



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

**PRODUCCIÓN PRIMARIA EN LA COMUNIDAD PLANCTÓNICA
DE UN LAGO TROPICAL OLIGOTRÓFICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JUAN MANUEL SÁNCHEZ RAMÍREZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Javier Alcocer Durand
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Gloria Vilaclara Fatjó
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM
Dr. Javier Carmona Jiménez
Facultad de Ciencias, UNAM

MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO.
OCTUBRE, 2019



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.

OFICIO CPCB/710/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 8 de abril de 2019, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **SANCHEZ RAMIREZ JUAN MANUEL**, con número de cuenta 300159114, con la tesis titulada "**Producción primaria en la comunidad planctónica de un lago tropical oligotrófico.**", realizada bajo la dirección del **DR. JAVIER ALCOCER DURAND**:

Presidente: DR. MARTIN MERINO IBARRA
Vocal: DR. MIROSLAV MACEK
Secretario: DRA. GLORIA VILA CLARA FATJO
Suplente: DRA. MARIA DEL ROSARIO SÁNCHEZ RODRÍGUEZ
Suplente: DR. LUIS ALBERTO OSEGUERA PÉREZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 11 de junio de 2019.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos Institucionales:

Gracias al Posgrado en Ciencias Biológicas, gracias por haberme permitido formarme y aprender, gracias a todas las personas que fueron partícipes de este proceso, ya sea de manera directa o indirecta, gracias a todos ustedes, fueron ustedes los responsables de realizar su pequeño aporte, que el día de hoy se vería reflejado en la culminación de mi paso por el Posgrado en Ciencias Biológicas.

Agradezco el apoyo brindado a este trabajo por el Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica, DGAPA, UNAM (PAPIIT IN210806-3), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT 41667), al Programa de Apoyo a los Profesores de Carrera para la Formación de Grupos de Investigación (PAPCA 2006-2007) de la FES Iztacala. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), le agradezco la beca recibida durante la maestría, así como todo el apoyo brindado para realizar este proyecto.

Aprovecho la ocasión para agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México, por el espacio y la oportunidad brindada para lograr este sueño, así como al Dr. Javier Alcocer Durand (mi tutor) quién en todo momento me brindó su apoyo, me tendió la mano e hizo que todo este andar fuera más fácil, sin duda algún pilar fundamental de este trabajo y de mi formación, quién en todo momento me apertura su conocimiento, detalle que agradezco con el alma, gracias totales.

A mi comité tutorial por el tiempo y el apoyo brindado, por los consejos y los debates en torno al tema, sin duda algunos momentos y piezas claves, Dr. Javier Carmona Jiménez y Dra. Gloria Vilaclara Fatjo, gracias por ser parte de este proyecto, de esta historia, gracias por enseñarme el camino adecuado por el que hay que caminar.

Agradecimientos Personales:

Agradezco enormemente a la vida por permitirme llegar a este momento, por la oportunidad de trazar el camino; el buen camino y el camino no tan bueno para estar en este punto. Gracias a la vida por hacerme sacar fuerzas para seguir caminando y no desvanecer en el intento, por la capacidad de hacer lectura a cada una de las adversidades que se presentaron en este sueño, siempre con dignidad, siempre con coraje, entrega, disfrutando cada momento, cada etapa.

A mi familia; mis papás, mis hermanas, mis abuelitos, tíos y primos que todo este tiempo fueron incondicionales, así como inspiración para continuar con este camino. Para los que ya se nos adelantaron, sé que allá donde están también compartirán la alegría del momento. A mi sobrino "Chantillí" quien ha sido y es una mi motivación, inspiración y felicidad, a Emiliano, es ya también alegría, felicidad, motivación e inspiración.

A mis amigos, mi otra familia, para los que están, para los que están en la memoria, para los que viven en mi corazón, a ustedes que todo este tiempo han estado ahí para ser motivación y soporte, quienes con risas y disgustos me han acompañado. Gracias a todos a quienes les he robado horas de compañía. Nombrar a todos generaría una lista muy larga y posiblemente se me pase algún nombre, así que, para evitar ingratitudes e injusticias, ¡Gracias amigos! ¡Gracias hermanos!

Agradecido con la vida y con lo que esto me dio.

Índice

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES	9
JUSTIFICACIÓN	9
OBJETIVO GENERAL	10
OBJETIVOS PARTICULARES	10
ÁREA DE ESTUDIO	11
METODOLOGÍA	13
PERFILADOR DE FLUORESCENCIA NATURAL PNF-300	13
RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA (PAR)	14
FLUORESCENCIA NATURAL	16
CONCENTRACIÓN DE CLOROFILA A	17
PRODUCCIÓN PRIMARIA	17
RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA	18
PRODUCCIÓN PRIMARIA (PP)	19
RESULTADOS	20
ZONA EUFÓTICA (Z_{EU})	20
TEMPERATURA	21
CAPA DE MEZCLA (Z_{MIX})	23
OXÍGENO DISUELTO (OD)	23
CLOROFILA A (CLOR-A)	24
DISCUSIÓN	36
CONCLUSIONES	44
BIBLIOGRAFÍA	46

Índice imágenes

Imagen 1. Ubicación del lago Alchichica al noreste del Estado de Puebla, México. “El universal https://www.eluniversal.com.mx/primer-plana/2013/impreso/paisajes-geologicos-patrimonio-despreciado-42832.html ”	11
Imagen 2. Variación de la profundidad de la Z _{EU} en el lago Alchichica durante los dos ciclos anuales: 2004 a la izquierda y 2007 a la derecha.	20
Imagen 3. Perfiles de temperatura en el Lago de Alchichica a lo largo del 2004	21
Imagen 4. Perfiles de temperatura en el Lago de Alchichica a lo largo de 2007.	22
Imagen 5. Perfiles de la concentración de oxígeno disuelto (OD) en el lago Alchichica: a) 2004 y b) 2007	24
Imagen 6. Perfiles de la concentración de clorofila a (Clor-a) en el lago Alchichica durante el 2004	25
Imagen 7. Perfiles de la concentración de clorofila a (Clor-a) en el lago Alchichica durante el año 2007	26
Imagen 8. Concentración de clorofila a (Clor-a) integrada por unidad de área en el lago Alchichica durante el año 2007.....	27
Imagen 9. Perfiles verticales de productividad primaria (PP) en el lago Alchichica durante el año 2004.	30
Imagen 10. Perfiles verticales de productividad primaria (PP) en el lago Alchichica durante el año 2007.	31
Imagen 11. Gráfico del análisis de componente principales con base en las variables ambientales, concentración de Clor-a y PP	32
Imagen 12. Producción primaria (PP) integrada por unidad de área para 2004 (a) y para 2007.....	33
Imagen 13. PP integrada por unidad de área ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) durante los años 2004 y 2007.....	35

Índice tablas

Tabla 1 Clorofila integrada por unidad de área durante los años 2004 y 2007 (ND, no determinado)...	28
Tabla 2. Promedios de los valores integrados de clorofila a (mg m^{-2}) durante los dos años de estudio.	28
Tabla 3. Producción primaria integrada por unidad de área ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) durante los años 2004 y 2007. (ND= No determinado).....	34
Tabla 4. Promedios de los valores integrados de PP $\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ durante los años de estudio.	35
Tabla 5. Valores de PP anuales en diferentes lagos tropicales.	41
Tabla 6. Valores de PP por día en diferentes lagos tropicales.....	42

RESUMEN

El lago tropical oligotrófico Alchichica, Puebla, México, es de origen volcánico (maar), creado por una explosión freato-magmática acaecida en el Pleistoceno tardío. Es uno de los pocos lagos profundos en el país con 60m de profundidad máxima. La química de sus aguas es peculiar, similar a la marina, pero enriquecida en magnesio, y es probable que ésta sea la causa de que albergue una biota particular, rica en endemismos. Este trabajo tuvo como objetivo realizar una evaluación de la dinámica de la productividad primaria (PP) a través de medición de la fluorescencia natural *in situ* de la clorofila *a* (Clor-*a*). El estudio consideró dos ciclos anuales contrastantes en cuanto a su concentración de Clor-*a* como proxy de la biomasa fitoplanctónica. Se analizaron los perfiles verticales registrados mensualmente con un perfilador de fluorescencia natural Biospherical PNF-300. Se registraron un total de 92 perfiles a lo largo de los dos ciclos anuales (2004 y 2007).

El patrón térmico que presenta Alchichica es la monomixis cálida el cual define los eventos fitoplanctónicos principales del lago. La dinámica de la concentración de Clor-*a* se asocia a citados eventos: a) concentraciones elevadas y más o menos homogéneas a lo largo de la columna de agua durante la circulación, asociadas al florecimiento invernal de la diatomea *Cyclotella alchichicana*; b) concentraciones elevadas en la capa superficial durante la estratificación temprana, relacionadas con el florecimiento primaveral de la cianoprocarionta *Nodularia aff. spumigena*; c) concentraciones elevadas en el metalimnion conformando el máximo profundo de clorofila con dominancia de diatomeas a lo largo de la estratificación bien establecida y parte de la tardía, y d) concentraciones elevadas y más o menos homogéneas a lo largo de la capa de mezcla al final de la estratificación tardía, que son las precursoras del nuevo florecimiento invernal de diatomeas. La Clor-*a* integrada por unidad de área presentó valores más altos en el año 2004 ($22 \pm 7 \text{ mg m}^{-2}$, $14\text{-}39 \text{ mg m}^{-2}$) y más bajos en 2007 ($15 \pm 3 \text{ mg m}^{-2}$, $10\text{-}21 \text{ mg m}^{-2}$). Los valores puntuales de PP para el año 2004 variaron entre $0.01 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ y $113 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, mientras que en 2007 fluctuaron entre $8 \text{ mg de C m}^{-3} \text{ h}$ y $126 \text{ mg de C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. La PP fitoplanctónica integrada por unidad de área se presentó en un promedio global para el 2004 de $355 \pm 181 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, con un intervalo de 51 a $684 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ y para el 2007 el promedio fue $358 \pm 186 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ con un intervalo que va de 52 a $696 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

Por su parte y como era de esperarse, los valores de PP también se asociaron a los eventos fitoplanctónicos mencionados, de manera que durante la circulación se encontraron valores mayores distribuidos a lo largo de la zona eufótica, en la estratificación temprana se

ubican valores elevados cerca de la superficie, mientras que, durante la estratificación bien establecida y tardía, se asocian al pico en el metalimnion correspondiente al DCM. La comparación hecha con otros lagos tropicales refiere a Alchichica como un lago tropical oligotrófico con valores bajos de PP.

ABSTRACT

The tropical oligotrophic lake Alchichica, Puebla, Mexico, is of volcanic origin (maar), created by a phreatomagmatic explosion in the late Pleistocene. It is one of the few deep lakes in the country with a maximum depth of 60m. The chemistry of its waters is peculiar, similar to marine, but enriched with magnesium, and it is likely that this is the cause of housing a particular biota, rich in endemisms. This work aimed to perform an evaluation of the dynamics of primary productivity (PP) by measuring the natural fluorescence in situ of chlorophyll a (Chlor-a). The study considered two contrasting annual cycles in terms of its Chlor-a concentration as a proxy for phytoplankton biomass. The vertical profiles registered monthly were analyzed with a natural fluorescence profiler Biospherical PNF-300. A total of 92 profiles were recorded throughout the two annual cycles (2004 and 2007).

The thermal pattern presented by Alchichica is the warm monomixis which defines the main phytoplanktonic events of the lake. The dynamics of the Chlor-a concentration are associated with the aforementioned events: a) high and more or less homogeneous concentrations along the water column during circulation, associated with the winter flowering of the *Cyclotella alchichicana* diatom; b) high concentrations in the surface layer during early stratification, related to the spring flowering of the cyanoprokaryon *Nodularia* aff. *spumigena*; c) high concentrations in the metalimnion forming the maximum chlorophyll depth with diatom dominance throughout the well-established and part of the late stratification, and d) high and more or less homogeneous concentrations along the final mixing layer of late stratification, which are the precursors of the new winter flowering of diatoms. The integrated Chlor-a per area unit presented higher values in 2004 (22 ± 7 mg m⁻², 14-39 mg m⁻²) and lower in 2007 (15 ± 3 mg m⁻², 10- 21 mg m⁻²). The point values of PP for the year 2004 varied between 0.01 mg C m⁻³ h⁻¹ and 113 mg C m⁻³ h⁻¹, while in 2007 they fluctuated between 8 mg of C m⁻³ h and 126 mg of C m⁻³ h⁻¹. The integrated phytoplanktonic PP per area unit was presented in a global average for 2004 of 355 ± 181 mg of C m⁻² h⁻¹, with a range of 51 to 684 mg of C m⁻² h⁻¹ and for 2007 the average was 358 ± 186 mg of C m⁻² h⁻¹ with a range from 52 to 696 mg of C m⁻² h⁻¹.

On the other hand and as expected, the PP values were also associated with the phytoplankton events mentioned, so that during the circulation higher values were found distributed throughout the euphotic zone, in the early stratification high values are located near of the surface, while, during well-established and late stratification, they are associated

with the peak in the metalimnion corresponding to the DCM. The comparison made with other tropical lakes refers to Alchichica as an oligotrophic tropical lake with low PP values.

Introducción

Los lagos tropicales son cuerpos de agua epicontinentales que se ubican geográficamente dentro del cinturón delimitado por los trópicos de Cáncer y Capricornio ($23^{\circ} 26' 16''$ N y S). La “*tropicalidad*”, esto es, las propiedades fundamentales de los lagos tropicales, está dada por tres condiciones básicas, todas ellas relacionadas con su ubicación latitudinal (Straskraba, 1980): a) la cantidad de radiación solar anual, b) la variación anual de la radiación solar y c) el efecto de Coriolis. De estos factores que originan un gradiente climático, la radiación solar es la que se considera de mayor importancia en los estudios limnológicos. Estas tres condiciones afectan directamente a los lagos tropicales en diversas características, entre las cuales destacan la temperatura, la estabilidad de la estratificación, el espesor de la capa de mezcla (Z_{MIX}), la eficiencia del reciclamiento de nutrientes, el agotamiento del oxígeno disuelto hipolimnético, la producción primaria, la variación en la producción primaria y la diversidad de especies (Straskraba, 1980).

Los gradientes latitudinales resultan de la curvatura, la inclinación y el movimiento de translación de la Tierra (Gates, 1980). La radiación solar anual decrece de manera progresiva desde el ecuador (0°) hacia las latitudes altas (90° N y S). Los valores máximos de radiación diaria o mensual para los ciclos anuales están poco relacionados con la latitud, pues los cambios de duración del día se pueden compensar con los cambios en la inclinación solar. A diferencia de los registros más bajos diarios o mensuales, los ciclos anuales si se ven totalmente afectados por la latitud (Lewis, 1987).

La luz regula la fotosíntesis, sin embargo, el efecto de ésta es influenciado por la temperatura y el reciclamiento de nutrientes. Cuando son diversos los factores que controlan los procesos biológicos, si se mantienen uniformes en el tiempo -como puede ser el caso de la luz-, se permitirá un mayor rendimiento biológico, haciendo un uso más eficiente de otros recursos. Este principio se utiliza a manera de contraste entre los lagos tropicales y templados (Lewis, 1974; Vicent *et al.*, 1986).

La radiación solar se relaciona de manera directa con la temperatura del agua; la temperatura promedio de los lagos se reduce conforme aumenta la latitud. Desde el

ecuador hasta los 40° de latitud, la reducción del valor promedio de la temperatura es explicada principalmente por un fuerte descenso en la temperatura mínima anual, como se refleja en la temperatura de la parte más profunda (hipolimnion) durante la estratificación de la columna de agua. Como se pronostica por el patrón latitudinal de la radiación solar máxima, la temperatura máxima anual es poco fluctuante hasta los 40° de latitud, por lo que los lagos tropicales y templados se diferencian más por las temperaturas mínimas que por las temperaturas máximas (Lewis, 1987).

Los lagos tropicales suficientemente profundos como para estratificarse lo hacen con una tendencia predecible, en una época determinada del año y así permanecer estratificados el resto del año (Talling, 1957; Lewis, 1987). En la mayoría de los casos, la época de mezcla coincide con el invierno hemisférico, lo que se explica mediante una reducción en la radiación solar como causa de la estacionalidad.

La temperatura y el ritmo de mezcla/estratificación afectan la fotosíntesis. La temperatura tiene un efecto directo en la tasa de fotosíntesis bajo las condiciones de saturación de nutrientes. Se ha descrito que las temperaturas medias más bajas, así como las temperaturas menores en los lagos templados, son una restricción sobre la tasa de saturación de nutrientes para la fotosíntesis. Bajo condiciones de saturación continua de nutrientes, el efecto de la temperatura en la fotosíntesis podría ser la causa de que la producción primaria (PP) anual en un lago tropical sea dos veces mayor que en la de un lago templado (Brylinsky 1980, Dokulil *et al.*, 1983). Para una concentración de nutrientes dada en un determinado periodo de tiempo, la disponibilidad de los nutrientes es controlada por el ciclo de cada uno de ellos que depende de la tasa de regeneración en la Z_{MIX} y en el sedimento en contacto con la Z_{MIX} ; ambos procesos están influenciados por la temperatura (Lewis 1996).

Como se ha mencionado, existen factores físicos como la temperatura y la luz que afectan la dinámica lacustre y como consecuencia la dinámica fitoplanctónica (Pollingher, 1986). Por una parte, la luz es uno de los recursos principales para el fitoplancton y muestra una gran variabilidad espacial y temporal. Las condiciones de luz que puede experimentar el fitoplancton varían desde la completa oscuridad en la zona afótica, hasta una irradianza mayor a $1,500 \mu\text{mol fotón m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ en la superficie (Litchman, 2000). Se ha observado que diversos regímenes en la variación temporal de la luz pueden estimular a diferentes especies o a diferentes grupos taxonómicos,

teniendo como consecuencia cambios en la composición de la comunidad (Litchman, 1998).

La luz experimenta una serie de efectos cuando penetra en el agua tales como refracción, dispersión, transmisión o absorción; solo cerca de la mitad del espectro que se trasmite bajo el agua puede ser utilizado para realizar fotosíntesis. Esta fracción útil para la fotosíntesis se conoce con el término de radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés, que abarca de 400 a 700 nm). El máximo de absorción de la PAR que se transforma en energía a través de la fotosíntesis es de alrededor del 35% del total (Falkowski y Raven, 2007), pero el máximo de la eficiencia fotosintéticamente activa es considerado bajo. Talling (1982) estimó la tasa máxima de fotosíntesis en un lago durante un día completo en condiciones “óptimas” de $10 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Uhlmann (1978) calculó un máximo de $8 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para una capa de mezcla con un espesor de un metro, mientras que Kilham (1990) calcula $13 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

La PP es la generación de materia orgánica que realizan los organismos autótrofos a través de los procesos de fotosíntesis o quimiosíntesis. Es el punto de partida de la circulación de energía a través de las redes tróficas. En los sistemas acuáticos es generada principalmente por pequeños organismos autotróficos que forman parte del fitoplancton y que son un elemento fundamental de éstos (Montoya, 2010).

La PP se puede expresar en términos de energía (ergios, calorías por unidad de superficie y de tiempo) o en términos de materia orgánica sintetizada; parte de esta PP es respirada, la que representa un aumento de la biomasa de los productores primarios y se designa como producción neta (Melack, 1979). Es un proceso de dos etapas: fotosíntesis y biosíntesis; la fotosíntesis o fijación de carbono es mediada por pigmentos, uno de ellos, la Clor-*a*, se encuentra contenida en los cloroplastos de los diferentes organismos que conforman el fitoplancton. La concentración de Clor-*a* es utilizada universalmente como una medida aproximada de la biomasa del fitoplancton. La biosíntesis es la transformación de los nutrientes en compuestos útiles para la subsistencia de un organismo se lleva a cabo por medio de las reacciones químicas que realizan unas proteínas conocidas como enzimas (Lewis, 1987).

El fitoplancton tiene un amplio espectro de formas y tamaños; en ecosistemas poco productivos –oligotróficos- los organismos de menor tamaño ($5 \mu\text{m}$) son más

frecuentes y abundantes, mientras que los organismos de mayor tamaño (20 μm) o microfitoplancton dominan en aguas eutróficas que corresponden a sistemas más productivos, ricos en fósforo y nitrógeno. En consecuencia, la dinámica del fitoplancton con relación al ambiente local y a otros organismos es de particular relevancia para estimar la productividad biológica del ecosistema (Montecino *et al.*, 2006).

Como se mencionó, la concentración de la Clor-*a* es utilizada como un indicador en las estimaciones de PP y biomasa fitoplanctónica (Reynolds, 1984). Existen diversas técnicas para medir tanto la concentración de Clor-*a* como la PP en el ambiente acuático. Sin embargo, en forma reciente se cuenta con mediciones de la fluorescencia de la Clor-*a in vivo* mediante sensores que permiten una determinación rápida de las concentraciones de Clor-*a*, sin tener que realizar la extracción de la Clor-*a* con disolventes orgánicos necesaria para los análisis espectrofotométricos o fluorométricos *in vitro* (Steehan, 1975).

La fluorescencia del fitoplancton, estimulado por la luz solar disponible en el medio, está relacionada con las tasas fotosintéticas y la concentración de Clor-*a*. Se ha propuesto el uso de la fluorescencia natural como una aproximación *in situ* de la PP; la interpretación de la fluorescencia natural se basa en la relación estrecha entre la reducción del CO_2 y la fluorescencia. De acuerdo con García y Maske (1996, pág. 1697-1710) “*si la separación de cargas es proporcional a la reducción del carbono y el cociente de producción cuántica de la separación de cargas a la emisión fluorescencia es conocido, entonces la asimilación de carbono puede ser calculada de la fluorescencia*”. Chamberlain *et al.*, (1990) encuentran una relación simple entre la fluorescencia natural, la fotosíntesis y la concentración de Clor-*a* en el océano.

El perfilador de fluorescencia natural PNF-300 (“profiling natural fluorescence”, Biospherical Instruments) hace uso de este principio para estimar la PP *in situ* en los cuerpos acuáticos. Con base en lo anterior, la presente investigación se fundamenta en esta relación (fluorescencia natural-fotosíntesis) empleando para ello un equipo PNF-300 para medir *in situ*, por primera vez y como una primera aproximación, el valor de la PP de las aguas de Alchichica, un lago tropical oligotrófico, con el objetivo de reconocer la magnitud del proceso de PP y su variación a lo largo del ciclo anual.

Antecedentes

La Limnología ha sido una ciencia predominantemente desarrollada en latitudes templadas; el entendimiento del funcionamiento de los lagos tropicales se ha basado en cierta forma a partir de los conocimientos obtenidos de los lagos templados. La respuesta del fitoplancton a la luz en un lago tropical varía poco en comparación con la respuesta del fitoplancton en un lago templado (Lewis, 1987).

Diversos estudios describen las características de los lagos tropicales, los cuales son clave para poder realizar estudios sobre PP. Entre estos estudios está el de Lewis (1987), donde analiza la latitud como factor que hace gran diferencia entre los lagos templados y tropicales; describe que para los lagos tropicales, la latitud crea un gradiente en el valor mínimo de la radiación solar mensual; el valor mensual máximo de la radiación solar es causante de los valores máximos de la temperatura del agua, valores elevados de la temperatura media de la columna de agua y diferencias térmicas pequeñas entre la parte superior e inferior de la columna del agua.

La estratificación es estacionalmente persistente, pero es menos estable que en latitudes más altas y la cantidad de intercambio de calor requerida para provocar cambios importantes en la estabilidad es también menor que en las latitudes más altas. El mismo Lewis (1987) menciona que la PP es dos veces más alta en latitudes tropicales que en latitudes mayores y que esto está asociado principalmente a una mayor eficiencia en el reciclamiento de los nutrientes, combinado con temperaturas promedio mayores y una menor variabilidad en la radiación solar.

Lewis (2000) describe, en su estudio sobre la PP global de los lagos, que cuando los nutrientes y la disponibilidad de luz relativa en la columna de agua se consideran en conjunto, la limitación de nutrientes es el control dominante sobre la biomasa de algas y la producción de cerca del 80% de la superficie del lago.

Justificación

La escasa información disponible hoy en día sugiere que los lagos tropicales pueden ser más eficientes para generar biomasa fitoplanctónica que los templados. Por lo anterior, el presente estudio considera la evaluación de la PP del lago oligotrófico,

tropical, Alchichica, Puebla, así como de su dinámica temporal con el fin de contribuir con información sólida que sirva para sentar una línea base del comportamiento de los lagos tropicales mexicanos con respecto a este importante proceso. En forma específica, este trabajo analiza los valores de PP de dos años contrastantes respecto a su concentración de biomasa fitoplanctónica, seleccionados de entre una base de datos que abarca 16 años (1999-2015), uno caracterizado por las concentraciones de biomasa fitoplanctónica más elevadas (2004) y otro caracterizado por las concentraciones de biomasa fitoplanctónica más bajas (2007), con la finalidad de reconocer la amplitud de variación de este proceso en un mismo lago.

Objetivo General

- Evaluar la dinámica de la PP -medida a través de la fluorescencia natural *in situ* de la Clor-*a*- en el lago tropical Alchichica y comparar los valores obtenidos con evaluaciones similares realizadas en lagos templados. Lo anterior permitirá aportar evidencia sobre si los lagos tropicales son más productivos que los templados bajo condiciones similares.

Objetivos Particulares

- Reconocer la dinámica anual de la zona eufótica (Z_{EU}) a través de la evaluación de los perfiles de radiación fotosintéticamente activa (PAR) en los dos ciclos anuales.
- Reconocer la dinámica anual de la zona de mezcla (Z_{MIX}) mediante el análisis de los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto en los dos ciclos anuales.
- Comparar la magnitud, distribución en el perfil vertical y dinámica de la Clor-*a* en los dos ciclos anuales.
- Comparar la magnitud, distribución en el perfil vertical y dinámica de la PP en los dos ciclos anuales.
- Comparar la PP en el lago Alchichica con la de otros lagos equiparables, tanto tropicales como templados.

Área de estudio

Alchichica es un lago cráter tropical (19° 24.7' N, 97° 24.0' O, 2350 m s.n.m.) ubicado en la cuenca endorreica Oriental (Imagen. 1), en el extremo oriental del Altiplano Mexicano. Tiene un diámetro de 1.8 km, un área de 2.3 km², una profundidad máxima de 62 m y una profundidad promedio de 40.9 m. Cuenta con un volumen de 94,214,080 m³ de agua salina (8.5 ± 0.2 g L) y básica (pH 9.0 ± 0.1), cuyos iones predominantes son sodio, magnesio, cloruros y bicarbonato (Filonov *et al.*, 2006; Vilaclara *et al.*, 1993). La temperatura ambiental anual varía de -5.5 a 30°C con un valor promedio de 14.4°C. La precipitación anual es menor a los 500 mm, mientras que la tasa de evaporación anual es de 1,690 mm (Adame *et al.*, 2008).



Imagen 1. Ubicación del lago Alchichica al noreste del Estado de Puebla, México. “El universal <https://www.eluniversal.com.mx/primer-plana/2013/impreso/paisajes-geologicos-patrimonio-despreciado-42832.html>”

El aporte principal de agua para el lago es a través del manto freático y secundariamente por lluvia (Oliva *et al.*, 2001). Su régimen térmico corresponde al de un lago monomítico cálido; la mezcla de toda la columna de agua se presenta a finales de diciembre o principios de enero y dura hasta finales de marzo o principios de abril, durante la estación fría y seca del año; empieza la estratificación temprana en la fase cálida al final de la estación seca y permanece estratificado el resto del año durante la época lluviosa y cálida y hasta que el enfriamiento ambiental es suficiente para igualar las temperaturas en la columna de agua (Alcocer *et al.*, 2000).

La concentración de oxígeno disuelto (OD) durante la época de circulación es elevada (6.0-8.1 mg L⁻¹) a lo largo de la columna de agua. En cuanto se estratifica, aparecen condiciones anóxicas cerca del fondo que se incrementan hasta ocupar todo el hipolimnion, aproximadamente de julio a diciembre (Oliva *et al.*, 2001).

Es un lago oligotrófico cuya capa de mezcla tiene una concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) que va de 9.8 a 53.2 µg L⁻¹, fósforo reactivo soluble (PRS) de 3.1 a 18.6 µg L⁻¹ y concentración de clorofila *a* de 0.2 a 2.2 µg L⁻¹ (Ramírez *et al.*, 2009).

Oliva *et al.* (2001) mencionan que la hidrodinámica regular del lago Alchichica (i.e., periodos de circulación y estratificación) ejerce gran influencia sobre la dinámica temporal del fitoplancton. Cuando el lago se encuentra en circulación, los nutrientes originalmente almacenados en el hipolimnion se distribuyen en toda la columna de agua favoreciendo un florecimiento de diatomeas, en particular la especie de microplancton (tamaños grandes, superiores a 20 µm) *Cyclotella alchichicana*. Para finales de marzo, cuando la concentración de nutrientes empieza a disminuir, las condiciones de escasez de nitrógeno y la aún presencia de fósforo, favorecen un florecimiento de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia* aff. *spumigena* (aff. por *affine*, es decir, parecida a la originalmente descrita en el Mar Báltico; también se ha usado *N. cf. spumigena*, Tavera y Komarek 1996), que alcanza densidades muy altas. Posteriormente, en los meses de junio a noviembre, el fitoplancton es escaso en la Z_{MIX}, pero se forma un máximo profundo de clorofila (DCM por sus siglas en inglés “deep chlorophyll maximum”) en el metalimnion compuesto, en gran medida, por la diatomea *C. alchichicana*.

Adame *et al.*, (2008) encontraron que Alchichica presenta un patrón bienal en cuanto a la concentración de Clor-*a* (consideradas como una estima de la biomasa fitoplanctónica) durante los florecimientos invernales de diatomeas con concentraciones de Clor-*a* mayores en los años pares y menores en los nones, así como una mayor duración del florecimiento de diatomeas en los años pares.

Metodología

Se seleccionaron dos años extremos en cuanto a su concentración de biomasa fitoplanctónica estimada como Clor-*a*: 2004 correspondiente a un año con biomasa fitoplanctónica elevada y 2007 como un año con biomasa fitoplanctónica baja. Se analizaron los perfiles verticales mensuales registrados con un perfilador de fluorescencia natural Biospherical PNF 300. Se capturaron un total de 92 perfiles (4 por mes, dos de bajada –superficie a fondo- y dos de subida –fondo a superficie-, por 22 meses, ya que en octubre de 2004 y en junio de 2007 se presentaron problemas logísticos que impidieron obtener los registros). De los 92 perfiles se seleccionaron 23 con las siguientes variables medidas: temperatura, radiación fotosintéticamente activa (PAR), fluorescencia natural de Clor-*a* y PP. Complementariamente se analizaron también los perfiles de oxígeno disuelto registrados metro a metro con un equipo de monitoreo de calidad de agua marca Hydrolab modelo DS4/SVR4, con el fin de confirmar si el lago estaba o no circulando (ausencia de oxiclina/capa anóxica) en los casos que se presentaron registros de temperatura “quasi” u homotermos (i.e., el paso de la estratificación tardía a la circulación, de diciembre a enero).

Perfilador de fluorescencia natural PNF-300

La Clor-*a* es el pigmento fotosintético primario de los organismos que realizan fotosíntesis. El pigmento cuenta con dos bandas de absorción *in vitro*; uno en la zona roja del espectro de la luz (660-665nm) y otra en la longitud de onda inferior (próxima a los 430 nm) (Wetzel, 2001). Los pigmentos fotosintéticos absorben la luz del sol; una vez que la energía solar es absorbida, siguen tres rutas: en la primera parte de la energía se transfiere y es atrapada por el centro de reacción y usada para hacer trabajo químicamente útil, una parte de esta energía es disipada en forma de energía calórica y una tercera parte se reemite como energía luminosa de menor energía a la que se llama fluorescencia.

La fluorescencia natural es la fluorescencia que presenta la Clor-*a* del fitoplancton cuando es estimulada por la luz solar disponible. La fluorescencia natural de la Clor-*a* se define como el flujo total de la luz emitida por la Clor-*a* en una

suspensión de fitoplancton, en una unidad de volumen bajo condiciones de luz ambiental. Por lo tanto, un fluorómetro natural mide la fluorescencia emitida por la Clor-*a* bajo las condiciones de luz ambiental. Se ha demostrado que la fluorescencia natural está relacionada con la tasa de fotosíntesis y la concentración de Clor-*a* (Chamberlin *et al.*, 1990). En esta medición puede darse el caso que exista una subestimación de ésta, sobre todo cuando la concentración de Clor-*a* es mayor a los 3 mg m⁻³ (Chamberlin *et al.*, 1990). Para los objetivos de este estudio, esta limitante no debe ser un factor trascendental ya que el lago es oligotrófico con concentraciones de Clor-*a* bajas la mayor parte del tiempo.

El software del PNF-300 calcula la concentración de Clor-*a* a partir de la medición simultánea de la irradianza incidente (“downwelling irradiance”), la cual es necesaria para llevar a cabo la fotosíntesis, y de la radianza emergente (“upwelling radiance”) roja, resultado de la fluorescencia de la Clor-*a*.

Radiación fotosintéticamente activa (PAR)

El PNF-300 mide la PAR (de 400 a 700 nm) usando sensores con un receptor cuántico plano, el cual responde de manera igual a todas las longitudes de onda. Este instrumento usa dos geometrías de irradiancia: un colector esférico para medir la irradiancia escalar y un colector plano para medir la irradiancia que viene de la superficie. El PNF-300 utiliza el colector esférico para medir la irradiancia escalar, E_0 , sobre la PAR, en unidades de $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (un Einstein denotado con la letra “E” es un mol de cuantos o de fotones); este es un colector en forma de esfera, parecido a una bola de ping-pong, para conseguir una respuesta direccional constante en un ángulo sólido de 4 estereorradianes (un estereorradián, “sr”, es una unidad de ángulo sólido que describe la porción externa de una esfera, donde la esfera completa tiene 4 sr de ángulo sólido, un hemisferio tiene 2 sr y la mitad de un hemisferio tiene 1 sr). Parte de la razón por la que el PNF-300 usa el colector escalar es que muchos sistemas fotosintéticos son colectores escalares, es decir, responden a los fotones independientemente de la distribución de la irradiancia del campo de luz. La irradiancia escalar sobre la PAR se define como:

$$E_o (\text{PAR}) = \iint L (\theta, \phi) d\omega d\lambda$$

Donde:

L = irradianza

ω = respuesta del ángulo sólido del colector

θ = Ángulo cenit del flujo radiante

ϕ = Ángulo azimutal del flujo radiante

λ = longitud de onda

Radiación emergente

Un fluorómetro natural es un sensor óptico cuyo espectro de respuesta está diseñado para medir radianza emergente $L_u(\text{chl})$ ($\text{nE m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$) específicamente sobre el espectro de emisión de la *Clor-a*. Si V (volts) es el voltaje de respuesta del sensor $R(\lambda)$ (volts por $\text{nE m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$) a una radianza con la emisión característica de la clorofila, $L_c(\lambda)$ ($\text{nE m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$), entonces la siguiente ecuación puede usarse para conocer la radianza de la fluorescencia de la clorofila

$$L_u(\text{chl}) = \frac{\int \lambda L_c(\lambda) d(\lambda)}{\int \lambda R(\lambda) L_c(\lambda) d\lambda}$$

Generalmente se acepta que el espectro de emisión de la *Clor-a* alcanza su máximo a los 683 nm *in vivo* y es importante distinguir entre las mediciones de $L_u(683)$ y $L_u(\text{chl})$. $L_u(683)$ se refiere a una medida de la radianza emergente centrada espectralmente a 683 nm, utilizando un sensor con una respuesta espectral de 10 nm de amplitud. Un detector de fluorescencia natural $L_u(\text{chl})$ tiene una respuesta más amplia que 10 nm y sigue muy de cerca el espectro de emisión de la clorofila. Para un sensor $L_u(\text{chl})$, las unidades de calibración son referenciadas específicamente a la clorofila. Asumiendo que la fuente es una emisión de clorofila, se debe considerar que tanto la longitud de onda de la fuente como la del sensor se requieren para obtener una interpretación correcta de los datos. El PNF-300 utiliza el detector $L_u(\text{chl})$ y debido a que este detector colecta la luz desde un cono sólido con el detector posicionado en el

ápice, la unidad geométrica que describe el volumen captado es el estereorradián, el PNF-300 tiene un campo de captación de 0.175 str, esto es, de 10°.

En la práctica, la conversión del voltaje de salida del sensor a Lu (chl) se realiza utilizando las constantes de calibración certificadas en cada instrumento. Estas unidades toman en cuenta el espectro de la fuente y el de respuesta. La siguiente ecuación muestra esta relación Para que puedan ser comparadas con las medidas de otros autores, un objetivo de la tesis y por supuesto discusión y conclusiones:

$$Lu (chl) = \frac{(V-b)}{M}$$

Donde:

V = respuesta del sensor en volts

b (volts) = el valor de compensación que se encuentra en el certificado de calibración

m = el factor de escala (volts por nE m sec str) como lo dice el certificado de calibración

Fluorescencia natural

Para estimar la concentración de Clor-a, se calculan un número de variables intermedias de las medidas reales de radianza e irradianza. El volumen del flujo de fluorescencia de la fluorescencia natural (Ff), que es la media de la luz por unidad de volumen, asumiendo que la fuente es la fluorescencia de la Clor-a puede calcularse a partir de las mediciones de Lu (chl) y conociendo la tasa de atenuación de la luz en el agua.

$$Ff = 4 (k(PAR) + a(chl)) Lu (chl)$$

Donde:

4 = constante geométrica con unidades estereorradianes

k(Par) = coeficiente de atenuación difusa de la PAR. En los cálculos automáticos realizados por el software del PNF-300, este coeficiente se calcula a partir de las mediciones de irradianza. k (PAR) contribuye en la atenuación de la irradianza por

excitación como una función de la profundidad debajo del sensor. Debido a que el software calcula k (PAR) como una función de la profundidad del perfil de irradianza es importante bajar y subir a un ritmo constante y no detenerlo en ningún punto.

a (chl) = coeficiente de absorción total del agua y constituyentes, medido a lo largo del espectro de emisión de la clorofila

Lu (Clor-a) = radiación emergente en el espectro de la Clor-a

Concentración de Clorofila a

La concentración de la Clor-a (mg m^{-3}) puede ser calculada a partir del flujo de fluorescencia natural Ff y de la irradianza incidente.

$$\text{Clor-a} = \frac{\text{Ff}}{\text{Ac(PAR)} \cdot \phi_f \cdot \text{E (PAR)}}$$

Donde:

Ff = volumen del flujo de fluorescencia natural

Hay dos asunciones ópticas usadas:

- 1) ac(PAR) = coeficiente de absorción específico de la Clor-a (absorción normalizada a la concentración de Clor-a), el cual en el software del PNF-300 se asume como una constante con valor de 0.04 m mg.
- 2) ϕ_f = "quantum yield of fluorescence" o producción cuántica de la fluorescencia el cual también se asume como una constante con valor de 0.045 mE emitidos por mE absorbidos.

E (PAR) = radiación escalar de la PAR

Producción primaria

La tasa de fotosíntesis F_c ($\text{ng-átomos-carbono m}^{-3} \text{ seg}^{-1}$) usa el volumen de fluorescencia como se describió previamente en la ecuación de irradiación incidente. La constante empírica ϕ_{rmas} y $k\phi$ son el máximo valor de los rendimientos cuánticos de la fotosíntesis a la fluorescencia. El valor de 4 átomos de carbono por fotón ha sido asignado para ϕ_{rmas} , $k\phi$ le ha sido asignado el valor de $133 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$

$$F_c = F_f + \frac{k_s \phi_{r \max}}{k_s + E \text{ (PAR)}}$$

F_c = productividad primaria bruta

F_f = fluorescencia natural

k_s = irradiancia donde $\phi_{r \max}$ es la mitad del máximo

$\phi_{r \max}$ = valor máximo para ϕ_c / ϕ_f donde ϕ_f es un cuanto del rendimiento de la fotosíntesis

E_o = escala de irradiancia

Limpieza y depuración de datos

Una vez que los registros fueron capturados y exportados a archivos de hoja de cálculo Excel, se procedió a “limpiarlos”. La limpieza consistió en los siguientes pasos.

Radiación fotosintéticamente activa

Se eliminaron los registros de PAR de los primeros 5 m porque en esta zona se presenta una dispersión alta que se expresa en los perfiles mediante valores de PAR que aumentan y disminuyen azarosamente en intervalos de profundidad muy cortos. Lo descrito tiene importancia ya que, para el cálculo de la Z_{EU} , se emplea como referencia la SPAR (o sea, la PAR que llega a la superficie del agua, esto es a 0 m). Para el cálculo de los primeros 5 m se hizo una extrapolación de los registros por debajo de los 5m con tendencia exponencial. La justificación de que la extrapolación sea de tipo exponencial se debe a que la luz se extingue de manera exponencial conforme aumenta la profundidad. Por medio de la ecuación de esta curva se obtuvo la PAR en superficie (SPAR) y, con base en ella, fue posible obtener el 0.1% de la PAR superficial para delimitar la zona eufótica. A pesar de que la Z_{EU} se define en la literatura como la profundidad a la cual se alcanza el 1% de la SPAR, González (2013) encontró que en el caso particular del lago Alchichica, ésta corresponde a un valor del 0.1% y no del 1% de la SPAR. Por lo anterior, en el presente trabajo se siguió este criterio para definir el límite inferior de la Z_{EU} .

También se eliminaron los registros de PAR en la porción inferior de la columna de agua con valores menores a $0.1 \mu\text{E m}^{-1} \text{s}^{-1}$. La eliminación de estos valores no tiene implicaciones ya que por debajo de estos valores de PAR teóricamente no es posible llevar a cabo la fotosíntesis. El algoritmo de cálculo de la concentración de Clor-*a* que utiliza el PNF-300 considera a los valores de PAR; cuando estos son menores a 0-1% $\mu\text{E m}^{-1} \text{s}^{-1}$, el valor se “dispara”, esto es, la concentración de Clor-*a* calculada aumenta y disminuye sin patrón alguno por lo cual, una vez más, se eliminaron los registros inexactos.

Producción primaria (PP)

Al igual que para la PAR, se omitieron los registros de fluorescencia natural de los 5 primeros metros de la superficie, ya que la evaluación de la fluorescencia natural de la clorofila se hace con base en el espectro de emisión de la Clor-*a* (683nm). Este intervalo coincide con el de la luz roja, que también está presente en la radiación solar, la cual -al reflejarse y dispersarse por la presencia de olas y partículas en la superficie del lago- se suma a la de la clorofila, provocando valores erráticos y fluctuantes. Los algoritmos empleados por el software del equipo para calcular la concentración de Clor-*a* a partir de fluorescencia natural, interpretan que todo flujo de luz roja que se dirige hacia arriba proviene de la fluorescencia de la Clor-*a*, sin distinguir aquella que proviene de la radiación solar y que, al reflejarse o dispersarse en los primeros metros, se dirige hacia la superficie. El perfilador PNF-300 calcula mediante una ecuación la cantidad de PP presente en el agua, uno de los valores de esta ecuación lo obtiene a partir de la cuantificación de fluorescencia natural de la Clor-*a*. Se eliminaron los registros de la porción inferior de la columna de agua correspondientes a los valores de PAR eliminados, pues como se mencionó, los valores de Clor-*a* se disparan en esta zona. Para graficar los valores de PP se consideró hasta el límite de la Z_{EU} .

Resultados

Zona eufótica (Z_{EU})

La Z_{EU} fluctuó desde 11.5 m en enero hasta 36 m en noviembre de 2004, con un promedio anual de 26 ± 8.0 m. Para el año 2007, la Z_{EU} varió desde los 14 m en enero hasta los 32 m en noviembre de 2007, con un promedio de 26 ± 7 m. En general, la Z_{EU} mostró dos épocas (Imagen. 2). La primera abarcó aproximadamente de enero a abril e incluye las épocas de circulación e inicios de la estratificación temprana del lago y corresponde a la fase de “aguas turbias” con una Z_{EU} promedio de 20 ± 2 m. La segunda época se presentó durante la estratificación del lago, esto es, de abril y hasta diciembre; en esta segunda etapa la Z_{EU} es mayor, con 30 ± 2 m y corresponde a la fase de “aguas claras”. Los valores más altos de Z_{EU} en 2004 se presentaron en noviembre y diciembre, mientras que para el año 2007 fue de septiembre a noviembre. Por otro lado, los valores más reducidos de Z_{EU} se registraron en mayo de 2004 y en abril de 2007.

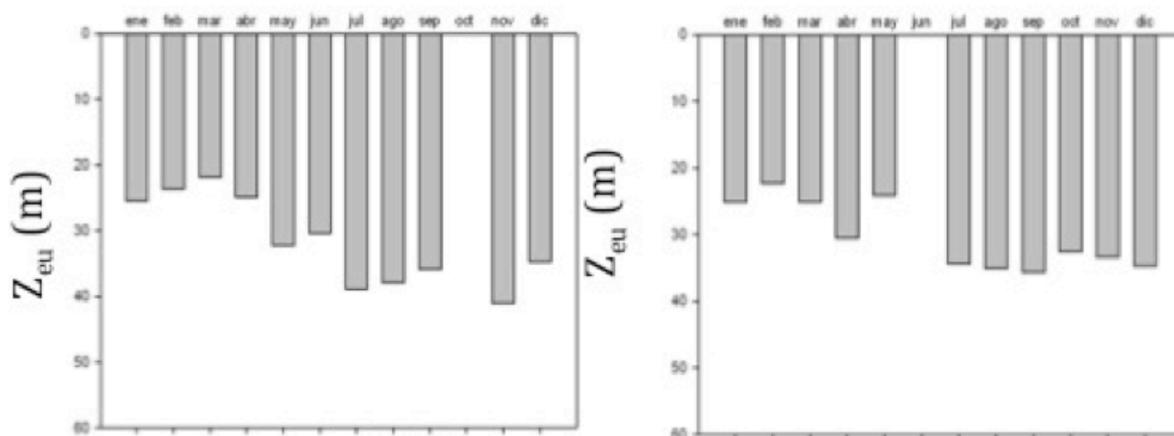


Imagen 2. Variación de la profundidad de la Z_{EU} en el lago Alchichica durante los dos ciclos anuales: 2004 a la izquierda y 2007 a la derecha.

Se observa una reducción súbita de la Z_{EU} en mayo/junio de 2004 y mayo de 2007; este fenómeno encuentra su explicación en el florecimiento de *Nodularia* aff. *spumigena*, ya que estas cianobacterias poseen aerotopos que les permite flotar y posicionarse cerca de la superficie del lago formando una “nata”, lo que da por

resultado la disminución de la penetración de la luz y, por ende, de la Z_{EU} . Al decaer el florecimiento, la Z_{EU} retoma la tendencia de incremento hasta fin de año. En 2007 se aprecia una reducción de la Z_{EU} en agosto, mismo mes en el que se presentó una disminución de la temperatura considerable respecto al mes anterior. Este fenómeno encuentra su posible explicación en la cantidad de luz que pudo llegar al cuerpo de agua, posiblemente porque las condiciones meteorológicas pudieron causar una reducción de la cantidad y calidad de luz que llegó al lago.

Temperatura

Alchichica es un lago monomítico cálido, con la época de circulación asociada al invierno hemisférico y a la latitud tropical, esto es, aproximadamente entre los meses de enero y marzo (Imagen. 3 y 4).

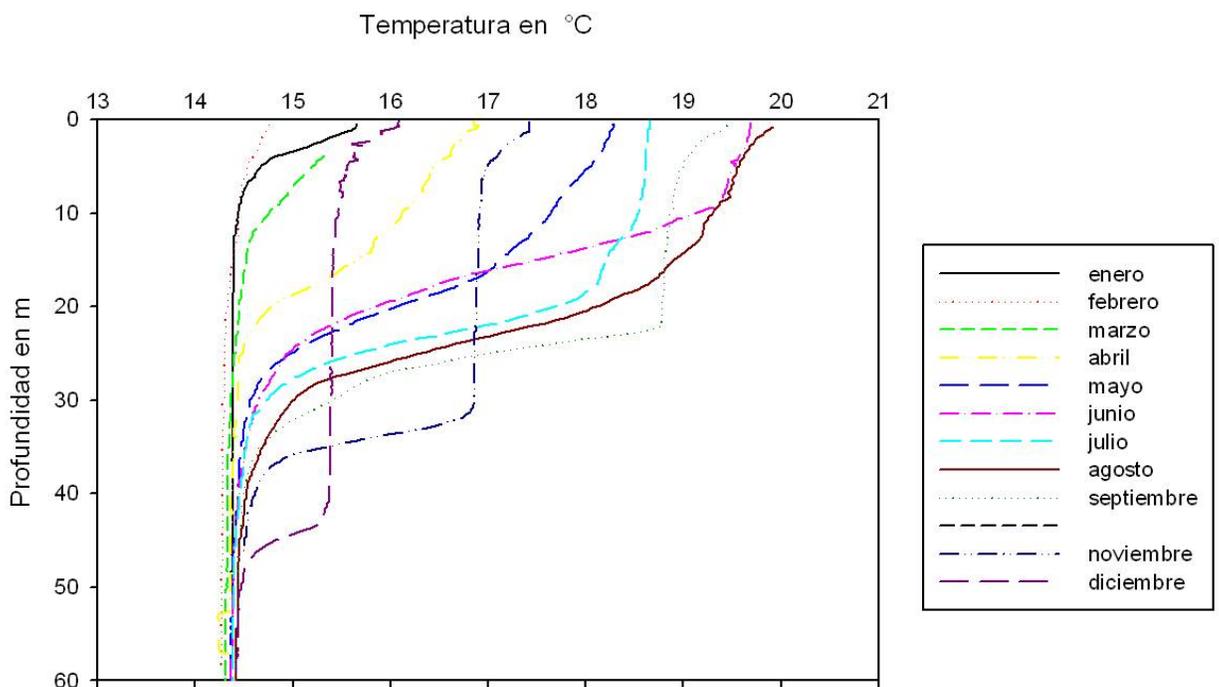


Imagen 3. Perfiles de temperatura en el Lago de Alchichica a lo largo del 2004

Después de la circulación, en los meses de abril y mayo se observó una época de transición entre la circulación y la estratificación, la estratificación temprana, con la presencia de una termoclina incipiente. De junio a octubre se aprecia una estratificación bien definida en la que se distinguen las tres capas características (epilimnion, metalimnion e hipolimnion). Finalmente, a partir de noviembre y particularmente en diciembre, la estratificación se debilita (última fase de la estratificación tardía) para dar paso al nuevo periodo de circulación entre fines de diciembre y principios de enero, con base en los datos recabados para este trabajo.

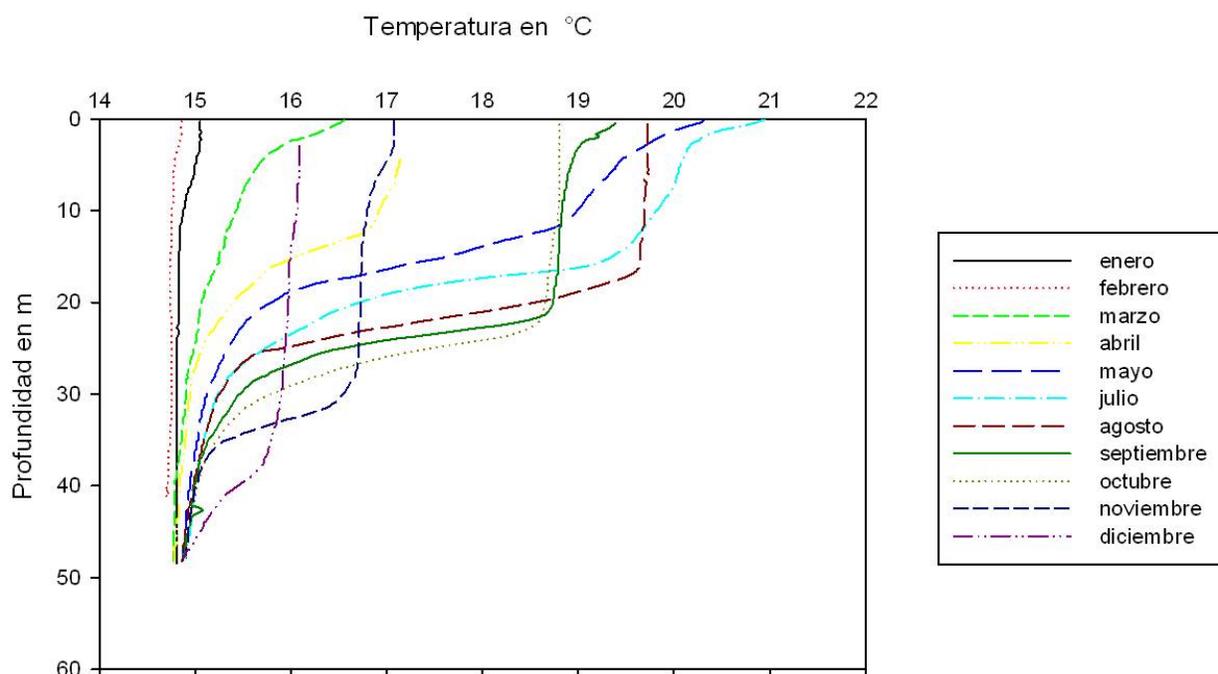


Imagen 4. Perfiles de temperatura en el Lago de Alchichica a lo largo de 2007.

La ubicación de la termoclina en ambos años varía –se profundiza conforme avanza el año- respecto a la época del año. En ambos años, durante los tres primeros meses como el lago se encuentra circulando y, por ello, no hay termoclina. Posteriormente, la termoclina se presenta en una zona superficial, localizándose alrededor de los 5 m; en los siguientes meses se puede observar en las gráficas la presencia de una termoclina que osciló entre los 15 m y 20 m en el año 2004 y sobre los 15 m en el año 2007. Después, la termoclina incrementa su profundidad iniciando en los 20 m (julio) y terminado a los 40 m (diciembre) en el año 2004; por otro lado, en

el 2007 los valores se establecieron en los 19 m (julio) y terminando con valores de 40 m (diciembre).

Capa de mezcla (Z_{MIX})

La Z_{MIX} abarcó toda la columna de agua en el periodo de circulación. Durante la transición de la mezcla a la estratificación, la Z_{MIX} disminuyó, abarcando hasta los 12-15 m de profundidad para posteriormente incrementarse en grosor a lo largo de la estratificación bien establecida, hasta alcanzar un máximo de 35-36 m durante la estratificación tardía.

Oxígeno disuelto (OD)

El OD mostró un patrón con dos etapas bien definidas. La primera etapa se presentó en los primeros meses del año, que corresponden a la etapa de circulación, durante los cuales se presentan valores homogéneos y elevados de OD a lo largo de toda la columna de agua. En cuanto empieza la estratificación, aparecen los primeros registros de hipoxia/anoxia cercanos al fondo del lago, para luego abarcar todo el hipolimnion. Por otro lado, en la Z_{MIX} las concentraciones de OD se mantienen elevadas y alrededor de la saturación. En el metalimnion se presenta una marcada oxiclina. Esta segunda etapa da inicio en el mes de abril y abarca hasta el mes de diciembre (Imagen. 5). Los perfiles de OD ratificaron que los meses de enero a marzo correspondieron a la época de circulación.

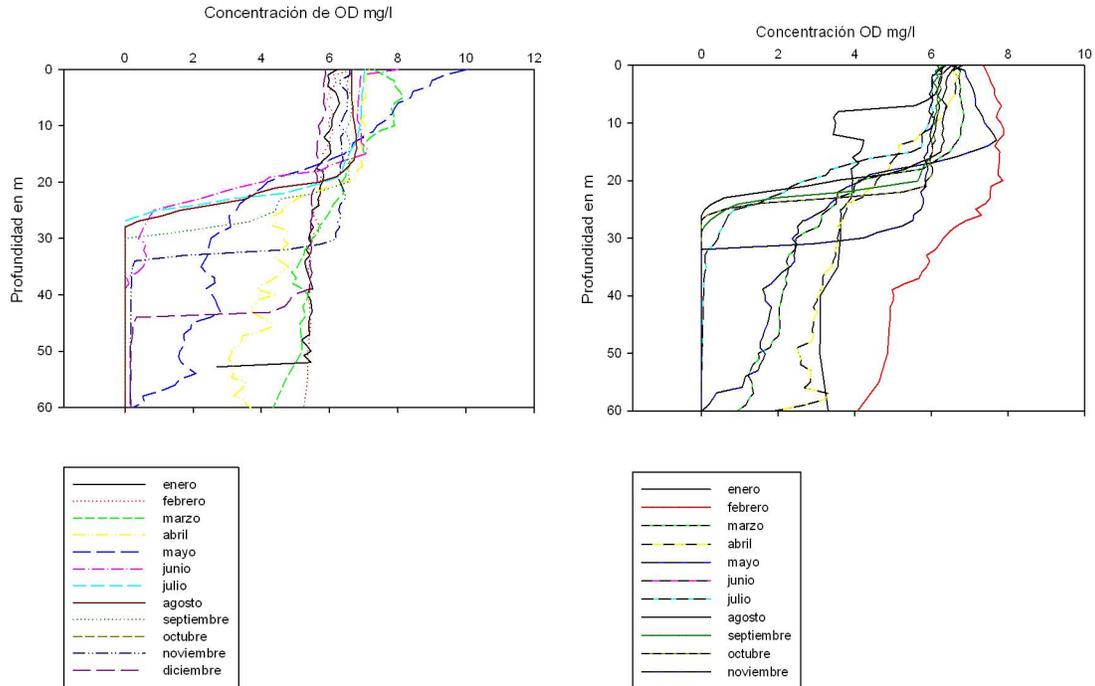


Imagen 5. Perfiles de la concentración de oxígeno disuelto (OD) en el lago Alchichica: a) 2004 y b) 2007

Clorofila *a* (Clor-*a*)

Respecto a la concentración y distribución vertical de la concentración de la Clor-*a*, se observó un patrón claro con tres etapas principales: 1) durante la circulación, la concentración de la Clor-*a* fue elevada y se distribuyó más o menos en forma homogénea a lo largo de la columna de agua; 2) en la estratificación temprana se observó una concentración mayor de Clor-*a* en la capa superficial (de la superficie a aproximadamente los 10m de profundidad) la cual disminuye drásticamente por debajo de ésta; y 3) durante la estratificación tardía se desarrolló un máximo profundo de clorofila (DCM) en el metalimnion, que alcanzó las concentraciones más elevadas entre septiembre y octubre para el año 2004 y entre octubre y noviembre para el año 2007 (Imagen 6 e Imagen 7).

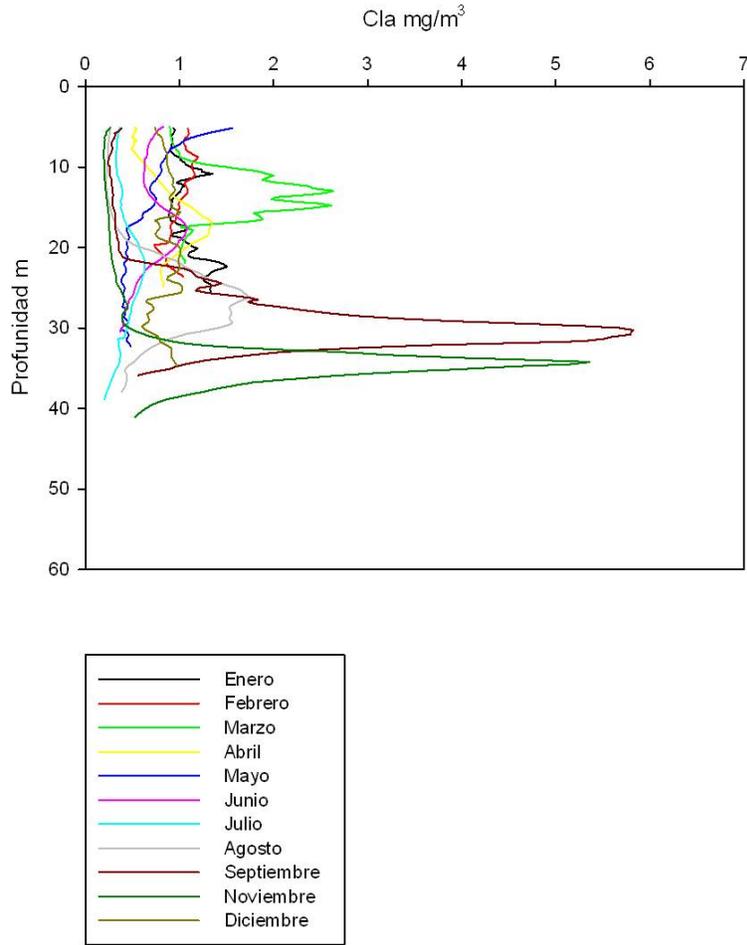


Imagen 6. Perfiles de la concentración de clorofila a (Clor-a) en el lago Alchichica durante el 2004

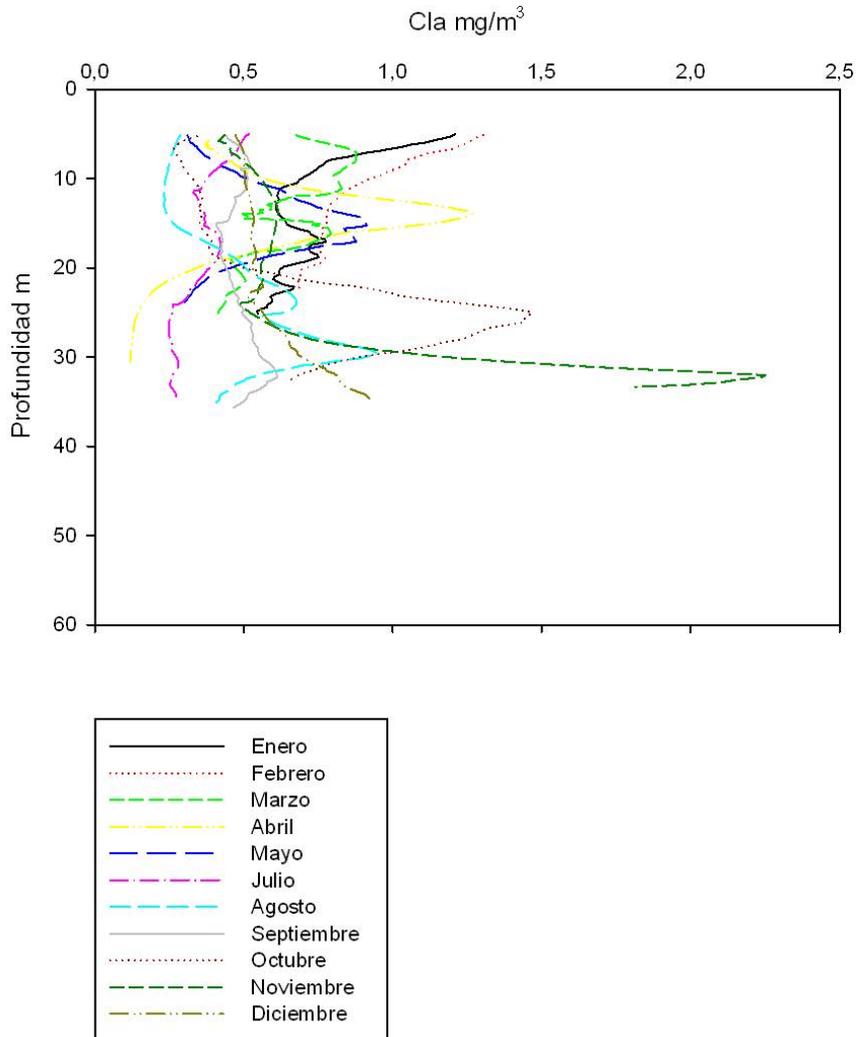


Imagen 7. Perfiles de la concentración de clorofila a (Clor-a) en el lago Alchichica durante el año 2007

La concentración de Clor-a integrada por unidad de área presentó valores más altos en el año 2004 y menores en 2007. En el 2004 la concentración promedio anual de la Clor-a integrada fue de $22 \pm 7 \text{ mg m}^{-2}$ y los valores fluctuaron entre los 14 mg m^{-2} y los 39 mg m^{-2} en julio y septiembre, respectivamente. En 2007 la concentración promedio anual de la Clor-a integrada fue de $15 \pm 3 \text{ mg m}^{-2}$ y los valores para este año oscilaron entre 10 y 21 mg m^{-2} , correspondiendo a julio y noviembre, respectivamente (Imagen. 8).

El comportamiento reflejado en las gráficas de la concentración de Clor-a integrada por unidad de área describe un comportamiento que se muestra como una ciclicidad anual, aunque cabe hacer mención que entre los años 2004 y 2007 muestran diferencias considerables en la magnitud de los valores registrados. Durante la circulación se presentaron los valores más elevados asociados al florecimiento de diatomeas; para el año 2004 se puede observar un pico al inicio de éste, mientras que en el año 2007 se registró ligeramente un pico en los primeros meses. Durante la estratificación bien establecida/tardía se forma un DCM que presenta un máximo entre septiembre y noviembre. Hacia fin de año, generalmente en diciembre, se da un incremento que revela el inicio del nuevo florecimiento de diatomeas. Esto fue claro en 2004 pero es muy probable que en 2007 el florecimiento de diatomeas haya iniciado con posterioridad (p.ej., enero de 2008), por lo cual no se vio reflejado de manera tan evidente a final de ese año.

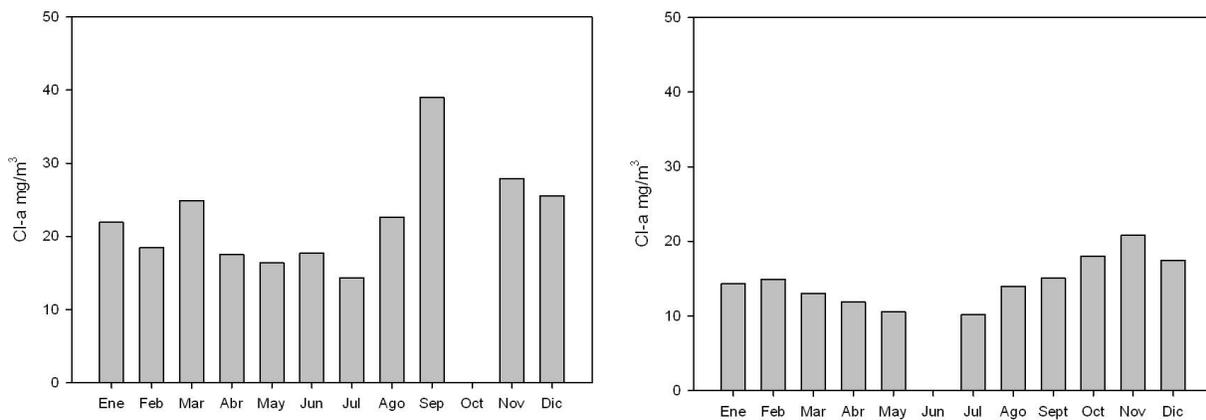


Imagen 8. Concentración de clorofila a (Clor-a) integrada por unidad de área en el lago Alchichica durante el año 2007.

Tabla 1 Clorofila integrada por unidad de área durante los años 2004 y 2007 (ND, no determinado)

	2004	2007
Enero	23.4	15.1
Febrero	20.4	15.3
Marzo	25.9	13.7
Abril	25.9	13.1
Mayo	12.2	9.9
Junio	12.4	ND
Julio	9.8	11.5
Agosto	21.1	5.8
Septiembre	21.1	14.7
Octubre	ND	19.1
Noviembre	25.1	19.1
Diciembre	26.09	17.1

Un comportamiento que se deduce en las gráficas es la reducción considerable de los valores de Clor-*a*, entre los meses de abril y mayo lo que podría vincularse con el florecimiento de la cianobacteria *Nodularia* aff. *spumigena*. Hay dos razones para esta disminución: 1) *N. aff. spumigena* tiende a acumularse cerca de la superficie y en la limpieza de datos, al eliminar los registros de los primeros 5 m, parte de este florecimiento no se toma en cuenta, y 2) el pigmento fotosintético principal de las cianobacterias no es la Clor-*a*, sino la ficocianina mientras que los registros del PNF-300 son específicamente para Clor-*a*. Ambos problemas conllevan –seguramente- a una subestimación de la concentración de biomasa fotosintética durante el florecimiento de las cianobacterias (Tabla 1 y 2).

Tabla 2. Promedios de los valores integrados de clorofila a (mg m^{-2}) durante los dos años de estudio.

	Media	Desv. Est.	Max.	Min.
2004	20.7	6.3	19.2	5.9
2007	14.1	3.7	28.0	9.9

Producción primaria (PP)

La PP en el lago de Alchichica varió estacionalmente y presentó diferencias entre ambos años. La comparación hecha entre ambos años arroja que los valores mayores registrados se dieron en el 2004 y particularmente, en la época de la estratificación tardía, cuando se obtuvieron los valores más altos asociados al DCM, seguidos de los valores registrados durante la etapa de circulación de enero a marzo asociados al florecimiento de diatomeas.

Los valores puntuales de PP para el año 2004 mostraron una amplia variación entre $0.01 \text{ mg C m}^3 \text{ h}^{-1}$ y $113 \text{ mg C m}^3 \text{ h}^{-1}$. Se pueden identificar cuatro picos de PP a lo largo del año: enero fue uno de los meses que registró uno de los valores mayores de PP. Este mes corresponde a la época de mezcla del lago donde se desarrolla el florecimiento de diatomeas. Por otro lado, destacan por sus valores reducidos los meses de abril y mayo asociado al florecimiento de *Nodularia*, aunque fue julio el mes en el que se registró el valor de PP menor por las razones que se explicaron anteriormente; después de julio se observa una tendencia a un incremento de los valores de PP conforme se desarrolla el DCM, siendo el mes de diciembre el que mostró el valor más alto durante todo el año.

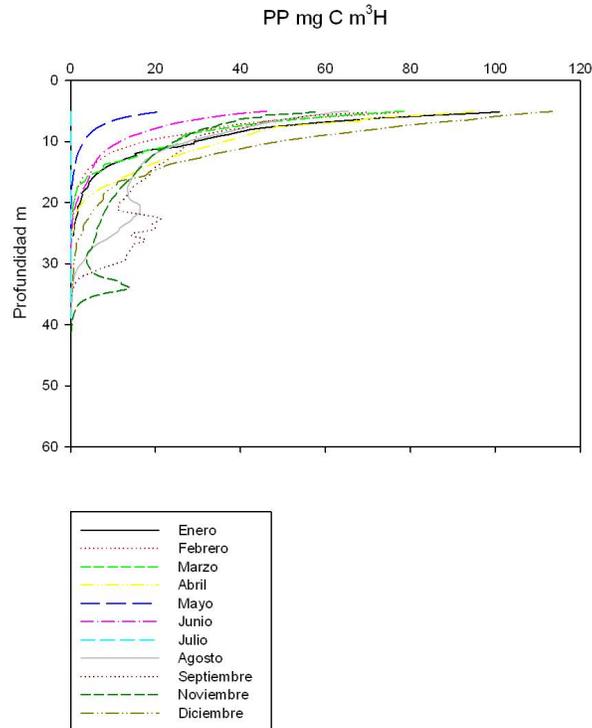


Imagen 9. Perfiles verticales de productividad primaria (PP) en el lago Alchichica durante el año 2004.

A lo largo del año 2004, los valores de PP más elevados se midieron en la porción superior de la zona eufótica; asimismo, durante la estratificación bien establecida y tardía, se encontraron en la base de la zona eufótica, asociados a la formación del DCM, el cual se ubicó entre la porción central y base del metalimnion (Imagen. 9). En la gráfica se puede observar que a pesar de que la PP aumenta en el DCM, sin embargo, no deja de haber un pico en la capa superficial.

En el 2007 los valores puntuales de la PP fluctuaron entre los 8 mg de C m⁻³ h⁻¹ y 126 mg de C m⁻³ h⁻¹, siendo agosto el mes con el valor más bajo y noviembre con el más alto (Imagen. 10). Al igual que para 2004, pero con cifras menores, los valores más elevados de la PP se midieron en la porción superior de la zona eufótica, mientras que los valores asociados al DCM fueron notablemente menores comparados con los de 2004.

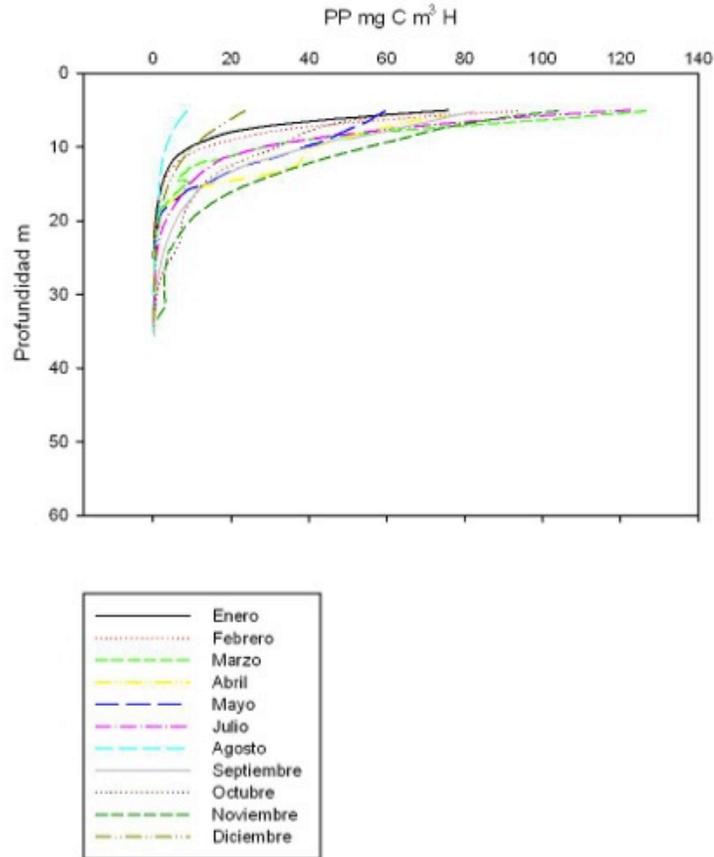


Imagen 10. Perfiles verticales de productividad primaria (PP) en el lago Alchichica durante el año 2007.

Con los datos obtenidos en este trabajo se realizó un Análisis de Componentes Principales donde se consideraron los valores de PP integrados por unidad de área de los dos años, los valores de Z_{EU} , y de Z_{MIX} de los dos años, más los promedios de temperatura y OD de la Z_{MIX} de los dos años.

Los primeros dos componentes del ACP de los meses de los años 2004 y 2007 explican el 98.21 % de la varianza total, encontrándose la mayor parte en el primer componente (90.56) (Imagen.11).

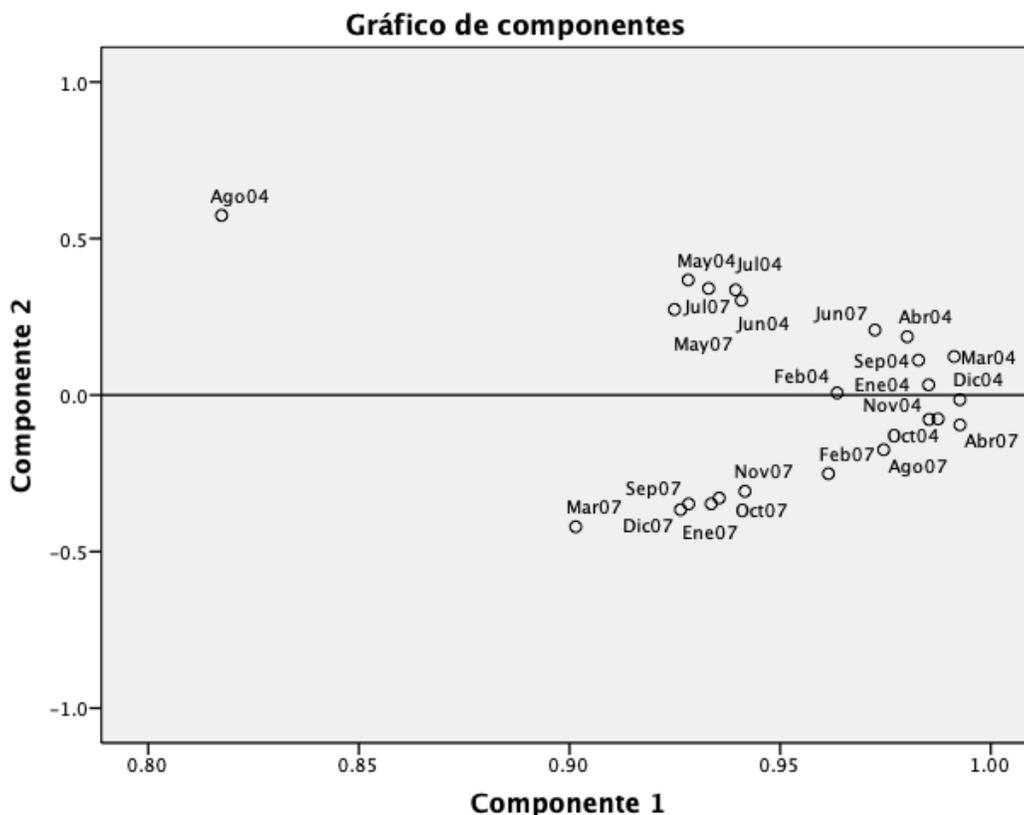


Imagen 11. Gráfico del análisis de componente principales con base en las variables ambientales, concentración de Clor-a y PP

La PP es la variable que mayor peso contribuye en el componente uno, donde se presentan los meses con una PP mayor en el lado derecho del eje (Fig. 10). En el componente dos la concentración de Clor-a es la variable que mayor peso tiene. Las concentraciones mayores de Clor-a se encuentran hacia el lado positivo del componente dos (Imagen. 11). Lo anterior muestra que la diferencia entre ambos años está dada principalmente por la producción primaria siendo mayor en el 2004 que en el 2007, de la misma manera que la concentración de la Clor-a es mayor durante el 2004 que en el 2007.

La integración de los valores de PP por unidad de área (Fig. 11) mostraron que en 2004 ésta fluctuó entre 50 y 634 $\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$, con un promedio de $355 \pm 181 \text{ mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$, mientras que para 2007 fluctuó entre 52 $\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$ y 696 $\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$ con un promedio de $315 \pm 203 \text{ mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$.

Los registros analizados muestran que el valor más alto de PP integrada se encuentra en el mes de diciembre del año 2004, con un valor de 634 $\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$ y en el mes de noviembre de 2007, con un valor de 696 $\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$. La comparación entre

ambos años muestra una mayor PP durante el 2004; lo anterior concuerda con los registros analizados para ambos años de Clor-*a*, donde el 2004 contó con valores más elevados. (Imagen 8 y 12).

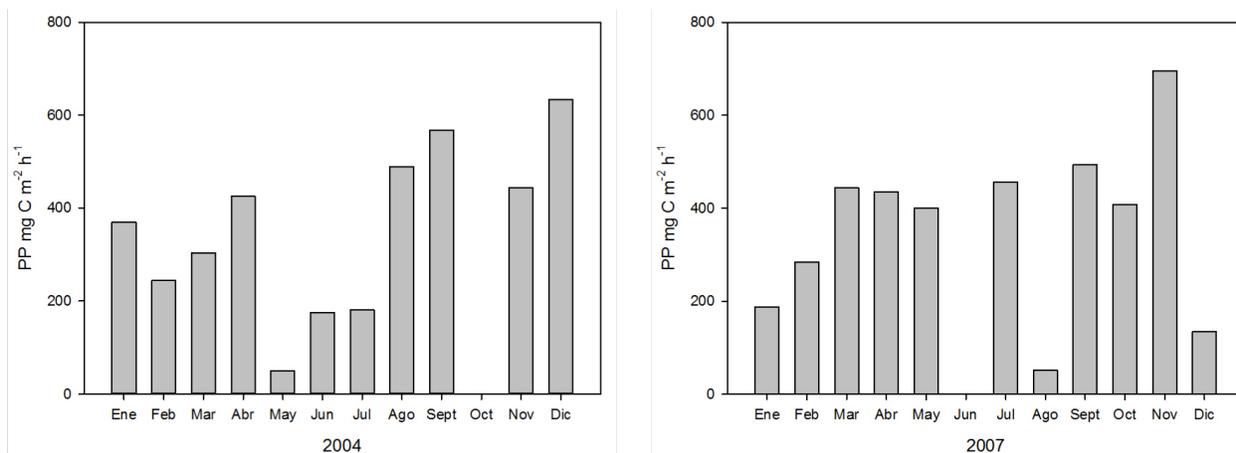


Imagen 12. Producción primaria (PP) integrada por unidad de área para 2004 (a) y para 2007

Al hacer la comparación entre los años 2004 y 2007, se observan valores mayores para 2004 y por ende es un año más productivo, sin embargo las diferencias entre los dos años analizados no son tan grandes como para establecer el criterio de años contrastantes en PP, se puede observar está comparación de los valores mensuales de la integración de PP a lo largo del 2004 y 2007, donde la gráfica muestra una ligera tendencia hacia el primer año (Imagen. 12), hay tres meses en los que el 2007 supera en valores, sin embargo la suma total de los valores es mayor para el 2004 (Tabla 3).

En el año 2004 se pueden describir cuatro etapas o picos para la PP: el primero se presenta en la época de circulación del lago con el florecimiento de diatomeas, en los meses de enero y de marzo; el segundo pico se registra en los meses de abril y mayo con el florecimiento de *Nodularia* aff. *spumigena*; el tercero durante los meses de agosto y septiembre, asociado al DCM, y el último pico se presenta en el mes de diciembre, con el inicio de la nueva temporada de circulación.

Tabla 3. Producción primaria integrada por unidad de área (mg C m⁻² h⁻¹) durante los años 2004 y 2007. (ND= No determinado)

	2004	2007
Enero	369	188
Febrero	244	238
Marzo	304	443
Abril	425	435
Mayo	50	400
Junio	176	ND
Julio	181	456
Agosto	488	51
Septiembre	567	493
Octubre	ND	407
Noviembre	444	696
Diciembre	634	134

De manera análoga, para el año 2007 los cuatro picos de PP fueron: el primero, en la época de circulación del lago con el florecimiento de diatomeas, en los meses de febrero y marzo; el segundo pico se registró en abril asociado al florecimiento de *N. aff. spumigena*; el tercer pico se observa en septiembre, asociado al DCM, y el último pico se tiene en el mes de noviembre, una vez más con el inicio de la nueva temporada de circulación.

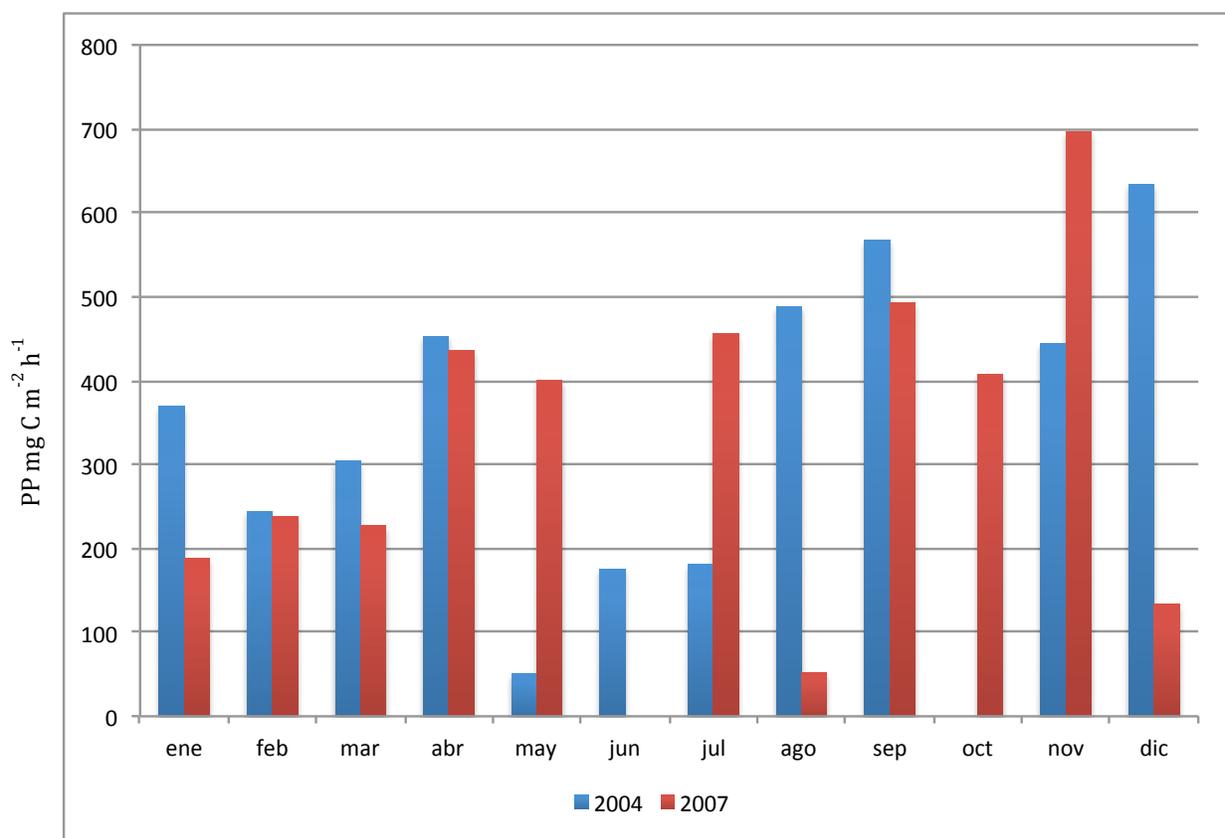


Imagen 13. PP integrada por unidad de área ($\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$) durante los años 2004 y 2007.

Para ambos años, el periodo más productivo se da a finales del año, diciembre en el 2004 y noviembre en el 2007; estos meses coinciden con el final de la época de estratificación del lago, cuando la Z_{MIX} es más profunda y se erosiona la termoclina, permitiendo que parte de los nutrientes atrapados en el metalimnion pasen al epilimnion, favoreciendo el inicio del florecimiento invernal de diatomeas con el correspondiente crecimiento fitoplanctónico.

Tabla 4. Promedios de los valores integrados de PP $\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$ durante los años de estudio.

	Media	Desv. Est.	Max.	Min.
2004	353	180	634	50
2007	358	186	696	52

El promedio de la PP para el 2004 fue de $355 \pm 181 \text{ mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$ y para el 2007 el promedio fue $315 \pm 203 \text{ mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$ (Tabla 4). A pesar de que el promedio de la PP para 2004 resulta mayor que para 2007, ambos años resultan ser parecidos considerando las amplias desviaciones estándar.

Discusión

Los resultados de este trabajo coinciden con la descripción hecha en estudios previos de la dinámica limnológica del lago. Los parámetros de PAR, temperatura y oxígeno disuelto mostraron un comportamiento análogo en los años 2004 y 2007 y similar a lo descrito previamente. La temperatura resultó homogénea durante la circulación y la columna permanece bien oxigenada. En la etapa de estratificación de los años 2004 y 2007 se detectó un comportamiento similar. En la etapa de estratificación temprana se empezó a marcar una termoclina incipiente y los valores de oxígeno disuelto en la zona más profunda del lago fueron disminuyendo respecto a la época de mezcla. En la estratificación bien establecida se desarrolla una termoclina bien marcada y el hipolimnion se torna totalmente anóxico. En la estratificación tardía, la termoclina se profundiza y debilita mientras que el hipolimnion permanece totalmente anóxico (Villarreal-Quintero *et al.*, 2013, Vilaclara *et al.*, 1993, Alcocer *et al.*, 2000).

Analizando las tasas de producción primaria integradas por unidad de área y por hora, el lago Alchichica se ubica dentro de los lagos con baja productividad (2004 = $355 \pm 181 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ y 2007 = $315 \pm 203 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) al ser comparado con valores de PP reportados en otros lagos tropicales, por ejemplo, el lago africano Kainji que ha registrado valores de $300 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ y que se considera un lago poco productivo comparado con otros lagos africanos eutróficos (Ndebele *et al.*, 2010) con tasas de valores de mucho mayor orden (p.ej., Lago Nasser, Tanganyka y Oloiden, con valores mayores a $4,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). González *et al.*, (2015) reportan que el Lago Alchichica puede considerarse como mesotrófico de acuerdo con su PPN lo cual difiere de lo encontrado en el presente estudio.

La dinámica de la PP en Alchichica presentó un comportamiento similar en ambos años. Sin embargo y a pesar de presentar similitudes, los valores de PP registrados varían en ambos años 2004 y 2007, lo cual sugiere que existen variables que definen la intensidad del proceso, como también encontraron Adame y colaboradores (2008) en referencia a la concentración de la Clor-*a*. Seguramente y como lo mencionan Lewis (1974) y Pollinger (1986), la influencia de los factores abióticos como la luz, temperatura, hidrología y otros son de relevancia en las fluctuaciones temporales de las tasas de productividad en el lago.

Talling (1998) y Lewis (2000) sugieren que una tasa de producción bruta máxima diaria en lagos con condiciones óptimas puede llegar a los $10,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Para poder alcanzar estos valores se requiere de las siguientes condiciones: una capa de mezcla delgada, temperatura cálida, luz intensa a lo largo del día, saturación de nutrientes y, además, contar con concentraciones mayores a $200 \text{ mg Clor-a m}^{-2}$. En algunos de los grandes lagos africanos se han registrado tasas de PP bajas, a pesar de tener altas concentraciones de Clor-a en las zonas pelágicas, tal es el caso del Lago Victoria o el Lago Kivu (Darchambeau *et al.*, 2014). Esto muestra que las tasas de PP altas no están necesariamente asociadas a altas concentraciones de Clor-a en un lago.

Para el lago Alchichica se ha reportado un comportamiento de monomixis cálida (Alcocer *et al.*, 2000), el cual tiene una alternancia anual entre la época de mezcla durante la temporada fría y seca del año y el de estratificación durante la temporada cálida y húmeda, lo que deriva en consecuencias en los procesos fotosintéticos y de producción fitoplanctónica en los lagos (Guildford *et al.*, 2007), por lo que las fluctuaciones de la PP pueden ser resultado del balance entre la intensidad y disponibilidad tanto de la luz como de los nutrientes. Por ejemplo, las condiciones de mezcla en el lago propician un retorno de nutrientes hacia las capas superiores, necesarios para el crecimiento algal provenientes del hipolimnion; pero al mismo tiempo, la cantidad de luz es menor asociada al invierno, así como a que aumenta la turbidez –biogénica- derivada del florecimiento de diatomeas; lo anterior es la causa de la disminución de la Z_{EU} .

En este estudio se observan los picos más elevados en PP durante la etapa de la estratificación bien establecida y tardía; estos picos coinciden con la época de lluvia y post-lluvia; se ha descrito con anterioridad esta característica de que la lluvia es un factor que ayuda a incrementar la PP en lagos tropicales, habiéndose observado en algunos lagos africanos (Langenberg *et al.*, 2003; Melack, 1979). En general, puede asociarse esta característica con la mayor disponibilidad de nutrientes en el cuerpo de agua. Aunque es probable que durante la época de lluvia la PP se vea limitada por la cantidad de luz que llega al cuerpo de agua y la profundidad que la misma pueda alcanzar, así como las partículas en el cuerpo de agua que reducen la transparencia de ésta (Imagen. 8). El pico que se da al final de ambos años puede explicarse ya que, después de la época de lluvia, las condiciones son mucho mejores en cuanto a

disponibilidad de nutrientes y calidad de luz, lo que permite que se dé este pico elevado. A finales del año se acerca la etapa de circulación del lago, la Z_{MIX} de incrementa y se erosiona la termoclina, con lo que se liberan nutrientes a la columna de agua y con ello se propicia una mayor PP.

Las condiciones de mezcla en el lago aumentan la relación $Z_{MIX}: Z_{EU}$ y de esta manera, la Z_{MIX} actúa tanto de manera positiva como negativa para el fitoplancton (Imagen. 3); por un lado facilita la entrada de nutrientes hacia la zona eufótica y por otro, puede transportar a las algas hacia aguas más profundas intensifican en la zona de aguas abiertas y profundas de los lagos tropicales (Wondie *et al.*, 2007). Sin embargo, en esta condición se ve favorecido el florecimiento de las diatomeas en la época de circulación en el Lago Alchichica, debido a que este grupo de algas resultan menos afectadas por la limitación de la luz en comparación con otros grupos fitoplanctónicos, lo que se suma a su resuspensión en la columna de agua que les brinda la mezcla, lo que permite disminuir sus tasas de sedimentación (Reynolds, 1984; Lewis, 1987; Reynolds, 2006). De igual forma, Bergamino *et al.*, (2010) y Darchambeau *et al.*, (2014) han reportado la dinámica fitoplanctónica en ambientes limitantes de luz, tal como ocurre en el lago tropical Tanganica, África, en donde existe una clara alternancia entre la época seca con diatomeas y la lluviosa con cianobacterias, y que incluso pueden dirigir los cambios anuales en la producción primaria del lago.

En la época de estratificación las condiciones de disponibilidad de luz y nutrientes cambian, pues hay una disminución de la relación $Z_{MIX}: Z_{EU}$ en el Lago, la cual se reduce de manera drástica durante la etapa temprana de la estratificación, y es en ese momento que se han detectado grandes densidades –florecimiento- de la cianobacteria con capacidad fijadora de nitrógeno *N. aff. spumigena* en el Lago Alchichica, derivado de que el nitrógeno se vuelve un recurso limitante, aumenta la temperatura y la luz en la columna de agua (Oliva *et al.*, 2001). Estudios previos demuestran que la composición fitoplanctónica en el lago Alchichica se encuentra asociada con el régimen termal (Oliva *et al.*, 2001). Darchambeau *et al.*, (2014) demostraron que la comunidad del fitoplancton del Lago Kivu, África, muestra cambios estacionales, y la estructura algal es una excelente variable de predicción a corto y largo plazo para conocer la variación de la PP, pues está significativamente correlacionada con las tasas fotosintéticas de las algas.

Los promedios mensuales de los años analizados de la PP integrada (Imagen. 12) se pueden vincular a la dinámica que tiene la composición del fitoplancton en el lago, pues esta última ajusta con una parte del comportamiento de mayor producción en el Lago Alchichica; uno de ellos se registra en marzo, a finales del periodo de circulación, asociado al florecimiento formado en mayor parte por diatomeas descrito en el lago durante la temporada fría y seca, que se distribuye verticalmente en prácticamente toda la columna de agua (Adame *et al.*, 2008; Ardiles *et al.*, 2012); el segundo se presenta entre agosto y diciembre en el periodo de estratificación, se asocia a la formación del DCM conformado principalmente por diatomeas (Oliva *et al.*, 2001; Adame *et al.*, 2008). Hay que hacer mención que, en ambos casos, en el florecimiento de diatomeas y el DCM, la especie que domina en biomasa es *Cyclotella alchichicana*. Recientemente, González *et al.*, (2015) encontraron resultados similares en los incrementos intra-anales de PP en el Lago Alchichica asociada al régimen termal, pero registraron un tercer pico durante la estratificación temprana asociado al florecimiento de cianoprocariontas (i.e., *N. aff. spumigena*). Es importante recordar que en este estudio y como se mencionó antes, la dinámica intra-anual tanto de la PP como de la Clor-a integradas no mostraron un aumento entre abril y junio, que son los meses en donde se ha reportado el desarrollo de la cianobacteria *N. aff. spumigena* (Lugo *et al.*, 1999; Oliva *et al.*, 2009), e incluso fueron los meses con los valores más bajos del año. La respuesta a ello recaer en que, como se explicó antes, el florecimiento de cianobacterias se concentra en la superficie y es probable que durante el proceso de limpieza de los datos que contempló la eliminación de los primeros 5 m, se haya perdido la señal.

Para algunos lagos tropicales se han descrito dos puntos importantes en el análisis de su PP anual. Para el Lago Lanao, Filipinas (Lewis, 1973), por ejemplo, se han descrito factores que afectan la cantidad o bien la calidad de la oferta de recursos para el fitoplancton (los mecanismos de control de crecimiento) y los factores que se asocian con la cantidad o calidad que influyen en la pérdida de fitoplancton. Estas dos categorías abarcan todas las fuentes obvias de los cambios ambientales, excepto la temperatura, factor que puede afectar el crecimiento y la pérdida de fitoplancton (Lewis, 1974); la temperatura en Alchichica varía poco por lo que es probable que afecte a la

comunidad fitoplanctónica de manera indirecta a través del patrón térmico (estratificación, circulación) de este lago.

Los dos mecanismos importantes para el control del crecimiento del fitoplancton son la disponibilidad de la luz del Sol, factor que se vuelve condición al ser el agente de control predominante durante la época en que el lago no está térmicamente estratificado, y la disponibilidad de nutrientes, o factor que asimismo condiciona el crecimiento del fitoplancton durante la época en que el lago está térmicamente estratificado (Lewis, 1974). Estos dos factores varían a lo largo del año; la disponibilidad de la luz registrará cambios dependiendo la época estacional en la que se encuentre y la disponibilidad de nutrientes encuentra su variación en el consumo de nutrientes por parte del fitoplancton y en la disponibilidad, que está dada por la capacidad y velocidad de reciclamiento de éstos. Para el lago Alchichica se pueden observar los siguientes eventos: a) al inicio de la estratificación, aproximadamente en los meses de abril-mayo, cuando se desarrolla el florecimiento de *N. aff. spumigena*, y cuya persistencia está limitada por la cantidad de fósforo disponible y b) durante la estratificación bien establecida, el desarrollo del DCM integrado principalmente por la diatomea *C. alchichicana*.

Estudios previos indican que los lagos tropicales registran una PP mayor que los templados, cuando los templados presentan una PP de alrededor de 0.01 a 3.6 g C m⁻² d⁻¹. En la Tabla 3 se presentan valores de algunos lagos tropicales en los cuales se muestran que el Lago Alchichica presenta los valores más bajos. Los lagos que presentan valores muy similares con respecto a Alchichica se interpretan como que presentan el mismo patrón térmico, por ejemplo, el periodo de mezcla de Bosomtwe se presenta durante diciembre y enero y a veces llega hasta marzo, en esta etapa los nutrientes también son recirculados al igual que en Alchichica (Villarreal-Quintero *et al.*, 2013).

En un estudio a largo plazo de la concentración de la Clor-*a*, la PP y la biomasa fitoplanctónica en el lago subtropical Kinneret, Berman *et al.*, (1995) encontraron que en cuanto a la variación estacional se refiere, se presenta un máximo anual fitoplanctónico durante abril y mayo (inicio del periodo de estratificación) que se repitió cada año; sin embargo, no se encontraron tendencias en la variación interanual a largo

plazo, a pesar de que se observaron un incremento en la concentración de fósforo reactivo soluble.

Alchichica resulta estar, a pesar de sus características oligotróficas, entre los más productivos junto con los lagos Nakuru, Mcllwaine y Kinneret; sin embargo, estos últimos presentan una alta productividad debido a las actividades humanas contaminantes, que introducen nutrimentos y materia orgánica (Villarreal-Quintero *et al.*, 2013).

Tabla 5. Valores de PP anuales en diferentes lagos tropicales.

Lago Tropical	PP (g C m ⁻² año)	Referencia
Nakuru (África)	6,750	Vareschi 1982
Mcllwaine (África)	5,250	Robarts 1979
Kinneret (Israel)	1,671	Berman <i>et al.</i> , 1995
Xolotlán (Nicaragua)	6,800	Erikson <i>et al.</i> , 1998
Tana (África)	911	Wondie <i>et al.</i> , 2007
Tangañica (África)	646	Bergamino <i>et al.</i> , 2010
Kivu (África)	620	Darchambeau <i>et al.</i> , 2014
Malawi (África)	462	Guildford <i>et al.</i> , 2007
Alchichica (México)	355 (2004) 315 (2007)	Presente estudio
Bosomtwe (África)	250-300	Awortwi, 2010

En la comparación hecha en la Tabla 3, Alchichica resultó ser el lago menos productivo al presentar los valores más bajos en cuanto a PP se trata, comparado con, por ejemplo, los lagos Lanao y Victoria, que presentan los valores de PP anual mayores. Los valores elevados en esos dos últimos lagos se deben a que tienen zonas con altas concentraciones de nutrientes. Una posible explicación para la alta producción anual de los lagos tropicales es la mayor cantidad de luz solar en las latitudes más bajas que en las latitudes altas (Lewis, 1974). Tal parece ser el caso del lago Lanao, cuya PP es de 5 a 10 veces mayor que un lago templado similar, con transparencia y disponibilidad en los nutrientes similar; la diferencia entre estos ambos

radica en la luz solar total que reciben a lo largo del año, la cual es la mitad de la cantidad que se reciben a 45° de latitud (Lewis, 1973).

En los trópicos y en las latitudes templadas, el fitoplancton está generalmente limitado por la disponibilidad de nutrientes, lo que más bien tiende a reducir su productividad biológica y biomasa; pero su crecimiento se ha asociado también con el incremento de la temperatura del agua y la reducción en la eficacia del reciclamiento de los nutrientes (Guildorf, 2007, Litchman, 1998).

Tabla 6. Valores de PP por día en diferentes lagos tropicales.

Lago Tropical	PP (g C m ⁻² día)	Referencia
George (Uganda)	14	Talling, 1965
Edward (Uganda)	13.8	Talling, 1965
Araguandí (Etiopía)	13-22	Baxter et al., 1965
Ayyangulam (India)	9	Sreenivasan, 1965
Rashitani (Tanzania)	7.5	Melack y Kilham, 1974
Mariut (Egipto)	4.81	Aleem y Samaan, 1969
Nasser (Egipto)	4.41	Samaan, 1971
Nakuru (Kenia)	3.90	Odour y Schagerl, 2007
Elmenteita (Kenia)	3.19	Odour y Schagerl, 2007
Victoria (Uganda)	2.78	Talling, 1965
Albert (Uganda)	2.66	Talling, 1965
Bogoria (Kenia)	2.55	Odour y Schagerl, 2007
Volta (Ghana)	2.25	Viner, 1970
Naivasha Crater (Kenia)	1.84	Melack, 1979
Chad (Chad)	1.69	Lemoalle, 1973
Kivu (Kenia)	1.44	Hecky et al., 1978
Tanganica (Tanzania)	1.4	Hecky et al., 1978
Bosomtwe (Ghana)	1.22-7.85	Awortwi, 2010
Alchichica (México)	1.78-9.22	Villareal et al., 2015.

La baja biomasa fitoplanctónica en los lagos George y Uganda ha sido asociada con la falta de disponibilidad del nitrógeno; de manera similar, en el lago Karina se ha encontrado que la PP está relacionada con la disponibilidad del fósforo. En el lago Alchichica se presentan cuatro picos de biomasa fitoplanctónica -descritos en resultados (Imagen. 8 y 9)- los cuales se encuentran asociadas con la disponibilidad del nitrógeno (diatomeas) y de fósforo (cianobacterias).

En regiones tropicales y subtropicales, el nitrógeno (N) se ha identificado como un nutriente limitante en cuencas hidrográficas donde el terreno es volcánico y el P puede llegar a ser excepcionalmente abundante (Carignan y Planas, 1994). Esto encaja con el Lago Alchichica que es una elevada meseta, lo que hace 100 m.a. fuera un mar somero, en el Mesozoico, hoy en día la roca volcánica cubre la piedra caliza (Oliva *et al.*, 2001). Varios estudios han señalado al N como el nutriente limitante para la producción de biomasa de algas en los lagos tropicales, salinos y de agua dulce. Los pocos estudios que se han realizado en lagos tropicales mexicanos mostraron, en contraste, que el N o bien el P puede estar limitando el crecimiento de algas. Desafortunadamente, no se han desarrollado investigaciones en otro lago subsalino mexicano, para poder comparar con estos supuestos (Ramírez *et al.*, 1996).

Aunque muchos estudios se han llevado a cabo en lagos tropicales y templados, los lagos salinos han mostrado una limitación dependiente de N, se ha descrito una alternancia en el nutriente responsable de acotar el crecimiento de algas en el Lago Alchichica, a través de estudios (Ramírez *et al.*, 1996) se ha podido conocer que en el caso de Alchichica el P limita el crecimiento del fitoplancton en un 42% del tiempo, el N es un factor limitante en un 33% y ambos nutrientes, N y P, son co-limitantes el restante 25% del tiempo. Es bastante probable que la alternancia de nutrientes sea un factor considerable en la limitación del crecimiento del fitoplancton en el Lago Alchichica, por lo que ambos nutrientes son condicionantes naturales (Ramírez *et al.*, 1996).

Por otro lado, también ocurre que los lagos que presentan una PP baja es porque las actividades humanas en la zona son escasas y su reciclamiento de nutrientes no es tan efectivo, además de no presentar una estabilidad con respecto a la radiación solar y ser muy susceptibles al efecto Coriolis o al estrés del viento, ambos relacionados con el espesor de la capa (Lewis, 1987).

Conclusiones

La dinámica de la concentración de Clor-a se asocia los principales eventos fitoplanctónicos (i.e., florecimientos y máximo profundo de clorofila) que han sido descritos previamente para el lago: 1) concentraciones elevadas y más o menos homogéneas a lo largo de la columna de agua en la circulación, 2) concentración elevada en la capa superficial durante la estratificación temprana, 3) concentraciones elevadas en la porción media y base del metalimnion a lo largo de la estratificación bien establecida y tardía y 4) a fines de la estratificación tardía nuevamente se incrementa la concentración de Clor-a a lo largo de la amplia zona de mezcla que dará paso un nuevo florecimiento invernal durante la circulación en ambos años.

La concentración de Clor-a integrada por unidad de área presentó valores más altos en el año 2004 y más bajos en 2007. En el 2004 la concentración promedio anual de la clorofila-a integrada fue de $22 \pm 7 \text{ mg m}^{-2}$ y los valores fluctuaron entre los 14 mg m^{-2} y los 39 mg m^{-2} en julio y septiembre, respectivamente. En 2007 la concentración promedio anual de la Clor-a integrada fue de $15 \pm 3 \text{ mg m}^{-2}$ y los valores para este año oscilaron entre 10 y 21 mg m^{-2} correspondiendo a julio y noviembre, respectivamente.

Los valores de producción primaria también se asocian a estos eventos fitoplanctónicos de manera que durante la circulación los mayores valores se encuentran distribuidos a lo largo de la zona eufótica, en la estratificación temprana se ubican cerca de la superficie, mientras que durante la estratificación bien establecida y tardía si bien sigue presentándose en la capa cercana a la superficie, se observa un incremento en la región del metalimnion, asociado al DCM. En los últimos estadios de la estratificación tardía, desaparece el DCM y se vuelve a distribuir en la amplia capa de mezcla.

La productividad primaria fitoplanctónica integrada por unidad de área se presentó en un promedio global para el 2004 de $355 \pm 181 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, con un intervalo de $51\text{-}684 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ y para el 2007 el promedio fue $358 \pm 186 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ con un intervalo que va de $52\text{-}696 \text{ mg de C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

Respecto a la comparación de los años 2004 y 2007, si bien presentan concentraciones de clorofila a “contrastantes”, los valores de productividad primaria fitoplanctónica son relativamente similares y no muestran diferencias radicales como se

indicó en la hipótesis al inicio de este proyecto. Los valores registrados de PP en el lago Alchichica son relativamente altos pero similares a los lagos tropicales, en particular los de un estado trófico similar (oligotróficos).

Bibliografía

- Adame M., Alcocer J., Escobar E. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology*. 53: 22-31
- Aleem A. A., Samaan. A.A. 1969. Productivity of Lake Mariut, A. R. E. Parte II, Primary Production. *International Review of Hydrobiology*. 54:491-527.
- Alcocer J., Lugo A., Escobar E., Sánchez R., Vilaclara F.G. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, México. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologie*. 27: 3166-3169
- Ardiles V., Alcocer J., Vilaclara F.G. Oseguera L, Velasco L. 2012. Diatom fluxes in a tropical, oligotrophic lake dominated by large-sized phytoplankton. *Hidrobiología*. 679: 77-90
- Awortwi F.E. 2010. Spatio-temporal variability of phytoplankton community species composition, biomass and primary productivity of Lake Bosomtwe (Ghana). Tesis de Doctorado. Kwame Nkrumah, University of Science and Technology. Ghana.
- Baxter R. M., Prosser M.V., Talling J.L., Wood B.B. 1965. Stratification in tropical African lakes at moderate altitudes (1500-2000 m). *Limnology and Oceanography*. 10:510-520
- Bergamino N, Horion S., Stenuite S., Cornet Y., Loïselles S., Plisnier P.D., Descy J.P. 2010. Spatio-temporal dynamics of phytoplankton and primary production in Lake Tanganyika using a MODIS based bio-optical time series. *Remote Sensing of Environment*. 114: 772–780
- Berman T., Stone L., Yacobi Z., Klapan B., Schlichter M., Nishiri A., Pollinger U. 1995. Primary production and phytoplankton in Lake Kinneret. A long term record (1972-1993). *Limnology and Oceanography*. 40: 1064-1076
- Brylinsky M. 1980. Estimation of the productivity of lakes and reservoirs. The functioning of freshwater ecosystems. *Cambridge University Press*. N.Y pp. 588.
- Carignan R., Planas D. 1994. Recognition of nutrient and light limitation in turbid mixed layers: three approaches compared in Paran floodplain (Argentina). *Limnology and Oceanography*. 39: 580–596

- Chamberlin W., Booth C., Kiefer A., Morrow J., Murphy R. 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis and chlorophyll in the sea. *Deep-Sea Research*. 37(6): 951-973
- Darchambeau F., Sarmiento H., Descy J.P. 2014. Primary production in a tropical large lake: The role of phytoplankton composition. *Science of the Total Environment*: 473-473, 178–188
- Dokulil M., Silva I, Bauer K. 1983. An assessment of the phytoplankton biomass and primary productivity of Parakrama Samudra, a shallow man-made lake in Sri Lanka. In: Schiemer F. (eds) *Limnology of Parakrama Samudra — Sri Lanka. Developments in Hydrobiology*. vol 12. Springer, Dordrecht
- “El universal <https://www.eluniversal.com.mx/primer-plana/2013/impreso/paisajes-geologicos-patrimonio-despreciado-42832.html>”
- Erikson R., Hooker E., Mejía M., Zelaya A., Vammen K. 1998. Factors controlling phytoplankton productivity in a polymictic tropical lake (Lake Xolotlán, Nicaragua). *Hydrobiologia*. Vol. 382, pp.1-16.
- Falkowski P. G., Raven J. A. 2007. *Aquatic photosynthesis*. 2nd ed. Princeton (NJ): Princeton University Press: 1-40.
- Filonov A., Tereshchenko I., Alcocer J. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters*. 33:07404, DOI:10.1029/2006GL025901
- Gates D. M. 1980. *Biophysical ecology*. Springer-Verlag. N.Y. pp. 611
- García M. E., Maske R. H. 1996. The relationship of solar-stimulated natural fluorescence and primary productivity in Mexican Pacific waters. *Limnology and Oceanography*. 41(8): 1697-1710.
- González C. 2013. Variación a largo plazo de la concentración y distribución vertical de la clorofila a fitoplanctónica en el lago Alchichica, Puebla. Tesis Maestría en Ciencias, Posgrado Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- González C., Alcocer J., Oseguera L. A. 2015. Clorofila a fitoplanctónica en el lago tropical profundo Alchichica: un registro de largo plazo (1999-2010). *Hidrobiológica*. 25 (3): 347-356.

- Guildford S. J., Bootsma H. A., Taylor W.D., Hecky R. E. 2007. High variability of phytoplankton photosynthesis in response to environmental forcing in oligotrophic Lake Malawi/Nyasa. *J. Great Lakes* 33: 170–85.
- Hecky R. H., Fee E. J., Kling, H., Rudd J.W. 1978. Studies on the planktonic ecology of Lake Tanganyika. Canadian Fisheries of Marine. *Services Technical Report* 816: 51.
- Langenberg V. T., Sarvala J., Roijackers R. 2003. Effect of wind induced water movements on nutrients, chlorophyll-a, and primary production in Lake Tanganyika. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 6(3): 279–288.
- Lemoalle J. 1973. Biomass et production phytoplanctoniques du Lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. *ORSRTOM*. Paris. 311 pp.
- Lugo A., González Ma. E., Sánchez Ma. del R., Alcocer J. 1999. Distribution of *Leptodiptomas novamexicanus* in a mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical*. Vol. 47, Suplemento 1
- Kilham P. 1990. Endless summer: internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. *Freshwater Biology*. 23: 379–389.
- Lewis W. M. Jr. 1973. The thermal regime of Lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnology and Oceanography*. 18: 200-217.
- Lewis W. M. Jr. 1974. Primary production in the plankton community of a tropical lake. *Ecology*. 44:377709
- Lewis W. M. 1987. Tropical Limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18:159-184.
- Lewis W. M. Jr. 1987. Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lakes and reservoir: Research and Management*. 5:35-48
- Lewis W. M. Jr. 1996. Tropical lakes: How latitude makes a difference. In: Shiemer F., K. T. Boland (eds) *Perspectives in Tropical Limnology*. *SPB Academic Publishing*. pp. 43-64.
- Lewis W. M. JR. 2000: Basis for the protection and management of tropical lakes. - *Lakes Reservoir*. 5:35-48.
- Litchman E. 1998. Population and community responses of photoplankton to fluctuating light. *Oceanología*. 117: 247-257

- Litchman E. 2000. Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshwater Biology*. 44: 223-235
- Melack J. M., P. Kilham. 1974. Photosynthetic rates of phytoplankton in East African saline lakes. *Limnology and Oceanography*. 19:743-583.
- Melack J. M. 1979. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Freshwater Biology*. 12:381-399.
- Montecino V., Paredes M. A., Vargas C., Manley M., Astoreca R., Uribe P., Alarcón G., Pizarro G. 2006. Gradientes de productividad primaria, clorofila-a y composición por tamaños del fitoplancton en canales occidentales de Aysén en noviembre 2002. *Ciencia y Tecnología del Mar*. 29: 65-85.
- Montoya Y., Aguirre N. 2010. Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un lago tropical (ciénaga Escobillitas) a lo largo del pulso de inundación. Revisión. Facultad. Ing. Universidad. Antioquia. N.º 55 pp. 76-89.
- Ndebele M. R., Musil C. F., Raitt L. 2010. A review of phytoplankton dynamics in tropical African lakes. *South African Journal of Science*. 106:1-6.
- Odour S. O., M. Schagerl. 2007. Phytoplankton productivity characteristics in response to PAR in 3 Kenyan rift valley saline-alkaline lakes. *Journal of Plankton Research*. 29:1041-1050.
- Oliva M. G., Lugo A., Alcocer J., Peralta L., Sánchez M. 2001 Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hidrobiología*. 466: 299-306
- Oliva M. G., Lugo A, Alcocer J, Peralta L, Oseguera L. 2009. Planktonic bloom Forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, In: Oren, A., D. L. Naftz & W. A. Wurtsbaugh (Eds.). Saline lakes around the world: unique systems with unique values. *Natural Resources and Environmental Issues XV*. The S. J. and Jessie E. Quinney Natural Resources Research Library, published in conjunction with the Utah State University College of Natural Resources, pp. 121-126.
- Pollinger U. 1986. Phytoplankton periodicity in a subtropical lake (Lake Kinneret, Israel). *Hidrobiología*, 138: 127-138
- Ramírez O. M., Alcocer J., Merino I. M., Lugo A. 2009. Nutrient limitation in a tropical saline lake: a microcosm experiment. *Hidrobiología*. 626_5-13

- Reynolds C. S. 1984. Physical Determinants of Phytoplankton Succession. In: Sommer U. (eds). *Plankton Ecology*. Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience. Springer, Berlin, Heidelberg pp 9-56
- Reynolds C. S. 2006. Lakes, Limnology and Limnetic Ecology: Towards a New Synthesis. En: O'Sullivan P.E. y C.S.Reynolds. (eds.): *The Lakes Handbook 1. Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Science Ltd. Oxford, Londres.1-7
- Robarts R. D. 1979. Underwater light penetration chlorophyll a and primary production in a tropical lake (Lake Mchlwaine, Rhodesia) Arc. *Hydrobiology*. 86:423-444
- Samaan A. A. 1971. Report on the trip on Lake Nasser to investigate its primary production during March 1971. *Institute of Oceanography and Fisheries*, Alexandria, Egypto.
- Sreenivasan A. 1965. An instance of unusual oxygen production in a tropical impoundment. *Journal of Marine Biological Association*. 7:469-471.
- Steeman N. E. 1975. Marine photosynthesis with special emphasis on the ecological aspects. *Elsevier Oceanography. Ser.* 13:1-141
- Straskraba M. 1980. The effects of physical variables on freshwater production: Analyses based on models. In: *The Functioning of Freshwater Ecosystems*, ed. E. D. Le Cren, R. H. Lowe-Mc Connell. London: Cambridge Univ. Press. pp. 13-84
- Talling J. 1957. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytobiology*. 56: 29-50.
- Talling J. F. 1965. The photosynthetic of phytoplankton of East African lakes. *International Review of Hydrobiology*. 50:1-32
- Talling J. F. 1982. Utilization of solar radiation by phytoplankton. In: Helene C, Charlier M, Montenay-Garestier T, Laustriat G, editors. *Trends in photobiology*. New York (NY): Plenum. p. 619-631.
- Talling J. F., Lemoalle J. 1998. Resource utilization and biological production – primary utilization: energy. *Ecological dynamics of tropical in land waters*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 82–117
- Uhlmann D. 1978. The upper limit of phytoplankton production as a function of nutrient load, temperature, retention time of the water, and euphotic zone depth. *Review Hydrobiology*. 63:353-363.

- Vareschi, E. 1982. The ecology of lake Nakuru (Kenya). Abiotic factors and primary production. *Oceanología*; 55: 81-101.
- Vicent W. F., Wurtsbaugh W., Neale P. J., Richardson P. J. 1986. Polymixis and algal production in a tropical lake: latitudinal effects on the seasonality of photosynthesis. *Freshwaters biology*. 16-781:803
- Viner A. B. 1970. Hydrobiology of Lake Volta, Ghana. II. Some observations on biological features associated with the morphology and water stratification. *Hidrobiologia*: 35:230-248.
- Vilaclara G., Chávez M., Lugo A., González H., Gaytán M. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla state, Mexico. *Verhandlungen. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*. 25:435-440
- Villarreal Q. E., Alcocer D. J., Oseguera P. L.A. 2013. Producción primaria en un lago oligotrófico tropical. *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2013*. 322-327
- Wetzel R. G. 2001. Limnology: Lake and River Ecosystems. *Academic Press. San Diego*. 1006 p.
- Wondie A., S. Mengistu J., Vijverberg y Dejen E. 2007. Seasonal variation in primary production of a large high altitude tropical lake (Lake Tana, Ethiopia): effects of nutrient availability and water transparency. *Aquatic Ecology*. 41:195–207.