



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

Posibles relaciones estructurales y funcionales
entre el fitoplancton y el bacterioplancton
heterotrófico en el Lago Cráter Atexcac, Puebla.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

Moisés Paredes Juárez

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Justo Salvador Hernández Avilés

Ciudad de México, 2021





Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Agradecimientos Institucionales

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad de desarrollo profesional y personal que me ha brindado. La entiendo como una comunidad conformada por personas comprometidas con la nación.

A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, a la carrera de Biología porque en sus aulas encontré una formación académica de calidad fundamentada en el pensamiento libre y crítico.

Al Dr. Justo Salvador Hernández Avilés, quien es director de esta tesis y titular del Laboratorio de Limnoecología de la FES Zaragoza, por su gran compromiso con todos sus alumnos y alumnas, por soportar con su experiencia y pensamiento crítico el contenido de este trabajo y por cada una de sus enseñanzas y lecciones, desde las más simples hasta las más complejas, todas ellas significativas.

A mis compañeros y compañeras del Laboratorio de Limnoecología por el apoyo en la toma y procesamiento de las muestras, así mismo por las aventuras vividas.

Al Proyecto de Investigación en Limnología Tropical de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por la ayuda brindada en sus instalaciones para hacer uso del microscopio de epifluorescencia.

Al Dr. Miroslav Macek por su asesoría durante mi estancia en la FES Iztacala.

A Juan y Ximena, por su apoyo y tiempo compartido frente al microscopio durante mi estancia en el PILT.

A la Dra. Alberta Lourdes Castillo Granada, responsable del Laboratorio de Espectroscopía de la FES Zaragoza y del proyecto **PAPIME PE206115**, por su apoyo en la obtención e interpretación de los espectros FTIR de las muestras de agua tomadas en este trabajo, así mismo por su excelente disposición profesional y un bonito trato personal.

A la Dra. Alejandrina Graciela Ávila Ortiz, a la Dra. Eloisa Adriana Guerra Hernández, al M. en C. Armando Cervantes Sandoval y al Biol. José Luis Guzmán Santiago, sinodales de éste trabajo, por su compromiso y soporte científico para la mejora del mismo.

Dedicatorias

Dedico este trabajo a mis padres:

Magdalena Juárez, las palabras nunca serán suficientes, pero con mis acciones espero representar todo aquello que el lenguaje es incapaz. Aun así, quiero que sepas que estoy infinitamente agradecido por cuidarme y procurarme cuando era un crío de humano indefenso, posteriormente por ser el significado de ternura y amor. Sé que la vida nunca fue sencilla para ti, pero, si algo significa, aquí estaré siempre, amándote como la vez primera que te vi.

Moisés Paredes, espero algún día ser un buen hombre como lo eres tú, cada día me esfuerzo para lograrlo. Gracias por darme un nombre y gracias por darle un significado a ese nombre con tu ejemplo.

A ambos: al agradecer por darme la vida, no me refiero únicamente al sentimiento de gratitud por haberme engendrado y que se hayan mochado con parte de su información genética, sino al profundo sentimiento de agradecimiento por darle sentido a ésta con su compromiso, valores y alegría. Cual trozo de arcilla han ido moldeando. Les amo mucho.

Agradecimientos

Agradezco a mis padres por todo el apoyo brindado para mi formación profesional, pero más profundamente, agradezco todos los valores y enseñanzas para mi formación personal.

A mis hermanos Paco y Paola; al primero por formarme un carácter, porque éste no haya sido de fuerza, más bien de templanza, por preocuparte por mí como hermano mayor: sí supe interpretar tu amor. La vida te ha colmado de bendiciones y espero que así sea siempre, salud y bienestar para tu familia, amigo. A ti Paola, gracias por ser mi compañera, la madurez nos separa, pero nuestro vínculo es mucho muy sólido, siempre estaré para ti.

A Vane, por compartir conmigo tu sabiduría y la manera sencilla pero tenaz de vivir la vida, te amo y te deseo lo mejor siempre.

A mis amigos de tazos y carritos: Leo y Gabino, ustedes viajan en mi corazón, juntos creamos mundos mientras trascurrió la edad temprana, ahora al verlos, los admiro.

A Chavita, ninguna ley temporal aplica cuando se trata de la edad ya que en usted he encontrado un gran amigo, confidente y mentor, gracias por ser referente de científico y humano.

A todo el clan del Laboratorio de Limnoecología, mis hermanos mayores, César (compi), Ramiro, Itza, Jebus, Dr. Arredondo, Chucho, Ulises, Omar, Iván (chileno), Giovanni, Vicky, Fer, Jair e Iván; los de la camada Irving y David, y a los menores, Dany, Karen, Migue, Pau y Xóchitl, agradezco las vivencias.

También tengo mucho que agradecer a muchas más personas a quienes la lucidez de la memoria me permite recordar, las cuales han significado mucho en el momento en que significaron y hasta ahora que trascienden, pero el objetivo de este documento es presentar mi trabajo de investigación, no un obituario para el 2100.

El Cosmos rebosa de ondas y ocultas verdades,
de matemáticas e interrelaciones,
de la asombrosa maquinaria de la naturaleza
[...]

alguna parte de nuestro ser nos dice que ésta (La Tierra) es nuestra cuna,
porque el Cosmos está en nosotros, estamos hechos de estrellas,
somos el medio por el cual el Cosmos se conozca a sí mismo.

CARL SAGAN *Cosmos: A personal voyage* (1980)

ÍNDICE

1. Introducción	1
1.1 Plancton	1
1.1.1 Fitoplancton	2
1.1.2 Mecanismos de exudación fitoplanctónica	5
1.1.3 Bacterioplancton	6
1.1.4 La Ficósfera: Relaciones alga-bacteria	7
2. Planteamiento del problema	10
3. Preguntas de investigación	10
4. Justificación	11
5. Hipótesis	11
6. Objetivos	12
6.1 Objetivo General	12
6.2 Objetivos Particulares	12
7. Zona de Estudio	12
8. Método	16
8.1 Trabajo en Campo	16
8.1.1 Diseño Experimental	17
8.2 Trabajo en Laboratorio	18
8.2.1 Nutrientes inorgánicos	18
8.2.2 Muestras de Fitoplancton	18

8.2.3	Muestras de Bacterioplancton	19
8.2.4	Espectroscopía Infrarroja.....	19
8.3	Trabajo de Gabinete	20
8.3.1	Estimación de abundancia y biomasa del fitoplancton	20
8.3.2	Estimación de biomasa del bacterioplancton heterotrófico	20
8.3.3	Análisis Ecológico.....	21
8.3.4	Análisis Estadístico.....	22
9.	Resultados	23
9.1	Hidrodinámica	23
9.2	Alcalinidad y pH	28
9.3	Durezas	29
9.4	Total de Sólidos Disueltos y Conductividad Eléctrica	31
9.5	Nutrientes.....	32
9.5.1	Nitratos	32
9.5.2	Nitritos	33
9.5.3	Amonio	34
9.5.4	Fósforo Soluble Reactivo (FSR)	35
9.5.5	Fósforo Total (FT).....	36
9.5.6	Silicatos	37
9.5.7	Sulfatos	38
9.6	Parámetros Biológicos	39
9.6.1	Fitoplancton	39
9.6.2	Bacterioplancton heterótrofo.....	46
9.6.3	Análisis estadístico	47

9.7	Experimento.....	49
9.7.1	Análisis de Variancia	49
9.7.2	Grupos funcionales químicos.....	51
10.	Discusión.....	54
10.1	Hidrodinámica y parámetros físico-químicos.....	54
10.2	Relación entre parámetros biológicos y físico-químicos.....	61
10.3	Relación entre el fitoplancton y el bacterioplancton heterótrofo.	67
10.4	Grupos funcionales	69
11.	Conclusión.....	70
12.	Sugerencias	71
13.	Literatura Citada	71
14.	Anexo	81

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.	Clasificación del plancton basada en las dimensiones de los organismos	1
Tabla 2.	Métodos para la estimación de nutrientes inorgánicos.	18
Tabla 3.	Estimadores de diversidad de especies fitoplanctónicas.	45
Tabla 4.	Resumen de las correlaciones parciales entre los parámetros estructurales de ambos grupos biológicos.....	47
Tabla 5.	Resumen de las correlaciones parciales entre los parámetros biológicos y los parámetros físico-químicos.....	48
Tabla 6.	Resumen de los datos estadísticos de ANOVA para los experimentos de incubación.....	49
Tabla 7.	Grupos funcionales químicos presentes en el experimento.	53

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1 La ficósfera.	8
Fig. 2 Interacciones ecológicas dentro de la ficósfera.	10
Fig. 3 Localización del lago Atexcac en municipio Guadalupe Victoria, Puebla.	13
Fig. 4 Vista satelital del Lago Atexcac.	15
Fig. 5 Diagrama espacio-temporal de temperatura en el lago Atexcac.	25
Fig. 6 Diagrama espacio-temporal del OD en el lago Atexcac.	25
Fig. 7 Perfiles verticales de temperatura, OD y Clorofila <i>a</i>	27
Fig. 8 Variación de la alcalinidad expresada en carbonatos y bicarbonatos y el pH del lago Atexcac durante las diferentes etapas hidrodinámicas.	28
Fig. 9 Variación de la dureza total, dureza permanente, dureza temporal y dureza de calcio durante las diferentes etapas hidrodinámicas del lago Atexcac.	30
Fig. 10 Total de sólidos disueltos y conductividad eléctrica durante el periodo de estudio.	31
Fig. 11 Variación promedio en las concentraciones de nitratos por estratos en cada una de las etapas hidrodinámicas.	32
Fig. 12 Variación de las concentraciones promedio de nitritos a través de las etapas hidrodinámicas por estratos.	33
Fig. 13 Variación de las concentraciones promedio de amonio durante las diferentes etapas hidrodinámicas por cada estrato en el lago Atexcac.	34
Fig. 14 Variación promedio de fósforo reactivo soluble (FSR) por estratos a través de las diferentes etapas hidrodinámicas.	35
Fig. 15 Variación de la concentración promedio del fósforo total (FT) por estrato a través de las diferentes etapas hidrodinámicas.	36
Fig. 16 Variación promedio en la concentración de silicatos por estrato a través de las diferentes etapas hidrodinámicas.	37

Fig. 17 Variación de la concentración promedio de sulfatos (SO ₄) a través de los estratos y las etapas limnológicas de un ciclo anual en el lago Atexcac	38
Fig. 18 Especies fitoplanctónicas encontradas en el lago Atexcac.	41
Fig. 19 Variación de las abundancias fitoplanctónicas por grupo algal a través de las etapas hidrodinámica.	42
Fig. 20 Variación de la biomasa fitoplanctónica por grupo algal a través de las etapas hidrodinámica.....	43
Fig. 21 Diagrama espacio-temporal de la concentración de clorofila “a” durante el periodo de estudio.....	44
Fig. 22 Abundancia y biomasa del PPH a través de las diferentes etapas hidrodinámicas del lago Atexcac.	46
Fig. 23 Gráficas de medias de prueba posterior de Fisher FIT.....	50
Fig. 24 Gráficas de medias de prueba posterior de Fisher PPH.....	51
Fig. 25 Espectroscopía en la región de infrarrojo medio con los grupos funcionales encontrados en las botellas incubadas.	52
Fig. 26 Fotografías de PPH tomadas en el microscopio de epifluorescencia.	
Fig. 27 Espectros obtenidos por la técnica FTIR	85
Fig. 28 Lago Atexcac, vista panorámica desde la vista norte el día 28/07/17	86
Fig. 29 Durante la Estratificación Tardía 24/11/17	86
Fig. 30 Durante la Mezcla y florecimiento de la diatomea <i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> 19/01/18	87
Fig. 31 Durante la Estratificación Temprana y evento de emblanquecimiento el 23/03/18.....	87
Fig. 32 Durante la fase exponencial del florecimiento algal de <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i> 18/05/18.....	88
Fig. 33 Durante la Estratificación Bien Establecida el 02/09/18.....	88

Resumen

Entre las relaciones que existen en las comunidades microbianas acuáticas, destacan las que se presentan entre el fitoplancton y los heterótrofos procariotas debido a sus implicaciones en las redes biológicas para el ciclo del carbono. Se han descrito relaciones entre estos grupos funcionales que van desde el mutualismo hasta el antagonismo, las cuales dependen de múltiples factores, entre los que destacan la hidrodinámica de la columna de agua y la disponibilidad de nutrientes inorgánicos. Dichas relaciones han sido ampliamente reportadas en sistemas marinos, sin embargo, se conoce poco en aguas continentales, por lo que la presente investigación tuvo como objetivo determinar la posible relación entre la exudación de compuestos orgánicos fitoplanctónicos sobre el bacterioplancton heterotrófico a través de las abundancias y las biomásas de ambas comunidades en las diferentes fases hidrodinámicas del lago Atexcac. Para ello se realizaron muestreos mensuales de fitoplancton y picoplancton heterotrófico (PPH), durante un año a través de la columna de agua, además se llevó a cabo un experimento en la zona epilimnética durante la estratificación del lago. Se encontró una posible co-limitación de NP durante el periodo de estratificación en el epilimnion y una diversidad baja de organismos fitoplanctónicos durante todo el periodo de estudio. A lo largo del año se reportan dos florecimientos fitoplanctónicos, uno durante la mezcla por parte de la diatomea *Cyclotella choctawhatcheana* y otro durante la estratificación temprana (E_{Temp}) por la cianobacteria filamentosa *Nodularia* cf. *spumigena*. El análisis de las abundancias y biomásas de ambas comunidades en relación con los parámetros físico-químicos indica que existe una correlación espacio-temporal negativa que implicaría una relación de competencia, y los grupos funcionales químicos del experimento mostraron potenciales precursores de sustancias proteicas que posiblemente inhiban el crecimiento celular del PPH como respuesta a la limitación de nutrientes en este lago .

1. Introducción

1.1 Plancton

El “plancton” (del griego planktos que significa “errante”) comprende al grupo de organismos vivos, generalmente microscópicos, los cuales se encuentran durante toda su vida o parte de ella en la columna de agua de diversos ecosistemas acuáticos. Estos organismos suelen presentar mecanismos de locomoción los cuales no son suficientes para vencer las fuerzas de las corrientes acuáticas, debido a esto, dependen de los movimientos del agua para su distribución (Likens, 2010; Wetzel, 2001).

El plancton puede ser clasificado bajo criterios taxonómicos, fisiológicos o dimensionales (Callieri y Stockner, 2002). Desde el criterio taxonómico se trata de un grupo artificial, ya que se encuentra compuesto por organismos de diferentes líneas filogenéticas, tales como bacterias, protistas, hongos y algunos animales (Likens, 2010). En cuanto al criterio funcional se puede clasificar en zooplancton, fitoplancton y bacterioplancton (Callieri y Stockner, 2002).

De acuerdo con su tamaño el plancton se clasifica como se muestra en la Tabla 1.

Tabla 1. Clasificación del plancton basada en las dimensiones de los organismos

Grupo	Tamaño	Ejemplos
Megaplancton	≥20 mm	Larvas de peces
Macroplancton	2-20 mm	Copépodos y cladóceros
Mesoplancton	0.2-2 mm	Rotíferos y ciliados
Microplancron	20-200 μm	Dinoflagelados y diatomeas
Nanoplancton	2-20 μm	Flagelados
Picoplancton	0.2-2 μm	Bacterias y picocianobacterias
Femtoplancton	<0.2 μm	Virus

(Callieri y Stockner, 2002; Pal y Choudhury, 2014)

1.1.1 Fitoplancton

El fitoplancton está compuesto por organismos planctónicos que son principalmente fotosintéticos, los cuales se pueden desplazar de un lado a otro gracias a mecanismos de locomoción en algunos casos (flagelos), flotabilidad o de manera pasiva por las corrientes de agua. La mayoría de los organismos fitoplanctónicos viven en la superficie de lagos, ríos y océanos. La comunidad fitoplanctónica se encuentra representada principalmente por algas (organismos eucariontes) y cianobacterias (procariontes) (Pal y Choudhury, 2014).

El fitoplancton es considerado el grupo de productores primarios predominante, además de ser la base principal de la trama trófica en los sistemas acuáticos. En conjunto, estos organismos son responsables de al menos el 50% de la fotosíntesis a nivel global, por lo que se reconoce su importancia como reguladores en los flujos de carbono y oxígeno de todo el mundo (Seymour *et al.*, 2017).

Las células fitoplanctónicas, al ser organismos fotosintéticos, poseen clorofila dentro de sus cloroplastos y tilacoides. Existen diversos tipos de clorofila como la clorofila *a*, *b* y *c* (*c1*, *c2*) que se hallan en los diferentes grupos fitoplanctónicos, siendo la clorofila *a* la que se encuentra presente en todas las células fotosintéticas. Algunos ficólogos consideran a las cianobacterias dentro del grupo de las algas debido a la presencia de clorofila *a* en los tilacoides (Pal y Choudhury, 2014).

La clasificación taxonómica de las algas ha sufrido diversos cambios a lo largo de la historia ya que no se ha llegado a un consenso entre la clasificación convencional (artificial) y la clasificación filogenética, sin embargo, actualmente se han presentado nuevos sistemas de clasificación, los cuales contemplan estudios moleculares y de ultra-estructura, enfocados en características como el aparato flagelar, división celular, estructura y función de orgánulos, entre otras. Basado en la propuesta de clasificación de Ruggiero *et al.* (2015) las algas se encuentran de la siguiente manera:

Dominio: Prokaryota

Reino: Bacteria [=Eubacteria]

Phyllum: Cyanobacteria [=Cyanophyta]

Clase: Cyanophyceae [=Phycobacteria]

Clase: Gloeobacteria [= Gloeobacterophyceae]

Orden: Gloeobacterales

Dominio: Eukaryota

Reino: Protozoa

Phyllum: Euglenozoa

Clase: Diplonemea

Clase: Kinetoplastea

Clase: Euglenophyceae

Reino: Chromista

Phyllum: Cryptista

Clase: Cryptophyceae

Phyllum: Haptophyta

Clase: Coccolithophyceae [= Prymnesiophyceae]

Clase: Pavlovophyceae

Phyllum: Miozoa

Clase: Dinophyceae

Phyllum: Ochrophyta [= Heterokontophyta]*

*12 clases entre las que destacan las diatomeas

Reino: Plantae

Phyllum: Chlorophyta

Clase: Chlorodendrophyceae

Clase: Chlorophyceae

Clase: Pedinophyceae

Clase: Trebouxiophyceae

Clase: Ulvophyceae

Clase: Mamiellophyceae

Clase: Nephrophyceae [= Nephroselmidophyceae]

Clase: Pyramimonadophyceae

Modificado de (Ruggiero *et al.*, 2015)

El fitoplancton es una clasificación artificial, es decir, se basa en el hecho de que los organismos se encuentran dispuestos en la columna de agua a merced de los movimientos de ésta y la mayoría obtiene energía a partir de la fotosíntesis. Es entonces que el fitoplancton se encuentra mayormente representado por miembros de Cyanobacteria, Chlorophyta, Dinophyceae, Euglenophyta, Haptophyta, Chrysophyta, Cryptophyta y Bacillariophyta (Pal y Choudhury, 2014).

1.1.1.1 Cyanobacteria

Las cianobacterias son bacterias fotosintéticas las cuales evolucionaron en la historia temprana de la Tierra hace aproximadamente 3,000 Ma siendo las responsables de la transformación de la atmósfera terrestre de reducida a oxidada gracias al proceso de fotosíntesis. El oxígeno producido por estos organismos dio paso a que la vida evolucionara en un ambiente aerobio, permitiendo así nuevas posibilidades de evolución fisiológica, bioquímica y morfológica. Además, como productores primarios, se reconoce a las cianobacterias su importancia en los ciclos biogeoquímicos del carbón y del nitrógeno (algunos organismos son fijadores de N₂) (Elster y Kvíderová, 2015).

1.1.1.2 Chlorophyta

Las clorofitas, también conocidas como algas verdes, son organismos eucariotas oxigénicos que presentan cloroplastos cubiertos por una doble membrana, los cuales contienen clorofila *a* y *b* principalmente, además presentan tilacoides apilados. La estructura morfológica de las algas no presenta diferenciación entre hojas, tallos y raíces, por lo cual se le ha dado el nombre de talo a su composición corporal. Tienen representantes unicelulares y multicelulares. Al ser organismos eucariontes presentan todos los orgánulos cubiertos por al menos una membrana. Las clorofitas son consideradas los organismos de dónde emergieron las embriofitas. Se distribuyen principalmente en agua dulce, sin embargo, también tienen presencia en sistemas salobres, marinos y terrestres (Arora y Sahoo, 2015).

1.1.1.3 Dinophyceae

Los dinoflagelados son organismos unicelulares biflagelados que tienen una importante presencia en ambientes marinos, salobres y en agua dulce. En general son de color pardo, aunque algunos son azules e incluso hay géneros marinos que no tienen cloroplastos, pero sí pigmentos accesorios. En este grupo se presentan diferentes maneras de obtención de energía además de la fotosíntesis, entre las que se encuentran saprofagia, simbiosis y parasitismo e incluso se reportan patrones de mixotrofia. Algunas especies poseen una cubierta celular (teca) compuesta de celulosa (Sahoo y Kumar, 2015).

1.1.1.4 Bacillariophyta

Las diatomeas representan aproximadamente el 90% de todos los organismos vivos en el mar y se estima que producen entre el 20 y el 40% del oxígeno de la atmósfera terrestre, además se estima que contribuyen con el 25% de la producción primaria global. Poseen una pared celular compuesta de sílice que les permite realizar la fotosíntesis. Estos organismos se encuentran viviendo en las corrientes de las masas de agua o de manera epifítica en la superficie de organismos acuáticos (Kumar *et al.*, 2015).

1.1.2 Mecanismos de exudación fitoplanctónica

Cuando una célula fitoplanctónica no experimenta déficit de nutrientes minerales, presenta una tasa de crecimiento equilibrada permitiendo que los macronutrientes se encuentren, en proporción, relativamente constantes (Redfield, 1963). Sin embargo, en el caso donde las condiciones ambientales se caracterizan por tener una limitación constante de nutrientes, como sucede en los sistemas oligotróficos, se presenta un desacople fisiológico entre la fijación de carbono y el crecimiento celular (Berman-Frank y Dubinsky, 1999).

Las respuestas celulares al desacople entre fotosíntesis y crecimiento son variadas y los autores las consideran manifestaciones de estrés celular. Pese al reconocimiento de diferentes respuestas a dicho desacople, las más estudiadas y con mayor repercusión ecológica son: (a) la exudación de C orgánico de origen

fotosintético, (b) la acumulación intracelular de carbohidratos de reserva y por último (c) acumulación o liberación de metabolitos secundarios (Medina-Sánchez, 2002).

En el primer caso, la liberación de compuestos orgánicos es una respuesta general a la limitación de P, ya que la disminución en niveles de adenilatos (ATP/ADP) promueve la activación de rutas metabólicas alternas de la glicólisis, transporte electrónico mitocondrial y bombas de H⁺ tonoplastidial. En dichas rutas alternas los catalizadores son enzimas dependientes de pirofosfato (PPi), las cuales permanecen de manera más constante en la célula ya que son el subproducto de múltiples reacciones anabólicas, tales como la biosíntesis de ADN, ARN, proteínas, lípidos y polisacáridos (Dancer *et al.*, 1990; Theodorou *et al.*, 1991). Cuando se reducen los niveles de fósforo inorgánico (Pi) en el estroma del cloroplasto, se limita la actividad de las ATP sintasas así como de la RuBisCo (ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa), por lo que la fijación de C por fotosíntesis disminuye, sin embargo, ésta actividad fotosintética puede seguir generando cantidades de C que exceden las necesidades para el crecimiento celular, por lo cual sigue existiendo un desacople entre el crecimiento celular y la fotosíntesis por la escasez de otros nutrimentos esenciales promoviendo la liberación de los materiales orgánicos excedentes (Natr, 1992).

Otra respuesta celular al desacople fotosíntesis-crecimiento es la acumulación o liberación de metabolitos secundarios de reserva, los cuales son de naturaleza aromática (antocianinas, flavonoides, alcaloides indólicos, etc.). La función de estos compuestos es servir de protección química contra herbívoros, además se ha reconocido su función fotoprotectora de ácidos nucleicos (Medina-Sánchez, 2002; Takahashi *et al.*, 1991).

1.1.3 Bacterioplancton

El bacterioplancton está conformado por organismos procariontes planctónicos con tallas que van frecuentemente de <0.5 µm a 1 µm (dentro del rango del picoplancton), siendo los organismos autónomos más pequeños de los sistemas acuáticos (Bowman y Ducklow, 2018). En este grupo se encuentran organismos autótrofos y heterótrofos. En los autótrofos se consideran a las bacterias

fotosintéticas (picocianobacterias) y quimiosintéticas. Las bacterias quimiosintéticas se encuentran en lugares con características particulares ya que obtienen energía a través de la oxidación de sustratos minerales (Bertoni, 2011).

Las bacterias heterótrofas son numéricamente más abundantes que las bacterias autótrofas siendo el grupo más amplio del bacterioplancton. Se ha reportado que las abundancias de bacterioplancton en la mayoría de los sistemas acuáticos va en un rango de 10^4 a 10^8 cél mL⁻¹, aunque la concentración celular más alta que se ha reportado ha sido en el orden de 10^9 cél mL⁻¹ (Bertoni, 2011; Robarts y Carr, 2009).

Hoy en día se reconoce la importancia del bacterioplancton en procesos de transferencia de energía y materia, gracias al uso de técnicas como la microscopía de epifluorescencia y marcadores radioactivos para estimar su producción y actividad metabólica (Robarts y Carr, 2009), además, la expansión de las herramientas en el estudio de las “ómicas” (la metagenómica, metatranscriptómica, metaproteómica y la metabolómica en conjunto) y sus aplicaciones han revolucionado el entendimiento sobre las bacterias de los sistemas acuáticos, su papel e importancia en las tramas tróficas y los procesos biogeoquímicos (Bowman y Ducklow, 2018).

De esta manera se sabe que las bacterias no solo juegan un papel importante en la descomposición de materia orgánica disuelta (MOD) y materia orgánica particulada (MOP), sino que también son la primera conexión entre componentes abióticos y bióticos de un sistema acuático, de manera que la incorporación de MOD a la biomasa bacteriana permite que protistas unicelulares puedan aprovecharla a través del consumo de bacterias, este proceso ocurre en el compartimiento denominado “circuito microbiano” (microbial loop) y permite que una fracción de biomasa circule a través de toda la red trófica de un sistema acuático (Azam *et al.*, 1983; Bowman y Ducklow, 2018).

1.1.4 La Ficósfera: Relaciones alga-bacteria

El término “ficósfera” fue acuñado por Bell y Mitchell en 1972 haciendo referencia a una región microscópica rica en moléculas orgánicas que rodean a las células algales y que atrae células bacterianas de vida libre (Bell y Mitchell, 1972; Farnelid

et al., 2016). Esta zona, químicamente enriquecida, resulta ser clave para dar paso a una gran diversidad de interacciones entre fitoplancton y otros microorganismos, las cuales se encuentran controladas principalmente por los químicos exudados por las células fitoplanctónicas (Seymour *et al.*, 2017) (Fig. 1).

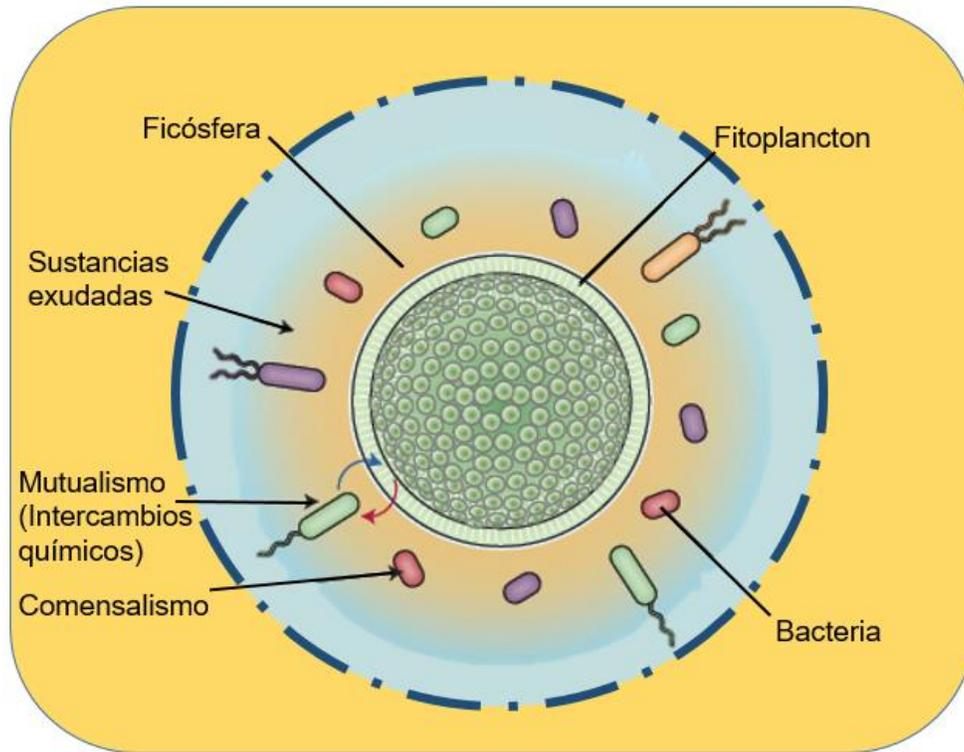


Fig. 1 La ficósfera.
Modificado de (Seymour *et al.*, 2017).

Esta zona de alta concentración de materiales químicos exudados ha dado paso a la formación de asociaciones entre las células algales y el bacterioplancton heterótrofo, de tal manera que se ha reconocido una estrecha vinculación evolutiva entre ambos grupos. Las relaciones que existen entre el fitoplancton y el bacterioplancton son muy variables y, en ocasiones, altamente sofisticadas ya que pueden abarcar un amplio espectro dentro de las relaciones ecológicas, desde el mutualismo, hasta la competencia (Cirri y Pohnert, 2019; Ramanan *et al.*, 2016).

En la ficósfera las interacciones entre ambos grupos se encuentran reguladas por la liberación y aprovechamiento de compuestos orgánicos exudados. La composición de materiales orgánicos dentro de esta esfera guía por quimiotaxis a las bacterias (Seymour y Raina, 2018; Wienhausen *et al.*, 2017).

Dentro de las relaciones entre el fitoplancton y el bacterioplancton destaca el mutualismo, ya que las células fitoplanctónicas proveen de materia orgánica que es aprovechada por las células bacterianas y éstas a su vez sintetizan vitaminas que los organismos fitoplanctónicos no pueden sintetizar, como es el caso de las bacterias pertenecientes al clado *Roseobacter* (Amin *et al.*, 2015)(Fig. 2).

De igual manera se ha reportado que la ficósfera de las diatomeas está compuesta por exudados tales como las sustancias exopoliméricas transparentes (TEP por sus siglas en inglés), de las cuales se favorecen las bacterias heterótrofas aprovechando dichas sustancias en el momento en que son exudadas de la célula fitoplanctónica; a su vez, el bacterioplancton libera compuestos como vitaminas, auxinas y amonio (NH_4^+) que benefician a la célula algal (Amin *et al.*, 2015; Amin *et al.*, 2012; Cirri y Pohnert, 2019; Hernández-Avilés *et al.*, 2018; Segev *et al.*, 2016).

Algunos autores reportan interacciones de depredación ya que hay especies bacterianas alguicidas, las cuales promueven la lisis celular en las algas para aprovechar la materia orgánica liberada durante el proceso (Meyer *et al.*, 2017). Ejemplo de esto es el caso reportado por Aiyar *et al.* (2017), en el cual las bacterias *Pseudomonas protegens* se acumulan inicialmente alrededor del aparato motil de la célula algal *Chlamydomonas reinhardtii* inmovilizándola por deflagelación, la bacteria *Pseudomonas protegens* libera orfamida A que es un lipopéptido que inhibe el proceso homeostático del flagelo algal (Fig. 2).

Por otro lado, bajo condiciones de limitación de nutrientes en el sistema, las bacterias heterótrofas podrían competir contra el fitoplancton por los nutrientes disponibles (fósforo, amonio y nitrato), así la competencia entre el fitoplancton y bacterias heterótrofas tendría lugar en sistemas oligotróficos principalmente (Elser *et al.*, 1995; Joint *et al.*, 2002).

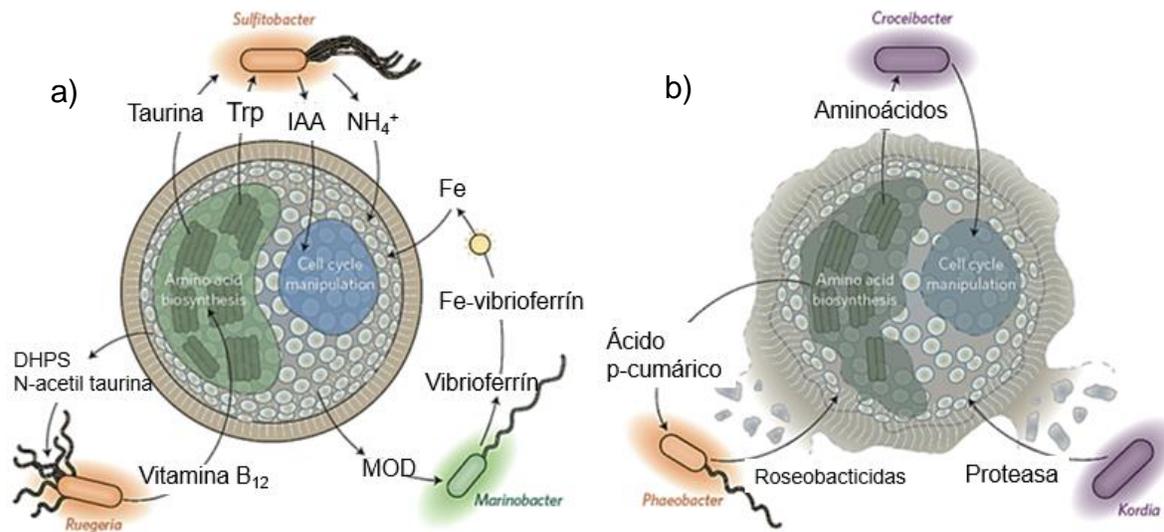


Fig. 2 Interacciones ecológicas dentro de la ficósfera.

En a) se muestran ejemplos de interacciones mutualistas y en b) interacciones de depredación. Modificado de (Seymour *et al.*, 2017).

2. Planteamiento del problema

Las relaciones entre el fitoplancton y el bacterioplancton dependen en gran medida de la disponibilidad de nutrientes inorgánicos en el sistema. En sistemas oligotróficos suele existir limitación de nutrientes inorgánicos, principalmente en las formas de nitrógeno y/o fósforo, provocando que grupos funcionales como el fitoplancton y el bacterioplancton heterotrófico compitan por dicho recurso.

El lago Atexcac recientemente fue clasificado como un lago oligo-mesotrófico, debido a un proceso de eutrofización e influencia antropogénica, lo que provoca una menor limitación de nutrientes inorgánicos, propiciando relaciones mutualistas sobre la competencia.

3. Preguntas de investigación.

- ¿En el lago oligo-mesotrófico Atexcac se presenta algún tipo de relación simbiótica o competencia entre el fitoplancton y el bacterioplancton heterotrófico?

- ¿La sucesión del fitoplancton y el picoplancton autótrofo reportadas en el lago maar Atexcac que están relacionadas con los procesos de limitación de nitrógeno y carbono tienen un efecto en la dinámica del bacterioplancton heterotrófico asociado?

4. Justificación

Se estima que el 50% de la productividad bacteriana se basa en productos provenientes de las algas (Medina-Sánchez, 2002); además el 30% del material exudado por el fitoplancton circula a través de las bacterias heterótrofas (Iturriaga y Zsolnay, 1983), a su vez, las bacterias proveen de nutrientes y vitaminas al fitoplancton a través del proceso de oxidación de la materia orgánica (Burkhardt *et al.*, 2014). Estas relaciones influyen a nivel de la trama trófica (productores) y en la circulación de los elementos en el sistema (actividad degradadora), siendo estas componentes la base del desarrollo de la biota de un ecosistema acuático (Farnelid *et al.*, 2016). Las relaciones entre algas y bacterias han sido demostradas ampliamente en ambientes marinos, sin embargo, se conoce poco en sistemas de aguas epicontinentales (Hernández-Avilés *et al.*, 2018) y menos aún en la zona tropical.

5. Hipótesis

Si existe una relación entre la exudación de sustancias orgánicas por el fitoplancton y su asimilación por el bacterioplancton heterótrofo, entonces se espera encontrar una correlación positiva entre las abundancias y biomásas de ambos grupos como resultado de un sinergismo.

6. Objetivos

6.1 Objetivo General

Determinar experimentalmente la posible relación funcional entre la exudación de compuestos orgánicos fitoplanctónicos sobre la dinámica del bacterioplancton heterótrofo a partir de la variación de parámetros estructurales (abundancia y biomasa) de ambos grupos funcionales en el lago cráter Atexcac durante las fases hidrodinámicas y florecimientos algales.

6.2 Objetivos Particulares

- Estimar las abundancias y las biomásas tanto de fitoplancton como del bacterioplancton heterotrófico presentes en el lago Atexcac durante un año.
- Analizar la dinámica de parámetros físico-químicos del sistema lacustre en cada uno de los meses de muestreo.
- Determinar las relaciones entre el fitoplancton y el bacterioplancton, tomando en cuenta la influencia de los parámetros físicos y químicos y experimentos *in situ*.
- Identificar los grupos funcionales químicos de los materiales orgánicos exudados por el fitoplancton y su posible utilización por el bacterioplancton heterotrófico de manera experimental.

7. Zona de Estudio

El lago Atexcac se encuentra en el Municipio Guadalupe Victoria en el estado de Puebla. Hidrográficamente pertenece a la cuenca endorreica Oriental, ubicándose en la parte este de dicha cuenca. Su localización espacial es en los paralelos 19° 19' 50.68", 19°20'12.30" N y los meridianos 97° 26' 45.99", 97° 27' 15.37" O, a una altitud de 2366 m.s.n.m. El asentamiento humano más cercano es el pueblo San Luis Atexcac (Fig. 3) (Arellano-Posadas, 2017; Google, 2019).

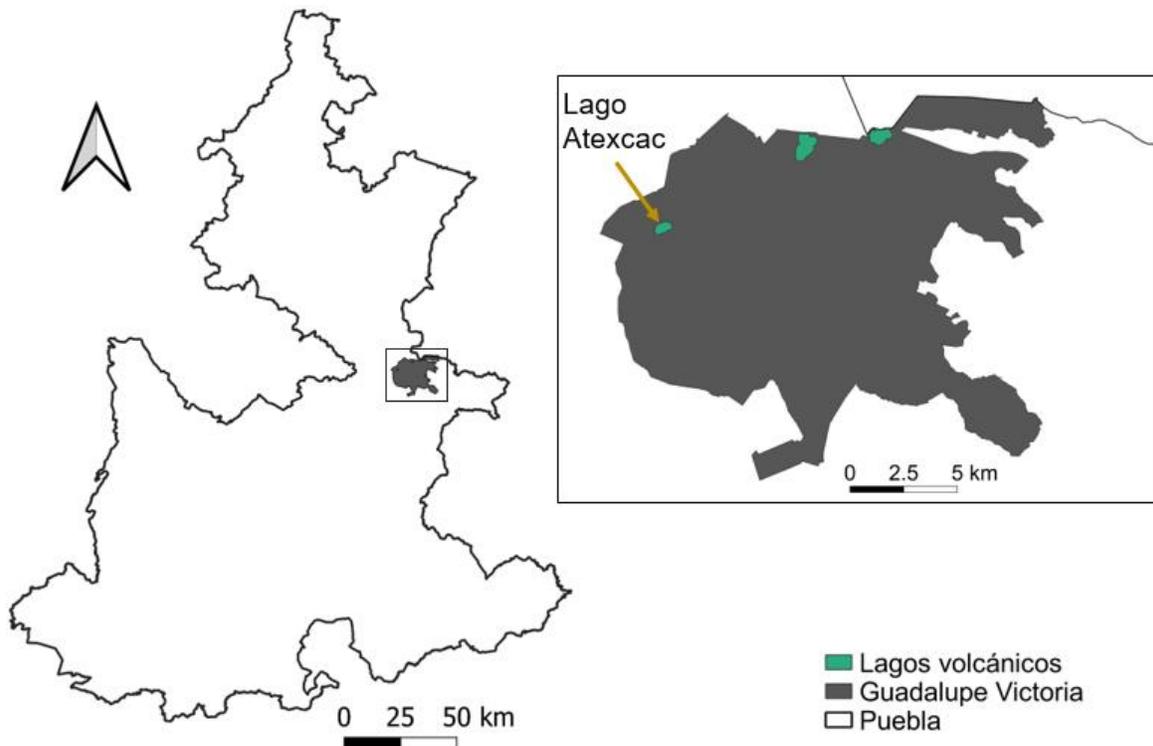


Fig. 3 Localización del lago Atexcac en municipio Guadalupe Victoria, Puebla.

Imagen realizada con QGIS 2.18

El clima presente en la región es templado-subhúmedo con lluvias en verano [Cw (w'') (i')] (García, 2004). La precipitación anual varía entre los 300 a 900 mm y una temperatura ambiental mínima de 16 °C y máxima de 22 °C, se ubica sobre un relieve de llanura con lomerío y un suelo tipo phaeozem (INEGI, 2009).

El lago Atexcac es un lago de tipo maar, lo que quiere decir que fue formado por explosiones freatomagmáticas, las cuales ocurren debido al gradiente de temperaturas en la interacción del magma con el agua del manto freático, su origen se estima hace aproximadamente 330 mil años (Carrasco-Núñez *et al.*, 2007). Las paredes internas presentan pendientes muy pronunciadas, formando acantilados o escarpes que dificultan el descenso hasta el espejo de agua (Arellano-Posadas, 2017).

La vegetación nativa corresponde a matorral en la cual destacan relictos de izotal de yuca: *Yuca* sp. y *Nolina* sp. en conjunto con matorral desértico de agave o magueyes (*Agave* spp.) y nopales (*Opuntia* spp.) (INEGI, 2009). En cuanto a la flora

acuática, se pueden encontrar ejemplares de *Phragmites australis* y *Cyperus leavigatus* (Ramírez y Novelo, 1984).

De acuerdo con la clasificación de Lewis (1983) el lago Atexcac es un lago monomítico cálido, ya que sigue un patrón de variación térmica en el que se presenta un periodo de mezcla durante el invierno hemisférico de diciembre a marzo y un periodo de estratificación en los meses restantes del año (Lewis, 1983). Se considera un cuerpo de agua atalasoalino, (lo que quiere decir que la sal contenida en el lago no es de origen marino), siendo su salinidad de 6 g L⁻¹; los iones dominantes son el Na⁺ y Cl⁻; el pH varía entre 8.1 y 8.3, la concentración de oxígeno disuelto va desde la anoxia en zonas hipolimnéticas (0 g L⁻¹) hasta los 7 g L⁻¹ (Arellano-Posadas, 2017; Armienta *et al.*, 2008). Recientemente se ha catalogado el estado trófico del lago Atexcac como oligo-mesotrófico (Cárcamo-Cabrera, 2017).

El lago Atexcac abarca un área de 0.29 Km² teniendo un diámetro máximo de 1150 m, la profundidad media de 25.7 m y cuenta con una profundidad máxima reportada de 35 m (Hernández-Avilés, no publicado). La forma del lago Atexcac es irregular con tendencia a un elipsoide y presenta una zona litoral muy reducida (Lagunas-Sánchez y Martínez-Díaz, 2015) (Fig. 4).



Fig. 4 Vista satelital del Lago Atexcac.

El recuadro naranja marca la estación de muestreo. (Google Earth, 2020).

8. Método

8.1 Trabajo en Campo

El muestreo se realizó mensualmente desde el mes de octubre de 2017 a septiembre de 2018 en una única estación limnética (Fig. 4), la cual se encuentra ubicada en la zona de mayor profundidad del lago (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983). En la estación de muestreo se estimó la zona eufótica (Z_e) midiendo la visibilidad con un disco de Secchi y multiplicándola por un coeficiente de absorción empírico de 3.5 (Cole y Weihe, 2015). La temperatura, el oxígeno disuelto (OD) y los máximos profundos de clorofila *a* se midieron con los sensores de un multiparámetro marca Hydrolab (MS5).

Se graficaron los perfiles verticales de temperatura y OD *in situ* para determinar en qué etapa hidrodinámica se encontraba el lago al momento del muestreo (si correspondía a la mezcla, estratificación temprana, bien establecida o tardía). En el caso de la mezcla (en la cual no se reconocen estratos limnológicos), se consideraron cinco profundidades para la toma de muestras: 5, 10, 15, 20, y 32 m. Para el caso de las etapas de estratificación se tomaron como criterios para las profundidades de toma de muestras a la termoclina, la zona eufótica, y los máximos profundos de clorofila *a*.

Las muestras fueron colectadas con una botella Van Dorn horizontal (WILDCO) de 2.5 L de capacidad. Las muestras de fitoplancton tomadas se almacenaron en botellas de plástico transparentes (PET) de 600 mL y se fijaron *in situ* con 5 mL de Lugol (Vicente *et al.*, 2005). Para las bacterias heterótrofas o picoplancton heterotrófico (PPH), se tomaron aproximadamente 125 mL, por profundidad, en botellas de polietileno que contenían formol libre de bacterias (concentración final 2%) (Porter y Feig, 1980).

Además, se tomaron muestras de agua a las mismas profundidades de fitoplancton y PPH, las cuales fueron almacenadas en botellas de polietileno de 1 L para la determinación de parámetros químicos y nutrimentos inorgánicos.

Todas las muestras fueron transportadas en sus envases, previamente rotulados, en hieleras y almacenadas en un refrigerador, siempre procurando una temperatura de 4 °C para su preservación (A.P.H.A. *et al.*, 2012).

Se determinaron los siguientes parámetros *in situ*: alcalinidad por método de indicadores, dureza de calcio por método complejométrico, y dureza total por método de titulación con EDTA (Gómez-Márquez *et al.*, 2014). La dureza temporal se consideró como la alcalinidad total (dadas por sales de carbonatos y bicarbonatos) y la dureza permanente (sales de sulfatos y cloruros) como la diferencia entre la dureza total menos la dureza temporal. El pH se midió con un potenciómetro (Thermo Scientific), total de sólidos disueltos (TDS) y conductividad con un equipo Checkmate 90, Corning (USA ± 0.01 Ms) (A.P.H.A. *et al.*, 2012).

8.1.1 Diseño Experimental

Se realizaron experimentos *in situ* que correspondieron con la estratificación bien establecida del lago (junio y septiembre del 2018) en los cuales se tomaron muestras de agua con la botella Van Dorn, utilizando como criterio para la toma de muestras la profundidad a la que se encontró la mayor concentración de clorofila a dentro de la zona eufótica; dichas muestras se dejaron incubar por aproximadamente 4 horas en botellas Winkler (capacidad aproximada de 310 mL) a la misma profundidad donde fueron tomadas. El diseño experimental consistió en tratamientos de botellas claras (las cuales permiten la entrada de luz solar) con presencia de nanofitoplancton (P-C), botellas claras con ausencia de fitoplancton (previamente filtradas) (A-C), botellas opacas (que impiden la entrada de luz solar) con presencia de fitoplancton (P-O) y botellas opacas con ausencia de células fitoplanctónicas (A-O), como propone Medina-Sánchez (2002); para cada tratamiento se realizó una repetición (e.g. Pr-C). En todos los tratamientos se filtró la muestra a través de una malla con diámetro de poro de 63 μm para evitar herbivoría por el zooplancton. Al término de la incubación, el agua de los tratamientos se fraccionó en tres partes: 100 mL se utilizaron para determinar grupos funcionales químicos presentes por método de espectroscopía infrarroja, por lo cual, el agua se filtró lo antes posible a través de membranas de 0.2 μm de poro,

con la finalidad de separar a las bacterias para evitar influencias por actividad biológica en la muestra; otros 100 mL fueron fijados *in situ* con lugol para la estimación de abundancia y biomasa fitoplanctónica, los últimos 100 mL fueron fijados *in situ* con formol (2% final) para la estimación de abundancia y biomasa del bacterioplancton.

8.2 Trabajo en Laboratorio

8.2.1 Nutrientes inorgánicos

Los nutrientes se calcularon a partir de métodos espectrofotométricos (espectrofotómetro UNICO, modelo UV2150) (Tabla 2).

Tabla 2. Métodos para la estimación de nutrientes inorgánicos.

Parámetro	Método
Nitratos	Ácido fenoldisulfónico
Nitritos	Ácido sulfanílico
Amonio	Azul de indofenol (fenato)
Fósforo Soluble Reactivo	Cloruro estanoso
Fósforo total	Fosfomolibdato con digestión
Silicatos	Molibdosilicato
Sulfatos	Turbidimétrico

(A.P.H.A. *et al.*, 2012; Gómez-Márquez *et al.*, 2014).

8.2.2 Muestras de Fitoplancton

El conteo de células fitoplanctónicas se realizó siguiendo el método de Uthermöhl, por lo cual se dejaron sedimentar las muestras durante 48 horas en columnas de

sedimentación de 45 mL de capacidad, en un lugar sin variaciones de temperatura, sin luz directa del sol y bien nivelado, con la finalidad de que las células sedimentaran de manera homogénea. Se tomaron fotografías y se realizó la determinación a partir de claves de identificación de Pal y Choudhury (2014) con un microscopio invertido (OLYMPUS IX70) a 100x. Los recuentos se realizaron por el método de campos al azar sin tomar en cuenta el efecto de borde (intervalo de confianza: 95%) (Edler y Elbrächter, 2010).

8.2.3 Muestras de Bacterioplancton

Para procesar las muestras de bacterioplancton heterótrofo se llevaron a cabo filtraciones a través de membranas de policarbonato negras de 0.2 μm de diámetro de poro (Millipore), para lo cual se montó una torre de filtración acoplada a un sistema de vacío. El volumen de muestra filtrado fue de 1 a 2 mL, a los cuales se les añadieron 50 μL de DAPI (4'-6-diaminido-2-fenilidol), que actúa como un fluorocromo que tiñe el ADN bacteriano, se agitó levemente y se dejó de 2 a 3 minutos antes de empezar con el filtrado (Porter y Feig, 1980).

Posterior a la filtración, las membranas se colocaron sobre portaobjetos para estimar las abundancias bacterianas utilizando un microscopio de epifluorescencia (LEICA DMLB) con un objetivo apocrómico 100x. Se observó la muestra exponiéndola a excitación UV, los conteos se realizaron por campos al azar (Callieri y Stockner, 2002).

Se tomaron 10 fotografías por muestra con una cámara digital (Canon PowerShot S-45), esto con la finalidad de calcular las medidas morfométricas de las células utilizando el programa ImageJ (v1.33h, 2004) (Moreno-Mondragón, 2018).

8.2.4 Espectroscopía Infrarroja

Las muestras destinadas para su lectura por espectroscopía infrarroja (método de transformada de Fourier, FT-IR) fueron preparadas extrayendo los compuestos orgánicos por el método de extracción líquido-líquido múltiple, utilizando como solvente al acetato de etilo ($\text{C}_4\text{H}_8\text{O}_2$), posteriormente se dejó evaporar el solvente a temperatura ambiente durante un día para finalmente purificar la muestra añadiendo

1 mL de cloroformo (CHCl₃) y ser montada sobre láminas de bromuro de potasio (KBr) y procesadas en el espectroscopio (Martínez Grau y Csáky, 2001)

8.3 Trabajo de Gabinete

8.3.1 Estimación de abundancia y biomasa del fitoplancton

Para obtener la abundancia, el número de células presente se convirtió en una concentración por unidad de volumen según la siguiente fórmula (Vicente *et al.*, 2005):

$$N = X * \left[\frac{A * d}{a * v} \right]$$

donde:

N= número de células de la muestra (cel/mL)

X= número medio de células por campo

A= área de la cámara

v= volumen de la muestra sedimentado en la cámara

a= área del campo óptico

d= factor de dilución o concentración de la muestra

El cálculo de los biovolúmenes se realizó relacionando las formas de las células con figuras geométricas sólidas, con lo cual se obtuvo el volumen medio para posteriormente calcular la biomasa asumiendo un peso específico de 1 mg L⁻¹ (Abarzúa *et al.*, 1995; Sun y Liu, 2003).

8.3.2 Estimación de biomasa del bacterioplancton heterotrófico

El análisis de las imágenes tomadas en el microscopio de epifluorescencia (ver 7.2.3) se realizó con el programa ImageJ (v1.33h, 2004), de manera que primero se procedió a limpiar las imágenes, posteriormente se pudieron obtener las dimensiones morfométricas (área, perímetro y Feret) y el número de células presentes en cada imagen. Todos los datos fueron registrados en una hoja de cálculo de Excel, la cual contenía los macros necesarios para el cálculo del

contenido de carbono, obtenido con la ecuación alométrica de Loferer-Krobbacher *et al.* 1998 (Posch *et al.*, 2001):

$$cc = 218 x V^{0.86}$$

donde:

cc= contenido de carbono (fg C_{org} cél.⁻¹)

V= volumen celular (μm³ cél.⁻¹)

La biomasa se calculó multiplicando la densidad celular por el contenido de carbono.

8.3.3 Análisis Ecológico

Se utilizó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (1949) (H') debido a que se trata de muestras relativamente pequeñas y donde es poco probable que estén presentes todas las especies (Pla, 2006). Este índice da a conocer el grado de heterogeneidad de una comunidad basado en el número de especies presentes y en las abundancias relativas de cada especie. Además, se calculó la diversidad máxima (H_{max}) la cual expone una situación donde todas las especies se encuentran igualmente representadas. Por último, se realizó el cálculo de la equitatividad de Pielou (J'), que es un índice de homogeneidad asociado al cálculo del índice de Shannon-Wiener y será 1 si todas las especies presentes se encuentran igualmente representada por sus individuos (Pla, 2006).

Índice de Shannon-Wiener (1949)

$$H' = \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$$

donde:

H'= índice de Shannon-Wiener

S= riqueza de especies

p_i= abundancia relativa

Diversidad máxima

$$H'_{max} = \log S$$

donde:

H'_{max} = índice de diversidad máxima

S= riqueza de especies

Equitatividad de Pielou

$$J' = H' / H'_{max}$$

donde:

J'= índice de equitatividad de Pielou

H'= índice de Shannon-Wiener

H'_{max} = índice de diversidad máxima

8.3.4 Análisis Estadístico

Se verificaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos espacio-temporales biológicos (abundancias y biomásas del fitoplancton y del bacterioplancton) y físico-químicos, con la prueba de Kolmogorov-Smirnov para la normalidad (Marques-Dos Santos, 2001) y la prueba de Levene para homocedasticidad, de igual manera se utilizaron como criterios la curtosis y el sesgo estandarizado (Correa *et al.*, 2006); en los casos en los que no se cumplieron los supuestos, se recurrió a la transformación logarítmica de los datos (Rocha *et al.*, 2006). Posteriormente, se realizaron correlaciones parciales entre los datos biológicos y, también, entre los parámetros biológicos y los ambientales.

Para el análisis estadístico del experimento se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores, el primer factor fueron los diferentes tratamientos del experimento y el segundo el mes en el que fue incubado el experimento (Lacourly, 2011). Hecho esto se procedió a realizar la prueba posterior de rangos múltiples de

Tukey para encontrar las diferencias específicas y se recurrió a la realización del gráfico de medias LSD de Fisher para observar diferencias significativas entre los tratamientos (Salgado-Ugarte, 2017).

9. Resultados

9.1 Hidrodinámica

Se encontró una profundidad máxima de 33.1 m durante el mes de noviembre de 2017 y la mínima de 32.8 m en el mes de mayo de 2018. Durante el periodo de muestreo, fue evidente el comportamiento térmico de monomixis cálida en el sistema (Fig. 5). Asociado con este comportamiento se registró un patrón equivalente en la concentración de oxígeno disuelto, donde hubo una homogenización del gas en la columna de agua durante la mezcla (M_{ez}), y una estratificación química el resto del año con condiciones oxícas en el epilimnion, una oxíclina metalimnética e hipoxia o anoxia hipolimnética (Fig. 6). La temperatura y el oxígeno disuelto fluctuaron a través del tiempo y la profundidad, reportándose la máxima temperatura de 21.32 °C en la superficie durante la estratificación bien establecida (E_{BE}) y una mínima de 14.9 °C en la estratificación temprana (E_{Temp}) (Figuras 7d y 7c, respectivamente). Mientras el oxígeno disuelto presentó una máxima concentración de 8 mg L⁻¹ en la superficie durante la E_{Temp} y una mínima de 0 mg L⁻¹ en el hipolimnion del sistema al final de esta.

Para la estratificación tardía (E_{Tar}), la profundidad máxima que alcanzó la termoclina fue de 26 m, presentando una amplitud de 2 m, fue en este momento en que el epilimnion alcanzó su máxima amplitud, siendo un indicio de la transición a la etapa de mezcla (Fig. 7a). En cuanto al oxígeno disuelto, se mantuvo una concentración de 6 mg L⁻¹ desde el espejo de agua hasta los 24 m, donde se presentó una oxiclina con una amplitud de 2 m (24 – 26 m) y anoxia desde los 26 m (Fig. 6; Fig. 7a).

En la etapa de M_{ez} tanto la temperatura como el oxígeno disuelto tendieron a encontrarse de manera homogénea a lo largo de toda la columna de agua, particularmente en el mes de enero (Fig.7b).

Para la etapa de E_{Temp} , la termoclina se ubicó a los 10 m con una amplitud de 2 m, con lo cual se observó un epilimnion de 10 m, un metalimnion de 6 m y un hipolimnion de 16 m. La oxiclina se presentó desde los 18 m hasta los 22 m sin llegar a la anoxia (Fig. 7c).

En cuanto a la etapa de E_{BE} , la termoclina se localizó a los 13 m, con una amplitud de 10 m, manteniéndose un epilimnion de 10 m, el metalimnion aumentó a 10 m, y el hipolimnion se redujo a 12 m. La oxiclina comenzó a los 12 m y tuvo una amplitud de 13 m, la anoxia se presentó desde los 25 m (Fig. 7d).

Con respecto a la zona eufótica (Z_e) se encontró una amplitud máxima durante el periodo de mezcla que fue de 15.85 m. Para la E_{Tar} hubo también una zona eufótica muy amplia abarcando 14.4 m, posteriormente en la E_{Temp} la amplitud de Z_e fue de 12.5 m; coincidiendo con un florecimiento algal de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena* en el mes de mayo. A pesar de esto, la mínima amplitud de Z_e correspondió a la E_{BE} , periodo durante el cual no se superaron los 7.79 m en el mes de junio, ya que el florecimiento algal de esta cianobacteria se encontraba en la etapa exponencial (Fig. 7).

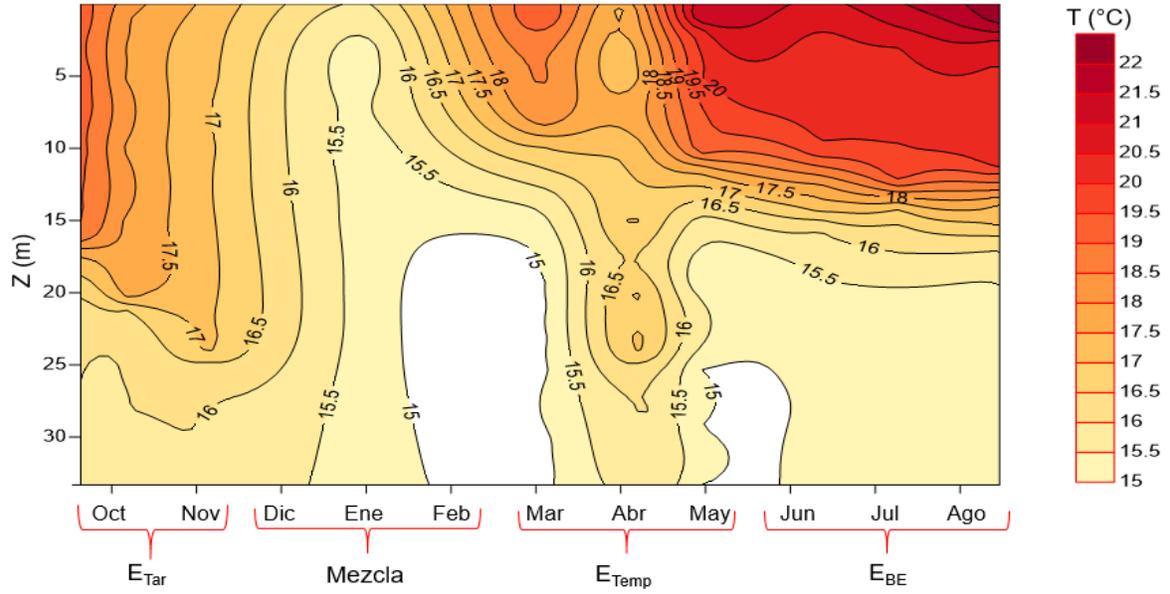


Fig. 5 Diagrama espacio-temporal de temperatura en el lago Atexcac.
(SURFER, 2020)

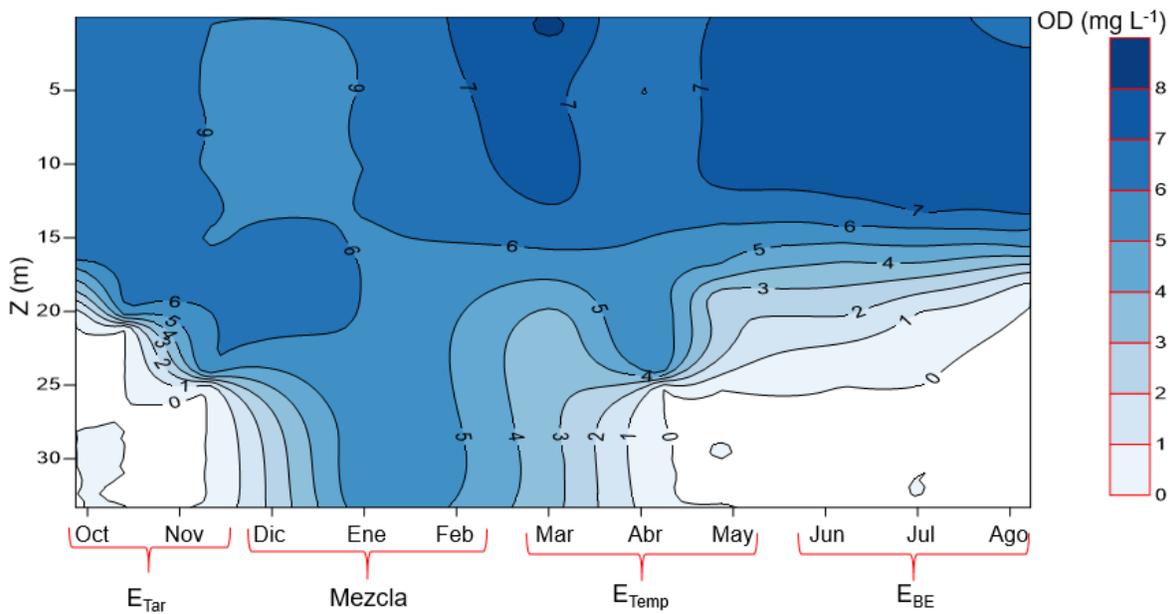
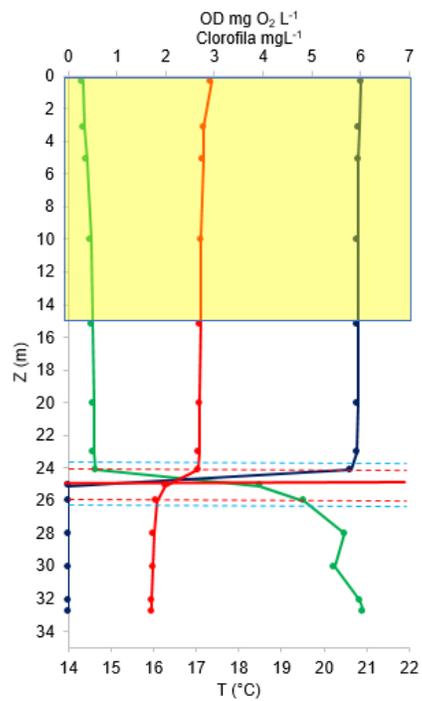
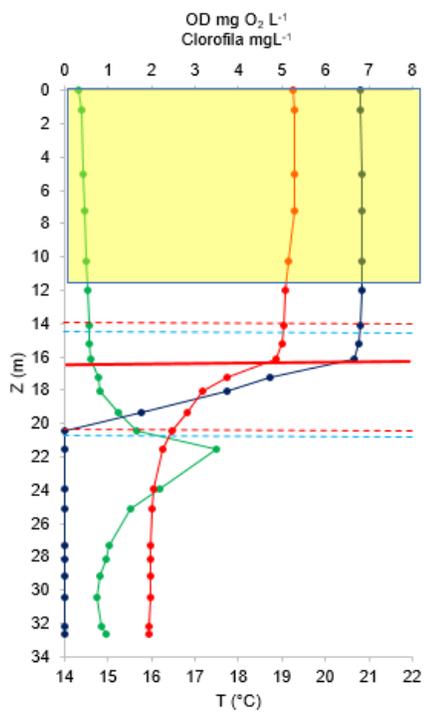
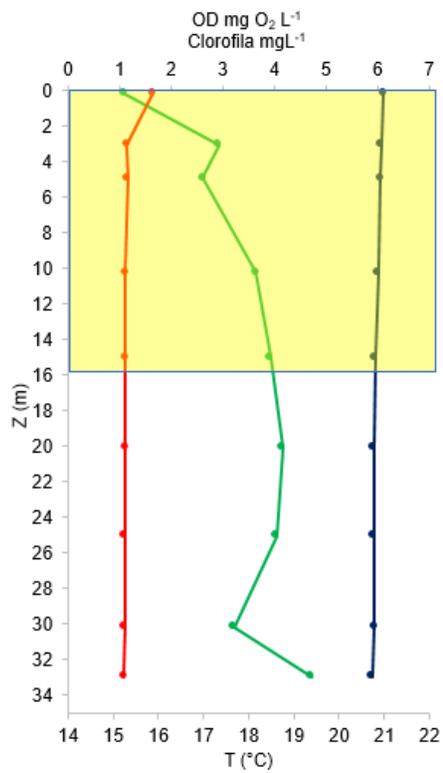


Fig. 6 Diagrama espacio-temporal del OD en el lago Atexcac.
(SURFER, 2020)

a)



b)



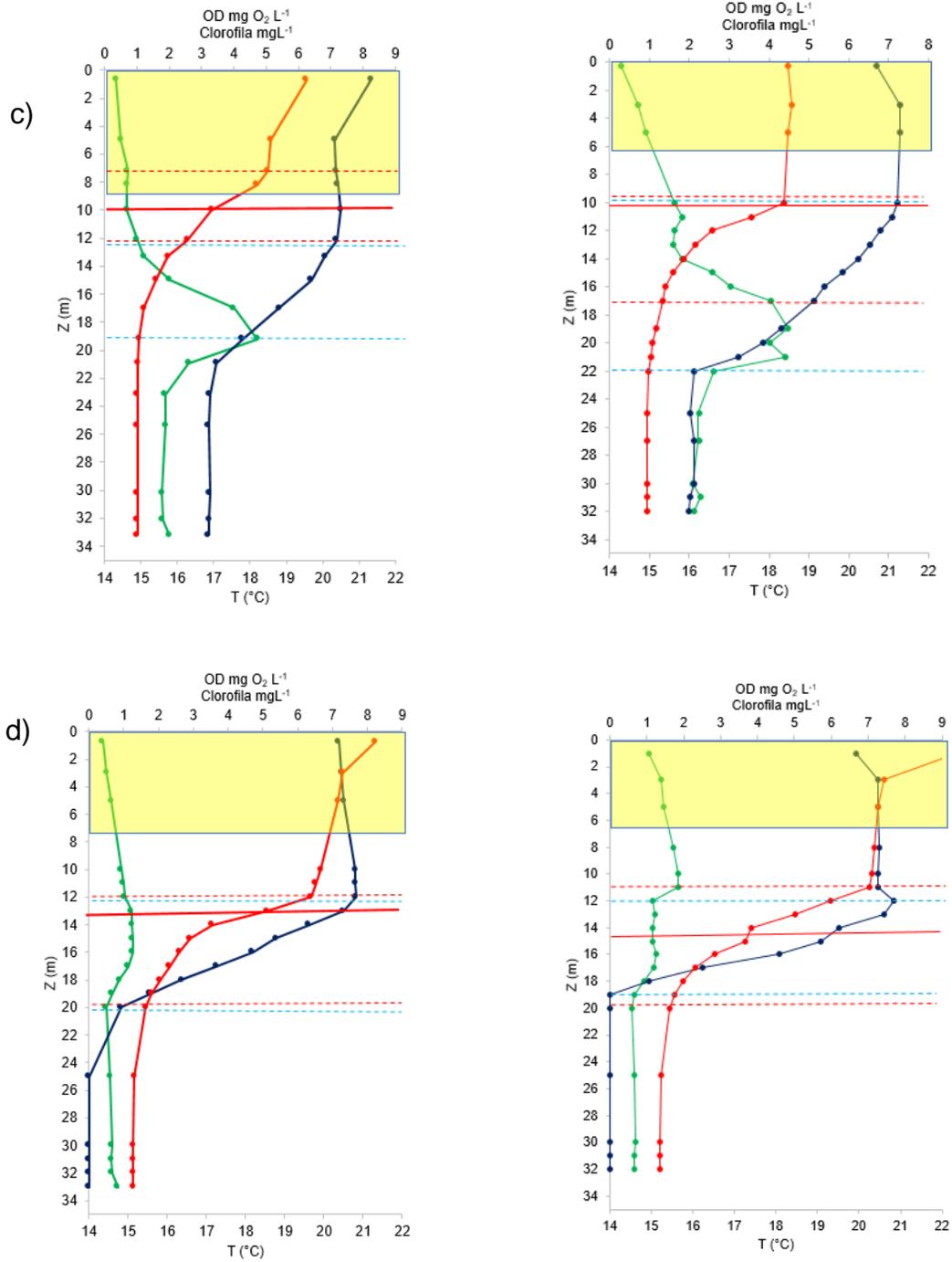


Fig. 7 Perfiles verticales de temperatura, OD y Clorofila a.

Temperatura (línea continua roja), oxígeno disuelto (azul), clorofila a (verde), donde se señala la termoclina (línea horizontal punteada roja) y oxiclina (línea punteada azul claro), así como la amplitud de la zona eufótica (recuadro amarillo) de meses representativos durante las diferentes etapas termodinámicas en un ciclo anual del lago Atexcac a) Estratificación Tardía (octubre y noviembre, 2017); b) Mezcla (enero, 2018); c) Estratificación temprana (abril y mayo, 2018); d) Estratificación Bien Establecida (julio y septiembre, 2018).

9.2 Alcalinidad y pH

El pH presentó pequeñas variaciones durante el periodo de estudio de manera que el valor máximo se registró durante la E_{Tar} con valores promedio de 9.08 ± 0.11 unidades, y el más bajo en la E_{Temp} con un valor promedio de 8.84 ± 0.12 unidades, conservándose un carácter alcalino en el lago. Se tomaron en cuenta las concentraciones de carbonatos y bicarbonatos para la alcalinidad, resultando que, para carbonatos, las concentraciones fluctuaron entre los $425.88 \pm 80.08 \text{ mg L}^{-1}$ (E_{BE}), y $348 \pm 16.43 \text{ mg L}^{-1}$ (M_{ez}), mientras que, para los bicarbonatos, la concentración máxima se reportó durante el periodo de M_{ez} ($820 \text{ mg L}^{-1} \pm 63.6$) y la mínima durante la E_{Temp} ($671.87 \pm 59.24 \text{ mg L}^{-1}$) (Fig. 8).

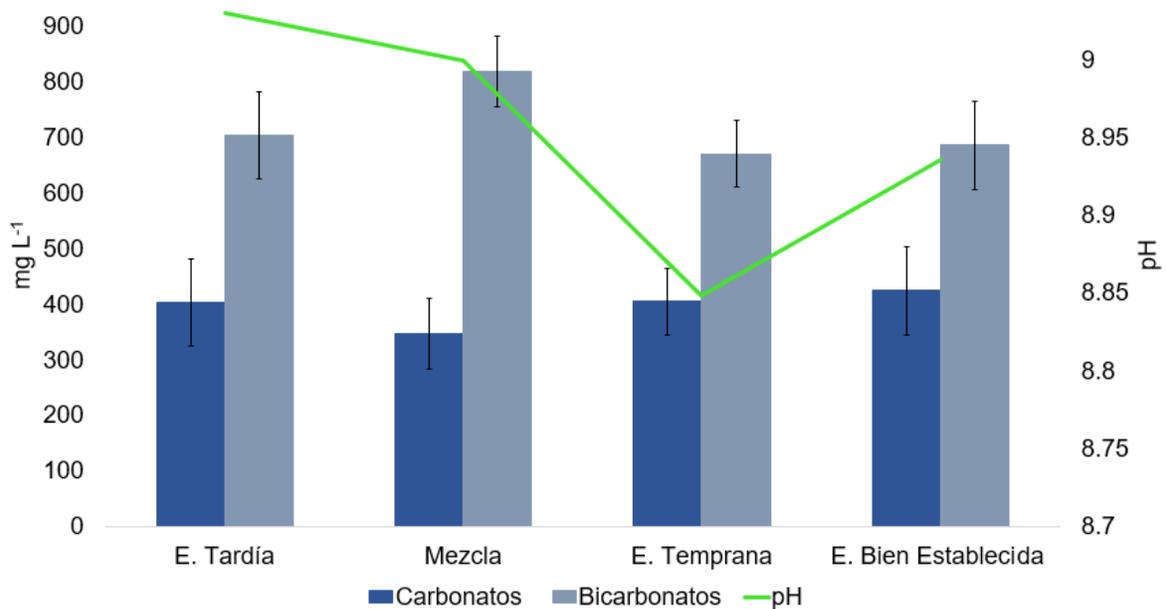


Fig. 8 Variación de la alcalinidad expresada en carbonatos y bicarbonatos y el pH del lago Atexcac durante las diferentes etapas hidrodinámicas.

9.3 Durezas

Con respecto a la dureza total, la concentración promedio más alta fue de $2657.32 \pm 113.65 \text{ mg L}^{-1}$ para el periodo de E_{Temp} , posteriormente en la E_{BE} se reportó la segunda concentración promedio más alta con $2641.46 \pm 201.25 \text{ mg L}^{-1}$. En el periodo de mezcla la concentración de dureza total fue de $2550.54 \pm 84.46 \text{ mg L}^{-1}$ y durante el periodo de estratificación tardía se reportó la mínima concentración promedio, la cual fue de $2052.05 \text{ mg L}^{-1}$.

En cuanto a la dureza permanente, el patrón fue similar a la dureza total ya que la concentración más alta se registró durante el periodo de E_{Tar} con un valor de $1579.82 \pm 80.65 \text{ mg L}^{-1}$, y la mínima en el periodo de E_{Temp} con una concentración de $1243 \pm 186.99 \text{ mg L}^{-1}$.

La dureza temporal presentó la máxima concentración durante el periodo de E_{BE} con una concentración de $1168 \pm 64.19 \text{ mg L}^{-1}$, y la mínima durante el periodo de E_{Temp} donde el valor de la concentración fue de $1077.5 \pm 53.1 \text{ mg L}^{-1}$.

Durante el periodo de estudio, la dureza de calcio presentó concentraciones promedio desde los $64.75 \pm 13.33 \text{ mg L}^{-1}$ durante la E_{Temp} y fue descendiendo hacia la E_{BE} a una concentración promedio de $60.06 \pm 13.59 \text{ mg L}^{-1}$. El valor mínimo de dureza de calcio se encontró en la E_{Tar} , con una concentración promedio de $59.18 \pm 7.55 \text{ mg L}^{-1}$ (Fig. 9).

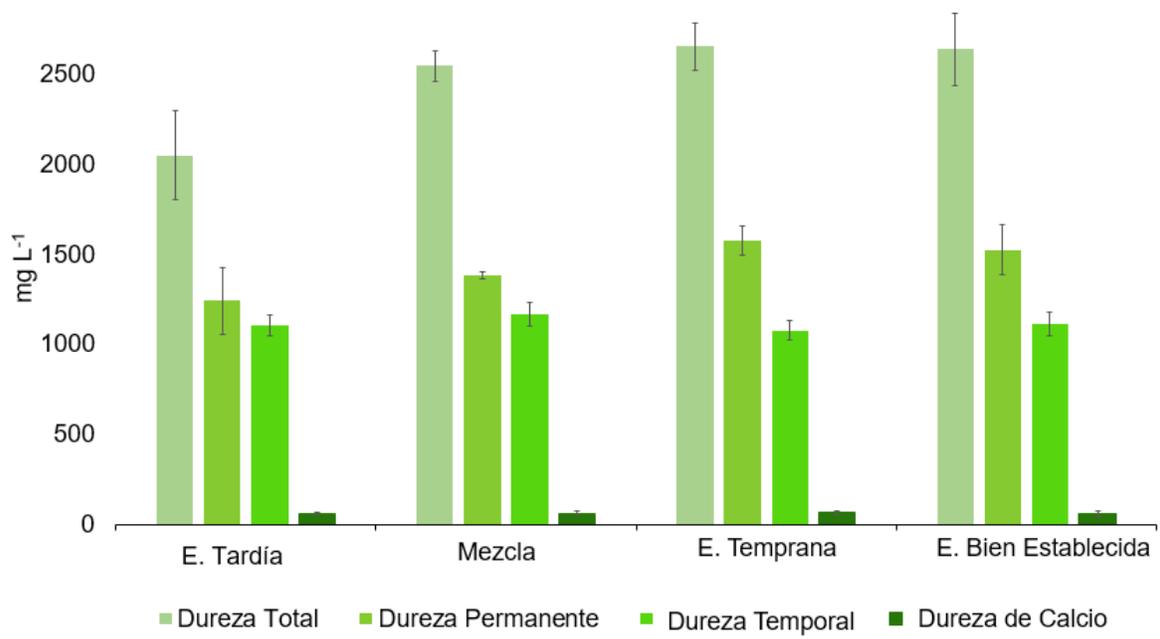


Fig. 9 Variación de la dureza total, dureza permanente, dureza temporal y dureza de calcio durante las diferentes etapas hidrodinámicas del lago Atexcac.

9.4 Total de Sólidos Disueltos y Conductividad Eléctrica

La variación con respecto al total de sólidos disueltos (TDS) y conductividad eléctrica fue poca para ambos parámetros, los cuales se encuentran estrechamente relacionados, de manera que, la cantidad total de sólidos disueltos fue de los $6.22 \text{ g L}^{-1} \pm 0.05$ en la E_{BE} a los $6.19 \text{ g L}^{-1} \pm 0.06$ en la Mez. Por otro lado, el periodo con mayor conductividad eléctrica fue la E_{Temp} con un valor promedio de $12.27 \text{ mS cm}^{-1} \pm 0.07$ y el periodo que presentó la menor conductividad eléctrica fue la Mez con $12.13 \text{ mS cm}^{-1} \pm 0.17$. La variación de estos parámetros es baja, por lo cual se observa homogeneidad a lo largo de todo el periodo de estudio (Fig. 10).

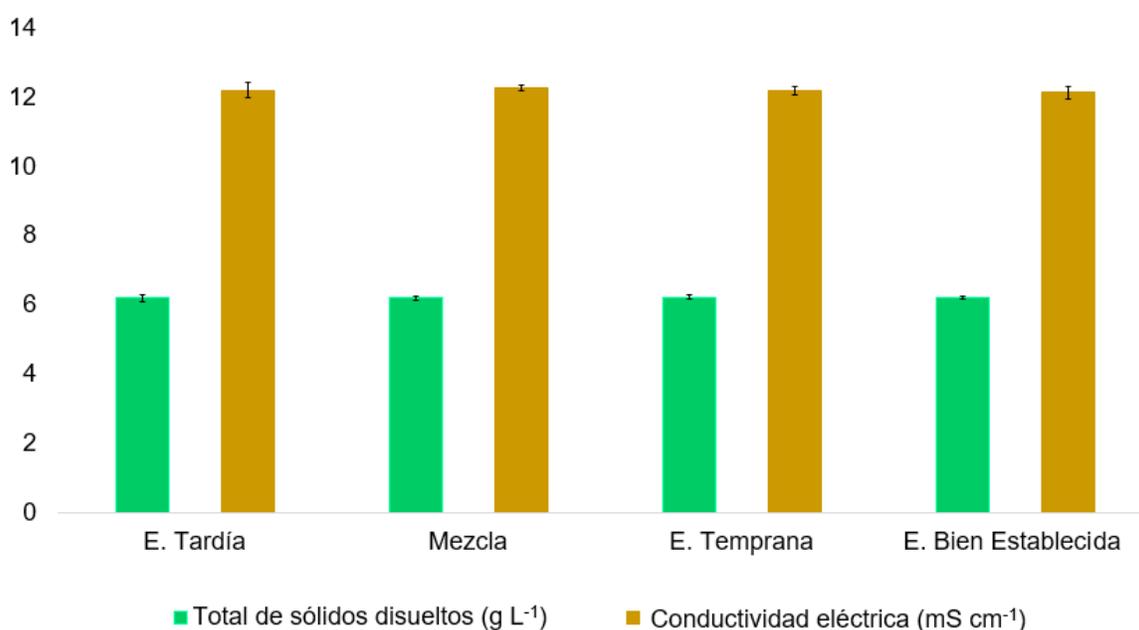


Fig. 10 Total de sólidos disueltos y conductividad eléctrica durante el periodo de estudio.

9.5 Nutrientes

9.5.1 Nitratos

Durante las diferentes etapas hidrodinámicas del lago Atexcac las concentraciones de nitratos (NO_3^-) variaron desde $1.08 \mu\text{mol L}^{-1}$ hasta los $2.26 \mu\text{mol L}^{-1}$, ambos valores se encontraron en el periodo de E_{Tar} , donde el valor de mayor concentración de este nutriente se registró en el metalimnion y el menor en el epilimnion. Este patrón se repite en la E_{BE} donde las concentraciones variaron de $1.38 \mu\text{mol L}^{-1}$ a $1.63 \mu\text{mol L}^{-1}$ en el metalimnion y el epilimnion respectivamente, y se observó de manera inversa en el periodo de E_{Temp} con valores de concentración que oscilaron de $1.78 \mu\text{mol L}^{-1}$ en el epilimnion a $1.27 \mu\text{mol L}^{-1}$ en el metalimnion. En cuanto a la Mez la concentración fue de $1.52 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Fig. 11).

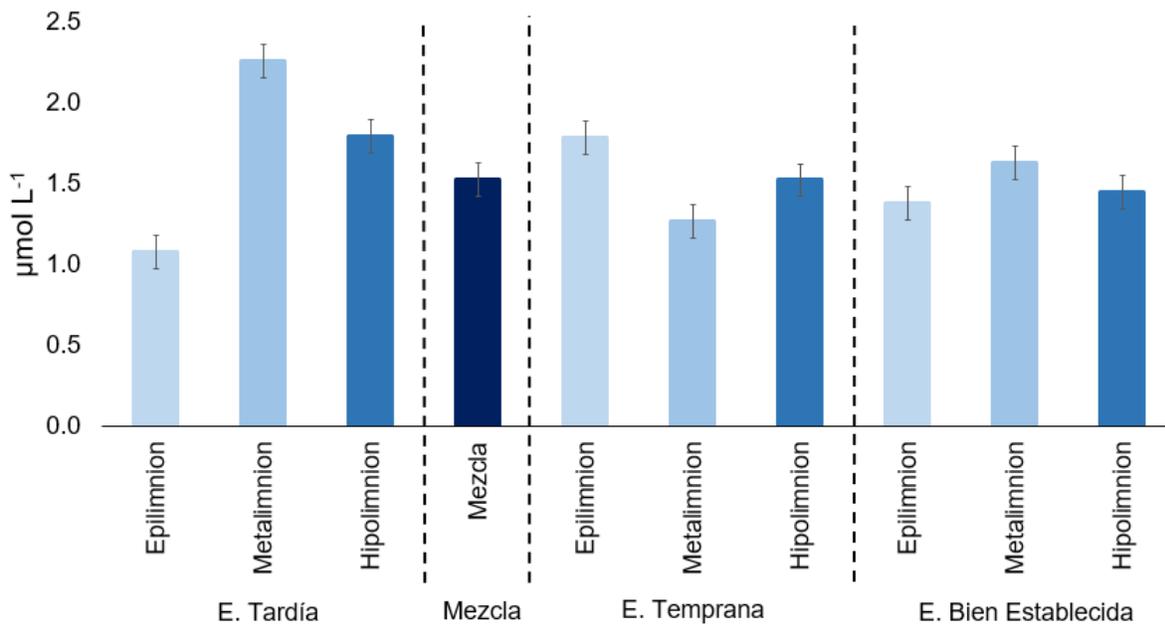


Fig. 11 Variación promedio en las concentraciones de nitratos por estratos en cada una de las etapas hidrodinámicas.

9.5.2 Nitritos

Las concentraciones promedio de nitritos (NO_2^-) fluctuaron entre $0.02 \mu\text{mol L}^{-1}$ y $0.64 \mu\text{mol L}^{-1}$. Durante la E_{Temp} , las concentraciones de nitritos aumentaron en función de la profundidad, posteriormente en el periodo de M_{ez} se encontraron concentraciones bajas dando como promedio de toda la columna de agua $0.08 \mu\text{mol L}^{-1}$. En el periodo de E_{Temp} se registró un aumento repentino en la concentración de nitritos en todos los estratos, encontrándose la mayor concentración en el epilimnion. Posteriormente en el periodo de E_{BE} las concentraciones descendieron sin llegar a los valores mínimos y conservando el comportamiento general de aumentar la concentración en función de la profundidad como se puede apreciar en la Fig. 12.

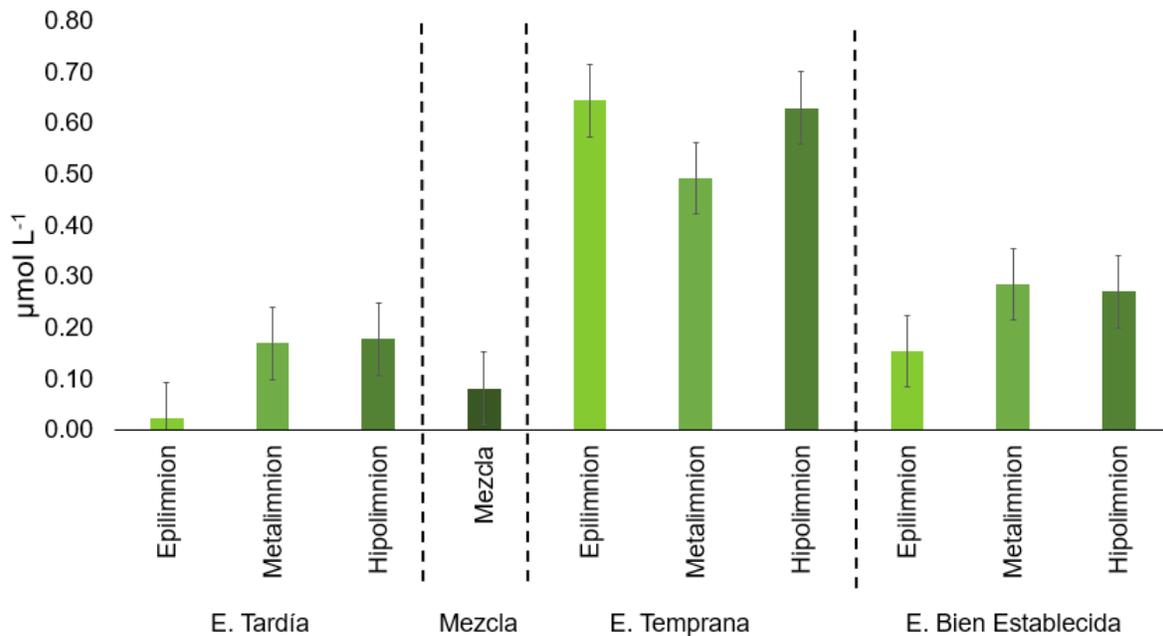


Fig. 12 Variación de las concentraciones promedio de nitritos a través de las etapas hidrodinámicas por estratos.

9.5.3 Amonio

En el periodo de estudio, la concentración de amonio (NH_4^+) fue mayor que de NO_3^- y NO_2^- ; en contraste con los nitritos, tuvo su máximo valor durante la M_{ez} , periodo en el cual la concentración promedio de toda la columna de agua fue de $5.68 \mu\text{mol L}^{-1}$. La concentración más baja se registró en el periodo de E_{BE} ($0.41 \mu\text{mol L}^{-1}$) reconociéndose un patrón en el cual, en todos los periodos de estratificación del lago, se tiende al aumento en la concentración de este nutriente en las zonas hipolimnéticas del sistema (Fig. 13).

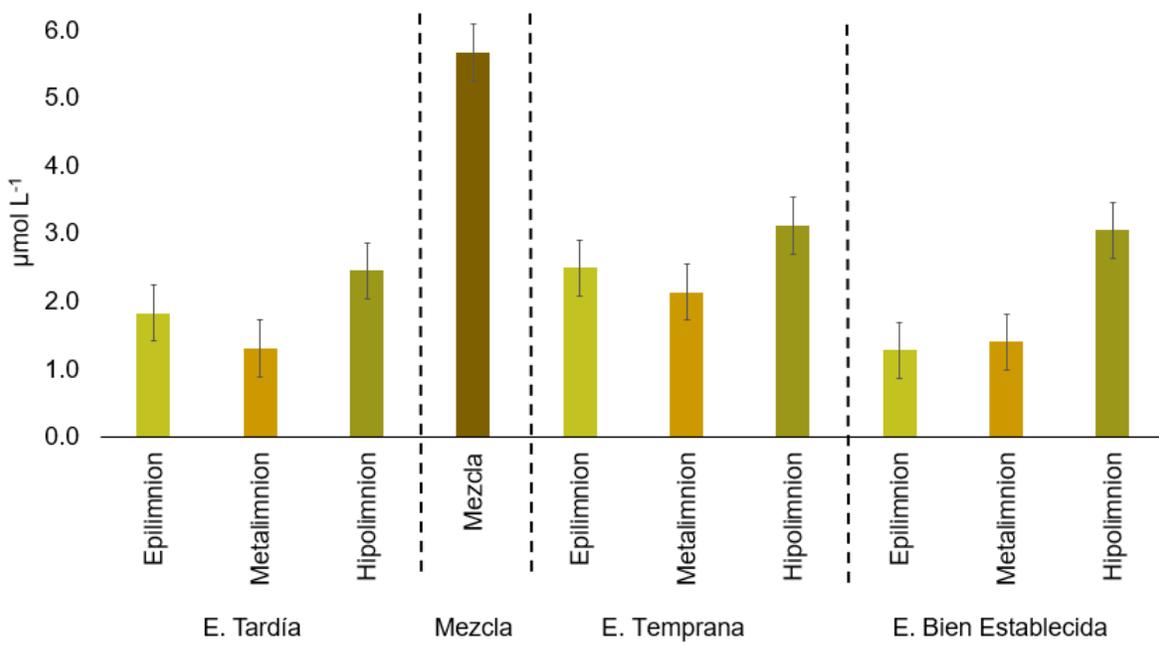


Fig. 13 Variación de las concentraciones promedio de amonio durante las diferentes etapas hidrodinámicas por cada estrato en el lago Atexcac.

9.5.4 Fósforo Soluble Reactivo (FSR)

El fósforo reactivo soluble presentó un patrón asociado con las fases hidrodinámicas en el lago, en el cual, las mayores concentraciones de este nutriente se registraron durante la E_{BE} con valores que variaron de 0.99 $\mu\text{mol L}^{-1}$ a 1.11 $\mu\text{mol L}^{-1}$ y la mínima concentración se presentó en el período de Me_z con 0.1 $\mu\text{mol L}^{-1}$. En la estratificación tardía se observó un incremento de los ortofosfatos hacia los estratos profundos del sistema con una concentración de 0.61 $\mu\text{mol L}^{-1}$ en el hipolimnion, mientras en la estratificación temprana se encontró un patrón inverso con 0.19 $\mu\text{mol L}^{-1}$ en este mismo estrato (Fig. 14).

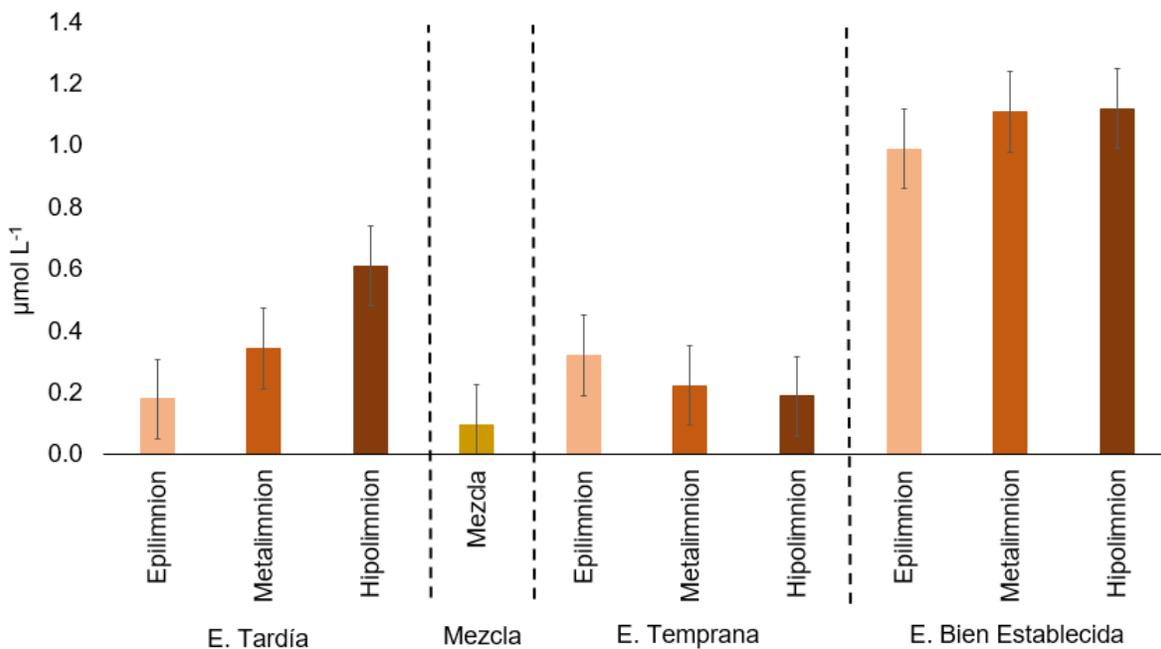


Fig. 14 Variación promedio de fósforo reactivo soluble (FSR) por estratos a través de las diferentes etapas hidrodinámicas.

9.5.5 Fósforo Total (FT)

El fósforo total tuvo concentraciones más altas durante la E_{Tar} , en la cual estas fluctuaron de $1.27 \mu\text{mol L}^{-1}$ a $1.67 \mu\text{mol L}^{-1}$, reconociéndose un patrón donde hubo un aumento de la concentración del nutriente en función de la profundidad del sistema. De manera inversa, para la E_{Temp} y la E_{Tar} , las concentraciones descendieron hacia las zonas más profundas. En la Mez se encontró la concentración más baja de fósforo total ya que el promedio de toda la columna de agua fue de $0.41 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Fig. 15).

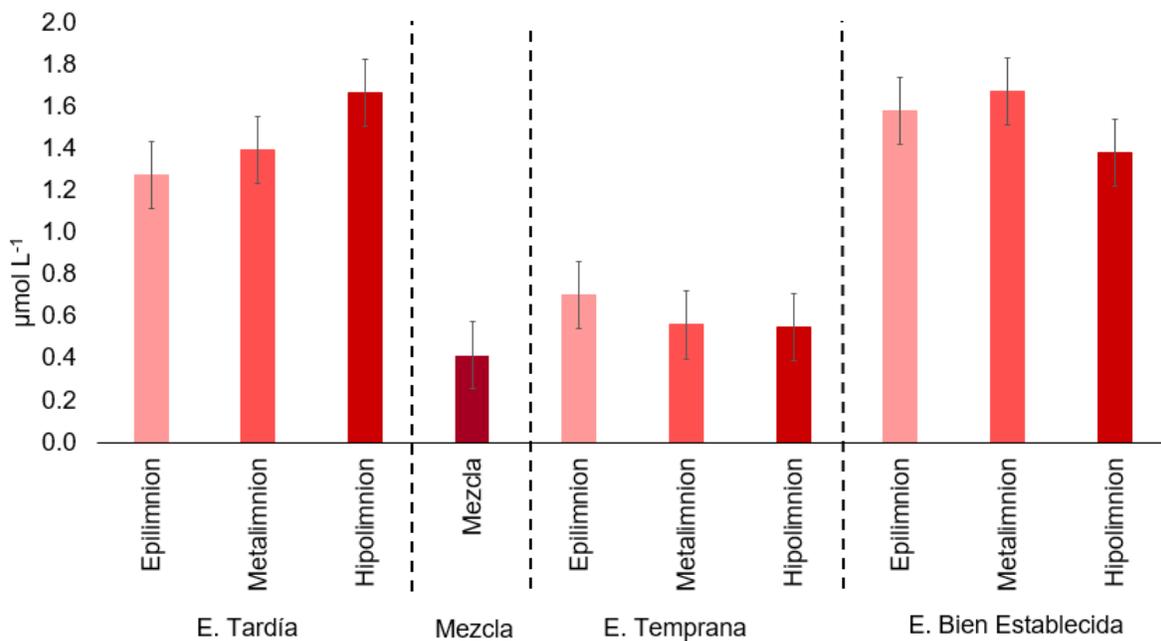


Fig. 15 Variación de la concentración promedio del fósforo total (FT) por estrato a través de las diferentes etapas hidrodinámicas.

9.5.6 Silicatos

Los silicatos son un nutrimento importante para las diatomeas ya que utilizan sílice para la formación de sus frústulas. Durante el periodo de estudio, las concentraciones de silicatos fluctuaron entre $539 \mu\text{mol L}^{-1}$ y $1189.94 \mu\text{mol L}^{-1}$. Durante la E_{Tar} se encontró la concentración más alta de silicatos de todo el periodo de estudio, dicha concentración se ubicó en el metalimnion. Posteriormente durante la mezcla se encontró la concentración más baja de silicatos ($539 \mu\text{mol L}^{-1}$). En la E_{Temp} , las concentraciones de silicatos alcanzaron valores parecidos a los de la E_{Tar} , aunque más bajos y homogéneos a través de la columna de agua. En cuanto a la Estratificación Bien Establecida las concentraciones descendieron en el metalimnion y aumentaron hacia el hipolimnion (Fig. 16).

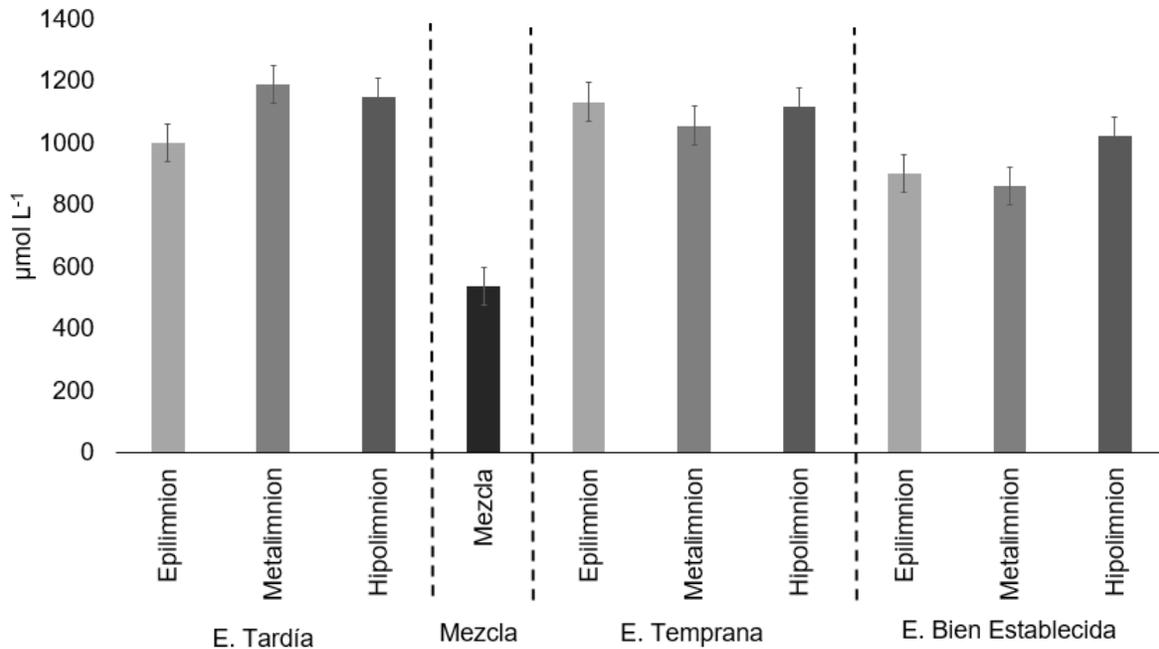


Fig. 16 Variación promedio en la concentración de silicatos por estrato a través de las diferentes etapas hidrodinámicas.

9.5.7 Sulfatos

Los sulfatos son un compuesto inorgánico esencial tanto para autótrofos como heterótrofos ya que forman parte de biomoléculas importantes como los aminoácidos (cisteína, cistina y metionina) y compuestos estructurales como sulfolípidos. En el lago Atexcac los sulfatos se encuentran en abundancia, ya que las concentraciones variaron desde 237 $\mu\text{mol L}^{-1}$ hasta los 484 $\mu\text{mol L}^{-1}$, observándose un aumento importante en la concentración durante la E_{Temp} en los tres estratos formados, esto en comparación con las etapas limnológicas durante el ciclo anual en los cuales las concentraciones tendieron a ser homogéneas (Fig. 17).

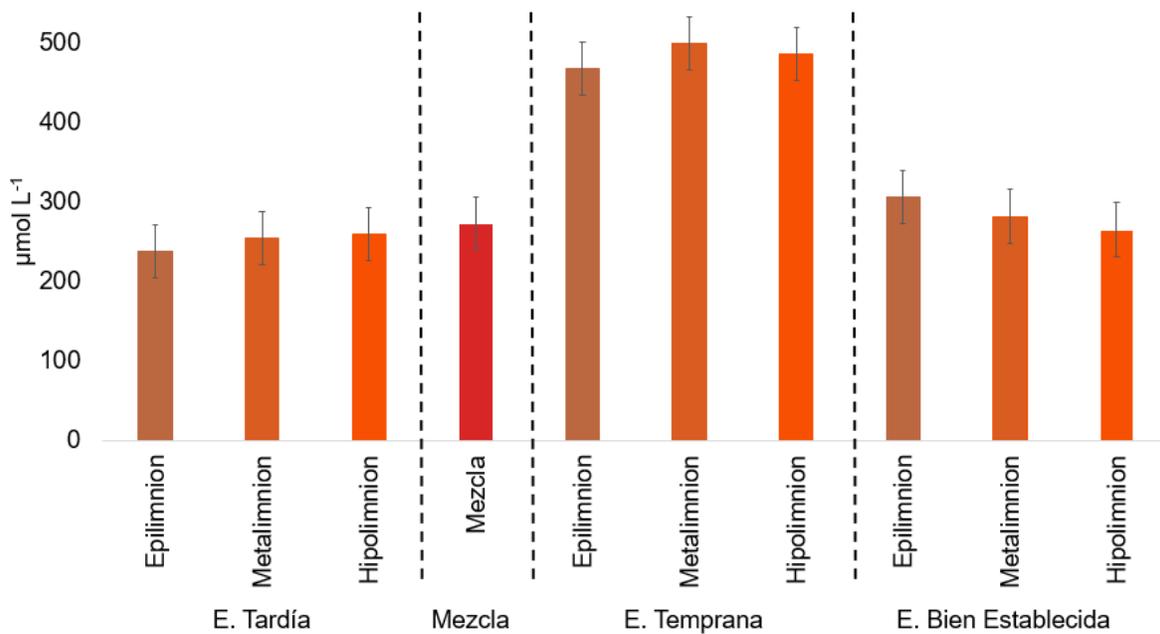


Fig. 17 Variación de la concentración promedio de sulfatos (SO_4) a través de los estratos y las etapas limnológicas de un ciclo anual en el lago Atexcac.

9.6 Parámetros Biológicos

9.6.1 Fitoplancton

Se encontraron cuatro grupos fitoplanctónicos en el lago Atexcac: Phylum Cyanobacteria con las especies *Planktolyngbya tallingi* (Leptolyngbyaceae) (Fig. 18a), son filamentos solitarios enroscados de manera irregular que miden principalmente de 13-16 μm de largo que pueden variar. Tricomas cilíndricos, con contenido celular homogéneo y de 0.7-1 μm de ancho, las divisiones longitudinales suelen ser invisibles y tiene una vaina delgada y sin color que suele sobrepasar los tricomas terminales; *Merismopedia trolleri* (Merismopediaceae) (Fig. 18b), se encuentra en colonias de 4-16 células situadas en un solo plano y cubiertas por un mucílago que es incoloro y homogéneo. Células ligeramente elongadas de 2.5 μm con contenido verde-azul pálido; *Nodularia cf. spumigena* (Aphanizomenonaceae) (Fig. 18c) que son filamentos rectos capaces de formar florecimientos algales, las células (2-4.8 x 12.2 μm) se encuentran recubiertas por una vaina delgada y sin color. Cuenta con heterocistos (5.2-7 x 12-13 μm) que le permiten fijar nitrógeno atmosférico. Los acinetos no han sido observados en los lagos volcánicos de la Cuenca Oriental; *Microcystis* sp. (Microcystaceae) (Fig. 18d) se trata de un organismo unicelular que forma colonias las cuales son gelatinosas debido al mucílago incoloro que contiene a las células, de forma irregular y con numerosas células esféricas de color verde-azul o amarillento (Guiry y Guiry, 2021; Komarek y Komárková-Legnerová, 2002; Sarmiento *et al.*, 2007; Tavera y Komárek, 1996).

Phylum Chlorophyta con los géneros *Cosmarium* sp. (Desmidiaceae) (Fig. 18e) que se caracteriza por ser células solitarias que tienen una constricción por la mitad que asemeja a la división celular y *Kirchneriella* sp. (Selenastraceae) (Fig. 18f), células coloniales dispersas en envoltura, cilíndricas, semilunares con forma de hoz, con un único cloroplasto parietal, tamaños pequeños que van de 1-7 μm (Guiry y Guiry, 2021).

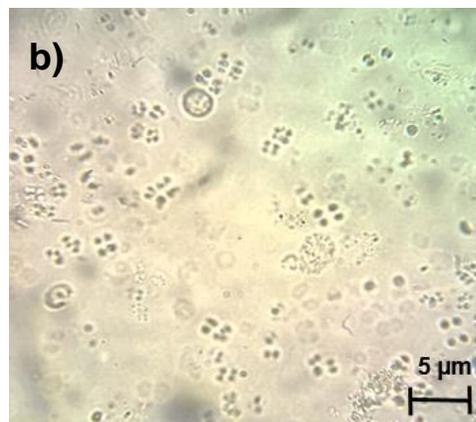
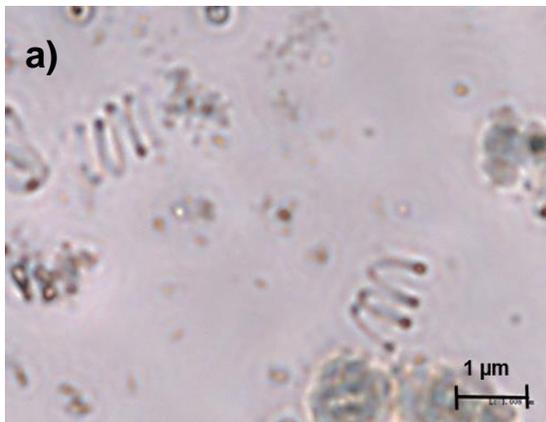
En cuanto al Phylum Bacillariophyta únicamente se encontró a la especie *Cyclotella choctawhatcheeana* (Stephanodiscaceae) (Fig. 18g), una diatomea central cuya célula está cubierta por una frústula de sílice con forma de tambor

desde la vista cingular, estas células forman cadenas cortas (2-3 células). Valvas circulares (de 2-5 μm) y estriadas. En México únicamente se ha reportado esta especie en los lagos volcánicos Alchichica y Atexcac (Oliva *et al.*, 2008).

Por último, del Phylum Miozoa, se encontró un dinoflagelado que posiblemente se trate del género *Peridinium* sp. (Peridiniaceae) (Fig. 18h) que son células tecadas y ornamentadas, de redondas a ovaladas, y que llegan a medir de 60 a 65 μm (Carty y Parrow, 2015).

Durante el periodo de estudio se registraron dos eventos de florecimientos algales, uno de la diatomea *C. choctawhatcheeana* durante la mezcla (enero a marzo) y otro de la cianobacteria *N. spumigena* durante la E_{Temp} en el mes de mayo.

A través de las etapas limnéticas se observó una sucesión de los grupos fitoplanctónicos en la cual, la alta abundancia de la diatomea *C. choctawhatcheeana* se vio marcada a partir del su afloramiento en la M_{EZ} y se mantuvieron con abundancias relativamente altas hasta la E_{BE} . En cuanto a las cianobacterias, mantuvieron abundancias elevadas con respecto al dinoflagelado *Peridinium* sp. y a las clorofitas, de las cuales sólo se encontraron muy pocos ejemplares durante el periodo de E_{Tar} (Fig. 19).



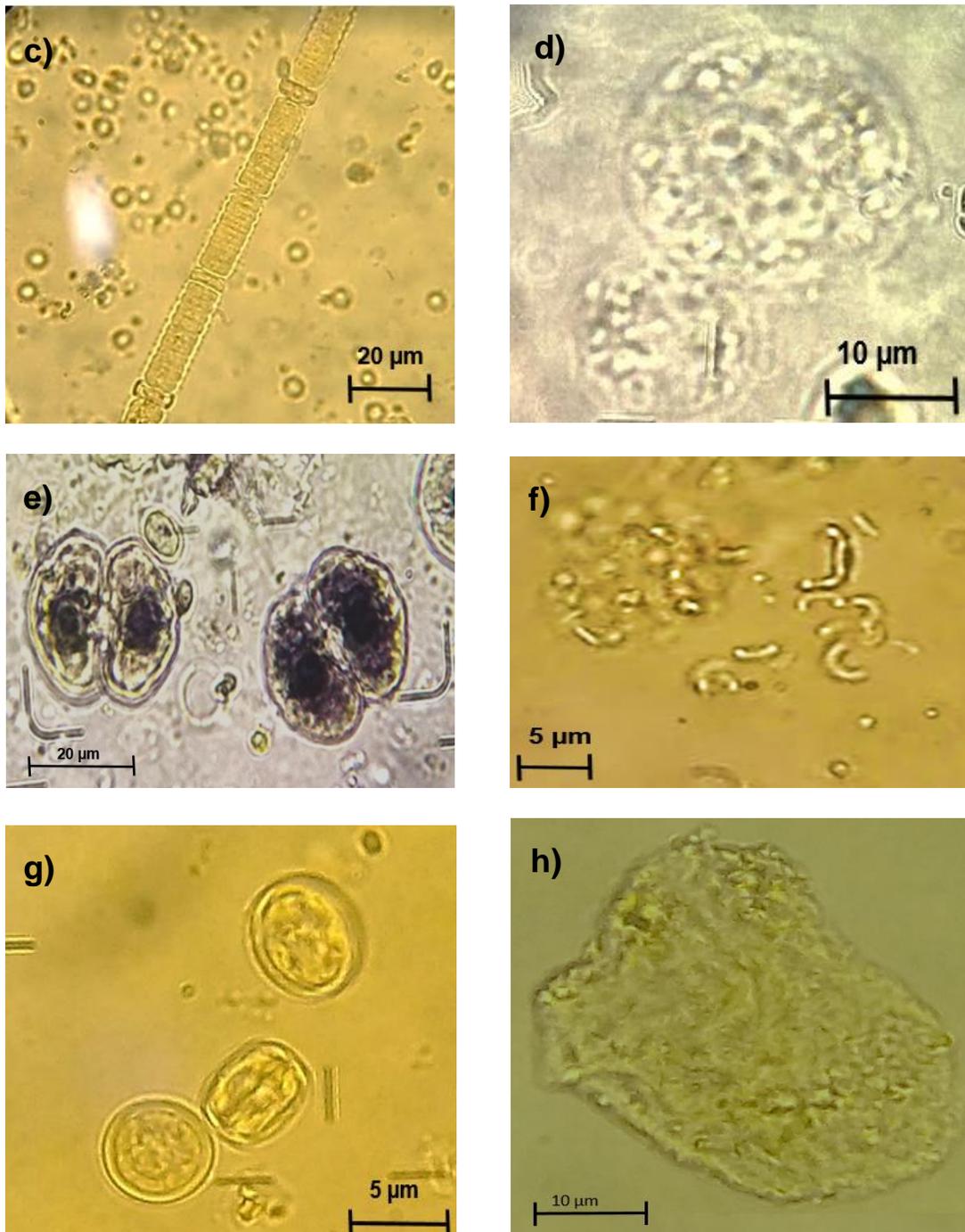


Fig. 18 Especies fitoplanctónicas encontradas en el lago Atexcac.

a) *Planktolyngbya tallingi* (Leptolyngbyaceae); b) *Merismopedia trolleri* (Merismopediaceae); c) *Nodularia cf. spumigena* (Aphanizomenonaceae); d) *Microcystis* sp. (Microcystaceae); e) *Cosmarium* sp. (Desmidiaceae); f) *Kirchneriella* sp. (Selenastraceae); g) *Cyclotella choctawhatcheeana* (Stephanodiscaceae); h) *Peridinium* sp. (Peridiniaceae)

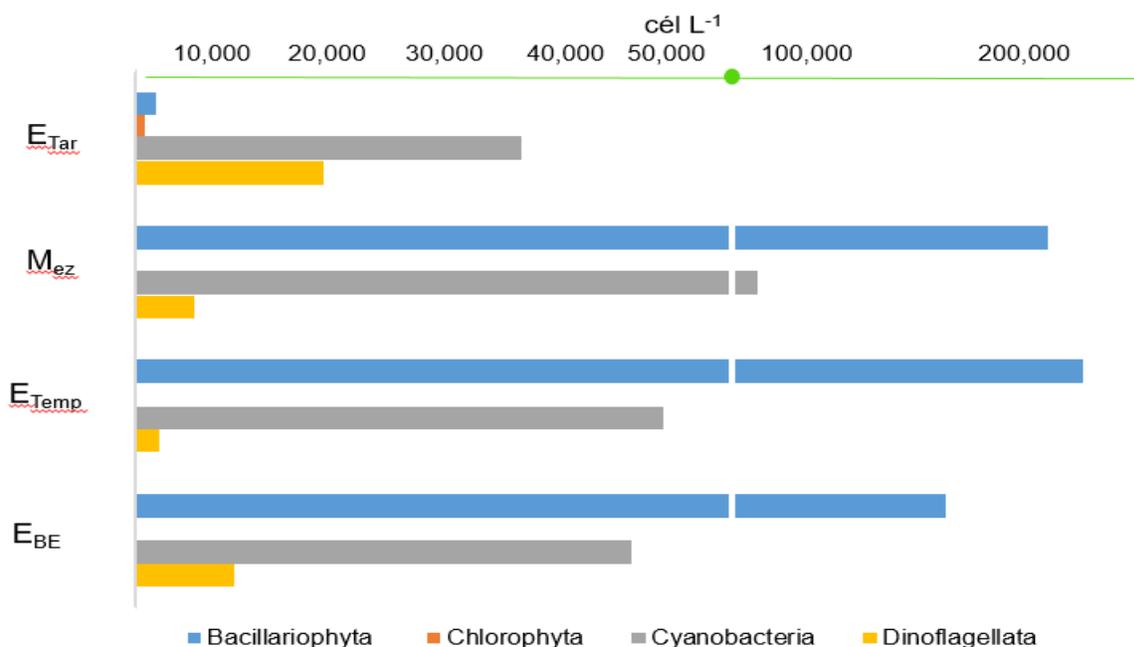


Fig. 19 Variación de las abundancias fitoplanctónicas por grupo algal a través de las etapas hidrodinámica.

9.6.1.1 Biomasa

Durante el estudio, las cianobacterias, al ser tan pequeñas, aportaron una biomasa que no demostró las altas abundancias presentadas por este phyllum, sin embargo, el aumento de biomasa en el periodo de E_{Temp} fue muy marcado debido al florecimiento algal de la cianobacteria filamentosa *Nodularia* cf. *spumigena*, llegando hasta una concentración de 359.25 mg C L⁻¹, provocando que el lago se tiñera de color verde desde el mes de mayo hasta septiembre (Fig. 32).

La influencia de la diatomea *C. choctawhatcheeana* en la biomasa del fitoplancton fue de gran importancia a través de los periodos de estratificación, sin embargo, durante la mezcla aportó la máxima concentración de biomasa (145.18 mg C L⁻¹).

El grupo de las clorofitas presentó la biomasa más baja en comparación de las demás divisiones, esto debido a las bajas abundancias y a que únicamente se presentaron durante el periodo de E_{Tar} (Fig. 20).

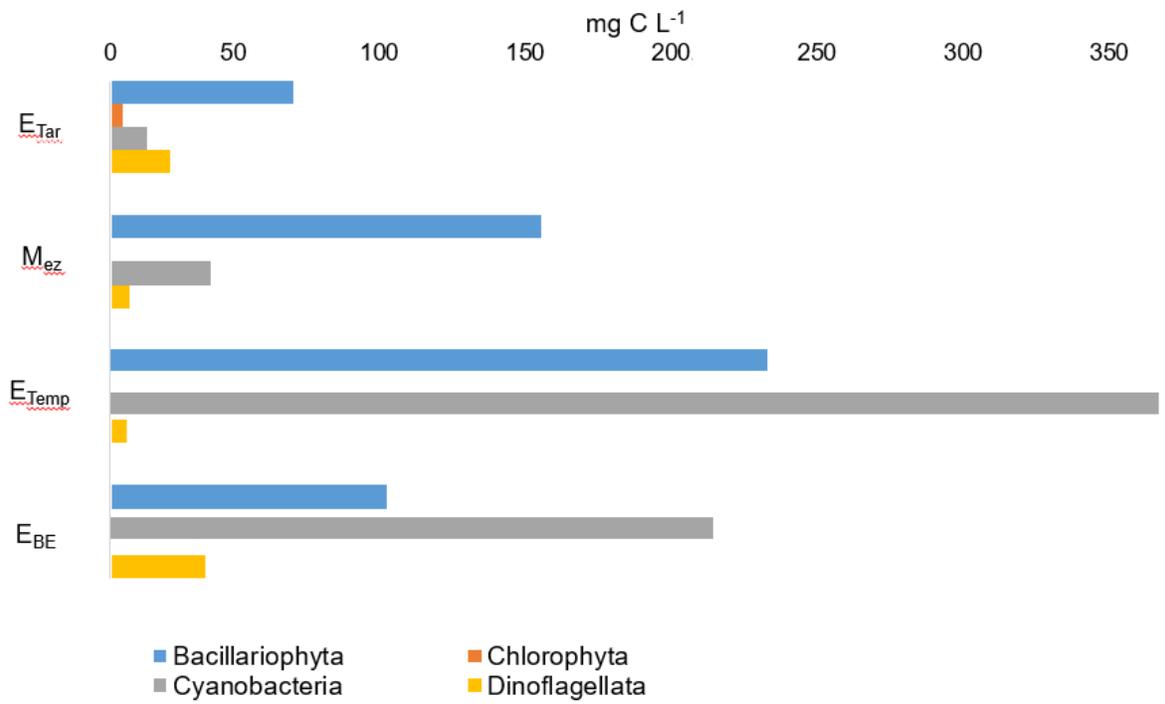


Fig. 20 Variación de la biomasa fitoplanctónica por grupo algal a través de las etapas hidrodinámica.

9.6.1.2 Clorofila “a”

La concentración de clorofila *a* presentó máximos que se ubicaron de manera general por debajo de la termoclina (DCM, máximos profundos de clorofila *a*) reportándose concentraciones de hasta 4.7 mg L^{-1} . Las concentraciones de máxima clorofila se encontraron durante los periodos de Mez y E_{Temp} , correspondiendo principalmente con los eventos de afloramientos algales de diatomeas y cianobacterias filamentosas antes mencionados. Así mismo se pudo observar que las concentraciones de clorofila se encontraron en función de la estratificación del lago, de manera que las zonas de anoxia concuerdan con los valores más bajos de clorofila, donde se reportaron concentraciones mínimas de 0.2 mg L^{-1} . Por otro lado, también se pudieron apreciar valores mínimos en las zonas más superficiales del lago durante los periodos estratificados (Fig.21).

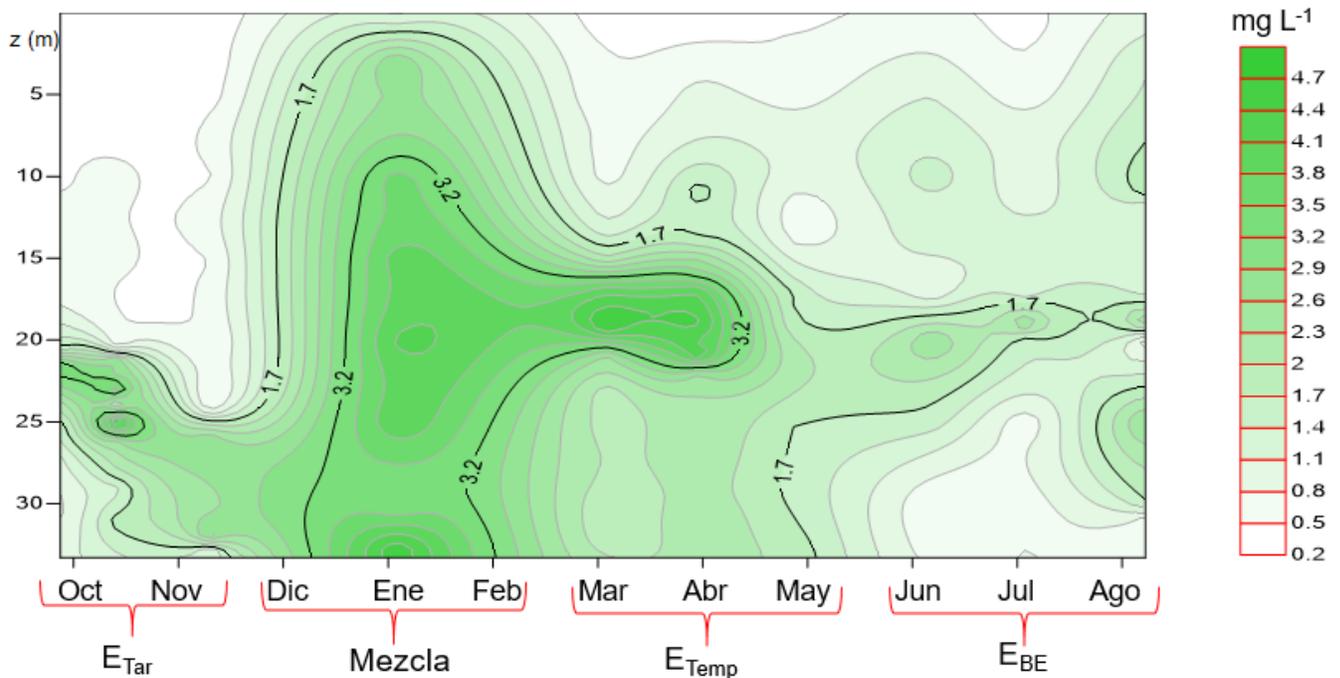


Fig. 21 Diagrama espacio-temporal de la concentración de clorofila “a” durante el periodo de estudio. (SURFER, 2020)

9.6.1.3 Análisis Ecológico

La riqueza de especies varió a lo largo de los periodos de muestra, de manera que en la E_{Temp} y la E_{BE} se encontró la mayor riqueza específica siendo 7 el valor máximo de especies reportadas en la comunidad del nanofitoplancton.

La mayor diversidad de Shannon-Wiener se presentó durante el periodo de E_{BE} , y la diversidad más baja durante el periodo de mezcla, seguido de la E_{Temp} , en ambos casos dichas diversidades responden a los eventos de florecimientos algales.

De acuerdo con el índice de equidad de Pielou (1969), la menor equidad se presentó durante la mezcla y las mayores durante la E_{Tar} y la E_{BE} . De manera análoga la dominancia tuvo su máximo valor durante el periodo de mezcla y el menor en la E_{BE} (Tabla 3).

Tabla 3. Estimadores de diversidad de especies fitoplanctónicas.

	E_{Tar}	Mezcla	E_{Temp}	E_{BE}
Riqueza de Especies (S)	5	4	7	7
Diversidad máxima (H_{max})	1.74	1.83	2.08	2.48
Diversidad de Shannon-Wiener (H')	0.86	0.23	0.79	1.26
Equidad de Pielou (J')	0.50	0.12	0.36	0.51

9.6.2 Bacterioplancton heterótrofo

En cuanto a las abundancias del PPH, durante la E_{Tar} se encontraron las mayores abundancias ya que en todos los estratos se superaron los 3 millones de $cél mL^{-1}$. En contraste, durante la E_{BE} , se reportaron las concentraciones más bajas, ya que las abundancias fueron de 1.5 millones de $cél mL^{-1}$ en el epilimnion y descendieron a menos de 1 millón de $cél mL^{-1}$.

La biomasa, alcanzó los valores más altos durante el periodo de E_{Tar} ($190.42 \mu g C L^{-1}$) respondiendo a la alta abundancia presentada durante ese periodo, sin embargo, tuvo importantes aumentos, uno durante la E_{Temp} en el metalimnion, y otro en la E_{BE} . Cabe mencionar que, en estos últimos casos, la biomasa no sigue los mismos patrones que la abundancia gráficamente (Fig. 12).

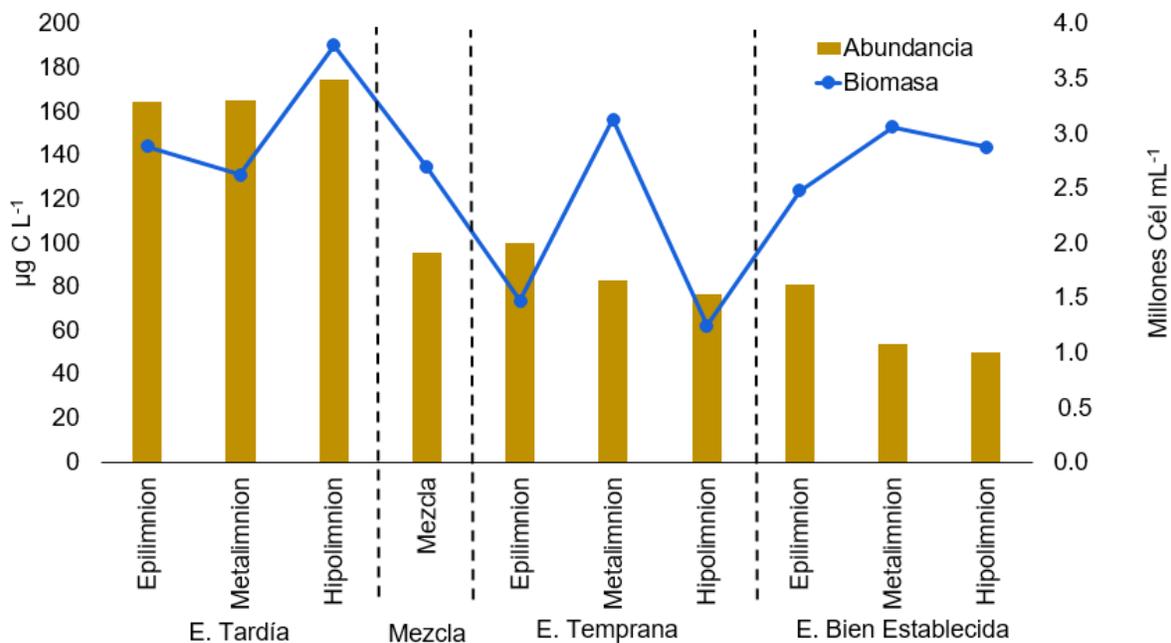


Fig. 22 Abundancia y biomasa del PPH a través de las diferentes etapas hidrodinámicas del lago Atexcac.

9.6.3 Análisis estadístico

Las correlaciones parciales entre parámetros de abundancia y biomasa de ambos grupos señalaron que la biomasa del picoplancton heterótrofo (PPH-B) tuvo una correlación positiva con la concentración de clorofila y una correlación negativa con la abundancia fitoplanctónica (FIT-A) las cuales fueron estadísticamente significativas (Tabla 4).

Por otro lado, no se presentaron correlaciones significativas entre la abundancia celular del picoplancton heterótrofo (PPH-A) con los parámetros de abundancia, biomasa fitoplanctónica (FIT-B) y la concentración de clorofila.

Tabla 4. Resumen de las correlaciones parciales entre los parámetros estructurales de ambos grupos biológicos.

	FIT-A	FIT-B	CLOROFILA
PPH-A			
r	0.0371	-0.1946	0.1942
p-valor	0.8484	0.3512	0.2914
PPH-B			
r	-0.4178	0.1020	0.3661
p-valor	0.0241*	0.6274	0.0393*

* Correlaciones significativas con un p-valor<0.05.

En cuanto a los parámetros físicos y químicos que están involucrados en la presencia de ambos grupos planctónicos se encontró que la abundancia del PPH tuvo correlación negativa con el FSR, mientras que la biomasa del PPH presentó una correlación positiva con respecto a NO_2^- . La abundancia fitoplanctónica (FIT-A) se correlacionó con NO_2^- y FSR negativamente, y la biomasa (FIT-B) tuvo una correlación positiva con respecto a NH_4^+ , todas ellas significativas con un $p < 0.05$.

Tabla 5. Resumen de las correlaciones parciales entre los parámetros biológicos y los parámetros físico-químicos.

	T	OD	NO3-	NO2-	NH4+	FRS	FT	SO4
PPH-A								
r	0.30	0.09	-0.08	0.11	-0.14	-0.40	0.01	0.08
p-valor	0.08	0.68	0.63	0.52	0.41	0.02*	0.91	0.63
PPH-B	T	OD	NO3-	NO2-	NH4+	FRS	FT	SO4
r	0.15	0.01	0.01	0.38	0.28	-0.21	0.33	-0.27
p-valor	0.40	0.95	0.93	0.03*	0.11	0.24	0.057	0.13
FIT-A	T	OD	NO3-	NO2-	NH4+	FRS	FT	SiO4
r	0.21	-0.29	-0.18	-0.51	0.10	-0.41	0.45	-0.45
p-valor	0.25	0.19	0.33	0.00*	0.58	0.02*	0.01	0.01*
FIT-B	T	OD	NO3-	NO2-	NH4+	FRS	FT	SiO4
r	0.12	0.15	-0.11	-0.004	0.44	0.29	-0.26	0.35
p-valor	0.56	0.51	0.58	0.98	0.02*	0.15	0.19	0.08

* Correlaciones significativas con un $p < 0.05$.

Los valores negativos indican correlaciones negativas entre los parámetros.

9.7 Experimento

9.7.1 Análisis de Variancia

Las pruebas de análisis de variancia (ANOVA) realizadas para cada parámetro estructural de ambos grupos biológicos, determinaron que solo para el fitoplancton hubo diferencias significativas entre los tratamientos de incubación experimental.

Como un segundo factor, hubo diferencias significativas de los parámetros de fitoplancton (FIT-A y FIT-B) entre los meses de incubación (julio y septiembre de 2018). Por otro lado, no se reportaron diferencias significativas entre los meses de incubación para los parámetros del PPH (Tabla 6).

Tabla 6. Resumen de los datos estadísticos de ANOVA para los experimentos de incubación

	Parámetro	F	p-valor
FIT-A	Tratamiento	4.26 ₍₃₎	<0.05
	Tiempo	4.91 ₍₁₎	<0.05
FIT-B	Tratamiento	18.77 ₍₃₎	<0.05
	Tiempo	10.91 ₍₁₎	<0.05
PPH-A	Tratamiento	2.42 ₍₃₎	0.1217
	Tiempo	0.01 ₍₁₎	0.92
PPH-B	Tratamiento	1.83 ₍₃₎	0.19
	Tiempo	0.24 ₍₁₎	0.63

Factores: el Tratamiento de incubación y el mes de incubación denominado Tiempo.
p<0.05 marca diferencias significativas.

Se encontró que en la abundancia y la biomasa fitoplanctónica (FIT-A y FIT-B, respectivamente), el tratamiento de P-C presentaron diferencias significativas en comparación con los otros tratamientos (P-O, A-C, y AO), lo cual era de esperarse ya que es el tratamiento con presencia de células fitoplanctónicas incubado en botellas claras. (Por lo que se aprecia un crecimiento celular) (Fig. 21).

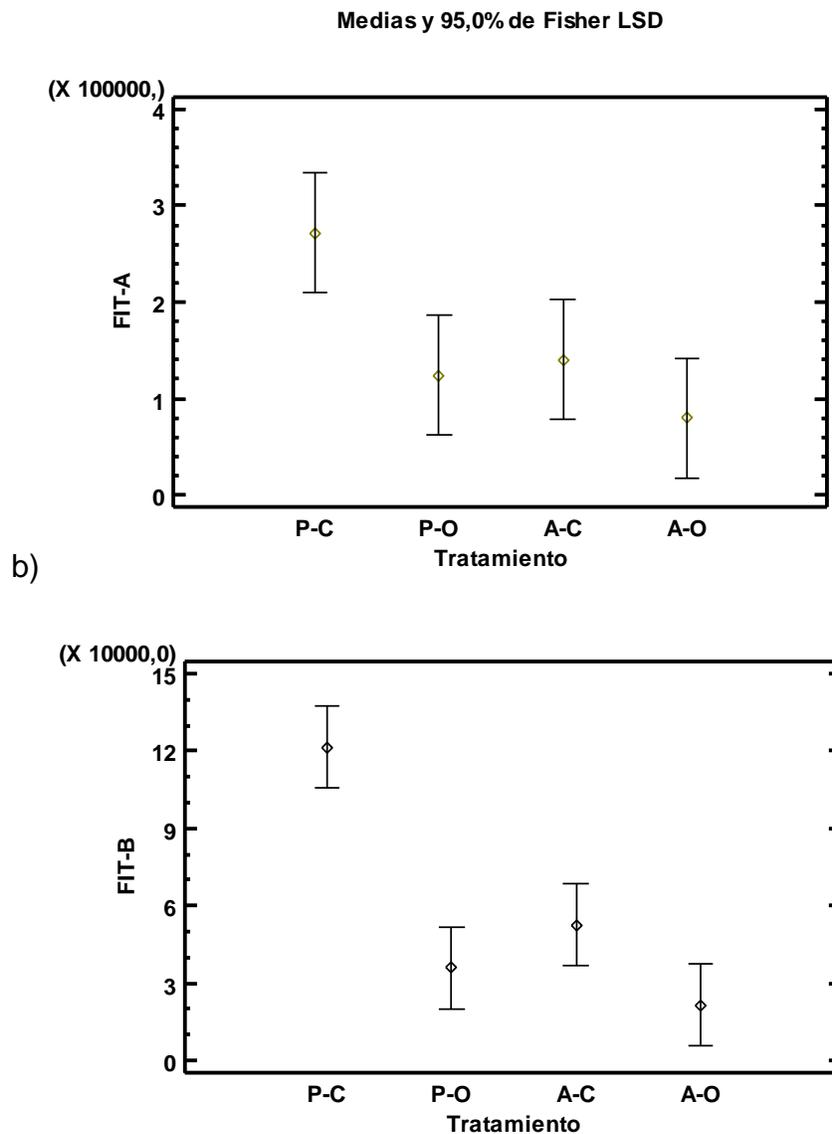


Fig. 23 Gráficas de medias de prueba posterior de Fisher FIT.

Donde se muestran las diferencias significativas entre los tratamientos para FIT-A (abundancia fitoplanctónica) y FIT-B (biomasa fitoplanctónica).

En cuanto a la abundancia y la biomasa del PPH (PPH-A) se presentaron diferencias significativas entre el tratamiento P-O y A-O; no hubo diferencias significativas entre los demás tratamientos.

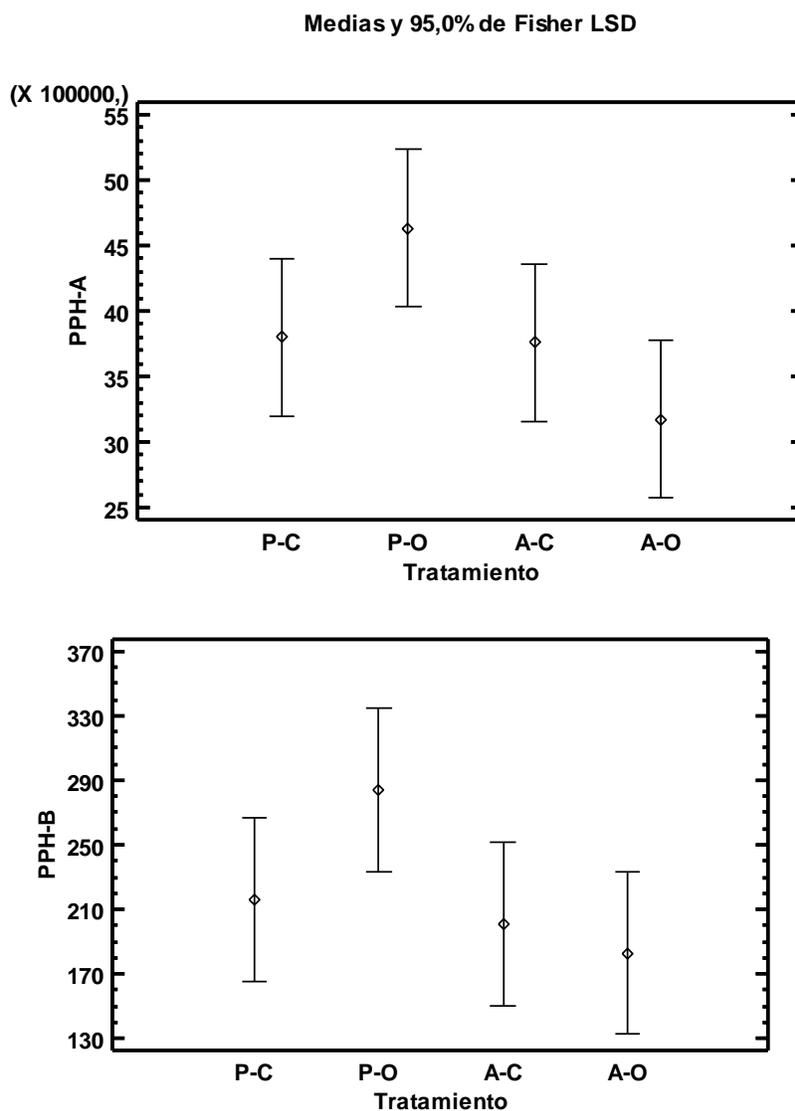


Fig. 24 Gráficas de medias de prueba posterior de Fisher PPH.

Donde se muestran las diferencias significativas entre los tratamientos para PPH-A (abundancia del bacterioplankton heterótrofico) y PPH-B (biomasa del bacterioplankton heterótrofico)

9.7.2 Grupos funcionales químicos.

El método analítico de espectrofotometría del infrarrojo medio (FT-IR) permite la identificación de compuestos moleculares orgánicos a nivel de grupo funcional

(Serrano, 2009). En las botellas incubadas en el experimento se lograron identificar cuatro grupos funcionales los cuales se presentaron en la región fundamental (1500 cm^{-1} - 4000 cm^{-1}) y en la región de huellas digitales (400 cm^{-1} - 1499 cm^{-1}) siendo éstos el grupo Amina secundaria ($-\text{NH}_2$) Alcano (CH_3), carboxilo ($-\text{COOH}$) y compuestos asociados orgánicos al sílice (Si-CH_3) y al azufre (C=S).

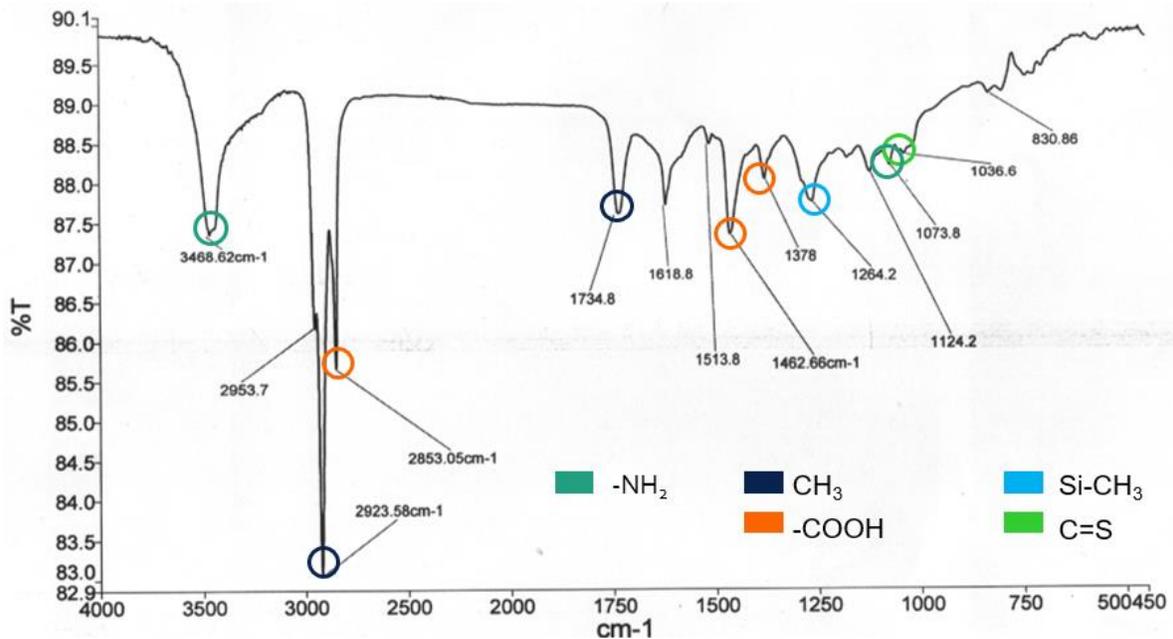


Fig. 25 Espectroscopía en la región de infrarrojo medio con los grupos funcionales encontrados en las botellas incubadas.

Los grupos funcionales antes mencionados fueron los únicos que se encontraron en las muestras, sin embargo, éstos no siempre se registraron en todas las muestras del experimento por lo cual en la Tabla 7 se resumen los grupos funcionales encontrados en cada muestra, todos los espectros se pueden observar en la Fig. 27.

Tabla 7. Grupos funcionales químicos presentes en el experimento.

Muestra	-NH ₂	CH ₃	-COOH	Si-CH ₃	C=S
P-C	***	***	***	***	***
PR-C	***	***	***	***	***
P-O		***	***	***	***
PR-O		***	***	***	***
A-C		***	***	***	
AR-C		***	***	***	***
A-O		***	***	***	
AR-O		***	***	***	***

*** Marca la presencia del grupo funcional químico en el tratamiento.

10. Discusión

10.1 Hidrodinámica y parámetros físico-químicos.

En el último trabajo morfométrico del lago, Arredondo *et al.* (1983) reportaron una profundidad máxima (Z_{\max}) de 39.1 m y Hernández Avilés comenta que tiene una Z_{\max} de 35 m (comunicación personal, 2018); de acuerdo con la profundidad mínima que se observó durante el mes de mayo de 2018 (32.8 m) es evidente el proceso de evaporación del sistema como describen Arredondo *et al.* (1983) para los lagos de esta región. Un comportamiento de monomixis cálida fue descrito en el Lago Atexcac durante el periodo de muestreo (octubre de 2017-septiembre de 2018) en el cual, en función del régimen de temperatura, se observó un periodo de mezcla completa (holomixis) durante el invierno y una estratificación el resto del año. Dicho comportamiento concuerda con la clasificación propuesta por Lewis (1983) para lagos profundos en zona tropical y que Alcocer *et al.* (2000) lo describen como un comportamiento al que tienden los cuerpos de agua lénticos con profundidades mayores a 20 m ubicados en el altiplano mexicano. La máxima temperatura que se registró fue 21.56 °C durante el mes de mayo, 2018 y la mínima de 14.9 °C durante el mes de marzo, 2018. Temperaturas similares se reportaron en el año 2014 por Arellano-Posadas (2017) y en el 2016 por López-Vázquez (2018).

Al ser tomados como criterios la variación de la temperatura, la ubicación de la termoclina y la amplitud de los estratos, se identificaron tres etapas de estratificación limnológicas: la Estratificación Temprana (E_{Temp}), caracterizada por una termoclina localizada a poca profundidad y una amplitud epilimnética pequeña, en contraste con la amplitud del hipolimnion (Fig. 7c). Estratificación Bien Establecida (E_{BE}) donde la termoclina desciende, ampliándose el epilimnion y el metalimnion, contrario a lo que pasa con el hipolimnion (Fig. 7d). Para el momento de la Estratificación Tardía (E_{Tar}) se puede observar el máximo descenso de la termoclina, la mínima amplitud tanto de metalimnion como de hipolimnion y la máxima amplitud del epilimnion (Fig. 7a) de manera equivalente a lo descrito por Boehrer y Schultze (2008).

El oxígeno disuelto (OD) varió analógicamente con la temperatura, permitiendo observar, de manera gráfica, un perfil con isopletras clinógradas durante el periodo de estratificación y una tendencia a un perfil ortógrado durante la mezcla (Fig. 6 y 7). Se registró una concentración máxima de 8 mg L^{-1} , similar a las reportadas en los trabajos previos de Arellano-Posadas (2017) y Rosas-Urbe (2018). De igual manera, esta concentración concuerda con lo reportado en los lagos pertenecientes a la misma cuenca Alchichica (Alcocer *et al.*, 2000; Oliva *et al.*, 2001; Pes *et al.*, 2008) y La Preciosa (Cárcamo-Cabrera, 2017; Morán-Ventura, 2016).

Factores importantes que afectan la solubilidad del oxígeno en el agua son la temperatura, la presión y la salinidad, sin embargo, a pesar de que la teoría sostiene que hay una relación inversa entre la temperatura y la salinidad con respecto a la solubilidad de este gas (Wetzel, 2001), se observó una relación directa entre la temperatura y el OD en este sistema hiposalino durante todas las etapas hidrodinámicas (Fig. 7). Esto último se debe a la influencia biológica, en la que destacan la acción trofógena en el epilimnion y la trofólítica en el hipolimnion.

La reducción de OD y la posterior anoxia en el hipolimnion se deben a que, en la zona trofólítica, predomina el proceso de respiración heterotrófica de las bacterias, dicho proceso deriva en la oxidación biológica de MO que proviene de los restos de organismos muertos, materiales extracelulares y excretas que se hunden hasta este estrato (Dodds y Whiles, 2020) . Este proceso se ve favorecido por el hecho de que el lago permanece ocho meses estratificado, lo que promueve la acumulación de materia orgánica detrítica hacia el fondo. Algunos trabajos anteriores en este sistema afirman que la zona hipolimnética no llega a la anoxia, sin embargo, se acercan mucho considerando condiciones microaerobias (Arellano-Posadas, 2017; Arellano-Posadas y González-Flores, 2011; López-Vázquez, 2018); pero otros reportan anoxia hipolimnética, verbigracia, los realizados en 2014 por Lagunas-Sánchez y Martínez-Díaz (2015) y Escobar-Limón (2016). Una posible razón de la presencia de anoxia es la transición del estado trófico del lago (de oligotrófico a mesotrófico) reportada por Cárcamo-Cabrera (2017), de manera equivalente a lo que ha ocurrido en el lago tropical Victoria con el cambio en su estado trófico (Verschuren *et al.*, 2002).

Debido a la alta concentración de Na^+ y Cl^- , y de acuerdo con el TDS (aprox. 6 mg L^{-1}) presentes en el lago Atexcac, se clasifica como hiposalino. Según los criterios propuestos por la *Encyclopedia of Astrobiology* el lago Atexcac es considerado como un lago alcalino sódico, por tener un pH de aproximadamente 9 unidades (Gargaud *et al.*, 2015), además de que en el presente estudio una dureza temporal promedio de 1116.8 ± 60.3 mg L^{-1} y una concentración de dureza permanente promedio de 1433.3 ± 106 mg L^{-1} coinciden con las altas concentraciones de sodio (Na^+), cloro (Cl^-), carbonatos (CO_3^{2-}) y bicarbonatos (HCO_3^-) reportadas por Armienta *et al.* (2008). Se ha reconocido una variación interanual de los aniones CO_3^{2-} y HCO_3^- debida a la dominancia de los primeros sobre los segundos (Arellano-Posadas, 2017; Macek *et al.*, 2007) y viceversa como en este trabajo. Dicha variación se considera que está relacionada con la precipitación de carbonatos de origen fotosintético durante el evento de emblanquecimiento (Whiting event) que comparte este lago con su homólogo La Preciosa. (Daw-Guerrero, 2016; Vizuet-Martínez, 2015). Esto último se hace evidente en la coloración del agua ya que ésta se tiñe de un color azul-neón (Fig. 31) y está relacionado con la actividad fotosintética de las cianobacterias ya que el proceso de fotosíntesis llevado a cabo en condiciones alcalinas promueve la formación de CO_3^{2-} a partir de la hidrolización del HCO_3^- . Por último, el carbonato expulsado al medio se combina con Ca^{2+} formando CaCO_3 , el cual, debido a la carga negativa de la pared celular de las cianobacterias, se adhiere a la parte superficial de las células (Dittrich y Obst, 2004). Vizuet-Martínez (2015) observó que este proceso tiene lugar en el Lago Atexcac en los primeros 5 m de profundidad, ya que se relaciona con eventos de florecimientos del picoplancton autótrofo (PPA).

Las condiciones alcalinas e hiposalinas antes descritas del lago Atexcac responden principalmente a la geología, la hidrografía y al clima de la región en que se localiza el sistema, ya que se encuentra en una cuenca del tipo endorreica con suelos de origen volcánicos y calcáreos-sedimentarios; el agua precipitada que cae en la cuenca arrastra materiales de las rocas y provee las aguas del lago con los iones antes mencionados (Armienta *et al.*, 2008). Aunado a esto, los procesos de evaporación que predominan sobre la precipitación (Arredondo-Figueroa *et al.*,

1983) (por encontrarse en un clima templado subhúmedo), promueven la concentración de los iones con el paso del tiempo donde se favorecen los procesos de cristalización de acuerdo con el modelo propuesto por Gibbs (1970), como ha pasado en otros lagos álcali-salinos como los kenianos Bogoria, Nakuru, Elementeita y Magadi (Agembe *et al.*, 2018).

De manera general, son dos factores los que rigen la variación de los nutrientes, por un lado, la hidrodinámica del sistema (el factor abiótico) ya que las concentraciones de nutrientes se encuentran en función de los movimientos de las masas de agua en el sistema, de forma tal que, por efecto de la estratificación, pueden ser limitantes, o volver a ponerse a disposición durante la mezcla (Strom y Fredrickson, 2008) en un tipo de “surgencia limnológica”. Por otro lado la acción biológica de los organismos también influye en las concentraciones de los nutrientes inorgánicos a partir de su asimilación y transformación en otros compuestos (Moore *et al.*, 2013).

Las formas del nitrógeno más frecuentemente asimiladas tanto por organismos eucariontes como procariontes del fitoplancton son NH_4^+ , NO_2^- y NO_3^- (Sanz-Luque *et al.*, 2015). Los organismos fitoplanctónicos aprovechan las formas de NO_3^- y NO_2^- a pesar de que su asimilación requiere de gasto de energía para atravesar las membranas (celular y de los cloroplastos) y posteriormente para reducirlo a amonio a través de las enzimas nitrato reductasa (NR) y nitrito reductasa (NiR) respectivamente, para la síntesis de biomoléculas (Fernandez y Galvan, 2007). A su vez existen bacterias heterótrofas que asimilan NO_3^- (nitrate assimilation by bacteria NAB, por sus siglas en inglés), que se encuentran tanto en la superficie como en el fondo y sedimentos del sistema y desempeñan un papel ecológico importante en el ciclo biogeoquímico del nitrógeno (Jiang y Jiao, 2016). Además de la asimilación de estas formas de nitrógeno por las picocianobacterias que son muy abundantes en este lago (Arellano-Posadas, 2017).

La forma más abundante del nitrógeno fue el amonio, seguido de los nitratos y, por último, los nitritos (Fig. 13, 11 y 12). La predominancia del amonio se encuentra relacionada principalmente con la presencia de anoxia, ya que además de ser una

zona de acumulación de nutrientes y materia orgánica que sedimenta, también es el lugar donde se llevan a cabo procesos como la reducción desasimilatoria del nitrato al amonio (DNRA, por sus siglas en inglés) en el cual las formas oxidadas del nitrógeno se reducen a amonio por acción biológica, de esta manera el nitrógeno queda reteniendo en el sistema en una forma bioasimilable que posteriormente puede ser utilizado en el proceso de amonificación. Esto explicaría, en parte, que las mayores concentraciones de amonio se encuentren hacia el fondo del sistema, sin embargo, es interesante que durante la etapa de M_{ez} se encontró la concentración promedio más alta de amonio (Fig. 13) en presencia de una concentración de 6 mgL^{-1} de OD. La razón es que, durante la mezcla, todos los compuestos que se han sedimentado y se encuentran confinados en el hipolimnion se ponen a disposición en toda la columna de agua.

Estos procesos y el potencial genético de los organismos que los llevan a cabo han sido descritos por Pajares *et al.* (2017) para el lago Alchichica y, debido a las similitudes de los factores que determinan la distribución y dinámica de dichos organismos, es altamente probable que las transformaciones del nitrógeno se encuentren influenciadas de la misma manera para el lago Atexcac. Por otro lado, en el epilimnion se dan procesos de nitrificación, principalmente protagonizados por organismos oxidantes del amonio como bacterias y arqueas (AOB y AOA, respectivamente) que, al contrario del DNRA oxidan formas reducidas del nitrógeno de amonio a nitratos en condiciones aerobias (Philippot y Hallin, 2005). Aunado a esto, Arellano-Posadas (2017) y Vizuet-Martínez (2015) reportan Arqueas del phylum Thaumarchaeota para este lago durante las etapas de estratificación térmica y el proceso de emblanquecimiento. Thaumarchaeota es considerado un filo encargado de los procesos de oxidación del amonio en los lagos (Callieri *et al.*, 2016).

En cuanto al fósforo, las formas más estudiadas corresponden al Fósforo Reactivo Soluble (FSR) u ortofosfatos y el Fósforo total (FT), siendo éste último la suma de FSR, Fósforo Orgánico Disuelto (FOD) y Fósforo Particulado (FP). Los organismos asimilan el fósforo en forma de FSR, sin embargo, también pueden hacerlo a partir de FOD ya que cuentan con la enzima fosfatasa que se adhiere al FOD liberando

fosfatos (Dodds y Whiles, 2020). Éste mecanismo se encuentra en todos los seres vivos y se cree que es resultado de la adaptación a bajas concentraciones de fósforo disuelto en los sistemas acuáticos ya que se estima que aproximadamente el 5% se encuentra disuelto en forma de FSR, por lo que tiende a considerarse el nutrimento limitante más común, lo cual es particularmente común en lagos de latitudes templadas (Hecky y Kilham, 1988; Wetzel, 2001).

Las concentraciones de FT nunca fueron mayores a $1.7 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Hipolimnion de E_{Tar} y Metalimnion de E_{BE}) indicando una acumulación de este nutrimento hacia el fondo. Durante la Mezcla que se registró la menor concentración de FSR ($0.1 \mu\text{mol L}^{-1}$) y, por ende, de FT ($0.41 \mu\text{mol L}^{-1}$) (Fig. 14 y 15). La dinámica en las concentraciones de P en el sistema es altamente variable y su variabilidad responde al consumo de fitoplancton durante los eventos de florecimientos algales por parte de *Cyclotella choctawhatcheeana* durante la M_{ez} y *Nodularia spumigena* a partir de la E_{Temp} . De manera general se apreció una tendencia al aumento de la concentración tanto de FSR como de FT hacia las profundidades cuando el sistema se encontró estratificado. Dicha tendencia se explica tanto por la sedimentación de MO a partir de células muertas y desechos orgánicos, como por la afinidad que tiene el fosfato con diversos metales y su precipitación en condiciones óxicas, donde, posteriormente en el hipolimnion anóxico, el compuesto se disocia. En el lago Atexcac dicho proceso se daría en mayor medida con el catión Ca^{2+} (formando apatita) ya que este proceso ocurre en sistemas alcalinos (Dodds y Whiles, 2020; Stumm y Morgan, 1981).

En el lago Atexcac se ha reportado colimitación por NP tanto para la época seca como de lluvias (Hernández-Avilés *et al.*, 2001), lo que podría ser explicado por la baja disponibilidad de los nutrimentos y su variación en función de los florecimientos algales que reducen su concentración de manera estacional. Así como el agotamiento propio de los nutrimentos en el epilimnion conforme avanza la estratificación térmica, asociado con las tasas de renovación del fitoplancton, su distribución diferencial hacia el metalimnion donde se acumulan los nutrimentos, así como el decaimiento poblacional y acumulación en forma detrítica hacia el hipolimnion.

A pesar de que el sílice es el elemento más abundante en la corteza terrestre, en forma de aluminosilicatos (v. g. feldespatos), en sistemas acuáticos tiende a formar compuestos de baja solubilidad, siendo las formas más abundantes el ácido silícico disuelto y el sílice particulado ya sea formando parte de la pared celular de organismos como las diatomeas, o formando compuestos complejos con el hierro y el aluminio. Los silicatos (SiO_4), son muy importantes específicamente para las diatomeas, ya que las frústulas de las cuales se forma su pared celular están hechas de sílice, por lo que su variación a través del tiempo y el espacio está muy relacionada con las abundancias de éstos organismos (Tabla 5) (Dodds y Whiles, 2020; Stumm y Morgan, 1981; Wetzel, 2001).

La distribución temporal del sílice se encuentra determinada por la abundancia de las diatomeas en los sistemas, incluso se considera que tienen una fuerte influencia en el patrón de sucesión y productividad algal (Wetzel, 2001), lo que se ve reflejado durante el periodo de mezcla, en el cual el florecimiento algal de *Cyclotella choctawhatcheeana* se relaciona con la concentración más baja de SiO_4 durante este periodo de muestreo (Fig. 16). Aunado a esto, un patrón general de las concentraciones de sílice en los sistemas es su mayor acumulación en zonas cercanas al sedimento, debido al hundimiento de las frústulas, las cuales tienen baja solubilidad, posterior a la muerte de las diatomeas. (Dodds y Whiles, 2020). Esto último se puede observar en las concentraciones de SiO_4 reportadas en el lago Atexcac, donde las mayores concentraciones se encontraron de manera general en la zona trofólitica del sistema.

Los sulfatos son otro nutrimento importante para toda la comunidad planctónica ya que son aprovechados en la síntesis de aminoácidos que a su vez forman proteínas (v. g. cisteína y metionina), a pesar de que se encuentran más relacionados con las bacterias del azufre, por ejemplo, aquellas reductoras de las formas oxidadas del azufre (quimiorganotróficas) ya que estos organismos lo utilizan como un aceptor de electrones para la respiración del carbón orgánico (este proceso es parecido al llevado a cabo por las bacterias desnitrificantes). Posteriormente, existe un proceso de oxidación del azufre, llevado a cabo por bacterias quimioautótrofas (bacterias oxidativas de azufre o quimiolitotróficas) y ocurre generalmente en la zona de

transición entre la parte óxica y anóxica del sistema (Dodds y Whiles, 2020; Sievert *et al.*, 2007).

El ciclo del azufre es uno de los más complejos debido a que se encuentra muy influenciado por procesos bióticos como abióticos, dentro de éstos últimos cabe mencionar que es debido a que forma sulfuros, es decir, se combina con cualquier elemento químico o con un radical. Por ejemplo, cuando el azufre se combina con algún metal, produce compuestos como la pirita que tienen baja solubilidad en condiciones anóxicas, éste efecto aunado a la actividad de las bacterias sulfato reductoras (BSR) dan como resultado una baja en las concentraciones de sulfatos hacia las zonas profundas del lago Atexcac (Escobar-Limón y Torres-Huesca, 2016).

En el lago Atexcac el patrón de concentración de sulfatos a través del tiempo tendió a ser homogéneo, excepto durante la E_{Temp} , en la cual, las concentraciones aumentaron en los tres estratos, esto se debe al fenómeno de surgencia limnológica antes mencionado, ya que es bien sabido que gran parte del azufre se encuentra depositado en los sedimentos por la precipitación antes mencionada, sin embargo, de manera general se puede afirmar que hay un eficiente sistema buffer en el cuerpo de agua relacionado con los sulfatos en función de la variación temporal. En cuanto a la variación espacial se pudo observar que las mayores concentraciones se encontraron en su mayoría en el metalimnion, posiblemente por la barrera física dada por las diferencias de densidad de agua que conlleva la estratificación térmica de la columna de agua.

10.2 Relación entre parámetros biológicos y físico-químicos.

En términos generales, el lago Atexcac presenta una baja riqueza de especies fitoplanctónicas (nanofitoplancton) y, por ende, una baja diversidad (Tabla 3) ya que el máximo de especies reportadas fue de 7, divididas en 4 phyla: Cyanobacteria, Bacillariophyta, Chlorophyta y Miozoa. El trabajo de López-Vázquez (2018) concuerda aproximadamente con la riqueza específica en el lago Atexcac, lo cual corrobora la baja diversidad del sistema.

De entre las especies mencionadas en el apartado 9.6.1, las cianobacterias fueron quienes mantuvieron abundancias relativamente altas y constantes durante el periodo de muestreo, en su mayoría protagonizadas por la cianobacteria filamentosa *Planktolyngbya tallingi*, seguida de *Merismopedia trolleri*, hasta el momento del florecimiento algal de la cianobacteria *Nodularia* cf. *spumigena*, evento que tiene lugar cada año con una duración variable que ha llegado a ser de 6 meses a partir de la fase *lag* en febrero, una fase exponencial en abril y fase estacionaria durante el mes de agosto coloreando las aguas de un verde pardo durante éste periodo (Arellano-Posadas, 2017; Lagunas-Sánchez y Martínez-Díaz, 2015; López-Vázquez, 2018). Además, este evento de florecimiento algal ocurre también en el lago Alchichica, siendo similares en duración (Komarek y Komárková-Legnerová, 2002; Oliva *et al.*, 2001)

N. spumigena es un organismo diazótrofo, es decir, que tiene la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico (N₂) gracias a una enzima llamada nitrogenasa, la cual se encuentra en células especializadas llamadas heterocitos presentes en algunas cianobacterias filamentosas fijadoras de nitrógeno (Vintila y El-Shehawy, 2007). La presencia de éste organismo se explica a partir de la relativa baja concentración de nitrógeno en el sistema y a su vez explica en parte el porqué de las altas concentraciones de NH₄⁺ (Ploug *et al.*, 2011). Cabe destacar que las cianobacterias son importantes en este lago, lo que se asocia con su capacidad de utilizar las formas bicarbonatadas al existir baja disponibilidad de CO₂ para realizar fotosíntesis en ambientes muy alcalinos (Kamennaya *et al.*, 2012) y participar en procesos de mineralización de carbonatos como se ha documentado en Alchichica (Kaźmierczak *et al.*, 2011).

Los grupos con menor abundancia fueron las clorofitas y el dinoflagelado, por su parte las clorofitas estuvieron presentes únicamente durante la E_{Tar} y se piensa que es debido a las condiciones álcali-salinas del sistema (Kamennaya *et al.*, 2012). Por otro lado, se reconoció un dinoflagelado debido a la presencia de las tecas, a pesar de que la evidencia fotográfica careció de la calidad suficiente para su satisfactoria identificación, es probable que se trate de un organismo perteneciente al género *Peridinium* ya que éste género junto con *Gymnodinium* han sido reportados en un

estudio realizado para el lago Atexcac por Lugo *et al.* (1998). A diferencia de *Gymnodinium*, el género *Peridinium* tiene presencia de tecas (Carty y Parrow, 2015), con lo cual queda descartada la presencia de *Gymnodinium*. En dicho estudio se reportan los protozoarios pertenecientes a la zona litoral del sistema, y a pesar de que el género *Peridinium* no se reporta en este sitio, la razón es que se trata de un organismo de hábitos planctónicos, no bentónicos. Es necesario realizar un estudio más profundo para confirmar la tabulación tecal característica de este género: 4', 3a, 7", 5", 2''' (Carty y Parrow, 2015).

En cuanto a la biomasa, si bien la abundancia celular influye, las dimensiones de las células fitoplanctónicas son determinantes para la estimación de este parámetro, de manera que se observó un aumento en la biomasa de diatomeas a partir de su florecimiento durante la mezcla seguido de un aumento abrupto en la biomasa de cianobacterias durante la E_{Temp} (Fig. 20) debido a que *N. spumigena* es una cianobacteria cuyos filamentos pueden ser observados a simple vista ya que tiene de 70 a 100 células (Komarek y Komárková-Legnerová, 2002; López-Vázquez, 2018).

Una forma indirecta de estimar la biomasa de las comunidades fitoplanctónicas es a través de la concentración de clorofila *a* ya que es el principal pigmento fotosintético presente en todos los grupos, tanto procariontes como eucariontes fotoautótrofos (Rivera *et al.*, 2005). La concentración de clorofila *a* permitió determinar que los máximos profundos de clorofila (DCM), siempre se encontraron por debajo de la termoclina durante la estratificación térmica (Fig. 21). Los DCM se forman durante a la estratificación térmica ya que, debido al gradiente de densidades que ocasiona la termoclina, las células fotoautótrofas quedan atrapadas en una barrera física (Camacho, 2006). A pesar de que las condiciones en los DCM no son las más favorables para cualquier organismo fotoautótrofo por la limitación de luz a la que se enfrentan, por ejemplo, durante la estratificación tardía donde la termoclina se encuentra en la parte más profunda, son principalmente las Pcy los organismos que pueden establecerse en dichos lugares, esto debido a la presencia

de pigmentos accesorios, principalmente ficoeritrinas que les permiten hacer fotosíntesis por debajo del 1% del PAR (Callieri, 2008; Camacho *et al.*, 2003).

Existen diversas metodologías y ecuaciones para estimar la concentración de clorofila *a* en los sistemas acuáticos, sin embargo, muchas veces se enfrentan a retos tales como la interferencia en la lectura de la concentración debida a la presencia de otros pigmentos, derivados de la molécula de la clorofila *a* (feopigmentos) y en ocasiones, a sustancias húmicas, por lo que no siempre se obtienen correlaciones positivas al comparar los resultados con el método de estimación de la biomasa por biovolumen geométrico (Gregor y Maršálek, 2004; Hernández *et al.*, 2011; Rivera *et al.*, 2005). Además, dicha concentración, a diferencia de la biomasa estimada por el biovolumen del nanofitoplancton, se mide tomando en cuenta el aporte de clorofila *a* por células pertenecientes a las picocianobacterias (Pcy), las cuales son muy abundantes en sistemas oligotróficos (Callieri y Stockner, 2000; Callieri y Stockner, 2002). Esto último se ve reflejado en la Tabla 4, en la cual se observa que existe una correlación significativa (p -valor= 0.03) entre la clorofila y la biomasa del picoplancton heterótrofo, no así para la biomasa calculada por biovolumen.

Como se mencionó antes, el lago Atexcac presenta una baja riqueza de especies pertenecientes al nanofitoplancton, lo cual, a su vez se traduce en una baja diversidad, sin embargo, es importante recordar que, para tener un panorama más completo sobre la diversidad, no es suficiente tomar en cuenta únicamente a la abundancia y riqueza de especies, sino complementar los resultados del indicador de diversidad con un índice de equidad (González y Felpeto, 2006). Ante esta situación, es interesante tener en cuenta las altas abundancias de Pcy (Arellano-Posadas, 2017; Lagunas-Sánchez y Martínez-Díaz, 2015) que juegan entonces un papel muy importante en la productividad del lago Atexcac.

En la Tabla 3 se observa el resumen de los indicadores de diversidad, se eligió la Diversidad de Shannon-Wiener (H') por tratarse de una comunidad en la cual se desconoce el número total de individuos (Pla, 2006), siendo el periodo de Me_z durante el cual se presentó la menor diversidad (H' = 0.23), la menor equidad

($J'=0.12$) y por ende la mayor dominancia, debido al florecimiento algal de *Cyclotella choctawhatcheeana*. La equidad se estima a partir del cociente de la diversidad entre la diversidad máxima (H_{max}) y será igual a 1 si todas las especies de la comunidad tienen la misma probabilidad de aparecer en un muestreo realizado al azar. Por otro lado, la dominancia es el resultado de la diferencia entre la equidad y 1, por lo que una especie es dominante cuando dicho valor sea próximo a la unidad (Pal y Choudhury, 2014), de manera que existe una mayor dominancia durante la M_{ez} y la E_{Temp} , debido a la formación de florecimientos algales durante esos periodos y por ende, fueron los periodos de menor diversidad durante el estudio. Estos datos se pueden comparar con el índice de diversidad máxima (H'_{max}) ya que éste plantea el escenario donde, en función de la riqueza de especies y la abundancia relativa, todas las especies se encuentran igualmente representadas ($J'=1$) y se puede observar que durante todo el periodo de muestreo H' siempre es menor a H'_{max} , por lo que siempre existió alguna dominancia (por cianobacterias y la diatomea durante la mezcla), que en general explican una baja diversidad del sistema.

La variación temporal de la abundancia del bacterioplancton presentó un máximo durante la E_{Tar} en la capa del hipolimnion (3.3×10^6 cél. mL^{-1}) y tendió a descender a partir de la mezcla. Robarts y Carr (2009) mencionan que, como regla general, las abundancias de PPH en sistemas oligotróficos es $<1.7 \times 10^6$ cél. mL^{-1} y en sistemas mesotróficos en el rango de $1.7-6.5 \times 10^6$ cél. mL^{-1} , lo cual concuerda con el presente trabajo, tomando en cuenta la transición del estado trófico del lago Atexcac de oligotrófico a mesotrófico reportada por Cárcamo-Cabrera (2017). En trabajos realizados previamente con relación a la dinámica bacteriana en el lago Atexcac existen diferencias en cuanto al momento en que se presentan los máximos, por ejemplo, en el trabajo de Arellano-Posadas y González-Flores (2011) se reporta una abundancia máxima de 9.5×10^6 cél. mL^{-1} durante la E_{Temp} en la zona del epilimnion mientras Lagunas-Sánchez y Martínez-Días (2015) reportaron un máximo de 1.8×10^6 cél. mL^{-1} durante la M_{ez} y posteriormente Arellano-Posadas (2017) reportó una abundancia máxima de 2.4×10^6 cél. mL^{-1} durante la E_{BE} en el metalimnion, pero para el bacterioplancton total (BT), por lo que no es posible hablar de un patrón

anual en cuanto a la abundancia del bacterioplancton heterótrofo como pasa con el fitoplancton para este sistema.

Durante el periodo de E_{Tar} , las mayores abundancias y biomásas del PPH tendieron a presentarse en el hipolimnion, mientras que durante las otras etapas limnológicas, la tendencia de mayor abundancia fue hacia el epilimnion, esto mismo lo reportan Arellano-Posadas y González-Flores (2011) como consecuencia de la sedimentación de células muertas en la E_{Tar} debida a la fase de decaimiento del florecimiento algal de la cianobacteria filamentosa *N. spumigena* ya que fue a partir del comienzo de este evento que la biomasa fitoplanctónica alcanzó la máxima concentración anual (Fig. 20) representando una retroalimentación positiva para la acumulación de MO hacia las zonas profundas del cuerpo de agua, así mismo, la reducción en el volumen del hipolimnion a través del tiempo promueve su concentración. Posteriormente, durante la E_{Temp} y la E_{BE} el patrón de distribución es una mayor abundancia en el epilimnion y un descenso importante hacia el hipolimnion, debido a que en la zona del epilimnion es donde se concentra la mayor actividad fotosintética y por ende, la liberación de compuestos orgánicos exudados por el fitoplancton y como consecuencia se observa que los valores tienden a descender hacia las profundidades (Bowman y Ducklow, 2018).

En cuanto a la biomasa del PPH se puede observar de manera gráfica que la variación de este parámetro biológico no presentó asociación notable con la abundancia (Fig. 22). Una posible explicación a esto, son los procesos de depredación que promueven estrategias por parte de los organismos procariontes para evitar su consumo, entre los que destacan la formación de colonias y filamentos (Callieri y Stockner, 2002; Moreno-Mondragón, 2018). Lo cual puede verse en la zona del metalimnion tanto para la E_{Temp} y E_{BE} , tomando en cuenta que es una zona de acumulación, tanto de nutrientes inorgánicos, como de organismos y, por ende, de la interacción entre éstos últimos.

El patrón en la distribución de los grupos bacterianos para el lago Atexcac, permite observar una asociación entre los gradientes de variación térmica a través de la columna de agua y la presencia de grupos bacterianos específicos relacionados con

las diferentes fases de procesos biogeoquímicos mediados por los potenciales oxido-reducción de los elementos que utilizan para llevarlos a cabo, como es el caso de las diferentes formas del nitrógeno y los procesos y grupos bacterianos asociados a éstas (Arellano-Posadas, 2017; Pajares *et al.*, 2017).

10.3 Relación entre el fitoplancton y el bacterioplancton heterótrofo.

Diversos estudios han identificado diferentes relaciones entre el fitoplancton y el bacterioplancton, dichas relaciones representan interacciones ecológicas entre ambos grupos funcionales, de las cuales se han mencionado mutualismo, comensalismo competencia, y antagonismo (Aiyar *et al.*, 2017; Bratbak y Thingstad, 1985; Hulot *et al.*, 2001; Joint *et al.*, 2002; Sarmento y Gasol, 2012).

En el presente estudio se encontró que la biomasa del bacterioplancton heterótrofo (PPH-B) se correlacionó significativamente con la concentración de clorofila *a* (p -valor=0.03). Sin embargo, como se mencionó antes, la estimación de la biomasa a través de la medición en la concentración de clorofila *a*, se encuentra influenciada por el fragmento perteneciente al picofitoplancton, representado por picocianobacterias (Pcy) que resulta ser muy importante en sistemas poco productivos (Callieri, 2008) cuya comunidad no fue considerada en el presente estudio. Por otra parte, también se encontró una relación significativa entre la abundancia del fitoplancton (FIT-A) y la biomasa bacteriana (PPH-B) (p -valor= 0.02), aunque en este caso fue negativa, por lo que se infiere que ambos grupos se encuentran compitiendo por los nutrientes inorgánicos, principalmente durante la etapa de estratificación térmica, ya que, al haber una prolongada división de las masas de agua, en la zona del epilimnion (la cual aumenta en profundidad y por ende en volumen a través del tiempo [Fig. 7]), consecuentemente los nutrientes inorgánicos tienden a ser limitantes por consumo y predisposición hacia los estratos más profundos, particularmente el metalimnion, lo que se ve favorecido por el estado trófico del lago Atexcac. Aunado a esto, los eventos de florecimientos algales de *C. choctawhatcheeana* y *Nodularia cf. spumigena*, promueven la limitación de nutrientes; *C. choctawhatcheeana* particularmente el N y *Nodularia cf. spumigena*, (por ser un organismo diazótrofo) únicamente de P, por lo que se propone una

variabilidad en la limitación de estos macronutrientes en función de las etapas hidrodinámicas del lago, aunque por la dinámica del sistema no se descarta una posible co-limitación NP antes mencionada por Hernández-Avilés (2001) donde en su estudio además los lagos cercanos Alchichica, La Preciosa y Quechulac también presentan co-limitación NP durante la temporada de secas y de lluvia. .

La competencia entre fitoplancton y bacterioplancton ocurre principalmente cuando el N es escaso ya que como sugieren Fouilland *et al.* (2007) para sistemas poco productivos en zonas tropicales donde la productividad se encuentra dominada por cianobacterias, las bacterias heterótrofas pueden competir exitosamente tanto por las formas oxidadas como reducidas del N, es decir por nitratos y amonio aportando una importante productividad al sistema.

En el experimento realizado se observó que el fitoplancton presentó diferencias significativas al tomar en cuenta dos factores (ANOVA de dos vías) de análisis, por un lado, el tiempo, en el que los datos se compararon entre los meses de incubación: julio y septiembre, y, por otro lado, los diferentes tratamientos, los cuales consistieron en incubación en presencia y ausencia de nanofitoplancton en botellas claras y oscuras con la finalidad de observar la respuesta bacteriana. No se encontraron diferencias significativas en función del factor tiempo entre los experimentos realizados en julio con respecto a los de septiembre.

Al graficar las medias en una prueba posterior LSD de Fisher para el factor tratamiento, se pudo observar que tanto las abundancias como las biomásas fitoplanctónicas fueron las mayores para el tratamiento donde se incubaron las muestras de agua en presencia del fitoplancton en botellas claras (P-C) presentando diferencias significativas con respecto a todos los demás tratamientos (Fig. 23). Lo interesante ocurre cuando se contrastan con los gráficos LSD de abundancias y biomásas bacterianas, ya que se observó un comportamiento contrario en los tratamientos con células fitoplanctónicas (P-C y P-O), mostrando un decremento en los parámetros bacterianos en contraste con las mayores abundancias y biomásas del fitoplancton en P-C y, de manera contraria para el tratamiento P-O, donde el fitoplancton decrece y el bacterioplancton heterótrofo aumenta. (Fig. 23 y 24). Lo

anterior mencionado confirma que tanto el fitoplancton como el bacterioplancton se encuentran relacionados de manera negativa.

10.4 Grupos funcionales

La interpretación de los espectros IR permitió determinar que a partir de los grupos funcionales alcanos se confirma la presencia de moléculas orgánicas con enlaces simples al tratarse de hidrocarburos alifáticos, además se encontraron aminas secundarias y carboxilo los cuales son reconocidos como precursores de aminoácidos, moléculas que al conformarse en cadenas forman proteínas a través de enlaces peptídicos (Lehninger *et al.*, 2017). En trabajos clásicos se ha descrito la presencia de proteínas en los exudados fitoplanctónicos, así como de las células bacterianas, y se ha reconocido que dichas proteínas juegan papeles ecológicos importantes, desde enzimas para la degradación y asimilación de compuestos orgánicos, así como la exudación de proteínas de carácter bactericida con fines de protección por parte de las células algales, particularmente la nodularina (NODLN) producida por la cianobacteria *Nodularia spumigena* (Hellebust, 1965; Kankaanpää *et al.*, 2001; Lancelot, 1984; Sundh, 1989).

Por otro lado, la presencia de compuestos orgánicos asociados con el azufre es resultado de los procesos biológicos llevados a cabo en el sistema tanto por las bacterias sulfato reductoras como las bacterias púrpuras del azufre (Bowman y Ducklow, 2018).

Cabe destacar la presencia de grupos funcionales asociados al sílice (Si-CH₃) encontrados en el presente estudio y que también se presentaron en un estudio realizado por Ceja-González y Lira-Treto (2018) en la caracterización de la matriz extracelular asociada a la formación de los microbialitos presentes en el lago Atexcac, así como en los lagos homólogos Alchichica y La Preciosa en donde afirman que dicha señal se encuentra relacionada con la pared celular de las diatomeas.

Al comparar la presencia de los grupos funcionales presentes en cada uno de los tratamientos, se pudo observar que las aminas únicamente se presentaron cuando se incubaron células fitoplanctónicas en condiciones de luz, esto implica que el

fitoplancton siguió creciendo y a su vez continuó con su metabolismo, sin embargo, debido a que el sistema de incubación fue cerrado, no hubo un aporte de nutrientes del medio exterior, por lo cual una limitación en el fósforo dio paso a la liberación de compuestos orgánicos en respuesta a un desacople luz-nutriente tal como propone Medina-Sánchez (2002) . A pesar de esto, no hubo evidencia de que la liberación de compuestos orgánicos por parte del fitoplancton promoviera el aumento en la abundancia y biomasa del bacterioplancton, en cambio, por lo observado en las figuras 23 y 24, se pudo observar un decremento siendo ésta una evidencia probable de la liberación de compuestos inhibitorios del crecimiento bacteriano por parte de las células fitoplanctónicas.

11. Conclusión

Se determinó que la relación experimental entre el fitoplancton y el bacterioplancton como grupos funcionales en el lago Atexcac, tendió a ser de competencia por limitación de NP. Mientras que, en el lago por las características de régimen térmico del sistema que promueve una presión fuerte de limitación de nutrientes, particularmente hacia el epilimnion, estos grupos funcionales pueden también establecer relaciones de competencia tras una prolongada estratificación térmica de las masas de agua de 8 meses. En las fases hidrodinámicas del lago se presentan florecimiento algales que responden con estrategias adaptativas optimizando el uso de algún nutriente que tiende a volverse limitante al variar éstos en forma de pulsos a través del tiempo en el lago Atexcac. Mientras la comunidad bacteriana se ve favorecida principalmente hacia el hipolimnion por el incremento de materia orgánica disuelta o detrítica, producida por el fitoplancton de acuerdo con su fase de desarrollo, ya sea exponencial o de decaimiento.

Se identificaron aminas secundarias, alcanos y carboxilos que potencialmente describen de manera general los compuestos orgánicos presentes en la ficósfera al someter a los organismos en diversas presiones por confinamiento experimental, lo que permitió inferir que las células algales exudan compuestos de naturaleza

proteica (v. g. nodularin, una cianotoxina proteica producida por *Nodularia spumigena*) para inhibir el crecimiento bacteriano que les permiten ser más eficientes en la competencia cuando los nutrimentos se vuelven limitantes.

12. Sugerencias

El presente estudio ha sido basado en resultados de una probabilidad estadística a partir de las variaciones espaciales y temporales de los parámetros biológicos de ambos grupos, es decir, se han estimado la relación entre el nanofitoplancton y el bacterioplancton heterótrofo a nivel del sistema completo. Si se toma en cuenta que la zona de interacción entre ambos grupos llamada ficósfera, que por definición es el espacio físico próximo a una célula fitoplanctónica delimitado por el alcance espacial de los compuestos orgánicos exudados por la misma (Seymour *et al.*, 2017) es muy pequeña (en función del tamaño de la célula), es probable que en el lago Atexcac se presenten otros tipos de interacciones ecológicas, por lo que estudios autoecológicos detallados y a nivel específico entre los grupos bacterianos y fitoplanctónicos, permitirían develar la diversidad de interacciones que tienen cabida en este sistema.

13. Literatura Citada

- A.P.H.A., A.W.W.A., W.P.C.F., y W.E.F. (2012). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (22° ed.). Washington D. C. : American Public Health Association
- Abarzúa, M., Basualto, S., y Urrutia, H. (1995). Relación entre la abundancia y biomasa de fitoplancton y bacterioplancton heterótrofo en aguas superficiales del Golfo de Arauco, Chile. *Investigaciones marinas*, 23, 67-74.
- Agembe, S., Ojwang, W., Olilo, C., Omondi, R., y Ongore, C. (2018). Soda Lakes of the Rift Valley (Kenya). . In C. Finlayson, G. Milton, R. Prentice, & N. Davidson (Eds.), *The Wetland Book*: Springer, Dordrecht.

- Aiyar, P., Schaeme, D., García-Altare, M., Flores, D.C., Dathe, H., Hertweck, C., Sasso, S., y Mittag, M. (2017). Antagonistic bacteria disrupt calcium homeostasis and immobilize algal cells. *Nature communications*, 8(1), 1756.
- Alcocer, J., Lugo, A., Escobar, E., Sánchez, M.d.R., y Vilaclara, G. (2000). Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 27(5), 3166-3169.
- Amin, S., Hmelo, L., Van Tol, H., Durham, B., Carlson, L., Heal, K., Morales, R., Berthiaume, C., Parker, M., y Djunaedi, B. (2015). Interaction and signalling between a cosmopolitan phytoplankton and associated bacteria. *Nature*, 522(7554), 98.
- Amin, S.A., Parker, M.S., y Armbrust, E.V. (2012). Interactions between diatoms and bacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 76(3), 667-684.
- Arellano-Posadas, J.A. (2017). *Variación espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la dinámica limnológica en el lago cráter atalashalino Atexcac, Puebla*. (Maestría en Ciencias), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México
- Arellano-Posadas, J.A., y González-Flores, E. (2011). *Dinámica Espacio-Temporal del Picoplancton Procarionte y su relación con la variabilidad limnológica en el Lago volcánico Atexcac, Puebla*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Armienta, M.A., Vilaclara, G., De la Cruz-Reyna, S., Ramos, S., Ceniceros, N., Cruz, O., Aguayo, A., y Arcega-Cabrera, F. (2008). Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 178(2), 249-258.
- Arora, M., y Sahoo, D. (2015). Green Algae. In D. Sahoo & J. Seckbach (Eds.), *The Algae World* (pp. 91-120). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Arredondo-Figueroa, J.L., Borrego-Enríquez, L.E., Castillo-Domínguez, R.M., y Valladolid-Laredo, M.A. (1983). Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biotica*, 8(1), 37-47.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J., Grey, J., Meyer-Reil, L., y Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes. *Mar. ecol. Prog. ser*, 10, 257-263.
- Bell, W., y Mitchell, R. (1972). Chemotactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products. *The Biological Bulletin*, 143(2), 265-277.
- Berman-Frank, I., y Dubinsky, Z. (1999). Balanced growth in aquatic plants: Myth or reality? Phytoplankton use the imbalance between carbon assimilation and biomass production to their strategic advantage. *Bioscience*, 49(1), 29-37.
- Bertoni, R. (2011). Limnology of rivers and lakes. *Limnology, Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), desarrollado gracias al apoyo de UNESCOEolss Publishers, UK: Oxford*.
- Boehrer, B., y Schultze, M. (2008). Stratification of lakes. *REV GEOPHYS*, 46(2).

- Bowman, J., y Ducklow, H. (2018). Bacterioplankton *Encyclopedia of Ocean Sciences* (3er ed., Vol. 1, pp. 500-507).
- Bratbak, G., y Thingstad, T. (1985). Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalism. *Mar Ecol Prog Ser*, 25(1), 23-30.
- Burkhardt, B.G., Watkins-Brandt, K.S., Defforey, D., Paytan, A., y White, A.E. (2014). Remineralization of phytoplankton-derived organic matter by natural populations of heterotrophic bacteria. *Mar Chem*, 163, 1-9.
- Callieri, C. (2008). Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. *Freshwater reviews*, 1(1), 1-28.
- Callieri, C., Hernández-Avilés, S., Salcher, M.M., Fontaneto, D., y Bertoni, R. (2016). Distribution patterns and environmental correlates of Thaumarchaeota abundance in six deep subalpine lakes. *Aquat Sci*, 78(2), 215-225.
- Callieri, C., y Stockner, J. (2000). Picocyanobacteria success in oligotrophic lakes: fact or fiction? *J Limnol*, 59(1), 72-76.
- Callieri, C., y Stockner, J.G. (2002). Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *J Limnol*, 61(1), 1-14.
- Camacho, A. (2006). On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in Spanish stratified lakes. *Limnetica*, 25(1-2), 453-478.
- Camacho, A., Miracle, M.R., y Vicente, E. (2003). Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. *Archiv für Hydrobiologie*, 157(3), 321-338.
- Cárcamo-Cabrera, J.R. (2017). *Evaluación de la productividad primaria y la concentración de clorofila a en los lagos cráter La Preciosa y Atexcac, en la Cuenca Oriental, Puebla*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México
- Carrasco-Núñez, G., Ort, M.H., y Romero, C. (2007). Evolution and hydrological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern Mexico). *J Volcanol Geoth Res*, 159(1-3), 179-197.
- Carty, S., y Parrow, M.W. (2015). Dinoflagellates *Freshwater Algae of North America* (pp. 773-807): Elsevier.
- Ceja-González, J.C., y Lira-Treto, I. (2018). *Caracterización de la composición de las diatomeas y de la matriz extracelular en los microbialitos de tres lagos maar de la Cuenca Oriental*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Cirri, E., y Pohnert, G. (2019). Algae bacteria interactions that balance the planktonic microbiome. *New Phytol*.
- Cole, G.A., y Weihe, P.E. (2015). *Textbook of limnology*: Waveland Press.

- Correa, J.C., Iral, R., y Rojas, L. (2006). Estudio de potencia de pruebas de homogeneidad de varianza. *Revista colombiana de estadística*, 29(1), 57-76.
- Dancer, J., Veith, R., Feil, R., Komor, E., y Stitt, M. (1990). Independent changes of inorganic pyrophosphate and the AT/ADP or UTP/UDP ratios in plant cell suspension cultures. *Plant Sci*, 66(1), 59-63.
- Daw-Guerrero, A.I. (2016). *Evaluación de la composición y abundancia del procarioplankton durante el fenómeno de emblanquecimiento "Whiting Event" en el lago volcánico La Preciosa, Estado de Puebla*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Dittrich, M., y Obst, M. (2004). Are picoplankton responsible for calcite precipitation in lakes? *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(8), 559-564.
- Dodds, W.K., y Whiles, M.R. (2020). *Freshwater ecology: Concepts and Environmental Applications of Limnology* (3a ed.). United Kingdom: ELSEVIER ACADEMIC Press.
- Edler, L., y Elbrächter, M. (2010). The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis. In B. Karlson, C. Cusack, & E. Bresnan (Eds.), *Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis* (Vol. 110, pp. 110): UNESCO.
- Elser, J.J., Stabler, L.B., y Hassett, R.P. (1995). Nutrient limitation of bacterial growth and rates of bacterivory in lakes and oceans: a comparative study. *Aquatic Microbial Ecology*, 9(2), 105-110.
- Elster, J., y Kviderová, J. (2015). Cyanobacteria. In M. Gargaud, W. M. Irvine, R. Amils, H. J. Cleaves, D. L. Pinti, J. C. Quintanilla, D. Rouan, T. Spohn, S. Tirard, & M. Viso (Eds.), *Encyclopedia of Astrobiology* (pp. 590-595). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Escobar-Limón, L., y Torres-Huesca, J. (2016). *Aislamiento y caracterización de la diversidad de bacterias sulfato reductoras durante el Evento de Emblanquecimiento "Whiting Event" en el lago cráter Atexcac, Puebla*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México Ciudad de México.
- Farnelid, H.M., Turk-Kubo, K.A., y Zehr, J.P. (2016). Identification of associations between bacterioplankton and photosynthetic picoeukaryotes in coastal waters. *Frontiers in microbiology*, 7, 339.
- Fernandez, E., y Galvan, A. (2007). Inorganic nitrogen assimilation in *Chlamydomonas*. *J. Exp. Bot.*, 58(9), 2279-2287.
- Fouilland, E., Gosselin, M., Rivkin, R., Vasseur, C., y Mostajir, B. (2007). Nitrogen uptake by heterotrophic bacteria and phytoplankton in Arctic surface waters. *J Plankton Res*, 29(4), 369-376.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen* (5ta ed.). México: Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geografía.

- Gargaud, M., William, M., Ricardo, A., Henderson James Jim, C., Daniele, L., José Cernicharo, Q., Daniel, R., Tilman, S., Stéphane, T., y Michel, V. (2015). *Encyclopedia of astrobiology*: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2015.
- Gibbs, R.J. (1970). Mechanisms controlling world water chemistry. *Science*, 170(3962), 1088-1090.
- Gómez-Márquez, J., Blancas, A., Constanzo, E., y Cervantes-Sandoval, A. (2014). *Análisis de la calidad de aguas naturales y residuales con aplicación a la microescala*. Ciudad de México: Facultad de Estudios Superiores UNAM.
- González, C.G., y Felpeto, A.B. (2006). *Tratamiento de datos*. España: Ediciones Díaz de Santos.
- Google (Cartographer). (2019). Mapa del lago Atexcac. México en Google Earth
- Gregor, J., y Maršálek, B. (2004). Freshwater phytoplankton quantification by chlorophyll a: a comparative study of in vitro, in vivo and in situ methods. *Water research*, 38(3), 517-522.
- Guiry, M.D., y Guiry, G.M. (2021). AlgaeBase. World-wide electronic publication. Recuperado de <http://www.algaebase.org>
- Hecky, R., y Kilham, P. (1988). Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment 1. *Limnol Oceanogr*, 33(4part2), 796-822.
- Hellebust, J.A. (1965). Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol Oceanogr*, 10(2), 192-206.
- Hernández-Avilés, J.S., Bernal-Brooks, F., Velarde, G., Ortíz, D., Lind, O.T., y Dávalos-Lind, L. (2001). The algal growth potential and algae growth-limiting nutrients for 30 of Mexico's lakes and reservoirs. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 27(6), 3583-3588.
- Hernández-Avilés, J.S., Callieri, C., Bertoni, R., Morabito, G., Leoni, B., Lepori, F., Buzzi, F., y Salmaso, N. (2018). Prokaryoplankton and phytoplankton community compositions in five large deep perialpine lakes. *Hydrobiologia*, 824(1), 71-92.
- Hernández, E., Aguirre, N.J., y Palacio, J.A. (2011). Relación entre la determinación del pigmento Clorofila ay el Biovolumen geométrico algal en un lago de planicie de inundación (Ciénaga de Ayapel, Córdoba-Colombia). *Revista Facultad de Ingeniería Universidad de Antioquia*(60), 159-169.
- Hulot, F.D., Morin, P.J., y Loreau, M. (2001). Interactions between algae and the microbial loop in experimental microcosms. *Oikos*, 95(2), 231-238.
- INEGI. (2009). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos
Guadalupe Victoria, Puebla.

- Iturriaga, R., y Zsolnay, A. (1983). Heterotrophic uptake and transformation of phytoplankton extracellular products. *Bot Mar*, 26(8), 375-382.
- Jiang, X., y Jiao, N. (2016). Nitrate assimilation by marine heterotrophic bacteria. *Science China Earth Sciences*, 59(3), 477-483.
- Joint, I., Henriksen, P., Fonnes, G.A., Bourne, D., Thingstad, T.F., y Riemann, B. (2002). Competition for inorganic nutrients between phytoplankton and bacterioplankton in nutrient manipulated mesocosms. *Aquatic Microbial Ecology*, 29(2), 145-159.
- Kamennaya, N.A., Ajo-Franklin, C.M., Northen, T., y Jansson, C. (2012). Cyanobacteria as biocatalysts for carbonate mineralization. *Minerals*, 2(4), 338-364.
- Kankaanpää, H.T., Sipiä, V.O., Kuparinen, J.S., Ott, J.L., y Carmichael, W.W. (2001). Nodularin analyses and toxicity of a *Nodularia spumigena* (Nostocales, Cyanobacteria) water-bloom in the western Gulf of Finland, Baltic Sea, in August 1999. *Phycologia*, 40(3), 268-274.
- Kaźmierczak, J., Kempe, S., Kremer, B., López-García, P., Moreira, D., y Tavera, R. (2011). Hydrochemistry and microbialites of the alkaline crater lake Alchichica, Mexico. *Facies*, 57(4), 543-570.
- Komarek, J., y Komárková-Legnerová, J. (2002). Contribution to the knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central Mexico. *PRESLIA-PRAHA-*, 74(3), 207-234.
- Kumar, S., Baweja, P., y Sahoo, D. (2015). Diatoms: Yellow or Golden Brown Algae. In D. Sahoo & J. Seckbach (Eds.), *The Algae World* (pp. 235-258). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Lacourly, N. (2011). *Estadística multivariada*: JC Sáez Editor.
- Lagunas-Sánchez, M.Y., y Martínez-Díaz, J.T. (2015). *Estructura de la comunidad del plancton procarionte en el lago volcánico, hiposalino y monomíctico cálido Atexcac, Puebla*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México Ciudad de México.
- Lancelot, C. (1984). Extracellular release of small and large molecules by phytoplankton in the southern bight of the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 18(1), 65-77.
- Lehninger, A.L., Nelson, D.L., y Cox, M.M. (2017). *Principles of biochemistry* (7° ed.). New York: Macmillan.
- Lewis, J.W.M. (1983). A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(10), 1779-1787.
- Likens, G.E. (2010). *Plankton of inland waters* (1° ed.): Academic Press.
- López-Vázquez, C.G. (2018). *Composición y abundancia del fitoplancton antes, durante y después del evento de emblanquecimiento "whiting event" en el Lago Atexcac, Puebla*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México Ciudad de México.

- Lugo, A., Alcocer, J., del Rosario Sanchez, M., y Escobar, E. (1998). Littoral protozoan assemblages from two Mexican hyposaline lakes. *Hydrobiologia*, 381(1-3), 9-13.
- Macek, M., Vilaclara, G., Lugo, A., y Alcocer, J. (2007). Lago de Atexcac (pp. 199-212): SA.
- Marques-Dos Santos, M.J. (2001). *Estadística Básica. Un enfoque no paramétrico*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez Grau, M.A., y Csáky, A.G. (2001). *Técnicas experimentales en síntesis orgánica*: Síntesis.
- Medina-Sánchez, J.M. (2002). *El eslabón fitoplancton-bacteria en un ecosistema de alta montaña: estructura función y regulación* (Doctorado), Universidad de Granada, Granada.
- Meyer, N., Bigalke, A., Kaulfuß, A., y Pohnert, G. (2017). Strategies and ecological roles of algicidal bacteria. *FEMS Microbiol Rev*, 41(6), 880-899.
- Moore, C., Mills, M., Arrigo, K., Berman-Frank, I., Bopp, L., Boyd, P., Galbraith, E., Geider, R., Guieu, C., y Jaccard, S. (2013). Processes and patterns of oceanic nutrient limitation. *Nat. Geosci.*, 6(9), 701-710.
- Morán-Ventura, M. (2016). *Estructura de la comunidad fitoplanctónica durante las etapas hidrodinámicas del lago La Preciosa, Puebla*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Moreno-Mondragón, O. (2018). *Evaluación experimental del control descendente "Top-Down" en el circuito microbiano del lago volcánico Atexcac*. (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Natr, L. (1992). Mineral nutrients-a ubiquitous stress factor for photosynthesis. *Photosynthetica (Czech Republic)*.
- Oliva, M.G., Lugo, A., Alcocer, J., y Cantoral-Uriza, E.A. (2008). Morphological study of *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad (Stephanodiscaceae) from a saline Mexican lake. *Saline systems*, 4(1), 1-9.
- Oliva, M.G., Lugo, A., Alcocer, J., Peralta, L., y del Rosario Sánchez, M. (2001). Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake *Saline Lakes* (pp. 299-306): Springer.
- Pajares, S., Merino-Ibarra, M., Macek, M., y Alcocer, J. (2017). Vertical and seasonal distribution of picoplankton and functional nitrogen genes in a high-altitude warm-monomictic tropical lake. *Freshwater Biol*, 62(7), 1180-1193.
- Pal, R., y Choudhury, A.K. (2014). *An introduction to Phytoplanktons: diversity and ecology*: Springer.
- Pes, D., Macek, M., y Pérez, M.E.M. (2008). Ciliates and their picophytoplankton-feeding activity in a high-altitude warm-monomictic saline lake. *European journal of protistology*, 44(1), 13-25.

- Philippot, L., y Hallin, S. (2005). Finding the missing link between diversity and activity using denitrifying bacteria as a model functional community. *Curr Opin Microbiol*, 8(3), 234-239.
- Pla, L. (2006). Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, 31(8), 583-590.
- Ploug, H., Adam, B., Musat, N., Kalvelage, T., Lavik, G., Wolf-Gladrow, D., y Kuypers, M.M. (2011). Carbon, nitrogen and O₂ fluxes associated with the cyanobacterium *Nodularia spumigena* in the Baltic Sea. *The ISME Journal*, 5(9), 1549-1558.
- Porter, K.G., y Feig, Y.S. (1980). The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora *Limnol Oceanogr*, 25(5), 943-948.
- Posch, T., Loferer-Krößbacher, M., Gao, G., Alfreider, A., Pernthaler, J., y Psenner, R. (2001). Precision of bacterioplankton biomass determination: a comparison of two fluorescent dyes, and of allometric and linear volume-to-carbon conversion factors. *Aquat Microb Ecol*, 25(1), 55-63.
- QGIS.org. (2019). QGIS Geographic Information System.: QGIS Association. Retrieved from <http://www.qgis.org>
- Ramanan, R., Kim, B.-H., Cho, D.-H., Oh, H.-M., y Kim, H.-S. (2016). Algae–bacteria interactions: evolution, ecology and emerging applications. *Biotechnol adv*, 34(1), 14-29.
- Ramírez, G., y Novelo, A. (1984). La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla. *Bol Soc Bot México*, 46, 75-88.
- Redfield, A.C. (1963). The influence of organisms on the composition of seawater. *The sea*, 2, 26-77.
- Rivera, C., Zapata, Á., Pinilla, G., Donato, J., Chaparro, B., y Jiménez, P. (2005). Comparación de la estimación de la clorofila-a mediante los métodos espectrofotométrico y fluorométrico. *Acta biológica colombiana*, 10(2), 95-103.
- Robarts, R., y Carr, G. (2009). *Bacteria, Bacterioplankton en: Encyclopedia of Inland Waters* (G. Likens Ed. Vol. 3): Elsevier
- Rocha, R., Chávez, L., Ramírez, R., y Chazaro, O. (2006). Comunidades: Métodos de estudio. *Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Autónoma de México. Tlalnepantla, Edo. de Méx., México.*
- Rosas-Uribe, J.J. (2018). *Evaluación del potencial productivo de los Máximos Profundos de Clorofila a través de la productividad primaria en el Lago volcánico tropical Atexcac, Puebla.* . (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Ruggiero, M.A., Gordon, D.P., Orrell, T.M., Bailly, N., Bourgoin, T., Brusca, R.C., Cavalier-Smith, T., Guiry, M.D., y Kirk, P.M. (2015). A higher level classification of all living organisms. *PloS one*, 10(4), 60.

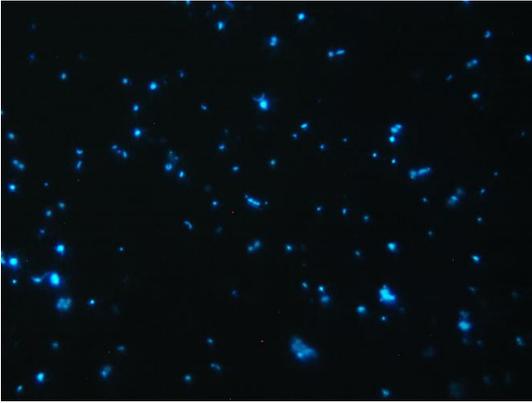
- Sahoo, D., y Kumar, S. (2015). Xanthophyceae, Euglenophyceae and Dinophyceae. In D. Sahoo & J. Seckbach (Eds.), *The Algae World* (pp. 259-305). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Salgado-Ugarte, I.H. (2017). Métodos Estadísticos Exploratorios y Confirmatorios para Análisis de Datos: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sanz-Luque, E., Chamizo-Ampudia, A., Llamas, A., Galvan, A., y Fernandez, E. (2015). Understanding nitrate assimilation and its regulation in microalgae. *Frontiers in plant science*, 6, 899.
- Sarmiento, H., y Gasol, J.M. (2012). Use of phytoplankton-derived dissolved organic carbon by different types of bacterioplankton. *Environ Microbiol*, 14(9), 2348-2360.
- Sarmiento, H., Leitao, M., Stoyneva, M., Compere, P., Coute, A., Isumbisho, M., y Descy, J.-P. (2007). Species diversity of pelagic algae in Lake Kivu (East Africa). *Cryptogamie-Algologie*, 28(3), 245-270.
- Segev, E., Wyche, T.P., Kim, K.H., Petersen, J., Ellebrandt, C., Vlamakis, H., Barteneva, N., Paulson, J.N., Chai, L., y Clardy, J. (2016). Dynamic metabolic exchange governs a marine algal-bacterial interaction. *Elife*, 5, e17473.
- Serrano, J. (2009). Espectroscopía Infrarroja 1-Fundamentos. *Instrumentacion y métodos de análisis químico*, 35.
- Seymour, J.R., Amin, S.A., Raina, J.-B., y Stocker, R. (2017). Zooming in on the phycosphere: the ecological interface for phytoplankton–bacteria relationships. *Nature microbiology*, 2(7), 17065.
- Seymour, J.R., y Raina, J.-B. (2018). Swimming in the sea: chemotaxis by marine bacteria. *Microbiology Australia*.
- Sievert, S.M., Kiene, R.P., y Schulz-Vogt, H.N. (2007). The sulfur cycle. *Oceanography*, 20(2), 117-123.
- Strom, S.L., y Fredrickson, K.A. (2008). Intense stratification leads to phytoplankton nutrient limitation and reduced microzooplankton grazing in the southeastern Bering Sea. *Deep Sea Res. Part II*, 55(16-17), 1761-1774.
- Stumm, W., y Morgan, J.J. (1981). *Aquatic chemistry: an introduction emphasizing equilibria in natural waters* (2da ed.). New York: Jhon Wiley and Sons.
- Sun, J., y Liu, D. (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J Plankton Res*, 25(11), 1331-1346.
- Sundh, I. (1989). Characterization of phytoplankton extracellular products (PDOC) and their subsequent uptake by heterotrophic organisms in a mesotrophic forest lake. *J Plankton Res*, 11(3), 463-486.
- Takahashi, A., Takeda, K., y Ohnishi, T. (1991). Light-induced anthocyanin reduces the extent of damage to DNA in UV-irradiated *Centaurea cyanus* cells in culture. *Plant and Cell Physiol*, 32(4), 541-547.

- Tavera, R., y Komárek, J. (1996). Cyanoprokaryotes in the volcanic lake of Alchichica, Puebla State, Mexico. *Arch. Hydrobiol.(Suppl.)(Algol. Stud.)*, 117, 511-538.
- Theodorou, M.E., Elrifi, I.R., Turpin, D.H., y Plaxton, W.C. (1991). Effects of phosphorus limitation on respiratory metabolism in the green alga *Selenastrum minutum*. *Plant Physiol*, 95(4), 1089-1095.
- Verschuren, D., Johnson, T.C., Kling, H.J., Edgington, D.N., Leavitt, P.R., Brown, E.T., Talbot, M.R., y Hecky, R.E. (2002). History and timing of human impact on Lake Victoria, East Africa. *Proc. R. Soc. London, Ser. B: Biological Sciences*, 269(1488), 289-294.
- Vicente, F., de Hoyos, C., Sánchez, P., y Cambra, J. (2005). *Protocolos de muestreo y análisis para fitoplancton* España: Confederación Hidrográfica del Ebro.
- Vintila, S., y El-Shehawy, R. (2007). Ammonium ions inhibit nitrogen fixation but do not affect heterocyst frequency in the bloom-forming cyanobacterium *Nodularia spumigena* strain AV1. *Microbiology*, 153(11), 3704-3712.
- Vizuet-Martínez, L.A. (2015). *Evaluación de la composición del procarioplancton durante el fenómeno de emblanquecimiento "Whiting Event" en el lago volcánico Atexcac, Estado de Puebla.* . (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Wetzel, R.G. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems* (3ra ed.). San Diego: Academic Press.
- Wienhausen, G., Noriega-Ortega, B.E., Niggemann, J., Dittmar, T., y Simon, M. (2017). The exometabolome of two model strains of the roseobacter group: a marketplace of microbial metabolites. *Front microbiol*, 8, 1985.

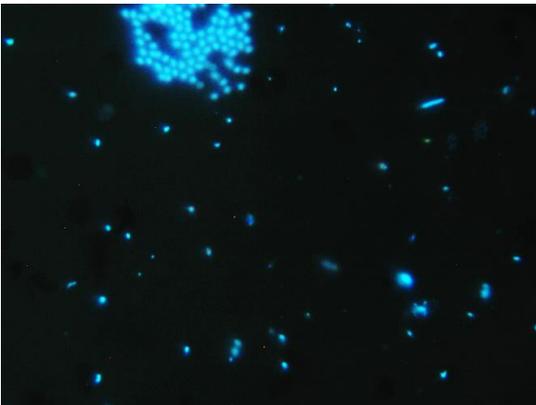
14. Anexo

14.1 Bacterioplancton

a)



b)



c)

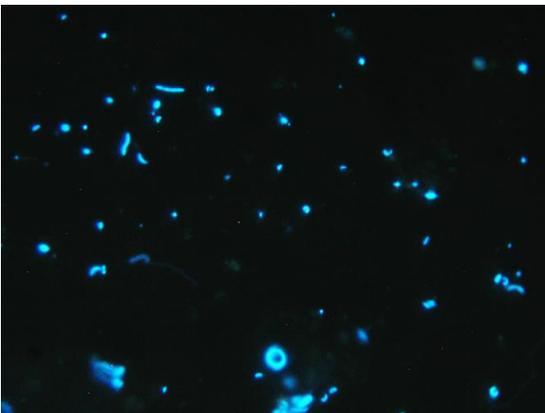
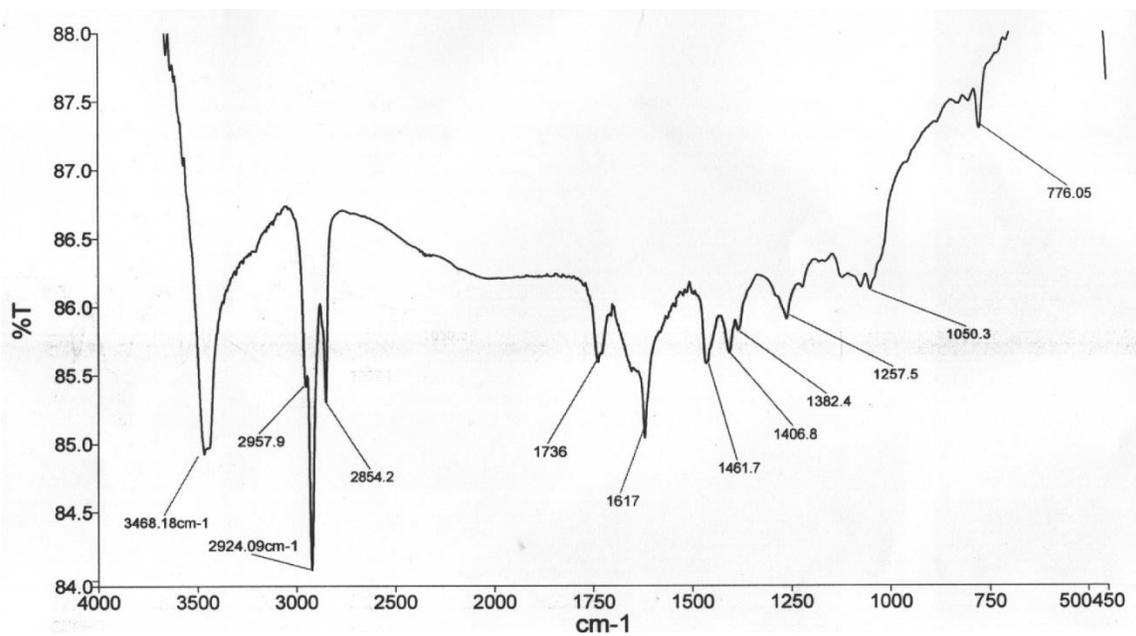


Fig. 26 Fotografías de PPH tomadas en el microscopio de epifluorescencia.*

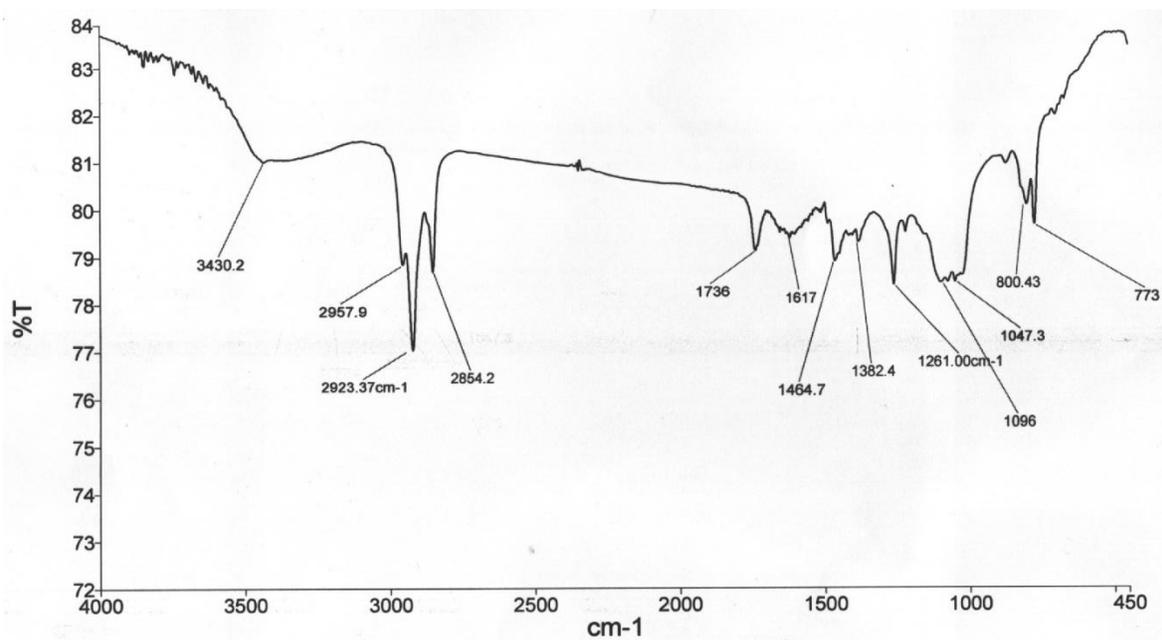
*Bajo luz UV con un objetivo apocrómico 100x. Se muestran muchas bacterias de vida libre en a) la cual corresponde a la E_{Tar} . En b) (E_{BE}) es evidente la formación de colonias como estrategia a la depredación o, para aumentar su razón superficie-volumen y así poder captar una mayor cantidad de nutrientes. En cuanto c) (E_{BE}) se puede observar un cambio en la morfología de las células, algunas se alargaron, quizá, para evitar depredación.

14.2 Espectros IR de los Grupos Funcionales Químicos

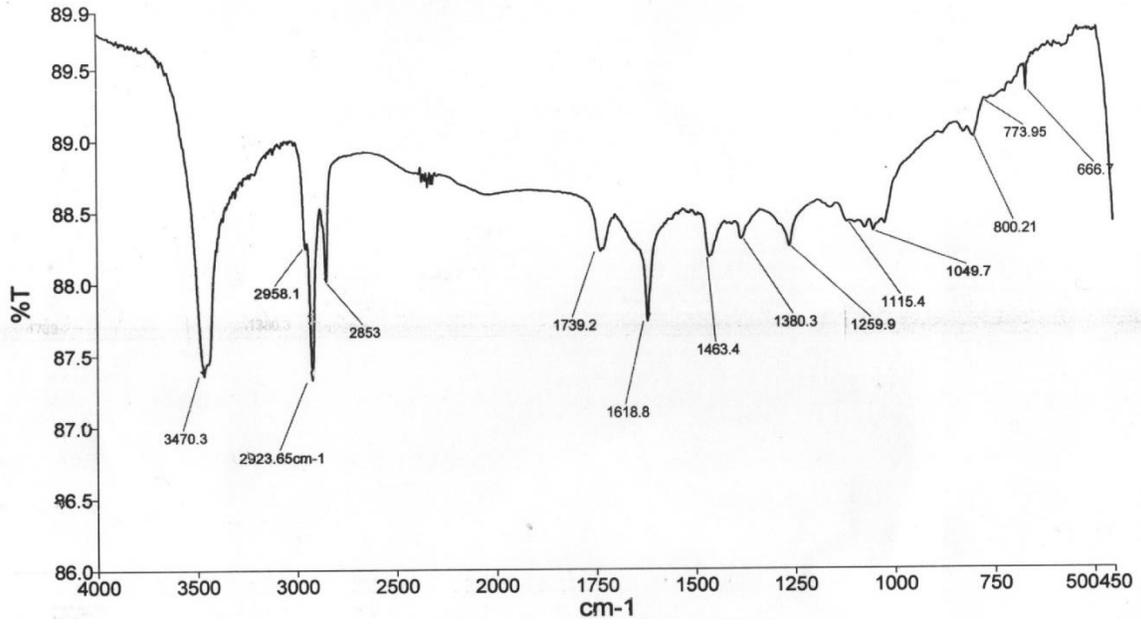
P-C



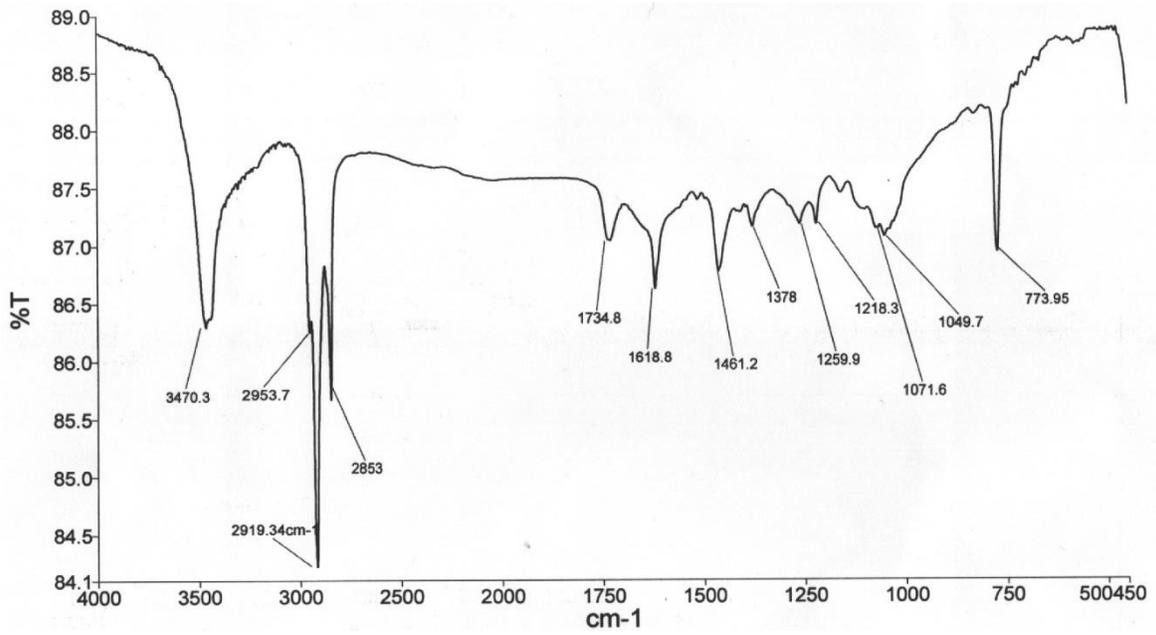
Pr-C



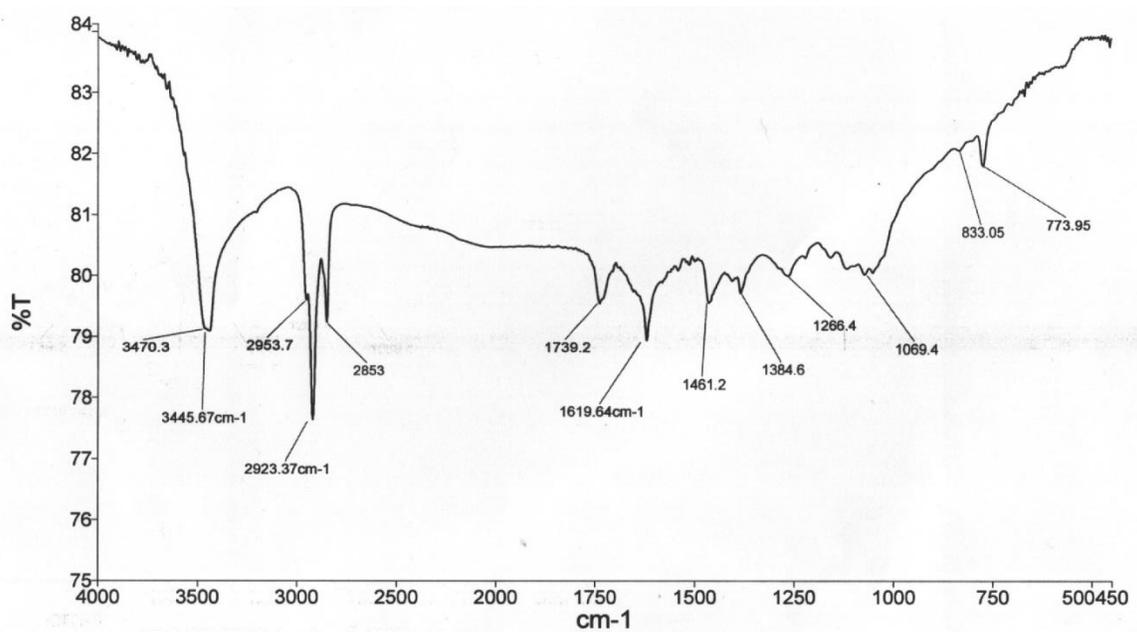
P-O



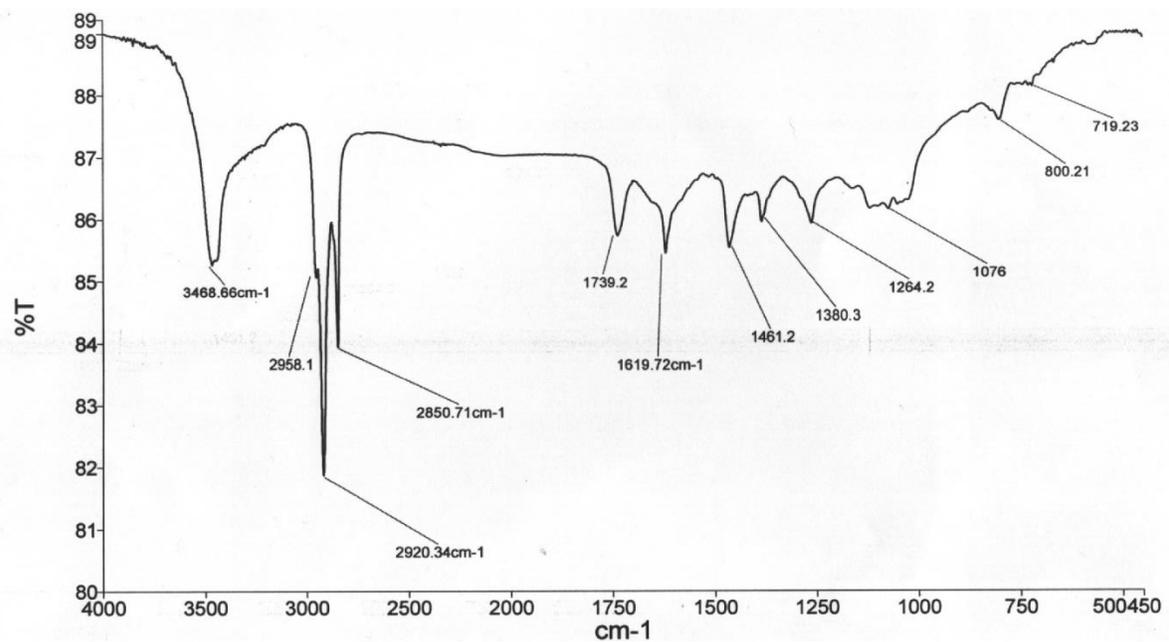
Pr-O



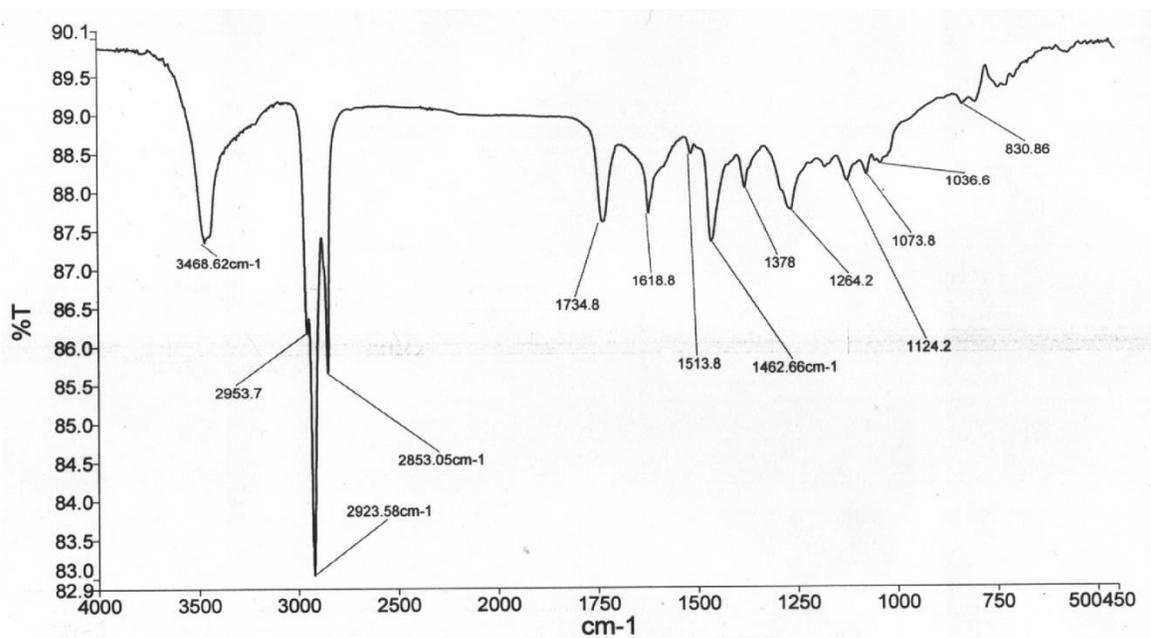
A-C



Ar-C



A-O



Ar-O

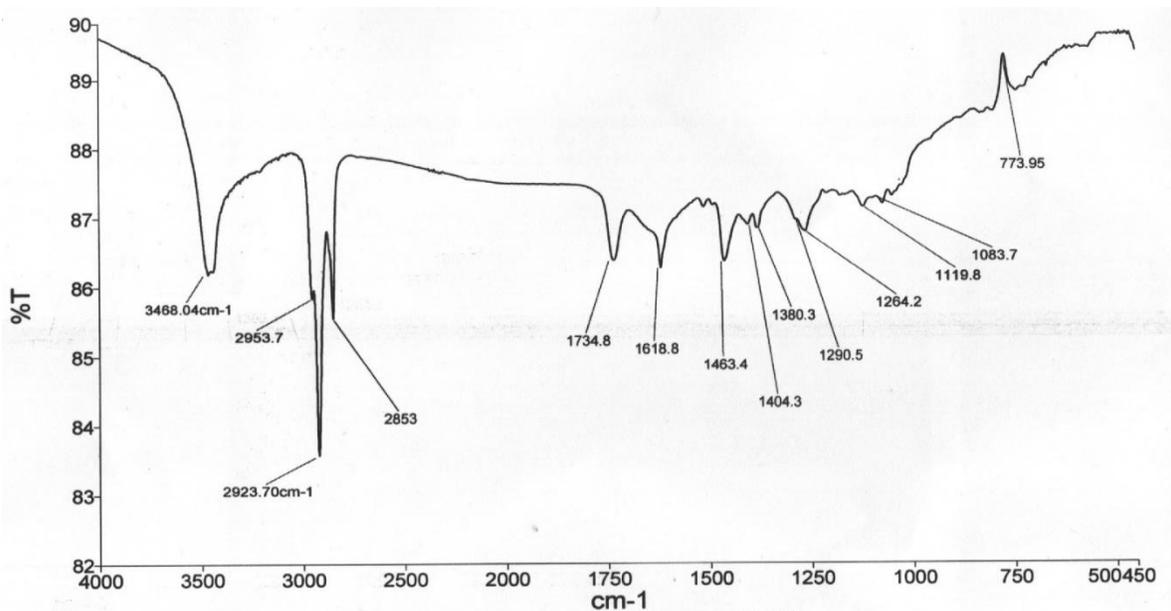


Fig. 27 Espectros obtenidos por la técnica FTIR

En los cuales se encontraron los grupos funcionales Amina secundaria (-NH₂) Alcano (CH₃), carboxilo (-COOH) y compuestos asociados orgánicos al sílice (Si-CH₃) y al azufre (C=S). Cabe mencionar que las aminas solo se encontraron en el tratamiento P-C y su repetición Pr-C.

14.3 El lago Atexcac a través de tiempo



Fig. 28 Lago Atexcac, panorámica desde la vista norte el día 28/07/17



Fig. 29 Durante la Estratificación Tardía 24/11/17



Fig. 30 Durante la Mezcla y florecimiento de la diatomea *Cyclotella choctawhatcheana* 19/01/18

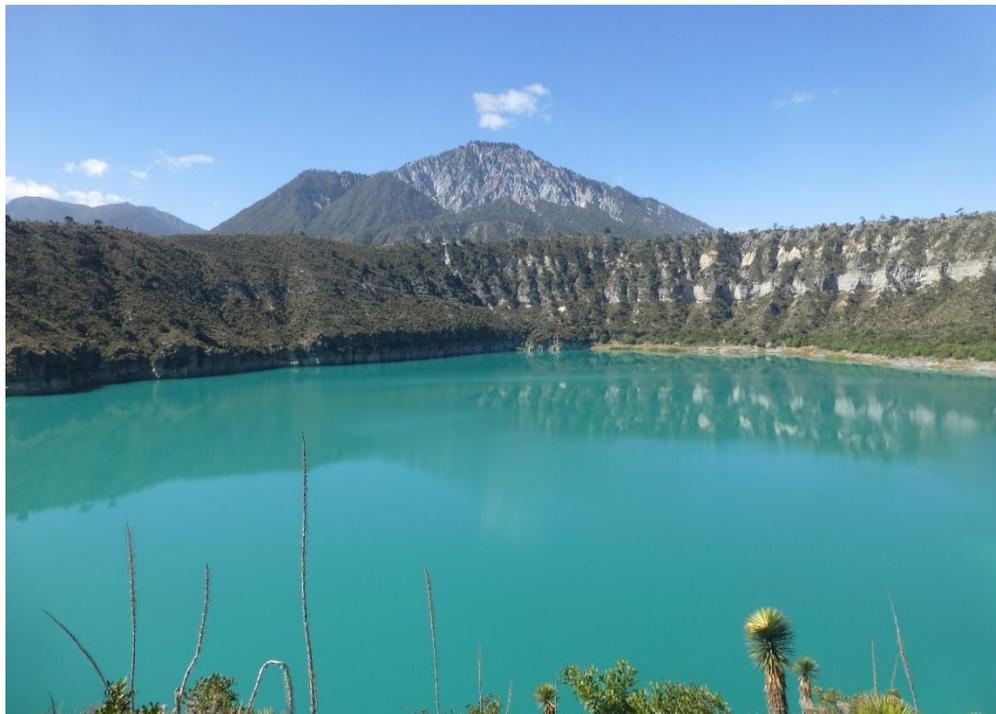


Fig. 31 Durante la Estratificación Temprana y evento de emblanquecimiento el 23/03/18. Nótese el cambio de color en el agua con respecto a los meses anteriores.



Fig. 32 Durante la fase exponencial del florecimiento algal de *Nodularia cf. spumigena* 18/05/18



Fig. 33 Durante la Estratificación Bien Establecida el 02/09/18