con proteínas integrales de la membrana tilacoidal (complejos antena), formando los complejos proteína-pigmento transmembrana también llamado complejo captador de luz (LHC por sus siglas en inglés). Existen dos complejos fotoquímicos denominados como fotosistema I (PSI) y II (PSII), ambos fotosistemas son física y químicamente diferentes, contiene cada uno su complejo antena y su centro de reacción, sin embargo, ambos fotosistemas se encuentran unidos por una cadena de transporte de electrones. Embebidos también en la membrana tilacoidal se hallan el complejo citocromo b_6f y la ATP sintasa, los cuatro complejos juntos llevan a cabo lo que se conoce como fotofosforilación (Pérez-Urria, 2009) (Fig. 4)

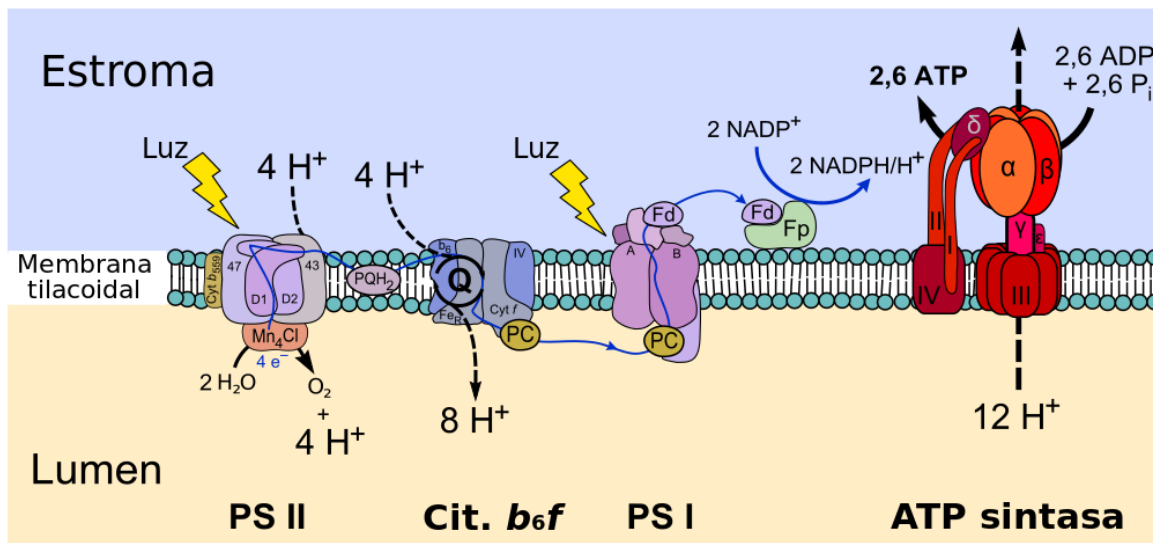


Fig. 4. Transferencia de protones y electrones durante la fotofosforilación tomado de Pérez-Urria (2009)

En los sistemas acuáticos la clorofila-a se ha utilizado ampliamente como un indicador de la biomasa en estimaciones de productividad, así como de la biomasa fitoplanctónica (González, 2013). Sin embargo, esto no necesariamente es cierto pues una gran cantidad de biomasa o una elevada productividad no necesariamente indicaría una alta concentración de clorofila-a y viceversa.

Algunas de las variables físicas cuyos cambios afectan la dinámica lacustre y por lo tanto también la de los productores primarios son la temperatura y la luz. Lo más recomendable para evaluar las concentraciones de clorofila dentro de un sistema es por medio de pruebas *in vivo* pues permiten una determinación rápida de éste pigmento además de arrojar resultados más exactos (González, 2013). Sin embargo, esto se complica principalmente debido al equipo de perfiladores que debe ser utilizado, es por eso que se opta por métodos *ex situ* donde las muestras son preservadas y posteriormente trabajadas en condiciones de laboratorio. La clorofila-a retoma una mayor importancia dado que se reconoce que se encuentra presente en prácticamente todos los grupos algales (Cuadro 2).

Cuadro 2. Distribución de pigmentos fotosintéticos entre algas y cianobacterias. Clorofila a, b y c. Modificado de Wetzel (2001)

División	Cyanophyta	Prochlorophyta	Glaucophyta	Rhodophyta	Heterokontophyta/ Chrysophyceae	Heterokontophyta/ Xanthophyceae	Heterokontophyta/ Eumastiomatophyceae	Bacillariophyceae	Raphidophyceae	Haptophyta	Cryptophyta	Dinophyta I	Dynophyta II	Euglenophyta	Chlorarachiniophyta	Chlorophyta
Clo-a	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Clo-b		X												X	X	X
Clo-c					X	X		X	X	X	X	X	X			

2.2-Fitoplancton y picoplancton autotrófico

Uno de los componentes biológicos más importantes dentro de los ecosistemas son los productores primarios, en el caso de los sistemas acuáticos parte de esta función tan importante lo lleva a cabo el fitoplancton, el cual interviene en el reciclaje de los nutrientes, así como en la transferencia de energía (Gil *et al.*, 2009).

El término fitoplancton como muchos otros términos derivan del griego y se forma a partir de las palabras *phyton* (Planta) y *planktos* (errante) (Oliva *et al.*, 2014), haciendo alusión básicamente a que en general son organismos que dependen de las corrientes de agua para desplazarse.

El papel ecológico de estos organismos retoma importancia al ser considerados todavía como base en las redes tróficas y como indicadores de la calidad de los sistemas acuáticos (Oliva *et al.*, 2014). Según Reynolds (1996), se puede clasificar al fitoplancton de acuerdo con su tamaño de la siguiente forma:

- Picoplancton (0.2-2 μm)
- Nanoplancton (2-20 μm)
- Microplancton (20-200 μm)
- Mesoplancton (200-2000 μm)

Los organismos fitoplanctónicos presentes en aguas continentales pueden ser procariontas tal es el caso de las cianobacterias las cuales presentan clorofila-a, ficoeritrina, ficocianina entre otros, así mismo no presentan estructuras de locomoción y en general tienden a ser tóxicas. Por otro lado, se pueden encontrar organismos eucariotas entre los que se encuentran grupos como:

- **Glaucophyta**
- **Euglenozoa**
- **Cryptophyta**
- **Haptophyta**
- **Dinoflagellata**
- **Ochrophyta (Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Raphidophyceae, Eustigmatophyceae y Xanthophyceae)**
- **Chlorophyta (Prasinophyceae, Trebouxiophyceae, Chlorophyceae)**
- **Charophyta (Klebsormidiophyceae, Zygnematophyceae y Mesostigmatophyceae)**

(Oliva *et al.*, 2014)

A nivel mundial se tienen registradas alrededor de 15,000 especies fitoplanctónicas de las cuales México cuenta con 1,025 aproximadamente el 6.8 % de las algas continentales del mundo, los principales grupos hallados corresponden a Bacillariophyceae, Cyanophyceae y Chlorophyceae de acuerdo con Oliva *et al.*, (2014).

Cuando se habla de productividad primaria, usualmente se habla de los organismos fitoplanctónicos de mayor tamaño como base de las redes tróficas, en general la productividad primaria se asocia con el fitoplancton de talla grande (>2 µm) en sistemas lacustres de origen volcánico, (Villareal *et al.*, 2013). Sin embargo, esto puede ser cuestionable dado que hay otros organismos fotoautótrofos que pueden estar desempeñando un papel importante dentro de los sistemas acuáticos, particularmente en los ambientes poco productivos.

Tal es el caso de picofitoplancton un grupo de organismos de entre 0.2 y 2 µm, que comprende a las picocianobacterias procariontas y a los fotótrofos eucariotas, estos se encuentran distribuidos a lo ancho del planeta en diferentes lagos y en el océano (Stockner & Antia, 1986). En aguas dulces está representado principalmente por cianobacterias del género *Cyanobium* y por organismos del género *Chlorella* (Komárek, 1996).

Específicamente el picoplancton autotrófico (APP por sus siglas en inglés) fue descrito en los años 70 (Johnson & Sieburth, 1979). El picofitoplancton es de gran importancia en la transferencia de carbono dentro de los sistemas marinos y en numerosos lagos, se considera que en aguas ultraoligotróficas entre el 50 % y 70% de la incorporación de carbono se debe a este tipo de organismos (Callieri, 2007).

Dependiendo del estado trófico del cuerpo de agua el APP puede ser parte importante de la comunidad fitoplanctonica incluso llegando a tener un papel importante en la incorporación de carbono orgánico para las redes tróficas acuáticas (Jasser, 2006).

De acuerdo con un modelo propuesto por (Stockner, 1991), la importancia relativa del APP se entiende mediante el aporte que tienen estos organismos a la biomasa fitoplanctónica y de la productividad primaria dentro de los sistemas acuáticos.

2.3-Productividad primaria

La productividad primaria permite evaluar la capacidad de captación de energía de los organismos autotróficos, a través de su evaluación se conoce la tasa de incorporación de carbono inorgánico durante la fotosíntesis por parte de los productores primarios (Montoya y Aguirre, 2010). La distribución vertical de la productividad primaria fitoplanctónica es determinada principalmente por factores tales como la intensidad de la radiación luminosa, la disponibilidad de nutrientes, la transparencia y la mezcla de los sistemas acuáticos (Montoya y Aguirre, 2010).

La productividad y producción pueden fácilmente llegar a interpretarse como similares, sin embargo, es importante aclarar sus definiciones pues, aunque son relacionables entre sí, conceptualmente representan aspectos diferentes de las comunidades bióticas. De esta manera la productividad es la tasa de fijación de carbono inorgánico a partir de procesos llevados a cabo por organismos fotoautótrofos. La producción es la formación de nueva biomasa (B) de una población o nivel trófico, incluyendo la materia orgánica eliminada (E) durante un periodo de observación: $P = \Delta B + E$ (Lampert y Sommer, 2007), también puede ser interpretada como el aumento de biomasa por una unidad de tiempo por un área o volumen. Estos mismos autores definen a la producción primaria como la síntesis de materia orgánica a partir de componentes inorgánicos a través de procesos como la fotosíntesis y/o la quimiosíntesis.

2.4- Máximos profundos de clorofila (DCM)

Los máximos profundos de clorofila (DCM, por sus siglas en inglés) pueden ser entendidos de acuerdo con Camacho (2006), como máximos absolutos de concentración de clorofila-a que se encuentran en las capas profundas de los lagos estratificados.

Este fenómeno se presenta de manera frecuente en aguas claras de características oligo y mesotróficas (White y Matsumoto, 2012). Dichas condiciones de los lagos asociadas con la estratificación vertical y con la disminución nutrimental del epilimnión permite que haya suficiente paso de luz hacia el metalimnión y al hipolimnion superior, en estas zonas la disponibilidad nutrimental puede ser mayor (Reynolds, 1992). Así este abasto nutrimental y la disponibilidad de luz puede favorecer el crecimiento de algunas algas (Amand y Carpenter, 1993).

Durante el periodo de estratificación de los lagos, los productores primarios planctónicos, así como algunas eucariotas y cianobacterias pueden acumularse a profundidades considerables (Fee, 1976), sin embargo, durante el periodo de mezcla esto no pasa debido a que la turbulencia provocada impide la acumulación de dichos organismos a cualquier profundidad, por lo tanto, provoca la desaparición de estas poblaciones.

De acuerdo con Cullen (1982) los DCM se generan debido a diferentes factores físicos en los ambientes acuáticos como los antes mencionados (Densidad y temperatura), así mismo hay otros factores que afectan la distribución vertical de la clorofila entre estos incluyen el pastoreo profundo de zooplancton, el hundimiento y acumulación pasiva de fitoplancton debido a la tasa de hundimiento y la densidad, cambios en la relación de carbono con la clorofila provocada por fotoadaptación, fotoinhibición del fitoplancton, el aporte de nutrimentos provenientes de aguas más profundas hacia la zona eufótica por procesos de difusión y el desplazamiento de fitoplancton móvil en busca de evitar la depredación (Camacho, 2006).

Según Clegg *et al.*, (2012) se cree que la importancia ecológica de los DCM es su influencia en las redes tróficas y recirculamiento de nutrientes, de la misma forma se menciona que en la formación de los DCM pueden involucrarse a una o varias especies de fitoplancton mismas que al estar sometidas a diversas presiones selectivas recurren a la generación de adaptaciones (como las antes mencionadas) o estrategias como la acumulación o migración de organismos con el fin de asegurar su supervivencia.

3-Antecedentes

El fenómeno de los máximos profundos de clorofila es conocido desde finales de las décadas de los 70's y principios de los 80's con trabajos de autores como Fee (1976) y Cullen (1982), en los que básicamente se realizaban descripciones del fenómeno hallado en sistemas oceánicos; hacia la década de los 90's el estudio de los DCM comenzó a describirse para sistemas continentales.

Más recientemente otros autores además de describir este fenómeno se han interesado por explicar las causas a las que se debe el desarrollo de los DCM: Nincevic *et al.*, (2002), Camacho (2006), White y Matsumoto (2012), Clegg *et al.*, (2012), trabajos en los que se estudian factores como la disponibilidad de luz, nutrientes para organismos fitoplanctónicos y cuáles de estos se encuentran conformando a los DCM.

Sterner (2010) estudió las comunidades de fitoplancton y la productividad primaria en el lago Superior (EU-Canadá); asimismo, encontró una máxima producción a profundidades significantes, que, aunque dichas profundidades fueron menores a donde se encontraron los DCM, están muy cercanas al punto de formación de tal fenómeno. Por otro lado, aunque los estudios aquí presentados como antecedentes pertenecen a lugares en su mayoría templados y por lo cual su comportamiento hidrodinámico y demás características difieren del lago del presente estudio se realiza la comparación dada la incipiente información de los DCM en sistemas similares a Atexcac.

Los lagos tropicales de la cuenca oriental entre los que se encuentra Atexcac, son un conjunto de sistemas que se han venido estudiando desde hace ya varios años, de estos se pueden mencionar el trabajo de Arredondo-Figueroa *et al.*, (1983) en los que se describe la morfometría y batimetría de estos lagos.

Por otra parte, en el lago Alchichica perteneciente a la misma cuenca y que presenta características similares a las de Atexcac como el comportamiento térmico (monomítico cálido) y por supuesto su origen, se han descrito junto con la diversidad fitoplanctónica y perfiles de clorofila la presencia de máximos profundos de clorofila (González *et al.*, 2015).

Para el lago Atexcac el primer trabajo en el cual se involucra al fitoplancton por medio de la productividad primaria fue llevado a cabo entre febrero de 2013 y enero de 2014, en dicho trabajo se evaluó el estado trófico del lago Atexcac, la dinámica de la biomasa clorofílica y la fijación de carbono del fitoplancton y su relación con la hidrodinámica del sistema; asimismo, en dicha investigación se tienen los primeros registros de los máximos profundos de clorofila para este sistema (Rojas, 2017).

En una primera instancia se presentó un DCM de abril a julio 2013 entre los 15 y 25 metros, y de septiembre a noviembre entre los 20 y 30 metros. Asimismo, Cárcamo (2017) realizó la evaluación de las concentraciones de clorofila-a y la productividad primaria para el año 2014 en Atexcac y en el lago vecino llamado La Preciosa.

Por su parte Arellano y González (2011) realizaron un análisis de la dinámica del picoplancton procarionte del sistema y lo relacionaron con diferentes variables físicas y químicas del lago Atexcac.

4-Planteamiento de problema

Aunque se conoce la formación de máximos profundos de clorofila en sistemas lacustres poco productivos como los lagos maar de la cuenca oriental, que presentan un proceso de estratificación prolongada por comportarse como monomícticos cálidos, como el lago de Atexcac, se desconoce en este sistema que organismos lo constituyen, que papel desempeñan, si realizan fotosíntesis en estas profundidades y si siguen siendo funcionales como productores primarios.

5-Hipótesis.

De acuerdo con la concentración de clorofila-a presente en los DCM en el lago Atexcac si ésta es funcional se espera que al transferir una muestra a la zona eufótica presente actividad fotosintética cuantificable a través del incremento de la productividad primaria.

Como resultado de la transferencia experimental de muestras del DCM a la zona eufótica, se esperan variaciones en la densidad de APP y fitoplancton debido al incremento en las condiciones de luz.

6-Objetivos

6.1- Objetivo general

- Determinar el potencial productivo de la clorofila-a encontrada en los organismos que conforman el máximo profundo de clorofila (DCM) del lago Atexcac a partir de pruebas experimentales de productividad primaria en la zona eufótica.
- Evaluar la composición y abundancia de los organismos que constituyen los DCM y su variabilidad experimental.

6.2- Objetivos particulares

- Determinar las concentraciones de clorofila-a en la zona eufótica y en el DCM.
- Evaluar la productividad primaria en las zonas eufótica y en la del DCM, así como la de las muestras trasvasadas del DCM a la zona eufótica.
- Determinar la abundancia de picoplancton autotrófico (APP) en el DCM, zona eufótica y en los tratamientos experimentales.
- Determinar la riqueza de especies y abundancia del fitoplancton en el DCM, zona eufótica y en los tratamientos experimentales.

7-Método

7.1-Zona de estudio.

El lago Atexcac de acuerdo con su comportamiento térmico se clasifica como monomítico cálido, con un proceso de mezcla en la época del invierno hemisférico y de estratificación la parte restante del año con base en la clasificación térmica propuesta por Lewis (1983).

El lago Atexcac, se ubica en la cuenca oriental a un costado del poblado San Luis Atexcac, Puebla. Es uno de los seis lagos tipo maar de la zona, es decir originados por una explosión volcánica de origen freático-magmática, también conocidos localmente como Axalapascos (en náhuatl, ollas de arena con agua). Sus coordenadas geográficas son: 19° 19' 50.68'', 19° 20' 12.30'' N y 97° 26' 45.99'', 97° 27' 15.37'' W (Fig. 5 y 6). Se encuentra a 2340 m s.n.m. Su área y volumen aproximados son 0.29 Km² y 6.10x10⁶ m³ respectivamente (Arredondo-Figueroa, 1995 citado en De la Lanza Espino & García, 2002), la profundidad máxima a la fecha es de 34 m (Cárcamo, 2017).

La temperatura ambiental promedio 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 sub-húmedo con lluvias en verano), 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 rosetófilo 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*).

El lago se encuentra inmerso en el cráter compuesto principalmente por material volcánico, así la composición química del agua está dominada por iones de sodio y cloro, con una salinidad aproximada de 6.1 mg L⁻¹, una alcalinidad de 1501 mg CaCO₃ L⁻¹ (Armienta *et al.*, 2008) y un pH que varía entre 8.1 y 9.3 (Vizuet, 2015).

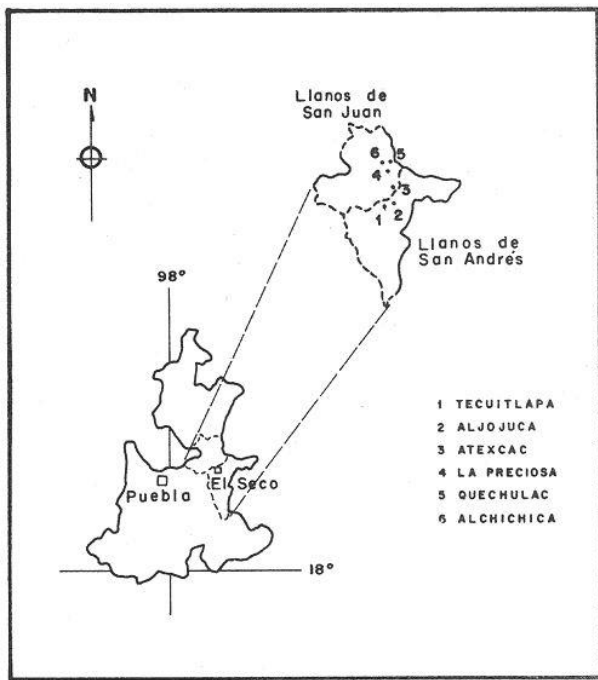


Fig. 5. Ubicación de la Cuenca Oriental y los lagos cráter en Puebla (Tomado de Ramírez-García y Novelo, 1984).

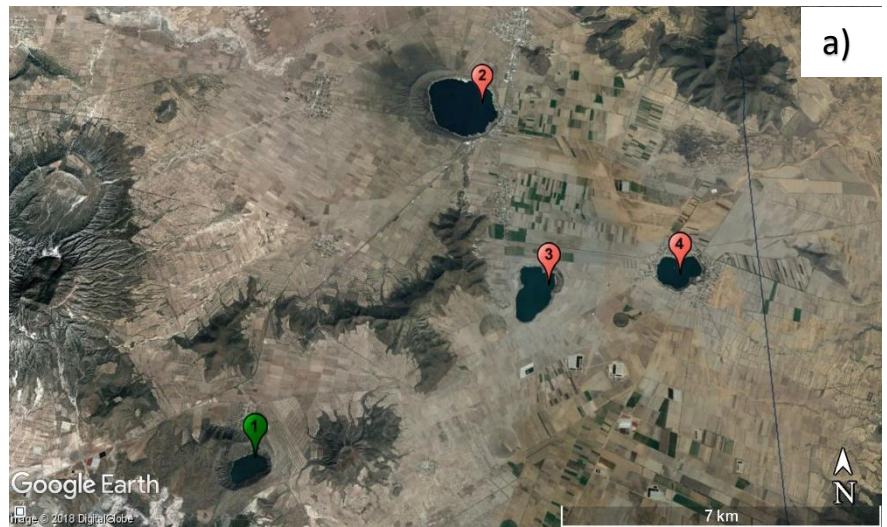


Fig. 6. **a)** Ubicación del lago Atexcac (verde 1) junto a lagos vecinos de la misma cuenca (rojo) Alchichica (2), La Preciosa (3) y Quechulac (4) (Google Earth, 2018). **b)** Lago Atexcac (Google Earth, 2018).

7.2-Trabajo en campo

El montaje del experimento se llevó a cabo una vez por cada etapa hidrodinámica de la estratificación (temprana, bien establecida y tardía) a partir del mes de octubre de 2015 y hasta agosto de 2016, excluyendo a la mezcla por no ser parte de los factores formadores de DCM.

Para llevar a cabo el trabajo primeramente se determinó el perfil vertical de temperatura y oxígeno disuelto del lago, para lo cual se tomaron muestras de agua con una botella Van Dorn marca Wildco (volumen 2.5 L) de acuerdo con la estratificación del sistema, se midió la temperatura en intervalos de 5 m en el epilimnion, de un m en la termoclina y de 10 m en el hipolimnion una de las profundidades, así como la concentración de oxígeno disuelto con un oxímetro marca Hach (precisión $\pm 0.05 \text{ mg L}^{-1}$), ubicando la termoclina.

Se determinó la visibilidad al disco de Secchi, a partir de la cual se obtuvo la amplitud de la zona eufótica, para el lago se multiplicó por un factor de corrección de 3.5 (Cole, 1988 en Roldán y Ramírez, 2008). Con esta información con base en estudios previos del lago (Rojas, 2017) se eligió preliminarmente la profundidad aproximada donde se encontraba el DCM de acuerdo con la fase de estratificación: en la ET 23 m, en Etemp 15 m y EBE 16 m, de estas profundidades se tomaron las muestras para el trasvase.

7.2.1-Productividad primaria y diseño experimental

El muestreo para productividad primaria se llevó a cabo por medio del método de botellas claras y oscuras (Gaarder y Gran, 1927) y ΔO_2 , el cual consistió en tomar muestras con la botella Van Dorn, a las profundidades del DCM mencionadas anteriormente y la zona eufótica (entre 9 y 12 m) a las cuales se les midió la concentración inicial de oxígeno por medio de un oxímetro marca Hach (precisión $\pm 0.05 \text{ mg L}^{-1}$). Posteriormente se tomaron las muestras de agua de los máximos profundos de clorofila con la misma botella muestreadora y se incubaron por un período de 4-5 horas (entre las 11:00 y 16:00 horas) en las profundidades evaluadas de la zona eufótica para después volver a ser medidas las concentraciones de oxígeno disuelto. Asimismo, se incubaron por el mismo tiempo muestras control las

cuales correspondían con la profundidad del DCM (variable de acuerdo con la etapa de la estratificación) de donde fueron tomadas (Figura 7). Para todos los casos se tomó una muestra y dos repeticiones. Se realizó la comparación de todas las muestras para determinar la actividad productiva en dichas zonas del lago.

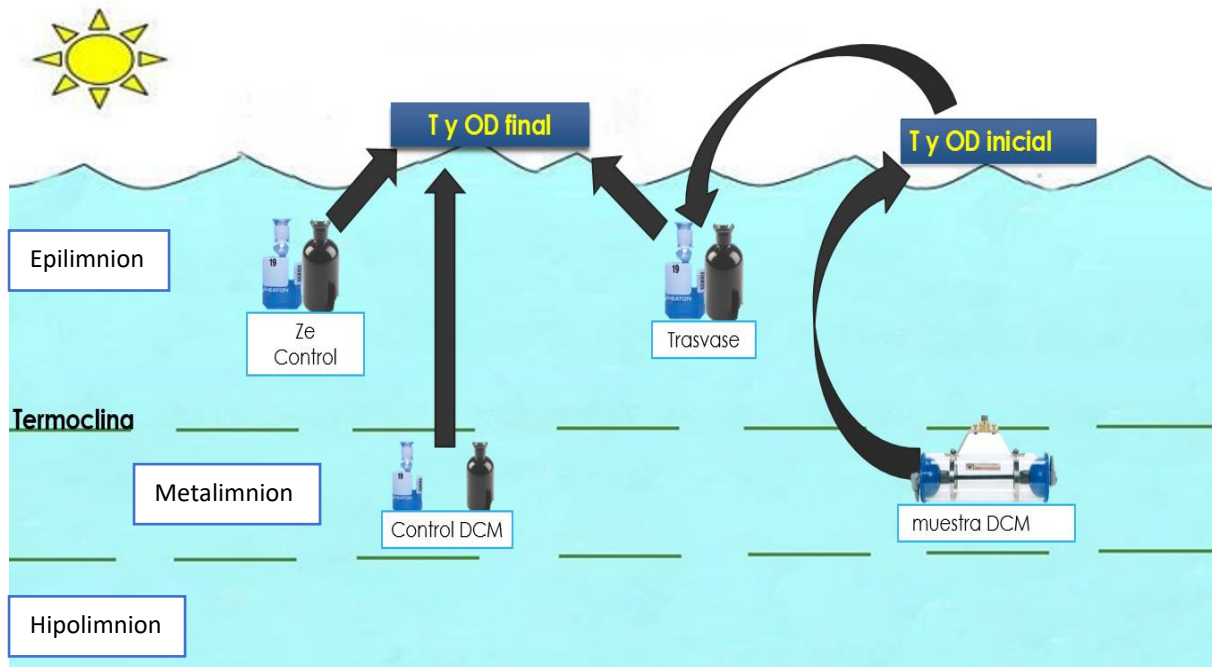


Fig. 7. Diseño experimental para evaluar la productividad de los DCM.

Para todos los casos de las siguientes variables se tomaron las muestras con la botella Van Dorn a las profundidades correspondientes del DCM y zona eufótica mismas que variaron de acuerdo con las etapas de estratificación.

7.2.2-Clorofila-a

Las muestras de agua para determinar clorofila-a, se almacenaron en botellas de plástico color ámbar de 60 mL tanto para muestras iniciales, muestras control y las experimentales.

7.2.3-APP

Para analizar el APP las muestras de agua se almacenaron con botellas ámbar de 60 mL, se agregó formol libre de bacterias, para que al llenar la botella se tuviera una concentración final del 2% de este fijador químico (Porter y Feig, 1980).

7.2.4-Fitoplancton

Para el fitoplancton muestras de agua con un volumen no menor a 200 mL se fijaron con lugol básico en botellas de plástico y se almacenaron en oscuridad para evitar la degradación por la luz.

7.2.5-Parámetros físicos y químicos

Se midieron parámetros *in situ* tales como la dureza de calcio y dureza total por el método de titulación con EDTA (complejométrico), la dureza temporal o dureza de carbonatos se obtuvo de la alcalinidad total como CaCO_3 y la dureza permanente como la diferencia de la dureza total menos la temporal. La alcalinidad por el método de indicadores fenolftaleína y anaranjado de metilo (APHA, AWWA, y WPCF., 2012), la conductividad eléctrica y el total de sólidos disueltos (TDS) con un multiparámetro marca Corning (precisión de $\pm 0.01 \text{ mS cm}^{-1}$ y $\pm 0.01 \text{ g L}^{-1}$ respectivamente) y pH con un potenciómetro de la marca PHMETER (precisión de $\pm 0.01 \text{ pH}$).

7.2.6-Nutrientos

Al mismo tiempo que se medía el perfil vertical en la columna del sistema se tomaron con la botella Van Dorn las muestras de agua para evaluar los nutrientes en botellas blancas de polietileno de 1L de capacidad, se preservaron con hielo y en oscuridad.

7.3-Trabajo de laboratorio y gabinete

7.3.1- Productividad Primaria

El método de las botellas claras y oscuras (Gaarder y Gran, 1927) se fundamenta en el supuesto de que la cantidad de oxígeno producido durante la fotosíntesis guarda proporción directa con la producción de fotosintatos (carbohidratos), es decir que por cada molécula de oxígeno producida también se fija un átomo de carbono.

De esta manera las botellas claras expuestas a la luz se encuentran realizando la fotosíntesis generando así una variación en la cantidad de oxígeno, que a su vez es proporcional a la de carbono fijado, al mismo tiempo en estas botellas se llevan procesos de respiración por parte de los organismos fotótrofos, por lo cual, el remanente de oxígeno de dichos procesos es proporcional a la cantidad de carbono fijada lo que constituye la productividad neta. Por su parte las botellas oscuras al estar aisladas de la luz generan que estos organismos solo puedan realizar los procesos de respiración propios de su metabolismo consumiendo así el oxígeno presente (Webber y Thurman, 1991). De tal manera la productividad primaria se puede medir por cambios en concentración de oxígeno (Badillo *et al.*, 2010) y puede ser expresada de la siguiente forma:

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

Donde la a productividad bruta (PB) es igual a la diferencia de la concentración de oxígeno de la botella clara (Bcl) menos la botella inicial (Bi), más la botella inicial menos la botella oscura (Bo) todo dividido entre el tiempo de incubación de las botellas. Para este estudio se optó por tomar la botella inicial de la botella clara y también la de la botella oscura por separado, con el fin de disminuir el grado de error en las mediciones.

La respiración se expresa de la siguiente forma

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

De tal forma la respiración (R) es igual a la diferencia de la concentración de oxígeno disuelto de la Botella inicial (Bi) menos la de la Botella Oscura (Bo) entre el tiempo de incubación.

Y finalmente la productividad neta:

$$PN = \frac{Bcl - Bi}{\Delta t}$$

Es decir que la productividad neta es igual a la diferencia de la concentración de oxígeno de la botella clara (Bcl) menos la botella inicial (Bi) entre el tiempo de incubación.

Esta productividad neta esta expresada hasta el momento en g O₂ dia⁻¹ por lo tanto y de acuerdo con la proporcionalidad de la producción de oxígeno y la cantidad de carbono fijado se debe transformar a g C dia⁻¹ (Rojas, 2017), de la siguiente forma:

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

De esta forma se obtiene la cantidad de carbono neta que se fijó durante el proceso de fotosíntesis en g C m⁻³ d⁻¹.

7.3.2-Clorofila-a

Se llevó a cabo por medio del método de fluorometría (Arar y Collins, 1997). Para la filtración muestras de agua (volumen entre 5 mL y 15 mL) se usaron membranas de fibra de vidrio blancas GF/F110 (0.7 µm) y un sistema de filtrado (una jeringa y filtro adaptable a la jeringa), realizando un filtrado por cada botella clara y cada obscura, y tres filtrados para cada una las muestras iniciales del perfil del lago, dichas membranas se colocaron en tubos y se le adicionaron 5 mL de acetona al 90% y con un macerador se procedió a triturarlas, la mezcla obtenida fue vertida en tubos de ensaye totalmente oscuros adicionando 5 mL más de acetona. Los tubos fueron conservados en refrigeración a 4 °C por 24 horas para la extracción de la clorofila-a, pasado este tiempo se centrifugaron las muestras a 2500 rpm durante 20 minutos para separar la fase líquida de interés del sobrante con las membranas trituradas. Posteriormente se utilizó un fluorómetro marca TURNER 10-AU-005 con sensibilidad de 10 partes por trillón de rodamina en agua potable para la lectura de la concentración de clorofila.

7.3.3-APP

Se filtraron para cada una de las muestras de agua (de las botellas claras y oscuras) y muestras iniciales entre 5 y 10 mL utilizando membranas de

policarbonato blancas de 0.2 μm marca Millipore (Weisse, 1993). Posteriormente la observación de las muestras se realizó en un microscopio de epifluorescencia marca Leica (Alemania) con el filtro verde CY3 que permite la visualización de organismos con autofluorescencia (Callieri y Stockner, 2002) por pigmentos como ficocianina y ficoeritrinas para realizar conteos de células individuales y colonias de las mismas.

7.3.4-Fitoplancton

Las muestras se sedimentaron en cámaras con un volumen de 44.6 mL siguiendo el método de Utermhöl (1931, 1958; citado en Edler y Elbrachter, 2010), con un tiempo tentativo de 48 hrs por muestra, dado el tamaño de las células del lago observadas en estudios previos (Ortega com. pers.). Posteriormente se realizó la contabilización de 100 organismos de las especies más dominantes, o al menos 20 campos en un microscopio invertido marca Olympus con un objetivo 100x, obteniendo un intervalo de confianza del 95 % (Edler y Elbrachter, 2010). La determinación fue realizada de acuerdo con la morfología de los organismos observados, empleando la guía de Wehr y Sheath (2003) y la base digital Algaebase (Guiry y Guiry, 2017)

Para determinar la densidad de los organismos se procedió a utilizar la siguiente ecuación:

$$Celulas L^{-1} = N * \left(\frac{At}{Ac} \right) * \frac{1000}{V}$$

Donde:

N: número de células contadas

At: área total de la cámara de conteo (mm^2)

Ac: área de conteo de la cámara (mm^2)

V: volumen de conteo de la cámara (mL)

7.3.5-Nutrientos

Se evaluaron las concentraciones de nutrientes por medio de procedimientos colorimétricos de espectrofotometría con un equipo UNICO (modelo S-2150 series, precisión $\pm 2\text{nm}$) de acuerdo con APHA, AWWA, y WPCF (2012).

- nitratos (método del ácido fenoldisulfónico)
- nitritos (método del ácido sulfanílico)
- amonio (método de azul de indofenol)
- fósforo reactivo soluble (método de cloruro estañoso)
- fósforo total (método fosfomolibdato con digestión)
- Silicatos (método de molibdosilicato)

7.3.6- Bases de datos

En todos los casos y para todos los apartados del método se realizaron bases de datos y gráficos utilizando la hoja de cálculo del programa Excel del software Microsoft Office 2016®.

7.3.7-Análisis estadísticos

Para el análisis estadístico de los tratamientos del experimento se realizó un análisis exploratorio de datos a través de los diagramas de cajas con bigote (Salgado, 2010) y se probaron los supuestos de normalidad con la curva de probabilidad, homocedasticidad con la prueba de Levene, con la finalidad de definir si se podría utilizar estadística paramétrica. Incluso se hicieron transformaciones logarítmicas para ajustar los datos sin conseguirlo en algunas variables.

Así, las variables que cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad se evaluaron por análisis de varianza de Fisher de una vía con la finalidad de validar si existían diferencias significativas entre los tratamientos (Triola, 2004).

Para las variables que no cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica se emplearon pruebas de Kruskal-Wallis (Marques, 1990).

Se utilizó una correlación de Spearman para evaluar el grado de asociación entre parámetros físicos, químicos y biológicos (Marques, 1990).

El procesamiento de datos se realizó con los paquetes estadísticos IBM® SPSS® Statistics versión 23.0.0.0 y STATGRAPHICS Centurion XVI.I

8-Resultados

8.1-Hidrodinámica

El periodo de estudio comprendió el proceso de estratificación térmica en el lago, que se puede subdividir en temprana (marzo-junio), bien establecida (julio-septiembre) y tardía (octubre-diciembre), caracterizadas por la ubicación e intensidad de la termoclina. Así, conforme avanzó la estratificación se observó una

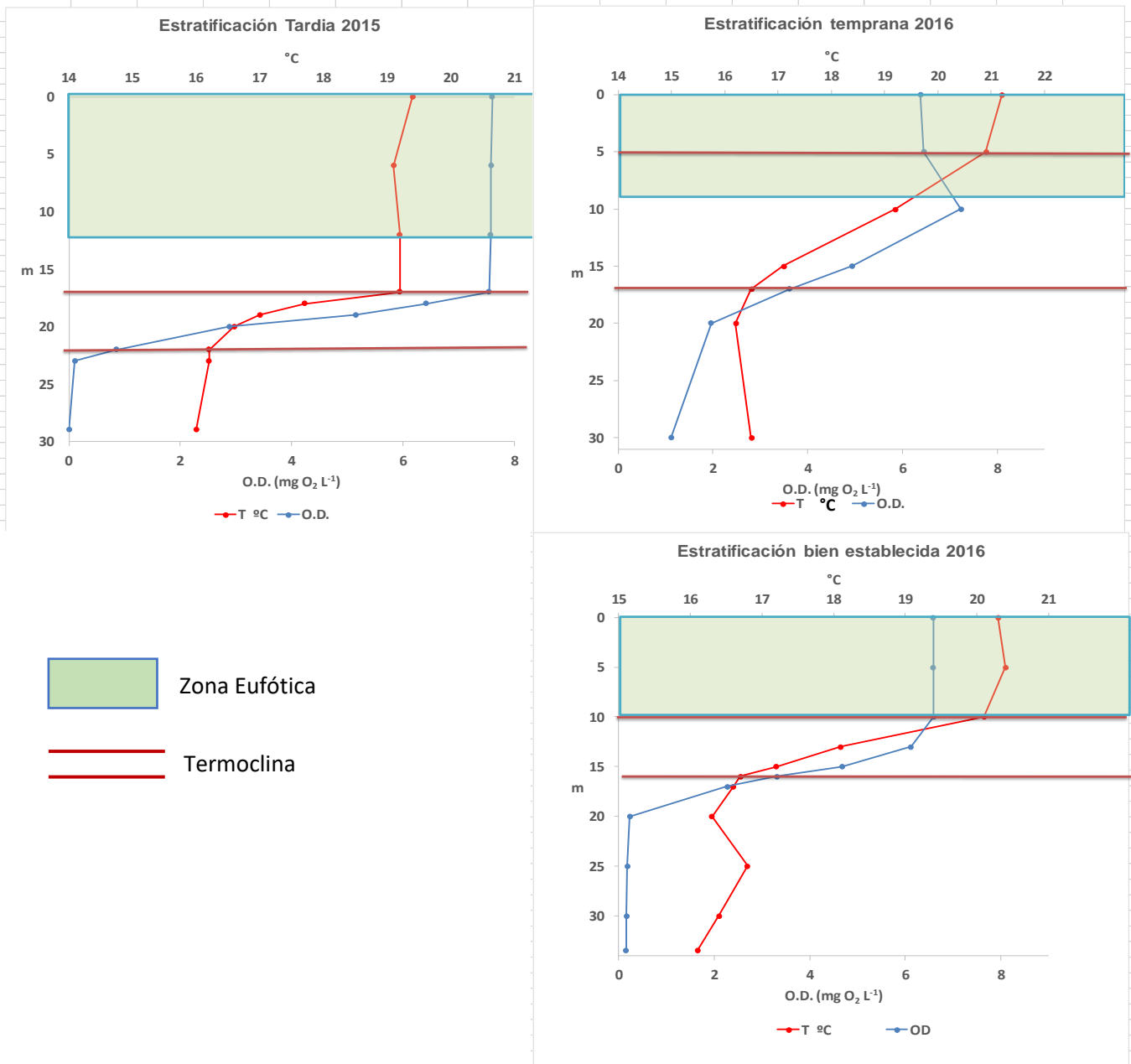


Fig. 8. Perfiles verticales de la dinámica térmica y de oxígeno disuelto del lago Atexcac durante el periodo de estudio. Se consideraron las 3 etapas hidrodinámicas de la estratificación, excluyendo el periodo de mezcla.

profundización de la termoclina y una variación entre la amplitud de los estratos (Fig. 8). Durante la estratificación tardía del año 2015 la temperatura registrada varió de 19.4°C en la superficie a 16°C hacia el fondo del sistema. Se presentó una disminución en la concentración de oxígeno disuelto de 7.6 mg O₂ L⁻¹ en la superficie a 0 mg O₂ L⁻¹ en el fondo, es decir condiciones de anoxia hipolimnética.

La zona eufótica en este período, presentó una amplitud de 12 metros, así mismo el epilimnion se vio delimitado hasta los 17 metros donde comenzó la termoclina que tuvo una amplitud de 5 m y un gradiente de 0.70 °C por metro de profundidad definiendo así al metalimnion hasta los 22 m, durante esta etapa tanto la amplitud del metalimnion como del hipolimnion se vieron reducidos como es común que suceda antes de iniciar el periodo de mezcla.

Para la estratificación temprana de 2016 los valores de temperatura fueron de los 21°C a 16.5°C y la concentración de oxígeno disuelto de 6.38 a 1.12 mg O₂ L⁻¹. Tanto la zona eufótica como el epilimnion se vieron reducidos a los 9.6 y 5 metros respectivamente, lo que conllevó a que parte de la termoclina se encontrara dentro de la zona eufótica. Se observó un metalimnion más amplio que en el periodo anterior con una amplitud de 12 metros y un gradiente de la termoclina de 0.30 °C por metro de profundidad. Así mismo, se encontró un incremento en la concentración de oxígeno disuelto (7.24 mg O₂ L⁻¹) dentro del metalimnion para después disminuir gradualmente conforme aumentó la profundidad, el hipolimnion incremento su amplitud, iniciando en los 17 metros y continuando hasta el fondo.

La estratificación bien establecida presentó una variación térmica que fue de 20.3°C en la superficie a 16.1°C en el fondo, el oxígeno disuelto varió de 6.59 en la superficie a 0.15 mg O₂ L⁻¹ hacia el fondo. También se caracterizó por un epilimnion con una profundidad de 10 metros, una termoclina más angosta que fue de los 10 a los 16 metros presentando un gradiente de variación la termoclina de 0.43 °C por cada metro. Además de que el “top” de la termoclina coincidió con el fin de la zona eufótica, el hipolimnion por su parte inicio a los 16 metros y continuo hasta el fondo del sistema, así mismo, se registró un incremento en la temperatura (16.3°C a

16.8°C) a los 25 metros es decir dentro del mismo estrato, para luego disminuir nuevamente (16.4°C).

8.2- Parámetros físicos y químicos

8.2.1- Conductividad eléctrica y total de sólidos disueltos

Estos dos parámetros directamente relacionados fueron los que menor variación presentaron, por una parte, se encontró que la conductividad eléctrica varió entre las etapas de $10.97 \text{ mS cm}^{-1} \pm 1.26$ a $12.38 \text{ mS cm}^{-1} \pm 0.24$, mientras que la cantidad de total de sólidos disueltos se halló entre $5.51 \text{ g L}^{-1} \pm 0.62$ y $6.25 \text{ g L}^{-1} \pm 0.04$, para ambos casos el valor más bajo se presentó en la estratificación tardía de 2015 y el valor más alto durante la estratificación temprana de 2016. Por su parte se registraron 12.23 mS cm^{-1} para conductividad eléctrica y 6.13 g L^{-1} en la estratificación bien establecida (Fig.9).

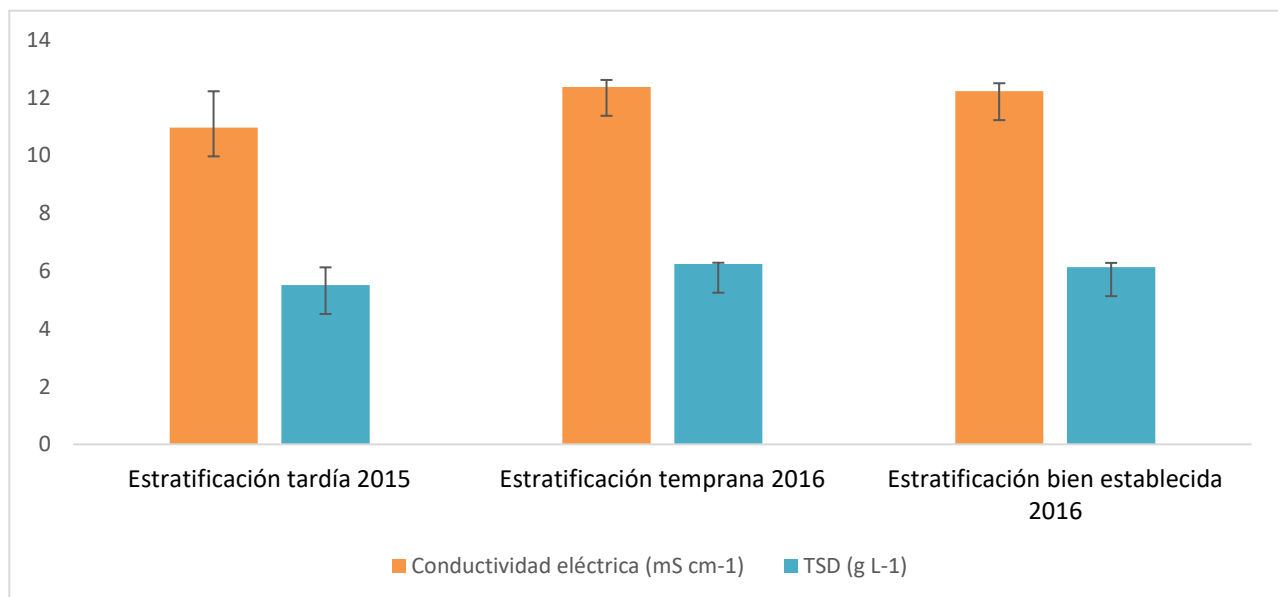


Fig. 9. Comportamiento de la conductividad eléctrica y el total de sólidos disueltos.

8.2.2- Alcalinidad y pH

Durante el periodo de estudio se encontró que los valores promedio de pH fueron de 9.01 ± 0.17 para la estratificación tardía 2015, en la estratificación temprana el pH descendió a 8.64 ± 0.05 y por último se elevó en la estratificación bien establecida a 8.87 ± 0.21 , presentando principalmente un carácter alcalino. En cuanto a la alcalinidad se consideró la que correspondía a carbonatos y a la de

bicarbonatos, para la alcalinidad de carbonatos se presentaron concentraciones de entre $346.67 \text{ mg L}^{-1} \pm 44.59$ y $385.38 \text{ mg L}^{-1} \pm 50.43$ y para los bicarbonatos de entre $940 \text{ mg L}^{-1} \pm 70.32$ y $929.69 \text{ mg L}^{-1} \pm 123.79$, en ambos casos así como en el pH los valores disminuyeron hacia la estratificación temprana (346 mg L^{-1} y 866 mg L^{-1} , respectivamente) para después volverse a incrementar en la bien establecida (Fig. 10).

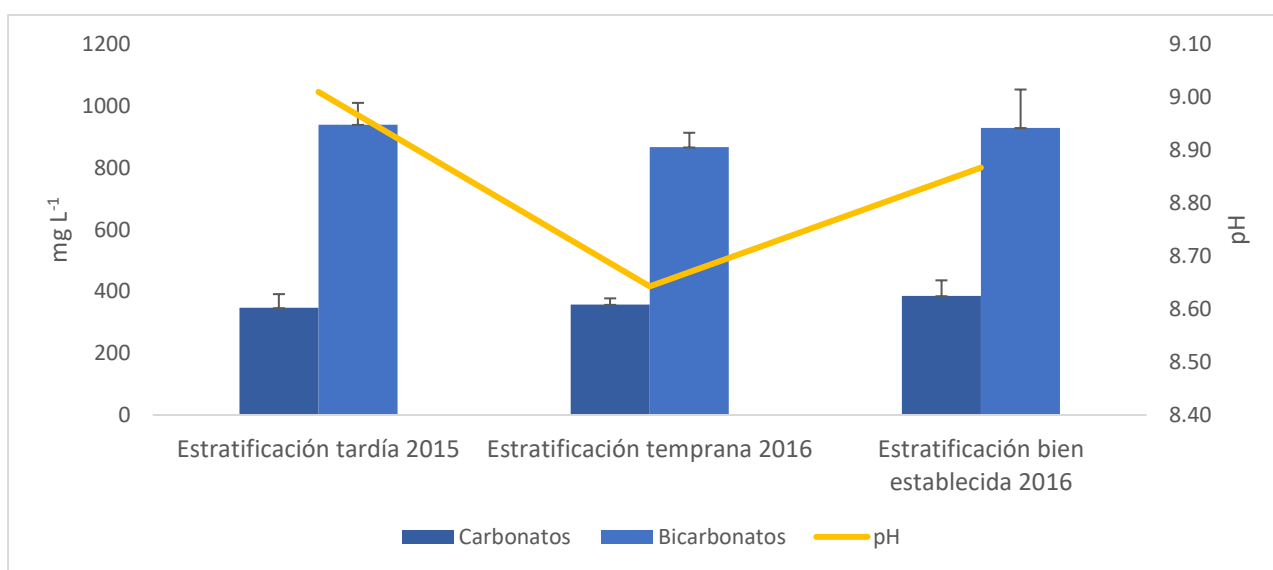


Fig. 10. Comportamiento promedio del pH y de la alcalinidad de carbonatos y bicarbonatos durante las tres etapas de la investigación.

8.2.3-Dureza

Durante las tres etapas hidrodinámicas la dureza de calcio presentó valores entre $78.26 \text{ mg L}^{-1} \pm 16.02$ y $104.27 \text{ mg L}^{-1} \pm 21.10$ teniendo esta máxima concentración durante la estratificación temprana para después descender en el periodo bien establecido a $59.29 \text{ mg L}^{-1} \pm 26.94$.

Asimismo, la dureza total presentó un comportamiento de constante descenso desde la estratificación tardía hasta la bien establecida donde los valores de concentración fueron de $2921.1 \text{ mg L}^{-1} \pm 195.22$ a $2604.26 \text{ mg L}^{-1} \pm 115.46$ respectivamente. La dureza temporal mostró una variación promedio que fue de los

1224.28 mg L⁻¹ a los 1315.07 mg L⁻¹ teniendo la mayor concentración en la estratificación bien establecida. De la misma forma la dureza permanente alcanzó valores promedio mayores a los de la dureza temporal, así las concentraciones fueron de 1289.19 a 1637.46 mg L⁻¹ siendo este último valor el registrado en la estratificación tardía (Fig. 11).

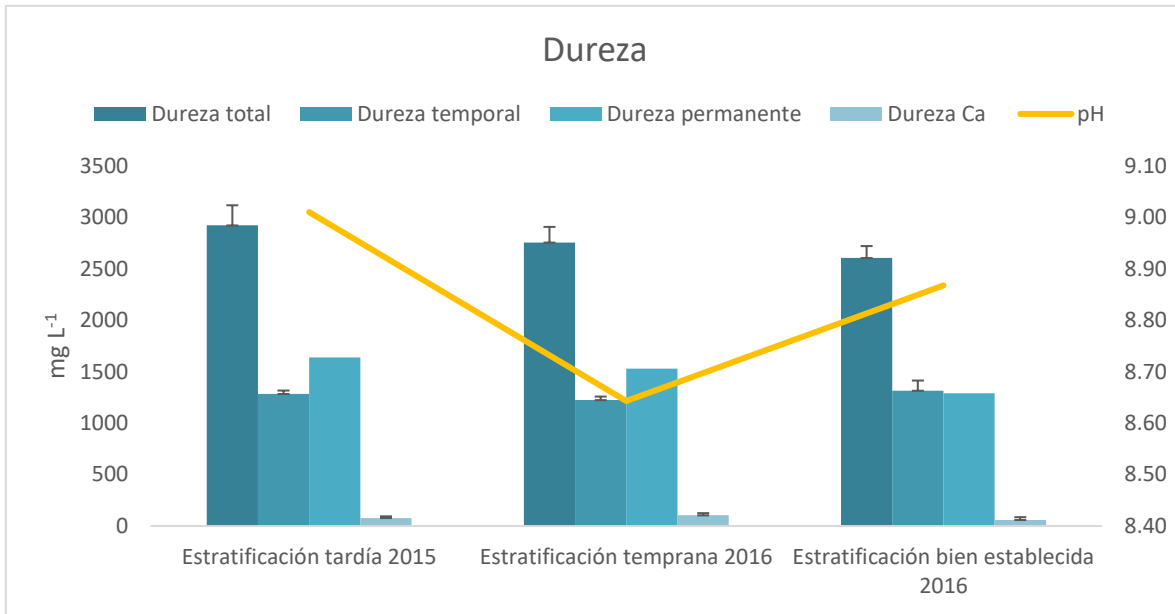


Fig. 11. Variación de la dureza durante las etapas de estratificación del lago.

8.2.4- Nutrimientos

Fósforo total

Durante la estratificación tardía 2015 la concentración de fósforo total fue incrementando conforme se avanzó en la profundidad del sistema, en la muestra más superficial se tuvo una concentración de 0.07 mg L^{-1} , mientras que en la parte más profunda tomada durante ese periodo la concentración fue de 0.30 mg L^{-1} . Para la estratificación temprana 2016 la concentración de la profundidad más cercana a la superficie presentó un valor de 0.54 mg L^{-1} , hacia la siguiente profundidad de muestreo esa concentración decayó ligeramente a 0.43 mg L^{-1} , para posteriormente incrementar a la concentración de 0.61 mg L^{-1} , esta fue la más alta registrada durante este periodo, después de esto hacia las mayores profundidades los valores se homogenizaron hacia el fondo. Finalmente, para la estratificación bien establecida, los valores presentes a través de la columna de agua no parecieron variar tanto, en la parte superficial del sistema se tuvo una concentración de 0.06 mg L^{-1} , los valores más altos se registraron a los 16 y 20 metros donde fueron de 0.19 y 0.20 mg L^{-1} respectivamente, para finalmente presentar una concentración de 0.16 mg L^{-1} en la parte más profunda del sistema (Fig. 12).

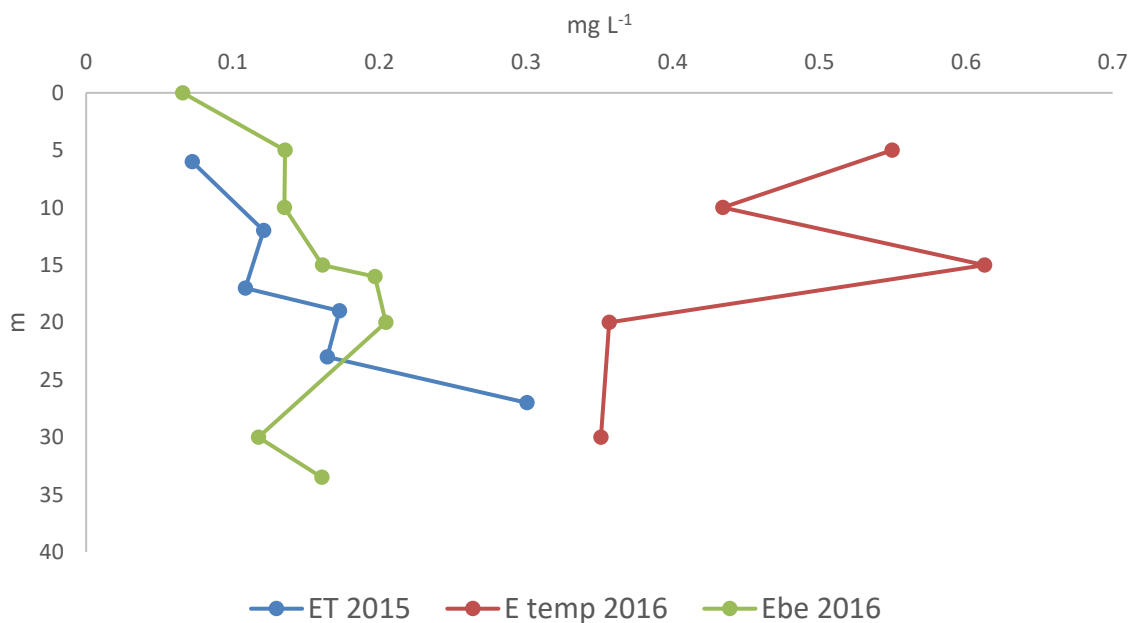


Fig. 12. Concentración de fósforo total durante los tres periodos de estratificación. Estratificación tardía 2015 (ET 2015), Estratificación temprana 2016 (E temp 2016) y Estratificación bien establecida (Ebe 2016).

Fósforo reactivo soluble

El fósforo reactivo soluble registró una concentración hacia los 6 metros de 0.04 mg L⁻¹ y prácticamente no presentó grandes variaciones a lo largo de la columna de agua durante la estratificación tardía, la concentración de 0.11 mg L⁻¹ registrada a los 12 metros es la de mayor valor, hacia el fondo se tuvo un valor de 0.04 mg L⁻¹. Por su parte para la estratificación temprana las concentraciones fueron desde 0.16 mg L⁻¹ en la superficie hasta 0.04 mg L⁻¹ en el fondo sin embargo entre los 15 y 20 metros la concentración decreció. En el caso de la estratificación bien establecida el comportamiento grafico presentó una concentración superficial de 0.04 mg L⁻¹, misma que no varió en gran medida hasta los 16 m donde la concentración fue 0.07 mg L⁻¹, para después descender nuevamente a 0.036 mg L⁻¹ (Fig. 13)

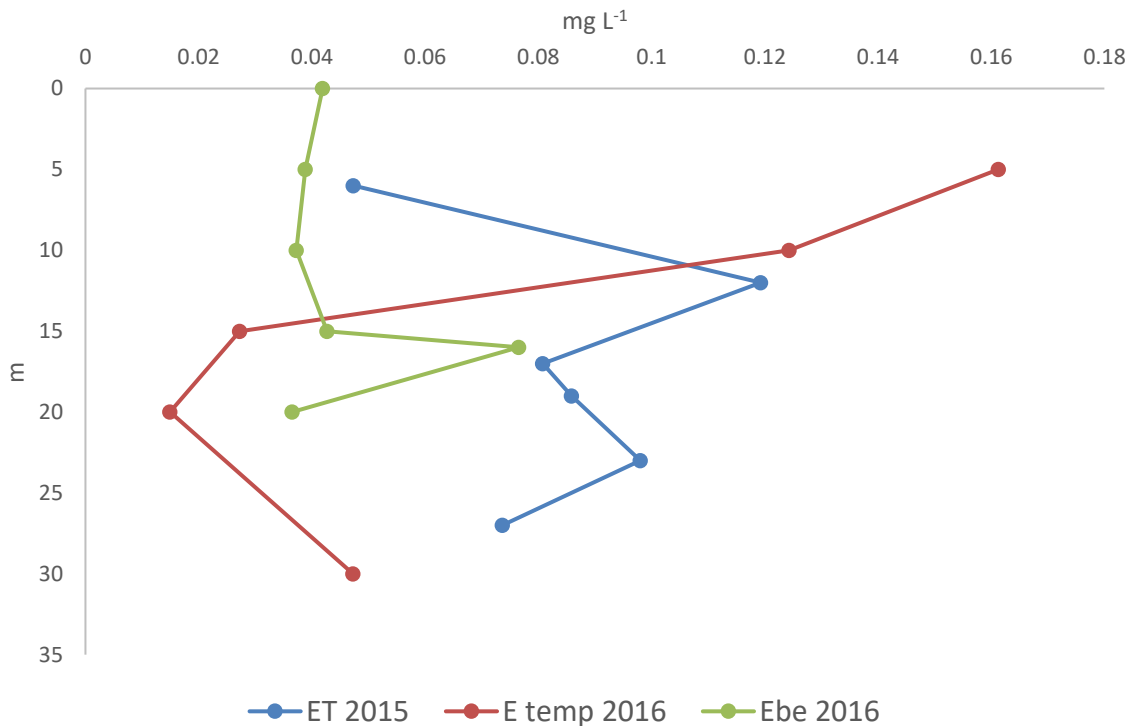


Fig. 13. Concentración de fósforo reactivo soluble durante los tres periodos de estratificación.

Nitritos

Las concentraciones registradas para los nitritos en general para las tres etapas fueron muy bajas, en el caso de la estratificación tardía las concentraciones fluctuaron entre 2.6×10^{-5} y 6.3×10^{-5} mg L⁻¹.

La estratificación temprana es la que presentó una mayor concentración de nitritos, aunque siguieran siendo bajas, la concentración correspondiente a los 5 metros fue de 0.004 mg L⁻¹, por su parte el mayor incremento se registró hasta los 20 metros donde la concentración fue 0.14 mg L⁻¹, y a los 30 metros casi al fondo se tuvo un valor de 0.009 mg L⁻¹ de nitritos.

La estratificación bien establecida se asemejó mucho al comportamiento de la estratificación tardía, aunque con concentraciones un poco mayores a esta última, la concentración superficial fue de 0.006 mg L⁻¹ y la más alta fue de 0.012 mg L⁻¹ encontrada a los 10 metros, en el fondo la concentración volvió a disminuir hasta 0.001 mg L⁻¹ (Fig. 14).

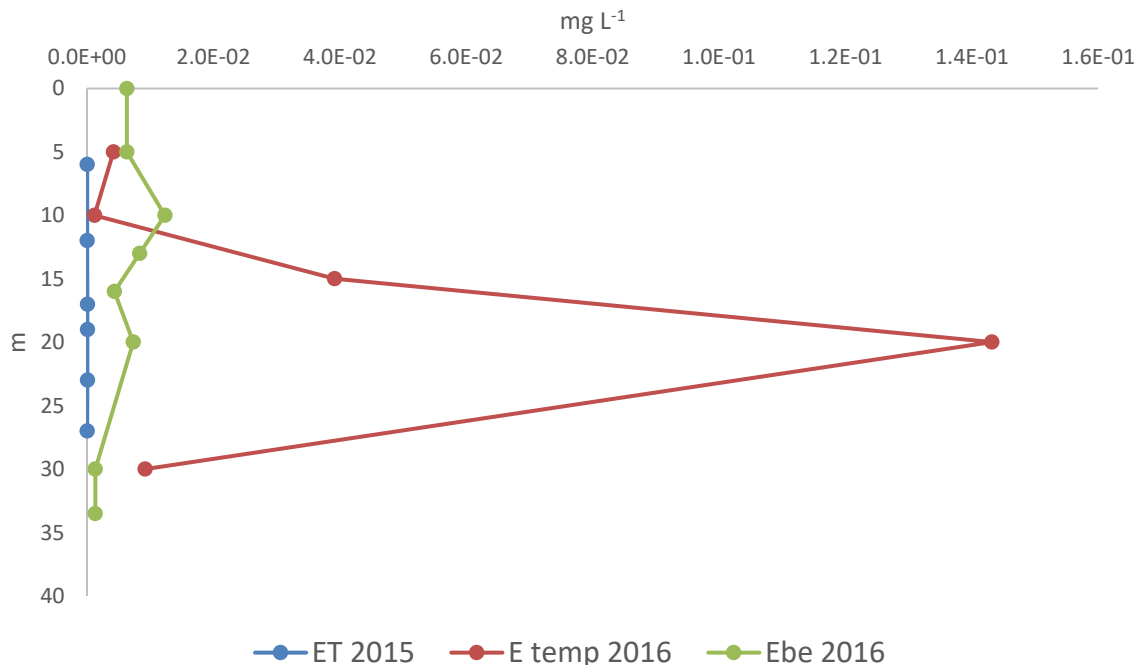


Fig. 14. Concentración de nitritos durante los tres periodos de estratificación.

Nitratos

De las tres etapas hidrodinámicas evaluadas, la estratificación tardía fue la que presentó las mayores concentraciones de nitratos, hacia la superficie se presentó una concentración de 0.14 mg L^{-1} y fue incrementando conforme aumentó la profundidad teniendo en el fondo 0.29 mg L^{-1} de nitrógeno en forma de nitrato.

La estratificación temprana vio un incremento entre los 5 m y los 15 donde hubo concentraciones de 0.002 y 0.11 mg L^{-1} respectivamente, posterior a esto las concentraciones hacia el fondo no variaron demasiado.

Las concentraciones para la estratificación bien establecida fueron las más bajas, teniendo al principio 0.06 mg L^{-1} y fue variando entre 0.03 y 0.05 mg L^{-1} en las demás profundidades (Fig. 15).

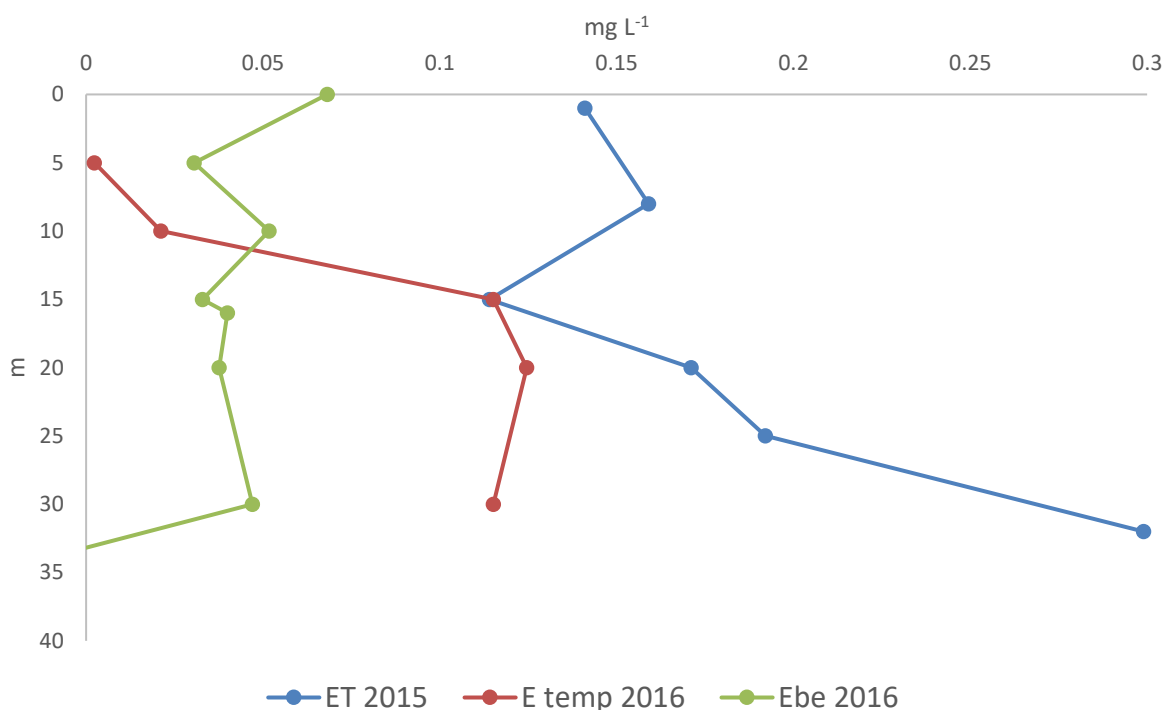


Fig. 15. Concentración de nitratos durante los tres periodos de estratificación.

Amonio

El amonio durante la estratificación tardía presentó ligeras variaciones, las concentraciones se encontraron entre 0.029 y 0.033 mg L⁻¹ con un incremento a los 17 metros de 0.04 mg L⁻¹.

En la estratificación temprana el comportamiento fue incrementando conforme a la profundidad, las concentraciones fueron de 0.06 a 0.129 mg L⁻¹.

Los valores con menor variación se presentaron en la estratificación bien establecida donde prácticamente en todas las profundidades se registró una misma concentración 0.0184 mg L⁻¹, a los 20 metros varió ligeramente a 0.0175 mg L⁻¹ y hacia el fondo a los 33.5 metros la concentración fue de 0.0188 mg L⁻¹ (Fig. 16)

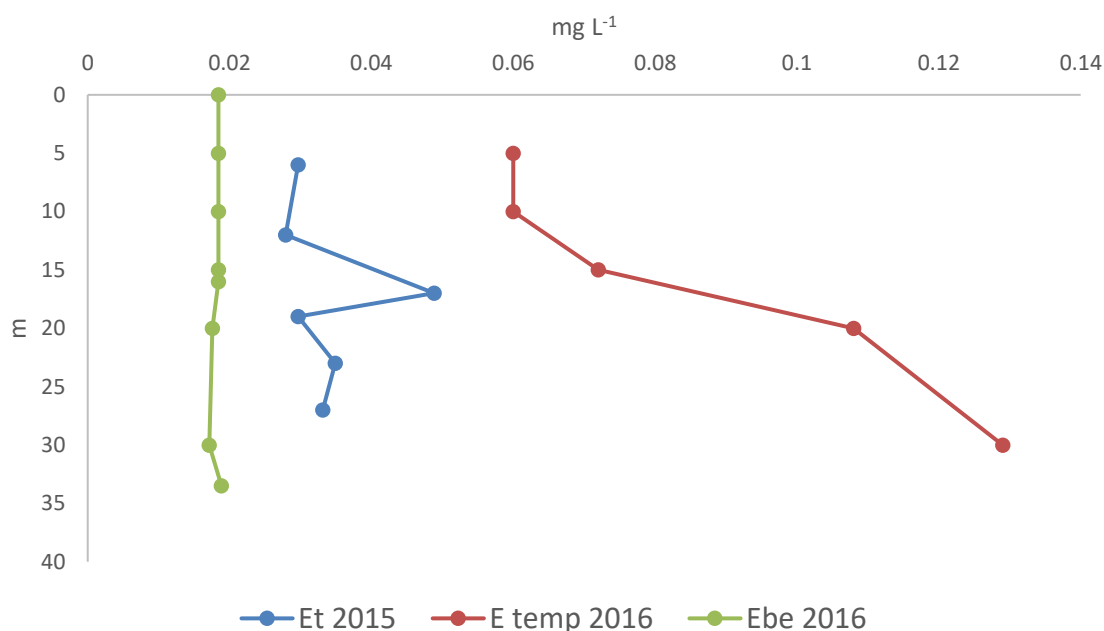


Fig. 16. Concentración de amonio durante los tres periodos de estratificación.

Silicatos

La concentración de silicatos durante la estratificación tardía registró un valor de 47.56 mg L⁻¹ en la profundidad más superficial así mismo las concentraciones más altas se obtuvieron en las profundidades 12 y 17 metros con 53 y 52.56 mg L⁻¹ respectivamente, posteriormente descender y registrar 48 mg L⁻¹ de silicatos.

De igual forma en la estratificación temprana se tuvo una concentración más baja en la superficie donde se tuvieron 48 mg L⁻¹ a los 5 metros, luego hubo un ligero descenso a los 10 metros para después presentar 62.34 mg L⁻¹, a los 15 metros finalmente los silicatos decrecieron hacia el fondo presentando 58 mg L⁻¹.

En la estratificación bien establecida se presentó un comportamiento caracterizado por el incremento y descenso en la concentración, teniendo a los 0 metros 50 mg L⁻¹, el máximo valor fue de 55.20 mg L⁻¹ a los 20 metros y al fondo se registraron 53.6 mg L⁻¹ (Fig. 17).

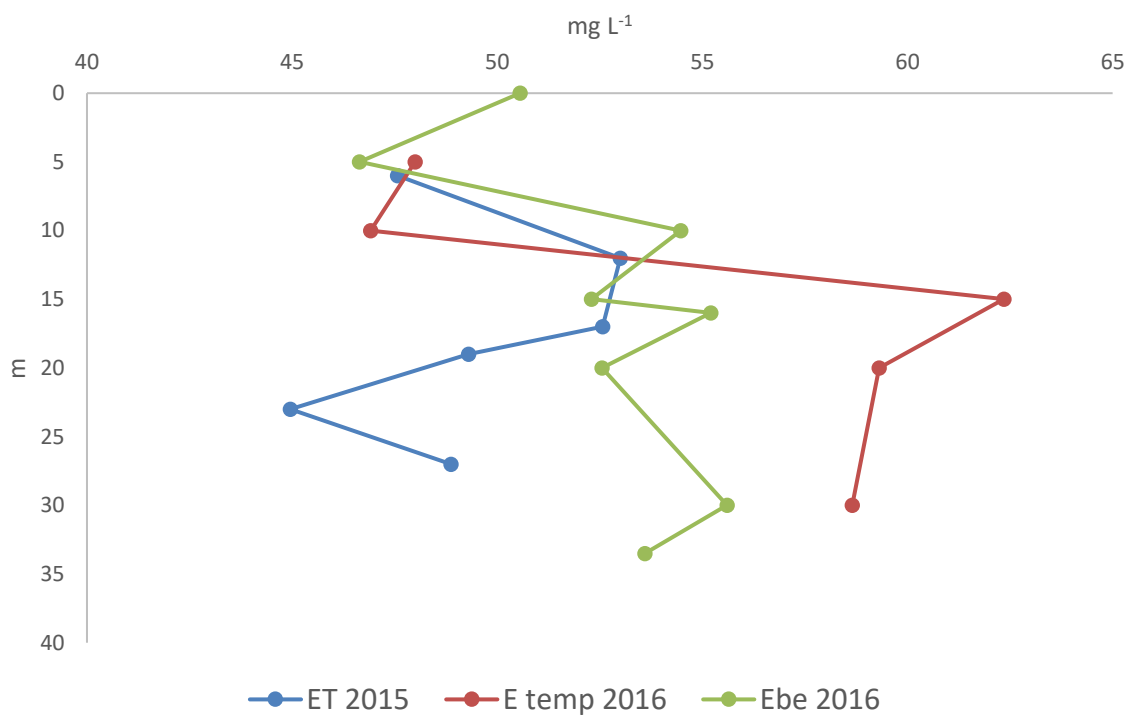


Fig. 17. Concentración de silicatos durante los tres periodos de estratificación.

8.3- Clorofila-a

En la **estratificación tardía** a los 5 metros se tuvo una concentración inicial de clorofila a de $0.21 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.06$, a los 10 metros de $0.35 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.17$, encontrándose un incremento abrupto en la muestra inicial (barra verde) de clorofila-a hacia los 23 metros de $0.81 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.29$ donde se registró el máximo profundo de clorofila (DCM) (Fig. 16).

Asimismo, se presentaron variaciones entre los tratamientos (control y trasvase) de tal manera que los controles y los trasvases se dividieron en dos tipos: botella clara y botella obscura, así se obtuvieron los siguientes resultados; en los tratamientos control de 10 metros, para botella clara se registraron $0.116 \mu\text{g L}^{-1}$, y la botella obscura $0.198 \mu\text{g L}^{-1}$, por su parte los control de 23 metros registraron $0.953 \mu\text{g L}^{-1}$ para botella clara y $1.10 \mu\text{g L}^{-1}$ para la botella obscura, siendo esta última la concentración más alta de todo el periodo. En cuanto al trasvase realizado de 23 a 10 metros en la botella clara se tuvieron $0.72 \mu\text{g L}^{-1}$ y en la botella obscura $0.695 \mu\text{g L}^{-1}$ de clorofila-a (Fig.18).

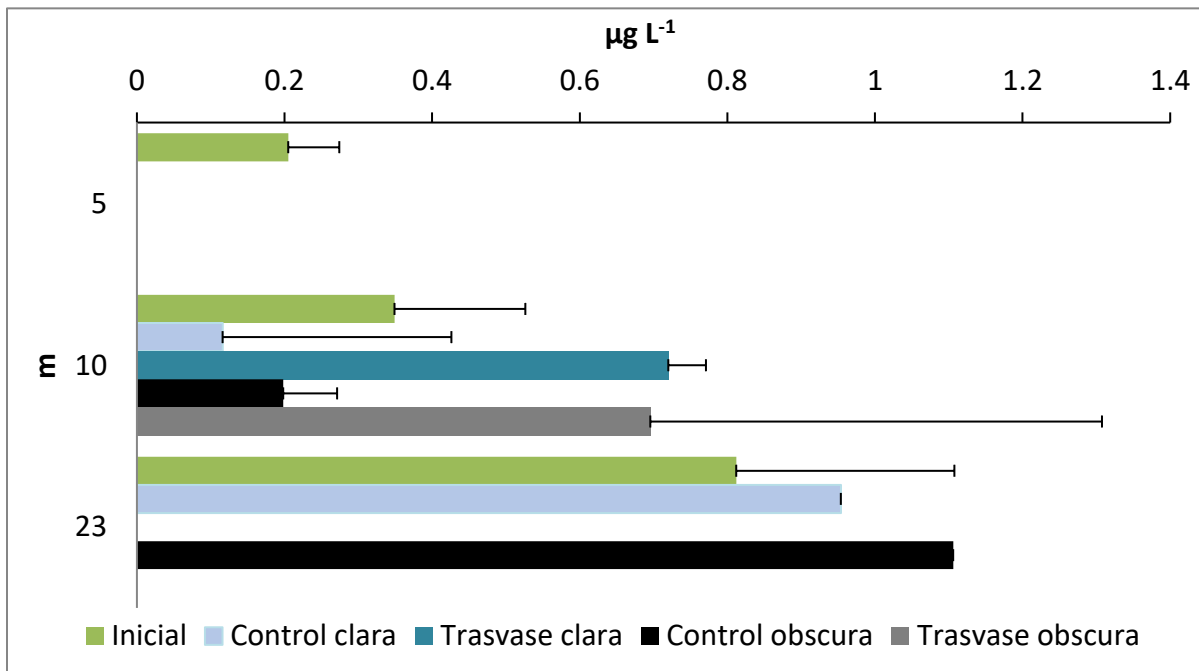


Fig. 18. Concentración de clorofila-a, registrando el DCM a los 23 metros, se presentaron variaciones en la concentración en todos los tratamientos.

Para los gráficos estadísticos se agruparon los tratamientos de acuerdo con la botella en la cual fueron incubados, de tal manera del lado izquierdo quedaron los de botella clara y a la derecha los de botella obscura, las evaluaciones iniciales quedaron al centro con la finalidad de permitir una mejor comparación con ambas botellas (esto para todos los gráficos de cajas presentes en este escrito). Durante la estratificación tardía, los resultados presentaron diferencias significativas $H=15.65$, $p < 0.05$ entre los diferentes tratamientos. Sin embargo, en los tratamientos inicial del DCM y sus trasvases (botella clara y obscura), de los cuales se esperaba hubiera variaciones más notorias no se encontraron diferencias entre estas muestras, de acuerdo con el análisis de cajas (Fig.19)

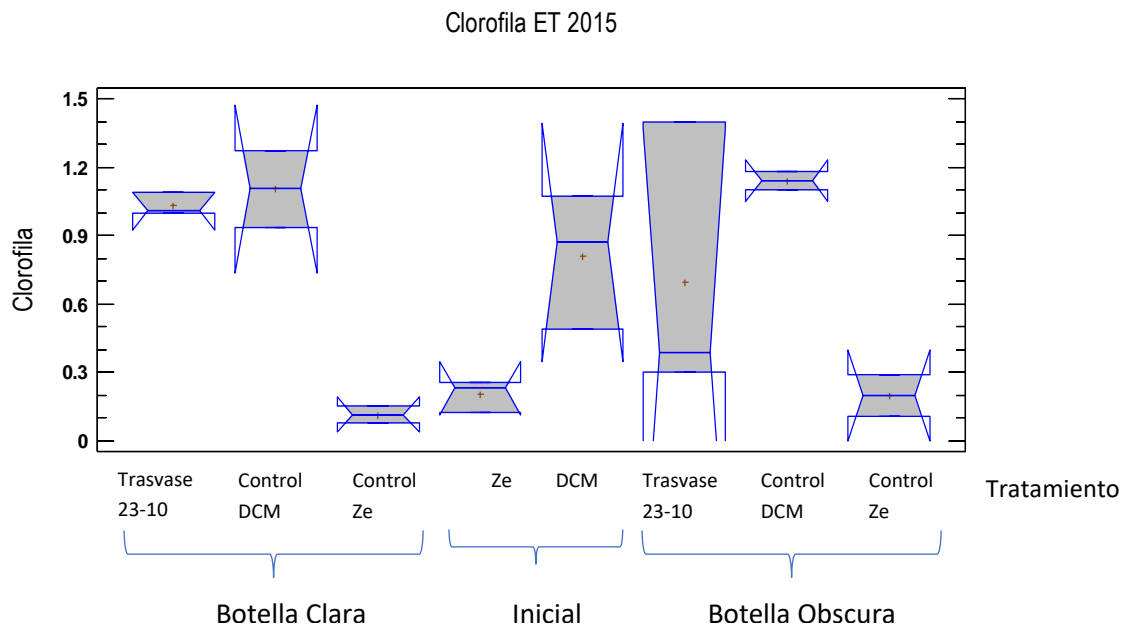


Fig. 19. Análisis de cajas múltiples con muesca de las concentraciones de clorofila en la estratificación tardía.

Para la **estratificación temprana**, las concentraciones iniciales registradas durante este periodo fueron de $0.172 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.14$ para los 5 metros, $0.668 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.21$ a los 10 metros y $3.59 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.15$ para los 15 metros donde se determinó el DCM. Las muestras control de 10 metros 0.128 y $0.380 \mu\text{g L}^{-1}$ para botella clara y oscura respectivamente. Los controles de 15 metros fueron de $2.03 \mu\text{g L}^{-1}$ en botella clara y $0.40 \mu\text{g L}^{-1}$ en botella oscura. El trasvase realizado de 15 a 10 metros registró en botella clara $0.035 \mu\text{g L}^{-1}$ y en botella oscura $0.071 \mu\text{g L}^{-1}$ de clorofila-a (Fig. 20).

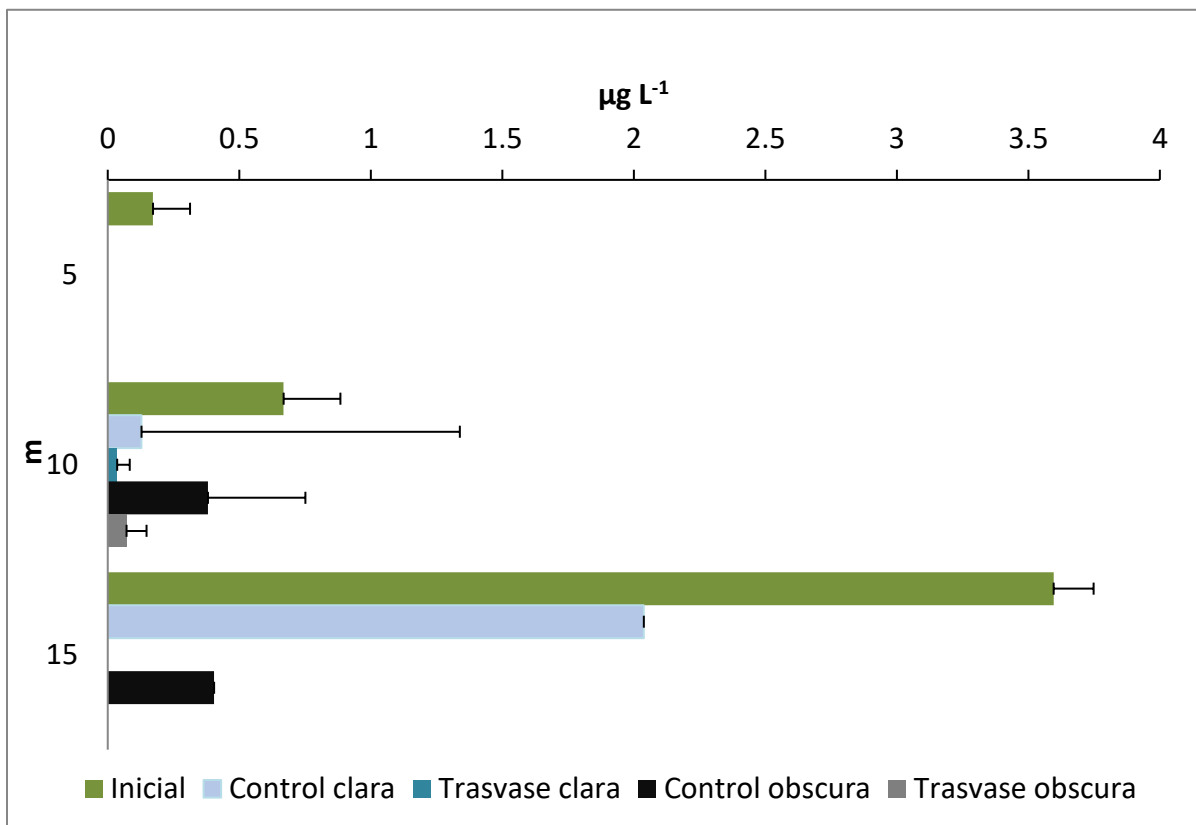


Fig. 20. Concentraciones de clorofila-a durante la estratificación temprana 2016, DCM registrado a los 15 metros.

Durante la estratificación temprana, estadísticamente se encontraron diferencias significativas $H=14.81$ $p<0.05$, entre casi todos los tratamientos (excepto el control oscuro Ze) con respecto a sus concentraciones iniciales, esto debido a la disminución de la concentración de clorofila registrado en los grupos (Fig. 21).

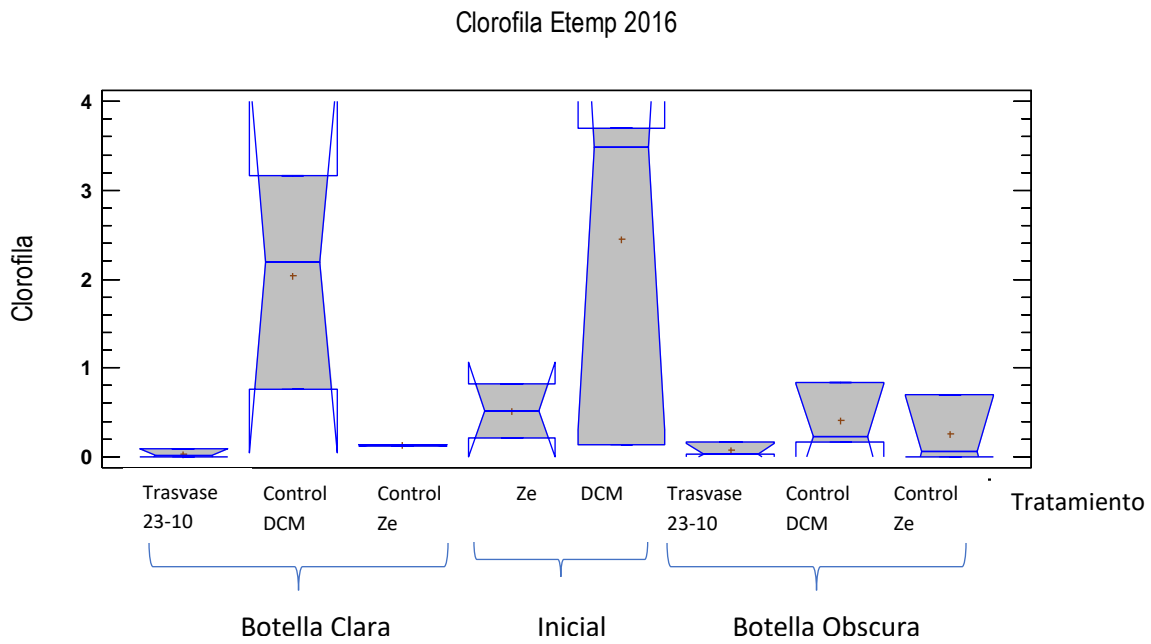


Fig. 21. Análisis de cajas múltiples con muesca de la concentración de clorofila en la estratificación temprana.

En la **estratificación bien establecida** de 2016 la concentración inicial de la clorofila-a, a los 5 metros fue de $0.116 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.16$, a 10 metros $0.213 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.08$, el mayor incremento se localizó a los 16 metros donde el valor fue de $1.31 \mu\text{g L}^{-1} \pm 0.51$.

Los tratamientos control de 10 metros presentaron una concentración $0.248 \mu\text{g L}^{-1}$ para la botella clara y $0.305 \mu\text{g L}^{-1}$ para la botella oscura, los controles de 16 metros presentaron $0.680 \mu\text{g L}^{-1}$ en botella clara y $1.998 \mu\text{g L}^{-1}$ en botella oscura siendo la concentración de esta última la más alta dentro de este periodo. En cuanto al trasvase se realizó de 16 a 10 metros se encontraron $0.753 \mu\text{g L}^{-1}$ en la botella clara y $0.421 \mu\text{g L}^{-1}$ en la botella oscura (Fig. 22)

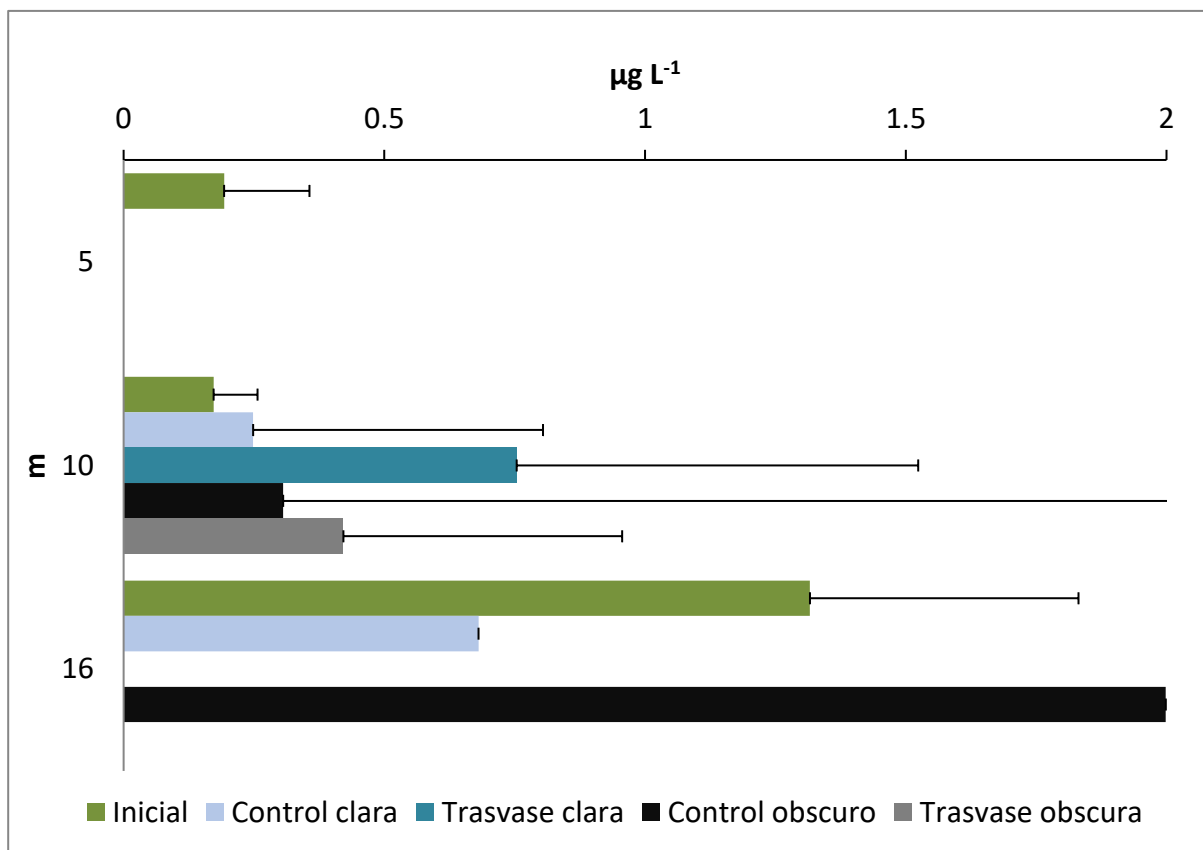


Fig. 22. Concentraciones de clorofila-a durante la estratificación bien establecida de 2016, DCM a los 16 metros, registro de variaciones entre tratamientos.

En la estratificación bien establecida no se encontraron diferencias significativas,

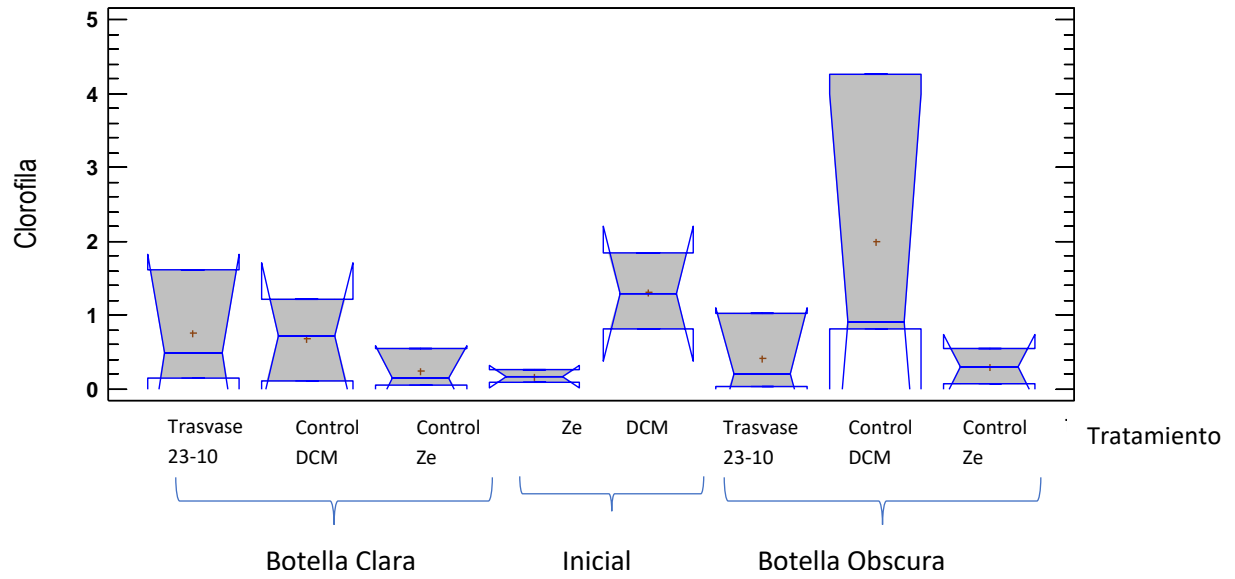


Fig. 23. Análisis de cajas múltiples con muesca de la concentración de clorofila en la estratificación bien establecida.

8.4- Productividad Primaria

Durante la evaluación de la productividad primaria se determinó que la nubosidad era uno de los factores ambientales que podrían interferir en la tasa de fijación de carbono por medio de la fotosíntesis. De tal manera que en la **estratificación tardía** se presentó una nubosidad del 95%, que influyó en la evaluación de la productividad primaria. Por otra parte, el tratamiento control a 23 m presentó una Productividad bruta (PB) de $0.016 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, una productividad neta (PN) de $0.049 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ y una tasa de respiración (R) de $0.027 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, el tratamiento Control de 10m presentó las siguientes concentraciones: 0.08, 0.236 y $-0.078 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ respectivamente en el orden antes descrito (Fig. 24). En los trasvases se tuvo una variación positiva en cuanto a la cantidad de carbono fijado con respecto a la muestra correspondiente al máximo profundo de clorofila (control a 23 m), así el tratamiento Trasvase 23 a 10 presentó una PB de $0.071 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, una PN $0.194 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ y una R de $0.12 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$.

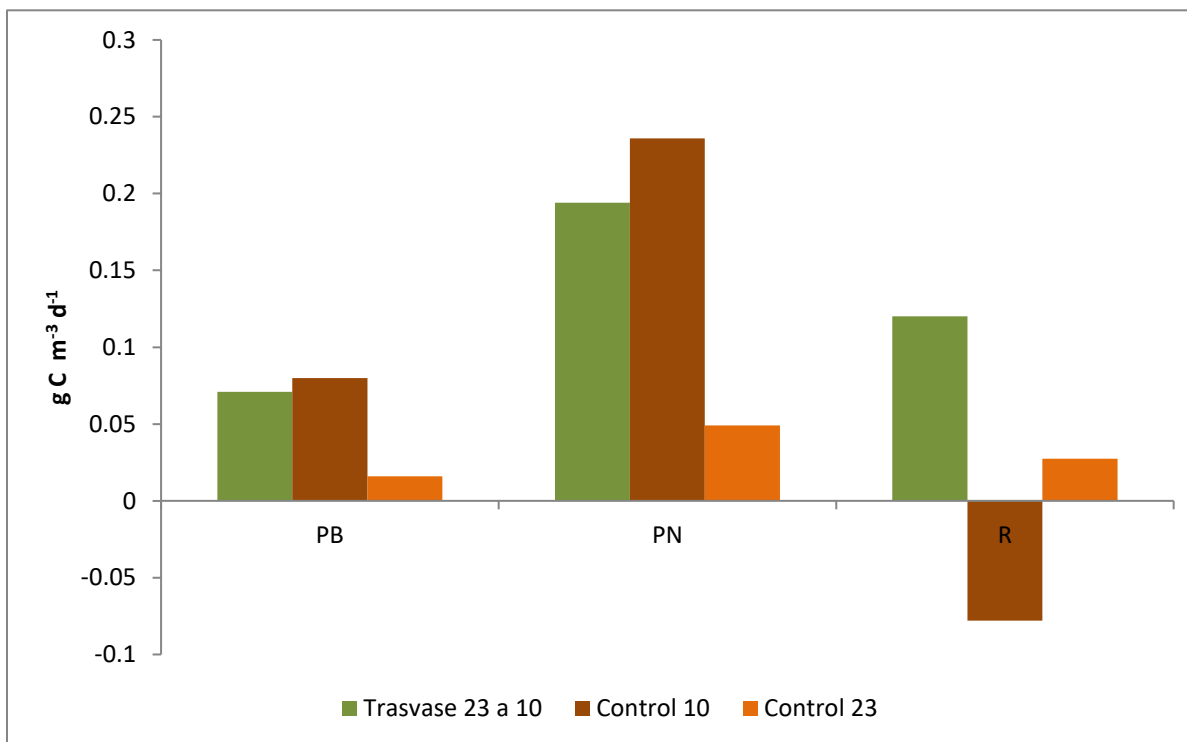


Fig. 24. Evaluación de la productividad primaria durante la estratificación tardía 2015.

Para la **estratificación temprana** de 2016 el porcentaje de nubosidad fue de 0%. Los tratamientos control registraron las siguientes concentraciones: el control de 10 tuvo una PB 0.126 g C m⁻³d⁻¹, PN 0.097 g C m⁻³d⁻¹ y R de -0.011 g C m⁻³d⁻¹, el control correspondiente al DCM presento una PB de 0.054, PN 0.064 y R 0.021 g C m⁻³d⁻¹. Las concentraciones obtenidas para el trasvase de 15 a 10 metros fueron una PB de 0.047 g C m⁻³d⁻¹, PN 0.075 g C m⁻³d⁻¹ y una respiración de 0.0094 g C m⁻³d⁻¹ de tal forma el tratamiento de trasvase no mejoró su tasa de fijación de carbono de la PB en comparación con su control referente (15 metros) ni con el control de la zona eufótica (10 metros), en cuanto a la PN el trasvase si superó a los valores obtenidos en el control de 15 metros, pero no lo hizo con el de 10 metros (Fig. 25).

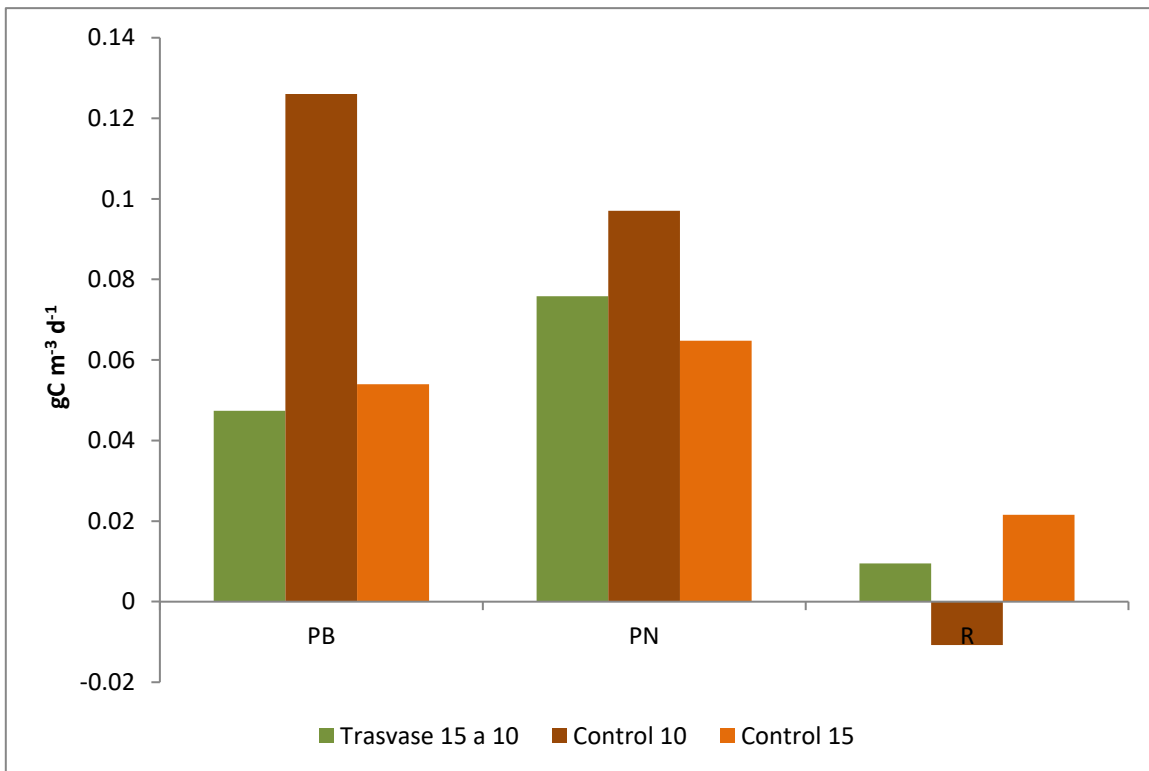


Fig. 25. Evaluación de la productividad primaria durante la estratificación temprana 2016.

Para la **estratificación bien establecida** 2016 la nubosidad registrada fue de 0%, En este periodo, la tasa de fijación de carbono y los tratamientos control presentaron concentraciones bajas siendo los del control 10 los siguientes PB 0.020 g C m⁻³ d⁻¹, PN 0.005 g C m⁻³ d⁻¹ y R 0.020 g C m⁻³ d⁻¹, el tratamiento control 16 tuvo una PB de 0.025, PN de 0.012 y R de -0.01 g C m⁻³ d⁻¹. Los valores del trasvase calculados fueron de una PB de 0.057 g C m⁻³d⁻¹, una PN de 0.086 g C m⁻³d⁻¹ y una R de 0.031 g C m⁻³d⁻¹ así el trasvase (en este caso 16 a 10 metros) mejoró el rendimiento que tuvieron ambos tratamientos control (Fig.26).

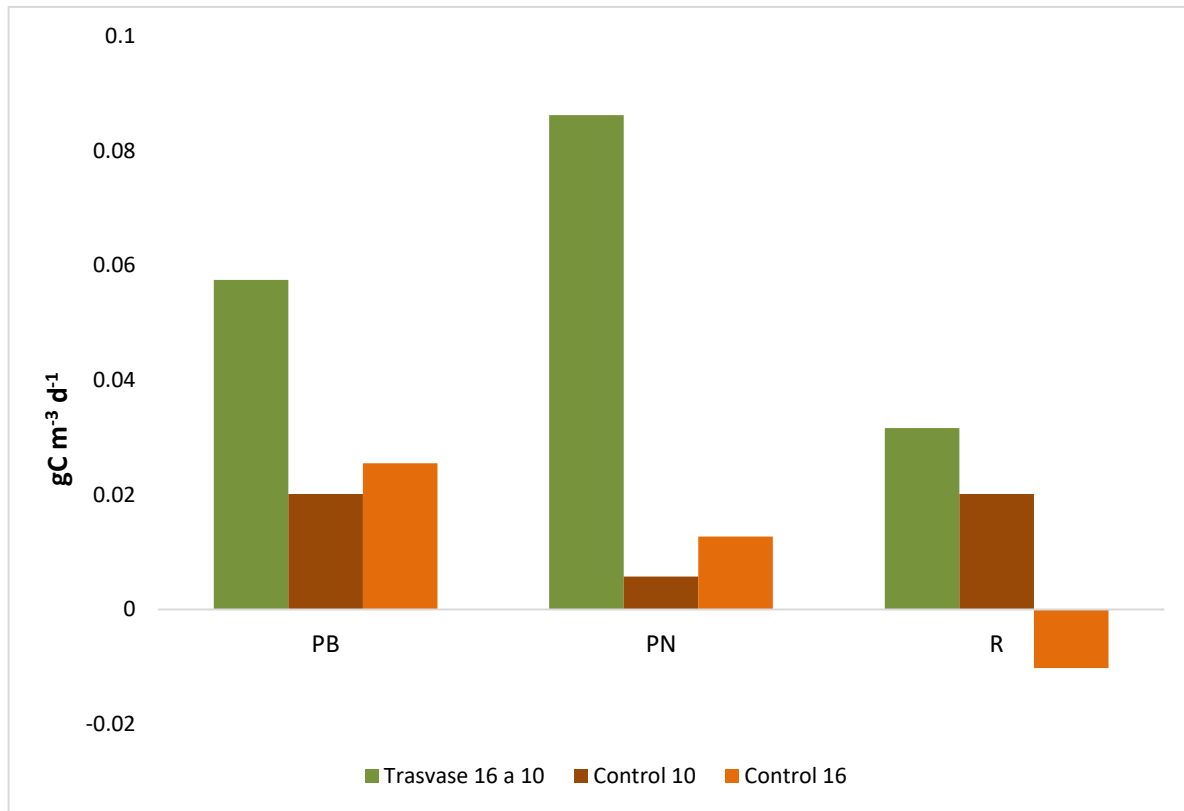


Fig. 26. Evaluación de la productividad primaria durante la estratificación bien establecida 2016.

De acuerdo con las pruebas estadísticas de ANOVA de una vía donde: para la estratificación tardía (ET) se obtuvo $F_{(5,12)} = 5.38$ $p < 0.05$, la estratificación temprana (Etemp) $F_{(5,12)} = 2.85$ $p < 0.05$ y la estratificación bien establecida (Ebe) $F_{(5,12)} = 3.09$ $p < 0.05$.

Se encontraron diferencias significativas con la prueba Post hoc de Tukey, en la estratificación tardía entre el tratamiento de trasvase claro y el control claro de la zona eufótica.

Asimismo, en la estratificación temprana solo se presentaron diferencias significativas en el tratamiento de trasvase oscuro y el control oscuro de la zona eufótica.

Por último, en la estratificación bien establecida las diferencias se presentaron entre el trasvase claro y el control claro del DCM, así como en el trasvase oscuro y el control oscuro de la zona eufótica (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores estadísticos obtenidos para la productividad primaria (PP) en la estratificación tardía (ET), Temprana (Etemp) y bien establecida (Ebe). Las diferencias significativas se encuentran señaladas con *, con un valor de $p < 0.05$.

TRATAMIENTOS	PP ET		PP ETEMP		PP EBE	
	q	P-value	q	P-value	q	P-value
TCL VS CCL-DCM	5.91	0.0719	0.09	0.78	13.23	0.022*
TCLVS CCL-ZE	8.84	0.041*	10.24	0.0329*	4.32	0.106
TO VS CO-DCM	4	0.1161	4	0.1161	9.31	0.038*
TO VS CO-ZE	7.84	0.0488*	4	0.1161	0.12	0.750

TCL: TRASVASE CLARO, CCL: CONTROL CLARO, TO: TRASVASE OSCURO, CO: CONTROL OSCURO

8.5- Densidad y riqueza de especies de fitoplancton

La comunidad fitoplanctonica para los tres periodos de estratificación del lago Atexcac (temprana, bien establecida y tardía) estuvo compuesta por 7 géneros de fitoplancton pertenecientes a 3 Phylum: Cyanobacteria (3), Ochrophyta (1), Clorophyta (3), y 4 clases: Cyanophyceae (3), Bacillariophyceae (1), Trebouxiophyceae (1) y Chlorophyceae (2). En el caso de los 6 primeros grupos se presentaron en las tres etapas de estudio, por su parte *Scenedesmus sp.* se encontró en la estratificación temprana y en la bien establecida (Cuadro 4).

Cuadro 4. Fitoplancton registrado en la zona eufótica y DCM del lago Atexcac (Sistema de clasificación de acuerdo con *Graham et al. (2009) citado en Oliva et al. (2014)*).

Phylum	Clase	Familia	Género/especie
Ochrophyta	Bacillariophyceae	Stephanodiscaceae	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> (Prasad, 1990)
Cyanobacteria	Cyanophyceae	Merismopediaceae	<i>Merismopedia trolleri</i> (Bachman, 1920)
		Chroococcaceae	<i>Chroococcus sp.</i> (Nägeli, 1849)
		Leptolyngbyaceae	<i>Planktolyngbya tallingi</i> (Lemmerman, 1898)
Clorophyta	Trebouxiophyceae	Oocystaceae	<i>Oocystis sp.</i> (Nägeli ex A. Braun, 1855)
	Chlorophyceae	Selenastraceae	<i>Kirchneriella sp.</i> (Schmidle, 1893)
		Scenedesmaceae	<i>Scenedesmus sp.</i> (Meyen, 1829)

En el periodo de la **estratificación tardía** se encontraron 6 géneros de los antes mencionados. Se dividió la evaluación en tres tipos: Iniciales, Control (10 y 23 metros) y Traslase (23-10), tanto para los controles y el traslase se consideraron botella clara y botella obscura. Se registró una mínima densidad para el género *Planktolyngbya sp.* a los 5 metros teniendo una densidad de 27 cél. L⁻¹, por otra parte, la máxima densidad se presentó en el tratamiento de traslase de botella clara para *Merismopedia trolleri*, con una densidad de 704 cél. L⁻¹. Dentro de las densidades iniciales se tuvo que a los 5 metros los valores registrados fueron de 129 cél. L⁻¹, a los 10 metros se vio incrementado este valor a 417 cél. L⁻¹, y

finalmente a los 23 metros donde se detectó el DCM la densidad fue de 564 cél. L⁻¹ de *M. trolleri*, asimismo se registró una tendencia a incrementar la densidad en la mayoría de los géneros hacia la zona del DCM.

De igual manera este periodo estuvo caracterizado por una mayor densidad por parte de *M. trolleri*, los tratamientos control de 10 metros tuvieron una tendencia a incrementar con respecto a su densidad inicial, por otra parte, el control de 23 registró en ambas botellas una disminución con respecto a la inicial. La botella clara del trasvase (23-10) registró un incremento después del periodo de incubación, para la botella oscura sucedió lo contrario se presentó una disminución en la densidad siendo esta 172 cél. L⁻¹ (Fig.27). Ver Anexo I para todas las densidades.

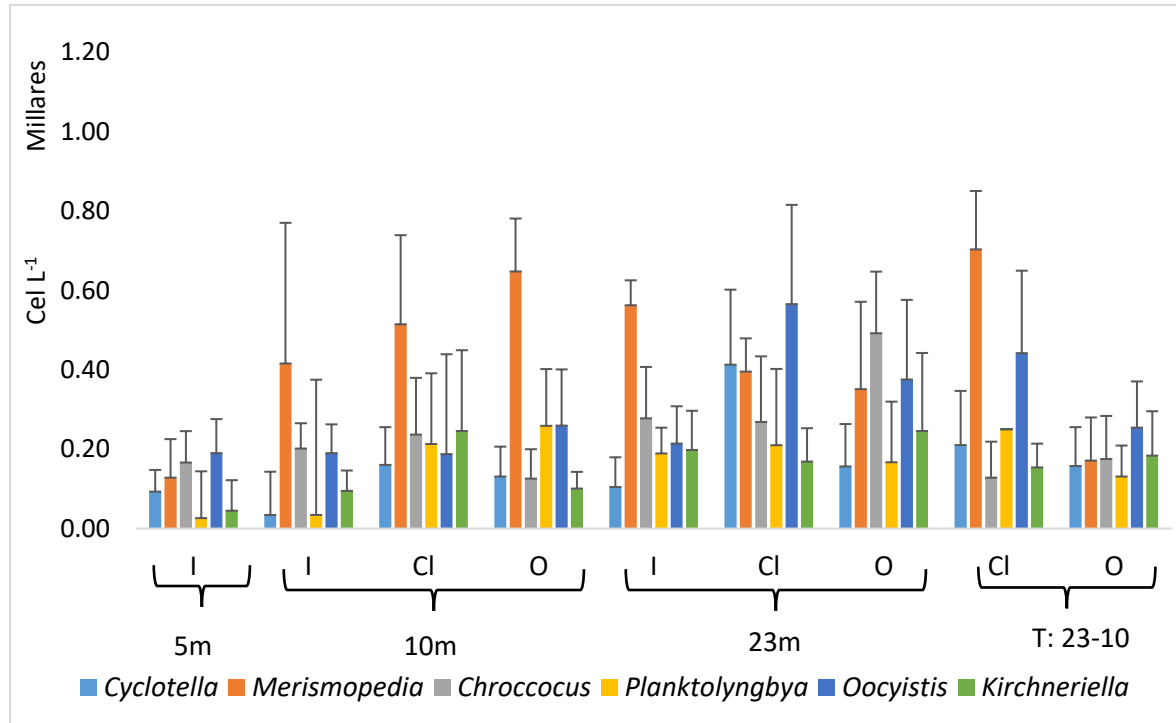


Fig. 27. Densidad promedio de los grupos de fitoplancton encontrados en los diferentes tratamientos (I: Inicial, Control Cl: clara, O: oscura y Trasvase Cl: clara, O: oscura) durante la estratificación tardía 2015, el grupo con mayor abundancia durante este periodo fue *Merismopedia trolleri*.

Dentro de la **estratificación temprana** la dominancia estuvo encabezada por *Cyclotella choctawhatcheana* que para este periodo fue la especie más abundante

tanto en la zona eufótica como en el DCM (15 m) y los tratamientos. En condiciones iniciales este grupo presentó 106 cél. L⁻¹ a los 5 metros, 542 cél. L⁻¹ a 10 metros y 819 cél. L⁻¹ a los 15 metros, teniendo la máxima densidad en la zona del DCM y presentando el mismo comportamiento que el periodo anterior con tendencia a incrementar las densidades hacia el DCM. En cuanto a los tratamientos, se presentaron en su mayoría incrementos con respecto a las muestras iniciales, de acuerdo con esto en los tratamientos control de 10 metros en botella clara y en botella oscura siendo muy similares entre ambas e incrementando en poco más de 100 cél. L⁻¹ respecto a su inicial. Los controles de 15 metros para botella clara y oscura respectivamente registraron una disminución en el número de células con respecto a su inicial. En el caso del tratamiento de trasvase evaluado 15-10 se presentaron 879 cél. L⁻¹ en botella clara, teniendo un ligero incremento y 731 cél. L⁻¹ en botella oscura presentando una disminución con respecto a su inicial. A su vez durante este periodo se encontró el registro de *Scenedesmus sp.* como parte de la comunidad fitoplanctónica (Fig. 28). Ver anexo I

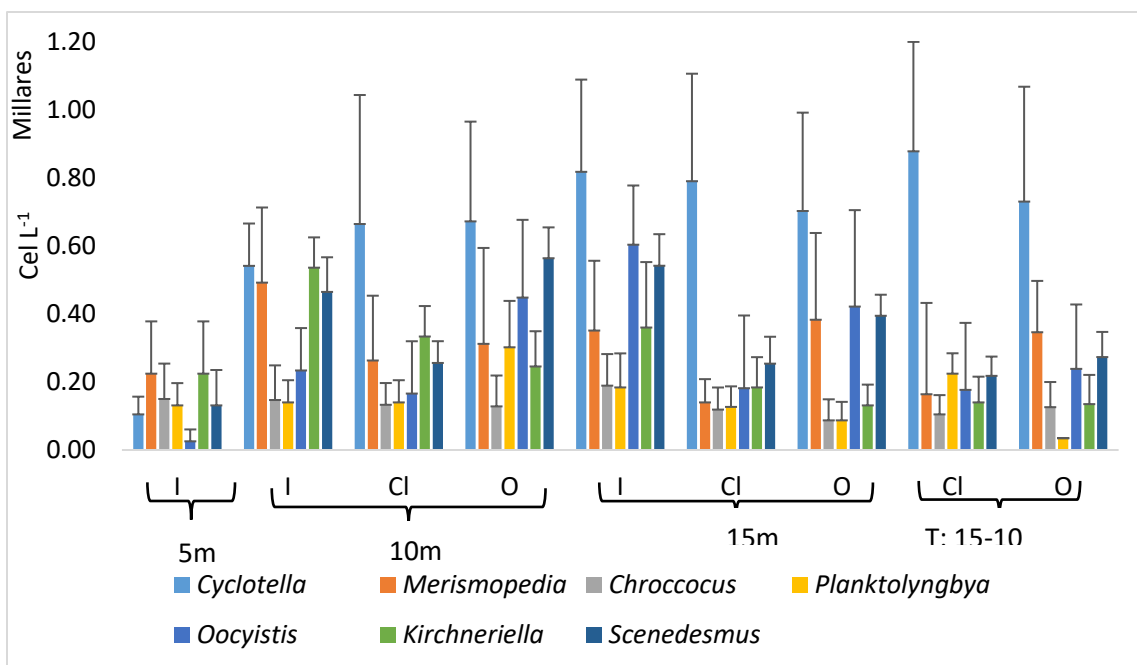


Fig. 28. Densidad promedio de los grupos de fitoplancton encontrados en los diferentes tratamientos (I: Inicial, Control Cl: clara, O: oscura y Trasvase Cl: clara, O: oscura) durante la estratificación temprana 2016. *Cyclotella*, se presenta en mayor proporción, además aparece *Scenedesmus sp.* durante este periodo.

Las densidades de organismos durante la **estratificación bien establecida** se notaron más homogéneas si se comparan con los otros dos periodos, de hecho, los valores oscilaron entre las 150 y 300 cél. L⁻¹ con la excepción de *Kirchneriella sp* en la zona del DCM que registró una densidad de 379 cél. L⁻¹ y que representa la mayor densidad dentro de este periodo, el comportamiento fue incrementando desde la superficie hasta el DCM (16m) y posteriormente decayó, en general los comportamientos entre todos los géneros y tratamientos no presentaron grandes cambios y se mantuvieron dentro de un rango de densidad (Fig.29). Ver anexo I.

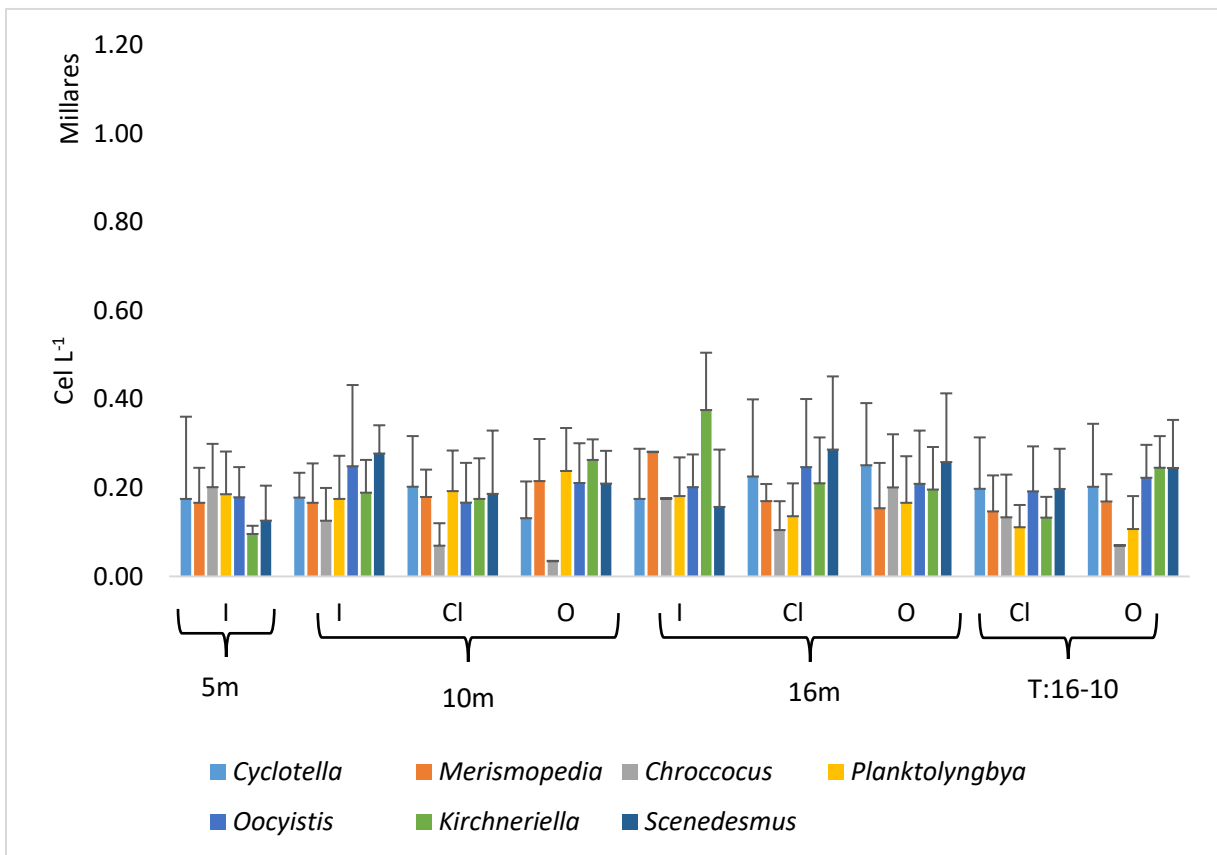


Fig. 29. Densidad promedio de los grupos de fitoplancton encontrados en los diferentes tratamientos (I: Inicial, Control Cl: clara, O: oscura y Traslase Cl: clara, O: oscura) durante la estratificación bien establecida 2016. *Kirchneriella sp.* se presenta como la más dominante a pesar de ser más homogénea la distribución de los géneros.

Con base en las pruebas no paramétricas para los grupos de fitoplancton se encontraron diferencias significativas en la estratificación tardía para *Oocystis sp.* y *Chroccocus sp* (Fig. 30 y 31)

En la estratificación temprana no se presentaron diferencias significativas entre los grupos. Y por último en la estratificación bien establecida solamente *Planktolyngbya sp* (Cuadro 5) (Fig.32).

Cuadro 5. Análisis de Kruskal-Wallis entre géneros del fitoplancton para los diferentes tratamientos durante la estratificación tardía (ET), temprana (Etemp) y bien establecida (Ebe) (nd: no detectado), con nivel de significancia de 0.05. Las diferencias significativas se marcan con *.

Grupos	ET		Etemp		Ebe	
	H	P-value	H	P-value	H	P-value
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	11.33	0.13	6.44	0.49	8.46	0.29
<i>Oocystis sp.</i>	15.91	*0.026	8.12	0.32	8.44	0.30
<i>Planktolyngbya tallingi</i>	8.85	0.26	3.91	0.79	17.43	*0.015
<i>Merismopedia trolleri</i>	7.53	0.38	4.31	0.74	7.55	0.37
<i>Chroccocus sp.</i>	14.95	*0.037	10.34	0.17	12.80	0.08
<i>Kirchneriella sp.</i>	13.76	0.06	10.78	0.11	10.68	0.15
<i>Scenedesmus sp.</i>	nd	nd	8.80	0.268	10.47	0.164

8.5.1-Gráficos caja con bigote y muesca de nanoplancton autotrófico

Únicamente se muestran los gráficos de los géneros que presentaron diferencias significativas, se presentan en ese orden debido al tratamiento y característica de la

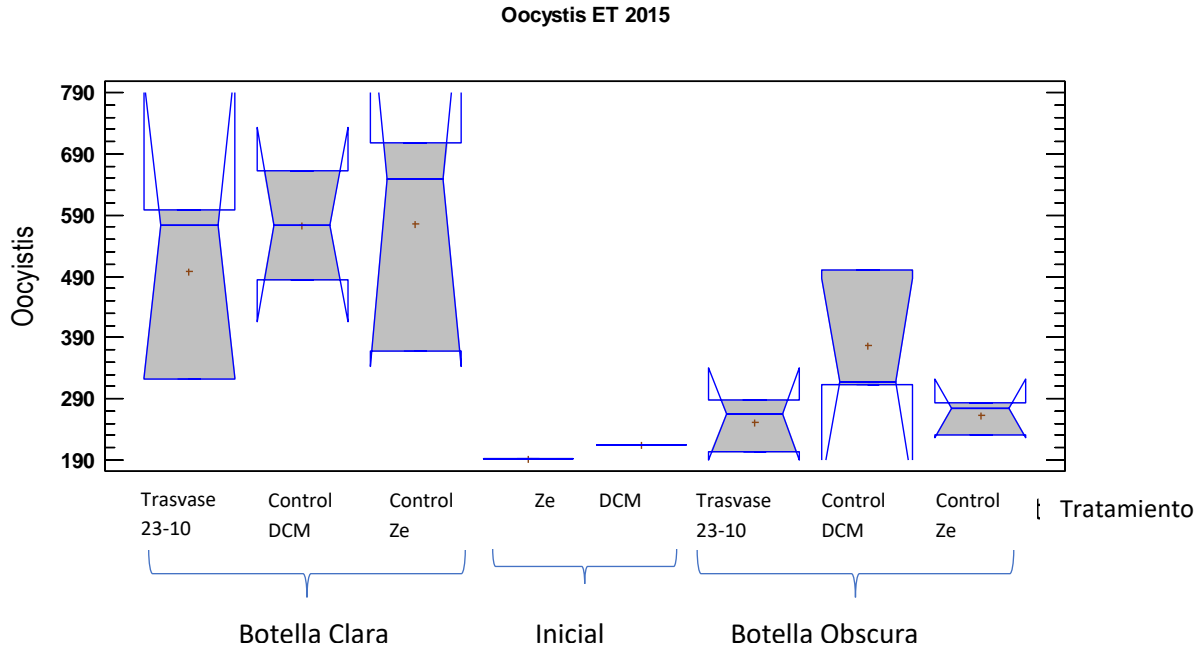


Fig. 30. Análisis de cajas múltiples con muesca para *Oocystis sp.* que mostró diferencias

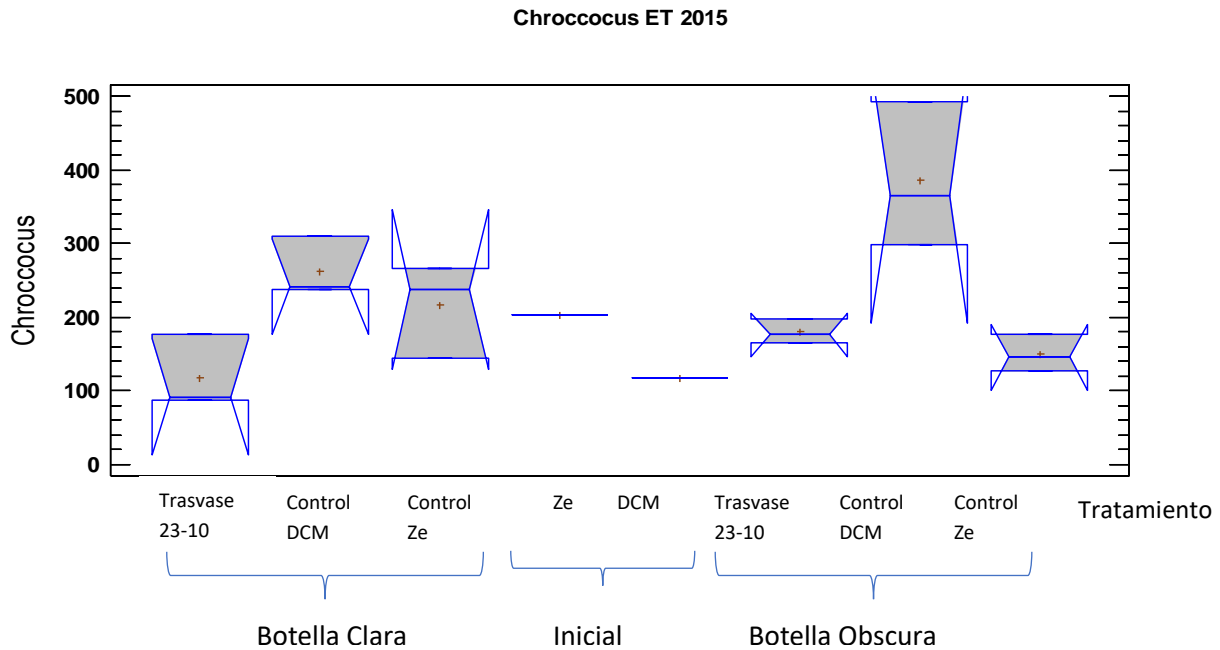


Fig. 31. Análisis de cajas múltiples con muesca para *Chroococcus sp.* que mostró diferencias significativas durante la estratificación tardía 2015.

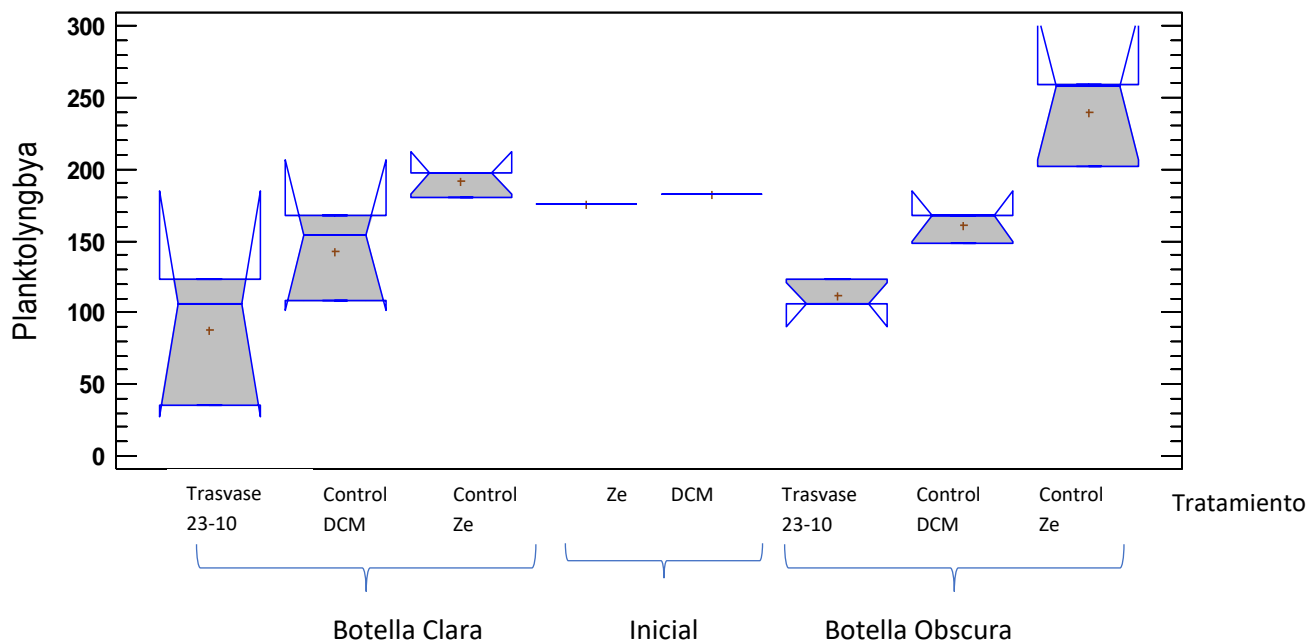


Fig. 32. Análisis de cajas múltiples con muesca para *Planktolynbya tallingi* que mostró diferencias significativas durante la EBE 2016.

8.6- Densidad de picoplancton autotrófico (APP)

Para la evaluación de las densidades de picoplancton autotrófico se consideró el conteo de células individuales y de colonias formadas, de tal manera los gráficos representativos de este apartado muestran a los organismos individuales en barras y a las colonias con una línea (Fig. 33,34,35); así mismo se consideraron evaluaciones iniciales de zona eufótica y DCM, también se evaluaron control y trasvases en los tres periodos de estudio.

Durante la **estratificación tardía 2015** a los 10 metros (Zona eufótica) se registraron inicialmente 3.66×10^5 cél. mL⁻¹ (Individuales) y colonias se registraron 1.35×10^5 , en cuanto a la zona del DCM representada por la evaluación de 23 m se registraron 5.45×10^5 cél. mL⁻¹ y en colonias se tuvieron 4.02×10^5 , de tal manera se tuvo un incremento en la densidad lo que implica mayor acumulación en la zona del DCM. Para las evaluaciones control tanto la botella clara como la oscura de 10 metros, se presentó un incremento con respecto a su inicial, siendo la segunda la que presentó un mayor valor 7.18×10^5 cél. mL⁻¹ y de colonias 1.30×10^5 , por su parte los controles de 23 m presentaron cambios habiendo en la botella clara un

incremento (6.37×10^5 cél. mL^{-1} y colonias 4.32×10^5) y en la oscura una disminución (4.20×10^5 cél. mL^{-1} , colonias 8.72×10^5). En el trasvase tanto botella clara como oscura presentaron variaciones positivas 7.91×10^5 cél. mL^{-1} , colonias 4.64×10^5 y 7.43×10^5 cél. mL^{-1} , colonias 4.59×10^5 respectivamente. Ver anexo II para todas las densidades.

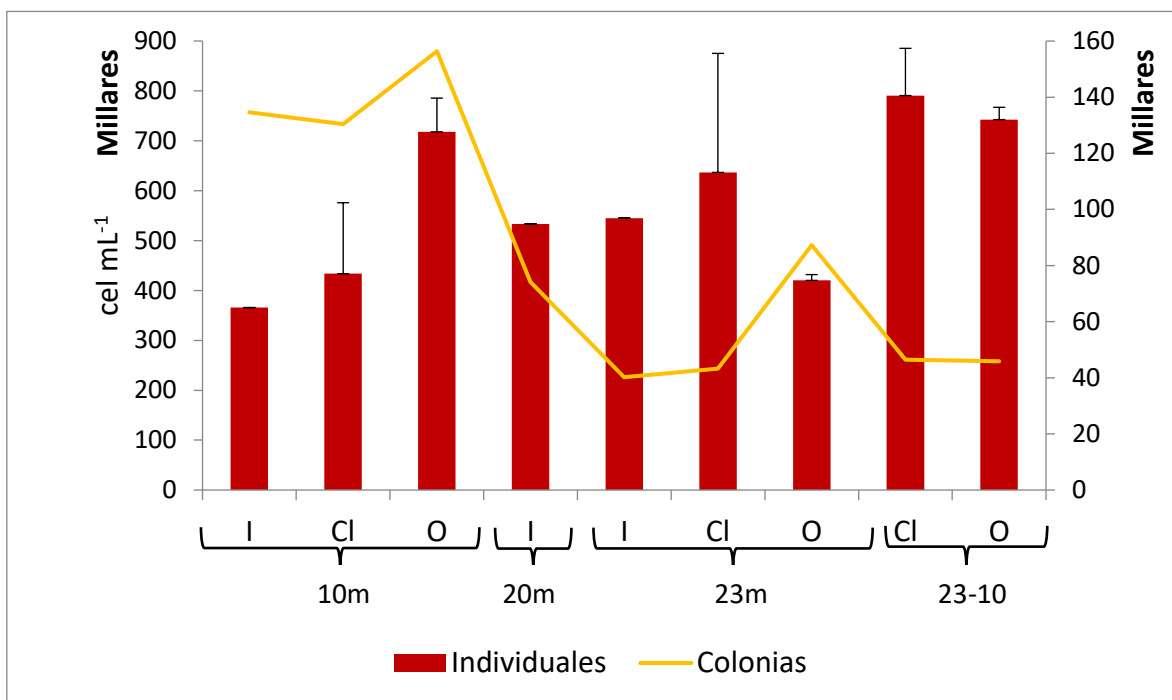


Fig. 33. Densidades promedio de células individuales (eje izquierdo) y colonias (eje derecho) de APP durante la estratificación tardía 2015.

Para la **estratificación temprana 2016** las densidades fueron más bajas que en el periodo anterior, sin embargo, se siguió teniendo un ligero incremento en la zona del DCM. Inicialmente en la zona eufótica se tuvo una densidad de 2.08×10^5 cél. mL^{-1} y 4.79×10^3 en cuanto a colonias, por su parte en donde fue localizado el DCM se tuvieron 4.17×10^5 cél. mL^{-1} . Para los controles de 10 metros el de botella clara incrementó su densidad, por su parte la botella oscura disminuyó sus valores, el tratamiento control de 15 metros de botella clara con 4.73×10^5 cél. mL^{-1} y 1.92×10^5 para colonias, por su parte los trasvases y el otro control del DCM tuvieron valores similares entre sí. Las colonias tendieron a disminuir considerablemente con respecto al periodo anterior. Ver anexo II

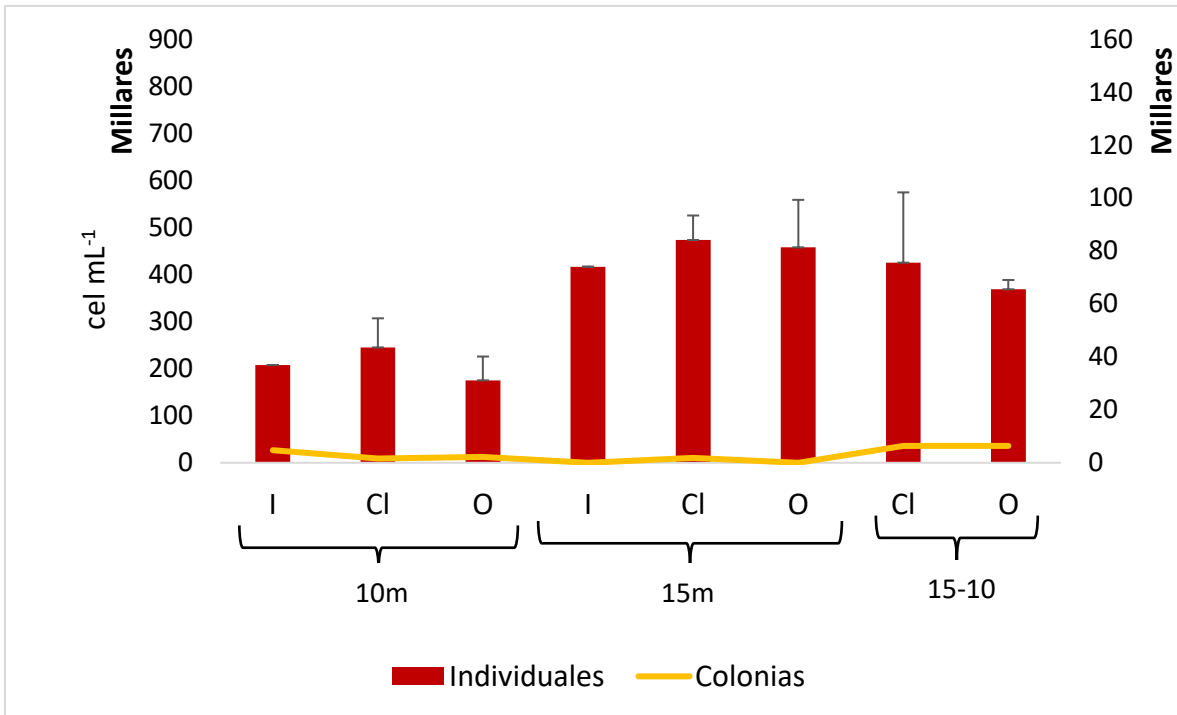


Fig. 34. Densidades promedio de células individuales (eje izquierdo) y colonias (eje derecho) de APP durante la estratificación temprana 2016.

Durante la **estratificación bien establecida 2016** la densidad inicial de APP de la zona eufótica (10 metros) presentó 1.87×10^5 cél. mL⁻¹, para la zona del DCM (16 metros) se tuvo un valor de 5.51×10^5 cél. mL⁻¹, siendo esta última la mayor densidad durante este periodo. Por su parte los controles de 10 metros presentaron una disminución con respecto de su evaluación inicial, a su vez los controles de 16 metros presentaron ese mismo comportamiento en comparación con su inicial. Para el trasvase de 16-10 igualmente se presentó una disminución en su densidad de organismos respecto a la inicial, sin embargo, el tratamiento de botella obscura fue el que más se asemejó a la de 16 metros con una densidad de 4.97×10^5 cél. mL⁻¹. La menor densidad fue registrada a los 33.5 metros con 2.78×10^4 cél. mL⁻¹. El comportamiento en la aparición de colonias se presentó de manera descendente conforme se aumentó en la profundidad siendo la de mayor valor la de 10 metros con 1.72×10^4 , por su parte a los 33.5 metros no se detectaron colonias. Ver Anexo II.

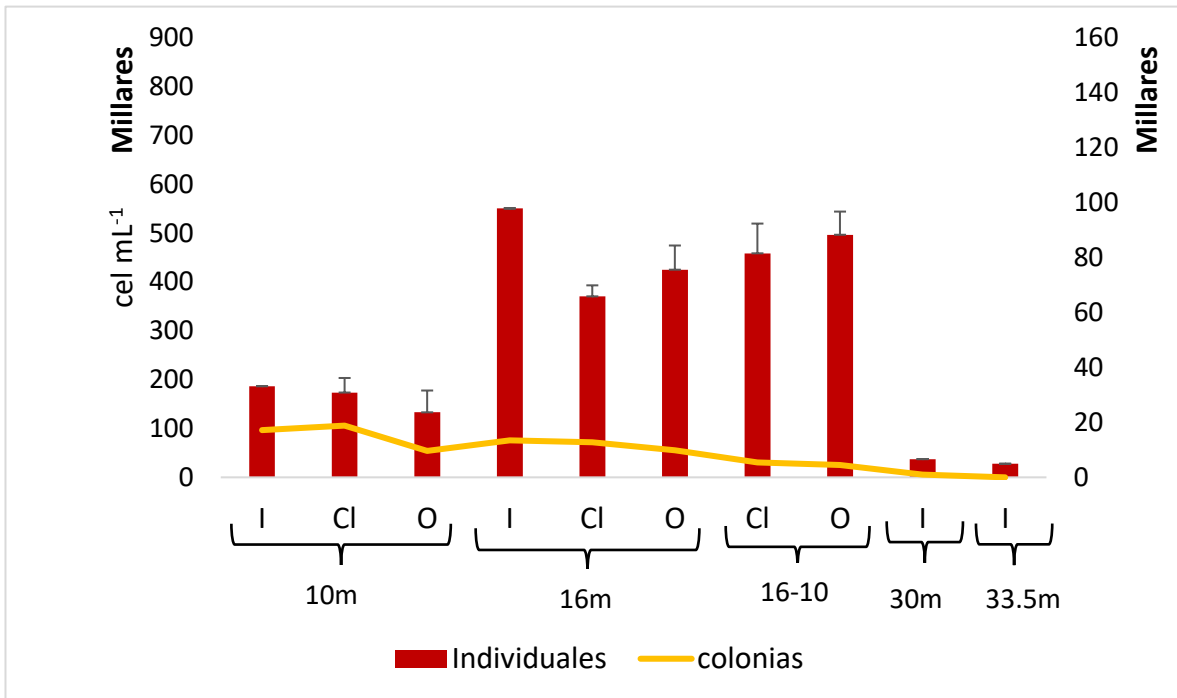


Fig. 35. Densidades promedio de células individuales (eje izquierdo) y colonias (eje derecho) de APP durante la estratificación bien establecida 2016.

Cuadro 6. Análisis de Kruskal-Wallis para la distribución del APP durante la estratificación tardía (ET), temprana (Etemp) y bien establecida (Ebe), con $p < 0.05$, las diferencias significativas se señalan con *.

GRUPOS	ET		ETEMP		EBE	
	H	P-value	H	P-value	H	P-value
APP CÉLULAS IND.	10.39	0.167	14	0.051	16.9	*0.018
APP COLONIAS	4.35	0.739	12.27	0.092	8.51	0.29

8.6.1-Grafico caja con bigotes y muesca de APP

Se presenta únicamente el grupo que mostró diferencias significativas de las tres etapas de muestreo, durante la EBE 2016 se presentaron diferencias entre las muestras iniciales de Ze y del DCM lo que indica la contribución por parte del APP individual a la conformación del máximo profundo de clorofila (Fig. 36).

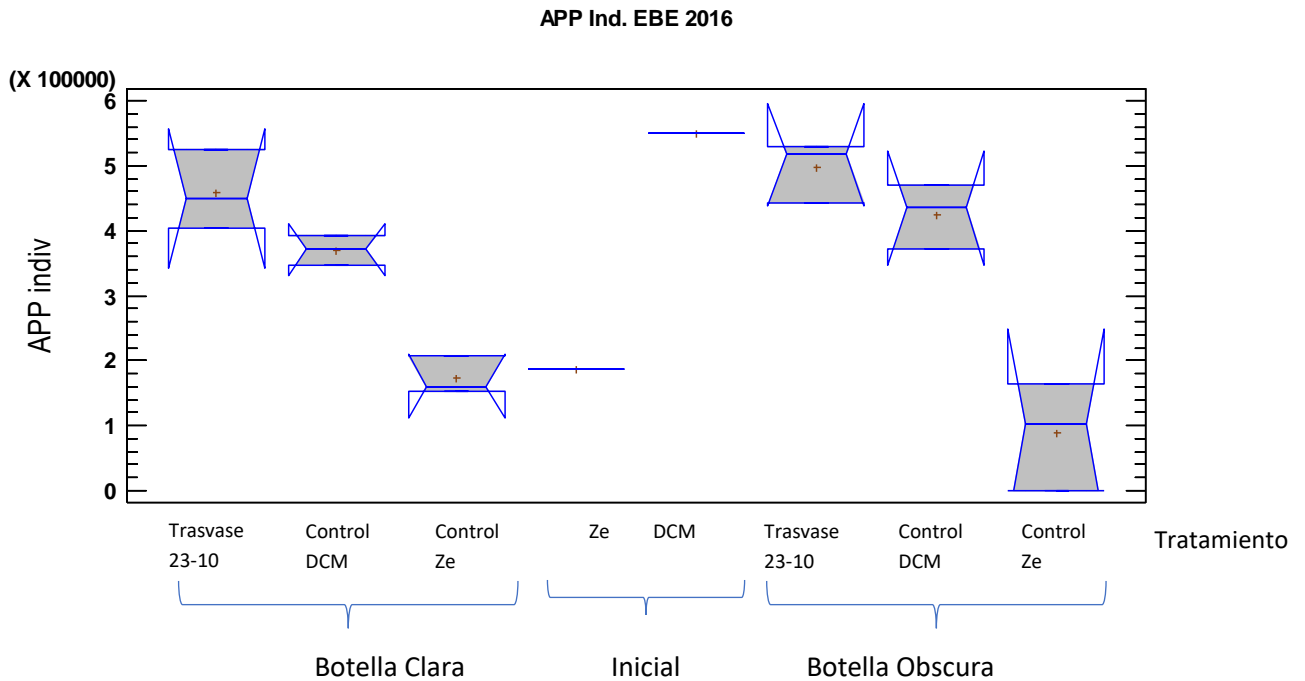


Fig. 36. Análisis de cajas múltiples con muesca para APP individual que mostró diferencias significativas durante la EBE 2016.

8.7-Prueba de correlación

La prueba de correlación de Spearman se realizó entre parámetros químicos y biológicos, así para la **estratificación tardía**, mostró grados de asociación negativos entre la clorofila y las concentraciones de variables como la productividad primaria (PP), ortofosfatos y silicatos, y una correlación positiva con el fósforo total y las tres formas de nitrógeno evaluadas en este estudio. Dentro de las variables en las que se involucró a organismos solo el APP que se encontraba formando colonias tuvo una asociación positiva con la PP (Cuadro 7).

Cuadro 7. Correlación de Spearman (ρ) para la estratificación tardía 2015. Diferencias significativas: ** correlación nivel 0.01, *correlación nivel 0.05. NS no significativo), P (P-value), n (número de datos).

PARÁMETROS		Concentración	Densidad
		Clorofila-a	APP colonias
PP	P	-0.557*	0.808**
	P	.013	.000
	n	19	19
F. TOTAL	P	.827**	
	P	.000	NS
	n	20	
ORTOFOSFATOS	P	-.827**	
	P	.000	NS
	n	20	
NITRITOS	P	.827**	
	P	.000	NS
	n	20	
NITRATOS	ρ	.827**	
	P	.000	NS
	n	20	
AMONIO	ρ	.827**	
	P	.000	NS
	n	20	
SILICATOS	ρ	-.827**	
	P	.000	NS
	n	20	

Para la **estratificación temprana** 2016 las asociaciones positivas se presentaron entre *Kirchneriella sp.* con la productividad primaria (PP) y ortofosfatos, por otra parte, de manera negativa se asoció con todas las formas de nitrógeno, fósforo total y con los silicatos.

De la misma forma el otro grupo que presentó asociación fue el APP individual, para este caso se relacionó positivamente con los nitritos, nitratos, amonio y silicatos, así también se encontraron relaciones negativas con la productividad primaria (PP) y los ortofosfatos (cuadro 8).

Cuadro 8. Correlación de Spearman (ρ) para la estratificación temprana 2016. Diferencias significativas: ** correlación nivel 0.01, *correlación nivel 0.05. NS no significativo.

PARÁMETROS		Abundancia	Abundancia
		<i>Kirchneriella sp.</i>	App individual
PP	ρ	.472*	-.743**
	P	0.04	0.00
	n	20	20
F. TOTAL	ρ	-.457*	.809**
	P	0.04	0.00
	n	20	20
ORTOFOSFATOS	ρ	.457*	-.809**
	P	0.04	0.00
	n	20	20
NITRITOS	ρ	-.457*	.809**
	P	0.04	0.00
	n	20	20
NITRATOS	ρ	-.457*	.809**
	P	0.04	0.00
	n	20	20
AMONIO	ρ	-.457*	.809**
	P	0.04	0.00
	n	20	20
SILICATOS	ρ	-.457*	.809**
	P	0.04	0.00
	n	20	20

En la **estratificación bien establecida** 2016 se hallaron correlaciones entre los parámetros químicos y 4 parámetros biológicos: la concentración de Clorofila-a, las abundancias de *Oocystis sp.*, *Planktolyngbya sp.* y del APP individual.

La clorofila por su parte presentó asociaciones positivas con los ortofosfatos y los silicatos, y asociaciones negativas con las demás variables excepto fósforo total y amonio con las cuales no se detectó ningún grado de correlación. *Oocystis* solo presentó asociación negativa con la productividad primaria (PP).

Planktolyngbya se asoció positivamente con la productividad primaria (PP), fósforo total, nitritos y nitratos, y el caso contrario con ortofosfatos y silicatos, el amonio por su parte no se correlacionó.

Por último, el APP individual presentó una correlación positiva con el fosforo total y los silicatos, y negativamente con las demás variables: ortofosfatos, nitritos y nitratos, mientras que con el amonio no se detectó ningún grado de correlación (Cuadro 9).

Cuadro 9. Correlación de Spearman (ρ) entre parámetros químicos y biológicos durante la estratificación bien establecida 2016. Diferencias significativas: ** $p \leq 0.01$, * $p \leq 0.05$. NS no significativo.

PARÁMETROS		Concentración	Abundancia	Abundancia	Abundancia
		Clorofila-a	<i>Oocystis sp.</i>	<i>Planktolyngbya sp.</i>	App individual
PP	ρ	-.444*	.449*	.481*	-.466*
	P	0.03	0.05	0.03	0.04
	n	24.00	20.00	20.00	20.00
F. TOTAL	ρ			.563**	.498*
	P	NS	NS	0.01	0.03
	n			20.00	20.00
ORTOFOSFATOS	ρ	.516**		-.794**	-.827**
	P	0.01	NS	0.00	0.00
	n	24.00		20.00	20.00
NITRITOS	ρ	-.516**		.794**	-.827**
	P	0.01	NS	0.00	0.00
	n	24.00		20.00	20.00
NITRATOS	ρ	-.516**		.794**	-.827**
	P	0.01	NS	0.00	0.00
	n	24.00		20.00	20.00
AMONIO	ρ				
	P	NS	NS	NS	NS
	n				
SILICATOS	ρ	.516**		-.794**	.827**
	P	0.01	NS	0.00	0.00
	n	24.00		20.00	20.00

8.7.1- Correlación de clorofila-a con nanoplancton autotrófico y APP

En cuanto a la relación de la clorofila y el fitoplancton se encontraron correlaciones negativas con el APP colonial durante la estratificación tardía y la estratificación temprana. Por otro lado, para la estratificación bien establecida se correlacionó positivamente la clorofila con el APP individual (Cuadro 10).

Cuadro 10. Correlación de Spearman (ρ) para la estratificación tardía (ET), temprana (Etemp) y bien establecida (Ebe), evaluadas independientemente.

Parámetros		ET	Etemp	Ebe
		APP colonial	APP colonial	APP Individual
Clorofila-a	ρ	-0.674	-0.557	0.574
	P	0.004	0.016	0.008
	n	16	18	20

Asimismo, se evaluaron conjuntamente las tres etapas hidrodinámicas del estudio teniendo una correlación positiva únicamente con el APP individual, dejando fuera al nanoplancton autotrófico (Cuadro 11).

Cuadro 11. Correlación de Spearman (ρ) para las tres etapas del estudio en conjunto.

Parámetros		Abundancia		
		Nanoplancton autotrófico	APP individual	APP colonial
Clorofila-a	ρ	-0.055	0.449	0.191
	P	0.689	0.001	0.166
	n	55	55	54

9-Discusión de resultados

9.1-Hidrodinámica

Durante el ciclo anual 2015-2016 el lago Atexcac presenta claramente un patrón térmico típico de los lagos monomícticos cálidos que involucran la estratificación del lago durante periodos prolongados del año (Arellano y González, 2011; Rojas, 2017 y Cárcamo, 2017), según lo propuesto por Hutchinson y Löffler (1956) y la modificación propuesta por Lewis (1983).

La estratificación térmica en los lagos genera diferencias de densidad que tienen un papel importante en la regulación de los procesos del sistema, tal y como lo menciona Lewis (2010), hay 3 reguladores metabólicos jerarquizados de acuerdo con su alcance regulatorio: la temperatura, la radiación fotosintéticamente disponible (PAR; por su siglas en inglés) y los materiales primarios químicos (nutrimentos), estos factores repercuten directamente sobre los procesos de desarrollo y funcionamiento de organismos fitoplanctónicos que se presentan dentro de los sistemas acuáticos.

Durante la estratificación presentada en Atexcac se registraron tres comportamientos relevantes y que involucran la profundidad de mezcla y la profundidad eufótica. Así, para la estratificación tardía de 2015 la profundidad de mezcla fue mayor a la profundidad eufótica ($Z_m > Z_e$), esto de acuerdo con Roldán y Ramírez (2008) puede repercutir en los procesos metabólicos de las algas que no alcanzarían a mantener su crecimiento y desarrollo debido a la limitada exposición a la luz que representaría la diferencia de profundidades.

En la estratificación temprana 2016 la profundidad de mezcla fue menor que la profundidad eufótica ($Z_m < Z_e$) lo cual implica que la tasa neta de productividad fotosintética puede ser potencialmente mantenida por el fitoplancton envuelto en la capa de mezcla, así como por aquellas debajo de dicha zona, sin embargo, esto también repercutiría en la disponibilidad de nutrimentos dado que los productores primarios estarían haciendo uso de estos.

Por último en la estratificación bien establecida la relación entre la profundidad de mezcla y la profundidad eufótica fue igual ($Z_m=Z_e$) la cual se considera como la condición idónea dado que los organismos mantienen sus requerimientos nutrimentales y de exposición a la luz cubiertos, este tipo de comportamiento se presenta en sistemas donde la Z_m es poco profunda o en sistemas donde las aguas son muy claras es decir que presentan un estado oligotrófico (Roldán & Ramírez, 2008) tal y como ocurre en Atexcac (Arellano y González, 2011; y Rojas, 2017).) u oligo-mesotrófico (Cárcamo, 2017)

9.2-Salinidad, TSD, alcalinidad y pH

Las aguas presentes en el lago Atexcac son consideradas como salinas (Can *et al.*, 2011; Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983) y por la concentración promedio registrada se consideran hiposalino (Can *et al.*, 2011); con una dominancia de aniones bajo el siguiente orden $Cl^- > HCO_3^- > CO_3^{2-} > SO_4^{2-}$ y de cationes $Na^+ > Mg^{2+} > K^+ > Ca^{2+}$ (Mancilla *et al.*, 2014), esta concentración y composición iónica de dichas aguas se debe al contacto que tiene con materiales de origen volcánico que rodean al cuerpo de agua y que son producto de los procesos que dieron lugar a los lagos de la cuenca Oriental (Can *et al.*, 2011; Armienta *et al.*, 2008), esto provoca que el lago Atexcac presente un conductividad eléctrica característica de sistemas que son endorreicos y que al presentar una mayor tasa de evaporación que de precipitación propicia que haya una mayor concentración de sales disueltas en el sistema (Kilham, 1990). Asimismo, el lago presenta aguas muy duras ($> 2500 \text{ mg L}^{-1}$), donde la dureza permanente dada por sales de cloruros y sulfatos de sodio y magnesio tiende a ser ligeramente mayor o equivalente a la dureza temporal por sales de bicarbonatos y carbonatos en segundo término con los mismos cationes. Presentando una baja concentración de carbonato de calcio (Fig. 11). Ésta elevada dureza total en general tiene un impacto negativo en la productividad primaria del sistema debido a la elevada dureza permanente y la baja concentración de calcio y magnesio, además de la baja disponibilidad de bióxido de carbono para la fotosíntesis por efecto del elevado pH que favorece las formas bicarbonatadas de acuerdo con Wetzel (2001), que solo pueden ser utilizar por las cianobacterias para la fotosíntesis.

Durante las tres etapas hidrodinámicas del sistema la conductividad eléctrica se mantuvo más o menos estable. Sin embargo, durante la estratificación temprana se encontró un ligero incremento en esta (Fig.9), esto posiblemente se debió al proceso de mezcla que antecedió a la estratificación y que podría haber repercutido en la recirculación de materiales a través del sistema, posteriormente al entrar a la estratificación bien establecida los valores volvieron a descender debido a la estabilización de la columna de agua, producto del avance de la estratificación del lago.

La alcalinidad en el lago Atexcac estuvo dominada principalmente por el ion bicarbonato sobre el ion carbonato, presentándose en mayor proporción durante todo el experimento, esto contrasta con lo reportado por Rojas (2017) en donde de acuerdo con su estudio realizado para el ciclo 2013-2014 los carbonatos predominaron sobre los bicarbonatos. Por su parte el pH se encontró fluctuando entre 8.64 y 9.01 que clasifica al lago Atexcac como alcalino (Armienta *et al.*, 2008), de la misma forma el comportamiento del pH y de la solubilidad de carbonatos y bicarbonatos se ajusta al sistema buffer descrito para los cuerpos de agua en los que la concentración del ion bicarbonato se incrementa conforme el valor de pH se acerca más a un valor de 8 (Fig. 37) (Lampert y Sommer, 2007).

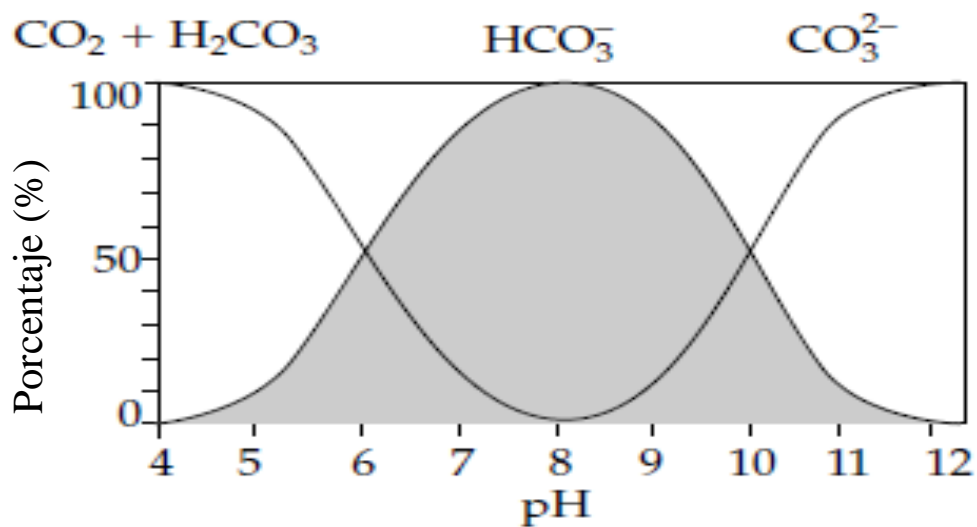


Fig. 37. Proporción relativa de las distintas formas de carbono a diferentes valores de pH (Lampert & Sommer, 2007).

9.3- Nutrientos

La concentración de nutrientes en el lago estuvo asociada con las etapas de estratificación (Figs. 10 a 15) tal como se ha reportado como consecuencia de la hidrodinámica de estos ambientes (Ramos *et al.*, 2008), lo que establece un gradiente de densidad que limita el flujo de los nutrientes hacia los estratos más superficiales de los lagos, repercutiendo en el crecimiento de organismos fitoplanctónicos y permite que se mantengan condiciones de oligotrofia en estos sistemas (Camacho *et al.*, 2003). Los flujos de nitrógeno y de fósforo en los cuerpos de agua dependen en gran parte de las descargas nutrimentales que se tengan sobre ellos, la geología de la cuenca y de la fijación *in situ* de nitrógeno (Camacho *et al.*, 2003).

Las concentraciones de nutrientes son variables de acuerdo con el estado trófico de los sistemas, para lo cual se considera al fósforo total y al nitrógeno total como los más relevantes en este aspecto, Wetzel (2001) propone las siguientes concentraciones de FT y NT para lagos oligotróficos, asimismo Massol-Deya (2002) propone la concentración de silicatos de manera general para lagos (Cuadro 12).

Cuadro 12. Concentraciones de nutrientes para lagos de acuerdo con el estado trófico.

Nutriente (mg L⁻¹)	Lago Atexcac	Wetzel (2001)
Fósforo total	0.07- 0.61	0.016-0.386
		Eutrófico
Nitrógeno inorgánico disuelto epilimnético (mg L⁻¹)	0.148 - 0.406	0.2-0.4
		Oligo-mesotrófico

9.3.1- Fósforo total (FT)

En el presente estudio se registró un incremento en la concentración de fósforo total en los sitios de muestreo con respecto a años previos. Así, se registró una concentración máxima de 0.61 mg L^{-1} durante la estratificación temprana 2016, mientras para el ciclo anual 2013-2014 las concentraciones fluctuaron de 0 a 0.36 mg L^{-1} (Rojas, 2017) y de 0.1 y 0.23 mg L^{-1} en 2014 (Vizuet, 2015), lo que da un claro indicio de un proceso de eutrofización del sistema.

Lo anterior se debe a que el lago Atexcac al presentar una microcuenca de captación con pendientes muy pronunciadas por encontrarse en la zona más baja del cráter que lo forma, presenta un aporte importante de terrígenos al sistema, por otro lado, el que haya bajas precipitaciones pluviales en la zona (menores a 500 mm por año) hace que predomine la evaporación en el sistema lo cual genera una mayor concentración tanto de nutrimentos como de otros materiales en el agua del lago. Asimismo, se reporta por parte de los pobladores de lugares aledaños que cercano a la zona hay construcción de granjas porcícolas intensivas donde existe la posibilidad de que cierta carga orgánica se esté trasminando al manto freático, y que haciendo la comparación de lo propuesto por Arredondo-Figueroa *et al.* (1983) con una profundidad de 39 m Cárcamo (2017) reporta 34 m, y en la presente investigación la profundidad máxima alcanzada fue de 32 m, lo que implica una disminución del volumen de agua a través del tiempo.

La máxima concentración de FT registrada correspondió con la zona donde se registró el DCM (Fig. 10), una explicación a esto se puede deber a que la evaluación del fósforo total involucra todas las formas del fósforo presentes en el sistema, de tal forma quedarían también inmersas las de los organismos fitoplanctónicos y otras comunidades asociadas. El fósforo, asimismo, se asocia con la formación de estructuras celulares, con el proceso fotosintético, así como la presencia de moléculas energéticas (ADP, ATP, NADP+ Y NADPH) (Lampert y Sommer, 2007). Debido a que en el máximo profundo de clorofila se registra una alta concentración de este pigmento, así como de organismos, la cantidad de fósforo total se incrementa.

Una segunda explicación para el incremento de este nutriente durante la estratificación temprana, probablemente se deba a los aportes derivados de la mezcla que le antecedió, al generarse una resuspensión del fondo y una recirculación de nutrientes a través de la columna de agua, como ha sido reportado para el sistema en trabajos anteriores (Rojas, 2017 y Cárcamo 2017).

De la misma forma, durante las otras dos etapas de la estratificación se presentaron concentraciones más altas de este nutriente hacia la región de la termoclina, esto pudo deberse al máximo gradiente de densidad del agua en esta zona, que genera la acumulación de nutrientes (White y Matsumoto, 2012).

9.3.2-Fósforo reactivo soluble (FRS)

En el lago se presentó un incremento en la concentración de FRS de la estratificación tardía a la temprana en el epilimnion, esto se podría deberse a que conforme se profundiza la termoclina se genera una mezcla posterior que recircula gran parte del fósforo reintegrándolo a la parte alta del sistema (Payne, 1986). De la misma manera las concentraciones de fósforo se asocian con la concentración de oxígeno disuelto y de la estratificación térmica de los sistemas (Wu *et al.*, 2000).

A su vez la concentración de FRS en la estratificación temprana en general fue menor que la de la estratificación bien establecida excepto en la zona eufótica, esto se pudo deber a la gran cantidad de diatomeas *Cyclotella choctawhatcheana*, registrada en México solamente en el lago Atexcac y Alchichica, que se encontrarían utilizando gran parte de este nutriente (Oliva *et al.*, 2008).

Durante la estratificación bien establecida se registró un aumento de la concentración de ortofosfatos con respecto a la estratificación temprana, esto podría ser explicado a partir de que en ese periodo se tuvo una mayor homogeneidad de los grupos fitoplanctónicos y de sus densidades en comparación con el APP (Figs 29 y 35). De acuerdo con Lampert y Sommer (2007) el fósforo tiene el flujo más rápido en la interacción del ecosistema de tal forma el crecimiento de los organismos y la transferencia de fósforo a través de la cadena alimentaria depende en gran medida de la absorción neta del fósforo. Así, una gran proporción de la cantidad de

fósforo que se recircula se debe a la excreción de los organismos y la descomposición de componentes no reactivos generados por exoenzimas microbianas como las fosfatasas. Igualmente se podría inferir que este mismo proceso continúa hasta la estratificación tardía que es donde se presenta la mayor concentración de FRS.

Durante los tres periodos de estudio el FRS disminuyó donde se localizó el DCM, esto debido al aprovechamiento de ese recurso tanto del nanoplancton autotrófico como de los organismos picoplanctónicos autótrofos para sustentar sus procesos metabólicos vitales y de la productividad primaria. Debido a que la forma más significativa del fósforo inorgánico en términos biológicos es la de los ortofosfatos, es la más asimilable para el fitoplancton y las bacterias que se encuentran presentes en los sistemas acuáticos, generándose competencia por este recurso entre ambas comunidades (Lampert y Sommer, 2007).

De igual forma de acuerdo con Fuentes y Massol-Deyá (2002) el fósforo representa una fuente nutrimental importante debido a su asociación con la productividad primaria del fitoplancton dejándolo en muchas ocasiones como el elemento limitante dentro de los sistemas acuáticos, e impactando incluso en la abundancia fitoplanctónica (Dillon y Rigler, 1974). A pesar de este hecho, tanto algas como bacterias pierden (en baja proporción) fósforo reactivo soluble en forma de fosfatos de bajo peso molecular (Lampert y Sommer, 2007) que si bien se libera al ambiente no impacta de forma significativa las concentraciones de FSR.

9.3.3-Nitritos, Nitratos y Amonio

El amonio que se registró durante las tres etapas en general fue más bajo que las concentraciones de nitratos, esto se debe a que normalmente en aguas que se encuentran bien oxigenadas como en el lago de estudio, las bacterias oxidan esta forma de nitrógeno en nitratos (Sze, 1998). De hecho, las concentraciones de amonio más altas se registraron durante la estratificación temprana como posible consecuencia de la descomposición de la materia orgánica acumulada en el hipolimnion del ciclo anual anterior (Wetzel, 2001) y que por medio de la mezcla se

ve recirculada a través del sistema incrementando su concentración (Arellano y González, 2011).

Asimismo, los 0.12 mg L^{-1} de amonio registrados durante esta etapa hacia el fondo del sistema se deberían a que comúnmente bajo las condiciones anóxicas y la baja temperatura del hipolimnion la actividad heterotrófica se ve acompañada por la excreción de amonio por parte de los organismos (Legendre y Rassoulzadegan, 1995). Asimismo, bajo las condiciones del hipolimnion los procesos heterotróficos en los que actúan bacterias del sistema son más predominantes que los procesos de producción. Se ha encontrado que en los lagos tropicales la cantidad de bacterias es cerca de ocho veces mayor en el fondo cuando los lagos están estratificados, por lo tanto, el proceso de amonificación llevado a cabo por dichos organismos es el que más contribuye a la concentración de amonio presente en el sistema (Roldan y Ramirez, 2008).

Durante las etapas siguientes la concentración de amonio se vio disminuida teniendo sus valores más bajos durante la estratificación bien establecida, seguida de la estratificación tardía, este comportamiento se pudo deber al aprovechamiento de este nutrimento por parte de los organismos fitoplanctónicos dado que de acuerdo con Sze (1998) el nitrógeno es asimilado por el fitoplancton primordialmente en forma de amonio puesto que la forma de nitratos requiere de un gasto de energía extra durante el proceso de asimilación. Así, resulta más beneficioso para las microalgas el uso del amonio (cuando no hay disponibilidad de nitratos), de esta forma al existir en el agua tanto amonio como nitratos las algas agotarían primeramente al amonio y posteriormente la forma más oxidada del nitrógeno (Sze, 1998). Cabe destacar el hecho, que el amonio fue la forma química más abundante en el lago durante el período de estratificación. Al haber existido un incremento en la concentración de NH_4^+ durante la estratificación temprana, este pudo haber sido consumido por los organismos fotoautótrofos presentes en el sistema para después disminuir en las siguientes etapas de la estratificación.

Las concentraciones de nitritos a través de los tres periodos de estratificación comprendidos en este estudio fueron bajas en comparación de las encontradas para

nitratos y amonio, tal y como lo menciona Libes (2009) en la regiones tropicales las concentraciones de nitritos tienden a ser más bajas que las de otras formas del nitrógeno, considerándose como un estado de transición entre el amonio y los nitratos, de acuerdo con esto la etapa con menor concentración de nitritos fue la estratificación tardía. Asimismo, coincide con ser la etapa que presentó una mayor concentración de oxígeno en el sistema, mismo que pudo repercutir en el proceso de oxidación y generación de nitratos.

Sin embargo, de acuerdo con Esteves (1988 en Arellano y González, 2011) las condiciones bajas de oxígeno similares a las halladas en el hipolimnion repercuten en un incremento en la concentración de nitritos, dicha condición no se registró en general durante este estudio en contraste a lo descrito por Arellano y González (2011) quienes encontraron que la disminución del oxígeno disuelto incrementaba la concentración de nitritos en el lago Atexcac. En este estudio solo se registró un incremento abrupto durante la estratificación temprana de los nitritos hacia los 20 metros misma que si podría corresponder al comportamiento descrito por los autores antes mencionados.

Los nitratos por su parte mostraron su mayor concentración durante la estratificación tardía como consecuencia de una mayor oxigenación del sistema (Fig.6) y que coincidiría con la disminución de nitritos y de amonio antes explicada (Figs. 14 y 16). Así mismo, como se mencionó anteriormente se requiere de la disminución de las concentraciones de amonio para que los nitratos puedan llegar a ser ocupados por el fitoplancton por lo que de acuerdo con esto resulta normal que los nitratos se hayan presentado en mayor proporción durante las tres etapas.

El incremento registrado hacia el hipolimnion podría deberse a un incremento en la materia orgánica (Payne, 1986) y que a su vez generaría procesos de reducción de nitratos a amonio que explicaría el incremento de este último y su reinsertión en el ciclo de este elemento tanto en la mezcla como en las etapas iniciales de la estratificación.

9.3.4-Silicatos

El silicio se encuentra presente como el segundo elemento con mayor abundancia en el planeta, de la misma forma se encuentra en mayor proporción en aguas continentales que marinas, en aguas de ríos y lagos comúnmente llega a oscilar entre 0.2 y 60 mg L⁻¹ (Fuentes y Massol-Deyá, 2002), por su parte el lago Atexcac presentó concentraciones entre los 44.95 y 62.34 mg L⁻¹.

Tal cual el silicio es un nutrimento necesario para diferentes grupos de organismos como los radiolarios, silicoflagelados, esponjas silíceas y para algas como *Dynobryon*, *Uroglena* y *Mallomonas* y algas como las diatomeas, para estas últimas se sabe que los silicatos retoman importancia al conocerse que no pueden reproducirse si la concentración de estos es menor a 0.5 mg L⁻¹ (Brock, 1966).

Las concentraciones de silicatos fueron variables en los tres periodos de estratificación del lago Atexcac, registrando la más alta durante la etapa temprana que a su vez presentó la mayor densidad de *C. choctawhatcheeana*, esto contradice lo mencionado por Fuentes y Massol-Deyá (2002) quien menciona que hay una relación inversa entre la concentración de silicio y la densidad de diatomeas en los sistemas acuáticos, dado que este elemento representa una gran porción del peso seco de estos organismos. Sin embargo, en Atexcac se tuvo la mayor densidad de esta diatomea a los 15 metros y a su vez es donde se localizan en mayor proporción los silicatos.

De acuerdo con Ramírez *et al.*, (2007) algunas variaciones en la salinidad, así como pH superiores a 9 provocan un incremento en la disolución de las frústulas de las diatomeas. Así, también la naturaleza de los carbonatos presentes en el agua afecta la preservación de estos organismos como podría suceder en el Lago Atexcac con pHs entre 8.6 y 9.01 y alcalinidades totales de 1224 mg L⁻¹ a 1315 mg L⁻¹ que tendrían un efecto similar en las diatomeas.

Por otra parte, algunas especies de diatomeas liberan hasta un 15% del sílice de sus frústulas (Cole, 1983), aunque éste no se disuelva tan fácilmente y tienda a sedimentarse.

Así, como con otros nutrimentos, probablemente el periodo de mezcla interviene en los procesos de recirculación de recursos a través de la columna de agua, tal como ha sido reportado en el lago por Cárcamo (2017). Esto seguramente también ocurre con los silicatos que posterior a este proceso y durante la estratificación temprana incrementan su concentración en el sistema por su resuspensión, de tal forma este queda en posibilidad de ser consumido por los organismos y más por las diatomeas que lo ocupan para la formación de sus frústulas.

Posterior a esto, durante la estratificación bien establecida los silicatos se presentaron en menor proporción durante la estratificación tardía. Esto posiblemente propiciado por las diatomeas, que en general se presentaron durante todas las etapas térmicas, aunque sea en menores proporciones pero que implicaría un consumo continuo de este nutrimento que propiciaría su disminución a través del tiempo.

9.4-Clorofila-a y la productividad de los DCM de Atexcac

Las concentraciones iniciales de clorofila-a registradas durante la estratificación tardía estuvieron entre los $0.205 \mu\text{g L}^{-1}$ y los $0.812 \mu\text{g L}^{-1}$. Durante la etapa temprana se registró una mínima de $0.172 \mu\text{g L}^{-1}$ y una máxima inicial de $3.5 \mu\text{g L}^{-1}$. Finalmente, la estratificación bien establecida presentó $0.192 \mu\text{g L}^{-1}$ y $1.31 \mu\text{g L}^{-1}$ respectivamente. Dichas concentraciones se encontraron bastante diferentes a lo reportado por Rojas (2017) cuyo ciclo de estudio fue de febrero de 2013 a enero 2014 en donde los valores promedio por etapa fueron de $2.5 \mu\text{g L}^{-1}$ con algunos picos de clorofila-a mucho más altos ($13.5 \mu\text{g L}^{-1}$).

Por otra parte, Cárcamo (2017) cuyo estudio fue realizado para el año 2014 reporta concentraciones promedio de entre $0.47 \mu\text{g L}^{-1}$ y $1.29 \mu\text{g L}^{-1}$ con algunas concentraciones máximas, de esta forma dicha investigación parece arrojar resultados más similares a los presentados para el ciclo 2015-2016 que los presentados por Rojas (2017).

De tal forma, aunque los propósitos de los estudios son diferentes dichos trabajos forman parte de los antecedentes más próximos a la presente investigación para el

lago Atexcac, así se puede notar una disminución de la concentración de clorofila-a desde el año 2013 hasta el 2016.

Asimismo, es de recalcar que para ambos estudios previos (Cárcamo, 2017) (Rojas, 2017) a este se atribuyó un alto porcentaje tanto de la productividad primaria como en la concentración de clorofila-a (5.54 y 13.5 $\mu\text{g L}^{-1}$ respectivamente) de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena*, que durante dichos periodos de investigación tuvieron un importante crecimiento de sus poblaciones durante la etapa temprana de la estratificación. Dicho sea de paso, esto no aconteció durante el año 2016 al menos durante los muestreos realizados para los experimentos, lo cual podría ser una explicación a tal disminución de clorofila-a en el periodo de estudio.

En dichas investigaciones se hizo alusión a los máximos profundos de clorofila (DCM) presentes en el sistema, como se mencionó anteriormente se le considera a los DCM como acumulaciones de clorofila hacia zonas profundas de los sistemas acuáticos estratificados (Camacho, 2006), de tal forma que dicho pigmento incrementa su concentración hacia zonas más cercanas como la termoclina y el hipolimnion.

Durante las tres etapas de la estratificación del lago Atexcac se encontró un incremento en la concentración de clorofila-a misma que se localizó siempre por debajo de la termoclina, incluso se registró una mayor cercanía hacia el límite inferior de la termoclina durante la estratificación temprana y la bien establecida, el caso del DCM hallado en la estratificación tardía representa un evento más particular pues este se encuentra inmerso en el hipolimnion del sistema, posiblemente esto es propiciado por el incremento en la amplitud del epilimnion que a su vez empuja la termoclina más abajo y termina por dar menor amplitud al hipolimnion.

Evidentemente como lo mencionan Fee (1976); Cullen (1982); Camacho (2006); Clegg *et al.* (2012), la estratificación representa uno de los factores más importantes para la formación de los DCM asociado a la estabilidad de la columna de agua.

Sobre todos cuando los sistemas acuáticos pasan por periodos de estratificación extensos como en el lago Atexcac (8 meses), la influencia de dicho proceso en los DCM propicia que estos se encuentren en constante movimiento junto como el metalimnion e hipolimnion donde se ubican y que modifican su amplitud y profundidad durante este período.

Igualmente, Navarro y Ruiz (2013) mencionan que se encuentra una mayor asociación entre la formación de los DCM y la densidad que con la profundidad, así al estratificarse un lago genera gradientes de densidad por medio de la termoclina, esto favorecería la formación de los DCM en el lago Atexcac. De acuerdo con estos autores no hay evidencia de que los factores biológicos como la evasión a la depredación o fotoaclimatación se activen en los organismos a una densidad específica, lo mismo sucede con la competencia por nutrientes y luz. De tal manera se postula por dichos autores que los DCM en lugar de someterse a las condiciones externas, funcionan como entes capaces de modificar su entorno físico y químico próximo. Así, como consecuencia al conformarse el DCM a una densidad de agua determinada, los organismos propios del fenómeno tienen el poder de controlar el flujo de nutrientes a través de un mecanismo de competencia descrito por Klausmeier y Litchman (2001) convirtiéndose así en una estructura de auto-preservación biológica asociada con una isopícnica específica debido a su capacidad de modificar el ambiente físico-químico, dicha capacidad se conoce como histéresis (Navarro y Ruiz, 2013).

De acuerdo con los estudios de Hamilton *et al.*, (2010), los DCM de 4 lagos de Nueva Zelanda (cuyo origen es volcánico y que son cálidos) se hallaron cercanos a radiaciones entre 1 y 2%, un criterio para la formación de estos es que la profundidad eufótica esté por debajo de la base del epilimnion lo que desde un punto de vista físico implicaría que hubiese una disponibilidad de luz mayor y por tanto se beneficiarían los productores de la capa de mezcla y los que se encuentran por debajo de ella. Sin embargo, este criterio pareciera solo aplicar durante la etapa temprana de la estratificación (Etemp) del lago Atexcac que es el periodo en el que como se mencionó antes la $Z_e > Z_m$. A pesar de esto, aún bajo esta condición el

límite de la zona eufótica presenta una distancia de poco más de 5 metros de diferencia con respecto a la zona donde se localizó el DCM, aunque para este estudio no se consideró la amplitud del DCM lo cual podría mantener esa distancia o reducirla en caso del que el DCM tuviera su límite superior más arriba de lo propuesto.

Por otro lado, para la estratificación bien establecida (Ebe) y la tardía (ET) esta condición de que los DCM se desarrollan cerca del 1% de la zona eufótica, no pareciera aplicar puesto que por una parte en la Ebe la profundidad entre la zona eufótica y la de mezcla fue igual, de tal forma que al registrarse el DCM a los 16 metros existe una diferencia de 6 m con respecto al límite de la Ze.

Finalmente, la ET presenta un DCM a los 23 m, que ya corresponden con el hipolimnion, aquí las condiciones son aún más desfavorables para los fotoautótrofos si se considera lo propuesto por Hamilton *et al.*, (2010), dado que la Ze con sus 12 m de amplitud no llega al límite de la capa de mezcla y con respecto al DCM presenta 11 metros de diferencia, esto por supuesto involucraría que al menos en cuanto a cantidad de luz, la que llega al DCM durante ese periodo es extremadamente baja. Sin embargo, estos mismos autores, indican que en lagos con alta transparencia y con bajas concentraciones de nutrientes se halla la mayor fluorescencia de clorofila-a en la parte baja del metalimnion y a veces se extiende dentro del hipolimnion tal y como sucede en Atexcac que básicamente presentan una transparencia que alcanza entre 10 y 12 m y bajas concentraciones de nutrimentos.

En la evaluación de la concentración de clorofila de los tratamientos (Fig. 18) para las muestras control de 10 m, presentaron una disminución de la concentración con respecto a sus muestras iniciales. Asimismo, los trasvases presentaron el mismo comportamiento con respecto a la muestra inicial de 23 m; por otra parte, las muestras control de 23 m incrementaron su concentración. Dichos cambios se deben a una adaptación fisiológica por parte de los organismos fotosintéticos que al encontrarse en condiciones de baja luz comienzan a incrementar la clorofila con el fin de captar la mayor cantidad posible de luz (Fee, 1976). Asimismo, Steele (1964)

y Fennel y Boss (2003) mencionan que dentro de los factores inductores de la formación de los DCM se encuentra el incremento de la concentración celular de la clorofila en los organismos.

Bajo este último criterio el tratamiento control de 23 m tanto en las botellas claras y oscuras, al encontrarse en condiciones de luz limitadas debido a que estaban por debajo del metalimnion y con nubosidad alta, respondieron ante dicha limitación con el incremento de la clorofila-a en búsqueda de mantener el proceso fotosintético. De la misma forma se podría inferir que las botellas que tuvieron mayor exposición a la luz redujeron su concentración de clorofila-a, puesto que el gasto energético del incremento no les beneficiaría.

Asimismo, en los periodos siguientes (Etemp y Ebe) seguirían bajo esta misma respuesta fisiológica, en la que se vio un incremento y disminución de la concentración de clorofila-a de acuerdo con las condiciones de luz bajo las cuales se sometieron. Sin embargo, dado que para estos periodos predominaron condiciones de nubosidad del 0% y la localización del DCM fue a menor profundidad, se vio favorecida la disminución de dicho pigmento.

Por otro lado, Jørgensen (1969) indica que hay dos tipos de adaptaciones en la concentración de los pigmentos a las que recurren los organismos, los divide en adaptación a la luz tipo *Cyclotella* y adaptación a la luz tipo *Chlorella*. El primer tipo se caracteriza por una reestructuración del aparato fotosintético que resulta en un incremento inicial en la relación fotosíntesis-irradiación solar (curva P-I). El segundo tipo se caracteriza porque la concentración de clorofila se incrementa celularmente, lo que resulta en un incremento en las tasas fotosintéticas de los organismos ya adaptados a bajas intensidades de luz. De esta forma este segundo tipo de adaptación sería la que más se adecúa a los resultados obtenidos en los que se genera incremento de la concentración de clorofila-a, que es el único pigmento detectable por la técnica de fluorimetría (Arar y Collins, 1997).

Esto último conlleva a una relación entre la clorofila-a y la productividad primaria. Así, en general para los tres periodos de estratificación se encontró como patrón

que los tratamientos de trasvase presentaron un incremento en la productividad primaria con respecto al tratamiento control del DCM (figs. 24 a 26). Esto concordaría con la adaptación de tipo *Chlorella* propuesta por Jørgensen (1969) que involucra el incremento en las tasas de fotosíntesis de células ya adaptadas, por lo que los trasvases a mejores condiciones de luz, que repercuten en una mejora de la productividad primaria, Fee (1976) menciona que el incremento en la productividad primaria suele ser proporcional al aumento de la clorofila-a en la región equivalente a los DCM.

Sin embargo y de acuerdo con los resultados de este estudio, en dos de los tres periodos de la estratificación, las concentraciones de carbono fijado en la productividad neta del tratamiento control del DCM fueron más bajas que los otros dos tratamientos (trasvases y control de zona eufótica), tal y como lo encuentran Ichimura *et al.* (1968, citado en Parsons *et al.*, 2013) donde no hay una correspondencia entre el incremento de la clorofila-a y el de la productividad primaria.

Por otra parte dicha respuesta de los tratamientos control del DCM, cuyo comportamiento fue seguir produciendo oxígeno a través de la fotosíntesis es de resaltar, pues en general la distancia entre la zona eufótica y la profundidad del máximo profundo de clorofila se encontró entre los 6 y 11 metros. Tradicionalmente la zona trofógena y zona eufótica tienen la misma profundidad (Rojas, 2017), por lo tanto, el que los organismos localizados en el DCM del lago Atexcac al estar por debajo de la Ze y al estar generando oxígeno, implicaría que la zona trofógena se extiende por debajo; es decir que con base en los resultados obtenidos en este trabajo se propone que al menos para este sistema la zona también conocida como de producción no se puede equiparar con la zona eufótica, tradicionalmente considerada hasta donde llega el 1% del PAR (Fig. 38).

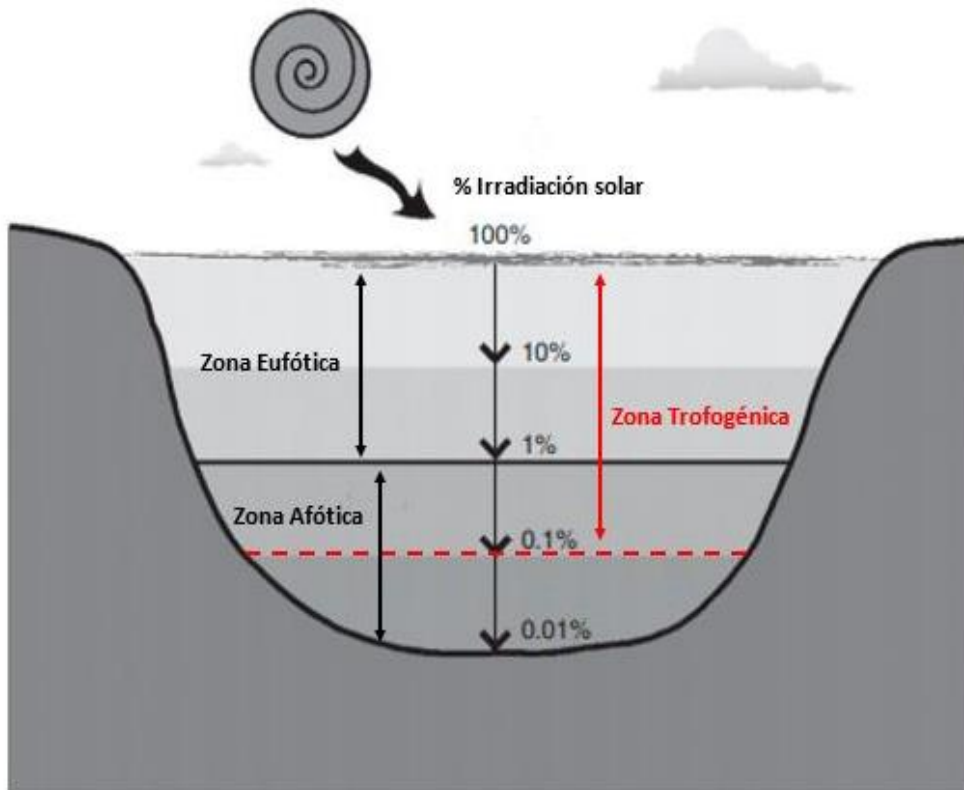


Fig. 38. Propuesta de la relación entre las zonas eufótica, afótica y trofógena del lago Atexcac con base en los resultados de productividad primaria de los DCM. Modificado de Lewis (2009).

Asimismo, dicha actividad fotosintética del fitoplancton del DCM representaría que estos organismos se encuentran activos metabólicamente aun con las limitantes nutrimentales y lumínicas a las que están sometidos, esto a su vez contrasta con lo postulado por Lewis (2009) que indica que los organismos del fitoplancton que se encuentran por debajo de la zona eufótica pierden masa, mueren o en el mejor de los casos se mantienen en un estado de dormancia hasta que son regresados a la superficie, de tal manera las figuras 24-26 muestran experimentalmente que esto no es del todo correcto pues aun en su profundidad de origen por debajo del 1% de luz se mantiene el proceso de fotosíntesis, realizado principalmente por picocianobacterias.

De acuerdo con las correlaciones de la ET y Ebe (Cuadros, 7 y 9), la relación entre la productividad primaria y la clorofila-a fue negativa, lo que sustentaría lo antes

mencionado dado que esto indicaría que, aunque se encuentren altas concentraciones de clorofila esto no necesariamente sería un indicativo de una mejor productividad.

Asimismo, en cuanto a la relaciones del APP individual que fueron negativas con la productividad primaria (Cuadros 8 y 9), podría atribuirse a que en general las células pequeñas tienen mayores pérdidas respiratorias que las células grandes, consumiendo el oxígeno disuelto a través de este proceso (Laws 1975, citado en Parsons *et al.*, 2013).

Por otra parte el APP colonial presentó una correlación positiva con la productividad primaria (Cuadro 7) dado que bajo las temperaturas hipolimnéticas las tasas de respiración decrecen (Callieri, 2007) . De igual forma el formar colonias además de ser una estrategia para la evasión de la depredación (Padisak *et al.* 1997) generaría una mayor superficie de contacto que permitiría mejorar la captación de luz.

El único período en el que se encontró lo esperado en la hipótesis de que al trasvasarse las muestras procedentes del DCM a la zona eufótica la productividad primaria incrementaría fue en la Ebe. Al no encontrar diferencias significativas entre la productividad primaria de los trasvases claros, el control claro de la Ze y las botellas oscuras de ambos (Cuadro 3), las muestras originarias del DCM, asemejarían su comportamiento fotosintético a las que se encuentran en la zona eufótica. Asimismo, aunque para los otros dos periodos no se registraron diferencias significativas, gráficamente si se observa que los tratamientos de trasvase incrementaron su productividad primaria con respecto al control del DCM (Figs.24 25 y 26).

9.5- Fitoplancton y APP

En el lago Atexcac durante las etapas hidrodinámicas de este estudio se registraron siete géneros diferentes de organismos fitoplanctónicos pertenecientes a tres phylum diferentes (Cuadro 4). Esto representa ciertamente una diversidad baja si se considera que de acuerdo con Oliva *et al.*, (2014) en el nivel mundial se contemplan alrededor de 15000 especies fitoplanctónicas y que en el nivel de

especie se considera que México cuenta con 1025 especies, particularmente la diversidad de fitoplancton en México es de 17 clases fitoplanctónicas, de las cuales el 31.9% corresponden a Bacillariophyceae, 18.2% a Cyanophyceae y 17.4% a Chlorophyceae, tres de las 4 clases halladas en el lago Atexcac durante la etapa de estudio.

En el lago Atexcac, por el tamaño de los organismos del fitoplancton casi todos de talla menor a 20 μm , se encontrarían dentro del nanoplancton autotrófico de acuerdo con la clasificación de Reynolds (1996). El género que se encuentra fuera de esta talla es *Scenedesmus sp*, cuyo tamaño fluctúa entre 3-78 μm de largo y 2-10 μm de ancho, por lo que queda incluido dentro del microplancton (Hegewald y Garbary, 2016).

En el sistema se registró una variación en cuanto a la densidad de los organismos fitoplanctónicos entre las etapas hidrodinámicas del sistema, en los lagos tropicales profundos se ha reportado un patrón de sucesión biológica influenciada por las mismas y por eventos meteorológicos (Salmaso, 2000). En la estratificación tardía (2015) se encontró una mayor presencia de la cianobacteria *Merismopedia trolleri*. Durante la estratificación temprana (2016) predominó la diatomea *Cyclotella choctawhatcheeana* con respecto a los demás géneros. Mientras que para la estratificación bien establecida (2016) se presentó una mayor equivalencia entre las densidades de todos los géneros del sistema, con una ligera predominancia del género *Kirchneriella sp*. Resultados equivalentes fueron registrados para el lago maar Alberca de Tacámbaro en Michoacán, donde el grupo Bacillariophyta predominó durante la etapa invernal (mezcla) e inicio de la estratificación, el resto del año fue más abundante el grupo Chlorophyta seguido por las cianobacterias como tercer grupo en importancia (Hernández *et al.*, 2011).

En la estratificación tardía de 2015, se determinó una predominancia por parte de *M. trolleri* tanto en la zona eufótica como en el DCM. De acuerdo con Hernandez *et al.*, (2011) las cianobacterias vieron incrementada su densidad hacia la estratificación tardía; sin embargo, el grupo de Chlorophyta siguió siendo predominante. A diferencia de este estudio, en el presente trabajo no se considera

la etapa de mezcla (invierno) puesto que no representa un factor formador de DCM. De acuerdo con Roelke y Buyukates (2002), un epilimnion amplio durante la estratificación tardía reduce las dimensiones del metalimnion y del hipolimnion. Este factor permite una diversificación del fitoplancton a lo largo de toda la columna de agua. Sin embargo, las cianobacterias en los estratos profundos pueden deber sus incrementos a sus capacidades de utilizar fósforo inorgánico y la presencia de pigmentos accesorios que les permiten la captación de bajas cantidades de luz, factor que claramente disminuye conforme se incrementa la profundidad del sistema.

Las cianobacterias tienden a presentar florecimientos en los lagos tropicales durante la estratificación temprana y no durante la tardía (Vazquez y Jiménez, 2005) tal es el caso del lago vecino Alchichica en el que se presentan florecimientos masivos de *Nodularia spumigena* (González *et al.*, 2015), al igual que en el lago Atexcac en ciclos anuales pasados. Sin embargo, en este ciclo 2015-2016 no se registró dicho comportamiento.

De acuerdo con Margalef (1983), los periodos de mezcla generan la resuspensión del sílice del fondo de los sistemas, así como de nutrimentos sólidos e iones, lo cual genera una serie de condiciones propicias para el desarrollo de diatomeas. Esta es la razón por la cual en la etapa invernal en el lago La Alberca de Tacámbaro las diatomeas abundan (Hernández *et al.*, 2011), por su parte en el lago de estudio Atexcac muy probablemente pase algo similar durante la misma etapa (mezcla), lo cual provocaría que durante los primeros momentos de la estratificación temprana haya aun remanentes tanto de nutrimentos, como de los otros recursos, a su vez las diatomeas aún serían abundantes en el sistema a causa tanto de las tasas de hundimiento del grupo como de la presencia de dichos recursos.

La estratificación bien establecida del lago Atexcac se caracterizó por una mayor igualdad en cuanto a las densidades de organismos de los 7 géneros de fitoplancton presentes. Sin embargo, se presentó un incremento en la zona del DCM del género *Kirchneriella* que pertenece al grupo de las Chlorophyta, a su vez *M. trolleri* presentó su mayor densidad en esa misma zona. Los demás grupos algales fueron más

homogéneos tanto en zona eufótica como en la zona del DCM, tanto en muestras iniciales, control y experimentales.

En el lago Atexcac es observable que los distintos géneros del fitoplancton comúnmente están presentes en las tres etapas hidrodinámicas de este estudio, lo que implica que en mayor o menor densidad están compartiendo tanto espacio como recursos desde un punto de vista ecológico (Leibold, 1996 en Mora, 2015), la coexistencia de especies puede verse afectada por factores como la productividad, proporción de nutrientes (Sommer 1993, en Mora, 2015), y la cantidad de luz (Stomp *et al.*, 2004) la riqueza de especies es influenciada por la variabilidad espacial y temporal de los factores bióticos y abióticos (Reynolds, 1992). Este tipo de factores pudiesen estar determinando la presencia/ausencia de los distintos géneros descritos para este lago.

De acuerdo con Camacho (2006) los DCM pueden estar formados por una sola o varias especies de algas, sean cianobacterias o no. El fitoplancton presenta una mayor densidad en el DCM en comparación con el epilimnion. Según este autor, los grupos que más forman los DCM son las diatomeas, criptofitas y las cianobacterias. A su vez, indica que las criptomonas al parecer son un constante formador de DCM y representan un amplio recurso de alimentación para el zooplancton. Mientras en el lago Atexcac el DCM se encontró formado por diatomeas, cianobacterias y clorofitas, cuyas dominancias por sus abundancias dependió de la etapa de estratificación, lo que indicaría una cierta sucesión fitoplanctónica.

Por otro lado, Callieri *et al.* (2007) indica la formación de DCM en lagos ultraoligotróficos, por poblaciones de ciliados mixotróficos (*Ophrydium naumanni*), nanoflagelados autótrofos, dinoflagelados (*Gymnodinium paradoxum*) y por picocianobacterias. De acuerdo con los resultados obtenidos por Fee (1976), los grupos formadores de los picos de clorofila que encontró fueron *Dinobryum*, *Synura*, *Uroglena* y *Cryosphaerella*. Ichimura *et al.* (1968) registró máximas acumulaciones de *Cryptomonas sp.* Grupos como los de las *cianobacterias*, Cryptophyta,

Chrysophyta, Dinoflagelados, Chlorophyta y *Ochromonas sp.* son registradas como formadoras de los DCM en el lago Bosumtwi (Sanful *et al.*, 2017).

Así mismo, asociados a los DCM se registran bacterias dentro de las cuales se encuentran principalmente verdes y purpuras del azufre y ciliados fagotróficos/mixotróficos, flagelados heterotróficos y rotíferos, lo que indica una asociación también con otros grupos como el zooplancton. Para el lago Atexcac se tienen registradas poblaciones del copépodo *Leptodiptomus cf. sicilis* (Barrera-Moreno *et al.*, 2015), y que a su vez se han encontrado incrementos en las densidades de dicho copépodo, cercanas a las zonas donde se registran los DCM del lago Atexcac (Reyes-Nothpal y Hernández-Avilés, com. pers.).

Por otro lado, de acuerdo con González *et al.* (2015) el lago Alchichica presenta un DCM desde el mes de agosto hasta diciembre, que es dominado por las diatomeas *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheeana*, este florecimiento es explicado a partir de un favorecimiento generado por la transferencia de los nutrientes que hacen las ondas internas del hipolimnion hacia el metalimnion. Así mismo Wetzel (2001, en González *et al.*, 2015) menciona que los florecimientos algales se ven favorecidos por la transferencia de los nutrientes acumulados entre los estratos del sistema, así el metalimnion agrupa características tales como un gradiente de temperatura, poca luz y una estabilidad de la columna de agua debido al gradiente de densidad, y disponibilidad de nutrientes (nutriclina) (White y Matsumoto, 2012), condiciones que son favorables para algunos grupos de fitoplancton como las diatomeas. Factores como éste, descritos en sistemas de la misma cuenca y comunes en diversos lagos tanto tropicales como templados podrían explicar el comportamiento del presente estudio de los grupos fitoplanctónicos del lago Atexcac y su presencia en el DCM del lago.

Asimismo, y conforme se ha descrito anteriormente, se puede decir que para el lago Atexcac a diferencia de otros lagos, tanto el DCM como las demás zonas estratificadas del lago presentan en general la misma conformación de grupos fitoplanctónicos y no solo un grupo en específico. Sin embargo, dichos grupos siempre se encuentran en mayor proporción hacia la zona del máximo profundo de

clorofila. De igual forma, de manera general los tratamientos de trasvase claro tuvieron la tendencia a incrementar su densidad, lo cual podría significar que la mejora en las condiciones de luz propiciaría una mejor tasa de la reproducción de algunos grupos fitoplanctónicos.

En cuanto al picoplancton autotrófico, de acuerdo con el tamaño que lo caracteriza, es complicada la determinación específica de los grupos que lo conforman recurriendo a técnicas genéticas para determinar la taxonomía completa de estos organismos (Callieri y Stockner, 2002), así resulta importante referir para el APP cambios de abundancia del APP a través de los períodos hidrodinámicos de los lagos más que cambios en su composición.

Dentro del grupo del picoplancton autotrófico se contemplan a grupos eucariotas fototróficos y a cianobacterias procariotas (Callieri, 2007) siendo estas últimas el principal componente de del APP (Camacho *et al.*, 2003). De igual forma el primer grupo tiende a observarse de color rojizo bajo la excitación de la luz verde, el segundo por su parte tiende mas hacia tonalidades amarillo-naranjas (Callieri y Stockner, 2002).

De acuerdo con esto último, las muestras observadas para el lago Atexcac presentaron en su mayoría tonalidades naranjas ricas en ficoeritrinas, por lo cual se asume que las picocianobacterias son el grupo con mayor reelevancia para el APP del lago.

Se registró un incremento del APP común entre las tres etapas en la zona del DCM (con abundancias de entre 4.17×10^5 y 5.51×10^5 cél. mL⁻¹) con respecto a las muestras de la Ze (Fig. 33,34,35), siendo la mayor abundancia para muestras iniciales la de la estratificación bien establecida. De acuerdo con esto, por un lado, habría cambios con respecto a lo reportado por Arellano & González (2011), quienes hallaron la máxima densidad durante la estratificación temprana con 4×10^5 cél. mL⁻¹. Sin embargo, el patrón de hallar las máximas densidades cercanas a la termoclina presentado por dichos autores se mantuvo en la presente investigación.

Por otra parte, Arellano (2017) registró para el año 2014 abundancias promedio de picocianobacterias considerablemente menores (1.5×10^5), aunque en el mismo orden de magnitud.

Asimismo, se encontró la mayor densidad de organismos tanto en forma individual como de colonias durante la estratificación tardía, teniendo la mayor abundancia de células individuales en el trasvase de botella clara 7.91×10^5 cél. mL⁻¹ (Fig.33), en contraparte la densidad de las colonias en este tratamiento fue de las más bajas (4.64×10^4).

La diversidad del APP en cuerpos de agua dulce tiende a ser mayor que en los sistemas marinos (Jakubowska y Szlag-Wasielewska, 2015), e incluyen a *Cyanobium*, *Synechococcus* y *Cyanothece diana/cedrorum* (Komárek, 1996). El APP registrado en el lago Atexcac pertenece a un clado emparentado con *Synechococcus* de acuerdo con Callieri *et al.* (2013) y que además es definido como halotolerante. Aunque se considera que existen incrementos en las densidades de picocianobacterias durante la primavera y el verano y que al mismo tiempo se encuentran incrementos en la formación de colonias en embalses interiores (Jakubowska y Szlag-Wasielewska, 2015), esto no se presentó en el lago Atexcac, que por su parte presentó las abundancias más altas hacia la estratificación tardía que más bien corresponde a una etapa de otoño-invierno.

De acuerdo con Callieri (2007) el picoplancton *per se*, hace referencia a células individuales, sin embargo, en lagos ultraoligotróficos es común encontrar microagregados (Booras *et al.*, 1991) de más de 50 individuos. Durante las tres etapas del presente experimento se encontró como patrón que conforme las muestras se hallaban expuestas a una mayor cantidad de luz disminuía el número de colonias presentes, sin embargo y de acuerdo como Moreno (2018) el número de individuos por colonia para el lago Atexcac fluctúa entre 3 y 12 individuos en promedio.

Asimismo, Padisák *et al.*, (1997) indica que la formación de colonias de APP confiere ventajas nutricionales y de evasión de depredadores. Sin embargo, Ploug *et al.* (1999) menciona que la suposición de que las microcolonias tienen mejor

eficiencia en el reciclaje de los nutrientes no es del todo cierta, debido a que la capa de mucilago que envuelve a las microcolonias limita la absorción difusiva de las células dentro de la colonia, de esta forma se podría pensar que al formar colonias más que la absorción de nutrimentos se promueve otras estrategias como la evasión de la depredación (Crosbie *et al.*, 2003).

Por otro lado, de acuerdo con Passoni y Callieri (2001) la formación de las colonias deriva de células individuales influenciadas por la limitación de factores tales como la depredación y la limitación de nutrimentos, sin embargo, la luz también podría llegar a ser un factor que afecte al APP, de esta forma podría llegar a inferirse que las células individuales que no encuentran condiciones óptimas de luz, se aglutinarían en colonias para incrementar su superficie de contacto lo que les permitiría una mayor captación de luz. Esto explicaría el comportamiento registrado en el presente estudio, en el que hubo una disminución del número de colonias conforme se incrementó la luz y viceversa.

Durante la estratificación tardía las condiciones del tiempo atmosférico favorecieron una mayor nubosidad que posiblemente limitaba el paso de luz (Wetzel, 2001), esto pudo repercutir en la formación de colonias en mayor proporción con respecto a las otras dos etapas en las que la nubosidad fue prácticamente nula. Por otro lado, la hipótesis de la formación de colonias para el aprovechamiento de la luz, explicaría porque únicamente durante la estratificación tardía se encontró una correlación positiva entre el APP colonial y la productividad primaria (Cuadro 7). De igual forma y dado que en la Etemp y Ebe las correlaciones entre el APP individual y la productividad primaria resultaron negativas sería indicativo que a pesar de encontrar incrementos en las densidades de las picocianobacterias estas no repercutirían de manera significativa en la productividad primaria del lago.

Por otro lado, dado que grupos de nanoplancton autotrófico como *Kirchneriella sp.*, *Oocystis sp.* y *Planktolyngbya sp.* presentaron correlaciones positivas con la productividad primaria, se le atribuiría a estas poblaciones su mayor contribución. Sin embargo, otra posible explicación es que para sistemas oligotróficos el método de las botellas claras y oscuras no parece detectar los cambios de oxígeno disuelto

generados por parte de las picocianobacterias (Rojas, 2017), siendo necesarias otro tipo de pruebas más finas como C^{14} , que aunque tiene la ventaja de ser una técnica más exacta y precisa particularmente en sistemas con baja productividad primaria y para medir la contribución de los fotoautótrofos más pequeños como las picocianobacterias, pero presenta como inconvenientes los altos costos y procedimientos legales de autorización para el uso de isótopos radiactivos.

Por otra parte, las correlaciones positivas encontradas entre la densidad del APP individual y el fósforo total, se ajustan a lo descrito por Stockner (1991) quien registró incrementos en las abundancias de picocianobacterias junto con un incremento de dicho nutrimento. De igual forma al encontrarse una relación negativa con los ortofosfatos se puede inferir que el APP se encontraría haciendo uso de este nutrimento de manera constante para sus procesos metabólicos.

La prueba de correlación llevada a cabo para determinar el grupo que se encontraría formando al DCM (Cuadro 11), arrojó como resultado una correlación positiva con el APP individual, dejando de lado al nanoplancton, esto indicaría que el grupo de las picocianobacterias serían los organismos con mayor presencia en el DCM. Esto podría deberse a su ya conocida capacidad de utilizar baja concentraciones de luz que le confieren una ventaja importante sobre los grupos más grandes de fitoplancton (Jakubowska y Szelag-Wasielewska, 2015).

La predominancia de las picocianobacterias también podría deberse a que los organismos picoplanctónicos tendrían la capacidad de reducir su metabolismo, lo que prolongaría su vida y les permitiría desarrollarse dentro de esa zona, lo cual a su vez significa un proceso de selección positivo y una ventaja sobre otros organismos (Callieri *et al.*, 2007).

De igual forma, la disminución de los costos metabólicos podría significar otro medio por el cual el APP se mantiene en la zona del DCM que pareciera tener condiciones un tanto adversas (Clegg *et al.*, 2012). Así también el mejor aprovechamiento de los recursos nutrimentales que se acumulan en zonas como la termoclina (Fee, 1976; Cullen, 1982; Camacho, 2006; White y Matsumoto, 2012), beneficiaría a organismos

tan pequeños como el APP en un lago como Atexcac, donde los recursos comúnmente llegan a ser limitados.

Por último, por medio de la captura de fotografías se encontraron diferencias visuales entre la densidad, tamaño, forma y agrupamiento de los organismos de acuerdo con la zona donde fueron localizados. Como patrón general se encontró una menor fluorescencia en muestras correspondientes a la Ze, además de presentar células más pequeñas que las del DCM, así como menor abundancia. Las muestras del trasvase se asemejaron en su morfología a las del DCM lo que corroboraría lo propuesto por Jørgensen (1969) de que las células ya adaptadas a bajas cantidades de luz aprovecharían esto para la mejora de sus tasas fotosintéticas al exponerse a mejores condiciones.

Estos cambios observables implicarían diferentes adaptaciones por parte de los organismos de acuerdo con las condiciones bajo las cuales se desarrollen, o a las cuales se sometan (Figs. 39,40,41).

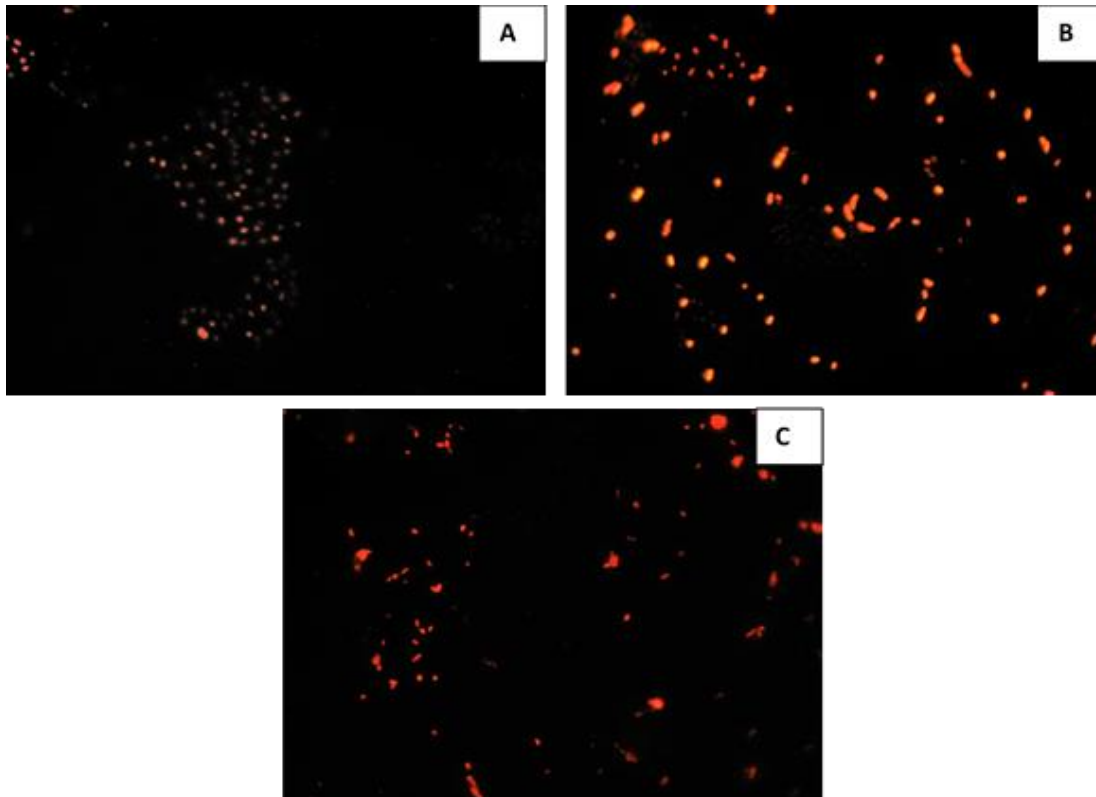


Fig. 39. Imágenes tomadas con objetivo apocromático 100X. Se muestran diferencias en densidad y fluorescencia de los organismos del picoplancton autotrófico en la Ze (A), DCM (B) y Traslase (C), durante la estratificación tardía 2015.

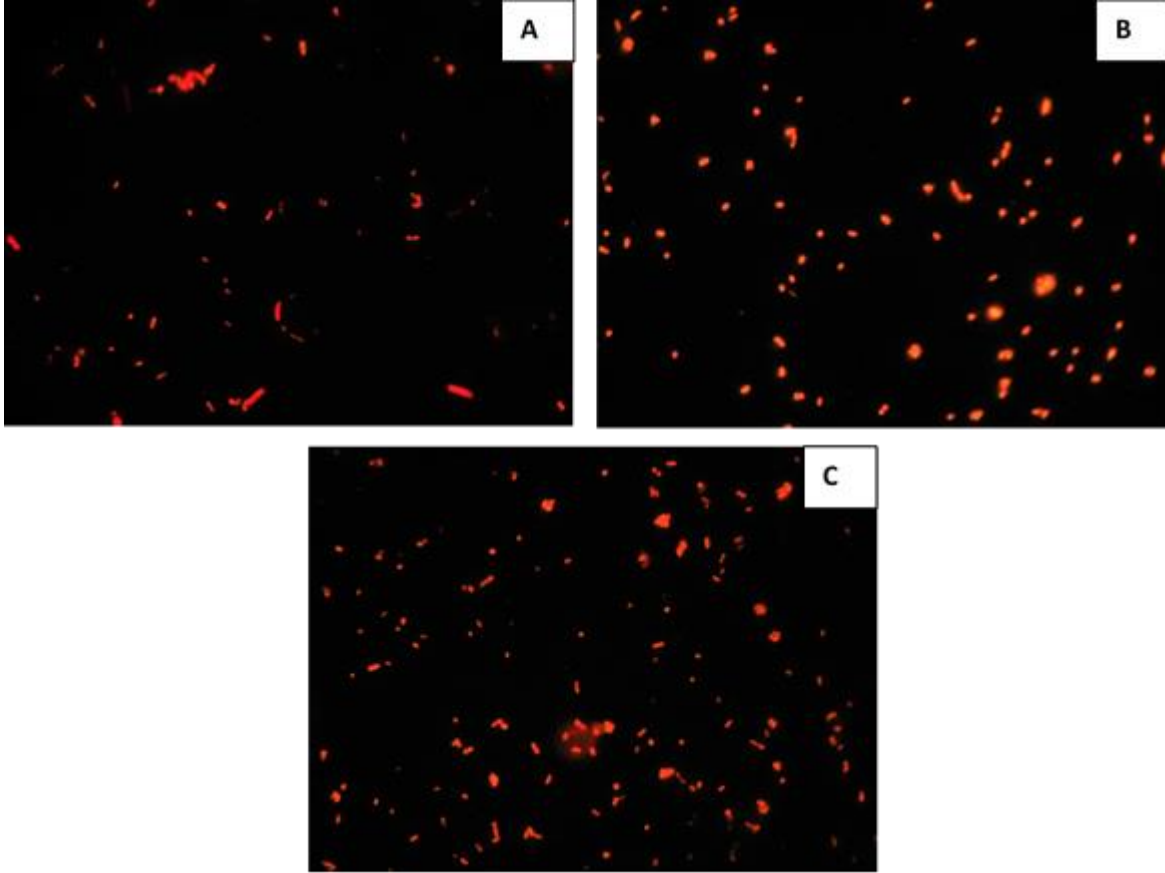


Fig. 40. imágenes tomadas con objetivo apocromático 100X. Se muestran diferencias en densidad y fluorescencia de los organismos del picoplancton autotrófico en la Ze (A), DCM (B) y Trasvase (C), durante la estratificación temprana 2016.

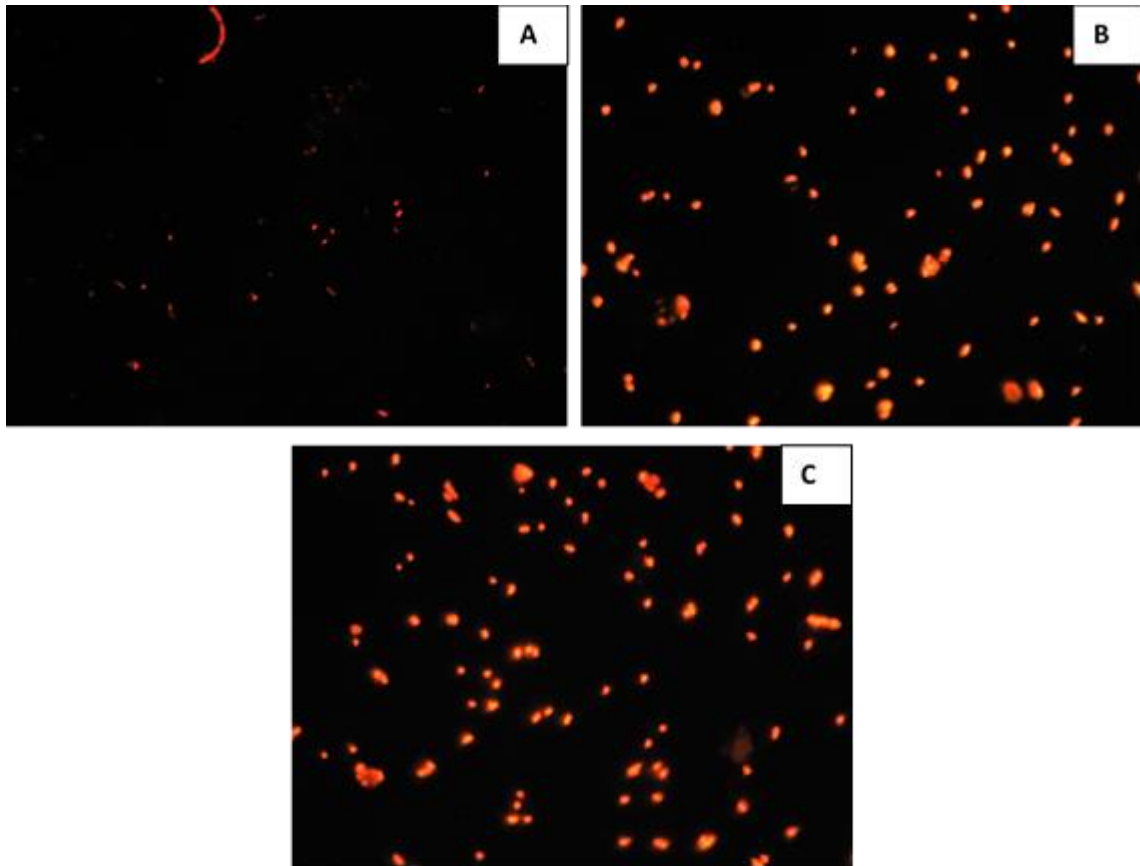


Fig. 41. Imágenes tomadas con objetivo apocromático 100X. Se muestran diferencias en densidad y fluorescencia de los organismos del picoplancton autotrófico en la Ze (A), DCM (B) y Traslase (C), durante la estratificación bien establecida 2016.

10-Conclusiones

Al encontrar un incremento en la productividad primaria fitoplanctónica en la zona correspondiente a los máximos profundos de clorofila (DCM), así como de aquella que fue transferida a la zona eufótica, se comprobó la funcionalidad fotosintética de los organismos del DCM.

Los máximos profundos de clorofila-a en el lago Atexcac se ubicaron dentro del metalimnion y en la parte superior del hipolimnion, por debajo de la zona eufótica. Y al realizar los organismos que lo constituyen cierta actividad fotosintética se puede considerar estos como una ampliación de la zona trofógena del lago.

El incremento de la productividad primaria en muestras experimentales de los DCM en la zona eufótica se dio como posible respuesta a un cambio adaptativo rápido del fitoplancton a diferente exposición de luz.

Los DCM se profundizaron conforme avanzó la estratificación térmica a través del tiempo. En estos se encontró por parte de los organismos portadores de pigmentos fotosintéticos una posible respuesta fisiológica adaptativa a una baja disponibilidad de luz e incremento en nutrimentos.

Los gradientes de variación de densidad del agua, la formación de nutriclinas y las adaptaciones de los fotoautótrofos a una baja disponibilidad de luz particularmente del APP, son factores que determinan la formación de los DCM en el lago Atexcac. Asimismo, no se descarta la posibilidad de la influencia de la histéresis como un mecanismo adicional.

El mayor impacto sobre la productividad primaria proviene del nanoplancton autotrófico y en segundo término del APP, aunque resulta conveniente verificar estos resultados trabajando con una técnica de productividad primaria más precisa.

El APP presenta respuestas adaptativas a la disponibilidad de luz en los DCM, que se reflejan en el aumento de su abundancia, formación de colonias y variabilidad en su fluorescencia.

Se determinaron en total 7 géneros de nanofitoplancton: *Cyclotella choctawhatcheeana*, *Merismopedia trolleri*, *Chroococcus sp.*, *Planktolyngbya tallingi*, *Oocystis sp.*, *Kirchneriella sp.*, *Scenedesmus sp.*, tanto en la zona eufótica como en los DCM, teniendo como patrón general el incremento de las abundancias en estos últimos. Asimismo, se presentó un aumento en la abundancia del fitoplancton en las pruebas experimentales, de donde se infiere un incremento en su tasa de renovación.

Aunque el nanoplancton autotrófico y el APP coexisten en el máximo profundo de clorofila, las picocianobacterias individuales son el principal formador de los DCM en el lago Atexcac.

11-Referencias

- Alegria, W. (2016). *Texto basico para profesional en ingeniería forestal en el area de fisiología vegetal*. Iquitos: FCF-UNAP.
- Amand, A., y Carpenter, S. R. (1993). Metalimnetic phytoplankton dynamics. En S. R. Carpenter, & K. J. F., *The trophic cascade in lakes* (págs. 220-224). Cambridge: Cambridge University Press.
- APHA, AWWA, y WPCF. (2012). *Standar Methods for Examination of Water and Wastewater*. American Public Health Association.
- Arar, E. J., y Collins, G. B. (1997). In Vitro determination of clorophyll a and phaeophytin a in marine and freshwater phytoplankton by florescence. *National Exposure Research Laboratory. Office of Research and Development. Environmental Protection Agency*.
- Arellano, J. A. (2017). *Variación espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la dinámica limnológica en el lago cráter atalashalino Atexcac, Puebla*. CDMX: Tesis de Maestría. Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM.
- Arellano, J., y González, E. (2011). *Dinamica espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la variabilidad limnológica del lago volcánico Atexcac, Puebla*. México: Tesis de licenciatura. FES Zaragoza. UNAM.
- Armienta, M. A., Vilaclara, G., De la Cruz-Reyna, S., Ramos, S., Ceniceros, N., Cruz, O., . . . 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., Borrego, L., y Castillo, R. M. (1983). Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la cuenca Oriental, Puebla, México. *Biótica*, 8, 37-47.
- Avilés, G. (2004). *Productividad primaria estimada por fluorescencia natural durante otoño-invierno en la Bahía de La Paz, B. C. S., México*. La Paz, Baja California.: Tesis de Maestría en Ciencias. CICIMAR e IPN.
- Badillo, M., Galindo, M., Gallardo, A., Lizama, G., Palomino, G., Arena, L., y Chiappa, X. (2010). *Manual de prácticas de ecología acuática*. México: UNAM.
- Barrera-Moreno, O., Ciro-Perez, J., Ortega, E., Alcántara, J., y Piedra, E. (2015). From Local Adaptation to Ecological Speciation in Copepod Populations from Neighboring Lakes. *Plos one*, 10, 1-25.
- Booras, M., Bolgrien, D., y Holen, D. (1991). Determination of eubacterial and cyanobacterial size and number in Lake Baikal using epifluorescence. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 76, 537-544.
- Brock, T. (1966). The habitat of *Leucothrix mucor*, a Widespread marine microorganism. *Limnology and Oceanography*, 11, 303-307.

- Callieri, C. (2007). Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. *Freshwater Biological Association*, 1, 1-28.
- Callieri, C., y Stockner, J. (2002). Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *Journal Limnology*, 61, 72-76.
- Callieri, C., Coci, M., Corno, G., Macek, M., Modenutti, B., Balseiro, E., y Bertoni, R. (2013). Phylogenetic diversity of nonmarine picocyanobacteria. *FEMS Microbiology Ecology*, 85, 293-301.
- Camacho, A. (2006). On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in Spanish stratified lakes. *Limnetica*, 25, 453-478.
- Camacho, A., Miracle, M., y Vicente, E. (2003). Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. *Archiv für Hydrobiologie*, 157, 321-338.
- Camacho, A., Wurtsbaugh, W.A., Miracle, M. R., Armengol, X., y Vicente, E. (2003). Nitrogen limitation of phytoplankton in a Spanish karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach. *Journal of plankton research*, 25, 397- 404.
- Can, A., Ortega, H., Garcia, N. E., Reyes, A., Gonzales, V., y Flores, D. (2011). ORIGEN Y CALIDAD DEL AGUA SUBTERRÁNEA EN LA CUENCA. *Terra latinoamericana*, 29, 189-200.
- Cárcamo, J. R. (2017). *Evaluación de la productividad primaria y la concentración de clorofila-a en los lagos cráter La Preciosa y Atexcac, en la cuenca Oriental, Puebla*. CDMX: Tesis de Licenciatura. FES Zaragoza.UNAM.
- Chen, M., Schliep, M., Willows, R., Zheng-Li, Cai., Neilan, B., y Scheer, H. 2010. A Red-Shifted Chlorophyll. *Science*, 329, 1318-1319.
- Clegg, M., Gaedke, U., y Boehrer, B. (2012). Complementary ecophysiological strategies combine to facilitate survival in the hostile conditions of a deep chlorophyll maximum. *Physiological Ecology*, 169, 609-622.
- Cole, G. (1983). *Textbook of limnology*. Mosby San Luis.
- Crosbie, N., Teubner, K., y Weisse, T. (2003). Flow-cytometric mapping provides novel insights into the seasonal and vertical distributions of freshwater autotrophic picoplankton. *Aquatic Microbial Ecology*, 33, 53-66.
- Cullen, J. (1982). The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of Chlorophyll a. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*, 29, 791-803.
- De la Lanza Espino, G., y García, J. L. (2002). *Lagos y Presas de México*. Mexico : AGT Editor.

- Dillon, P., y Rigler, F. (1974). A test of simple nutrient budget model predicting the phosphorus concentration in lake water. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 31, 1771-1778.
- Edler, L., y Elbrachter, M. (2010). The Uthermöl method for quantitative phytoplankton analysis. En B. Karlson, Cusack, & C, *Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis* (págs. 13-20). París: UNESCO.
- Fee, E. J. (1976). The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the experimental lakes area, north western Ontario: implication for primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 767-783.
- Fennel, K., y Boss, E. (2003). Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model. *Limnol. Oceanogr.*, 48, 1521-1534.
- Fuentes, F., y Massol-Deyá, A. (2002). *Manual de laboratorios: Ecología de microorganismos*. Puerto Rico: Universidad de Puerto Rico.
- Gaarder, T., y Gran, 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)*. México: Instituto de Geografía. UNAM.
- Gil, J., Labastida, E., Mineiros, R., y Tenorio, R. (2009). Estimación de la producción primaria y biomasa del fitoplancton y su relación con algunas condiciones ambientales en la laguna de Chautengo, Guerrero. *Revista Digital del Departamento del hombre y su ambiente*, 2, 1-16.
- González, C. (2013). *Variación a largo plazo de la concentración y distribución vertical de la clorofila A fitoplanctónica en el Lago Alchichica*. México: Tesis de Maestría en Ciencias. Posgrado en ciencias del mar y limnología. UNAM.
- González, C., Alcocer, J., y Osceguera, L. (2015). Clorofila a fitoplanctónica en el lago tropical profundo Alchichica: un registro de largo plazo. *Hidrobiológica*, 25, 347-356.
- González, F., Zoppi de Roa, E., y Montiel, E. (2006). Productividad primaria del fitoplancton en la bahía de Mochima, Venezuela. *Investigación Marina*, 34, 37-45.
- Guiry, M., y Guiry, G. (2017). *Algaebase*. Obtenido de World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway: www.algaebase.org
- Hamilton, D., O'Brien, K., Burford, M., Brookes, J., y McBride, C. (2010). Vertical distributions of chlorophyll in deep, warm monomictic lakes. *Aquatic sciences*, 22, 295-307.
- Hegewald, E., y Garbary, D. (02 de Febrero de 2016). *Algaebase*. Obtenido de Scenedesmus Meyen, 1829: http://www.algaebase.org/search/genus/detail/?genus_id=43474

- Hernández, R., Ortega, M., Sánchez, J., Alvarado, R., y Aguilera, M. (2011). Distribución estacional del fitoplancton en un lago cálido monomítico en Michoacán, México. *Biológicas*, 13, 21-28.
- Hutchinson, G., y Löffler, H. (1956). The thermal classification of lakes . *Pro. Nat. Acad. Sci.*, 42, 84-86.
- Ichimura, S., Nagasaka, S., y Tanaka, T. (1968). On the oxygen and chlorophyll maxima found in the metalimnion of a mesotrophic lake. *Bot. Mag.*, 81, 1-10.
- Jakubowska, N., y Szlag-Wasielewska, E. (2015). Toxic Picoplanktonic Cyanobacteria—Review. *marine drugs*, 13, 1497-1518.
- Jasser, I. (2006). The relationship between autotrophic picoplankton (APP)- the smallest autotrophic component of food web an the trphic status and the depht of lakes. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 6, 69-77.
- Johnson, P. W., y Sieburth, J. (1979). Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.*, 24, 928-935.
- Jørgensen, E. G. (1969). The adaptation of plankton algae IV. Light adaptation in different algal species. *Physiol. Plant.*, 22, 1307-1315.
- Kilham, P. (1990). Mechanisms controlling the chemical composition of lakes and rivers: Data from Africa. *Limnology and Oceanography*, 35, 80-83.
- Klausmeier, C., y Litchman, E. (2001). Algal games: The vertical distribution phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnol. Oceanogr.*, 46, 1998-2007.
- Komárek, J. (1996). Towards a combined approach for the taxonomy and species delimitation of picoplanktonic cyanoprokaryotes. *Algological Studies*, 83, 377-401.
- Krebs, C. (1985). *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. México: Harla.
- Lampert, W., y Sommer, U. (2007). *Limnoecology* (Segunda ed.). Estados Unidos: Oxford University Press Inc.
- Lancher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*. Berlin: Springer.
- Laws, E. A. (1975). The importance of respiration losses in controlling the size distribution of marine phytoplankton. *Ecology*, 56, 419-426.
- Legendre, L., y Rassoulzadegan, F. (1995). Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *OPHELIA*, 41, 153-172.
- Lewis, W. (1983). A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 1779-1787.

- Lewis, W. (2000). Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 5, 35-48.
- Lewis, W. (2009). Ecological Zonation Lakes. *Encyclopedia of Inland Waters.*, 1, 416-422.
- Lewis, W. (2010). Biogeochemistry of tropical lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 30, 1595-1603.
- Libes, S. (2009). *An introduction to marine biogeochemistry* (Quinta ed.). Academic Press.
- Mancilla, O., Bautista, A., Ortega, H., Sanchez, E., Can, A., Guevara, R., y Ygor, O. (2014). Hidrogeoquímica de salinas Zapotitlán y los lagos-cráter. *IDESIA*, 32, 55-69.
- Manrique, E. (2003). Los pigmentos fotosintéticos, algo mas que la captación de luz para la fotosíntesis. *Ecosistemas*, 12, 1-11.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Marques, M. J. (1990). *Probabilidad y estadística : Para ciencias químico-biológicas*. México: McGraw Hill.
- Montoya, Y., y Aguirre, N. (2010). Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un lago tropical (ciénaga Escobillitas) a lo largo del pulso de inundación. *Revista Facultad de Ingeniería. Universidad de Antioquia*, 55, 76-89.
- Mora, E. (2015). *Composición del fitoplancton y relaciones especies-área de cinco sistemas lacustres en los Tuxtlas, Ver., México*. Xalapa, Veracruz. Tesis de doctorado. Universidad Veracruzana
- Moreira, D. (2000). The origin of red algae and the evolution of chloroplasts. *Nature*, 405, 69-72.
- Moreno, O. (2018). Evaluación experimental del control descendente "Top-Down" en el circuito microbiano del lago volcánico Atexcac. Tesis de licenciatura. FES Zaragoza UNAM.
- Nason, A. (1977). *Biología*. México: Limusa.
- Navarro, G., y Ruiz, J. (2013). Hysteresis conditions the vertical position of deep chlorophyll maximum in the temperate ocean. *Global Biogeochemical cycles*, 27, 1013-1022.
- Nincevic, Z., Marasovic, I., y Kuspilic, G. (2002). Deep chlorophyll-a maximum at one station in the middle Adriatic Sea. *Journal Marine and Biology Association*, 82, 9-19.
- Oliva, M. G., Lugo, A., Alcocer, J., y Cantoral-Uriza, E. (2008). Morphological study of *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad (Stephanodiscaceae) from a saline Mexican lake. *Saline Systems*, 8, 17.
- Oliva, M., Godinez, J. L., y Zuñiga, C. A. (2014). Biodiversidad del fitoplancton en aguas continentales en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 54-61.

- Padisák, J., Lothar, K., Rainer, K., y Jirí, N. (1997). Deep-layer autotrophic picoplankton maximum in the oligotrophic Lake Stechlin, Germany: origin, activity, development and erosion. *European Journal of Phycology*, 32, 403-416.
- Parsons, T., Takahashi, M., y Hargrave, B. (2013). *Biological oceanographic processes*. Gran Bretaña: Pergamon press.
- Passoni, S., y Callieri, C. (2001). Picocyanobacteria single forms, aggregates and microcolonies: survival strategy or species succession? *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 27, 1879-1883.
- Payne, A. (1986). *The ecology of tropical lakes and rivers*. Willey Chichester: John Wiley & Sons.
- Pérez-Urria, E. (2009). Fotosíntesis: Aspectos básicos. *Reduca (Biología). Serie Fisiología vegetal*, 2, 1-47.
- Ploug, H., Stolte, W., y Jørgensen, B. (1999). Diffusive boundary layers of the colony-forming plankton alga *Phaeocystis* sp.— implications for nutrient uptake and cellular growth. *Limnology & Oceanography*, 44, 1959-1967.
- Porter, K. G., y Feig, Y. S. (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography*, 25, 943-948.
- Ramachandra, T. V. y Solanki, M. (2007). Ecological assesment of lentic wáter bodies of Bangalore. Environmental Information System [ENVIS] Centre for Ecological Sciences, Indian Institute of Science, Bangalore. India. 1-105.)
- Ramírez-García, P. y A. Novelo (1984). La vegetación acuática vascular de seis lagos cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, 46,75- 88.
- Ramirez, S., Hermes, U., Zarate, P., García, M., Odila de la Torre, V., Israde, I., y Meulenert, A. (2007). DISOLUCIÓN DE SÍLICE BIOGÉNICA EN SEDIMENTOS DE LAGOS UTILIZADOS COMO BIOINDICADORES DE CALIDAD DEL AGUA. *e-Gnosis*, 5, 1-19.
- Ramos, E., Alcocer, J., Ortega, E., y Camacho, A. (2008). Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiologica*, 18, 105-113.
- Reynolds, C. (1992). Dynamics selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 384, 13-31.
- Reynolds, C. (1996). Plant life of the pelagic. *Proceedings of the International Association for Theoretical and Applied Limnology*, 26, 97-113.
- Rojas, C. (2017). *Evaluación anual de la productividad primaria y del contenido de clorofila "a" en el lago cráter, Atexcac, Puebla*. Mexico: Tesis de licenciatura. FES Zaragoza. UNAM.

- Roldan, G., y Ramirez, J. (2008). *Fundamentos de limnología tropical* (Segunda ed.). Antioquia: Academia colombiana de Ciencias Exactas.
- Salgado, I. (2010). *Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para análisis de datos, un enfoque biométrico*. CDMX: Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM.
- Salmaso, N. (2000). Factors affecting the seasonality and distribution of cyanobacteria and chlorophytes: A case study from the large lakes south of the Alps, with special reference to lake Garda. *Hydrobiologia*, 483, 43-63.
- Sanful, P., Otu, M., Kling, H., y Hecky, R. (2017). Occurrence and seasonal dynamics of metalimnetic Deep Chlorophyll Maximum (DCM) in a stratified meromictic tropical lake and its implications for zooplankton community distribution. *International Review of Hydrobiology*, 102, 135-150.
- Steele, J. (1964). A study of production in the gulf of Mexico. *J. Mar. Res.*, 22, 211-222.
- Sterner, R. (2010). In situ-measured primary production in Lake Superior. *Department of Ecology, Evolution and Behavior*, 36, 139-149.
- Stockner, J. G. (1991). Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Int. Rev. Hydrobiology*, 483-493.
- Stockner, J. G., y Antia, N. J. (1986). Algal picoplankton from marine and freshwater: a multidisciplinary perspective. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 2472-2503.
- Stomp, M., Huisman J, De Jongh, F., Veraart, A., Gerla, D., Rojkeboer, M., . . . Stal, L. J. (2004). Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature*, 432, 104-106.
- Sze, P. (1998). *A Biology of the Algae* (Tercera ed.). McGraw-Hill.
- Triola, M. (2004). *Probabilidad y Estadística* (Novena ed.). Pearson Education.
- Vazquez, G., y Jiménez, S. F. (2005). Seasonal dynamics of the phytoplankton community and cyanobacterial dominance in a eutrophic crater lake in Los Tuxtlas, México. *Ecoscience*, 12, 485-493.
- Villareal, E., Alcocer, J., y Oseguera, L. (2013). Producción primaria en un lago oligotrófico tropical. En F. Paz, J. Wong, M. Bazan, & V. Saynes, *Estado Actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México* (págs. 322-327). Mexico: Programa Mexicano del Carbono.

- Vizuet, L. A. (2015). *Evaluación de la composición del procarioplancton durante el fenómeno de emblanquecimiento "whiting event" en el lago volcanico Atexcac, estado de Puebla*. México: Tesis de licenciatura. FES Zaragoza. UNAM.
- Webber, H., y Thurman, H. (1991). *Properties of oceanwater*. Harper Collins.
- Wehr, J. D., y Sheath, R. (2003). *Freshwater algae of North America: Ecology and Classification*. USA: Academic Press.
- Weisse, T. (1993). Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwaters ecosystems. *Advances in microbial ecology*, 13, 320-370.
- Wetzel, R. (2001). *Limnology. Lake and river ecosystems* (Tercera ed.). Academic Press. Elsevier Science.
- White, B., y Matsumoto, K. (2012). Causal mechanisms of the deep chlorophyll maximum in lake superior: A numerical modelin investigation. *Journal of Great Lakes Research*, 38, 504-513.
- Wu, J., Sunda, W., Boyle, E., y Karl, D. (2000). Phosphate depleiton in the western North Atlantic Ocean. *Science*, 4, 759-762.

Anexos

Anexo I. Densidades promedio de todos los grupos de nanoplancton. Estratificación tardía 2015

cél. L ⁻¹	<i>Cyclotella</i>	<i>Oocystis</i>	<i>Planktolyngbya</i>	<i>Merismopedia</i>	<i>Chroccocus</i>	<i>Kirchneriella</i>
5 inicial	94	191	27	129	167	45
10 inicial	35	194	35	416	202	95
10 clara	161	188	213	515	237	244
10 obscura	132	260	259	648	126	101
23 inicial	105	215	190	563	278	198
23 clara	414	566	210	396	269	169
23 obscura	158	376	167	352	493	246
23-10 clara	211	442	250	704	129	154
23-10 obscura	158	255	132	172	176	184

Estratificación temprana 2016

cél. L ⁻¹	<i>Cyclotella</i>	<i>Oocystis</i>	<i>Planktolyngbya</i>	<i>Merismopedia</i>	<i>Chroccocus</i>	<i>Kirchneriella</i>	<i>Scenedesmus</i>
5 inicial	105	26	132	225	150	225	132
10 inicial	542	234	140	493	147	537	465
10 clara	665	166	140	264	133	334	256
10 obscura	673	449	302	313	129	246	564
15 inicial	818	604	184	352	190	361	542
15 clara	791	182	127	140	119	184	254
15 obscura	703	422	88	383	84	132	395
15-10 clara	879	177	225	164	105	140	218
15-10 obscura	731	239	35	347	126	135	274

Estratificación bien establecida 2016

cél. L ⁻¹	<i>Cyclotella</i>	<i>Oocystis</i>	<i>Planktolyngbya</i>	<i>Merismopedia</i>	<i>Chroococcus</i>	<i>Kirchneriella</i>	<i>Scenedesmus</i>
5 inicial	176	179	186	167	202	96	126
10 inicial	179	249	176	167	126	190	278
10 clara	203	167	193	180	70	176	187
10 obscura	132	212	239	216	35	264	210
16 inicial	176	202	182	281	176	376	157
16 clara	226	247	136	171	105	211	287
16 obscura	252	210	167	154	202	197	259
16-10 clara	198	193	112	147	134	133	198
16-10 obscura	203	223	108	170	70	246	245

Anexo II. Densidades Promedio de APP individuales y en colonia.

Estratificación tardía 2015

Tratamiento	Individuales cél. mL ⁻¹	Desv. Estand.	colonias	Desv. Estand.
10 inicial	3.66E+05	0.00E+00	1.35E+05	0.00E+00
10 clara	4.34E+05	1.42E+05	1.30E+05	2.14E+04
10 obs	7.18E+05	6.78E+04	1.56E+05	3.63E+04
20 inicial	5.34E+05	0.00E+00	7.42E+04	0.00E+00
23 inicial	5.45E+05	0.00E+00	4.02E+04	0.00E+00
23 clara	6.37E+05	2.39E+05	4.32E+04	1.07E+04
23 obs	4.20E+05	1.16E+04	8.72E+04	2.31E+04
23-10 clara	7.91E+05	9.46E+04	4.64E+04	1.03E+04
23-10 obs	7.43E+05	2.47E+04	4.59E+04	2.47E+04

Estratificación temprana 2016

Tratamiento	Individuales cél. mL ⁻¹	Desv. Estand.	Colonias	Desv. Estand.
10 inicial	2.08E+05	0.00E+00	4.79E+03	0.00E+00
10 clara	2.45E+05	6.18E+04	1.60E+03	1.46E+03
10 obs	1.75E+05	5.06E+04	2.23E+03	2.21E+03
15 inicial	4.17E+05	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00
15 clara	4.73E+05	5.21E+04	1.92E+03	3.32E+03
15 obs	4.58E+05	1.01E+05	0.00E+00	0.00E+00
15-10 clara	4.25E+05	1.49E+05	6.38E+03	1.11E+03
15-10 obs	3.69E+05	1.98E+04	6.38E+03	5.77E+03

Estratificación bien establecida 2016

Tratamiento	Individuales cél. mL ⁻¹	Desv. Estan.	Colonias	Desv. Estan.
10 inicial	1.87E+05	0.00E+00	1.72E+04	0.00E+00
10 clara	1.74E+05	2.98E+04	1.88E+04	1.49E+04
10 obs	1.33E+05	4.47E+04	9.58E+03	8.13E+03
16 inicial	5.51E+05	0.00E+00	1.34E+04	0.00E+00
16 clara	3.71E+05	2.25E+04	1.28E+04	5.45E+03
16 obs	4.25E+05	4.95E+04	9.90E+03	5.45E+03
16-10 clara	4.59E+05	6.09E+04	5.43E+03	8.58E+03
16-10 obs	4.97E+05	4.75E+04	4.47E+03	6.16E+03
30 inicial	3.74E+04	0.00E+00	9.58E+02	0.00E+00
33.5 inicial	2.78E+04	0.00E+00	0.00E+00	0.00E+00