



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza



Composición y abundancia del fitoplancton antes, durante y después del evento de emblanquecimiento “whiting event” en el Lago Atexcac, Puebla

T E S I S

que para obtener el título de Biólogo
presenta:

Cecilia Guadalupe López Vázquez

Director de tesis:

Dr. Justo Salvador Hernández Avilés

Proyecto apoyado por DGAPA-PAPIIT IN219313

Ciudad de México, 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.



“En algún lugar algo increíble está esperando ser descubierto”.

Carl Sagan

*Dedicado a mi madre Matilde, mi hermano
Moisés y mi sobrino Morgan.*

Agradecimientos institucionales

A mi país, por haberme dado la valiosa oportunidad de estudiar y pertenecer orgullosamente a la máxima casa de estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México. A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por ser mi segunda casa, a la carrera de Biología y todos los profesores que tuve a lo largo de mi formación académica, cada uno de ellos es parte de lo que soy y seré en mi quehacer profesional.

Agradezco al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (**PAPIIT**) **IN219313** con el proyecto: Dinámica del plancton procariota en lagos monomícticos cálidos volcánicos en la Cuenca Oriental Puebla, y a la **DGAPA-UNAM** por la beca recibida.

Al Dr. Justo Salvador Hernández Avilés por permitirme formar parte de su equipo de trabajo, por brindarme el apoyo y la confianza para llevar a cabo este proyecto de investigación dentro del laboratorio de Limnoecología a su cargo.

Del Proyecto de Investigación en Limnología Tropical de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, al Dr. Miroslav Macek por brindarme su apoyo para realizar el trabajo de microscopía de epifluorescencia, así como a la M. en C. María Guadalupe Oliva Martínez y la Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia por auxiliarme en la determinación del fitoplancton.

A mis compañeros de laboratorio, por el trabajo en equipo realizado, el apoyo y la atmósfera de convivencia para la toma y el procesamiento de muestras.

A los sinodales: Biól. Angélica E. González Schaff, M. en C. Eloisa A. Guerra Hernández, Biól. José Luis Guzmán Santiago y a la M. en C.E. Rocío Espitia Licea, por sus valiosas observaciones al presente trabajo que contribuyeron a la mejora del mismo.

Agradecimientos personales

A mi asesor, el Dr. Salvador Hernández Avilés, quien, con su admirable intelecto, pasión al conocimiento científico, a la vida, a su fe en la condición humana y amistad incondicional, pude concluir esta etapa de mi vida personal y académica a pesar de tantas adversidades. Siempre lo recordaré con añoranza, porque gracias a su inspiración y entusiasmo, simplemente no hubiera encontrado mi camino.

A mi mamá, Matilde Vázquez Rodríguez, a quien amo y admiro mucho por todo lo que ha vivido y aun así es capaz de sonreír, porque me enseñó a no rendirme y ser fiel a mis valores. Agradezco infinitamente a la vida por permitir que me acompañara en mi camino y hoy pueda compartir conmigo éste logro.

A mi hermana Erika, mi cuñado Germán y mi sobrino Morgan, por acogerme en mis momentos de soledad, tristeza y derrota, gracias por brindarme su cariño y hacerme sonreír como los amigos que tanto eché de menos tener.

A esos compañeros de laboratorio que siempre extrañaré por los momentos que me hicieron brillar, haber confiado en mí y que siempre gustosos me compartieron sus conocimientos: a Jesús Torres, Lorena Escobar, Luis Ángel Hernández, Juan Arellano y Eunice Flores.

A quienes fueron de gran importancia para poder concluir este trabajo: a mis amigos Zoraida Herrera, Alberto Hernández e Iván Jamet, por su disposición a ayudarme en las dificultades que tuve a lo largo de todo este tiempo, a Antonio Vargas por asesorarme en la corrección de estilo de éste escrito. A Rosa Isela González por brindarme su apoyo a pesar de no conocerme lo suficiente y a Alejandro Rodríguez por la ayuda psicológica y emocional. Cada uno fue especial en mi vida por llegar en el tiempo y lugar preciso en que los necesité y estuvieron para mí.

ÍNDICE

RESUMEN	viii
1 INTRODUCCIÓN	1
2 ANTECEDENTES	3
3 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	4
4 JUSTIFICACIÓN	5
5 HIPÓTESIS	6
6 OBJETIVOS	6
7 ZONA DE ESTUDIO	7
8 METODOLOGÍA	10
8.1 Trabajo de campo	10
8.1.1 <i>Parámetros limnológicos</i>	10
8.1.2 <i>Parámetros biológicos</i>	11
8.2 Trabajo de laboratorio	11
8.2.1 <i>Parámetros limnológicos</i>	11
8.2.2 <i>Parámetros biológicos</i>	12
8.3 Trabajo de gabinete	13
8.3.1 <i>Parámetros limnológicos</i>	13
8.3.2 <i>Parámetros biológicos</i>	14
9 RESULTADOS	17
9.1 Parámetros limnológicos	17
9.1.1 Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto	17
9.1.2 Dureza permanente, temporal y de calcio	21
9.1.3 Salinidad y conductividad	22
9.1.4 Alcalinidad y pH	23
9.1.5 Nutrientes	24
9.2 Parámetros biológicos	29
9.2.1 <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i> Mert. ex Born. et Flah. 1886	29
9.2.2 Fitoplancton antes, durante y después del evento de emblanquecimiento	31
9.2.3 Picoplancton autotrófico (PPA)	38
9.3 Análisis estadístico	41
9.3.1 Nutrientes	41
9.3.2 <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i>	44
9.3.3 Fitoplancton	46
9.3.4 Picoplancton autotrófico (PPA)	48
10 DISCUSIÓN	51
10.1 Dinámica de parámetros limnológicos	51
10.1.1 Temperatura	51
10.1.2 Oxígeno disuelto	52
10.1.3 Salinidad y Conductividad	53
10.1.4 Durezas	54
10.1.5 Alcalinidad y pH	55
10.1.6 Nutrientes	56

10.2	Dinámica de parámetros biológicos	61
10.2.1	Fitoplancton	61
10.2.2	Picocianobacterias (PCy)	70
10.2.3	Evento de emblanquecimiento (Whiting event)	72
11	CONCLUSIONES	75
	REFERENCIAS	76

Índice de figuras

Figura 1.	Localización geográfica de los lagos Axalapascos de la cuenca oriental de Puebla. Vista satelital de los lagos pertenecientes a los llanos de San Juan.	8
Figura 2.	Vista satelital del lago Atexcac. Mapa batimétrico del lago de estudio.	9
Figura 3.	Vegetación predominante en las pendientes del cráter del lago Atexcac.	9
Figura 4.	Reactivos y equipo de laboratorio para el análisis químico de nutrimentos.	11
Figura 5.	Microscopio invertido con contraste de fases, objetivo de 100x y cámara. Botellas con muestras de fitoplancton fijadas con Lugol y cámaras de sedimentación.	12
Figura 6.	Sistema de filtración a vacío para concentrar las muestras de PPA. Microscopio de epifluorescencia, con filtro Cy3 y cámara Cannon integrada.	13
Figura 7.	Programa ImageJ para obtener medidas morfométricas de células de PPA a partir de fotografías tomadas a 100x. Macros de Microsoft Office Excel para la estimación del contenido de carbono y biomasa de PPA.	15
Figura 8.	Florecimiento de <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i> durante la fase exponencial y la fase estacionaria en el lago Atexcac.	18
Figura 9.	Un mes previo, durante y después del evento de emblanquecimiento en el lago Atexcac.	19
Figura 10.	Perfiles de temperatura y oxígeno del florecimiento de <i>N. cf. spumigena</i> y el evento de emblanquecimiento. Z_{EU} , termoclina y oxiclina.	20
Figura 11.	Promedios con desviación estándar de la dureza permanente, temporal, total y de calcio.	21
Figura 12.	Promedios con desviación estándar de la salinidad y la conductividad.	22
Figura 13.	Promedios con desviación estándar de la alcalinidad (carbonatos y bicarbonatos), y promedios del pH.	23
Figura 14.	Promedios con error estándar de las concentraciones de fósforo total por estrato.	24
Figura 15.	Promedios con error estándar de las concentraciones de fósforo soluble reactivo por estrato.	25
Figura 16.	Promedios con error estándar de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) por estrato.	26
Figura 17.	Promedios con error estándar de las concentraciones de las formas nitrogenadas (nitratos, nitritos y amonio).	26

Figura 18. Proporciones promedio NID/FSR para el lago Atexcac durante el 2014. Líneas moradas: señalan proporciones < 10 limitación por nitrógeno y > 15 limitación por fósforo.	27
Figura 19. Promedios con error estándar de las concentraciones de silicatos por estrato.....	28
Figura 20. Abundancia integrada en unidad de área (cél. m ⁻²). Fase lag (febrero), fase exponencial (marzo) y fase estacionaria (abril) del florecimiento de <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i>	29
Figura 21. Promedios con desviación estándar de la abundancia (cél. mL ⁻¹) y biomasa (µg C _{org.} L ⁻¹) de <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i> por estratos durante diferentes fases de su florecimiento.	30
Figura 22. <i>Merismopedia trolleri</i>	32
Figura 23. <i>Chroococcus</i> sp.	32
Figura 24. <i>Planktolyngbya tallingii</i>	33
Figura 25. <i>Kirchneriella</i> sp.	33
Figura 26. <i>Oocystis</i> sp.	34
Figura 27. <i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	34
Figura 28. Promedios de las abundancias fitoplanctónicas (cél. mL ⁻¹) por estrato; antes, durante y después del evento de emblanquecimiento.	36
Figura 29. Abundancias relativas de las especies fitoplanctónicas, antes, durante y después del evento de emblanquecimiento.	36
Figura 30. Promedio de biomasa fitoplanctónicas antes, durante y después del evento de emblanquecimiento.	37
Figura 31. Promedios con desviación estándar de la abundancia, contenido de carbono y biomasa del PPA por estratos; antes, durante y después el evento de emblanquecimiento.	39
Figura 32. Formación de microcolonias de PPA a lo largo de la columna de agua en profundidades donde alcanzó máximas abundancias, antes y durante el evento de emblanquecimiento.	40
Figura 33. Diagrama de cajas múltiples con muesca de las concentraciones de fósforo soluble reactivo por estratos.	41
Figura 34. Diagrama de cajas múltiples con muesca de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto por estratos.	42
Figura 35. Diagrama de cajas múltiples con muesca de las concentraciones de silicatos por estratos.	43
Figura 36. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la biomasa de <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i> en la fase lag, exponencial y estacionaria en el lago Atexcac.	44
Figura 37. Diagrama de cajas múltiples con muesca por mes y estrato de la biomasa de <i>Merismopedia trolleri</i> , antes, durante y después del evento de emblanquecimiento.	46

Índice de tablas

Tabla 1. Fórmulas de las figuras geométricas más próximas a la morfología celular de cada especie fitoplanctónica determinada en el periodo de estudio.	14
Tabla 2. Categorías de estado trófico de los cuerpos de agua de acuerdo con valores puntuales de TSI (Carlson, 1977).	28
Tabla 3. Clasificación taxonómica, de las especies fitoplanctónicas determinadas antes, durante y después del evento de emblanquecimiento en el lago Atexcac.	31
Tabla 4. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman significativos ($p < 0.05$) entre parámetros biológicos y limnológicos durante el florecimiento de <i>Nodularia cf. spumigena</i> . NS (no significativo, $p > 0.05$).....	45
Tabla 5. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman significativos ($p < 0.05$) entre parámetros limnológicos durante el florecimiento de <i>Nodularia cf. spumigena</i> . NS (no significativo, $p > 0.05$).....	45
Tabla 6. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman significativos ($p < 0.05$) entre las abundancias de las especies fitoplanctónicas y parámetros limnológicos, así como entre especies. NS (no significativo $p > 0.05$).	47
Tabla 7. Prueba de Tukey que identifica diferencias significativas ($p < 0.05$) marcadas con un * de la abundancia de PPA entre estratos: antes, durante y después del emblanquecimiento.....	49
Tabla 8. Prueba de Tukey que identifica diferencias significativas ($p < 0.05$) marcadas con un * de la biomasa de PPA entre estratos: antes, durante y después del emblanquecimiento.....	49
Tabla 9. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman significativas ($p < 0.05$) de la abundancia, contenido de $C_{org.}$, biomasa, volumen celular y biovolumen del PPA contra los parámetros limnológicos. NS (no significativa, $p > 0.05$).	50

RESUMEN

En el lago monomíctico cálido Atexcac se evaluó, la intensidad del florecimiento de *Nodularia* cf. *spumigena*, así como la composición y abundancia de microalgas y del picoplancton autotrófico (PPA), antes, durante y después del emblanquecimiento para identificar qué grupo(s) se encontraba(n) asociado(s) con este proceso en el año 2014. La abundancia celular del fitoplancton se obtuvo mediante el método de Utermöhl y la biomasa se estimó como el producto de la abundancia, el biovolumen celular y una relación de contenido de carbono en cianobacterias. La abundancia, contenido de carbono orgánico ($C_{org.}$) y biomasa del PPA se estimaron mediante microscopía de epifluorescencia y análisis de imágenes. El emblanquecimiento en el lago Atexcac se había reportado durante la estratificación temprana en años previos. Sin embargo, durante el periodo de este estudio se presentó en la estratificación bien establecida, debido probablemente al florecimiento intenso de *Nodularia* cf. *spumigena* (1.2×10^{11} cél. m^{-2}) con duración de 5 meses a partir del mes de febrero; lo que causó el retraso de la sucesión de PPA. Así, la actividad fotosintética de *N. cf. spumigena* elevó el pH y agotó el CO_2 , lo que forzó al PPA a utilizar HCO_3^- como fuente de carbono. Durante el estudio del evento de emblanquecimiento se registraron un total de 6 especies de fitoplancton: las cianobacterias *Merismopedia trolleri*, *Chroococcus* sp. y *Planktolyngbya tallingii*; las clorofitas *Kirchneriella* sp. y *Oocystis* sp. y por último la diatomea *Cyclotella choctawhatcheeana*, todas se presentaron en la capa de mezcla y a lo largo del periodo de estudio. La cianobacteria colonial *Merismopedia trolleri* fue la más representativa antes y durante el emblanquecimiento con una biomasa máxima de $445 \mu g C_{org.} L^{-1}$ en el epilimnion. Asimismo, durante el emblanquecimiento, el PPA presentó una máxima abundancia de 5.52×10^5 cél. mL^{-1} en el metalimnion. De ésto se deduce que además de las picocianobacterias, también *Merismopedia trolleri* puede participar en el emblanquecimiento.

Palabras clave:

Lago tropical, monomíctico cálido, evento de emblanquecimiento, fitoplancton, picoplancton autotrófico.

1 INTRODUCCIÓN

El término fitoplancton proviene de griego φυτόν - phyton “planta” y πλαγκτός - planktos “errante” y consiste en un ensamblaje diverso de casi todos los principales grupos taxonómicos algales, aunque el término “alga” no es estrictamente del tipo taxonómico (Oliva-Martínez *et al.*, 2014), debido a que incluye a organismos procariotas y eucariotas (Bellinger & Sigee, 2010), éstos viven suspendidos en la zona eufótica de la columna de agua y juegan un papel muy importante como base de las redes tróficas, así como indicadores de la calidad del agua (Oliva-Martínez *et al.*, 2014). Las especies fitoplanctónicas tienen diferentes requerimientos fisiológicos y su respuesta varía con parámetros físicos y químicos como la luz, la temperatura y los nutrientes (Wetzel, 2001).

Existen diferentes clasificaciones del fitoplancton con base en criterios fisiológicos, taxonómicos y tamaño (Callieri & Stockner, 2002). En términos fisiológicos el fitoplancton es fundamentalmente fotoautotrófico, es decir, sintetiza su propio alimento (glúcidos) a partir de fuentes inorgánicas como el CO₂ y energía lumínica. Mientras que al considerar el criterio dimensional se tiene la escala propuesta por Sieburth *et al.* (1978): picoplancton (0.2-2 µm), nanoplancton (2-20 µm), microplancton (20-200 µm), mesoplancton (200-2000 µm) y macroplancton. Dentro del picoplancton se encuentran dos categorías funcionales: el picoplancton autotrófico (PPA) cuya fuente de energía es la luz solar y de carbono el CO₂, ej. las picocianobacterias; por otro lado, se encuentra el picoplancton heterotrófico (PPH) que emplea energía química y su fuente de carbono son sustratos orgánicos. En general el plancton procarionte juega un rol muy importante dentro del ciclo del carbono en donde aproximadamente del 50% al 70% de carbono fijado anualmente corresponde con estos microorganismos, y en los sistemas oligotróficos (bajas concentraciones de nutrientes), las picocianobacterias (PCy), toman especial importancia (Callieri *et al.*, 2013).

El fitoplancton generalmente presenta un ciclo anual previsible, aunque algunos grupos como las diatomeas y las cianobacterias pueden proliferar excesivamente y formar “florecimientos” (Oliva-Martínez *et al.*, 2014). Los florecimientos de cianobacterias han sido registrados particularmente en aguas eutróficas ricas en nutrientes (especialmente fosfatos, nitratos y amonio), bajo temperaturas medianamente altas (15 a 30 °C), donde el pH oscila entre 6 y 9, y en aguas con poca remoción (Bellinger & Sigee, 2010). Dentro del grupo de las cianobacterias de morfología filamentosa se incluyen algunas de las más reconocidas algas de agua dulce en el mundo que producen florecimientos, fijan nitrógeno atmosférico (N₂) y son componentes importantes en la fijación de carbono global (Komárek *et al.*, 2003; Wehr & Sheath, 2003b).

En el lago Atexcac se ha registrado anualmente el florecimiento de la cianobacteria filamentosa *Nodularia cf. spumigena* a partir de la década de 1980, la cual es capaz de fijar nitrógeno atmosférico y compensar las bajas concentraciones de las formas asimilables de nitrógeno (nitratos) en el agua en comparación con las de fósforo (Macek *et al.*, 2007).

Asimismo, se ha registrado anualmente en dicho lago un interesante evento de precipitación de CaCO₃, llamado “whiting” o evento de emblanquecimiento (Arellano & González, 2011), el cual ha sido asociado con la actividad fotosintética principalmente de picocianobacterias del género *Synechococcus* (<0.5 µm) (Dittrich *et al.*, 2003), al dominar en condiciones oligotróficas, presentar una elevada relación superficie-volumen (Thompson *et al.*, 1997) y tener la capacidad de utilizar HCO₃⁻ cuando el CO₂ es limitante (Obst *et al.*, 2009).

Thompson *et al.* (1997) y Hammes & Verstraete (2002) para explicar los eventos de emblanquecimiento lacustre propusieron modelos como: 1) la precipitación inorgánica en la columna de agua a causa de cambios de temperatura y actividad iónica relacionada con cambios climáticos estacionales y 2) la precipitación bioinducida por la eliminación de CO₂ por fotosíntesis.

Debido a que en el lago Atexcac el pH predominantemente es alcalino entre 8.1 y 8.4 (Armienta *et al.*, 2008, Macek *et al.*, 2007), ocasiona que el CO₂ sea limitante, y su agotamiento por actividad fotosintética puede ser favorecido tras el florecimiento anual de *Nodularia cf. spumigena*. De tal forma que, para cuantificar la abundancia y la biomasa de *Nodularia cf. spumigena*, como un punto clave en el desarrollo del evento de emblanquecimiento, se consideró el modelo de crecimiento poblacional microbiano que se divide en distintas fases: *lag* o de latencia, exponencial, estacionaria y de decaimiento o muerte (Madigan *et al.*, 2009). Sin embargo, para los objetivos del presente estudio, sólo se consideraron las primeras 3 fases del crecimiento poblacional de esta alga filamentosa.

La fase *lag* se identifica porque el crecimiento poblacional no comienza inmediatamente sino sólo tras un periodo de tiempo que puede ser breve o prolongado, dependiendo de las condiciones para que las células adquieran un equipamiento enzimático completo y puedan llevar a cabo la síntesis de los metabolitos esenciales que no están presentes en el medio. La fase exponencial es consecuencia de que cada célula se divida para formar dos, cada una de las cuales va a formar otras dos, y así sucesivamente durante un periodo de tiempo en función de los recursos disponibles y de otros factores. Por último, la fase estacionaria, en la cual generalmente un nutriente esencial del medio se agota y llega a ser un factor limitante del crecimiento o algunos productos de desecho se acumulan hasta niveles inhibitorios que hacen cesar el crecimiento exponencial, frecuentemente ocurren ambas cosas y se produce un crecimiento críptico (Madigan *et al.*, 2009).

Dada la relevancia de las picocianobacterias en el proceso de precipitación, el enfoque del presente estudio es determinar el alcance de la participación de otras especies fitoplanctónicas en el evento de emblanquecimiento, lo que resultó en la evaluación de la abundancia y la estimación de la biomasa del fitoplancton, así como de las picocianobacterias mismas, un mes previo, durante y posterior al emblanquecimiento.

En los sistemas epicontinentales, los lagos son importantes captadores de CO₂ de la atmósfera. Irónicamente, uno de los problemas actuales potencialmente más significativos, el del calentamiento global, podría moderarse a través de la comprensión de la dinámica de las cianobacterias y particularmente su componente más pequeña: las picocianobacterias (Zhu & Dittrich, 2016). De esta última componente, los géneros marinos *Prochlorococcus* y *Synechococcus* realizan el 25% de la fotosíntesis global (Couradeau *et al.*, 2012). En adición, se presupone que las picocianobacterias del género *Synechococcus* son las causantes principales de los procesos de nucleación de carbonatos (Dittrich *et al.*, 2003), pudiendo ser una vía como sumidero de carbono, particularmente en sistemas lacustres alcalinos como el lago de estudio.

Asimismo, la comunidad fitoplanctónica puede participar en la disminución de las emisiones de gases efecto invernadero por su actividad fotosintética, se sabe por ejemplo que globalmente, la fotosíntesis pelágica es realizada por esta comunidad, contribuyendo con el 45% de la fijación de carbono en el planeta (Reynolds, 2006). En México se han reportado un total de 1025 especies planctónicas, de las cuales el mayor número corresponden a especies fitoplanctónicas (412 especies) encontradas en sistemas lacustres (Oliva-Martínez *et al.*, 2014).

2 ANTECEDENTES

La precipitación de CaCO_3 es uno de los procesos fundamentales en el ciclo de carbono a escala global y regional. En sistemas lacustres, la precipitación de CaCO_3 se ha observado con tasas de sedimentación de varios $\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Bloesch, 1974 citado en Obst *et al.*, 2009). Dicho proceso mediado por microorganismos fue investigado por primera vez hace un siglo, por Drew en 1913, pero los detalles del mecanismo de nucleación y el papel de las bacterias planctónicas en los procesos de calcificación aún no están bien entendidos. Aunque en ambientes marinos y lacustres, se ha encontrado que el picoplancton fotoautotrófico está directamente involucrado (Obst *et al.*, 2009).

Thompson *et al.* (1997) reportaron por primera vez la presencia y correlación del crecimiento exponencial de la población de *Synechococcus* (abundancia de 10^5 cél. mL^{-1}), en un lago meromítico de aguas duras, en Nueva York; y la iniciación del evento de emblanquecimiento que se presentaba a finales de mayo y principios de junio de forma anual en el lago. Los datos obtenidos derivan exclusivamente para un lago alcalino, que proporcionan evidencia de un mecanismo donde se disuelven iones interaccionando directamente con la superficie de *Synechococcus* para precipitar carbonatos minerales. Restringen el uso de los términos “whiting” o “whiting event” para la precipitación directa de granos finos de CaCO_3 $<5 \mu\text{m}$ en la columna de agua abierta, sea este biogénico o abiogénico. Estos autores plantean en esencia los mecanismos que inician la precipitación de CaCO_3 en la columna de agua.

Hammes & Verstrete (2002) consideran la hipótesis de un estrés por pH alcalino y subsecuentemente el metabolismo bacteriano del calcio, como puntos clave en los procesos de precipitación. A pesar de que la precipitación microbiológica de carbonato ha sido extensamente estudiada en ambientes naturales, así como bajo condiciones definidas de laboratorio, el mecanismo exacto de precipitación y la función de este proceso dentro de la Ecología microbiana de la precipitación por organismos sigue sin resolverse.

El evento de emblanquecimiento se ha reportado anualmente en dos sistemas lacustres oligotróficos de la cuenca oriental de Puebla: en el lago Atexcac en junio de 2009 por Arellano & González (2011) y en mayo de 2012 por Lagunas & Martínez (2015); así como en el lago La Preciosa en abril de 2010 por Marcos & Reyes (2012) y en agosto de 2014 por Morán-Ventura (2016), en ambos sistemas en años anteriores al 2014 se presentaba este evento durante la etapa hidrodinámica de estratificación temprana; sin embargo, en el 2014 se presentó en la estratificación bien establecida.

Por otro lado, el florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* se ha registrado en dos lagos de la cuenca oriental: en Alchichica (Oliva-Martínez *et al.*, 2009) y en el lago Atexcac (Macek *et al.*, 2007). En este último lago, dicho florecimiento ocurre al final del periodo de circulación en febrero (Macek *et al.*, 1994; 2007), o en la estratificación temprana durante el mes de abril (Lagunas & Martínez, 2015) y mayo (Arellano & González, 2011).

3 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ✓ ¿El florecimiento de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena*, al limitar el CO_2 como fuente de carbono inorgánico para la actividad fotosintética, promoverá que el picoplancton autotrófico utilice los HCO_3^- como fuente de carbono, lo que conllevará a un proceso de nucleación de CaCO_3 y generará un emblanquecimiento en el lago Atexcac?
- ✓ ¿Existen diferencias en la composición del fitoplancton durante el desarrollo del “whiting event” con respecto a un mes anterior y otro posterior?
- ✓ ¿Está asociado algún otro grupo fitoplanctónico en el proceso de nucleación de CaCO_3 durante el evento de emblanquecimiento en el lago?

4 JUSTIFICACIÓN

A pesar de que existe escasa información sobre la dinámica de los componentes biológicos, químicos y limnológicos en lagos tropicales y menos aún en torno al evento de emblanquecimiento, se han realizado trabajos de investigación en el lago *maar* Atexcac en los cuales se evalúa la dinámica del procarioplancton autotrófico (PPA) y heterotrófico (PPH) a través de las diferentes etapas hidrodinámicas señalando una contribución importante del PPA a dicho evento (Lagunas & Martínez, 2015) y la participación de grupos bacterianos específicos asociados con este mismo proceso (Vizuet, 2015). Sin embargo, igualmente importante es determinar la participación de grupos fitoplanctónicos en los procesos de precipitación de CaCO_3 , principalmente en momentos representativos: antes, durante y después del emblanquecimiento, en los cuales los cambios en la disponibilidad de luz, nutrimentos y el CO_2 , pueden ser factores limitantes para estos microorganismos y a su vez promotores de los mismos.

La relevancia del presente trabajo radica en aportar nuevas ideas para el entendimiento de un fenómeno que ha sido estudiado en ambientes naturales, así como bajo condiciones definidas de laboratorio; sin embargo, el mecanismo exacto de precipitación y la función de este proceso dentro de la Ecología microbiana sigue sin resolverse (Obst *et al.*, 2009).

Por otra parte, dada la baja precipitación y la extracción de agua del manto acuífero (con la construcción de pozos profundos) en la región de los lagos Axalapascos de la cuenca oriental de Puebla (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983), se ha reportado a partir de la década de 1980 una disminución en el volumen de agua de éstos (Can-Chulim *et al.*, 2010), generando a su vez en ellos un proceso de salinización (Martínez-Chávez, 2010). Como se sabe, la salinidad es un factor importante que determina la disminución en la diversidad de especies (Hammer, 1986), por lo que un aumento de éste impactaría especialmente a los organismos endémicos que se han registrado en estos lagos (Oliva-Martínez *et al.*, 2008), por ello resultan de suma importancia los estudios con un enfoque biológico en dichos sistemas lacustres.

5 HIPÓTESIS

- ✓ El florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*, durante el periodo de mezcla y estratificación temprana, agota el CO₂ disuelto como resultado de una elevada actividad fotosintética, esto promueve que las picocianobacterias comiencen a utilizar HCO₃⁻ y nuclear cristales de CaCO₃ y se presente el *whiting event* en el lago.
- ✓ La composición de especies fitoplanctónicas se verá modificada cuando se presente el evento de emblanquecimiento, al favorecer la dominancia de aquellas capaces de bioinducir o nuclear CaCO₃ como resultado de las variaciones en el pH y la alcalinidad del agua.
- ✓ Al tener algunas cianobacterias la capacidad de utilizar bicarbonatos como fuente de carbono para la fotosíntesis cuando el CO₂ es limitante en estos sistemas lacustres alcalinos, se espera encontrar géneros específicos de este grupo no incluidos en el PPA que también participen en el evento de emblanquecimiento.

6 OBJETIVOS

General

- ✓ Analizar la composición y la abundancia del fitoplancton (microalgas y picoplancton autotrófico) en el lago Atexcac, antes, durante y después del evento de emblanquecimiento “*whiting event*” y el florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* como posible promotor de éste y su asociación con la dinámica limnológica del sistema.

Particulares

- ✓ Determinar las especies de fitoplancton presentes en el lago Atexcac y su abundancia durante el periodo de estudio respectivo al evento de emblanquecimiento.
- ✓ Estimar la abundancia, el biovolumen, el contenido de carbono y la biomasa del picoplancton autotrófico.
- ✓ Determinar la variabilidad temporal y espacial de la abundancia y la biomasa de *Nodularia cf. spumigena* durante las fases *lag*, exponencial y estacionaria de la población en la zona eufótica.
- ✓ Cuantificar la variabilidad de parámetros físicos y químicos del agua en el lago Atexcac.
- ✓ Establecer el grado de asociación entre los parámetros bióticos y abióticos determinados durante el periodo de estudio.

7 ZONA DE ESTUDIO

La cuenca oriental del altiplano mexicano es endorreica y abarca parte de los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz (Arredondo-Figueroa, 2002). Se encuentra al límite Este del eje Neovolcánico, está delimitada por el Cofre de Perote-Orizaba al este y la caldera Los Humeros hacia el norte (Can-Chulim *et al.*, 2010). Contiene domos de lava riolítica, conos y anillos de toba, y flujos de lava (Armienta *et al.*, 2008).

La cuenca se ocupó por grandes lagos durante el Pleistoceno tardío al Holoceno (Armienta *et al.*, 2008; Carrasco-Núñez *et al.*, 2007), formados por explosiones volcánicas que ocasionaron fallas y rupturas en el manto freático de la región que con el tiempo llenaron el cráter de agua (Carrasco-Núñez *et al.*, 2007), de acuerdo con este origen son clasificados como *maar* (Armienta *et al.*, 2008). De estos lagos, seis existen en la actualidad en el estado de Puebla, que localmente se conocen como Axalapascos (del náhuatl “vasijas de arena con agua”), se distribuyen en los llanos de San Andrés: Tlecuitlapa y Aljojuca; y en los llanos de San Juan: Atexcac, La Preciosa (Las Minas), Alchichica y Quechulac, estos últimos limitan al Norte con el complejo montañoso “Las Derrumbadas” (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983) (Fig. 1). En estos lagos Axalapascos se han identificado especies endémicas como la diatomea *Cyclotella alchichicana*, el aterínido *Poblana alchichica*, la salamandra *Ambystoma taylorii* y el isópodo *Caecidotea williamsi* (Oliva-Martínez *et al.*, 2008).

El lago del presente estudio se ubica en el pueblo denominado San Luis Atexcac (Fig. 2), en los paralelos latitud norte: 19°19'50.68'' - 19°20'12.30'' y los meridianos longitud oeste: 97° 26'45.99'' - 97°27'15.37''. Se encuentra a una elevación de 2510 m s.n.m, debido al plegamiento de rocas de origen marino del Mesozoico, a la acumulación de rocas y derrames volcánicos y a la enorme cantidad de sedimentos piroclásticos, que le han dado la configuración actual de la cuenca (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983).

Sus características morfométricas generales son: área superficial 0.29 km², volumen 6.1x 10⁶ m³, profundidad media 25.7 m, profundidad máxima de 39.1 m (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983) (Fig. 2). Sin embargo, en 1991 y 1992, se registró una profundidad máxima de 38 m y en años subsecuentes se notó una disminución en el nivel del agua, registrándose una profundidad máxima de 36 m. La disminución en 3 m de profundidad del lago puede significar un decremento en el volumen alrededor de 0.87 x 10⁶ m³, o bien en 14% del volumen total del lago (Macek *et al.*, 2007). Actualmente se tiene el registro de una disminución de 2 m de profundidad, siendo el máximo de 34 m (Hernández-Avilés, com. pers.).

Es un lago salino con alta concentración de sodio (de 6 a 7 g L⁻¹), del tipo atalasoalino, es decir, con sales de origen no marino. Es alcalino, con una predominancia de Cl⁻ y CO₃²⁻ sobre HCO₃⁻ y SO₄²⁻, así de Na⁺ y Mg²⁺ sobre K⁺ y Ca²⁺ (Macek *et al.*, 2007), en estas aguas hay una menor importancia relativa de HCO₃⁻ y Ca²⁺, debido a que el HCO₃⁻ esta favorecido en la solución por el pH entre 8.1 y 8.3 (Ramírez-García & Vázquez-Gutiérrez, 1988) y el Ca²⁺ se encuentra precipitado (Margalef, 1983) entonces la dureza del agua es debida a sales de Na⁺, por ello se considera un lago alcalino-sódico.

El lago Atexcac es monomíctico cálido, con un periodo de mezcla y un periodo de estratificación. La mezcla es regularmente observada durante enero y febrero, con una temperatura constante cerca de 15°C y una concentración de oxígeno entre 6 y 7 mg L⁻¹ en toda la columna de agua. La estratificación de temperatura y oxígeno (con oxiclina bien establecida desde los 20 m y oxígeno disuelto mínimo < 1 mg L⁻¹) puede ser observada desde abril hasta noviembre (Peštová, 2007).

El oxígeno disuelto puede fluctuar entre cantidades muy elevadas (10 mg L^{-1}) en el epilimnion durante los florecimientos de fitoplancton y la anoxia (0.0 mg L^{-1}) que generalmente se registra en el hipolimnion a partir de mayo a junio (Macek *et al.*, 2007); sin embargo, esta condición presenta una variación interanual.

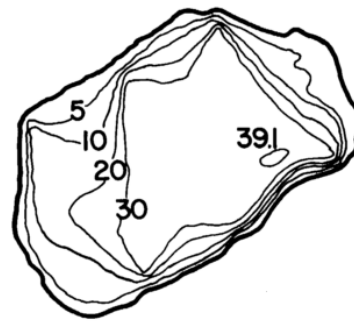
De acuerdo con concentraciones promedio de clorofila *a* por debajo de $5 \mu\text{g L}^{-1}$ el lago Atexcac puede ser considerado como oligotrófico (Macek *et al.*, 1994; 2007). Este estado trófico continuó en el 2014 durante el cual se registró un promedio de $1.32 \mu\text{g L}^{-1}$ (Cárcamo, 2017). Por el contrario, al considerar la productividad primaria es clasificado como mesotrófico (Cárcamo, 2017).

La interacción entre la altitud y latitud condiciona un tipo de clima templado subhúmedo con lluvias en verano, C(w'')(w)(i') g, de acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen modificado por Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1988). Presenta una precipitación promedio anual inferior a 500 mm de junio a septiembre, y un periodo de secas de octubre a mayo, donde la evaporación de 600 mm es mayor a la precipitación (Macek *et al.*, 1994).

En la vegetación del cráter del lago predomina el izotal (*Yucca* sp. y *Nolina* sp.), matorral desértico de lechuguilla (*Agave lechuguilla*), magueyes (*Agave* sp.) y nopales (*Opuntia* sp.) (Macek *et al.*, 2007) (Fig. 3).



Figura 1. Izquierda: localización geográfica de los lagos Axalapascos de la cuenca oriental de Puebla (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983). Derecha: vista satelital de los lagos pertenecientes a los llanos de San Juan; 3. Atexcac, 4. La Preciosa, 5. Quechulac, 6. Alchichica (INEGI- Google Earth ©, 2018).



escala: 1:7000

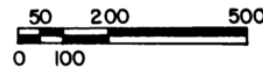


Figura 2. Izquierda: Vista satelital del lago Atexcac (INEGI-Google Earth©, 2018). Derecha: Mapa batimétrico del lago de estudio (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983).



Figura 3. Vegetación predominante en las pendientes del cráter del lago Atexcac: *Yucca* sp., *Nolina* sp., *Agave* sp. y *Opuntia* sp.

8 METODOLOGÍA

8.1 Trabajo de campo

Se realizaron muestreos mensuales en el lago Atexcac desde del mes de febrero de 2014 hasta detectar el evento de emblanquecimiento y uno posterior a éste, el cual ocurrió en el mes de septiembre de 2014. Para evaluar el florecimiento de *Nodularia* cf. *spumigena* se consideraron los meses de febrero a abril, correspondientes con la fase *lag*, fase exponencial y fase estacionaria del crecimiento poblacional de esta cianobacteria filamentosa. Aunque el florecimiento desapareció hasta el mes de junio del mismo año, para los propósitos del estudio no fueron considerados los meses que se relacionaron con la fase de decaimiento de dicha cianobacteria. También fueron analizados los meses de agosto, septiembre y octubre correspondientes a antes, durante y después de la ocurrencia del evento de emblanquecimiento.

8.1.1 Parámetros limnológicos

Las muestras se tomaron en la zona limnética más profunda del lago (zona delimitada con una boya) (Fig. 2). Se midió la profundidad de la visibilidad al disco de Secchi, cuyo promedio se multiplicó por la constante empírica de absorción vertical de 3.5 para obtener la amplitud de la zona eufótica (Z_{EU}) (Cole, 1988).

Se utilizó una botella Van Dorn de 2.5 L de capacidad para la toma de muestras de agua. Con un medidor multi-parámetro portátil de marca HACH HQ30d (precisión de $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$ y $\pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$ para el oxígeno disuelto) se midió *in situ* la temperatura y el oxígeno disuelto para establecer los perfiles verticales de la columna de agua, es decir, para el proceso de mezcla y en la estratificación para la ubicación del epilimnion, termoclina, oxiclina, metalimnion e hipolimnion. De acuerdo con los perfiles verticales de temperatura y oxígeno, y de la ubicación de la Z_{EU} , se establecieron las siguientes profundidades de muestreo:

Para el periodo de estudio correspondiente al florecimiento de *N. cf. spumigena*, las muestras del mes de febrero (fase *lag*) se tomaron a 5, 10 y 15 m de profundidad, ubicadas en la zona eufótica (Z_{EU}) ya que la columna de agua se encontraba en circulación; mientras que al inicio de la estratificación térmica se colectaron seis muestras para el mes de marzo (fase exponencial) y abril (fase estacionaria), a partir de 1 m hasta 17 m y 21 m respectivamente donde se registraba el epilimnion y quedaba además incluida la Z_{EU} .

Para el estudio del fitoplancton del evento de emblanquecimiento, las muestras se tomaron durante la estratificación bien establecida en el mes de agosto (previo al emblanquecimiento) y el mes de septiembre (durante el emblanquecimiento) a cuatro profundidades distribuidas entre 2 y 17 m, y 1 y 14 m respectivamente; mientras que para la estratificación tardía en el mes de octubre (posterior al emblanquecimiento) las muestras fueron colectadas a 5, 11 y 20 m de profundidad, en éste último muestreo se consideró solo la Z_{EU} y afótica (Z_{AF}) del epilimnion.

Para el PPA considerado como el principal responsable del emblanquecimiento se tomaron de igual manera del mes de agosto a octubre, de 2 a 3 muestras por estrato, es decir del epilimnion, metalimnion e hipolimnion, debido a que estos microorganismos se distribuyen a lo largo de toda la columna de agua durante la estratificación térmica.

En cada profundidad mencionada se midió de manera *in situ* el pH, con un potenciómetro marca PHMETER (precisión ± 0.1), la conductividad eléctrica y el total de sólidos disueltos se obtuvieron por medio de un multiparámetro marca CORNING (precisión de $\pm 0.01 \text{ mS cm}^{-1}$ y $\pm 0.01 \text{ g L}^{-1}$ respectivamente), la alcalinidad se analizó por titulación y el método de indicadores a la fenoftaleína y anaranjado de metilo; mientras que la dureza total y de calcio, a través del método complejométrico por titulación con EDTA (APHA, 2012). Adicionalmente, para las mismas profundidades se recolectó 1 L de muestra de agua para el análisis químico de nutrientes en laboratorio, así como las muestras para el análisis biológico, como se describe a continuación.

8.1.2 Parámetros biológicos

Las muestras de agua destinadas para el estudio de *N. cf. spumigena* y del fitoplancton del evento de emblanquecimiento se colocaron en botellas de plástico de 200 y 600 mL respectivamente, para su fijación se añadieron 0.5 mL de Lugol básico por cada 100 mL de muestra (Edler & Elbrächter 2010). Las muestras consignadas para el estudio del PPA se colocaron en botellas blancas de 125 ml, a las cuales previamente se les añadió 2.5 ml de formaldehído puro libre de bacterias para fijarlas y obtener una concentración final del 2% (Edler & Elbrächter 2010).

Todas las muestras fueron debidamente etiquetadas, se colocaron en hielo y sal con el fin de reducir su temperatura y mantenerlas cerca de $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ para su traslado y procesamiento en laboratorio (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998). Adicionalmente, las botellas con las muestras de fitoplancton se mantuvieron protegidas de la luz y adecuadamente cerradas para prevenir la evaporación y degradación del Lugol por fotooxidación (Edler & Elbrächter 2010).

8.2 Trabajo de laboratorio

8.2.1 Parámetros limnológicos

La determinación de las concentraciones de nutrientes se basó en principios colorimétricos por espectrofotometría y se utilizó un equipo marca UNICO modelo S-1250 series (precisión $\pm 2 \text{ nm}$). Para cada nutriente se emplearon los siguientes métodos: nitratos (NO_3^-) reducción de cadmio, nitritos (NO_2^-) ácido sulfanílico, amonio (NH_4^+) azul de indofenol, fósforo total (FT) molibdato con digestión previa, fósforo soluble reactivo (FSR) fosfomolibdato y silicatos (SiO_3^{2-}) molibdosilicato, (APHA, 2012) (Fig. 4).



Figura 4. Reactivos y equipo de laboratorio para el análisis químico de nutrientes.

8.2.2 Parámetros biológicos

La degradación de Lugol, observada como la pérdida de color en las muestras de fitoplancton fijadas previamente, fue monitoreada desde su colecta hasta su procesamiento (Fig. 5). En caso de ser necesario, se les añadió más fijador, ya que una de las ventajas de éste es incrementar el peso de los organismos reduciendo el tiempo de sedimentación (Edler & Elbrächter, 2010). Posteriormente, se mezclaron por lo menos 30 veces para ser homogeneizadas.

De acuerdo con el método de Utermöhl (Edler & Elbrächter 2010; Schwöerbel, 1975), las muestras se colocaron en cámaras de sedimentación de 45 mL de volumen (Fig. 5). El establecimiento del tiempo dependió del volumen y la altura de la cámara de sedimentación, por lo que para un volumen de 50 mL y una altura de 10 cm, correspondieron 24 horas (Edler & Elbrächter 2010). Esto fue así para las muestras de *Nodularia cf. spumigena*; sin embargo, las de fitoplancton correspondientes al estudio del emblanquecimiento se dejaron por 48 horas, ya que al ser de talla particularmente pequeña ($<20\ \mu\text{m}$) su velocidad de sedimentación es baja.

Las muestras de *Nodularia cf. spumigena*, al provenir de un florecimiento y ser células/filamentos de fácil detección, se observaron en un microscopio invertido OLYMPUS IX70 a 40x. Se contabilizaron unidades vegetativas por cada filamento de la cianobacteria en campos aleatorios hasta llegar a 400 células (con el 10% de límite de confianza y un nivel de significancia del 95%) (Edler & Elbrächter, 2010; Ramírez, 2000). Mientras que para las especies fitoplanctónicas del periodo de estudio del emblanquecimiento se observaron en un microscopio invertido Leica DMIRB, con contraste de fases a 100x (Fig.5), se contabilizaron células o colonias en campos aleatorios hasta obtener 100 individuos (con el 10% de límite de confianza y un nivel de significancia del 95%) (Edler & Elbrächter, 2010; Ramírez, 2000). Para ambos casos los resultados se expresaron en cél. mL^{-1} .

Con ayuda de un microscopio invertido Leica DMIRB (Fig. 5), se tomaron medidas morfométricas (longitud y ancho) de 20 células del fitoplancton del evento de emblanquecimiento y de *Nodularia cf. spumigena* (Ramírez, 2000), así como de los heterocistos de ésta última. Mismo equipo fue utilizado para la determinación de las especies de fitoplancton.



Figura 5. Microscopio invertido con contraste de fases, objetivo de 100x y cámara. Botellas con muestras de fitoplancton fijadas con Lugol y cámaras de sedimentación.

Para el picoplancton autotrófico se filtraron diferentes volúmenes para cada profundidad de la columna de agua, respecto al epilimnion (5 y 10 ml), metalimnion (15 ml) e hipolimnion (20 ml), lo que dependió de la concentración esperada en cada estrato y la observación inicial de cada profundidad realizada en el microscopio. Para tal fin, se utilizaron membranas de soporte, membranas blancas de policarbonato de 0.2 μm , una torre de vacío y micropipetas (Fig. 6). Cada membrana de policarbonato fue etiquetada, resguardada en congelación y montada en portaobjetos con aceite de inmersión para su observación al microscopio.

Las preparaciones se observaron en un microscopio LEICA DMLB de epifluorescencia con haz de luz verde (filtro Cy3, para cianinas) (Fig. 6) y se tomaron al menos 10 fotografías de cada profundidad con una cámara digital a color (Cannon PowerShot S-45; Japón). Se realizó el conteo de las células de PPA con ayuda de una cuadrícula en Microsoft Power Point con escala conocida y se calculó la densidad por medio de una hoja de Excel.

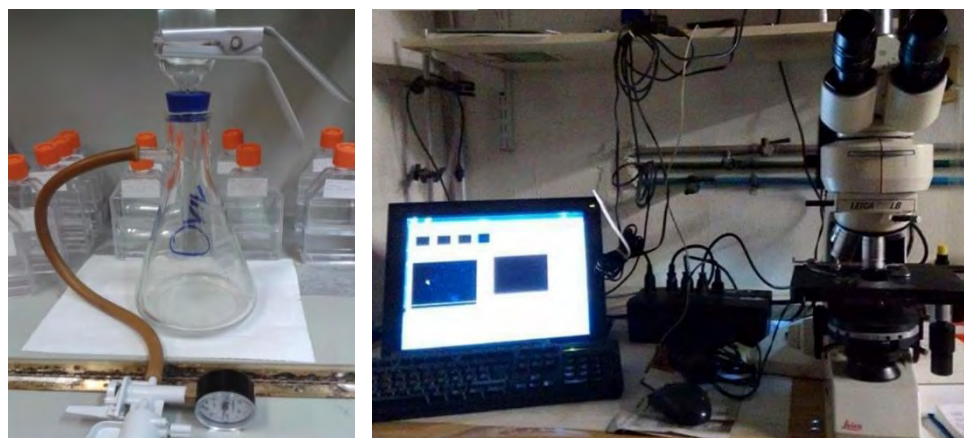


Figura 6. Izquierda: sistema de filtración a vacío para concentrar las muestras de PPA. Derecha: Microscopio de epifluorescencia, con filtro Cy3 y cámara Cannon integrada.

8.3 Trabajo de gabinete

8.3.1 Parámetros limnológicos

Índice del estado trófico (TSI)

Debido a que el fósforo total (FT) es un indicador clásico de eutrofia en los lagos e implica una relación directa con la riqueza de especies (Alvarez *et al.*, 2005), se determinó el índice del estado trófico (TSI por sus siglas en inglés) del lago Atexcac mediante la fórmula propuesta por Carlson (1977) y modificada por Aizaki *et al.* (1981), a partir de la concentración anual de FT (mg L^{-1}) en el estrato superficial (<10 m), de la siguiente manera:

$$TSI (FT) = 10 * \left(2.46 + \frac{6.68 + 1.15 \ln(FT)}{\ln 2.5} \right)$$

8.3.2 Parámetros biológicos

Determinación y abundancia fitoplanctónica

Para la determinación del fitoplancton se utilizó la clave de Wehr & Sheath (2003a) y el microscopio invertido Leica DMIRB con contraste de fases y a 100x (Fig. 5), mientras que para el cálculo de la abundancia se aplicó la siguiente fórmula:

$$\text{N}^\circ \text{ células mL}^{-1} = N * \frac{A_t}{A_c} * \frac{1}{V}$$

N: número de células contadas

A_t: área total de la cámara de sedimentación (mm²)

A_c: área contada (área del campo por campos contados) (mm²)

V: volumen de la cámara de sedimentación (mL) (Edler & Elbrächter, 2010)

Volumen celular, biovolumen y biomasa fitoplanctónica

Con las medidas obtenidas de las células de *Nodularia* cf. *spumigena* y de las especies fitoplanctónicas en los distintos momentos de estudio del evento de emblanquecimiento, se obtuvo el volumen celular promedio (μm³ cél.⁻¹), éste se calculó con base en la fórmulas de las figuras geométricas más próximas a la morfología celular de cada especie (Ramírez, 2000), para este estudio las fórmulas que se utilizaron fueron las propuestas por Bellinger & Sigee (2010) y Rico & Anjoumi (2013) (Tabla 1).

El biovolumen se estimó como el producto de la abundancia (cél. mL⁻¹) y el volumen celular promedio obtenido, el resultado se reportó como μm³ L⁻¹, mientras que la biomasa se obtuvo al multiplicar el biovolumen por el contenido de carbono en algas y cianobacterias (1 mm³= 1 mg C_{org.}) (Martínez-Chávez, 2010), los datos se reportaron en μg C_{org.} L⁻¹.

Tabla 1. Fórmulas de las figuras geométricas más próximas a la morfología celular de cada especie fitoplanctónica determinada en el periodo de estudio.

	forma geométrica	fórmula
<i>Merismopedia trolleri</i>	esfera	$\pi/6 * d^3$
<i>Chroococcus</i> sp.	esfera	$\pi/6 * d^3$
<i>Planktolyngbya tallingii</i>	cilindro	$\pi/4 * d^2 * h$
<i>Kirchneriella</i> sp.	dos conos	$\pi/6 * d^2 * h$
<i>Oocystis</i> sp.	esferoide prolato	$\pi/6 * d^2 * h$
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	cilindro	$\pi/4 * d^2 * h$
<i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i>	cilindro	$\pi/4 * d^2 * h$

Abundancia integrada por área mediante el método de corte y peso

Las abundancias por volumen de *Nodularia cf. spumigena* se transformaron de cél. mL^{-1} a cél. m^{-3} , éstas últimas fueron graficadas respecto a la profundidad (m) a lo largo de la Z_{EU} a modo que quedó un gráfico de abundancia por área (cél. m^2). El gráfico obtenido se imprimió en papel milimétrico y se recortó tanto un recuadro con abundancia conocida (cél. m^2) como el gráfico mismo, estos fueron pesados en una balanza analítica con al menos 3 repeticiones y con el promedio de las respectivas mediciones se realizó una regla de 3 para obtener la abundancia integrada total del gráfico (cél. m^2) a lo largo de la Z_{EU} en el lago.

Análisis de imágenes

Las imágenes, que se tomaron por microscopía de epifluorescencia a las muestras de PPA previamente preparadas y montadas, se trabajaron con el software ImageJ (USA), para obtener medidas morfométricas como área, perímetro y máximo Feret (largo máximo) (Fig. 7). Con estos datos se calculó la longitud, ancho y volumen celular, en macros de Excel realizados por el Instituto de Hidrobiología de la Academia de Ciencias de la República Checa (Fig. 7). El contenido de carbono se obtuvo como el producto del volumen celular promedio ($\mu\text{m}^3 \text{cél.}^{-1}$) por la constante de Weisse & Stadler (2006) y se expresó en $\text{fg C}_{\text{org.}} \text{cél. mL}^{-1}$. El volumen celular promedio se multiplicó por la abundancia del PPA (cél. mL^{-1}) y se obtuvo biovolumen ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$), mientras que al multiplicar el contenido de carbono por la abundancia se obtuvo la biomasa ($\mu\text{g C}_{\text{org.}} \text{L}^{-1}$).

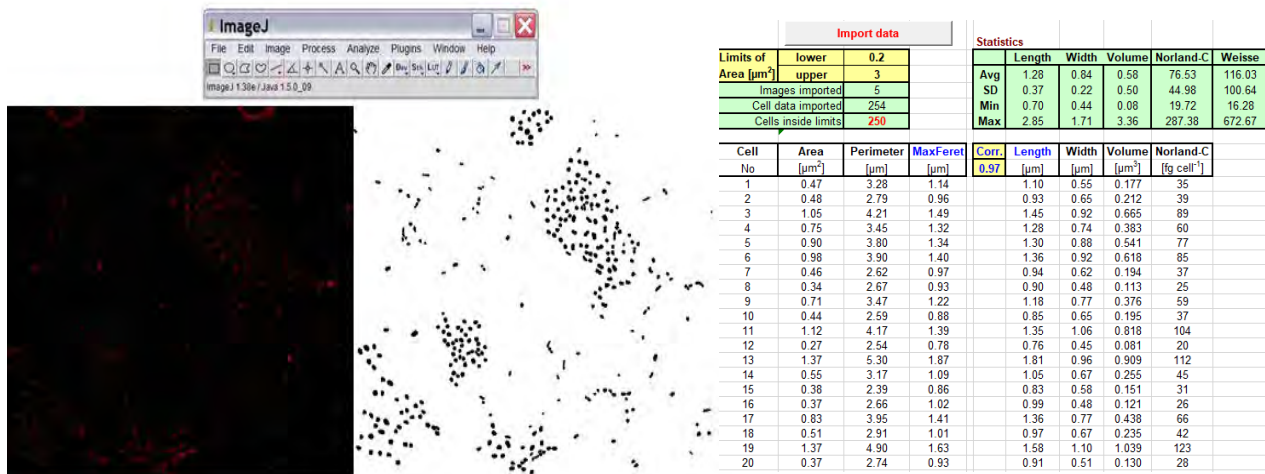


Figura 7. Izquierda: programa ImageJ para obtener medidas morfométricas de células de PPA a partir de fotografías tomadas a 100x. Derecha: macros de Microsoft Office Excel para la estimación del contenido de carbono y biomasa de PPA.

8.3.3 Análisis estadístico

El análisis estadístico consistió inicialmente con un análisis exploratorio de datos limnológicos y biológicos mediante diagramas de cajas con bigote (Salgado-Ugarte, 2010). Para determinar la aplicación de la estadística paramétrica o no paramétrica, se realizaron pruebas para los supuestos de normalidad y homocedasticidad con el programa estadístico Statgraphics Centurion XV.

Los datos que cumplieron con el supuesto de normalidad (mediante la prueba del gráfico de probabilidad normal), presentaron valores de sesgo (oblicuidad-asimetría) y curtosis estandarizada (medida de la forma) dentro del rango ± 2 , de lo contrario se procedió a transformarlos mediante la función logarítmica para eliminar cualquier dependencia de la desviación estándar a la media.

Para probar la homocedasticidad de los datos, se realizó una verificación de varianza con la prueba de Levene ($p > 0.05$), con la que se determinó que no había diferencias estadísticamente significativas entre las mismas. Al cumplir con ambos supuestos, se procedió a utilizar la estadística paramétrica con un análisis de varianza de una vía F-Fisher (F), para probar diferencias estadísticamente significativas entre las medias de los diferentes parámetros biológicos respecto a los meses de estudio, si $p < 0.05$ se procedió a realizar la prueba de rangos múltiples de Tukey para identificar cuales meses y/o estratos eran diferentes.

Posterior a esto, si no se cumplió con alguno de los supuestos, se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal -Wallis (H) para probar diferencias estadísticamente significativas entre las medianas (Marques, 1990). Si se encontraron diferencias ($p < 0.05$), se realizó un diagrama de cajas múltiples con muesca para identificar dónde se ubicaron dichas diferencias.

Debido a que varios parámetros biológicos como la abundancia y biomasa de *N. cf. spumigena*, especies del fitoplancton y PPA; y limnológicos como la temperatura, oxígeno, pH, salinidad y nutrientes, no cumplieron con los supuestos de normalidad, se realizaron correlaciones no paramétricas por rangos de Spearman para identificar relaciones, entre los parámetros evaluados, con al menos un nivel de confianza del 95% (Marques, 1990).

9 RESULTADOS

9.1 Parámetros limnológicos

9.1.1 Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto

El Florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* (Fig. 8):

Fase *lag* de crecimiento (febrero). La columna de agua se presentó en mezcla, la temperatura osciló en 16.6 ± 0.5 °C y la concentración de O₂ disuelto en 6.2 ± 1.5 mg L⁻¹. Las mayores concentraciones de ambos parámetros se encontraron en superficie. La Z_{EU} (zona eufótica) se ubicó hasta los 21.4 m de profundidad, y representó la máxima durante el florecimiento de *N. cf. spumigena* (Fig. 10).

Fase exponencial (marzo). A partir de éste mes el lago inició un periodo de estratificación, con máximos de temperatura de 21.4 °C y de O₂ disuelto con 8.3 mg L⁻¹ en el estrato superficial. La termoclina se extendió de 1 m a los 17 m con una variación promedio de 0.23 °C m⁻¹, mientras que la oxiclina fluctuó de 3 hasta los 25 m. La Z_{EU} fue mayor en 7 m con respecto a la profundidad de mezcla, ubicándose hasta los 8 m de profundidad (Fig. 10).

Fase estacionaria (abril). Se registró una temperatura promedio de 17.9 ± 1.3 °C y una concentración de O₂ disuelto promedio de 5.5 ± 2.9 mg L⁻¹, los máximos valores se ubicaron en el epilimnion. La Z_{EU} se ubicó hasta los 10.8 m, coincidiendo con el top de la termoclina, de esta forma la Z_{EU} y la capa de mezcla compartieron la misma área. La termoclina se extendió y profundizó de los 11 m hasta los 21 m, con amplitud de 10 m y una variación promedio de 0.24 °C m⁻¹ (Fig. 10).

El evento de emblanquecimiento (Fig. 9):

Antes (agosto). En este mes el lago se encontró en estratificación bien establecida, caracterizado por una termoclina más profunda y pronunciada, durante el cual se registró la mayor temperatura del periodo de estudio correspondiente con 20.1 °C en la superficie. El epilimnion se registró hasta los 12 m, abarcando tanto la Z_{EU} que se ubicó a 9.8 m, como el máximo de O₂ disuelto de 7.13 mg L⁻¹ en 2 m. Fue la etapa con mayor coincidencia de la Z_{EU} y la capa de mezcla. La termoclina se registró de los 12 m a los 20 m de profundidad, con una amplitud de 8 m y una variación promedio de 0.32 °C m⁻¹. El hipolimnion se registró desde los 21 m hasta el fondo del sistema con una temperatura de 16.1 °C y la menor concentración de O₂ disuelto de 0.21 mg L⁻¹ (Fig. 10).

Durante (septiembre). Continuó la estratificación bien establecida. La temperatura se mantuvo en 19.5 °C. El epilimnion aumentó 2 m en su profundidad detectándose hasta los 14 m, mientras que la Z_{EU} disminuyó ubicándose a 7.4 m debido al CaCO₃ particulado. La termoclina se encontró de los 14 m a los 20 m con una amplitud de 6 m y una variación promedio de 0.66 °C m⁻¹. Se presentó la mayor concentración de O₂ disuelto de los tres meses de estudio con 7.5 mg L⁻¹ en el epilimnion (Fig. 10).

Después (octubre). El lago presentó una estratificación tardía, donde la termoclina se profundizó hasta los 21 m con una amplitud de 2 m y una variación promedio de 0.4 °C m⁻¹. El epilimnion y la Z_{EU} se ampliaron hasta los 20 m y 11.7 m respectivamente. El hipolimnion descendió 3 m y registró un ligero aumento en su temperatura de 18.0 °C, respecto a meses anteriores. El O₂ disuelto presentó una disminución gradual desde la superficie 21 m con concentración máxima de 6.12 y mínima de 2.97 mg L⁻¹ (Fig. 10).



Figura 8. Florecimiento de *Nodularia* cf. *spumigena* durante la fase exponencial (arriba) y la fase estacionaria (abajo), en el lago Atexcac.



agosto 23



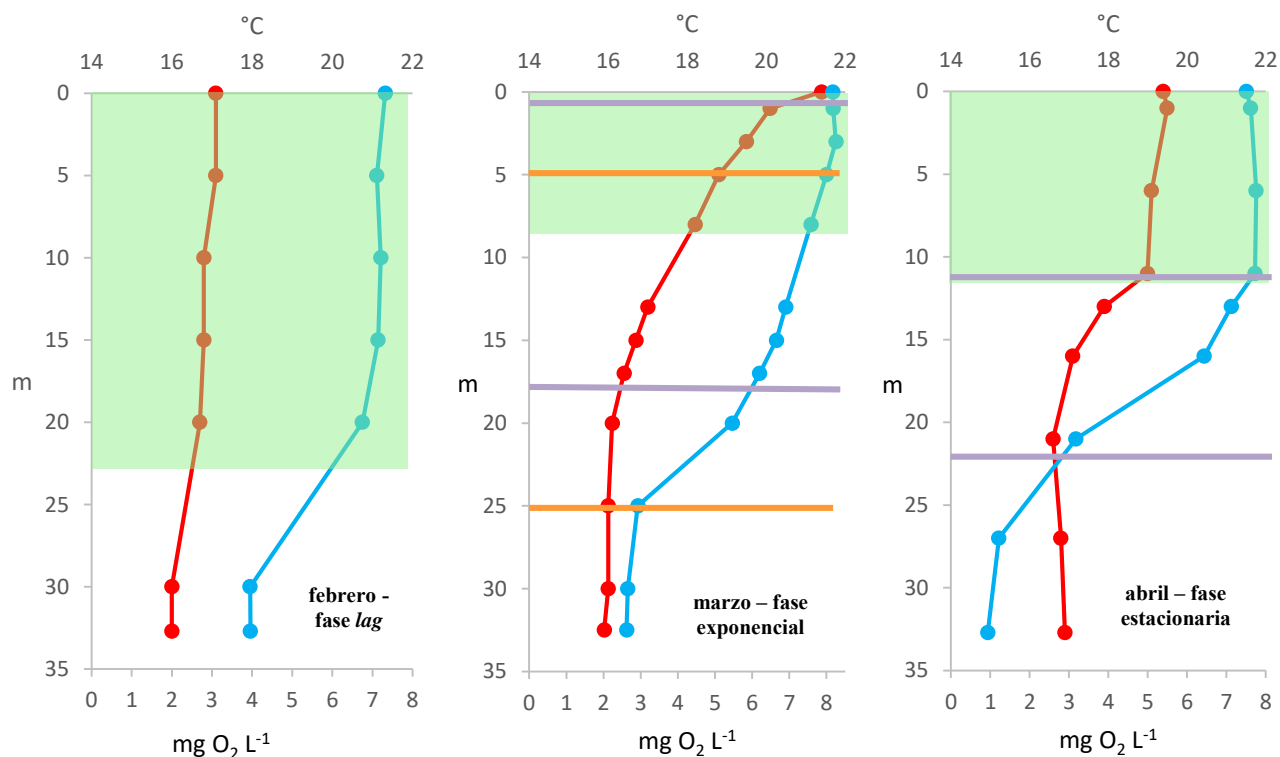
“whiting event”
septiembre 26



octubre 24

Figura 9. Un mes previo, durante y después del evento de emblanquecimiento en el lago Atexcac.

Florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*



Evento de emblanquecimiento *Whiting event*

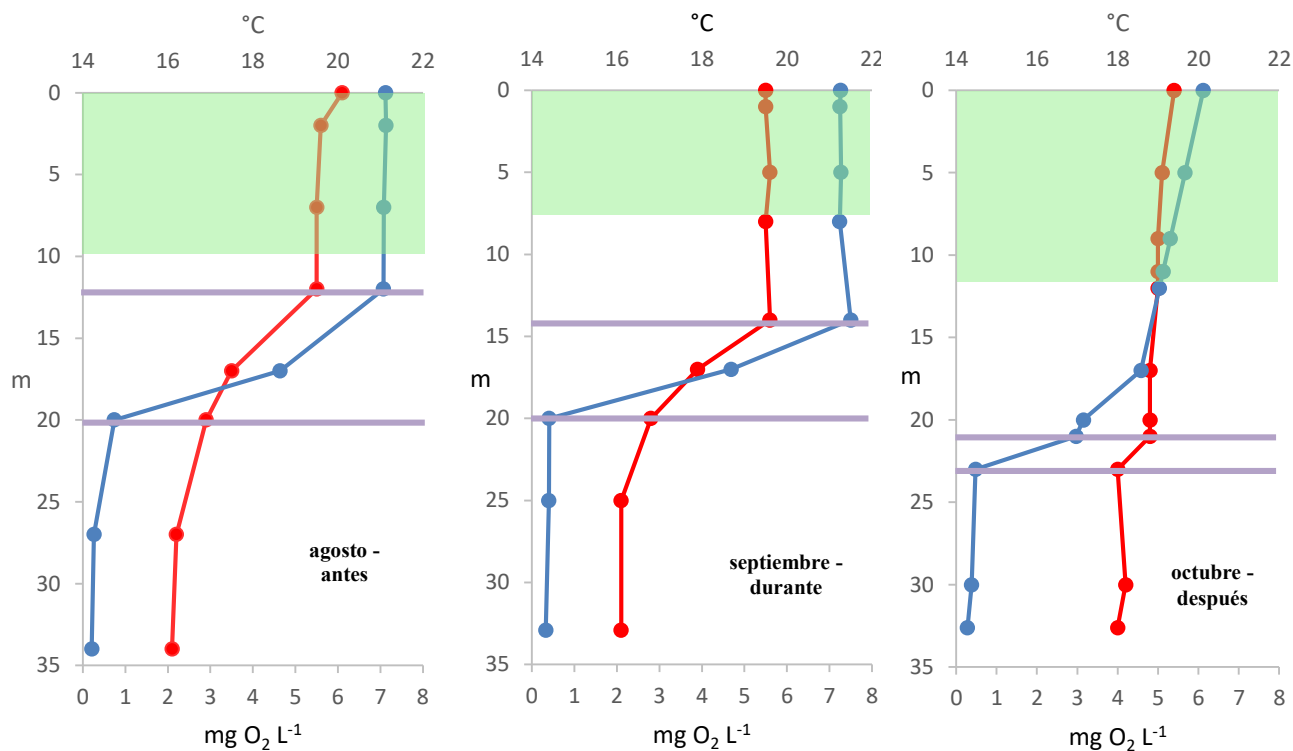


Figura 10. Perfiles de temperatura (rojo) y oxígeno (azul) del florecimiento de *N. cf. spumigena* y el evento de emblanquecimiento. ZEU (área verde), termoclina (líneas moradas) y oxiclina (líneas naranjas).

9.1.2 Dureza permanente, temporal y de calcio

La dureza total es la medida de Ca^{2+} y Mg^{2+} expresados como equivalentes o mg de CaCO_3 y comprende la dureza permanente y temporal, la primera se debe a iones no carbonatados, mientras que la segunda es la suma de aniones carbonatados, también conocida como alcalinidad total.

Todas las durezas presentaron poca variabilidad a lo largo del periodo de estudio (Fig. 11); sin embargo, la dureza permanente ($1653 \pm 122 \text{ mg L}^{-1}$) siempre se presentó mayor que la temporal ($1241 \pm 88 \text{ mg L}^{-1}$), con una baja concentración de la dureza de Ca^{++} ($97 \pm 23 \text{ mg L}^{-1}$), los máximos valores de ésta (hasta 150 mg L^{-1}) se registraron en marzo, julio y agosto, y correspondieron al florecimiento de *Nodularia*, así como a un mes previo al emblanquecimiento del lago Atexcac.

La dureza total (sales de aniones con cationes divalentes) presentó ligeramente mayores concentraciones a partir del periodo de mezcla (enero) hasta el máximo crecimiento de la población de *Nodularia* (marzo) por encima de $3000 \text{ mg CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$. Por otra parte, en el mes de septiembre durante el evento de emblanquecimiento, las concentraciones de todas las durezas presentaron una ligera disminución, comportamiento similar al que presentó la salinidad y la conductividad (Fig. 12).

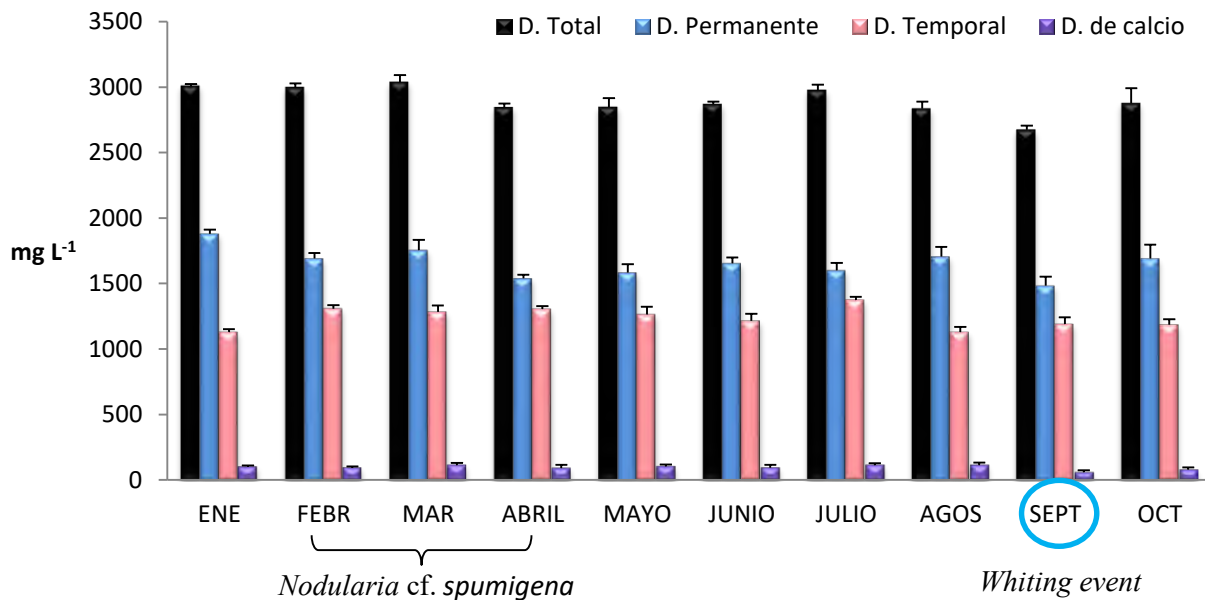


Figura 11. Promedios con desviación estándar de la dureza permanente, temporal, total y de calcio.

9.1.3 Salinidad y conductividad

La salinidad de aguas epicontinentales es mejor expresada como la suma de la composición iónica de los principales cationes y aniones en masa o mEq por litro (Wetzel, 2001).

En general durante el 2014, los valores de salinidad ($6.1 \pm 0.14 \text{ g L}^{-1}$) y conductividad ($12.2 \pm 0.3 \text{ mS cm}^{-1}$) presentaron poca variación al ser parámetros conservativos. Sin embargo, el comportamiento de dichas concentraciones fue distinto para cada uno de los periodos de estudio (Fig. 12).

Durante el florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* se registró menor variabilidad en salinidad ($6.2 \pm 0.05 \text{ g L}^{-1}$) y conductividad ($12.3 \pm 0.12 \text{ mS cm}^{-1}$), en comparación con el periodo de estudio que correspondió al evento de emblanquecimiento, ya que en el mes de septiembre se mostró una fluctuación importante en ambos parámetros, la cual disminuyó a concentraciones de $5.99 \pm 0.15 \text{ g L}^{-1}$ y $12.0 \pm 0.29 \text{ mS cm}^{-1}$ respectivamente, posterior a dicho evento los valores volvieron a aumentar.

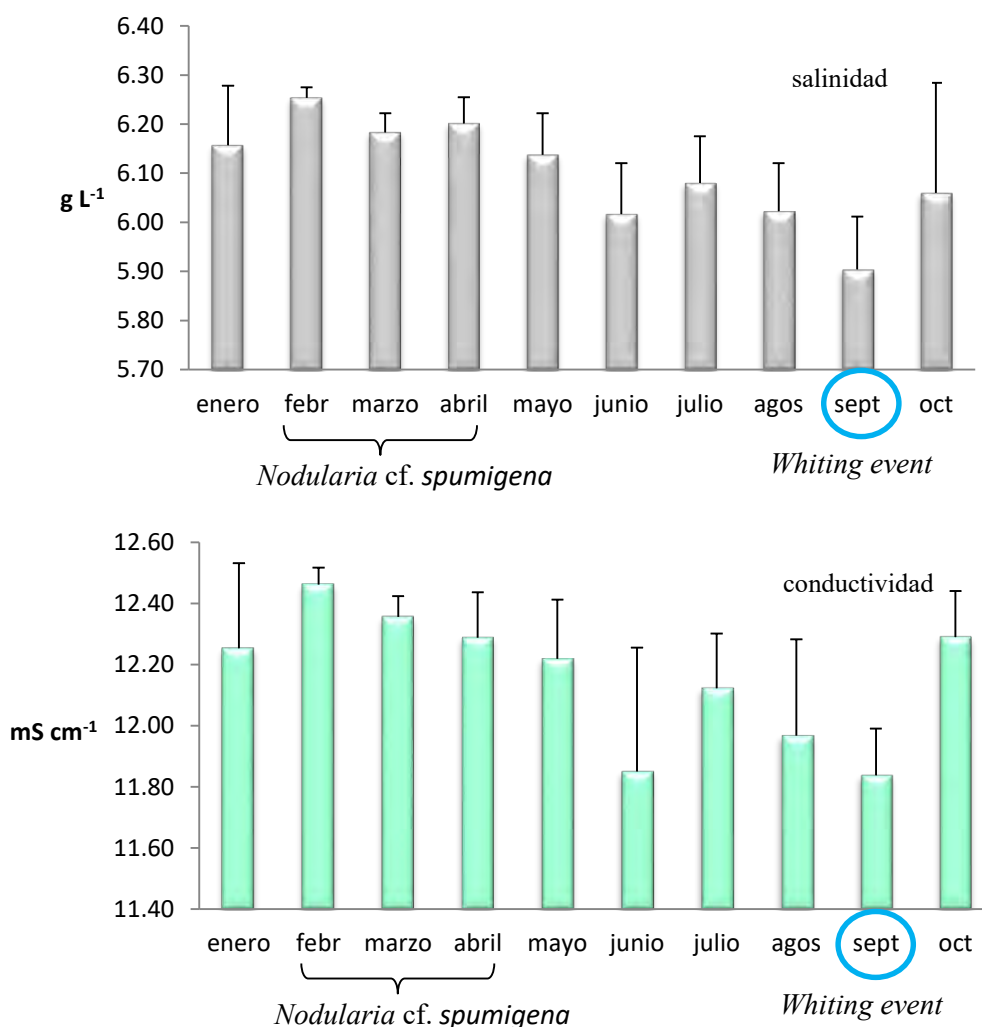


Figura 12. Promedios con desviación estándar de la salinidad y la conductividad.

9.1.4 Alcalinidad y pH

En general, durante el periodo de mezcla y estratificación temprana el pH mantuvo valores menores respecto a la estratificación bien establecida. En el primer escenario conllevó al predominio de bicarbonatos sobre carbonatos, mientras que en el segundo el pH alcanzó un máximo de 9.2 en el mes de agosto con un predominio de carbonatos sobre los bicarbonatos.

Durante el florecimiento de *N. cf. spumigena* existió mayor concentración de bicarbonatos ($772 \pm 101 \text{ mg L}^{-1}$) sobre carbonatos ($527 \pm 90 \text{ mg L}^{-1}$) (Fig. 13). El pH más alto fue 8.9 y se registró en el epilimnion durante la fase estacionaria del crecimiento de dicha cianobacteria (abril), mientras que el más bajo fue 8.7 en la zona afótica (Z_{AF}) durante la fase *lag* (febrero). El ligero aumento de pH en la zona eufótica (Z_{EU}) es resultado de la actividad fotosintética que se lleva a cabo con mayor intensidad en comparación con la que se realiza en la Z_{AF} .

En el periodo de estudio del evento de emblanquecimiento, el pH osciló entre 9.4 y 8.9. Existió un predominio de carbonatos ($738 \pm 74.8 \text{ mg L}^{-1}$) sobre bicarbonatos ($427 \pm 118.9 \text{ mg L}^{-1}$) (Fig. 13). La dinámica que se presentó en la alcalinidad durante el emblanquecimiento fue contraria a la que se presentó durante el florecimiento de *N. cf. spumigena*.

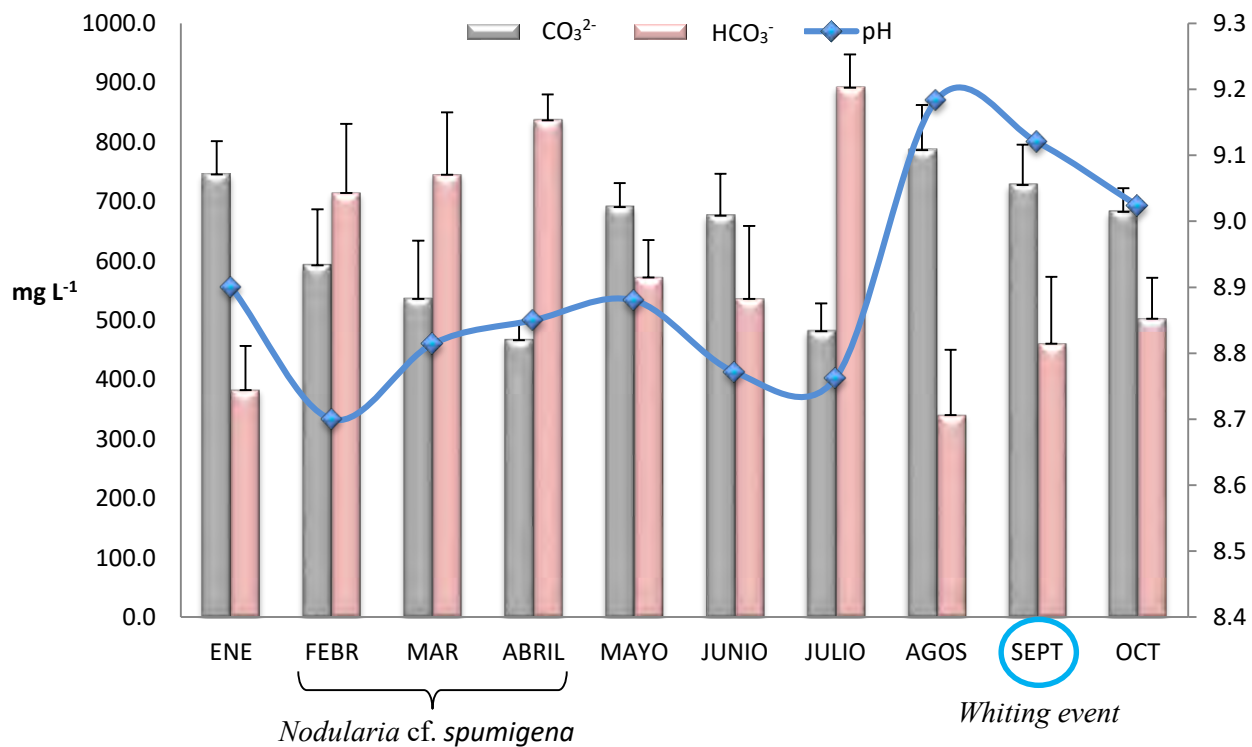


Figura 13. Promedios con desviación estándar de la alcalinidad (carbonatos y bicarbonatos), y promedios del pH.

9.1.5 Nutrientes

9.1.5.1 Fósforo total (FT) y fósforo soluble reactivo (FSR)

El panorama general de la variación en la concentración de fósforo total (FT) durante el periodo de estudio y a lo largo de la columna de agua, fueron valores alrededor de $0.03 \pm$ error estándar 0.01 mgL^{-1} , la máxima concentración fue de 0.3 mgL^{-1} en el mes de septiembre durante el emblanquecimiento con un incremento hacia el fondo de la columna de agua (Fig. 14).

Debido a que el fósforo soluble reactivo (FSR) es rápidamente asimilable por las microalgas y cianobacterias, se registraron menores concentraciones de este nutriente (Fig. 15) respecto al fósforo total, principalmente cuando comenzó el florecimiento de *Nodularia* durante la fase lag (febrero). Posteriormente las concentraciones de FSR incrementaron en la fase exponencial (marzo) y estacionaria (abril) del crecimiento de dicha cianobacteria, con una distribución homogénea a lo largo de la columna de agua. En el mes de mayo y junio, las concentraciones disminuyeron, para nuevamente aumentar hasta alcanzar el máximo del periodo de estudio con $0.01 \pm$ error estándar 0.003 mg L^{-1} en el epilimnion del mes de julio (Fig. 15).

Para el periodo de estudio del emblanquecimiento, las concentraciones de FSR incrementaron ligeramente a través del tiempo y a lo largo de la columna de agua hacia el hipolimnion, con una concentración máxima de $0.005 \pm$ error estándar 0.001 mg L^{-1} en el mes de octubre (Fig. 15).

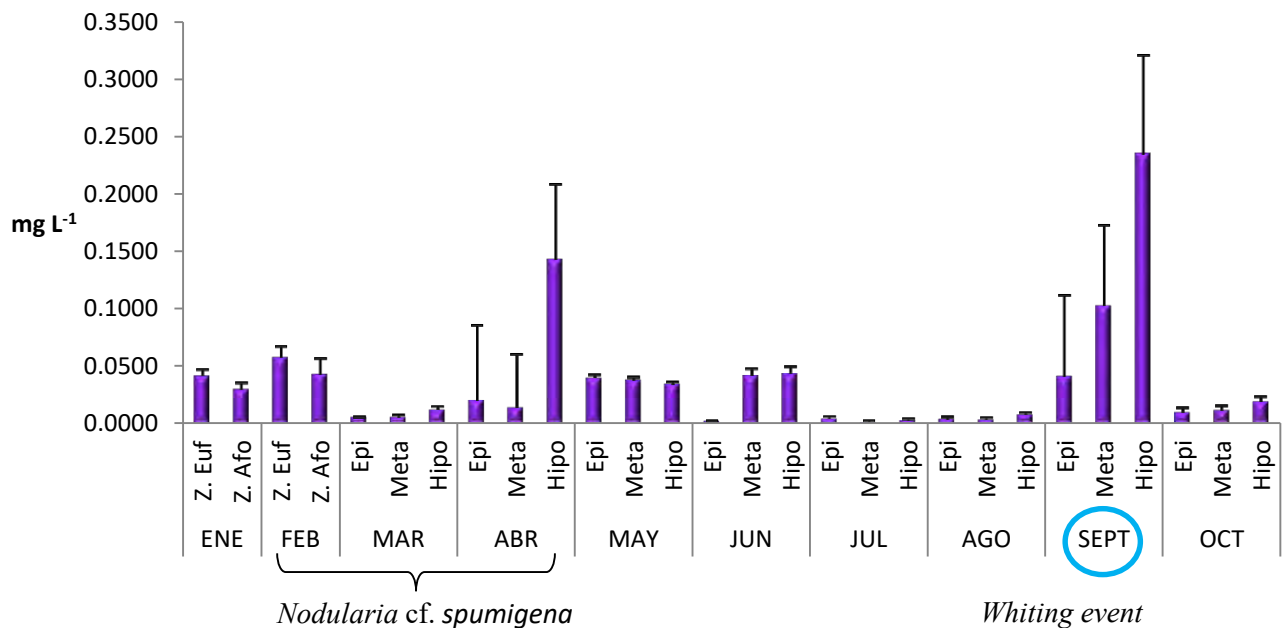


Figura 14. Promedios con error estándar de las concentraciones de fósforo total por estrato.

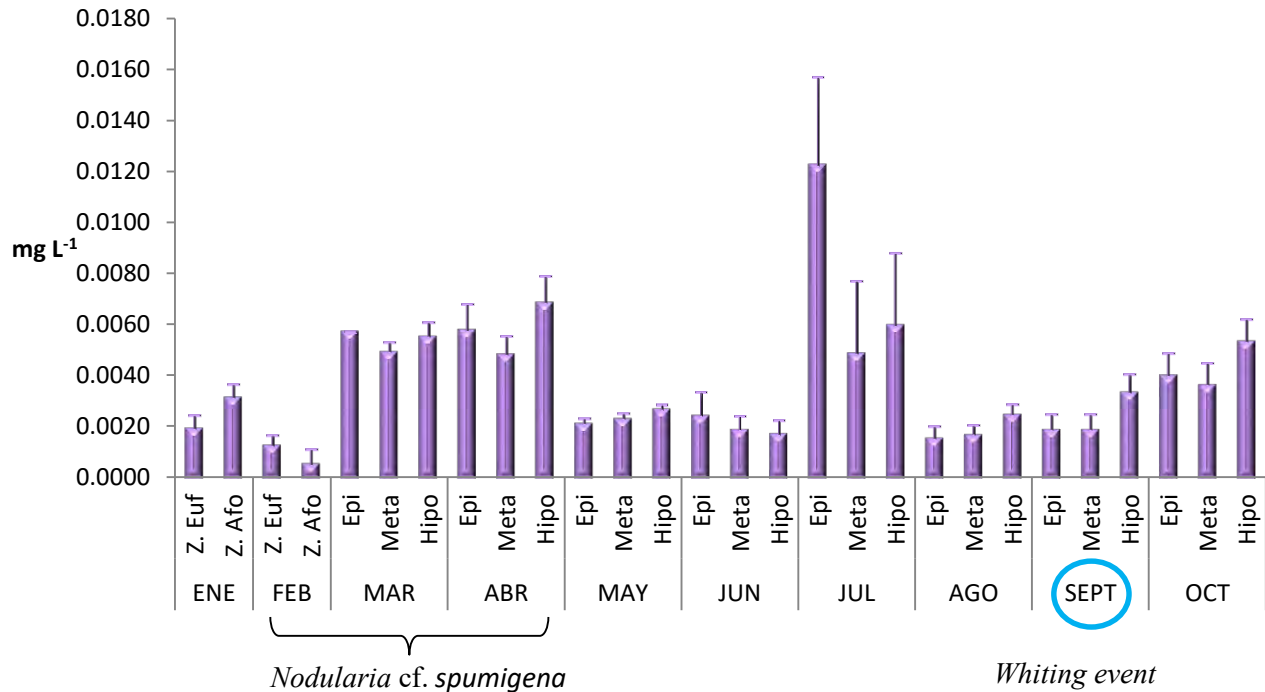


Figura 15. Promedios con error estándar de las concentraciones de fósforo soluble reactivo por estrato.

9.1.5.2 Nitrógeno

El promedio anual de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) durante el 2014 fue $0.042 \pm$ error estándar 0.004 mg L^{-1} . El NID presentó un incremento meses previos al evento de emblanquecimiento, principalmente en el mes de agosto con un promedio de $0.1 \pm$ error estándar 0.01 mg L^{-1} , mientras que en septiembre cuando se manifestó dicho evento, se registraron las mínimas concentraciones ($0.004 \pm$ error estándar 0.001 mg L^{-1}). Durante los meses en que la columna de agua se presentó estratificada, las concentraciones del NID fueron mayores en el metalimnion e hipolimnion, y durante los meses en que la columna se presentó en mezcla, al reincorporarse el NID, los valores de este nutriente fueron mayores en el estrato comprendido por la Z_{EU} (Fig. 16).

Las concentraciones del NID (Fig. 16) se acoplaron con las de amonio (NH_4^+) (Fig. 17), la forma más reducida y abundante de nitrógeno durante el periodo de estudio. Las mayores concentraciones de amonio se detectaron en enero ($0.03 \pm$ error estándar 0.008 mg L^{-1}) y agosto ($0.1 \pm$ error estándar 0.01 mg L^{-1}), mientras que las menores concentraciones en el mes de marzo ($0.01 \pm$ error estándar 0.001 mg L^{-1}) y de septiembre ($0.003 \pm$ error estándar 0.001 mg L^{-1}) (Fig. 17). En general las mayores concentraciones correspondieron con los meses previos al florecimiento de *N. cf. spumigena* y el emblanquecimiento del lago, mientras que las menores correspondieron a los meses durante los cuales se presentaron dichos eventos.

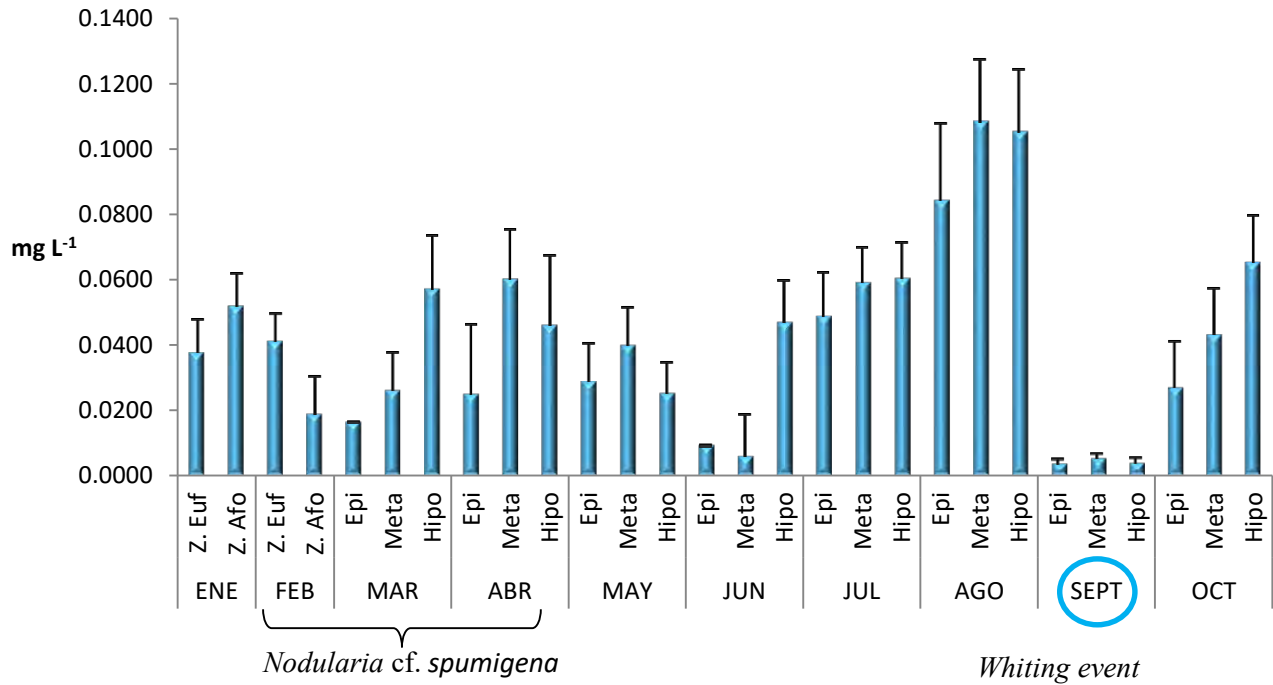


Figura 16. Promedios con error estándar de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) por estrato.

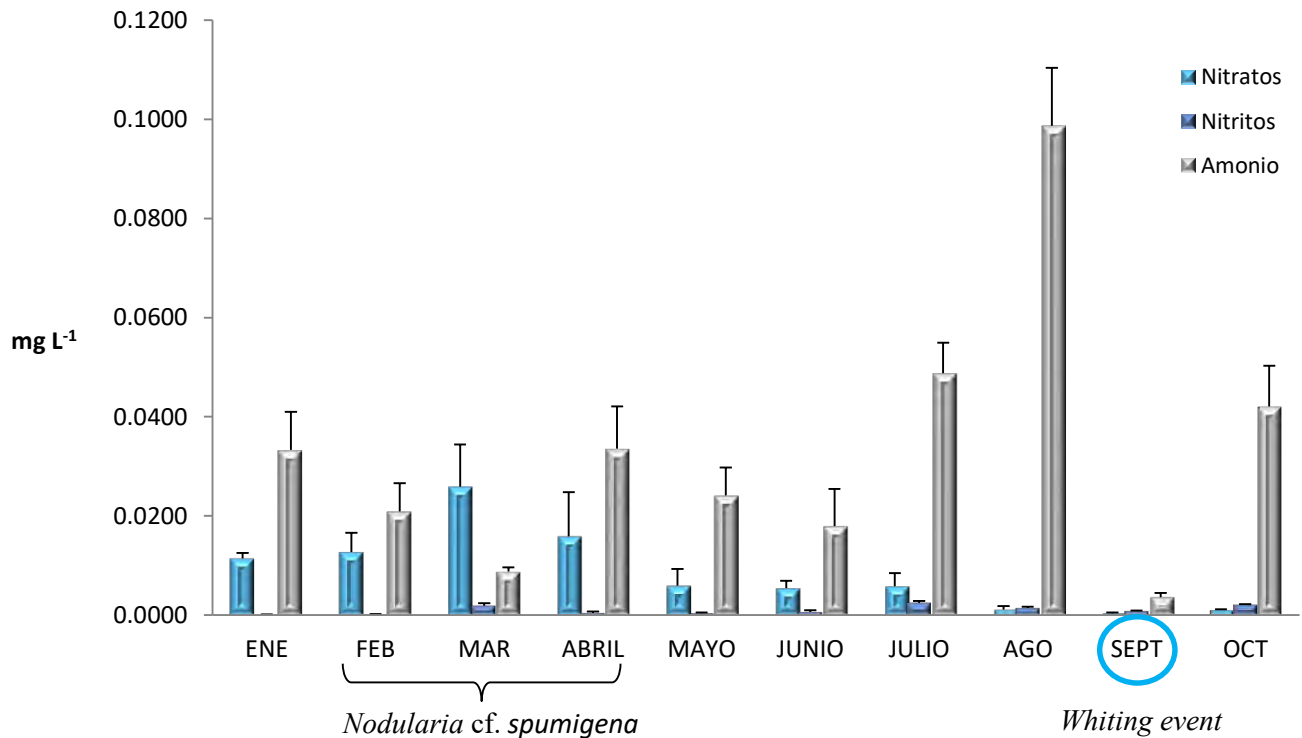


Figura 17. Promedios con error estándar de las concentraciones de las formas nitrogenadas (nitratos, nitritos y amonio).

9.1.5.3 Relación Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID) y Fósforo Soluble Reactivo (FSR)

De acuerdo con el cociente NID/FSR se observó una tendencia general a presentar valores menores a 15 e incluso inferiores a 10 a lo largo del año, con excepción de febrero y agosto donde se registraron valores máximos de 34 y 53 respectivamente (Fig. 18).

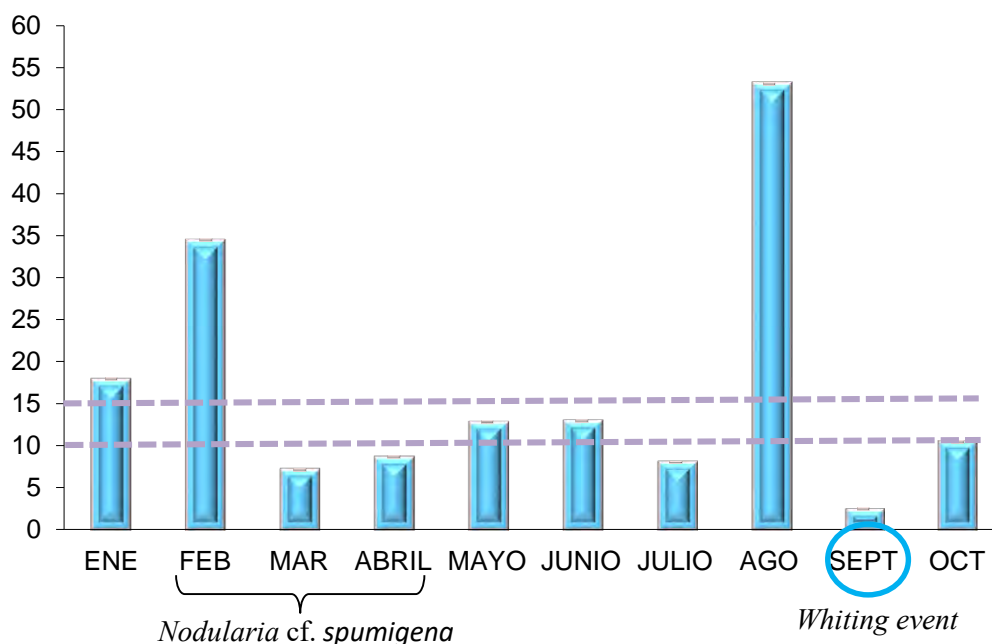


Figura 18. Proporciones promedio NID/FSR para el lago Atexcac durante el 2014. Líneas moradas: señalan proporciones < 10 limitación por nitrógeno y > 15 limitación por fósforo.

9.1.5.4 Silicatos

Los silicatos son un nutrimento fundamental para la síntesis de las frústulas de diatomeas, los cuales presentaron una homogeneidad en los diferentes estratos de la columna de agua y a través del tiempo (Fig. 19), aunque en el mes de julio se registró una máxima concentración de $101 \pm$ error estándar 42 mg L^{-1} en el epilimnion. Las mayores concentraciones de silicatos se detectaron principalmente en el periodo de mezcla y del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*, en el mes de febrero ($96 \pm$ error estándar 22 mg L^{-1}) con un máximo de 205 mg L^{-1} en la zona eufótica, y en el mes de abril ($97 \pm$ error estándar 7 mg L^{-1}). Por otro lado, en el mes de mayo ($14 \pm$ error estándar 2 mg L^{-1}) y junio ($9 \pm$ error estándar 0.7 mg L^{-1}) decrecieron notablemente, resultando para estos dos últimos meses las concentraciones anuales más bajas. Respecto al periodo de estudio del emblanquecimiento, en el mes de septiembre los valores fueron los más bajos ($29 \pm$ error estándar 2 mg L^{-1}) y un mes posterior los más altos ($62 \pm$ error estándar 2 mg L^{-1}).

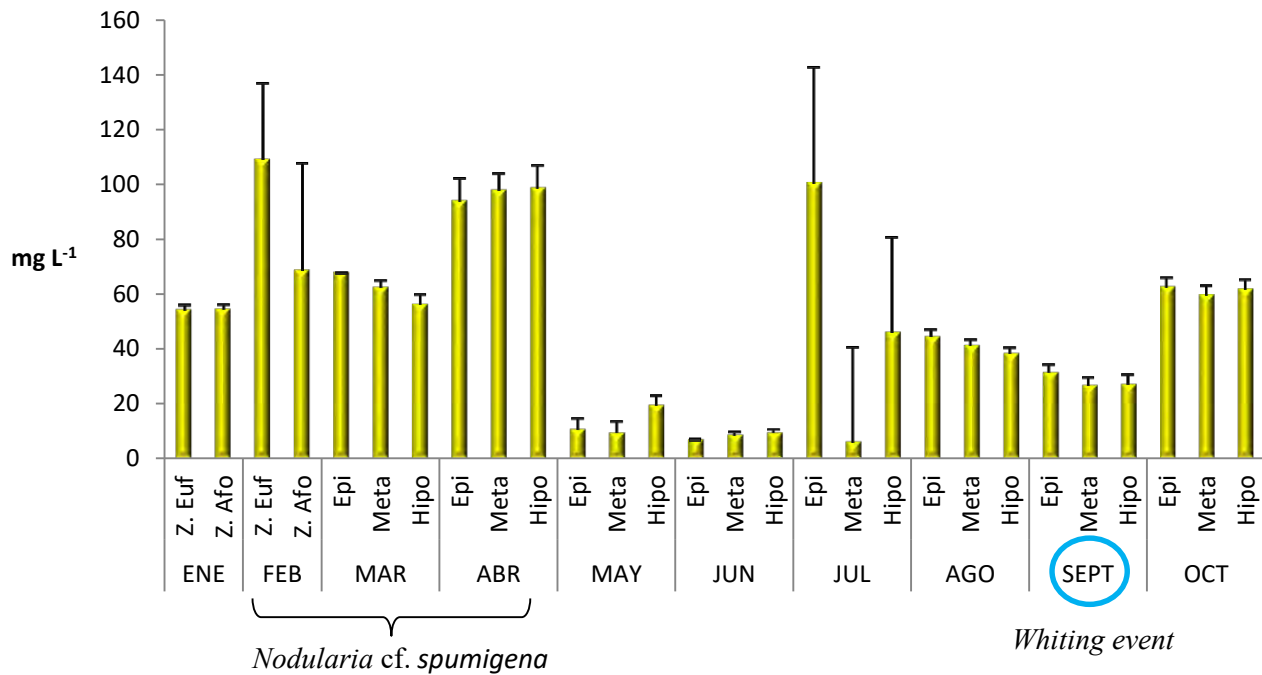


Figura 19. Promedios con error estándar de las concentraciones de silicatos por estrato.

9.1.5.5 Estado trófico del lago Atexcac

De acuerdo con la concentración de fósforo total (FT) superficial (<10 m) anual de $0.0283 \pm 0.0277 \text{ mg L}^{-1}$, y con el índice de Carlson (apartado 8.3.1), se obtuvo un TSI= 55 y el sistema lacustre se clasificó como mesotrófico (Tabla 2).

Tabla 2. Categorías de estado trófico de los cuerpos de agua de acuerdo con valores puntuales de TSI (Carlson, 1977).

	Oligotrófico	Mesotrófico	Eutrófico	Hipereutrófico
TSI	≤ 30	$> 30 - \leq 60$	$> 60 - \leq 90$	> 90

La concentración promedio de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) epilimnético a lo largo del año de estudio fue $0.035 \pm 0.0240 \text{ mg L}^{-1}$; de acuerdo con el criterio de clasificación de Wetzel (2001), el lago Atexcac se cataloga como ultraoligotrófico (<0.2 mg L⁻¹ de NID).

9.2 Parámetros biológicos

9.2.1 *Nodularia cf. spumigena* Mert. ex Born. et Flah. 1886

Se conocen dos grupos de especies del género *Nodularia*: bentónicas sin aerotopos y planctónicas con aerotopos. Las poblaciones planctónicas en México, en su mayoría corresponden con la morfología de células, presencia de heterocistos y dimensiones de la especie *N. cf. spumigena*, con varias excepciones: ausencia de tricomas enroscados y extremadamente rectos y duros. Las poblaciones registradas en el lago Alchichica y Atexcac son morfológicamente uniformes e idénticas (Komárek & Komárková-Legnerová, 2002).

Las características morfométricas que presentó *N. cf. spumigena* en el lago Atexcac, fueron filamentos compuestos por células vegetativas discoideas de 13.72 μm de largo y 5.39 μm de ancho, entre 7-10 células vegetativas entre un heterocisto y otro, dentro del filamento. Los heterocistos midieron 14.7 μm de largo y 6.89 μm de ancho.

El florecimiento de *Nodularia* en el lago Atexcac durante el 2014 se reportó desde febrero mientras el sistema lacustre se encontró en periodo de circulación hasta el mes de junio cuando la columna de agua se encontró estratificada. En el mes de marzo su población mostró un incremento notable, la intensidad del florecimiento fue apreciable por la formación de densas natas de color verdoso abarcando capas superficiales y un gran porcentaje del espejo de agua (Fig. 8).

9.2.1.1 Abundancia y biomasa

Debido a que raramente el fitoplancton se comporta homogéneamente a lo largo de la columna de agua (Payne, 1986 citado en Oliva-Martínez *et al.* 2009), se realizó una curva integrada, reportando los datos por unidad de área (cél. m^{-2}) en lugar de volumen (cél. m^{-3}). La mayor densidad integrada se registró en la fase exponencial (marzo) con 1.78×10^{11} cél. m^{-2} , mientras que en los otros dos meses la densidad fue menor en un orden de magnitud (Fig. 20).

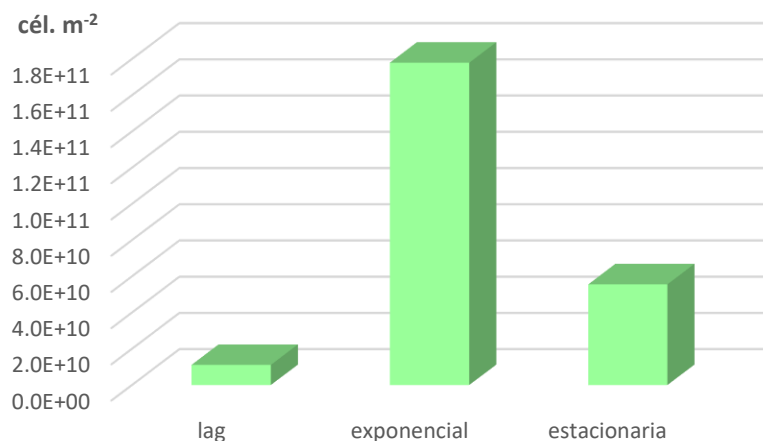


Figura 20. Abundancia integrada en unidad de área (cél. m^{-2}). Fase lag (febrero), fase exponencial (marzo) y fase estacionaria (abril) del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*.

Durante la fase *lag* (febrero) del crecimiento de *Nodularia*, la columna de agua se encontró en periodo de mezcla y la Z_{EU} se ubicó hasta los 21 m de profundidad (Fig. 10). Las concentraciones de abundancia y biomasa fueron $3.7 \times 10^3 \pm 4.4 \times 10^2$ cél. mL^{-1} y $1.1 \times 10^3 \pm 1.4 \times 10^2$ $\mu g C_{org.L^{-1}}$ respectivamente (Fig. 21).

En la fase exponencial (marzo) el lago se encontró en estratificación temprana y la Z_{EU} disminuyó respecto a un mes anterior ubicándose hasta los 8 m (Fig. 10). En este mes se detectaron los máximos valores de abundancia y biomasa del periodo de estudio en el epilimnion con 1.1×10^4 cél. mL^{-1} y 3.42×10^3 $\mu g C_{org.L^{-1}}$ respectivamente. En el metalimnion las densidades disminuyeron gradualmente en un orden de magnitud, es decir, a 10^3 cél. mL^{-1} (Fig. 21).

En la fase estacionaria (abril) la columna de agua igualmente se encontró en estratificación temprana, aunque la Z_{EU} aumentó su amplitud respecto al mes anterior, compartió gran parte con el epilimnion (Fig. 10). Las concentraciones de densidades y biomasa fueron ligeramente mayores en el metalimnion con $3.6 \times 10^3 \pm 1.4 \times 10^3$ cél. mL^{-1} y $7.4 \times 10^2 \pm 2.9 \times 10^2$ $\mu g C_{org.L^{-1}}$ respectivamente, las cuales presentaron similitud con las del mes del mes de febrero (Fig. 21).

En general, las densidades y biomasa fueron más altas en los estratos superficiales durante la fase *lag* y exponencial con el desarrollo e incremento del florecimiento de *N. cf. spumigena*, mientras que en la fase estacionaria se presentó una relativa homogeneidad. Las biomasa promedio para cada mes de estudio del crecimiento mantuvo el mismo orden de magnitud de 10^3 $\mu g C_{org.L^{-1}}$, denotando valores máximos en la fase exponencial.

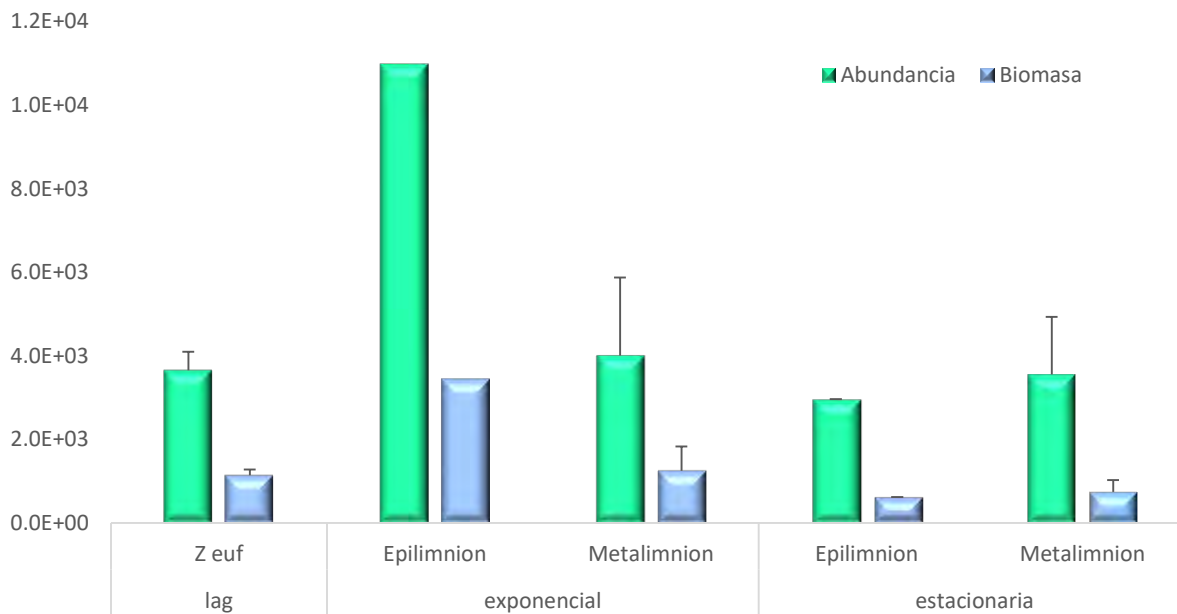


Figura 21. Promedios con desviación estándar de la abundancia (cél. mL^{-1}) y biomasa ($\mu g C_{org. L^{-1}}$) de *Nodularia cf. spumigena* por estratos durante diferentes fases de su florecimiento.

9.2.2 Fitoplancton antes, durante y después del evento de emblanquecimiento

9.2.2.1 Composición

Con ayuda de la clave taxonómica de Wehr & Sheath (2003a), se determinaron 6 especies de los siguientes *Phylum*: 1. Cyanobacteria: *Merismopedia trolleri* (colonial), *Chroococcus* sp. (colonial) y *Planktolyngbya tallingii* (filamentosa); 2. Chlorophyta: *Kirchneriella* sp. (solitaria mucilaginoso) y *Oocystis* sp. (colonial mucilaginoso); 3. Bacillariophyta: *Cyclotella choctawhatcheeana* (diatomea central).

Tabla 3. Clasificación taxonómica, de las especies fitoplanctónicas determinadas antes, durante y después del evento de emblanquecimiento en el lago Atexcac.

<i>Phylum</i>	Clase	Orden	Familia	Género y/o especie
Cyanobacteria	Cyanophyceae	*Synechococcales (Guiry & Guiry, 2018) *Chroococcales (Reynolds, 2006)	Merismopediaceae (Guiry & Guiry, 2018; Komárek, 2003)	<i>Merismopedia trolleri</i>
Cyanobacteria	Cyanophyceae	Chroococcales (Guiry & Guiry, 2018; Reynolds, 2006; Komárek, 2003)	Chroococcaceae (Guiry & Guiry, 2018; Komárek, 2003)	<i>Chroococcus</i> sp.
Cyanobacteria	Cyanophyceae	*Synechococcales (Guiry & Guiry, 2018) *Oscillatoriales (Komárek <i>et al.</i> , 2003)	*Leptolyngbyaceae (Guiry & Guiry, 2018) *Pseudanabaenaceae (Komárek <i>et al.</i> , 2003)	<i>Planktolyngbya tallingii</i>
Chlorophyta	Chlorophyceae	Sphaeropleales (Guiry & Guiry, 2018)	Selenastraceae (Guiry & Guiry, 2018)	<i>Kirchneriella</i> sp.
Chlorophyta	Trebouxioiophyceae (Guiry & Guiry, 2018)	*Chlorellales (Guiry & Guiry, 2018) *Chlorococcales (Shubert, 2003)	Oocystaceae (Guiry & Guiry, 2018)	<i>Oocystis</i> sp.
*Bacillariophyta (Guiry & Guiry, 2018; Reynolds, 2006) *Heterokontophyta (Likens, 2010)	*Mediophyceae (Guiry & Guiry, 2018) *Bacillariophyceae (Likens, 2010; Reynolds, 2006)	*Stephanodiscales (Guiry & Guiry, 2018) *Thalassiosirales (Stoermer & Julius, 2003) *Biddulphiales (Reynolds, 2006)	Stephanodiscaceae (Guiry & Guiry, 2018; Stoermer & Julius, 2003)	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>

Todas las divisiones se presentaron en la capa de mezcla y a lo largo del periodo de estudio que abarcó diferentes momentos del evento de emblanquecimiento: antes y durante el emblanquecimiento (agosto y septiembre), las cuales correspondieron a la etapa hidrodinámica de estratificación bien establecida, y después del emblanquecimiento (octubre) perteneció al periodo de estratificación tardía. Algunas características morfológicas y ecológicas de las especies registradas en el periodo de estudio se presentan a continuación.

Phylum Cyanobacteria

Merismopedia trolleri Bachmann, 1920

El género presenta células esféricas u ovales, formando colonias de una capa individual, en forma de placa rectangular dentro de un delgado mucílago, las células son acomodadas en filas, algunas veces en grupos de 4. Las células a menudo tienen un color azul pálido y un diámetro de 0.5 a 5 μm (Bellinger & Sigee, 2010), a menudo presentan vacuolas de gas, carece de unidades vegetativas especializadas, células de resistencia y reproductivas (Komárek, 2003).

Es planctónica y se encuentra en lagos de agua dulce (Bellinger & Sigee, 2010). El género ha sido encontrado en América y suroeste de Asia (Guiry & Guiry, 2018), así como en islas británicas, aunque no está claro si esos registros incluyen formas con vacuolas de gas (Komárek, 2003). En México, en el Estado de San Luis Potosí se ha reportado en sistemas ligeramente alcalinos, eutróficos y cálidos (cerca de 30° C) (Komárek & Komárková-Legnerová, 2002). En el lago Atexcac el diámetro que se reportó para esta especie fue de 4.9 μm . En el mes de agosto durante el evento de emblanquecimiento se observaron grandes colonias planas de hasta 36 células, a comparación de un mes previo y uno posterior, en los que se les encontró generalmente en grupos de 4 células (Fig. 22).

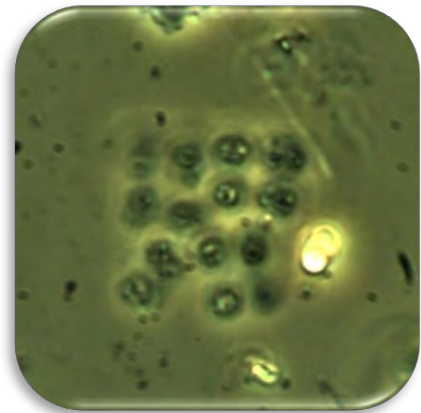


Figura 22. *Merismopedia trolleri*. Imagen tomada del microscopio invertido con un objetivo 100x por C. López en el año de estudio.

Chroococcus sp. Nägeli, 1849

Generalmente forma pequeños grupos de células las cuales pueden flotar libremente o agrupadas de 2 a 16. Las células tienen vainas distintas que pueden volver a formar después de cada división celular resultando en una vaina con varias capas, sólo las especies planctónicas con vacuolas de gas no forman vainas de esta forma (Bellinger & Sigee, 2010). Este género incluye especies resistentes a salinidades cinco veces mayor que la del mar (Margalef, 1983). Las células tienen un diámetro de 2 a 58 μm (Bellinger & Sigee, 2010). En el lago Atexcac, el diámetro reportado fue de 2.5 μm (Fig. 23).



Figura 23. *Chroococcus* sp. Imagen tomada del microscopio invertido con un objetivo 100x por C. López en el año de estudio.

Planktolyngbya tallingii Komárek & Kling, 1991

Esta especie fue originalmente descrita para el lago profundo Victoria, en el Este de África, pero es probable que tenga una distribución pantropical. En México fue encontrada en el plancton de varios lagos volcánicos, en Veracruz el lago de Catemaco y en la cuenca oriental de Puebla el lago Tecuitlapa y La Preciosa (Komárek & Komárková-Legnerová, 2002).

En el lago La Preciosa, Martínez-Chavez (2010) cuantificó de 10 a 60 células por filamento y un volumen promedio celular de $65 \pm 10 \mu\text{m}^3$ para esta especie. Debido a que se encuentra en hábitats de bajas latitudes, presentan baja biomasa, además de bajos requerimientos de luz y capacidad adaptativa para permanecer en suspensión (Tavera & Castillo, 2000).

Los filamentos de esta cianobacteria son solitarios, flotan libremente y son irregularmente enroscados de 13 a 16 μm (Komárek *et al.*, 2003), como lo observado en el lago Atexcac (Fig. 24). Los tricomas son cilíndricos, sin constricción o ligeramente a través de la pared, tienen color verde pálido, el ancho es de 0.7 a 1.0 μm , la vaina es delgada, sin color e hialina, a menudo sobrepasa los extremos de los tricomas. Las células son más o menos isodiamétricas hasta dos veces (raramente hasta tres veces) más largo que ancho (Komárek & Komárková-Legnerová, 2002).



Figura 24. *Planktolyngbya tallingii*. Imagen tomada del microscopio invertido con un objetivo 100x por C. López en el año de estudio.

Phylum Chlorophyta

Kirchneriella sp. Schmidle, 1893

Son coloniales, aunque en el presente trabajo fueron observadas solitarias. Las células tienen un cloroplasto parietal con un pirenoide. Tienen forma de media luna, las células a menudo son curvas, sus extremos casi se tocan, pueden ser sigmoideos o ligeramente espirales. Miden de 3 a 8 μm de ancho y 10 a 14 μm de largo, regularmente se encuentran encerradas en un mucílago y en grupos de 2, 4 y 8 o hasta 32. Flotan libremente y se distribuyen extensamente en el plancton de estanques o lagos (Shubert, 2003). Las medidas que registró *Kirchneriella* sp. en el lago Atexcac fueron de ancho $6.9 \pm 2.6 \mu\text{m}$ y largo $9.1 \pm 5.2 \mu\text{m}$ (Fig. 25). Este género ha sido reportado ampliamente en localidades templadas de América (Shubert, 2003), mientras que en la cuenca oriental de Puebla se ha reportado en el lago volcánico La Preciosa (Martínez-Chávez, 2010; Morán-Ventura, 2016).

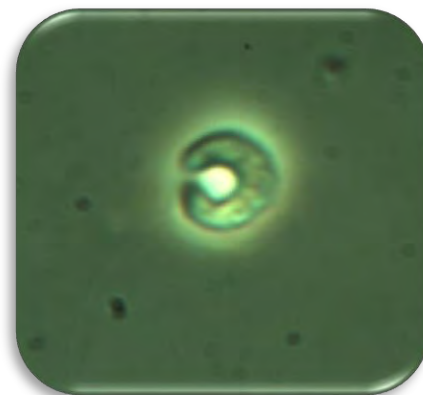


Figura 25. *Kirchneriella* sp. Imagen tomada del microscopio invertido con un objetivo 100x por C. López en el año de estudio.

Oocystis sp. A. Braun, 1855

Son células ovoides que se presentan solitarias o en pequeñas colonias de 2, 4, 8 o 16 células encerradas por la pared celular madre, la cual algunas veces es bastante débil y difícil de ver. Los cloroplastos son discoidales o con apariencia de placa con uno o hasta 4 cloroplastos por célula. Los pirenoides pueden o no estar presentes (Shubert, 2003).

Las células miden de 7 a 50 μm de largo y de 6 a 12 μm de ancho. Es un género de algas de superficie que pueden existir en gran número en lagos o en pequeñas lagunas y pozos (Branco, 1986 citado en Ramírez, 2000). Así como con una distribución amplia en sistemas acuáticos de aguas duras o blandas y ricas en nutrientes (Bellinger & Sigee, 2010). (Shubert, 2003)

Las especies *O. parva* y *O. submarina* habitan en ambientes salinos (Galat *et al.* 1981 citado en Ramos-Higuera *et al.*, 2008) y en México se han reportado en el lago cráter Alchichica (Oliva-Martínez *et al.*, 2001; Ramos-Higuera *et al.*, 2008) y La Preciosa (Martínez-Chávez 2010).

La especie *Oocystis parva* está reportada en el lago Atexcac por Macek *et al.* (2007). Las células de *Oocystis* sp. que se identificaron en este lago durante el periodo de estudio poseían envolturas mucilaginosas, midieron $11 \pm 2 \mu\text{m}$ de largo y $7.4 \pm 3 \mu\text{m}$ de ancho (Fig. 26).

Phylum Bacillariophyta

Cyclotella choctawhatcheana Prasad, 1990

El género tiene las células en forma de disco, sus valvas son circulares con ligeras ondulaciones en la superficie y el área exterior es estriada. Frecuentemente son solitarias, pero pueden estar agrupadas en cadenas por un mucílago. Tiene muchos cloroplastos discoidales generalmente arreglados alrededor del margen celular (Oliva-Martínez *et al.*, 2008).

Se distribuyen en hábitats de aguas, salinas continentales y marinas, en ríos y lagos (Bellinger & Sigee, 2010; Oliva-Martínez *et al.*, 2008). El género ha sido reportado para aguas interiores salinas de Canadá, Argentina y África. Tiene tolerancia a temperaturas en el agua en el rango de 10 °C a 30 °C y un rango de salinidad de 5.14 a 79.80 ‰ (Reynolds, 1984). Ha sido citada en una bahía oligotrófica en el noreste del Golfo de México, mientras que en la cuenca Oriental solo en dos lagos salinos, en Atexcac (Macek *et al.*, 2007) y en Alchichica (Oliva-Martínez *et al.*, 2008) con un diámetro de 5 a 12 μm . En el lago Atexcac el diámetro que se registró fue entre 13.2 y 15 μm (media 14.1 μm , n=20) (Fig. 27).

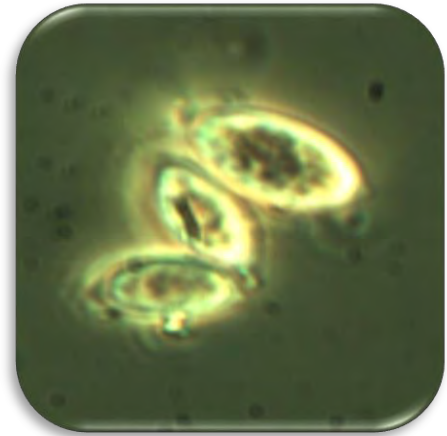


Figura 26. *Oocystis* sp. Imagen tomada del microscopio invertido con un objetivo 100x por C. López en el año de estudio.

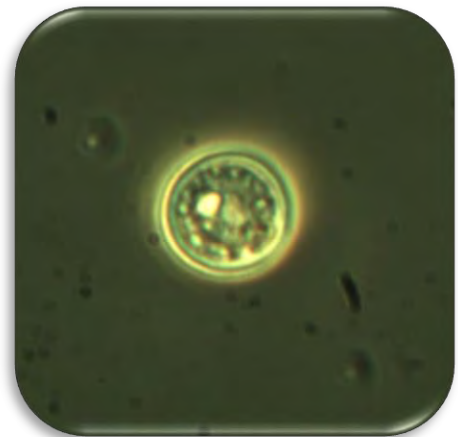


Figura 27. *Cyclotella choctawhatcheana*. Imagen tomada del microscopio invertido con un objetivo 100x por C. López en el año de estudio.

9.2.2.2 Abundancia

En forma general, las abundancias de la mayoría de las especies fitoplanctónicas mantuvieron valores en un orden de magnitud de 10^2 cél. mL^{-1} a lo largo del periodo de estudio, así como en el epilimnion y metalimnion (un mes previo – agosto- y durante el emblanquecimiento – septiembre-), o bien en el epilimnion eufótico y afótico (después del emblanquecimiento) (Fig. 28).

Las densidades fitoplanctónicas más altas se registraron un mes previo al emblanquecimiento y particularmente durante la manifestación del mismo, de manera especial las máximas abundancias fueron reportadas por la cianobacteria colonial *Merismopedia trolleri*, las cuales alcanzaron un orden de magnitud de 10^3 cél. mL^{-1} durante dichos momentos en el epilimnion (Fig. 28); un mes posterior al emblanquecimiento las abundancias de las especies fitoplanctónicas disminuyeron incluso un 50% a las registradas un mes previo. Esto conllevó a que las abundancias relativas (respecto a la abundancia total) de las especies observadas fueran menores al 20%, excepto un mes antes y durante el emblanquecimiento por *M. trolleri* con 61% y 84% respectivamente; y un mes posterior por *Planktolyngbya tallingii* con 48% (Fig. 29).

Las abundancias promedio de las diferentes especies de fitoplancton en orden descendente para cada momento de estudio, obedecieron principalmente al patrón observado en el epilimnion de agosto y septiembre y la zona trofogénica en octubre. Mientras que en el metalimnion de agosto y septiembre y en epilimnion afótico en octubre se caracterizaron por registrar ausencias de especies, las cuales fueron: la clorofita *Kirchneriella* sp. (agosto), la diatomea *Cyclotella choctawhatcheeana* (septiembre) y la cianobacteria *Chroococcus* sp. (octubre). A su vez, las abundancias totales promedio de dichas especies, en adición con las de *Oocystis* sp. (septiembre), fueron las más bajas a lo largo del periodo de estudio: *Chroococcus* sp. (agosto) y *Kirchneriella* sp. (octubre) con un orden de magnitud de 10^1 cél. mL^{-1} (Fig. 28).

Seguidas de las máximas densidades alcanzadas por *Merismopedia trolleri* un mes previo y durante el evento de emblanquecimiento, prosiguieron respectivamente: en agosto densidades homogéneas entre la cianobacteria filamentosa *Planktolyngbya tallingii*, la diatomea *Cyclotella choctawhatcheeana* y, las clorofitas *Kirchneriella* sp. y *Oocystis* sp., mientras que en septiembre dominaron relativamente las cianobacterias *Planktolyngbya tallingii* y *Chroococcus* sp. En octubre la densidad de *Merismopedia trolleri* disminuyó notablemente, aún por debajo de las densidades de *Planktolyngbya tallingii*, éstas últimas fueron similares a las reportadas durante el emblanquecimiento con las cuales dominó durante este mes de estudio; para las demás especies observadas, las abundancias fueron las más bajas de los tres meses de estudio del emblanquecimiento, como se mencionó en un principio.

Las especies que denotaron una clara disminución en sus densidades a lo largo del periodo de estudio fueron *Kirchneriella* sp. y *Cyclotella choctawhatcheeana*, mientras que con las densidades de *Planktolyngbya tallingii* se observó lo contrario, es decir, un incremento de agosto a octubre.

Las cianobacterias *Merismopedia trolleri*, *Chroococcus* sp. y *Planktolyngbya tallingii* alcanzaron su mayor densidad durante el evento de emblanquecimiento en comparación con sus densidades de un mes previo y un mes posterior (Fig. 28).

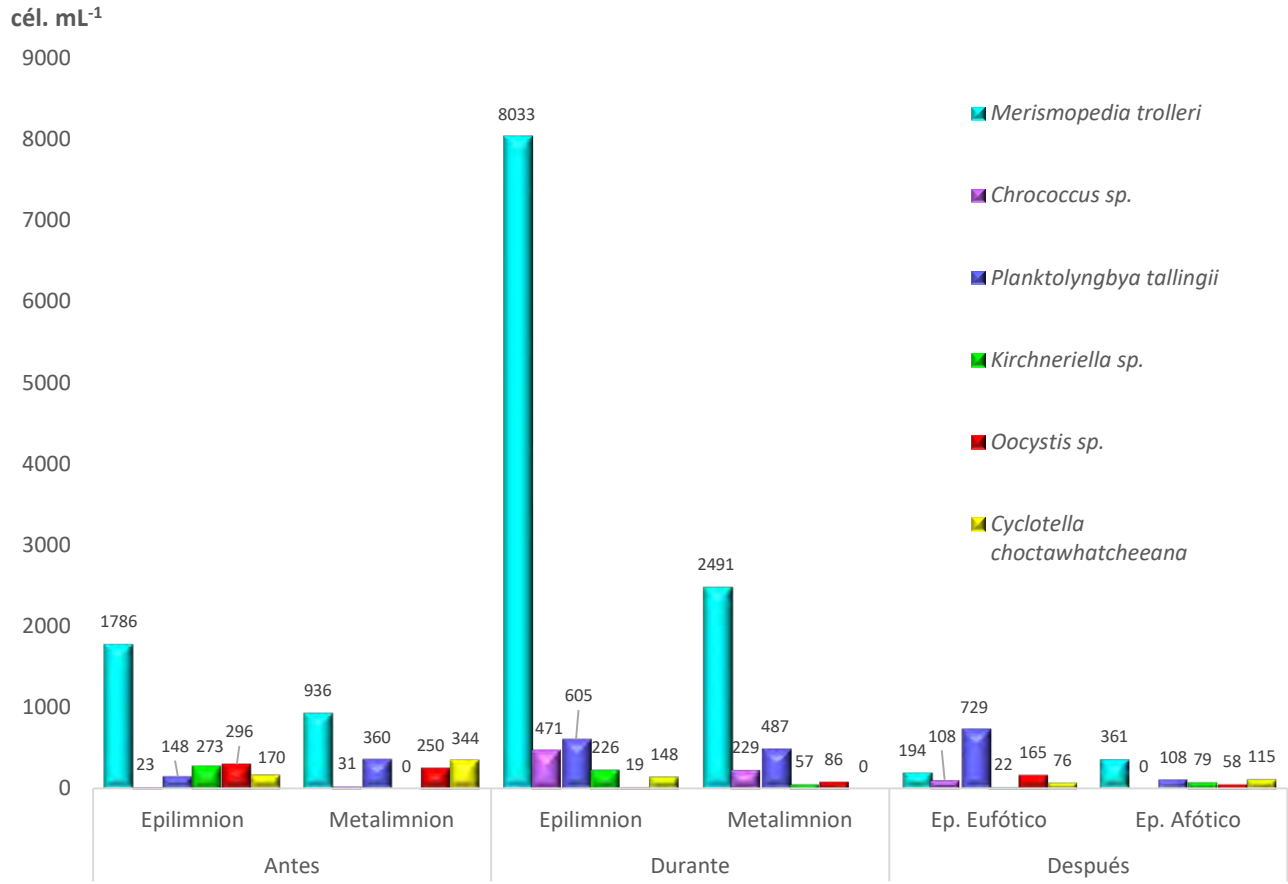


Figura 28. Promedios de las abundancias fitoplanctónicas (cél. mL⁻¹) por estrato; antes, durante y después del evento de emblanquecimiento.

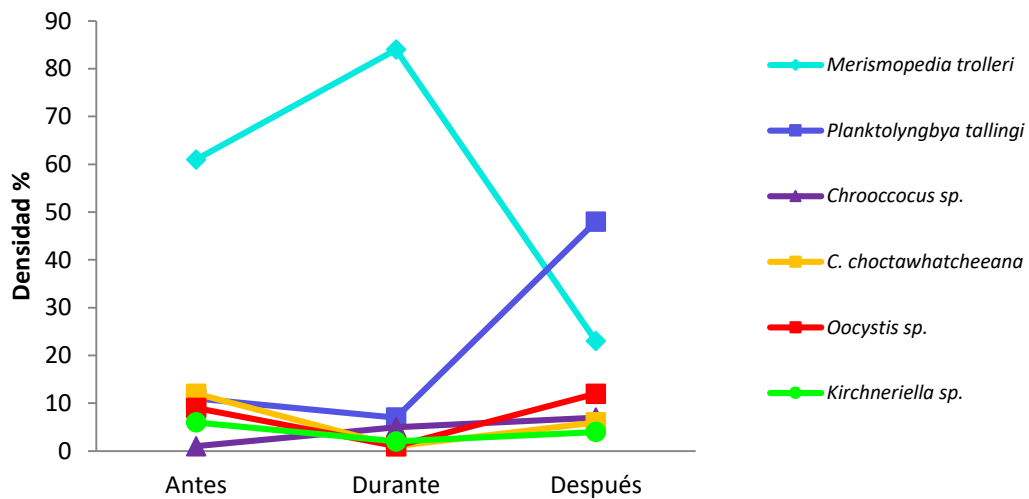


Figura 29. Abundancias relativas de las especies fitoplanctónicas, antes, durante y después del evento de emblanquecimiento.

9.2.2.3 Biomasa

La significancia de la variedad de tamaño se refleja en lo que se denomina valor de importancia de la especie, pues puede suceder que especies poco importantes desde el punto de vista numérico sean bastante relevantes en términos de biomasa celular. Las densidades o abundancias basadas en conteos tienden a sobreestimar las pequeñas células y a subestimar la contribución de algas mayores. La abundancia celular por sí misma tiene un valor limitado y, en ciertos casos, se requiere además de una medida estimativa de la biomasa (Ramírez, 2000).

De este modo, al estimar las biomásas fitoplanctónicas, la mayor aportación tanto en términos de abundancia como de biomasa, lo fue por parte de *Merismopedia trolleri* particularmente durante el emblanquecimiento (Fig. 30). Cabe destacar que para el caso de colonias o filamentos se obtuvieron las biomásas corregidas como el producto de la biomasa celular por el número de células generalmente presentes en cada caso, así se multiplicó por 4 para el caso de *Merismopedia trolleri*, por 2 para *Chroococcus* sp. y por 35 para *Planktolyngbya tallingii* (Fig. 30).

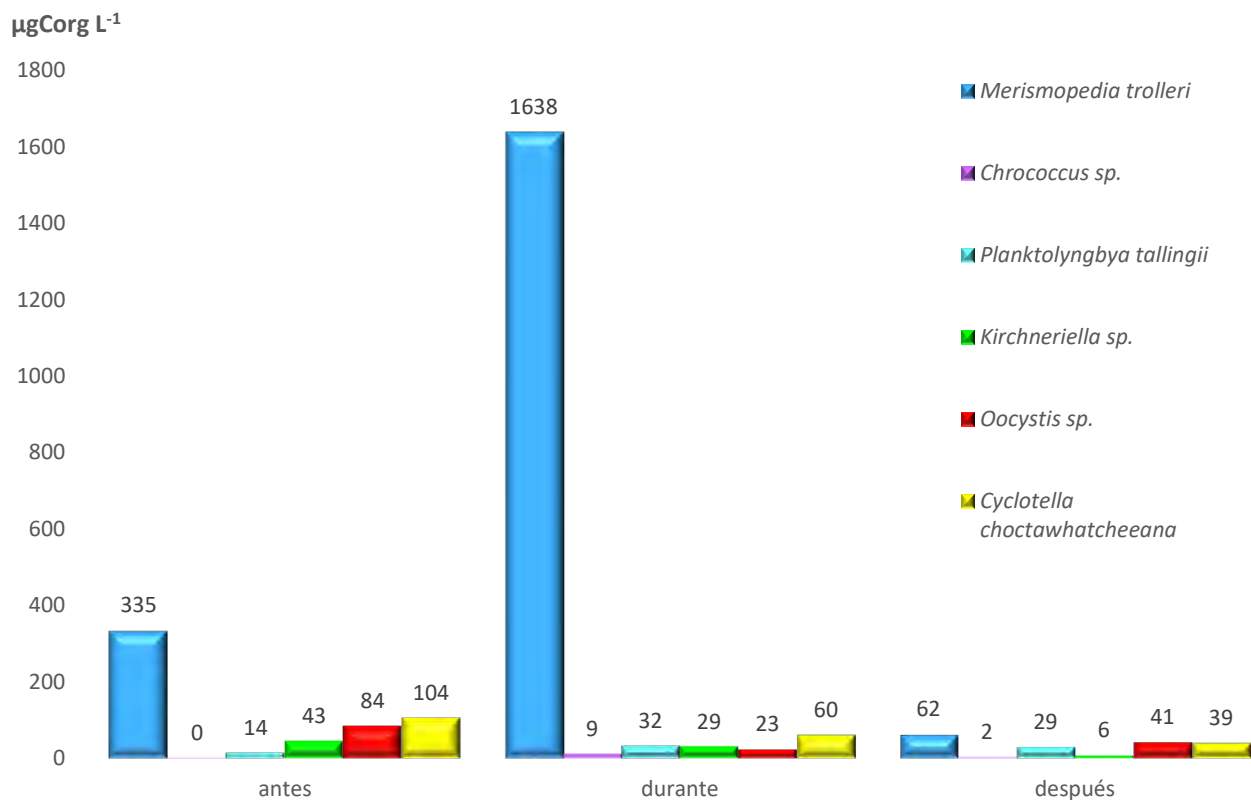


Figura 30. Promedio de biomásas fitoplanctónicas antes, durante y después del evento de emblanquecimiento.

9.2.3 Picoplancton autotrófico (PPA)

9.2.3.1 Abundancia, contenido de carbono y biomasa

El patrón general de la abundancia y la biomasa del PPA presentó un aumento notable en el epilimnion y en el metalimnion de agosto a septiembre, los cuales correspondieron a un mes previo y durante el evento de emblanquecimiento, con una abundancia máxima en el metalimnion y un decremento en todos los estratos en el mes de octubre (después de dicho evento) (Fig. 31). Sin embargo, las concentraciones del contenido de carbono fueron homogéneas a lo largo de la columna de agua un mes previo y uno posterior al emblanquecimiento, no así para el mes en que se presentó este evento ya que tuvo una tendencia a aumentar hacia el fondo del sistema lacustre (Fig. 31).

La abundancia, contenido de carbono y biomasa de PPA un mes antes del emblanquecimiento presentaron cierta homogeneidad a lo largo de la columna de agua. Los valores más altos de la abundancia y la biomasa fueron 1.63×10^5 cél. mL⁻¹ y $8.9 \mu\text{g C}_{\text{org.}} \text{L}^{-1}$ respectivamente y se registraron en el metalimnion, mientras que la concentración más alta de contenido de carbono fue $116 \text{ fg C}_{\text{org.}} \text{cél.}^{-1}$ y se ubicó en el hipolimnion.

Las concentraciones de la abundancia y la biomasa de PPA que se registraron durante el emblanquecimiento fueron las máximas del periodo de estudio, las cuales fueron 5.52×10^5 cél. mL⁻¹ y $25 \mu\text{g C}_{\text{org.}} \text{L}^{-1}$ respectivamente, y de la misma forma que un mes previo, se ubicaron en el metalimnion, cabe señalar que la biomasa del metalimnion fue el doble que la registrada en el epilimnion. Por otro lado, el contenido de carbono aumentó gradualmente a lo largo de la columna de agua con la máxima concentración de $174.5 \text{ fg C}_{\text{org.}} \text{cél.}^{-1}$ en el hipolimnion (Fig. 31).

Las abundancias y biomasa de un mes posterior al emblanquecimiento disminuyeron a concentraciones aún por debajo de las registradas un mes previo a dicho evento, y gradualmente hacia el hipolimnion, por tanto, fueron las más bajas del periodo de estudio. La mayor concentración de la abundancia y la biomasa fue 8.35×10^4 cél. mL⁻¹ y $8.3 \mu\text{g C}_{\text{org.}} \text{L}^{-1}$ respectivamente y se ubicaron en el epilimnion. Las concentraciones de contenido de carbono presentaron poca variación a lo largo de la columna de agua ($100 \pm 8 \text{ fg C}_{\text{org.}} \text{cél.}^{-1}$), el valor más alto fue $114 \text{ fg C}_{\text{org.}} \text{cél.}^{-1}$ y se registró en el metalimnion (Fig. 30).

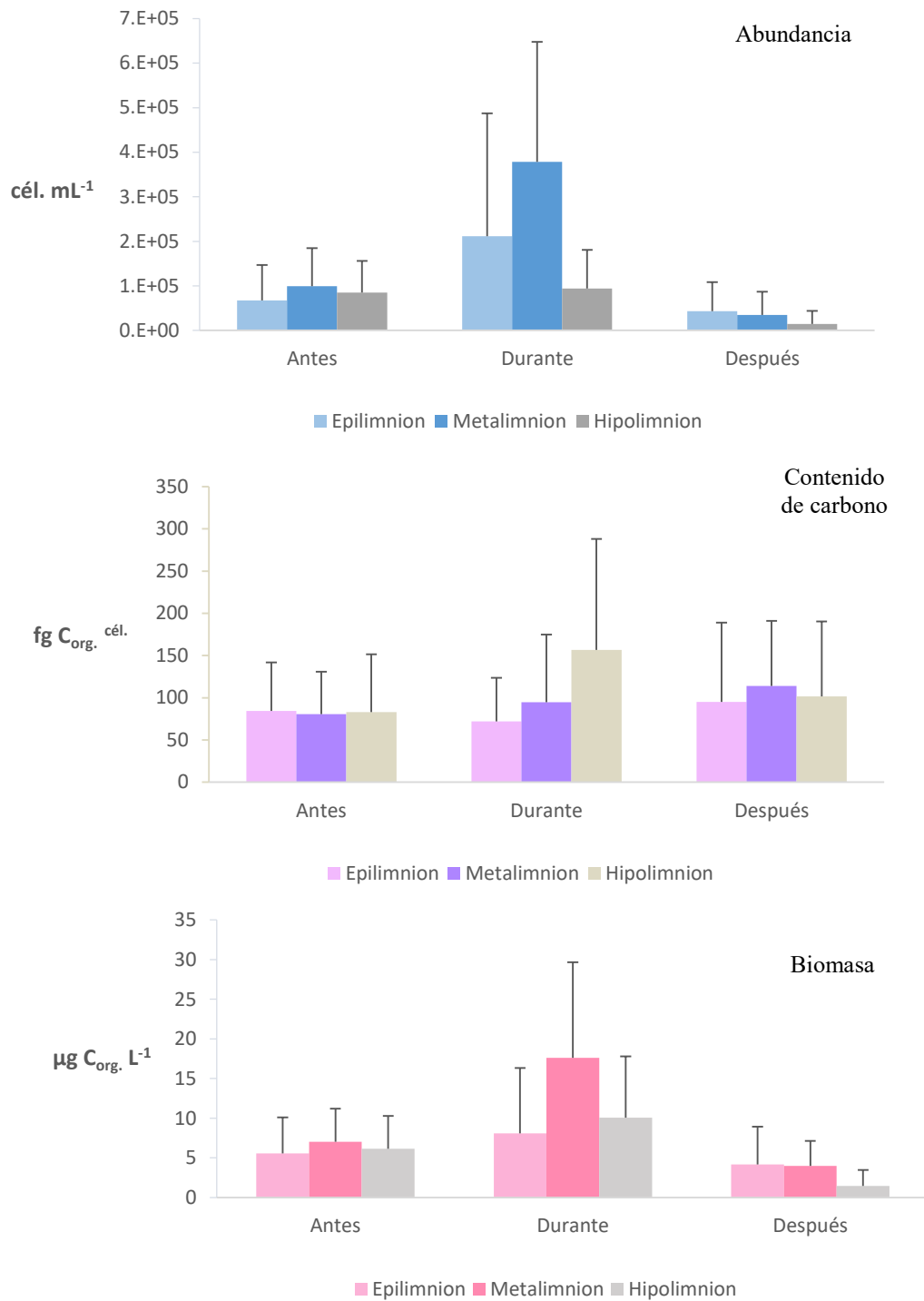


Figura 31. Promedios con desviación estándar de la abundancia, contenido de carbono y biomasa del PPA por estratos; antes, durante y después el evento de emblanquecimiento.

La formación de microcolonias de células de PPA (Fig. 32) fue más evidente en profundidades del metalimnion donde se registraron las máximas abundancias (Fig. 31), es decir, un mes previo al emblanquecimiento en el mes de agosto y durante la manifestación del emblanquecimiento en el mes de septiembre.

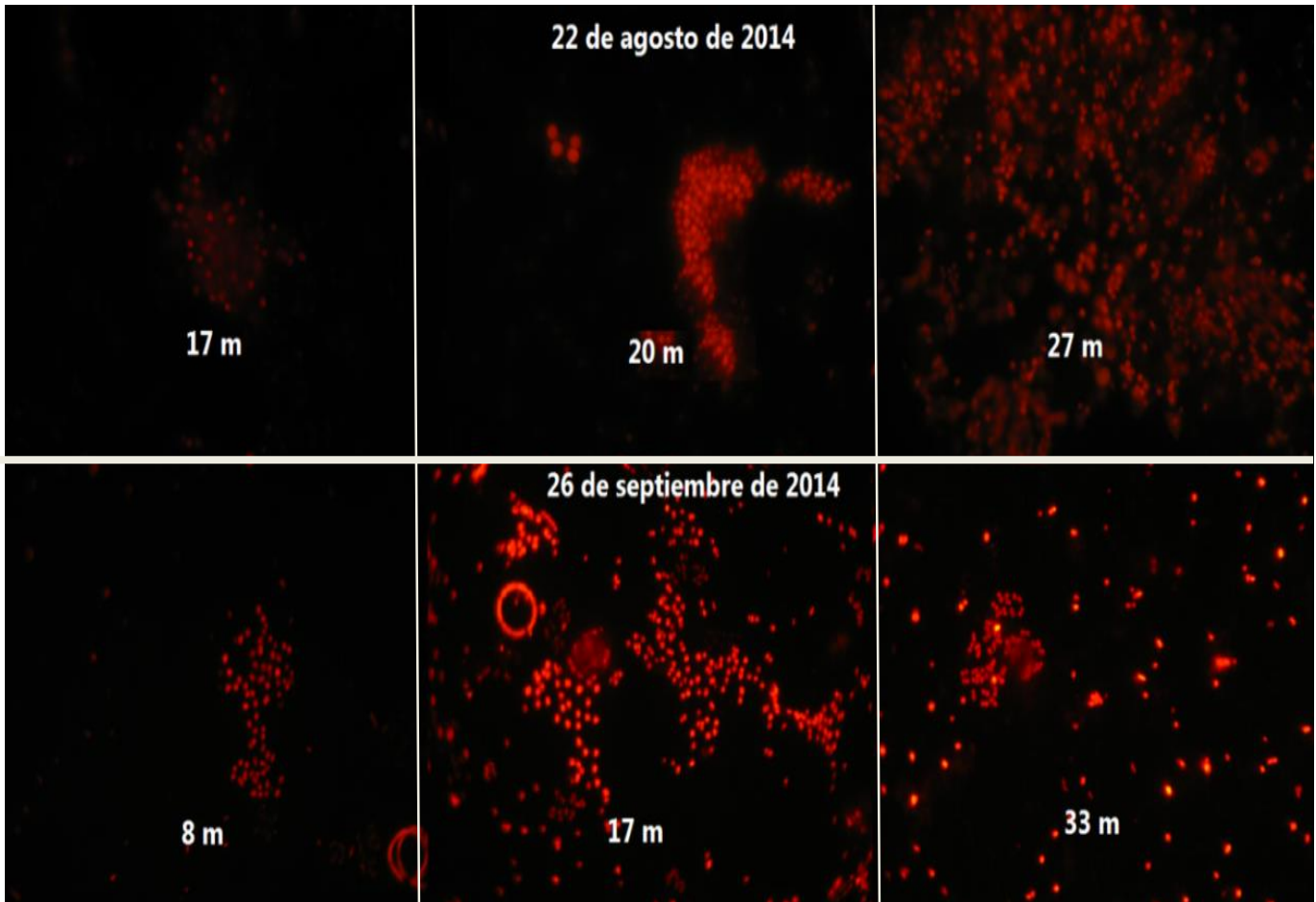


Figura 32. Formación de microcolonias de PPA a lo largo de la columna de agua en profundidades donde alcanzó máximas abundancias, antes y durante el evento de emblanquecimiento.

9.3 Análisis estadístico

9.3.1 Nutrientes

9.3.1.1 Fósforo soluble reactivo (FSR)

Con la prueba de Kruskal-Wallis se determinó si existían diferencias estadísticas en la concentración de los nutrientes más relevantes para el crecimiento fitoplanctónico a lo largo de la columna de agua del lago Atexcac y con el apoyo de diagramas de cajas múltiples con muesca se observaron dichas diferencias.

Las concentraciones de fósforo soluble reactivo registraron diferencias estadísticamente significativas ($H= 60.5, p<0.05$). Durante el periodo de estudio del florecimiento de *Nodularia* cf. *spumigena* (de febrero a abril), las diferencias se ubicaron entre el mes de febrero, mientras la columna de agua del sistema se encontró en mezcla y el florecimiento de la cianobacteria comenzó a hacerse visible, y los meses de marzo y abril cuando inició la estratificación y el florecimiento alcanzó un crecimiento exponencial y estacionario respectivamente.

En cambio, durante el periodo de estudio del emblanquecimiento (de agosto a octubre), las diferencias se presentaron entre el epilimnion de agosto (antes del emblanquecimiento), y el hipolimnion de septiembre (durante el emblanquecimiento) y la columna de agua de octubre (después del emblanquecimiento). Las diferencias estadísticas detectadas entre ambos periodos de estudio

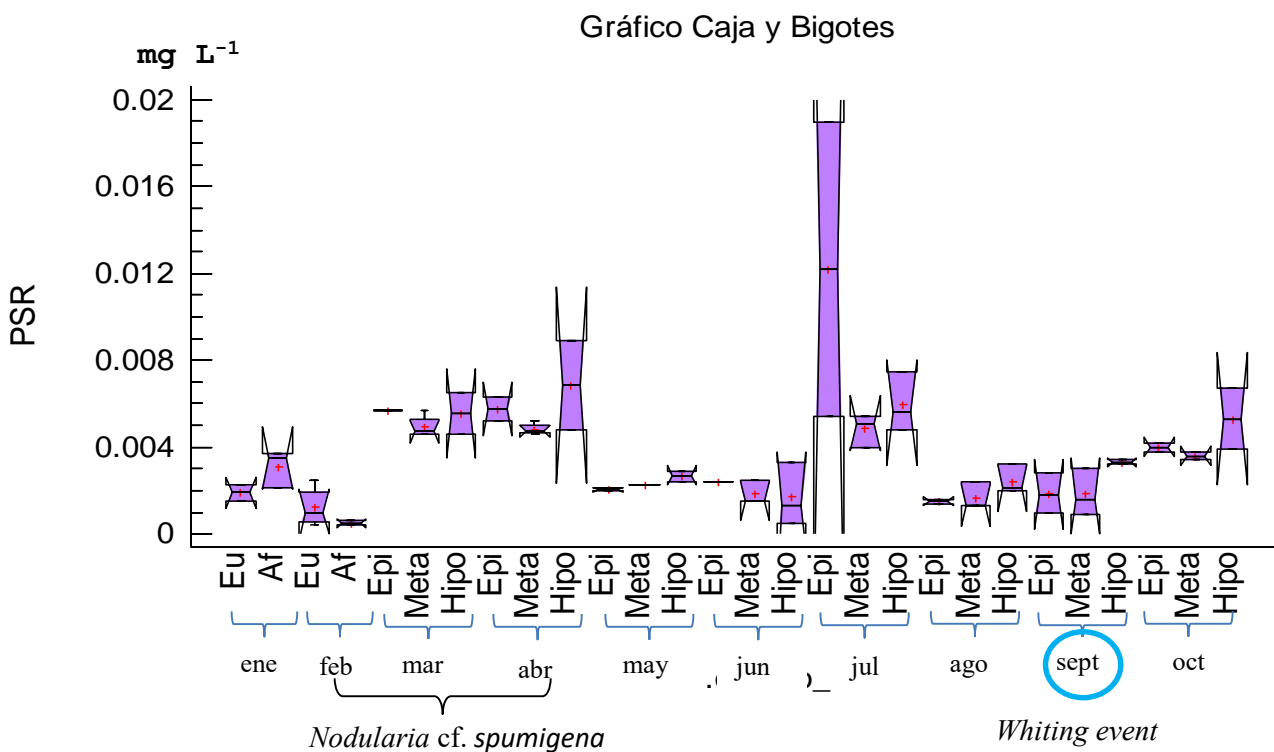


Figura 33. Diagrama de cajas múltiples con muesca de las concentraciones de fósforo soluble reactivo por estratos.

9.3.1.2 Nitrógeno inorgánico disuelto (NID)

Durante el periodo de estudio del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*, las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) que presentaron diferencias estadísticas ($H=55.4$, $p<0.05$) se registraron en el mes de febrero entre la zona eufótica y afótica, éste último estrato lo fue con en el metalimnion del mes de abril y durante este mes las diferencias se ubicaron entre el epilimnion y metalimnion. Las diferencias radican principalmente entre estratos superficiales.

Por otro lado, durante el periodo del emblanquecimiento del lago, las diferencias más evidentes se ubicaron entre el epilimnion e hipolimnion de agosto y toda la columna de agua del mes de septiembre y octubre, estas diferencias denotan una tendencia de que existieron altas concentraciones de NID en los estratos *sub-superficiales* y profundos del mes previo al emblanquecimiento y una disminución de este nutrimento durante y posterior al evento.

Entre ambos periodos de estudio, en forma general, las diferencias se detectaron entre el hipolimnion del mes de agosto y el epilimnion (eufótico y afótico) de febrero, así como con el epilimnion y metalimnion de marzo y abril. Cabe destacar que estas diferencias se caracterizan por ser entre un estrato de mayor profundidad y estratos superficiales respectivamente (Efig. 34).

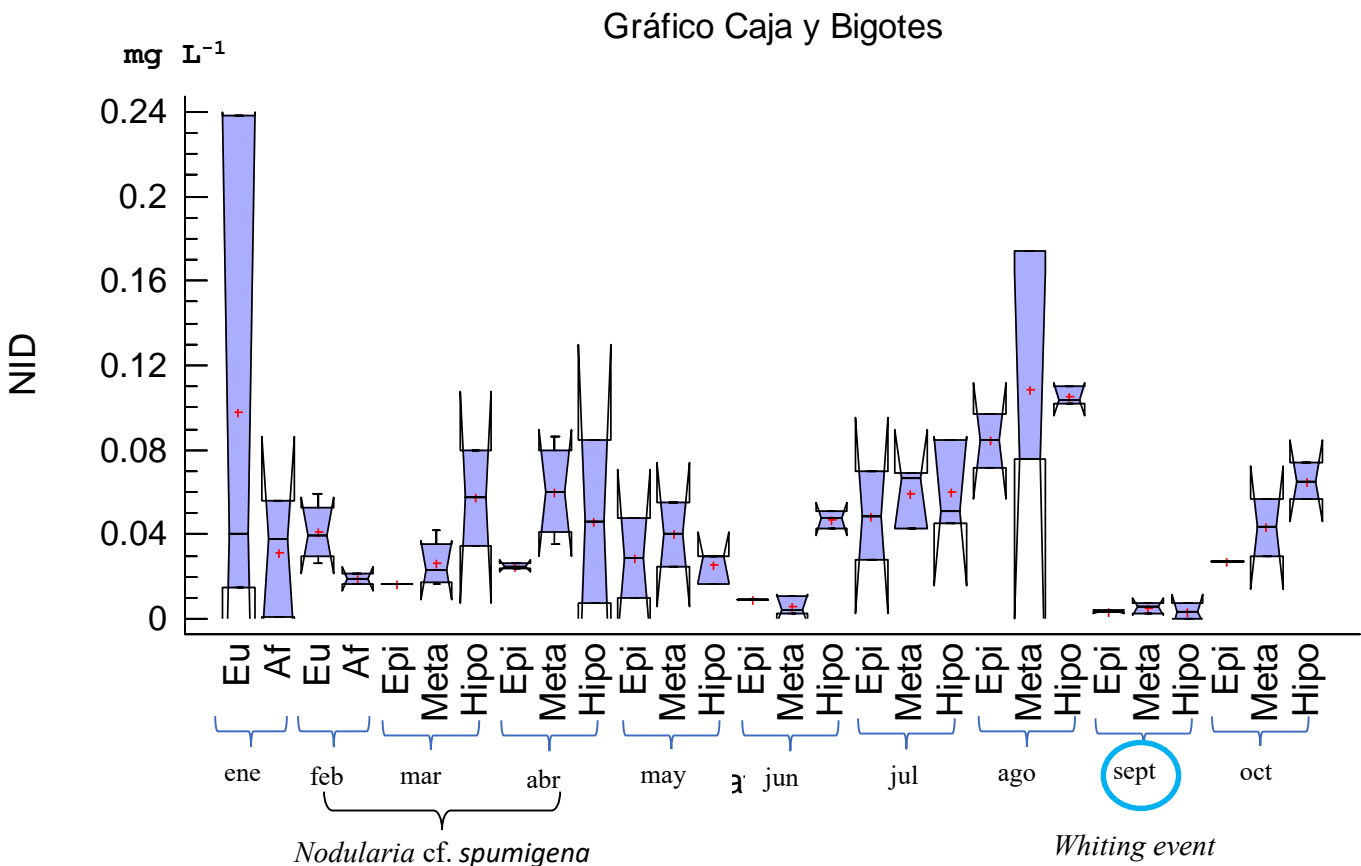


Figura 34. Diagrama de cajas múltiples con muesca de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto por estratos.

9.3.1.3 Silicatos

La concentración de silicatos a lo largo de la columna para cada mes muestreado durante el 2014 no presentó en general diferencias significativas de acuerdo con el análisis de cajas múltiples ($p>0.05$); sin embargo, sí se presentaron diferencias estadísticamente significativas ($H= 61.1$, $p<0.05$) entre meses.

Para el periodo de estudio del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*, las diferencias de la concentración de silicatos se presentaron entre la columna de agua del mes de marzo y la del mes de abril, los cuales correspondieron respectivamente al crecimiento exponencial y estacionario de dicha cianobacteria.

Durante el periodo de estudio del emblanquecimiento del lago, se hacen notables altas concentraciones de este nutriente en el mes de octubre cuando el lago se encontró en estratificación tardía, esto contrastó con una disminución de silicatos de toda la columna de agua del mes de agosto y septiembre, cuando el sistema se encontró en estratificación bien establecida.

En un panorama general, las diferencias en las concentraciones de silicatos identificadas entre ambos periodos de estudio se ubicaron entre toda la columna de agua del mes de septiembre y los 3 meses de estudio del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* (Fig. 35). Además, la concentración de silicatos tiende a ser mayor al inicio del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* (febrero) que

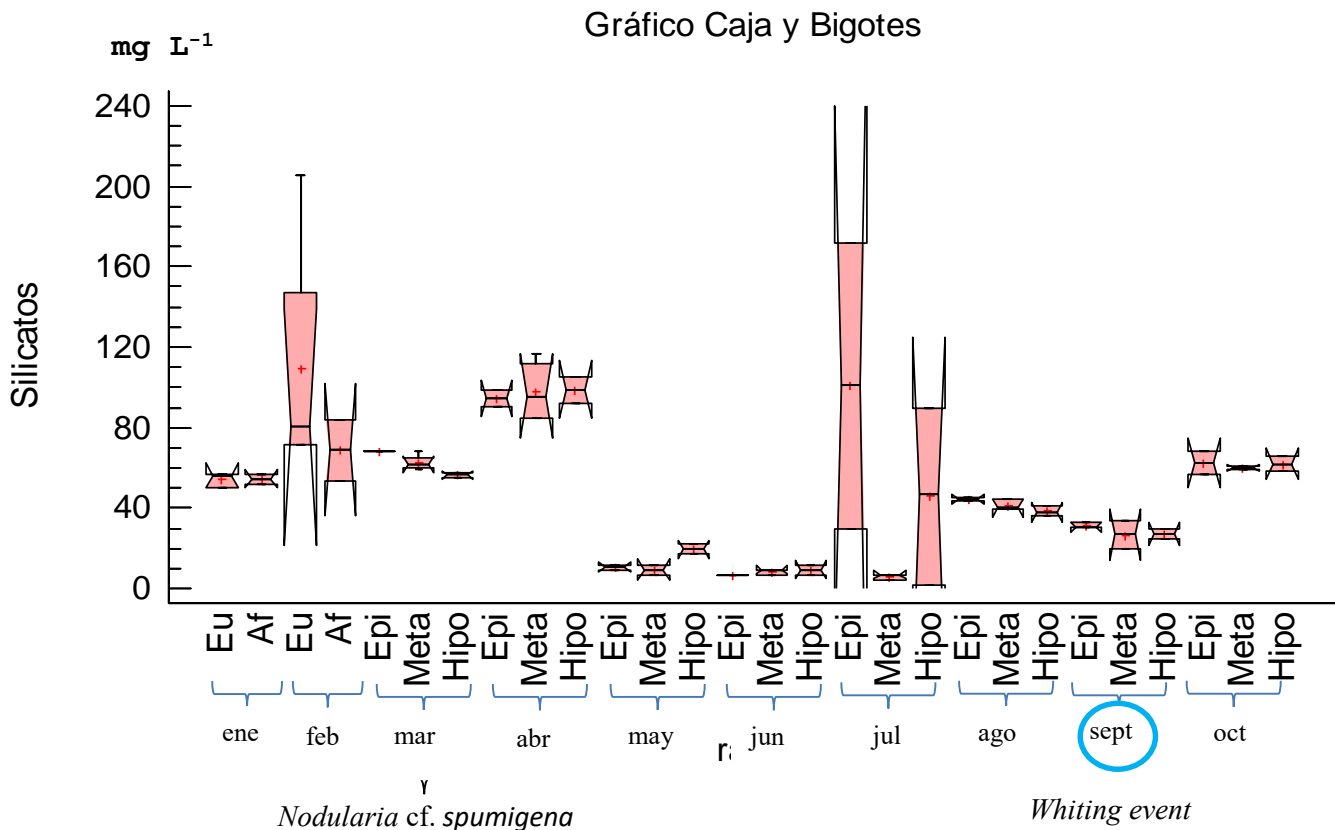


Figura 35. Diagrama de cajas múltiples con muesca de las concentraciones de silicatos por estratos.

9.3.2 *Nodularia cf. spumigena*

9.3.2.1 Abundancia y biomasa

Al aplicar el análisis de varianza del logaritmo de las concentraciones de biomasa de *N. cf. spumigena* por estrato con un 95% de confianza se encontraron diferencias significativas [$F_{(4,10)} = 4.86, p < 0.05$], se aplicó la prueba de rangos múltiples de Tukey y se comprobó que dichas diferencias se encontraron entre las biomasa de la Z_{EU} del mes de febrero (fase *lag*) y el epilimnion del mes de marzo (fase exponencial), éste último también presentó diferencias con el metalimnion del mismo mes, y con los estratos del mes de abril (fase estacionaria). Estas diferencias concordaron con las encontradas por el diagrama de cajas múltiples con muesca (Fig. 36).

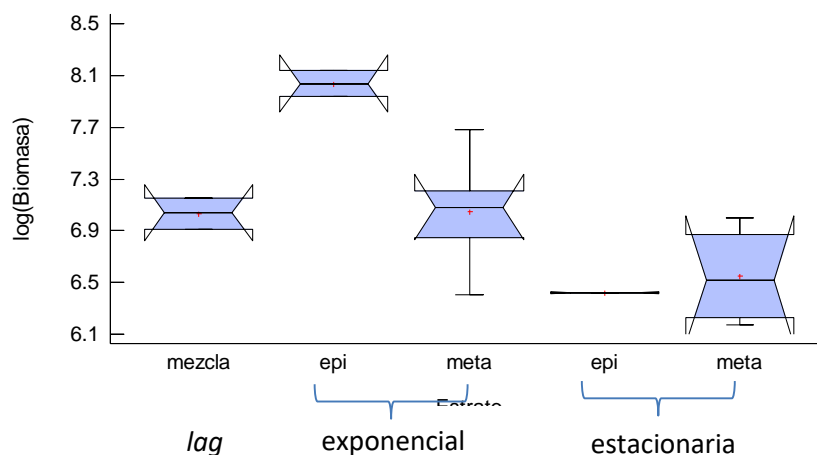


Figura 36. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la biomasa de *Nodularia cf. spumigena* en la fase *lag*, exponencial y estacionaria en el lago Atexcac.

9.3.2.2 Correlaciones entre *Nodularia cf. spumigena* y parámetros limnológicos

La abundancia de *Nodularia cf. spumigena* se correlacionó con aquellos factores abióticos que detonan florecimientos de cianobacterias. Así, lo fue positivamente con la temperatura y negativamente con la profundidad (Tabla 4), éste último asociado con el alcance de la radiación lumínica y el consecuente proceso fotosintético.

Las correlaciones entre parámetros limnológicos fueron positivas y se registraron entre la temperatura, pH y oxígeno al estar ligados al proceso de fotosíntesis (Tabla 5), con el aumento de la temperatura se propició el florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*, al ser sustraído el CO_2 aumentó el pH y en la misma medida el oxígeno como uno de los productos de dicho proceso.

Se sabe que la alcalinidad es, entre otros iones, la suma de formas carbonatadas, entonces la correlación negativa existente entre bicarbonatos (HCO_3^-) y carbonatos (CO_3^{2-}) (Tabla 5), explica que se observen patrones interesantes en la alcalinidad en el lago Atexcac durante eventos fitoplanctónicos importantes con el predominio de unos iones sobre otros. Tal fue el caso durante el florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* con mayor concentración de HCO_3^- sobre CO_3^{2-} (Fig. 13).

La correlación negativa que existió entre la profundidad, temperatura y oxígeno, es por el comportamiento clinógrado que caracteriza a los cuerpos acuáticos del tipo monomíctico cálidos como el lago Atexcac (Tabla 5).

Tabla 4. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman significativos ($p < 0.05$) entre parámetros biológicos y limnológicos durante el florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*. NS (no significativo, $p > 0.05$).

	profundidad	temperatura	dureza total
abundancia	-0.52	0.57	NS
biomasa	-0.54	NS	0.61

Tabla 5. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman significativos ($p < 0.05$) entre parámetros limnológicos durante el florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*. NS (no significativo, $p > 0.05$).

	profundidad	temperatura	HCO_3^-	salinidad
temperatura	-0.81	NS	NS	NS
pH	NS	0.63	NS	NS
oxígeno	-0.79	0.66	NS	0.53
CO_3^{2-}	NS	NS	-0.90	NS
HCO_3^-	NS	NS	NS	NS
conduct.	-0.56	NS	NS	NS

9.3.3 Fitoplancton

9.3.3.1 Abundancia y biomasa

Las especies fitoplanctónicas más representativas en cuanto a abundancia durante el estudio del emblanquecimiento del lago fueron *Merismopedia trolleri* (antes y durante) y *Planktolyngbya tallingii* (posterior). A pesar de esto, en términos de biomasa, ninguna otra especie aportó de manera importante a la biomasa total como lo representó *Merismopedia trolleri*, aún en el mes de octubre, ya que todas las biomásas se encontraron por debajo de los $65 \mu\text{g Corg. L}^{-1}$.

Con un 95% de confianza, las biomásas de *Merismopedia trolleri* presentaron diferencias estadísticamente significativas [$F_{(5,5)} = 8.38, p < 0.05$]. Con la prueba de rangos múltiples de Tukey las diferencias se identificaron principalmente entre las biomásas del emblanquecimiento (septiembre) y posterior a éste (octubre). Entre el metalimnion del mes previo al evento y ambos estratos del evento mismo, así como entre el epilimnion del previo y los del posterior. Con el análisis exploratorio de diagramas de cajas con muesca se apreció el mismo comportamiento obtenido con la prueba de Tukey (Fig. 37).

Al comparar las biomásas de *Merismopedia trolleri* y *Planktolyngbya tallingii* al ser ésta última la que registró mayores concentraciones en octubre, se aplicó la prueba T-student, con la cual se probó que no presentaron diferencias significativas ($t = 0.4683, p > 0.05$).

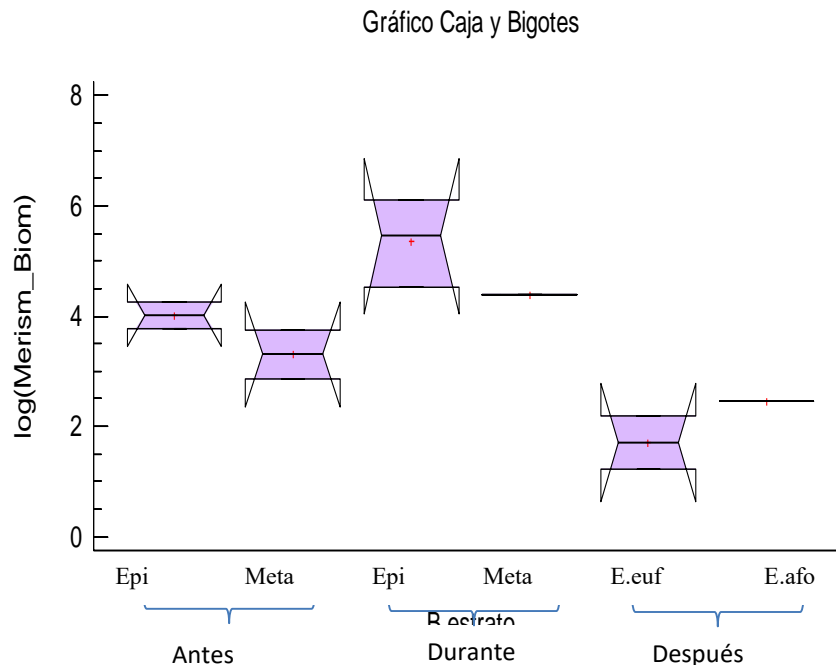


Figura 37. Diagrama de cajas múltiples con muesca por mes y estrato de la biomasa de *Merismopedia trolleri*, antes, durante y después del evento de emblanquecimiento.

9.3.3.2 Correlaciones entre especies y parámetros limnológicos

La cianobacteria *M. trolleri* se correlacionó negativamente con parámetros limnológicos como la salinidad, nutrientes como nitritos y silicatos, y con otros organismos planctónicos como *Oocystis* sp., y ésta clorofita a su vez mostró una relación negativa con el pH.

Por otra parte *M. trolleri* presentó correlaciones positivas con el oxígeno, la temperatura y con la clorofita *Kirchneriella* sp., ésta última también con la temperatura. *Planktolyngbya tallingii*, *Chroococcus* sp., *Cyclotella* sp., no presentaron correlación con ninguna variable limnológica. Sin embargo, las abundancias de *Chroococcus* y *Cyclotella* se relacionaron negativamente (Tabla 6).

Tabla 6. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman significativos ($p < 0.05$) entre las abundancias de las especies fitoplanctónicas y **parámetros limnológicos**, así como entre **especies**. NS (no significativo $p > 0.05$).

	prof.	temp.	oxígeno	pH	salinidad	nitritos	silicatos	<i>Merismopedia trolleri</i>	<i>Oocystis</i> sp	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>
<i>M. trolleri</i>	NS	0.71	0.85	NS	-0.77	-0.72	-0.91	NS	-0.64	NS
<i>Chroococcus</i> sp	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-0.80
<i>Kirchneriella</i> sp	-0.70	0.63	NS	NS	-0.65	-0.69	NS	0.67	-0.72	NS
<i>Oocystis</i> sp	NS	NS	NS	-0.62	0.73	NS	NS	-0.64	NS	NS

9.3.4 Picoplancton autotrófico (PPA)

9.3.4.1 Abundancia y biomasa

Con un análisis de varianza se probó, con un 95% de confianza, la existencia de diferencias estadísticamente significativas en las medias de la abundancia y biomasa del PPA entre los estratos muestreados. Con la prueba de Tukey se ubicaron estas diferencias (Tabla 7 y 8).

Las densidades de PPA a lo largo de la columna de agua de un mes previo al evento de emblanquecimiento (agosto) presentaron diferencias [$F_{(8,14)} = 11.07, p < 0.05$] con las del epilimnion y metalimnion de cuando se manifestó el emblanquecimiento (septiembre), así como con el hipolimnion de un mes posterior (octubre). Sin embargo, la columna de agua durante este último fue diferente únicamente con el metalimnion de agosto.

La abundancia del PPA a lo largo de la columna de agua durante el emblanquecimiento, presentó diferencias entre el metalimnion y la capa profunda del sistema, debido a la máxima concentración de células por mL registradas en el metalimnion (Tabla 7).

Para el contenido de carbono del PPA, se probó que no hay diferencias estadísticamente significativas [$F_{(8,14)} = 2.6, p > 0.05$] en las medias de los estratos ni a lo largo del periodo de estudio.

Las biomاسas a lo largo de la columna de agua del mes de agosto presentaron diferencias [$F_{(8,14)} = 8.03, p < 0.05$] con las del metalimnion de septiembre (dada la alta abundancia de PPA durante el emblanquecimiento). Así como con las registradas a lo largo de la columna de agua entre las de este último y las de octubre. Por otro lado, la biomasa del hipolimnion de octubre fue diferente respecto a toda la columna de agua de agosto, este patrón es similar al comportamiento observado con la abundancia. En cambio, durante el evento de emblanquecimiento, las biomاسas del epilimnion y metalimnion fueron disímiles, lo cual difiere a lo encontrado con las abundancias en dicho mes (metalimnion e hipolimnion) (Tabla 8).

Tabla 7. Prueba de Tukey que identifica diferencias significativas ($p < 0.05$) marcadas con un * de la abundancia de PPA entre estratos: antes, durante y después del emblanquecimiento.

		antes			durante			después		
		Epi	Meta	Hipo	Epi	Meta	Hipo	Epi	Meta	Hipo
antes	Epi				*	*				*
	Meta				*	*		*	*	*
	Hipo				*	*				*
durante	Epi							*	*	*
	Meta						*	*	*	*
	Hipo							*	*	*
después	Epi									
	Meta									
	Hipo									

Tabla 8. Prueba de Tukey que identifica diferencias significativas ($p < 0.05$) marcadas con un * de la biomasa de PPA entre estratos: antes, durante y después del emblanquecimiento.

		antes			durante			después		
		Epi	Meta	Hipo	Epi	Meta	Hipo	Epi	Meta	Hipo
antes	Epi					*				*
	Meta					*		*		*
	Hipo					*				*
durante	Epi					*		*	*	*
	Meta							*	*	*
	Hipo							*	*	*
después	Epi								*	*
	Meta									*
	Hipo									

9.3.4.2 Correlaciones entre PPA y parámetros limnológicos

Las abundancias y biomásas del picoplancton autotrófico (PPA) presentaron únicamente correlaciones negativas con la dureza total (DT) y la mayoría de los nutrientes, excepto el fósforo total (FT). Mientras que el contenido de carbono únicamente presentó correlaciones positivas con la profundidad y el fósforo soluble reactivo (FSR) (Tabla 9).

Tabla 9. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman significativas ($p < 0.05$) de la abundancia, contenido de $C_{org.}$, biomasa, volumen celular y biovolumen del PPA contra los parámetros limnológicos. NS (no significativa, $p > 0.05$).

	prof.	oxígeno	DT	nitratos	nitritos	amonio	FT	FSR	silicatos
abundancia	NS	NS	-0.83	-0.52	-0.55	-0.53	NS	-0.64	-0.82
cont. carbono	0.53	-0.47	NS	NS	NS	NS	NS	0.44	NS
biomasa	NS	NS	-0.83	-0.56	-0.51	-0.45	NS	-0.57	-0.77
volumen celular	NS	-0.42	NS	NS	NS	NS	0.61	NS	NS
biovolumen			-0.74		-0.45			-0.45	-0.69

10 DISCUSIÓN

10.1 Dinámica de parámetros limnológicos

10.1.1 Temperatura

La temperatura es probablemente el factor más importante en los ecosistemas acuáticos que tiene cierta influencia sobre los fenómenos limnológicos, así como en la estabilidad de las masas de agua y el metabolismo biótico (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998). Esta variable limnológica ha sido tomada en cuenta para considerar ensamblajes de especies de fitoplancton en relación con el cambio estacional, presentando agrupaciones típicas de acuerdo con el estado trófico del sistema (Reynolds, 2006). Así, en particular las picocianobacterias son comunes en ambientes oligotróficos (Callieri y Stockner, 2000) como sucede en el lago Atexcac, aunque éste sea oligomesotrófico (Cárcamo, 2017).

En el 2014, el lago presentó un comportamiento hidrodinámico típico de los sistemas monomícticos cálidos (Lewis, 1996), en los cuales, sus temperaturas no disminuyen de 4 °C, con un periodo de circulación en invierno y un periodo de estratificación (Wetzel, 2001) con 3 etapas bien definidas el resto del año: temprana, bien establecida y tardía.

- **Periodo de mezcla**

La variabilidad temporal de la temperatura del agua del año 2014 fue mayor comparada con la registradas en estudios de años anteriores. Este incremento es notable durante el periodo de mezcla ya que en el 2010 Arellano & González (2011) registraron una máxima temperatura de 16°C, mientras que en el 2013 fue 16.9°C (Lagunas & Martínez, 2015) y en el presente estudio, fue de 17.1°C, lo que correspondió con el récord del año más cálido en el planeta registrado desde 1880, esta tendencia de incremento ha seguido hasta la actualidad (NASA, 2015).

- **Estratificación térmica**

La estabilidad de estratificación en los lagos tropicales, comparado con los templados, es mucho más sensible a cambios en el viento y a la inversión en el flujo calórico, es decir, al enfriamiento del lago al proporcionar calor a la atmósfera (Lewis, 1996). En la estratificación temprana se registró una máxima temperatura de 21.4 °C acoplado con el crecimiento exponencial de *N. cf. spumigena*; mientras que en la estratificación bien establecida fue 20.1 °C y correspondió a un mes previo (agosto) al evento de emblanquecimiento (Fig. 10). De forma análoga el reporte de altas temperaturas en el año 2010 (Arellano & González, 2011) y 2012 (Lagunas & Martínez, 2015) concordaron con las etapas hidrodinámicas respectivas, esto refleja una variabilidad interanual con cierto nivel de coincidencia periódica.

A la par de la máxima temperatura registrada un mes previo al emblanquecimiento, se presentó una alta compatibilidad entre la profundidad de la capa de mezcla y la zona eufótica en la columna de agua de dicho mes (Fig. 10). Esta coincidencia resulta relevante ya que permite desencadenar procesos biológicos como una mayor intensidad en la actividad fotosintética y con ello un consecuente incremento de pH, favoreciendo la formación y precipitación de CaCO₃ como se discute en el apartado 10.2.3.

10.1.2 Oxígeno disuelto

El oxígeno es altamente soluble en el agua, aunque depende de la modificación de la presión, la salinidad y la temperatura; y se caracteriza por presentarse en mayores concentraciones a 0°C y disminuir éstas al aumentar la temperatura (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998). La relación inversa entre la concentración de oxígeno y la temperatura no se verificó durante la estratificación bien establecida y tardía, ya que, las mínimas concentraciones que se presentaron fueron de 0.21 y 0.28 mg O₂ L⁻¹, las cuales correspondieron con las temperaturas hipolimnéticas más bajas de 16.1 y 18 °C (Fig. 10). Aunque éstas concentraciones de oxígeno fueron las mínimas, no se consideran anóxicas, contrario a lo citado por Lagunas & Martínez (2015), quienes detectaron anoxia en dicho estrato y periodo hidrodinámico en el año 2013. Los perfiles de oxígeno en esta etapa registraron un comportamiento acoplado con una curva clinógrada y con la termoclina, es decir, con las mayores concentraciones en el epilimnion y una disminución al fondo del sistema (Fig. 10).

Debido a que las altas concentraciones de O₂ disuelto en el epilimnion responden principalmente a los procesos de producción en la zona trofógena (Wetzel, 2001), a lo largo del periodo de mezcla y estratificación los máximos de oxígeno se localizaron dentro del epilimnion (Fig. 10), esto como resultado de los florecimientos fitoplanctónicos por microalgas (diatomeas) durante el periodo de mezcla, por la cianobacteria filamentosa *N. cf. spumigena* en la estratificación temprana y por *Merismopedia trolleri* y PPA en la estratificación bien establecida.

En contraparte al epilimnion, el hipolimnion es una zona trofólita en la cual dominan los procesos de respiración sobre los de producción (Wetzel, 2001). Las bajas concentraciones de oxígeno disuelto en el hipolimnion durante la estratificación se deben a los procesos de oxidación posteriores a los florecimientos invernales por diatomeas y primaverales por *N. cf. spumigena*, al morir estos organismos y no ser consumidos por el zooplancton (superando la abundancias de los primeros sobre los segundos), favorece que todo el material detrítico, incluyendo al zooplancton el cual también muere, sea exportado a las capas inferiores del sistema, así la descomposición de la materia orgánica en las capas profundas del sistema tiene como consecuencia el consumo de oxígeno hipolimnético para su remineralización, por ello las concentraciones de oxígeno disuelto disminuyeron conforme se establece y refuerza la estratificación (Fig. 10).

10.1.3 Salinidad y Conductividad

La salinidad es la concentración total de todos los iones en el agua y se expresa por la dominancia de los cationes y aniones. El contenido y equilibrio de iones inorgánicos fluctúa dependiendo de la estructura litológica del lugar donde se asienta la cuenca del cuerpo de agua, así como del balance entre la evaporación y la precipitación (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998).

La salinidad y la conductividad son parámetros que se consideran conservativos, los cuales en la última década en el lago Atexcac han permanecido alrededor de 6.2 g L^{-1} y $10.9 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ respectivamente (Macek *et al.*, 2007), en particular durante el 2014 la salinidad fue $6.1 \pm 0.14 \text{ g L}^{-1}$ y conductividad $12.2 \pm 0.3 \text{ mS}\cdot\text{cm}^{-1}$. Dadas estas concentraciones de salinidad, de acuerdo con el criterio de Fast (citado en Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998) son consideradas como mesohalinas (de 3.0 a 16.5 ‰), mientras que dentro de la clasificación de Hammer (1986) son hiposalinas.

La escasez de precipitaciones pluviales, alta evapotranspiración y las características geológicas de la zona, determinan la presencia de lagos con un amplio rango de salinidad ($>1 \text{ g L}^{-1}$) (Hammer, 1986).

Los iones dominantes en el lago son Cl^- , CO_3^{2-} , HCO_3^- , Na^+ y Mg^{2+} (Armienta *et al.*, 2008; Macek *et al.*, 2007), lo cual se debe principalmente al intemperismo de rocas calcáreas que conforman la cubeta lacustre y una concentración por evaporación, propiciando así la precipitación de sales (Hammer, 1986), esta última característica se puede verificar con la manifestación del evento de emblanquecimiento por la nucleación y precipitación de sales de CO_3^{2-} .

El lago Atexcac se caracteriza por ser atalasoalino y por encontrarse en una cuenca endorreica, éstas particularidades describen en el primer caso a lagos que se distribuyen en zonas áridas, semiáridas y subhúmedas (Hammer, 1986) y en el segundo caso, lagos que poseen un alto contenido de sales (Mancilla, 2012), ya que se favorecen los procesos de salinización, dicho mecanismo se ha considerado en los últimos años sobre los lagos de la Cuenca Oriental (Martínez-Chávez, 2010).

La suma de estas condiciones implicaría un aumento de la salinidad con el tiempo. Sin embargo, el que ésta se mantenga $\approx 6 \text{ g L}^{-1}$ parece ser causado por la entrada de agua subterránea del manto freático y las condiciones meteorológicas (Carrasco-Núñez *et al.*, 2007).

Las variaciones de la salinidad a lo largo del periodo de estudio indicaron una dinámica de dilución-concentración la cual asocia el aumento de la salinidad en la primera mitad del año con la “épocas de secas”, la cual corresponde del mes de noviembre al mes de mayo (Macek *et al.*, 1994), y la disminución de la salinidad con la “época de lluvias”. A su vez, también se puede entender como el efecto que tiene la precipitación de calcita sobre la disminución dicho parámetro, lo cual coincidió el mes de septiembre durante el evento de emblanquecimiento (Fig.12).

El registro de 1 a 4 especies por filo fitoplanctónico en el lago Atexcac durante el periodo de estudio correspondiente al emblanquecimiento, es reflejo de que los lagos alcalino-sódicos exhiben una disminución de la riqueza específica (Hammer, 1986; Williams *et al.*, 1990), y una baja equitatividad al dominar con más especies el filo Cyanobacteria sobre otros grupos de microalgas. La interacción entre la composición química, los factores climáticos, geológicos y biológicos, regula y mantiene relaciones inter o intraespecíficas, lo que a su vez se manifiesta en el estado trófico del ecosistema acuático.

10.1.4 Durezas

Debido al origen volcánico y marino del lago Atexcac, la cubeta lacustre contiene además de rocas ígneas, también posee rocas sedimentarias como calizas (CaCO_3) y dolomitas [$\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$]. De esta manera existe una predominancia de iones Cl^- , CO_3^{2-} , HCO_3^- , Na^+ y Mg^{2+} (Armienta *et al.*, 2008; Macek *et al.*, 2007) derivados de depósitos calcáreos, por tanto las aguas de este sistema son consideradas duras.

El flujo de agua de lluvia con acidez producida por CO_2 , al percolarse a través del suelo y formaciones de rocas que contienen caliza o dolomita, no sólo las disuelven y forman sales bicarbonatadas de Ca^{2+} y Mg^{2+} , sino también el agua resultante produce una alta concentración de OH^- con un consecuente incremento en el pH, alcalinidad y dureza (Wurts & Durborow, 1992), observados marcadamente a partir del mes de agosto (Fig. 13).

Al considerar que a un $\text{pH} \geq 8.3$ (Fig. 13) se favorece la fácil precipitación del Ca^{2+} con los CO_3^{2-} (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998), éstas condiciones y procesos que concuerdan con: el evento de emblanquecimiento, la “época de lluvias” en la región y teóricamente niveles altos de CO_2 que se registran posterior al florecimiento y muerte del plancton (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998), en Atexcac atribuido principalmente por la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena* de febrero a junio.

En términos de dureza total (DT), aguas con concentraciones $>300 \text{ mg de CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$ son clasificadas como muy duras (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998), por tanto Atexcac con una DT alrededor de $3,000 \text{ mg CaCO}_3 \text{ L}^{-1}$ es comparable con la DT de Alchichica de $2,101 \text{ mg CaCO}_3$ (Alcocer *et al.*, 2000). Cuando los lagos, como los que se acaban de citar, se presentan bajo intensas condiciones de descalcificación en el epilimnion durante la estratificación ésta es relacionada con la precipitación de CaCO_3 en la zona pelágica y litoral (Danielidis *et al.*, 1996), así en ambos sistemas se manifiesta dicho proceso, con el evento de emblanquecimiento y la formación de estromatolitos respectivamente.

En las aguas de regiones áridas, la concentración de iones debida a la evaporación puede dar como resultado, la precipitación de los iones responsables de la alcalinidad, y la dureza total puede ser considerablemente más grande que la alcalinidad total (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998), patrón claramente observable a lo largo del periodo de estudio (Fig. 11).

La dureza de las aguas de lagos, principalmente aquellos caracterizados por una predominancia de bicarbonatos y pH regularmente alcalino (>8) representan escenarios favorables para el desarrollo de florecimientos de cianobacterias, así también pueden estimular procesos de eutrofización y caídas en el nivel de oxígeno (Payne, 1986 citado en Tavera & Castillo, 2000; Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998). Estas condiciones se observaron durante el periodo del máximo florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* de febrero a abril con la predominancia de bicarbonatos sobre carbonatos y pH de 8.7 a 8.9 (Fig. 13).

10.1.5 Alcalinidad y pH

El concepto de alcalinidad y de acidez es extremadamente importante en la caracterización del estado químico de aguas naturales (Lower, 1999). En el caso de la alcalinidad, también relacionada con la dureza temporal, las bases más comunes e importantes en las aguas epicontinentales son bicarbonatos (HCO_3^-), carbonatos (CO_3^{2-}) y OH^- (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998).

La alcalinidad es un parámetro conservativo, que no es afectado por la temperatura, presión y, la adición o remoción de CO_2 no tendrá efecto sobre ésta, pero sí sobre el pH. Los procesos que involucran la asimilación de cationes y aniones como amonio (NH_4^+) y nitrato (NO_3^-) afectan la alcalinidad como resultado de la captación o liberación de H^+ o OH^- . Cuando la fuente principal de nitrógeno es NH_4^+ , la alcalinidad decrece (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998; Lower, 1999), mientras que cuando se trata de NO_3^- la alcalinidad incrementa (Lower, 1999). La generación de CO_2 por la respiración, degradación de materia orgánica y nitrificación de amonio en estratos moderadamente oxigenados, generan HCO_3^- y CO_3^{2-} , consecuentemente se produce el aumento de la alcalinidad (Danielidis *et al.*, 1996; Lower, 1999). Como se observa durante el periodo del evento de emblanquecimiento, principalmente en el mes de agosto las altas concentraciones de NH_4^+ (Fig. 17) presentó un comportamiento inverso al de las concentraciones de la alcalinidad por HCO_3^- (Fig. 13). En cambio, con los NO_3^- , se muestra que, en el mes de marzo, durante el máximo desarrollo del crecimiento de *Nodularia cf. spumigena*, cuando se muestran altas las concentraciones de este anión, también es apreciable el incremento de la alcalinidad por HCO_3^- (Fig. 17 y 11).

A pesar de que también el pH se considera un parámetro conservativo, registró variabilidad espacial y temporal en el lago durante el año de estudio ya que los valores promedio fluctuaron de 8.7 a 9.2. Cambios importantes si se considera la escala logarítmica en la que esta reportado este parámetro. Los valores de pH durante los dos periodos de estudio muestran un patrón inverso, es decir, mientras que en el florecimiento de *N. cf. spumigena* incrementó gradualmente 0.1 unidades cada mes, en el periodo que comprendió el evento de emblanquecimiento disminuyó en las mismas unidades, esta tendencia se ve reflejada con las dominancias de HCO_3^- y CO_3^{2-} , respectivamente (Fig. 13). Se tiene conocimiento que la naturaleza alcalina del lago Atexcac es debida a la predominancia de CO_3^{2-} sobre HCO_3^- (Macek *et al.*, 2007); sin embargo, esto únicamente coincide durante el evento de emblanquecimiento, e incluso en trabajos previos como en el de Lagunas & Martínez (2015), lo que sugiere que existe una variabilidad interanual.

Los florecimientos de *N. cf. spumigena* en marzo, así como el de *Merismopedia trolleri* y PPA en septiembre, dadas las altas temperaturas detectadas en estos meses (21.4 y 19.5 °C respectivamente) implicaron un aumento en la tasa de fotosíntesis y en la precipitación CaCO_3 por su baja solubilidad a estas temperaturas (Wetzel, 2001). La intensa actividad fotosintética es considerada como un proceso de inducción biogénica para el proceso de descalcificación en lagos durante primavera y verano (Danielidis *et al.*, 1996). El incremento del pH es gradual principalmente en los meses en que se detectan los florecimientos por los diferentes grupos fitoplanctónicos, en enero por diatomeas (8.9), en marzo y abril por *N. cf. spumigena* (8.9), y agosto y septiembre por PPA y *M. trolleri* (9.1 - 9.2).

En forma general, los altos valores de pH y CO_3^{2-} que se registraron durante el periodo de estudio que correspondió al emblanquecimiento, puede estar asociado con la precipitación de CaCO_3 y la alta actividad fotosintética por el florecimiento de PPA y *M. trolleri*. Mientras que los HCO_3^- son favorecidos al encontrarse en mayor concentración cuando hay valores de pH más bajos (de 8.1 a 8.3), registrados durante el florecimiento de *N. cf. spumigena* (Fig. 13).

10.1.6 Nutrimientos

Los nutrientes inorgánicos de mayor importancia para la producción del fitoplancton son los compuestos de fósforo y nitrógeno, así como el sílice, para el grupo de las diatomeas (Ardiles, 2011). El protoplasma celular de las algas eucariotas y las cianoprocaritas, requiere de aproximadamente 20 elementos químicos para la formación de la nueva biomasa e interviniendo en el metabolismo, en grandes cantidades (H, C, O y N), y en cantidades relativamente pequeñas (P, S, K, Na, Ca, Mg y Cl) (Reynolds, 1984).

La fluctuación de nutrientes a lo largo del periodo de estudio responde a la dinámica térmica del lago y los cambios en la estructura de las especies del fitoplancton (Danielidis *et al.*, 1996), ej. la asimilación por parte del fitoplancton y bacterioplancton, y el proceso de nitrificación por bacterias quimioautotróficas al oxidar amonio (NH_4^+) hacia compuestos intermedios como nitritos (NO_2^-) y nitratos (NO_3^-) (Wetzel, 2001).

Las máximas concentraciones de fósforo soluble reactivo (FSR), amonio (NH_4^+), silicatos (SiO_2) y nitrógeno inorgánico disuelto (NID) se presentaron en el hipolimnion, conforme se reforzó la estratificación, los nutrientes se volvieron limitados en la capa de mezcla, resultando en un comportamiento característico de lagos con curvas de tipo clinógrado (Wetzel, 2001), aunque a diferencia de lo reportado por este autor para ambientes eutróficos, en Atexcac se presenta este comportamiento siendo un sistema oligo-mesotrófico.

10.1.6.1 Fósforo total (FT) y soluble reactivo (FSR)

El fósforo es un componente esencial en biomoléculas (ATP, fosfolípidos de membranas celulares y ácidos nucleicos). En el ambiente, se encuentra principalmente en reservas inertes de rocas fosfatadas como la apatita, por tanto, su ciclo es sedimentario y se considera imperfecto porque en una parte del ciclo, se vuelve inaccesible para los organismos. En los sedimentos acuáticos, queda depositado en grandes reservorios de fosfatos (PO_4^{3-}) lo cual hace lenta su recirculación. La relación entre el PO_4^{3-} que precipita y el que se recicla está determinada por la química del agua, un pH elevado y la presencia de cationes bivalentes (Ca^{2+} , Mg^{2+}) favorecen la precipitación, y por condiciones hidrológicas como la estratificación, pueden restringir el movimiento libre de PO_4^{3-} .

En aguas que contienen concentraciones elevadas de Mg^{2+} y en segundo término Ca^{2+} , así como un pH alto, como resulta Atexcac, el fósforo se precipita como sales fosfatadas de estos cationes (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998) entonces la disponibilidad de PO_4^{3-} está restringida por su tendencia a precipitar en presencia de metales bivalentes, volviéndose insoluble e inaccesible para las microalgas, justo como sucedió durante el emblanquecimiento del lago dados los altos valores de pH y las bajas concentraciones de Ca^{2+} al tender a precipitarse.

Los fosfatos se disuelven fácilmente en el agua de lluvia, de donde pueden ser absorbidos por los productores primarios. Son reciclados por los microorganismos y se encuentran disponibles para el metabolismo de algas (el zooplancton no toma el fosfato directamente, sino a través del fitoplancton que ingiere) únicamente en forma de fósforo soluble reactivo (FSR) (Wetzel, 2001), el cual es tomado rápidamente por células deficientes en este elemento hasta que su concentración en el agua llega a ser muy baja (Reynolds, 1984), por lo que resulta la forma más importante del ciclo de dicho elemento.

Un incremento en la alcalinidad corresponde a aumentos en la disponibilidad de fósforo y la implicación biológica entre ambos parámetros es la productividad (Arredondo, 1986 citado en Blancas *et al.*, 2011) y que en los ambientes acuáticos, las concentraciones de fosfatos muestran fluctuaciones estacionales que se asocian con afloramientos de cianobacterias y algas. En Atexcac el FSR se correlacionó positivamente con HCO_3^- ($r_s = 0.54$, $p < 0.05$) durante el emblanquecimiento el cual es atribuido al florecimiento de picocianobacterias. Se sabe que el incremento del pH es consecuencia del aumento de la alcalinidad y los CO_3^{2-} predominan (Fig. 13), además que cuando el pH se encuentra por arriba de 8.3 el fitoplancton puede utilizar pequeñas cantidades de CO_2 y absorber principalmente HCO_3^- como una fuente de carbono para el proceso de la fotosíntesis (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998); por tanto, dependería esencialmente del FSR al ser un nutriente indispensable para el crecimiento y desarrollo algal.

Las cianobacterias como *N. cf. spumigena* al poder fijar N_2 no dependen de este nutriente; sin embargo, Wurtsbaugh *et al.* (1991) demostraron experimentalmente en el lago tropical Titicaca que un enriquecimiento en fósforo (o en hierro) puede aumentar las poblaciones de cianobacterias fijadoras de nitrógeno, estimular la fotosíntesis y aumentar así la productividad total, de esta manera se considera al fósforo como un nutriente limitante para el crecimiento de estos organismos.

Dadas las altas concentraciones de FSR en marzo y abril (Fig. 15) existieron mayores abundancias de *N. cf. spumigena* en el crecimiento exponencial y en la fase *lag*, y se esperó que de alguna manera se correlacionaran; no obstante, al comparar el FSR con la abundancia y biomasa de *Nodularia* no se encontró correlación estadística significativa alguna ($r_s = 0.16$ y 0.05 respectivamente, $p > 0.05$), a pesar de que el promedio de este nutriente disminuyó aproximadamente a la mitad posterior a la fase estacionaria.

Por otra parte, al comparar el FSR con el PPA se encontró que las bajas concentraciones de FSR (Fig. 15) coinciden con las máximas abundancias y biomasa de PPA en el metalimnion (Fig. 31), esta relación inversa se da por una rápida asimilación por parte del PPA, ya que la biomasa fitoplanctónica tiene una relación directa con el fósforo (Alvarez *et al.*, 2005) lo cual se verificó con la correlación negativa por rangos de Spearman (Tabla 9). Además, al considerar el aumento de pH (Fig. 13), la concentración de dureza de Ca (Fig. 11) y temperatura (Fig. 10), probablemente se promovió su precipitación en forma de sales fosfatadas.

Por otro lado, una correlación positiva entre este nutriente y el contenido de carbono significa que al aumentar la disponibilidad de FSR incrementa el carbono orgánico para la síntesis del contenido celular. El incremento en las concentraciones de FT hacia el fondo del sistema fueron notables en el mes de abril y septiembre durante la fase estacionaria del florecimiento de *Nodularia*, y el evento de emblanquecimiento respectivamente (Fig. 14), así como un descenso en las concentraciones de oxígeno, debido a su ciclo sedimentario.

10.1.6.2 Nitrógeno

Aunque es el elemento más abundante en la atmósfera terrestre, se encuentra disponible para los organismos en menos del 2%, y al no poder ser utilizado en forma molecular por la mayoría de los seres vivos, su importancia radica en ser un ciclo biogeoquímico de naturaleza microbiana, convirtiéndose en un nutrimento que está exclusivamente asociado a la habilidad de procariontas para fijarlo (Atlas & Bartha, 2002). Mientras que la oxidación y la reducción de los compuestos de nitrógeno están asociados con la asimilación fotosintética y con su utilización por las microalgas (Reynolds, 2006).

En el lago Atexcac la fijación de N_2 está dado por *N. cf. spumigena*, su importancia radica cuando se produce un agotamiento severo de los compuestos inorgánicos de nitrógeno (NID) en la zona trofógena (Wetzel, 2001), tal como sucedió en el mes de marzo y abril (Fig. 16) como consecuencia del posible florecimiento de diatomeas que es reportado regularmente al final del periodo de mezcla (Macek *et al.*, 2007), por ello fue tan evidente visualizar densas natas de color verdoso de esta cianobacteria filamentosa en el espejo de agua durante dichos meses (Fig. 8), así como la máxima densidad celular por área y volumen en el mes de marzo (Fig. 20 y 21).

Debido a que la fijación de nitrógeno molecular, llevado a cabo por *N. cf. spumigena*, es inhibido en presencia de nitrógeno combinado accesible en forma de NO_3^- o NH_4^+ (Wetzel, 2001), se esperó una posible relación inversa entre la abundancia de *N. cf. spumigena* y la concentración de dichos iones; empero, con la prueba de correlación por rangos de Spearman, no se determinaron relaciones estadísticamente significativas ($p > 0.05$), ya que el efecto directo está dado sobre la tasa de fijación de N_2 que sucede dentro de los heterocistos o bien, los cuales se sabe, responden principalmente a la deficiencia de formas asimilables de nitrógeno y pueden variar en cantidad por mm de filamento como reporta Macek *et al.* (2007), estas células especializadas pueden presentar un incremento de 8 heterocistos mm^{-1} de filamento de cianobacteria durante el periodo de mezcla hasta 24 heterocistos mm^{-1} durante el florecimiento máximo. Lo cual permite afirmar que el crecimiento explosivo de *N. cf. spumigena* y la fijación de N_2 por parte de ésta, no se da por falta de inhibición de NO_3^- al encontrarse en bajas concentraciones (Fig. 17), sino más bien para compensar dichas concentraciones.

Durante la nitrificación, el amonio (NH_4^+) y amoniaco (NH_3) son oxidados a nitritos (NO_2^-) y éstos a nitratos (NO_3^-), proceso mayoritariamente limitado a bacterias autótrofas (quimiolitótrofas), aunque cada proceso lo llevan a cabo poblaciones de bacterias distintas, ambos casos están muy relacionados (Atlas & Bartha, 2002). De esta manera los nitritos resultaron ser la forma menos abundante del nitrógeno durante el periodo de estudio (17), al ser una fase de transición en el proceso de oxidación del nitrógeno, ya que se oxida rápidamente y prácticamente no se acumula (Wetzel, 2001; Atlas & Bartha, 2002).

Por otro lado los nitratos se pueden incorporar a la materia orgánica por gran variedad de organismos mediante un proceso conocido como reducción asimilatoria de nitrato, donde se forma amonio que se puede integrar a los aminoácidos (Atlas & Bartha, 2002). La concentración de dichos iones tuvo un comportamiento acoplado a la dinámica monomictica cálida del lago Atexcac, registrando los mayores valores a finales del periodo de mezcla, decayendo conforme se establecía y reforzaba la estratificación con concentraciones casi no detectables al final de la misma (Fig. 17), se presentaron concentraciones medianamente altas en el mes de enero ($0.01 \pm$ error estándar 0.001 mg L^{-1}) y febrero ($0.01 \pm$ error estándar 0.003 mg L^{-1}), debido a la fase de mezcla de la columna de agua del lago lo que representó un panorama favorable para que se desarrollara un máximo crecimiento de la

población de diatomeas, lo que con el tiempo ocasionó el abatimiento en las concentraciones de nitratos. Para el mes de marzo, se detectó un incremento notable de amonio, que como ya se mencionó fue consecuencia del papel jugado por la cianobacteria fijadora de nitrógeno, *N. cf. spumigena*, al incorporar nuevamente nitrógeno al sistema, y con el proceso de nitrificación permitió a las comunidades fitoplanctónicas presentes abastecerse de nitratos en el resto de la estratificación.

Los sistemas enzimáticos asimiladores de nitratos que se han estudiado en bacterias, algas y hongos, se inactivan en presencia de amoníaco o de metabolitos orgánicos nitrogenados reducidos. La reducción asimilatoria de nitratos no causa la acumulación de cantidades elevadas de amonio extracelulares, ya que éste se incorpora de una manera relativamente rápida a la materia orgánica y un exceso de este ion causaría un efecto de retroalimentación negativa que interrumpiría la reducción del nitrato (Atlas & Bartha, 2002).

El amonio fue la forma nitrogenada más abundante registrada durante el año de estudio. Las concentraciones más altas se detectaron en el mes de agosto (previo al emblanquecimiento) (Fig. 17) y correspondieron a la reincorporación de nitrógeno en forma amoniacal al sistema tras la muerte de *N. cf. spumigena* durante el periodo de estratificación temprana y bien establecida. Esta forma reducida de nitrógeno se ubicó justo por debajo de la termoclina y en el fondo de la columna de agua, debido a que las formas reducidas de nitrógeno que no fueron consumidas o nitrificadas se acumularon en estos estratos, proceso favorecido por bajas concentraciones de oxígeno conforme se profundizaba la oxiclina en la columna de agua durante la estratificación bien establecida y tardía (Fig. 10). Esto permite que el amonio se encuentre disponible durante la circulación de la columna de agua para su oxidación y posteriormente su aprovechamiento por el fitoplancton.

10.1.6.3 Relación Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID) y Fósforo Soluble Reactivo (FSR)

Los nutrimentos como el fósforo, pero principalmente el nitrógeno en lagos tropicales (Wurtsbaugh *et al.*, 1991), tienen un papel importante en la fotosíntesis del fitoplancton (Ramos-Higuera *et al.*, 2008). El ciclo del nitrógeno constituye un proceso bioquímico muy importante en la sucesión de especies de fitoplancton durante las diferentes etapas hidrodinámicas del lago Atexcac, con el que se conllevan procesos de fijación, asimilación y desnitrificación. La principal entrada de nitrógeno al lago Atexcac se debe principalmente al florecimiento de la cianobacteria *N. cf. spumigena*, por su habilidad de fijar nitrógeno molecular, este incremento en la población es regulado especialmente por la relación NID/FSR en el lago, principalmente porque éste al ser tropical, alcalino y sódico, el primero es escaso y el segundo es abundante (Vincent *et al.*, 1984; Wurtsbaugh *et al.*, 1991).

Los nutrimentos importantes para el metabolismo del fitoplancton corresponden con las formas asimilables de nitrógeno y fósforo que, en los ecosistemas acuáticos, estos se agrupan dentro del NID y el FSR. Las proporciones entre estas formas pueden indicar el elemento limitante para el óptimo crecimiento de las microalgas. Así, se tiene que si el cociente $NID/FSR < 10$, el nutrimento limitante será el nitrógeno, mientras que $NID/FSR:15-45$ el nutrimento limitante será el fósforo (Danielidis *et al.*, 1996).

Al seguir este criterio, la limitación por nitrógeno se identificó en el mes de marzo y abril durante la fase exponencial y estacionaria de *N. cf. spumigena* con un NID/FSR: 7.1 y 8.6 respectivamente, esto como posible consecuencia del florecimiento de diatomeas durante la mezcla el cual produjo una reducción del nitrógeno asimilable (Fig. 18). La limitación de este nutriente también se observó en el mes de julio y septiembre, los cuales representaron 2 meses previos al emblanquecimiento y el mes del emblanquecimiento mismo con un NID/FSR: 8.0 y 2.3 para cada caso (Fig. 18). El coeficiente de septiembre fue el más bajo del año 2014, esta evidencia es similar a la reportada en el lago profundo Pirámide, el cual posee una severa deficiencia de nitrógeno basado en bajos coeficientes de la relación N:P <2.5 (Hamilton-Galat & Galat, 1983 citado en Hammer, 1986).

Por otra parte, la limitación por fósforo se detectó en el mes de enero, febrero y agosto con NID/FSR: 18, 34 y 53 respectivamente, en el primer caso correspondió con el posible florecimiento de diatomeas, el segundo caso con la fase *lag* del crecimiento de *N. cf. spumigena*, mientras que el tercer caso representó un mes previo al evento de emblanquecimiento (Fig. 18).

Vollenweider (1983) propuso que, para los lagos tropicales, la relación de nitrógeno total (NT) y fósforo total (FT) para el fitoplancton es de 9:1. De esta forma, los lagos con cocientes superiores a 9 son considerados potencialmente limitados por fósforo. De acuerdo con este criterio, sólo el mes de agosto coincide con la deficiencia de fósforo.

La co-limitación de nutrientes puede ocurrir en sistemas oligotróficos (Hernández-Avilés *et al.*, 2001; Mills *et al.* 2004) donde más de un nutriente puede restringir la producción de biomasa (Mackey *et al.* 2009 citado en Callieri, 2010). El cociente NID/FSR: 11-14 se registró de forma más definida en los meses de mayo y octubre (época de secas), los cuales pertenecieron a 3 meses previos y uno posterior al emblanquecimiento respectivamente, así como en el mes de junio (época de lluvias) (Fig. 18). Ya que en regiones tropicales, el cambio de época secas a húmedas tiene mayores consecuencias ecológicas, esto podría suponer que debido a que en ambos meses no se presentaron eventos fitoplanctónicos importantes, posiblemente se deba a una co-limitación de nutrientes, este patrón coincide con la reportado anteriormente para el lago Atexcac (Hernández-Avilés *et al.*, 2001).

10.1.6.4 Silicatos

El silicio es el segundo elemento más abundante en la corteza continental y es constituyente común de las rocas ígneas, el cuarzo y la arena (28% del peso) (Tarbuck & Lutgens, 2005; Atlas & Bartha, 2002). El sílice presenta diferentes especies químicas en el agua, predominando el silicato soluble en condiciones alcalinas (Margalef, 1983), a partir de pH 9 la forma dominante será HSiO_3^- (Ardiles, 2011). Las aguas naturales contienen menos de 10 mg L^{-1} de silicatos aunque pueden llegar a contener hasta 80 mg L^{-1} , en tanto, las aguas volcánicas lo contienen en mayor abundancia (Mancilla, 2012). En Atexcac por su origen volcánico, se registró un máximo de 205 mg L^{-1} en el mes de febrero (Fig.19). Entre más alta fue la alcalinidad en el lago (Fig. 13), mayor fue la reserva del anión silicio, lo que se observó en los meses de febrero, marzo, abril y julio (Fig. 19). Más del 90% del sílice en los lagos proviene del reciclado de las valvas de diatomeas y de otros organismos, como crisofíceas y silicoflagelados (Wetzel, 2001), ya que la pared celular de estas microalgas difiere de otras en ser casi enteramente de composición inorgánica. Debido a esto, en el lago Atexcac durante el periodo de mezcla en el mes de febrero cuando se reincorporan nutrientes a la columna de agua, se presenta un florecimiento de diatomeas, lo que se asocia con una mayor disponibilidad de este elemento.

10.1.6.5 Estado trófico del lago Atexcac

Una de las formas de clasificar a los lagos de acuerdo con su estado trófico es la concentración de nutrimentos (Wetzel, 2001). De esta manera, la clasificación trófica del lago Atexcac durante el 2014 se estimó con base en la concentración de fósforo total superficial (<10 m) y el nitrógeno inorgánico disuelto epilimnético:

Con base en la concentración de fósforo total superficial ($FT = 0.0283 \text{ mg L}^{-1}$) el estado trófico correspondió a mesotrófico ($TSI > 30 - \leq 60$) (Carlson, 1977). Lo cual es distinto a lo reportado por Callieri *et al.* (2013), quienes catalogaron al lago como eutrófico ($FT = 0.081 \text{ mg L}^{-1}$). Sin embargo, se puede decir que con valores anuales promedio del $FT < 0.1 \text{ mg L}^{-1}$ el lago puede ser clasificado como meso-eutrófico (Wetzel, 2001), como fue reportado por Lagunas & Martínez (2015).

Respecto al nitrógeno inorgánico disuelto epilimnético ($NID = 0.035 \text{ mg L}^{-1}$) el lago se clasifica como ultraoligotrófico (<0.2 mg L^{-1} de NID) (Wetzel, 2001). En contraste durante el 2013, Lagunas & Martínez (2015) lo clasificaron como oligo-mesotrófico.

Debido a que en los lagos tropicales hay una limitación por nitrógeno (Vincent *et al.*, 1984), el estado trófico con base en este nutrimento tiende a la oligotrofia, mientras que si se toma en cuenta al fósforo el estado es mesotrófico. Este patrón es similar a la evaluación por la concentración de clorofila *a* y por la productividad primaria respectivamente, como se ha reportado por Cárcamo (2017) y Rojas (2017).

Dado este contexto y el desarrollo de florecimientos de cianobacterias como *N. cf. spumigena*, *Merismopedia trolleri* y PPA en el lago Atexcac durante el año de estudio, se infiere que se está presentando una transición en el nivel trófico, cambiando de un estado oligotrófico a uno mesotrófico, de acuerdo con la clasificación más reciente de Cárcamo (2017) y como ha sugerido Rojas (2017).

10.2 Dinámica de parámetros biológicos

10.2.1 Fitoplancton

Las microalgas son sensibles a las fluctuaciones internas del cuerpo de agua y a las condiciones ambientales que prevalecen, viéndose afectada su abundancia, composición y distribución, incrementando o disminuyendo de acuerdo con cambios estacionales (Margalef, 1983). Las especies sustituyen a otras principalmente por la disponibilidad, limitación y tasas promedio de reciclado de nutrimentos (Reynolds, 2006), así como de factores ambientales como la disponibilidad de luz, la estratificación y turbulencia (Welch, 1980 citado en Ardiles, 2011). Por ello los nutrimentos al tener una estrecha relación con la estructura térmica del lago, el fitoplancton responde tanto a las condiciones físicas como químicas del medio (González *et al.*, 2004).

El fitoplancton en lagos tropicales está representado por los grupos más comunes de cianofitas, clorofitas, bacilariofitas, pirrofitas y crisofitas, aunque pueden cambiar el balance de su composición (Tavera & Castillo, 2000); para el periodo de estudio en el lago Atexcac se registraron únicamente los primeros tres grupos.

Las cianobacterias fue el grupo fitoplanctónico con mayor relevancia por su abundancia en el año de estudio. Se conocen por su desarrollo especialmente cuando las condiciones ambientales se desvían notablemente de las habituales (Margalef, 1983). Así por ejemplo en el lago Atexcac:

- 1) En circunstancias de desbalance en la relación N/P cuando el primero es limitante; con el florecimiento de *N. cf. spumigena* capaz de fijar nitrógeno molecular.
- 2) Con cambios de alcalinidad; al aumentar de manera importante los bicarbonatos con el florecimiento *N. cf. spumigena* y de carbonatos con el florecimiento de PPA y *M. trolleri*.
- 3) Cuando existen grandes cantidades de materia orgánica en descomposición; posterior al florecimiento invernal de diatomeas y primaveral de *N. cf. spumigena*.
- 4) Así como altos ingresos alóctonos de fósforo durante la época de precipitación pluvial y de nitrógeno autóctono por fijación de nitrógeno por *N. cf. spumigena*; la concentración de estos dos nutrimentos es determinante para el desarrollo del fitoplancton de acuerdo con Wetzel (2001).

Las dinámicas en los lagos profundos son dirigidas por eventos de mezcla y estratificación térmica (Estévez, 1998) por lo que se encuentran sucesiones algales en estos lagos, en especial los del tipo *maar* de la cuenca oriental como Atexcac, en la mezcla de invierno y principios de primavera, así como en verano y otoño durante la estratificación bien establecida y tardía respectivamente (Oliva *et al.*, 2001; Ramos-Higuera *et al.*, 2008).

La producción de carbono biogénico en los ecosistemas pelágicos refleja eventos estacionales como los florecimientos algales de diatomeas resultado de la mezcla de la columna de agua en invierno (Alcocer *et al.*, 2008). Además, este tipo de lagos tienen implicaciones directas, tales como una menor diversidad de especies (Lewis, 1978), donde ocurren procesos como la dominancia de una especie en el inicio de la estratificación (por un aumento en la estabilidad de la columna de agua, gradientes de temperatura y nutrimentos, y la ubicación de la zona eufótica con respecto a la profundidad de mezcla) y la sedimentación del fitoplancton de mayor talla después del periodo de circulación (Reynolds, 2006).

Durante el *periodo de mezcla* de la columna de agua del lago Atexcac, con la reincorporación de nutrimentos desde el fondo del sistema a lo largo de la columna de agua y la condición óxica, predominan las formas oxidadas del nitrógeno (Fig. 17). De tal manera que la disponibilidad de nitratos, que es la forma inorgánica principal del nitrógeno captada por el fitoplancton (Reynolds, 2006), es alta al inicio lo que favorece el florecimiento de diatomeas, pero con el establecimiento de la estratificación disminuye.

Durante este periodo en lagos oligotróficos es común la presencia de florecimientos prolongados de diatomeas (Bellinger & Sigeo, 2010), y en particular en lagos monomícticos cálidos como Atexcac y Alchichica pertenecientes a la cuenca oriental de Puebla, en cuales han sido reportados florecimientos de esta división en la última década (Macek *et al.*, 2007; Oliva-Martínez *et al.*, 2001, 2009). La pared celular de diatomeas representa una ventaja evolutiva que requiere significativamente menor energía para fabricar celulosa (Falkowski & Raven, 1997); sin embargo, al ser células muy densas por sus frústulas silíceas también representa desventajas potenciales como una mayor tasa de sedimentación, por tanto, sólo pueden permanecer en suspensión permanente en aguas no estratificadas. La relación entre las diatomeas y la concentración de sílice en el lago se corrobora con el incremento de las formas de este elemento en el mes de febrero (Fig. 19) que correspondería con una elevada abundancia de diatomeas por su florecimiento como ha sido previamente reportado (Macek *et al.*, 2007).

De acuerdo con Alcocer *et al.* (2008), el patrón de mezcla de un lago puede relacionarse con la dinámica de la Z_{EU}, cuyas profundidades <20 m definen periodos de “aguas turbias” y >20 m “aguas claras”. El periodo de circulación en el lago Atexcac se caracterizó por una fase de “aguas claras” ya que ésta alcanzó los 21.4 m de profundidad (Fig. 10), con la dominancia en la comunidad fitoplanctónica de la diatomea *Cyclotella choctawhatcheeana* cuyos diámetros registrados en el presente trabajo fueron de talla pequeña (entre 13.2 y 15 µm), en México ha sido citada en los dos lagos salinos de la cuenca de Puebla: Atexcac por Macek *et al.* (2007) y en Alchichica por Oliva *et al.* (2008).

Estos últimos autores señalan un proceso diferente en Alchichica, donde la mezcla se caracteriza por una fase de “aguas turbias” asociado con una elevada turbidez biogénica producto del florecimiento de diatomeas siendo *Cyclotella alchichicana* la que domina y cuya talla es grande (>50 µm). Considerando esto y la distribución del fitoplancton a lo largo de la columna de agua, se puede explicar la aparente contradicción de la fase de “aguas claras” durante el periodo de circulación en Atexcac. No obstante, la dinámica temporal de *Cyclotella choctawhatcheeana* en Alchichica discrepa con Atexcac, ya que ellos identificaron las máximas densidades durante el periodo de estratificación y las mínimas durante el periodo de mezcla, mientras en el caso del lago del presente estudio el patrón fue inverso.

La dinámica estacional del fitoplancton en Atexcac es similar a la presentada en Alchichica, la cual está influenciada por la aparición del florecimiento de *N. cf. spumigena* relacionándose con la salinidad de ambos sistemas lacustres y el régimen térmico común en los lagos tropicales (Talling & Lemoalle, 1998), al presentarse a finales del periodo de mezcla e inicio de la estratificación con una variación interanual (Oliva-Martínez *et al.*, 2009; Komárek & Komárková-Legnerová, 2002; Macek *et al.*, 2007,1994; Lagunas & Martínez, 2015).

Debido a que *N. cf. spumigena* es considerada como oportunista por su capacidad para fijar nitrógeno atmosférico cuando este elemento es limitante en el lago (Oliva-Martínez *et al.*, 2001; Bellinger & Sigee, 2010), el florecimiento máximo se registró en el mes de marzo (la Z_{EU} > capa de mezcla) manteniéndose en abril (la Z_{EU} = capa de mezcla), una vez que el fósforo estuvo en exceso y el nitrógeno fue limitante con una baja relación NID/FSR de 7 y 9 respectivamente (Fig. 18). El aumento de heterocistos ha sido relacionado con el incremento de ortofosfatos después del periodo de mezcla para compensar la deficiencia de N₂ (Macek *et al.*, 1994), lo que coincidió con el aumento en las concentraciones de FSR en el mes de marzo y abril (Fig. 15), y representaron el 70% y 12% del FT respectivamente, asociado con un consumo exponencial de este nutrimento del primer al segundo mes. En general estas características le confieren a *N. cf. spumigena* una significativa ventaja para sacar de competencia a microalgas que no poseen una tolerancia a bajas relaciones NID/FSR.

Además, la rápida tasa de renovación de esta cianobacteria, la convierten en una importante fuente de materia orgánica que se puede incorporar como carbono al circuito microbiano, y fuente de nitrógeno amoniacal (N-NH₃, N-NH₄⁺) una vez que muere. El amonio (NH₄⁺) puede ser transformado a formas oxidadas por bacterias quimioautotróficas nitrificantes en las condiciones de alta concentración de oxígeno disuelto epilimnético, quedando estas formas nuevamente disponibles para el resto de las microalgas presentes. Esto representa un importante agente biológico en el desarrollo de la comunidad planctónica durante la época de secas en el lago Atexcac (Macek *et al.*, 1994).

N. cf. spumigena es una cianobacteria adaptada a aguas duras y mesohalinas (Hammer, 1986) considerándose como tal aquellas con una dureza total (DT) de 150-300 mg CaCO₃ L⁻¹ y con una salinidad de 3.0 a 16.5 ‰ respectivamente (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998), cabe señalar que las mayores concentraciones de salinidad y conductividad coinciden en el mes de febrero con el florecimiento de esta cianobacteria (Fig. 12).

El florecimiento de esta especie ha sido reportado en dos lagos de la misma cuenca cuyas aguas se clasifican como muy duras (DT > 300 mg CaCO₃ L⁻¹): Atexcac y Alchichica. Ambos lagos a su vez se caracterizan por ser profundos, presentar un pH alto de 8.2 a 9.2, y en la última década han presentado un incremento de salinidad (10 a 12 %) (Komárek & Komárková-Legnerová, 2002; Martínez-Chávez, 2010). Dado que entre otras condiciones óptimas para el florecimiento de cianobacterias se encuentran altas temperaturas en el agua (>20 °C), y el nitrógeno es bajo en comparación con el fósforo (Payne, 1986 en Tavera & Castillo, 2000), el desarrollo de *N. cf. spumigena* en Atexcac estuvo influenciado por una temperatura máxima de 21.4 °C en la superficie en el mes de marzo (Fig. 10), y una limitación de nitrógeno durante marzo y abril (Fig. 18). La suma de estas condiciones permitió inicialmente un florecimiento incipiente y posteriormente un crecimiento exponencial, atribuido principalmente al incremento de temperatura de 4.4°C del mes de febrero a marzo, ya que la dureza total registró ligeras fluctuaciones de 38 mg CaCO₃ L⁻¹ en el mismo periodo.

Oliva-Martínez *et al.* (2009) utilizaron como criterio la abundancia integrada de 4.64 x 10¹⁰ cél. m⁻² para establecer un florecimiento de esta cianobacteria en Alchichica, de esta forma en Atexcac el máximo florecimiento correspondió al mes de marzo con 1.8 x 10¹¹ cél. m⁻², la diferencia en un orden de magnitud se relacionó con el aumento de FSR (Fig. 15).

Por otra parte, de acuerdo con Paerl (1988) valores de órdenes de magnitud de 10⁴ a 10⁶ cél. mL⁻¹ de una sola especie pueden indicar la presencia de un florecimiento, así las densidades obtenidas por profundidad indicaron que sólo en el mes de marzo en 1 m con 1.09 x 10⁴ cél. mL⁻¹ se registró el florecimiento de esta cianobacteria, con todo, dichas densidades se ubicaron dentro de la capa de mezcla (3 m) y la Z_{EU} (8 m), coincidiendo además con los máximos de oxígeno disuelto (8.3 mgL⁻¹) (Fig. 10), debido a que la actividad fotosintética queda sujeta principalmente a la intensidad lumínica y desprendimiento de O₂ como producto de dicho proceso, por esta razón los florecimientos algales se han caracterizado por ser de tipo superficial (Macek *et al.*, 2007). A pesar de esto, la morfología filamentosa, la producción de mucílago y la presencia de aerotopos en *N. cf. spumigena* le confieren mayor flotabilidad, permitiéndole así la fijación de nitrógeno, reducción de la fotoinhibición y el daño en el ADN por una elevada radiación solar (Wetzel, 2001; Bellinger & Sigeo, 2010).

El florecimiento de *N. cf. spumigena*, registró una peculiar intensidad y mayor duración en comparación con otros años de estudio en Alchichica, donde Oliva-Martínez *et al.* (2009) reportaron variabilidad interanual con valores máximos de la abundancia integrada de 1.36x10¹¹ cél. m⁻² (1.05x10⁵ cél. mL⁻¹, mayo, en superficie). Estos autores señalan que la intensidad del crecimiento de *N. cf. spumigena* parece estar relacionado con el posterior pico de nitratos; no obstante, en Atexcac parece ser más afín mientras se presenta este pico, ya que ambos coinciden en marzo (Fig. 17).

La duración de un florecimiento es variable y en general es mayor cuanto más grande es el cambio de las condiciones en las que se encuentra. La variabilidad del florecimiento de *N. cf. spumigena* se ha reportado en el lago Alchichica por Oliva- Martínez *et al.* (2009) quienes indican que regularmente tiene una duración de 3 meses con un pico de varias semanas asociado con el comienzo de la estratificación. A pesar de esto, en 1999 registraron un florecimiento de 7 meses de duración.

Uno de los factores a gran escala en el planeta que recientemente ha reportado influencia sobre la hidrodinámica y consecuentemente en la comunidad planctónica de lagos tropicales de la cuenca oriental de Puebla es el fenómeno ENOS (El Niño Oscilación del Sur) (Ardiles, 2011; Arellano & González, 2011; Alcocer & Lugo, 2003). Este fenómeno es un patrón climático natural a lo largo del Océano Pacífico tropical que oscila de 3 a 7 años en promedio, puede presentarse como El Niño (fase cálida), Neutral (condiciones cercanas a la media a largo plazo) o La Niña (fase fría), producen diferencias significativas con respecto a las temperaturas oceánicas, los vientos, la presión superficial y la precipitación promedio en las partes del Pacífico tropical (NOAA, 2016). Cuando se presenta el fenómeno de El Niño, el aumento de temperatura trae consigo un incremento en las tasas de evaporación y una disminución en las de precipitación, estas variaciones en el clima repercuten en los periodos de estratificación de los lagos (Alcocer *et al.*, 2000) al elevar la temperatura en el epilimnion (Alcocer & Lugo, 2003), produciendo que la mezcla de la columna de agua sea profunda y completa, permitiendo una mayor remineralización (Ardiles, 2011).

En Alchichica los florecimientos de diatomeas se han presentado durante años de El Niño y La Niña, mientras que los florecimientos de cianobacterias son más apreciables durante El Niño que durante La Niña o que en años normales (Alcocer & Lugo, 2003). Ardiles (2011) señala una ciclicidad anual de la biomasa fitoplanctónica característica de los lagos monomícticos cálidos *maar* y bienal, relacionada principalmente con la variabilidad climática de los ciclos El Niño-La Niña. En 1999 registró un comportamiento inverso entre la duración del florecimiento de diatomeas y *N. cf. spumigena*, influenciado por el fenómeno de El Niño, durante el cual el invierno se caracterizó por ser menos frío ocasionando que los florecimientos de diatomeas fueran débiles y prolongados. De esta manera, al existir una menor duración del florecimiento de diatomeas el fósforo que es consumido por estas se encuentra en cantidades suficientes para que exista un florecimiento de *N. cf. spumigena* de mayor duración (7 meses) como fue reportado para el mismo año por Oliva-Martínez *et al.* (2009).

Esto repercute en la sucesión de demás grupos fitoplanctónicos como se plantea en el presente trabajo, debido a que el florecimiento de *N. cf. spumigena* registró una mayor duración (5 meses, de febrero a junio) e intensidad (1.8×10^{11} cél. m⁻²) no reportada con anterioridad en el lago Atexcac, este acontecimiento se puede relacionar a un ciclo similar como el sucedido en 1999 en el lago Alchichica, ya que en el 2014 se identificó la influencia del máximo calentamiento del planeta desde 1880 (NASA, 2015) aunque con un ENOS-neutral (NOAA, 2018). Probablemente el florecimiento de *N. cf. spumigena* cuya intensidad y duración fue considerable respecto a estudios de años anteriores provocó un desfase temporal del evento de emblanquecimiento, el cual es atribuido al PPA y ha sido registrado periódicamente durante la estratificación temprana, en el mes de mayo (Lagunas & Martínez, 2015) o en el mes de junio (Arellano & González, 2011).

Durante el *periodo de estratificación* se registraron las cianobacterias *Merismopedia trolleri*, *Planktolyngbya tallingii* y *Chroococcus* sp., sus abundancias predominaron en el epilimnion y metalimnion. La exudación de polisacáridos para la formación de mucílago puede optimizar la absorción y reciclaje de nutrientes permitiendo a las cianobacterias prevalecer durante la escasez de estos (Passoni & Callieri, 2000; Reynolds, 2006) al establecerse y profundizar la termoclina como

sucedió en el lago Atexcac. La formación de mucílago es una característica común del fitoplancton que habita en lagos tropicales y pobres en nutrientes (Margalef, 1983), además se ha sugerido que la presencia de éste actúa como una estructura de defensa ante la depredación del zooplancton (Reynolds, 2006).

Solamente *Merismopedia trolleri* y *Chroococcus* sp. al poseer vacuolas de gas que les ayudan a la flotabilidad confiriendo un control en su posición en la columna de agua, pueden “migrar” a profundidades donde son abundantes los nutrientes esenciales como fosfatos y hacia la superficie para la absorción de energía lumínica (Bellinger & Sigee, 2010). Esta ventaja únicamente es apreciable mientras se encuentren en aguas estratificadas y cálidas con temperaturas como las reportadas durante este periodo (de 18 a 20.1 °C), que en conjunto favorece el desarrollo y permanencia de estos organismos. En adición, algunas especies nanoplanctónicas cocoides de *Merismopedia* sp. y *Chroococcus* sp., son comunes en aguas meso-eutróficas, pero raramente producen una biomasa sustancial (Komárek, 2003; Bellinger & Sigee, 2010).

En sistemas lacustres con bajas concentraciones de nutrientes la biomasa autotrófica y producción está dada principalmente por el picofitoplancton (0.2-2 µm) y nanofitoplancton (2-20 µm) (Petrova, 1986 citado en Rosiles, 2005), con base en este criterio y la mayoría de las tallas del fitoplancton registradas en Atexcac, sus aguas son clasificadas como oligotróficas. Las fracciones más pequeñas están representadas por el PPA (0.2 a 2 µm), mientras que las mayores por *M. trolleri* (diámetro 4.9 µm), *Chroococcus* sp. (diámetro 2.5 µm), *Cyclotella choctawhatcheeana* (diámetro 13 µm), *Kirchneriella* sp. (largo 9.1-14 µm) y *Oocystis* sp. (largo 11-13 µm). Todas resultan ser un alimento potencial para el copépodo calanoide *Leptodiaptomus* cf. *sicilis*, reportado en el lago Atexcac (Macek *et al.*, 1994) el cual consume con facilidad tallas <30 µm (Vanderploeg *et al.*, 1988 citado en Martínez-Chávez, 2010). Sin embargo, la morfología de las cianobacterias filamentosas *Planktolyngbya tallingii* (largo cél. 16 µm, de 10 a 60 cél. filam.⁻¹) y *Nodularia* cf. *spumigena* (largo del tricoma 13.72 µm), resulta una ventaja para evitar la depredación por parte del copépodo citado.

Durante la estratificación temprana y bien establecida, se presentaron fases de “aguas turbias” con una $Z_{EU} < 20$ m (Fig. 10), debido principalmente al florecimiento de las cianobacterias (*N. cf. spumigena*, *M. trolleri* y PPA) y en particular a la precipitación de CaCO₃ durante el evento de emblanquecimiento en el mes de septiembre. La menor Z_{EU} fue de 8 m de profundidad en marzo, durante el crecimiento exponencial de *N. cf. spumigena*, esta tendencia también fue reportada en el 2013 por Lagunas & Martínez (2015).

Las ausencias fitoplanctónicas siempre coincidieron en el metalimnion y epilimnion afótico, debido a que los patrones de distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica se atribuyen a diferencias locales en la intensidad de los procesos de mezcla y estratificación; y consecuentemente, con los procesos de fotoaclimatización de los organismos autotróficos (Montecino & Pizarro, 2006).

En la **estratificación bien establecida**, durante la cual se manifestó el evento de emblanquecimiento, se registró una dominancia de especies unicelulares y coloniales mucilaginosas como clorofitas y cianobacterias, patrón también reportado en el lago La Preciosa (Martínez-Chávez, 2010) y el lago Alchichica (Oliva-Martínez *et al.*, 2001; Rosiles, 2005; Alcocer *et al.*, 2000) pertenecientes a los lagos Axalapascos. Pues bien, con el decaimiento del florecimiento de *N. cf. spumigena* y asociado a las condiciones que se generan con el mismo, convirtieron a *Merismopedia trolleri* en una de las especies más representativas de la estratificación térmica del lago Atexcac, principalmente por su destacable abundancia sobre otros grupos fitoplanctónicos antes (agosto) y durante (septiembre) el evento de emblanquecimiento. Ya que algunas especies de *Merismopedia* pueden predominar

únicamente en ciertas épocas, como en periodos lluviosos (Ramírez, 2000), las altas y máximas abundancias *M. trolleri* en el mes de agosto y septiembre respectivamente, coincidieron con el periodo de lluvias en el lago Atexcac que es de junio a septiembre.

Merismopedia es un género que forma colonias mucilaginosas, se encuentra en sistemas ligeramente alcalinos y cálidos (cerca de los 30°C), algunas especies cocoides (*M. glauca* y *M. convoluta*), son comunes en biotopos tropicales y aguas meso-eutróficas (Komárek & Komárková-Legnerová, 2002); además encontrar cianobacterias de tallas pequeñas (<5 µm), corresponde frecuentemente a sistemas oligotróficos (Montecino & Pizarro, 2006).

Al conjuntar la diversidad de condiciones antes mencionadas en las que se encuentra el género, tenemos que la especie *Merismopedia trolleri* fue registrada con anterioridad en el lago Kivu el cual se encuentra en África y se caracteriza por ser tropical, profundo y oligotrófico (Sarmiento *et al.*, 2008), dicho lago también manifestó, dos años posteriores al del presente estudio, un emblanquecimiento inusualmente marcado del 10 al 20 de abril, cuando las velocidades del aire, la temperatura y los niveles de pH aumentaron en el agua superficial (NASA, 2016), esto conduce a pensar que *M. trolleri* puede predominar en los procesos de precipitación de calcita en el lago Atexcac dadas las máximas abundancias en capas superficiales, esto se atribuye principalmente a sus condiciones fisiológicas como: la presencia de mucílago que le permite optimizar los escasos nutrimentos en este tipo de aguas (Passoni & Callieri, 2000; Crosbie *et al.*, 2003), las vesículas de gas que le confieren mayor flotabilidad (Komárek, 2003) y su particular tamaño pequeño que le proporcionan bajas velocidades de sedimentación y una mayor relación superficie-volumen (Reynolds, 1984).

Se sabe que, entre otros factores, las altas temperaturas son fundamentales para el desarrollo y florecimiento de cianobacterias. Dadas estas condiciones, en agosto se registró el segundo pico máximo de temperatura de 20.1° C en superficie y una abundancia de *M. trolleri* de 1786 cél. mL⁻¹ en el epilimnion; este mes representó la mayor compatibilidad del 89% entre la Z_{EU} y la capa de mezcla, y la concentración más alta de O₂ disuelto (7.13 mgL⁻¹) que también se ubicó dentro de este estrato. Mientras que, en septiembre durante el emblanquecimiento, se alcanzaron las máximas abundancias de *M. trolleri* en el epilimnion, ubicadas principalmente en 1 m de profundidad con 13,908 cél. mL⁻¹, la Z_{EU} y la capa de mezcla compartieron el 53% ya que las partículas de CaCO₃ redujeron considerablemente el alcance de la penetración de la luz. Considerando el criterio de Paerl (1988), las abundancias de *Merismopedia trolleri* durante el emblanquecimiento en superficie pueden indicar la presencia de un florecimiento.

Si se considera que las densidades relativamente constantes durante un cierto periodo de tiempo se reflejan cuando los organismos fitoplanctónicos conservan una estabilidad estructural formando agregados de 2 a 4 células, es de esperarse que, una vez que *M. trolleri* formó grandes placas de hasta 36 células durante el emblanquecimiento como parte de la estratificación bien establecida, posterior a ésta etapa haya descendido su abundancia (Fig. 28).

A diferencia de las diatomeas, que se ven favorecidas por los nutrimentos suspendidos en aguas turbulentas pero desfavorecidas durante la estratificación por su elevada sedimentación, en el periodo de estudio *Cyclotella choctawhatcheana* registró sus mayores abundancias en el metalimnion, mientras que las cianoprocariotas se ven favorecidas bajo condiciones de estabilidad de la columna de agua, altas temperaturas, calma de los vientos (Paerl, 1988; Reynolds, 1984) y a su habilidad para permanecer en suspensión (Reynolds, 1984), como se reflejó con las altas abundancias de *Merismopedia trolleri* y *Chroococcus* sp. en el epilimnion (Fig. 28). Este caso se ejemplifica con significancia estadística, con las correlaciones negativas entre *Cyclotella choctawhatcheana* y *Chroococcus* sp., en cuanto aumenta la densidad de una, la de otra disminuye (Tabla 6).

Posterior a la importancia del papel que tuvo la diatomea *Cyclotella choctawhatcheana* en el periodo de mezcla, su densidad disminuyó a medida que avanzó la estratificación térmica en el lago; no obstante, sus mayores densidades se ubicaron principalmente en el metalimnion (en agosto y septiembre) o epilimnion afótico (en octubre) (Fig. 28). Este patrón vertical en la columna de agua es similar al observado por Morata *et al.* (2003), quienes encontraron una sucesión del género *Cyclotella* que comenzó con alta abundancia en la superficie durante la mezcla de la columna de agua y continuó en el metalimnion de la estratificación.

Esta tendencia general de cómo la abundancia temporal de diatomeas es distinta y complementaria con la de cianobacterias durante el periodo de mezcla y estratificación (Talling, 1986), tiene evidencia en otro lago monomítico cálido en Michoacán, entre diatomeas y cianobacterias del género *Chroococcus* (Hernández-Morales *et al.*, 2011).

A pesar de que las diatomeas tienen afinidad a bajas intensidades de luz y temperatura, y altos requerimientos de nutrimentos, *C. choctawhatcheana* es una especie que depende especialmente de condiciones con buena iluminación y un enriquecimiento de nitrógeno (Ardiles, 2011), tal como se observó en el mes de agosto, previo al evento de emblanquecimiento (estratificación bien establecida), entre la concentración del nitrógeno inorgánico disuelto (Fig. 16) y las máximas abundancias de *C. choctawhatcheana* (Fig. 28).

El efecto del zooplancton sobre la comunidad fotoautótrofa es la depredación de especies pequeñas o inducir la producción de mucílago, de esta forma predominarían especies fitoplanctónicas grandes o con cubierta mucilaginosas para evitar ser consumidas (Martínez-Chávez, 2010). En el caso de Atexcac donde las especies que predominan son clorofitas y cianobacterias de talla pequeña, la cubierta mucilaginosas que poseen probablemente sea la forma más exitosa en como minimizan la depredación por parte del copépodo *Leptodiptomus cf. sicilis*.

En el lago Alchichica, Ramos-Higuera *et al.* (2008) reportaron cómo las clorofitas *Oocystis parva* y *Oocystis submarina* constituyen de manera importante el biovolumen total del fitoplancton en el epilimnion, similar a lo reportado por el presente estudio durante la estratificación bien establecida y tardía, estas especies al ser mucilaginosas consiguieron hacer frente al déficit de nutrimentos en la capa de mezcla y disminuir su depredación por copépodos.

En el mes de octubre, que correspondió a un mes posterior al evento de emblanquecimiento, el lago Atexcac se presentó en *estratificación tardía*. La abundancia de la comunidad fitoplanctónica a lo largo de la capa de mezcla, que incluyó una zona eufótica y una zona afótica, exhibió una tendencia a presentar mayores densidades en la zona eufótica, la cual aumentó después del evento de emblanquecimiento (de 7.4 a 11.7 m de profundidad), y la zona trofogénica compartió el 56% con la capa de mezcla.

La marcada y prolongada estratificación del cuerpo de agua trajo consigo que las abundancias cuantificadas en dicho mes hayan disminuido notablemente a incluso la mitad de las registradas un mes previo al evento de emblanquecimiento. No así para *Chroococcus* sp. y *Planktolyngbya tallingii*, cuyas segundas mayores abundancias se cuantificaron durante este periodo y no a un mes previo del emblanquecimiento, como para las demás especies fitoplanctónicas (Fig. 28).

Para el caso de *Chroococcus* sp., cuyas abundancias fueron mayores en el epilimnion eufótico que en el epilimnion afótico (Fig. 28), el efecto está dado por la capacidad de flotación de las especies de este género; además, las cuales son indicadoras de aguas estratificadas y de etapas avanzadas de la sucesión, ya que cuando son abundantes hay un empobrecimiento de nutrientes en la columna de agua (Márquez & Guillot, 1987 citado en Ramírez, 2000).

Por otro lado, *Planktolyngbya tallingii* se encuentra en cuerpos de agua meso-eutróficos y eutróficos de México (Komárek & Komárková-Legnerová, 2002; Tavera & Castillo, 2000), esto coincide con el estado trófico del lago Atexcac (de acuerdo con la concentración anual promedio de FT epilimnético). Por otra parte, el predominio de *Planktolyngbya tallingii* en el epilimnion se debe a su morfología filamentosa para permanecer en suspensión, mientras que su aportación relativamente importante en el epilimnion afótico se debe a sus bajos requerimientos de luz (Tavera & Castillo, 2000). Resultados similares fueron reportados en el lago La Preciosa, el cual durante el mismo año se presentó también un emblanquecimiento (Morán-Ventura, 2016).

La morfología filamentosa de *Planktolyngbya tallingii*, a su vez le permitió hacer frente a la depredación. El comportamiento inverso entre las máximas abundancias del fitoplancton cocoide representado por *Merismopedia trolleri* y el filamentoso de *Planktolyngbya tallingii* se muestra en el mes de octubre durante la estratificación tardía (Fig. 30), patrón reportado en sistemas oligotróficos (Callieri & Stockner, 2000). Aunque en este mismo mes (posterior al emblanquecimiento) la abundancia de *Merismopedia trolleri* disminuyó significativamente, su mayor abundancia se identificó en el epilimnion afótico (361 cél. mL⁻¹), y no en el epilimnion eufótico (194 cél. mL⁻¹) como era de esperarse, éstas altas abundancias coincidieron con la mayor concentración de O₂ disuelto (4.58 mg L⁻¹) en cerca del metalimnion.

10.2.2 Picocianobacterias (PCy)

Se sabe que los productores primarios fotótrofos no sólo necesitan de nutrientes inorgánicos para su crecimiento, también necesitan energía lumínica, por tanto, deben encontrarse en capas profundas para tener alta disponibilidad de nutrientes y suficientemente cerca de la superficie para poder obtener la luz necesaria para la fotosíntesis (Camacho, 2006), como sucedió en el mes de septiembre cuando se presentó el emblanquecimiento del lago y la zona eufótica (Z_{EU}) se redujo notablemente de 9.8 m en agosto a 7.4 m en septiembre por la presencia de partículas suspendidas de $CaCO_3$ (Fig. 10); las mayores abundancias de picoplancton autotrófico (PPA) se detectaron en el epilimnion y metalimnion abarcando un orden de magnitud de 10^5 cél. mL^{-1} (Fig. 31), destacando la máxima de 5.52×10^5 cél. mL^{-1} en el metalimnion por debajo de la capa de mezcla y la Z_{EU} , este patrón es reportado comúnmente en lagos oligotróficos (Callieri, 2010; Camacho, 2006; Morata *et al.*, 2003).

La máxima concentración de O_2 disuelto del periodo de estudio (7.5 mg L^{-1}) coincidió en el mismo mes y estrato que las máximas abundancias de PPA. Con ayuda de ficobiliproteínas (ficoeritrina o ficocianina), el PPA puede aprovechar parte central del espectro del PAR (Photosynthetic active radiation) es decir, de 550 a 630 nm de longitud de onda de la luz (Callieri & Stockner, 2000), lo que les permite tener mayor éxito sobre otros grupos fitoplanctónicos en dichas profundidades. En el caso de Atexcac al ser un sistema oligotrófico, hay una predominancia de picocianobacterias ricas en ficoeritrinas como el género *Synechococcus* (Callieri & Stockner, 2002).

Si se considera el criterio de Paerl (1988), todas las concentraciones de PPA a lo largo de la columna de agua antes, durante y después del evento de emblanquecimiento correspondieron a un florecimiento, ya que el PPA al tener tamaño pequeño de 0.2 a 2 μm (Sieburth *et al.*, 1978), les confiere entre otras ventajas, la permanencia relativamente constante en el tiempo como abundancias entre 10^4 y 10^5 cél. mL^{-1} a lo largo de la columna y el periodo de estudio.

En una población con 10^5 cél. mL^{-1} el total de área superficial celular disponible para la nucleación de precipitados es aproximadamente $1.57 \text{ cm}^2 \text{ L}^{-1}$, esta área está lejos de exceder el área superficial disponible para otros organismos en el agua (Thompson *et al.*, 1997), en Atexcac durante el emblanquecimiento el área celular promedio a lo largo de la columna de agua fue $\approx 1.3 \text{ cm}^2 \text{ L}^{-1}$, esta área puede ser considerada potencialmente como la disponibilidad de sitios de nucleación (Dittrich *et al.*, 2004; Hammes & Verstrete, 2002). Por tanto, el tamaño diminuto del PPA y su alta abundancia en el emblanquecimiento juegan un papel muy importante en la precipitación de calcita, proceso dominado en lagos oligotróficos por *Synechococcus* (Thompson *et al.*, 1997; Dittrich & Sibling, 2005).

La presencia de agregados/microcolonias de PPA (Fig. 32) puede tener una función adaptativa, puede ayudar a incrementar la eficiencia de reciclaje de nutrientes cuando son escasos creando un microcosmos cuando las microcolonias son grandes (Crosbie *et al.*, 2003; Passoni & Callieri, 2000) o prevenir el daño celular por la radiación en capas superiores de la columna de agua.

Además, la presencia de esta matriz les confieren protección ante el pastoreo (Sarmiento *et al.*, 2008; Callieri, 2010), ya que en sistemas oligotróficos predominan las cadenas tróficas microbianas donde el PPA es reciclado *in situ* en la zona fótica por sus bajas velocidades de sedimentación favoreciendo la depredación por el microzooplancton (20-200 μm) y su remineralización (Legendre & Rassoulzadegan, 1996 citado en Alcocer *et al.*, 2008).

Se han reconocido nanoflagelados heterotróficos y mixotróficos, así como pequeños ciliados como los más importantes consumidores de picocianobacterias (Stockner & Antia, 1986), lo que concuerda en el lago Alchichica, ya que se ha reportado a ciliados alimentarse de ellas sin ser la fuente más importante de su alimento (Peštová, 2007; Sánchez *et al.*, 2016), en cambio en Atexcac el principal consumidor de PPA es el copépodo *Leptodiptomus cf. sicilis*. Dada la tendencia que se observó en el lago y periodo de estudio, no se puede afirmar un incremento en el tamaño en las células de PPA para evitar la depredación, sino la formación de colonias.

Se considera al amonio (NH_4^+) como la forma nitrogenada principal para las picocianobacterias (PCy) ya que al encontrarse reducida resulta de fácil asimilación, pero cuando éste se agota utilizan el nitrato (NO_3^-) (Callieri, 2010). Dado que el incremento en la concentración de nutrimentos favorece el crecimiento de ciertas poblaciones de fitoplancton (Muylaert *et al.*, 2002 citado en Ardiles, 2011), se registraron altas concentraciones de ambos nutrimentos (amonio y nitrato) en agosto y su disminución considerable en septiembre durante el evento de emblanquecimiento (Fig. 16), esto se corroboró con las correlaciones negativas entre ambos parámetros y la abundancia de PPA (Tabla 9).

Los exopolisacáridos exudados por las picocianobacterias cuya finalidad inicial fue disminuir su depredación por parte del zooplancton, tuvo como consecuencia estimular la fijación de N_2 , al crear micrositios anóxicos, donde puede actuar la nitrogenasa a través de bacterias diazotróficas (Postius & Böger, 1998 citado en Callieri, 2010), y como la máxima abundancia de PPA coincidió con la máxima concentración de O_2 disuelto, el N_2 se pudo oxidar a formas asimilables para las cianobacterias, de esta forma se recircula el amonio y el nitrato tras su abatimiento. Esto generó la relación más baja de NID/FSR de todo el periodo de estudio con un cociente de 2.3 (Fig. 18). El FSR al ser un inhibidor de la precipitación de CaCO_3 y encontrarse en cantidades muy pequeñas (Fig. 15) conllevó al desarrollo del emblanquecimiento

Si se considera que el desarrollo de las cianobacterias se da especialmente cuando las condiciones ambientales se desvían de las habituales (Margalef, 1983), se puede relacionar el papel de la temperatura con las máximas densidades del PPA en septiembre, ya que en el mes de agosto se registró el segundo pico de temperatura de todo el periodo de estudio con 20.1°C , posteriormente en septiembre descendió a 19.5°C y se mantuvo en octubre, por tanto la propuesta más aceptada sobre la temperatura es desencadenar el inicio del crecimiento del PPA, pero no la dinámica de las poblaciones de éstas (Weisse, 1993), ya que este parámetro al ser relativamente constante en lagos tropicales puede no tener una influencia directa sobre las poblaciones biológicas. Ésto se corroboró al no encontrar correlaciones estadísticamente significativas entre las abundancias de las picocianobacterias y la temperatura, sino más bien con los nutrimentos (Furtado *et al.*, 2001), como se discutió acerca de las formas nitrogenadas y la abundancia de PPA (Tabla 9).

Durante el evento de emblanquecimiento se registró el florecimiento de *M. trolleri* y PPA, ambas cianobacterias al tener tamaño reducido poseen una alta relación superficie-volumen; sin embargo, el papel que juega cada una durante el evento es distinto. *M. trolleri* aporta de manera importante a la biomasa fitoplanctónica total ($409.52 \mu\text{g C}_{\text{org.}} \text{L}^{-1}$), no así con respecto a la abundancia total (6648cél. mL^{-1}); en cambio, aunque el PPA no contribuyó de manera relevante a la biomasa total ($17 \mu\text{g C}_{\text{org.}} \text{L}^{-1}$), sí lo fue con respecto a la abundancia total ($4 \times 10^5 \text{cél. mL}^{-1}$), y es esta particularidad la que lo posiciona como el principal parámetro inductor del proceso de emblanquecimiento al aportar la mayor cantidad de sitios de nucleación de carbonatos.

10.2.3 Evento de emblanquecimiento (Whiting event)

Con el decaimiento del florecimiento de *N. cf. spumigena*, se generó la acumulación de materia orgánica que es oxidada por bacterias heterótrofas, esto dio como resultado la producción y liberación de CID (carbono inorgánico disuelto) y amonio, los cuales son responsables del incremento de pH y los niveles de carbonatos (Fig. 13) que eventualmente conducen a la precipitación.

El CaCO_3 particulado y coloidal común en los lagos de aguas muy duras, dispersa la luz en longitudes de onda de verde y azul, dando a estas aguas un color muy característico, esto se observa particularmente en Atexcac durante el *whiting event*, adquiriendo un tono azul turquesa (Fig. 9). Por otro lado, debido a que la mayor parte de los colores de las aguas de los lagos proceden de la materia orgánica disuelta y de la absorción rápida y selectiva de las longitudes de onda más cortas del espectro visible, conduce a pensar en una fuga importante de carbono inorgánico y orgánico que se sedimenta adsorbido al CaCO_3 cuando este precipita (Wetzel, 2001).

Cuando el agua es rica en bicarbonatos de calcio, en un lago salino ocurre una precipitación en forma de concreciones calcáreas de márgenes agudos que, al irse depositando capa tras capa, forman torres o columnas que engloban arenas. Estas pueden observarse como pequeñas islas a escasos metros de la costa (Arredondo-Figueroa, 2002), marcadamente en el lago Alchichica, y de forma más sutil en el lago Atexcac y la Preciosa.

El rol principal de las bacterias en los procesos de precipitación ha sido atribuido a su habilidad de crear un ambiente alcalino con un incremento de pH y CID, diferentes especies de bacterias pueden precipitar variadas cantidades, formas y tipos de cristales de carbonato (Hammes & Verstraete, 2002; Zhu & Dittrich, 2016), en el caso de Atexcac corresponde al género *Synechococcus*, el cual ha sido asociado con una ruta de precipitación microbiológica de carbonatos (MCP por sus siglas en inglés), en lagos salinos y meromícticos (Douglas & Beveridge, 1998 citado en Hammes & Verstraete, 2002), uno de los procesos más comunes de MCP es la vía autotrófica, la cual considera a la fotosíntesis como el mecanismo que induce la calcificación.

Los fotoautótrofos requieren de H_2O , una fuente de carbono y una fuente de energía lumínica, para la producción de la materia orgánica, de acuerdo con la reacción general siguiente: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$. Por otro lado, en el microambiente de las picocianobacterias se lleva a cabo la siguiente reacción: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$.

Durante el evento de emblanquecimiento del lago (agosto), cuando se presentan las máximas abundancias de picocianobacterias y debido a la intensa actividad fotosintética que esta dinámica conlleva, se agota el CO_2 el cual además es limitante en el lago de estudio de acuerdo con el pH de 9.1 en dicho mes (Fig. 13).

Además, cuando en aguas duras como las del lago Atexcac, la presencia de carbonatos (CO_3^{2-}) se encuentra por encima de un pH de 8.3, el fitoplancton puede utilizar pequeñas cantidades de CO_2 y absorber principalmente bicarbonatos (HCO_3^-) como una fuente de carbono para el proceso de la fotosíntesis (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998; Riding, 2006), como en el lago Atexcac (Fig. 13) se puede llevar a cabo la MCP.

De acuerdo con la siguiente reacción: $\text{HCO}_3^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$ se produce una reducción de HCO_3^- durante el periodo de estudio del emblanquecimiento (Fig. 13) y a la par se presenta una disociación: $\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CO}_3^{2-} + \text{H}^+$, que en presencia de Ca^{2+} se favorece la formación de sales: $\text{Ca}^{2+} + \text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}^+$.

Dittrich y Sibling (2005) proponen que a pH de 6 y 7 la superficie celular de las picocianobacterias adquiere una carga negativa, lo cual influye en la captación de Ca^{2+} , mientras que la presencia de aminos atrae carbonatos. Con la captación de H^+ en la misma región de la célula se incrementa la concentración de Ca^{2+} , el cual se une con los exopolisacáridos de las picocianobacterias al tener carga negativa, seguida de la difusión de OH^- a través de la membrana como resultado de la captación de bicarbonatos por fotosíntesis (Thompson & Ferris, 1990 citado en Dittrich & Sibling, 2005). Lo que produce un aumento de pH durante dicho periodo (Fig. 13), que afecta la solubilidad de CaCO_3 , propiciando su precipitación en el microambiente de la bacteria (Hammes & Verstraete, 2002). Debido a este proceso se encontraron las mínimas concentraciones de Ca^{2+} durante el evento de emblanquecimiento (Fig. 11).

La precipitación de calcita inducida por cianobacterias no es solamente un efecto secundario de la fotosíntesis en aguas ricas de carbonatos (Merz, 1992 citado en Dittrich *et al.*, 2003), ya que se plantea que en sistemas con aguas duras la presencia de carbonatos puede funcionar como un amortiguador contra un aumento de pH en ambientes alcalinos (Arredondo-Figueroa & Ponce-Palafox, 1998; Dittrich *et al.*, 2003) como en el lago de estudio, permitiendo que la concentración de hidrogeniones permanezca relativamente estable. En el mismo sentido, puede conducir a un mecanismo eficiente de concentración de carbono y por tanto a una elevada tasa de fotosíntesis (Riding, 2006), mientras que la calcificación en sus cubiertas las puede proteger contra la alta irradiación solar (Rowland & Gangloff citado en Dittrich *et al.*, 2003), al ser este un proceso más de tipo superficial o hacia los primeros metros, como se registró en el lago Atexcac a partir de las máximas abundancias de picocianobacterias en la columna de agua (Fig. 31).

Se ha descrito que la precipitación mineral de carbonato por cianobacterias es extracelular (Dittrich & Sibling, 2005; Hammes & Verstraete, 2002), en particular en lagos de aguas duras con supersaturación de calcita (Dittrich *et al.*, 2004). Pese a esto, en condiciones de laboratorio no se ha observado una precipitación por la alta sobresaturación de calcita, sino más bien con condiciones más cercanas a las naturales (Dittrich *et al.*, 2003). El proceso está dado entonces cuando la fotosíntesis localmente incrementa la concentración de carbonatos a través de la desproporción de bicarbonatos /carbonatos y CO_2 (Couradeau *et al.*, 2012), de acuerdo con el sistema de amortiguamiento del lago, al tener una reserva alcalina alta (Fig.13).

Los mecanismos de como exportan esta alcalinidad del interior al exterior de la célula esta pobremente documentado (Hammes & Verstraete, 2002). Aunque, Couradeau *et al.* (2012) identifican una cianobacteria del orden Gloeobacterales en microbialitos del lago Alchichica, con inclusiones intracelulares amorfas de carbonato de calcio, magnesio, estroncio y bario, como evidencia de una vía inexplorada de calcificación intracelular.

Todas las bacterias son capaces de inducir la precipitación de carbonatos (Hammes & Verstraete 2002; Riding, 2006), la eficiencia de calcificación varía entre las diferentes especies como una función de las propiedades extracelulares de su superficie incluyendo la composición de exopolímeros (Obst *et al.*, 2009). Esto lleva a considerar un patrón interesante encontrado en Atexcac y otros lagos tropicales profundos de origen volcánico en los cuales se ha manifestado el emblanquecimiento, y es la presencia de microalgas y cianoprocariotas, como proponen McConnaughey y Whelan (1997) (citado en Hammes & Verstraete, 2002) acerca de usar un metabolismo activo de calcio ($\text{Ca}^{2+} + \text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}^+$) acoplado con la MCP fotosintética para generar protones y con esto coadyuvar en la captación de nutrimentos y bicarbonatos.

Las cianobacterias que a continuación se citan, se registraron en el lago de Atexcac durante el periodo de estudio del emblanquecimiento y posiblemente estén relacionadas con el proceso de nucleación de carbonatos por presentar exopolisacáridos en su pared celular.

Sarmiento *et al.* (2008) reportaron en el lago oligotrófico Kivu (África) la presencia de *Merismopedia trolleri*, *Chroococcus* sp., y una especie del género *Planktolyngbya*; y de manera más reciente en el mes de abril de 2016 se reportó un emblanquecimiento atribuido a florecimientos de fitoplancton, por las altas temperaturas en la superficie del agua o por la combinación de ambos (NASA, 2016).

Morán-Ventura (2016) sugiere que *Planktolyngbya tallingii* y las clorofitas *Kirchneriella* sp. y *Oocystis* sp. en el lago oligotrófico La Preciosa, presentan un cierto nivel de participación en el origen/desarrollo del emblanquecimiento. En el caso de *Planktolyngbya tallingii* una cianobacteria filamentosa, también se ha propuesto de acuerdo con experimentos de laboratorio que ciertas especies con la misma morfología (*Scytonema* spp y *Schizothrix* spp) presentan factores de gran importancia en la precipitación de calcita como la absorción de bicarbonato y la idoneidad de la cubierta para la nucleación de carbonato (Merz, 1992 citado en Dittrich *et al.*, 2003).

En el lago Michigan, el emblanquecimiento también se presenta durante el verano (septiembre), donde se presume no sólo el CaCO_3 es el que proporciona la coloración brillante del agua del lago, sino también puede ser atribuido a una cianobacteria del género *Microcystis*, una especie colonial de este género (ahora clasificada en el género *Aphanothece*), también perteneciente a la misma familia que *Synechococcus* y que ha sido interesante su tendencia a formar microcolonias bajo radiación ultravioleta en experimentos de laboratorio (Callieri *et al.*, 2013).

Dentro del PPA se encuentra el género *Synechococcus*, un grupo de picocianobacteria halotolerantes de aguas epicontinentales (Callieri *et al.*, 2013) y parte responsable del 25% de la fotosíntesis global del planeta (Couradeau *et al.*, 2012), cuyos exopolímeros han sido descritos en procesos biogeoquímicos de precipitación de calcita al absorber Ca^{2+} o CO_3^- influyendo fuertemente en el ciclo de calcita en sistemas pelágicos (Ding *et al.*, 2009). En Atexcac se ha atribuido una densodependencia del PPA con dicho proceso (Lagunas & Martínez, 2015).

Merismopedia trolleri aunque pertenece a otra familia del orden Synechococcales (Guiry & Guiry, 2018), comparte características morfológicas similares con las cianoprocariotas citadas (*Synechococcus*, *Chroococcus* sp. y *Microcystis*), ej. ser de tamaño pequeño, cocoides y formar microcolonias dentro de un mucílago. Es casi un hecho que no se trata de un solo factor que determine el desarrollo del emblanquecimiento, pero con la evidencia que ha surgido es imperante considerar el papel que juega la temperatura y las comunidades fitoplanctónicas citadas.

Ya que las cianobacterias juegan un papel importante en los procesos de calcificación (Couradeau *et al.*, 2012), se propone que el doble florecimiento durante el evento de emblanquecimiento por parte de las cianoprocariotas cocoides *M. trolleri* en 1 m de profundidad y de PPA (*Synechococcus*) a lo largo de la columna de agua con una máxima abundancia en el metalimnion, propician de manera conjunta la precipitación de CaCO_3 .

Se ha demostrado experimentalmente la inducción de este proceso, adicionando cianobacterias de 10^6 a 10^7 cél. mL^{-1} en soluciones saturadas; registrando valores de $\text{pH} > 8$ por actividad fotosintética, así como la formación de cristales de calcita alrededor de las células. Esto es evidencia de que la pared celular de las cianobacterias actúa como sustrato de nucleación (Dittrich *et al.*, 2003).

11 CONCLUSIONES

En el lago Atexcac se presentó una sucesión de cianobacterias a lo largo del año como resultado de las variaciones en la concentración de nitrógeno, que influyeron en un bajo cociente N/P (<10) y que inducen la capacidad de fijar nitrógeno molecular.

Durante el periodo de mezcla (febrero-marzo) y estratificación temprana (marzo-junio) se registró el florecimiento prolongado de la cianobacteria filamentosa *Nodularia* cf. *spumigena*, que favoreció incrementos consecutivos de pH (8.9 a 9.1) en el agua, como resultado de una elevada actividad fotosintética, y cierta reducción durante su decaimiento (8.8).

En la estratificación bien establecida el incremento de pH (9.2) fue el principal disparador del *whiting event* en el lago asociado con el florecimiento de picocianobacterias (*Synechococcus* sp.) y cianobacterias pequeñas que tienden a formar microcolonias (*Merismopedia trolleri*).

El aumento de la temperatura del agua (21.4° C) durante la estratificación fue un promotor indirecto del emblanquecimiento en el lago, al poderse registrar éste durante la fase temprana o en la bien establecida de la misma.

Durante el evento de emblanquecimiento, las picocianobacterias y *Merismopedia trolleri* son capaces de utilizar bicarbonatos para realizar fotosíntesis, conduciendo a la bioinducción o nucleación de carbonatos, cambios en el pH y la alcalinidad.

En el evento de emblanquecimiento se presentó una distribución vertical del nicho entre las cianobacterias, siendo *Merismopedia trolleri* de preferencia superficial eufótica (0-5 m) y las picocianobacterias subsuperficiales y metalimnéticas (> 5 m- 17 m) donde éstas tienen capacidad de fotosintetizar a menores intensidades de luz, incluso por debajo del 1% del PAR.

Se sugiere existe una codependencia entre la sucesión fitoplanctónica en el lago Atexcac con los cambios en la concentración de nutrientes y en el pH del agua, que conlleva al florecimiento diferencial en el tiempo de *Nodularia* cf. *spumigena* y al evento de emblanquecimiento.

REFERENCIAS

- Aizaki, M. O., Otsuki, M., Fukushima, M., Hosomi, & Muraoka. (1981). Application of Carlson's trophic state index to Japanese lakes and relationships between the index and other parameters. *Verh Internat Verein Limnol*, 21, 675–681.
- Alcocer, J., Escobar, E., & Oseguera, L. A. (2008). Acoplamiento pelágico-bentónico: Respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiologica*, 18(1 Suplemento), 115–122.
- Alcocer, J., & Lugo, A. (2003). Effects of El Niño on the dynamics of Lake Alchichica, central Mexico. *Geofísica Internacional*, 42(3), 523–528.
- Alcocer, J., Lugo, A., Escobar, E., Sánchez, M. ., & Vilaclara, G. (2000). Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verh Internat Verein Limnol*, 27, 3166–3169.
- Alvarez, M., García-Avilés, J., & Ortega-Mayagoitia, E. (2005). El plancton de las lagunas de gravera y el fósforo: El enriquecimiento de las paradojas. *Limnetica*, 24(1–2), 67–82.
- APHA/AWWA/WEF. (2012). Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. *Standard Methods*, 541.
- Ardiles, V. S. (2011). *Dinámica a largo plazo de la biomasa fitoplanctónica en un lago monomictico cálido tropical*. UNAM.
- Arellano, J. A., & González, E. (2011). *Dinámica espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la variabilidad limnológica del lago volcánico Atexcac, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores 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(2), 249–258.
- Arredondo-Figueroa, J. L. (2002). Los axalapascos de la Cuenca Oriental, Puebla. En G. De la Lanza-Espino & J. L. García (Eds.), *Lagos y presas de México* (pp. 81–107). D.F: AGT Editor.
- Arredondo-Figueroa, J. L., Borrego-Enríquez, L. E., Castillo-Domínguez, R. M., & Valladolid-Laredo, M. A. (1983). Batimetría y morfometría de los lagos " Maars " de la Cuenca Oriental, Puebla, México. *Biotica*, 8(1), 37–47.
- Arredondo-Figueroa, J. L., & Ponce-Palafox, J. T. (1998). *Calidad del agua en acuicultura. Conceptos y aplicaciones* (1a ed.). México, D.F: AGT Editor.
- Atlas, R., & Bartha, R. (2002). *Ecología microbiana y microbiología ambiental*. España: Pearson Educación.
- Bellinger, E. G., & Sigeo, D. C. (2010). *Freshwater Algae. Identification and Use as Bioindicators* (1a ed.). Great Britain: Wiley-Blackwell Science Ltd.
- Blancas Arroyo, G., Constanzo Casillas, E., Cervantes Sandoval, A., & Gómez Márquez, J. L.

- (2011). *Manual de análisis de aguas naturales y su aplicación a la microescala*. México.
- Callieri, C. (2010). Single cells and microcolonies of freshwater picocyanobacteria: A common ecology. *Journal of Limnology*, 69(2), 257–277.
- Callieri, C., Coci, M., Corno, G., Macek, M., Modenutti, B., Balseiro, E., & Bertoni, R. (2013). Phylogenetic diversity of nonmarine picocyanobacteria. *FEMS Microbiology Ecology*, 85(2), 293–301.
- Callieri, C., & Stockner, J. (2000). Picocyanobacteria success in oligotrophic lakes: Fact or fiction? *Journal of Limnology*, 59(1), 72–76.
- Callieri, C., & Stockner, J. G. (2002). Freshwater autotrophic picoplankton: A review. *Journal of Limnology*, 61(1), 1–14.
- Camacho, A. (2006). On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in Spanish stratified lakes. *Limnetica*, 25(1–2), 453–478.
- Can-Chulim, Á., Ortega-Escobar, H., García-Calderón, N., Reyes-Ortigoza, A., González-Hernández, V., & Flores-Román, D. (2010). Origen y calidad del agua subterránea en la cuenca oriental de México. *Terra Latinoamerica*, 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*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM.
- Carlson, R. . (1977). A trophic state index for lakes. *Oceanogr.*, 22, 361–369.
- Carrasco-Núñez, G., Ort, M. H., & Romero, C. (2007). Evolution and hydrological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern Mexico). *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 159(1–3), 179–197.
- Cole, G. A. (1988). *Textbook of Limnology* (5a ed.). London: Waveland Press.
- Couradeau, E., Benzerara, K., Gérard, E., Moreira, D., Bernard, S., Brown, G. E., & López-García, P. (2012). An early-branching microbialite cyanobacterium forms intracellular carbonates. *Science*, 336(6080), 459–462.
- Crosbie, N. D., Pöckl, M., & Weisse, T. (2003). Rapid establishment of clonal isolates of freshwater autotrophic picoplankton by single-cell and single-colony sorting. *Journal of Microbiological Methods*, 55, 361–370.
- Danielidis, D. B., Spartinou, M., & Economou-Amilli, A. (1996). Limnological survey of Lake Amvrakia, western Greece. *Hydrobiologia*, 318(3), 207–218.
- Ding, Y., Hung, C., Santschi, P. H., Verdugo, P., & Chin, W. (2009). Spontaneous assembly of exopolymers from phytoplankton. *Terr. Atmos. Ocean. Sci.*, 20(5), 741–747.
- Dittrich, M., Kurz, P., & Wehrli, B. (2004). The role of autotrophic picocyanobacteria in calcite precipitation in an oligotrophic lake. *Geomicrobiology Journal*, 21(1), 45–53.
- Dittrich, M., Müller, B., Mavrocordatos, D., & Wehrli, B. (2003). Induced calcite precipitation by

- cyanobacterium *Synechococcus*. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, 31(2), 162–169.
- Dittrich, M., & Sibling, S. (2005). Cell surface groups of two picocyanobacteria strains studied by zeta potential investigations, potentiometric titration, and infrared spectroscopy. *Journal of Colloid and Interface Science*, 286(2), 487–495.
- Edler, L., & Elbrächter, M. (2010). The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis. En B. Karlson, C. Cusack, & E. Bresnan (Eds.), *Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis* (p. 110). Paris: UNESCO.
- Estévez, F. A. (1998). *Fundamentos de Limnología*. Rio de Janeiro: Interciencia FINEP.
- Falkowski, P. G., & Raven, J. A. (1997). *Aquatic Photosynthesis*. Malden: Blackwell Science Ltd.
- Furtado, A. L., Casper, S. P., & Esteves, F. A. (2001). Bacterioplankton abundance, biomass and production in a Brazilian coastal lagoon and in two German lakes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 73(1), 39–49.
- González, E. J., Ortaz, M., Peñaherrera, C., & Matos, M. L. (2004). Fitoplancton de un Embalse Tropical Hipereutrófico (Pao-Cachinche, Venezuela): Abundancia, Biomasa y Producción Primaria. *Interciencia*, 29(10), 548–555.
- Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2018). Algaebase. World-wide electronic publication, National University of Ireland. Recuperado a partir de http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=53578
- Hammer, U. T. (Ulrich T. (1986). *Saline lake ecosystems of the world*. Dr. W. Junk Publishers.
- Hammes, F., & Verstraete, W. (2002). Key roles of pH and calcium metabolism in microbial carbonate precipitation. *Re/Views in Environmental Science & Bio/Technology*, 1, 3–7.
- Hernández-Avilés, J. S., Bernal-Brooks, F., Velarde, G., Ortiz, D., Lind, O., & Dávalos-Lind, L. (2001). The algal growth potential and algae growth-limiting nutrients for 30 of Mexico's lakes and reservoirs. *Verh Internat Verein Limnol*, 27, 3583–3588.
- Hernández-Morales, R., Ortega, M. R., Sánchez, J. D., Alvarado, R., & Aguilera, M. S. (2011). Distribución estacional del fitoplancton en un lago cálido monomítico en Michoacán, México. *Biológicas*, 13(2), 21–28.
- INEGI- Google Earth ©. (2018). INEGI- Google Earth ©. DigitalGlobe. Recuperado a partir de <https://earth.google.com/web/@19.3328689,-97.45023833,2360.73580369a,1888.55344262d,35y,117.48565301h,0.92158079t,0r>
- Komárek, J. (2003). Coccoid and colonial cyanobacteria. En J. D. Wehr & R. G. Sheath (Eds.), *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification* (1a ed.). USA: Academic Press.
- Komárek, J., Kling, H., & Komárková, J. (2003). Filamentous cyanobacteria. En J. D. Wehr & R. G. Sheath (Eds.), *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification* (1a ed.). USA: Academic Press.
- Komárek, J., & Komárková-Legnerová, J. (2002). Contribution to knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central Mexico. *Preslia, Praha*, 74, 207–233.

- Lagunas, M., & Martínez, J. (2015). *Estructura de la comunidad del plancton procarionte en el lago volcánico, hiposalino y monomíctico cálido Atexcac, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM.
- Lewis, W. M. (1978). Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate. *The American Naturalist*, 112(984), 401–414.
- Lewis, W. M. (1996). Tropical lakes : how latitude makes a difference. En F. Schiemer & K. T. Boland (Eds.), *Perspectives in Tropical Limnology* (pp. 43–64). SPB Academic Publishing by Amsterdam.
- Likens, G. E. (2010). *Plankton of inland waters: A derivative of encyclopedia of inland waters*. (G. E. Likens, Ed.). Oxford: Elsevier/Academic Press.
- Lower, S. K. (1999). Carbonate equilibria in natural waters. *Simon Fraser University, Chem I*(Environmental Chemistry), 1–26.
- Macek, M., Vilaclara, G., & Lugo, A. (1994). Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar Microb Food Webs*, 8, 235–249.
- Macek, M., Vilaclara, G., Lugo, A., & Alcocer, J. (2007). Lago de Atexcac. En G. De la Lanza (Ed.), *Las aguas interiores de México: conceptos y casos* (1a ed., pp. 201–212). México: AGT Editor.
- Madigan, M. T., Martinko, J. M., Dunlap, P. V., & Clark, D. P. (2009). *Brock. Biología de Los microorganismos* (12a ed.). Madrid: Pearson Educación.
- Mancilla, O. R. (2012). *Índices de salinidad y calidad de las aguas superficiales de Tlaxcala, Puebla y Veracruz*. Colegio de Postgraduados.
- Marcos, H., & Reyes, M. P. (2012). *Variabilidad anual del picoplancton procarionte en el lago monomíctico cálido “La Preciosa”, Puebla*. UNAM.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*. Barcelona: Omega.
- Marques, M. J. (1990). *Probabilidad y estadística para ciencias químico-biológicas*. México: McGraw Hill.
- Martínez-Chávez, M. (2010). *Efecto de cladóceros y copépodos sobre el fitoplancton del lago La Preciosa, Puebla*. UNAM.
- Mills, M. M., Ridame, C., Davey, M., & La Roche, J. (2004). Iron and phosphorus co-limit nitrogen fixation in the eastern tropical North Atlantic. *Nature*, 429, 292–294.
- Montecino, V., & Pizarro, G. (2006). Productividad primaria , biomasa y tamaño del fitoplancton en canales y fiordos australes : patrones primavera-verano. En N. Silva & S. Palma (Eds.), *Avances en el Conocimiento Oceanográfico de las Aguas Interiores Chilenas* (pp. 93–97). Valparaíso: Comité Oceanográfico Nacional.
- Morán-Ventura, M. (2016). *Estructura de la comunidad fitoplanctónica durante las etapas hidrodinámicas del lago La Preciosa, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios

Superiores Zaragoza. UNAM.

- Morata, S. M., Camacho, A., Miracle, M. R., & Vicente, E. (2003). Asociaciones fitoplanctónicas y su periodicidad en un lago marcadamente estratificado. *Limnetica*, 22(3–4), 35–52.
- NASA. (2015). NOAA Find 2014 Warmest Year in Modern Record. Recuperado a partir de <https://www.nasa.gov/press/2015/january/nasa-determines-2014-warmest-year-in-modern-record>
- NASA. (2016). A sudden color change on lake Kivu. Recuperado a partir de <https://earthobservatory.nasa.gov/images/87931/a-sudden-color-change-on-lake-kivu>
- NOAA. (2016). El Niño y La Niña. Recuperado a partir de <https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/el-niño-and-la-niña-frequently-asked-questions>
- NOAA. (2018). Cold & Warm Episodes by Season. Recuperado a partir de http://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php
- Obst, M., Wehrli, B., & Dittrich, M. (2009). CaCO₃ nucleation by cyanobacteria: laboratory evidence for a passive, surface-induced mechanism. *Geobiology*, 7(3), 324–347.
- Oliva-Martínez, M. G., Godínez-Ortega, J. L., & Zuñiga-Ramos, C. A. (2014). Biodiversidad del fitoplancton de aguas continentales en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(SUPPL.), 54–61.
- Oliva-Martínez, M. G., Lugo, A., Alcocer, J., & Cantoral-Uriza, E. A. (2008). Morphological study of *Cyclotella choctawhatcheeana* prasad (Stephanodiscaceae) from a saline Mexican lake. *Saline Systems*, 4(1), 1–9.
- Oliva-Martínez, M. G., Lugo, A., Alcocer, J., Peralta, L., & Del Rosario Sánchez, M. (2001). Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia*, 466, 299–306.
- Oliva-Martínez, M. G., Lugo, A., Alcocer, J., Peralta, L., & Oseguera, L. A. (2009). Planktonic bloom-forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, Mexico. *Natural Resources and Environmental Issues*, 15(1), 121–1266.
- Paerl, H. W. (1988). Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnology and Oceanography*, 33(4, part 2), 823–847.
- Passoni, S., & Callieri, C. (2000). Picocyanobacteria single forms, aggregates and microcolonies: survival strategy or species succession? *Verh. int. Ver. Limnol.*, 27, 1879–1883.
- Peštová, D. (2007). *Ecology and taxonomy of peritrichous ciliates (Ciliophora, peritrichia) in different ambients*. Ph.D. Thesis. Faculty of Science. Masaryk University, Brno.
- Ramírez-García, P., & Vázquez-Gutiérrez, F. (1988). *Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos cráter del Estado de Puebla, contribución No. 640 del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. UNAM.
- Ramírez, J. J. (2000). *Fitoplancton de agua dulce: aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios* (1a ed.). Medellín, Colombia: Universidad de Antioquia.
- Ramos-Higuera, E., Alcocer, J., Ortega-Mayagoitia, E., & Camacho, A. (2008). Nitrógeno:

Elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica*, 18(1 Suplemento), 105–113.

- Reynolds, C. (2006). *Ecology of Phytoplankton* (1a ed.). New York: Cambridge University Press.
- Reynolds, C. (1984). *The ecology of freshwater phytoplankton*. New York: Cambridge University Press.
- Rico, E., & Anjoumi, A. (2013). Evaluación del biovolumen fitoplanctónico en lagos y humedales interiores de la Comunidad Autónoma del País Vasco y determinación de condiciones de referencia. *Fundación Universidad Autónoma de Madrid*, 43.
- Riding, R. (2006). Cyanobacterial calcification, carbon dioxide concentrating mechanisms, and Proterozoic–Cambrian changes in atmospheric composition. *Geobiology*, 4, 299–316.
- Rojas, C. (2017). *Evaluación anual de la productividad primaria y del contenido de clorofila “a” en el lago cráter, Atexcac, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM.
- Rosiles, G. (2005). *Estudio comparativo del picofitoplancton y fitoplancton de talla mayor en el lago Alchichica*. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM.
- Salgado-Ugarte, I. (2010). *Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para el análisis de datos. Un enfoque biométrico*. México.
- Sánchez, X., Macek, M., Bautista-Reyes, F., Perz, A., Bonilla, P., & Chávez, M. (2016). Inter-annual ciliate distribution variation within the late stratification oxycline in a monomictic lake, Lake Alchichica (Mexico). *Journal of Limnology*, 75(s1).
- Sarmiento, H., Unrein, F., Isumbisho, M., Stenuite, S., Gasol, J. M., & Descy, J. P. (2008). Abundance and distribution of picoplankton in tropical, oligotrophic Lake Kivu, eastern Africa. *Freshwater Biology*, 53(4), 756–771.
- Schwöerbel, J. (1975). *Métodos de hidrobiología, biología de agua dulce*. España: Hermann Blume.
- Shubert, E. (2003). Nonmotile coccoid and colonial green algae. En J. D. Wehr & R. Sheath (Eds.), *Freshwater algae of North America: Ecology and Classification* (1a ed.). USA: Academic Press.
- Sieburth, J., Smetacek, V., & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23(6), 1256–1263.
- Stockner, J. G., & Antia, N. J. (1986). Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 2472–2503.
- Stoermer, E. F., & Julius, M. L. (2003). Centric diatoms. En J. D. Wehr & R. G. Sheath (Eds.), *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification* (1a ed.). USA: Academic Press.
- Talling, J. F. (1986). The seasonality of phytoplankton in African lakes. *Hydrobiologia*, 138(1),
- Talling, J. F., & Lemoalle, J. (1998). *Ecological dynamics of tropical Inland waters* (1a ed.). United

Kingdom: Cambridge University Press.

- Tarback, E. J., & Lutgens, F. K. (2005). *Ciencias de la Tierra. Una introducción a la geología física* (8a ed.). Madrid: Pearson Educación.
- Tavera, R., & Castillo, S. (2000). An eutrophication-induced shift in the composition, frequency and abundance of the phytoplankton in Lake Catemaco, Veracruz, Mexico. *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*, 103–117.
- Thompson, J. B., Schultze-Lam, S., Beveridge, T. J., & Des Marais, D. J. (1997). Whiting events: biogenic origin due to the photosynthetic activity of cyanobacterial picoplankton. *Limnology and oceanography*, 42(1), 133–141.
- Vincent, W. F., Wurtsbaugh, W., Vincent, C. L., & Richerson, P. J. (1984). Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high- altitude lake (Lake Titicaca, Peru- Bolivia): application of physiological bioassays. *Limnology & Oceanography*, 29(3), 540–552.
- Vizuet, L. A. (2015). *Evaluación de la composición del procarioplancton durante el fenómeno de emblanquecimiento “whiting event” en el lago volcánico Atexcac, estado de Puebla*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM.
- Vollenweider, R. A. (1983). Eutrophication. Notes distributed during the II Meeting of the regional Project on the Eutrophication of Tropical Lakes. Cepis, Brazil.
- Wehr, J. D., & Sheath, R. G. (2003a). *Freshwater algae of North America: Ecology and Classification*. (J. D. Wehr & R. G. Sheath, Eds.). USA: Academic Press.
- Wehr, J. D., & Sheath, R. G. (2003b). Freshwater habitats of algae. En J. D. Wehr & R. G. Sheath (Eds.), *Freshwater Algae of North America* (pp. 11–57). USA: Elsevier Science.
- Weisse, T. (1993). Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. En J. Gwynfryn (Ed.), *Advances in Microbial Ecology* (Vol. 13, pp. 327–370). New York: Plenum Press.
- Weisse, T., & Stadler, P. (2006). Effect of pH on growth, cell volume, and production of freshwater ciliates, and implications for their distribution. *Limnol. Oceanogr.*, 51(4), 1708–1715.
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems* (3a ed.). San Diego: Academic Press.
- Williams, W. D., Boulton, A. J., & Taaffe, R. G. (1990). Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia*, 197(1), 257–266.
- Wurts, W., & Durborow, R. (1992). Interactions of pH, carbon dioxide, alkalinity and hardness in fish ponds. *Southern regional aquaculture center*, 464, 1–7.
- Wurtsbaugh, W. a, Vincent, W. F., Vincent, C. L., Carney, H. J., Richerson, P. J., Lazzaro, X., & Alfaro-Tapia, R. (1991). Nutrientes y su limitacion del crecimiento del fitoplancton. En C. Dejoux & A. Iltis (Eds.), *El lago Titicaca: Síntesis del conocimiento actual* (pp. 161–175). La Paz: HISBOL.
- Zhu, T., & Dittrich, M. (2016). Carbonate Precipitation through Microbial Activities in Natural Environment, and Their Potential in Biotechnology: A Review. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 4(4).