



00381  
2  
2ej.  
**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**LIMNOLOGIA DEL LAGO EL SOL,  
NEVADO DE TOLUCA, MEXICO**

**T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)  
P R E S E N T A  
M. ENC. ALFONSO GUILLERMO  
B A N D E R A S T A R A B A Y**

**Director de Tesis:  
DR. EXEQUIEL EZCURRA REAL DE AZUA**

**MEXICO, D. F.**

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

**1994**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A Rebeca, Paulina y Diego

A mis padres  
Sarah y José Luis

A mis hermanos  
José Luis, Juan, Jesús,  
David, Sara, Rafael,  
Angeles, Antonio e Isabel

A la memoria de  
José Salomón

A mis maestros y compañeros  
como un homenaje a su desinteresada  
entrega a las labores académicas

## INDICE

INDICE DE FIGURAS	i
INDICE DE CUADROS	iv

### RESUMEN I

#### I) INTRODUCCIÓN 3

#### II) DEFINICIÓN Y ENFOQUES DE LA LIMNOLOGÍA 7

- a) El Enfoque Limnobiológico. 7
- b) El Enfoque Limnológico. 8
- c) La Ecología Acuática. 13
- d) La Limnología Contemporánea. 16
- e) La Limnología en México. 16
  - i) La Limnología Foretiana. 17
  - ii) La Limnología Moderna. 18

#### III) LOS RECURSOS LIMNOLÓGICOS DE MÉXICO 20

- a) El Balance Hidrológico. 20
- b) Ríos. 25
- c) Lagos. 26
- d) Presas. 31
- e) Recursos Limnobiológicos. 34
  - i) Generalidades. 34
  - ii) Productores Primarios. 36
  - iii) Productores Secundarios. 37

#### IV) ANTECEDENTES 38

#### V) OBJETIVOS 46

#### VI) ÁREA DE ESTUDIO 47

#### VII) METODOLOGÍA 50

- 1) Obtención de las Muestras. 50
- 2) Análisis de los Datos. 52
  - a) Representatividad del Muestreo. 52
  - b) Aspectos Biogeográficos. 54
  - c) Valor de Importancia. 55
  - d) Análisis de Asociación de las Especies. 55
  - e) Análisis de Ordenación. 56
    - i) El Análisis de Componentes Principales (ACP). 56
    - ii) El Análisis de Discriminantes (AD). 56
    - iii) El Análisis de Ordenación Residual (AOR). 57
    - iv) El Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA). 58

## VIII) RESULTADOS 59

- 1) Aspectos Limnológicos. 59
  - a) Limnología Foreliana y Moderna. 59
  - b) Limnobiología. 59
    - A) Taxonomía. 59
      - i) *Zygnema y/o Zygnemopsis*. 59
      - ii) *Spirogyra*. 59
    - B) Listado Florístico. 61
    - C) La flora bentónica. 62
      - i) Florística. 62
      - ii) Subcomunidades. 62
  - c) Ordenación de los Sitios Mediante las Variables Físicas y Químicas. 63
- 2) Ecología de Comunidades Acuáticas. 70
  - a) Representatividad del Muestreo. 70
  - b) Aspectos Biogeográficos. 73
  - c) Valor de Importancia de las Especies. 73
  - d) Estabilidad y Estructura de la Comunidad Algal. 75
  - e) Ordenación de las Estaciones por Especies. 79
  - f) Ordenación de las Especies por Tipos de Vegetación con las Variables Ambientales. 81

## IX) DISCUSIÓN 99

- 1) Limnología. 99
  - a) Limnología Regional. 99
  - b) Ordenación de los Sitios Mediante las Variables Físicas y Químicas. 101
  - c) Limnobiología. 103
    - i) Flora Bentónica. 103
    - ii) Reproducción y Fenología. 106
- 2) De la Ecología de Comunidades. 110
  - a) Representatividad del Muestreo. 110
  - b) Aspectos Biogeográficos. 112
  - c) Valor de Importancia. 114
  - d) Estabilidad y Estructura de la Comunidad. 117
  - e) Ordenación de los Sitios por Especies. 119
  - f) Ordenación de las Especies en Tipos de Vegetación por las Variables Ambientales. 121

## X) CONCLUSIONES 128

## XI) PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN 132

## BIBLIOGRAFÍA 134

## APÉNDICE 141

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Radiación total diaria sin atenuación recibida sobre una superficie horizontal en diferentes latitudes a lo largo del año (Gates, 1962).	22
Figura 2.- Variaciones de nivel del lago de Chapala en el periodo 1978-1990 (Gob. Edo. Jal., 1990). En el recuadro las variaciones del nivel del lago El Sol durante el periodo de estudio.	24
Figura 3.- Relaciones morfométricas en a) los lagos y b) las presas más grandes de México. V = volumen. Ln = logaritmo natural. Datos del Cuadro 3a,b.	28
Figura 4.- Clasificación térmica de los lagos en función de la latitud y la altitud. Trans = zonas de transición, donde los lagos pueden presentar cualesquiera de las dos condiciones. La línea discontinua delimita el ámbito en el que se localizan los lagos mexicanos (modificada de Hutchinson y Löffler, 1956). SVT = Sierra Volcánica Transversal.	30
Figura 5.- Ubicación y características morfométricas del Lago El Sol.	48
Figura 6.- Climograma de la zona del cráter del volcán Nevado de Toluca, México.	48
Figura 7.- Diagrama de dispersión de los tres primeros componentes principales extraídos de la matriz de sitios-variables abióticas. Se forman grupos en los tres casos.	66
Figura 8.- Diagrama de dispersión de las muestras sobre los componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2). Sobre los ejes se indican las variables que pesan más en cada componente y el tipo de peso (+ ó -). Las barras arriba y a la derecha muestran los intervalos mensuales de los puntos (muestras): mz = marzo; ab = abril; my = mayo; jn = junio; jl = julio; ag = agosto; sp = septiembre; oc = octubre; nv = noviembre; dc = diciembre.	67
Figura 9.- Diagrama de dispersión de las muestras sobre los componentes principales 1 (CP1) y 3 (CP3). Sobre los ejes se indican las variables que pesan más en cada componente y el tipo de peso (+ ó -). Las barras muestran los intervalos mensuales de los puntos (muestras). El CP3 define un gradiente de concentración salina, determinado por las concentraciones de SO <sub>4</sub> y NO <sub>3</sub> .	68
Figura 10.- Diagrama de dispersión de las muestras sobre los componentes principales 2 (CP2) y 3 (CP3). Los grupos definidos por el CP2	

	11
son abril, septiembre, octubre, noviembre, diciembre, marzo y abril; y junio, julio y agosto. El mes de mayo es transicional entre estos grupos. Meses como en la figura 8. . . . .	69
Figura 11.- Variación en la concentración de oxígeno en las diferentes profundidades del lago. . . . .	71
Figura 12.- Distribución de frecuencias de las estaciones como función del número de especies en cada una de ellas. . . . .	72
Figura 13.- Relación especies-área en: a) El Sol; b) El Sol, Victoria (Tilapa) y Pátzcuaro. Para construir la recta teórica $\phi$ se utilizó el valor de la pendiente de la ecuación (1). . . . .	74
Figura 14.- Comparación del valor de importancia de las especies algales. a) Esperanza matemática (EM) y frecuencia (fr). b) comportamiento del Log EM. . . . .	76
Figura 15.- Diagrama de dispersión de las especies (*) sobre los componentes principales (PC) 1 y 2 de la matriz valor de importancia (EM) en profundidad. (a) pesos (W) de las profundidades (m) sobre los PC. ar = <i>Aphanochaete repens</i> ; da = <i>Desmidiium swartzii</i> ; eb = <i>Ellatine brachysperma</i> ; ng = <i>Nitella gracillii</i> ; oe = <i>Oedogonium equinaspermum</i> ; os = <i>O. spp.</i> ; sj = <i>Spirogyra jugalis</i> ; z1 y 2 = <i>Zygnema</i> 1 y 2. Las especies menos importantes se agrupan en torno a los 4 m. . . . .	77
Figura 16.- Ordenación de las muestras sobre los CP ABUNDANCIA1-3. d: Pesos (W) de las especies. ABUND1 define dos grupos, de superficie (der.) y de fondo (izq.; prof. > 5 m) caracterizadas por <i>E. brachysperma</i> (eb) y <i>N. gracillii</i> (ng). ABUND2 define un gradiente de reproducción desde <i>Oedogonium spp.</i> (os) hasta <i>O. acrosporium</i> (oa). El CP ABUND3 separa a las muestras de la bahía suroeste del resto de las muestras superficiales. . . . .	80
Figura 17.- Distribución de las muestras en función de los factores extraídos de la primera raíz canónica. Nótese que hay una buena correlación entre los ejes. En a) se forman al menos tres grupos; dos sobre el gradiente de vegetación (FIV) y dos sobre el ambiente (FIA). . . . .	85
Figura 18.- Diagramas de dispersión de la regresión múltiple. a) valores predichos contra valores observados. b) residuales sobre el gradiente PROFUNDIDAD. Nótese la mayor dispersión en las zonas superficiales por efecto de los sedimentos y la forma del perímetro lacustre. . . . .	89

- Figura 19.- Intervalos de confianza al 95% del análisis de varianza para los grupos definidos por la variable profundidad sobre el CP ABUNDANCIA1. Nótese la similitud con el análisis de discriminantes canónicos de la figura 20. . . . . 90**
- Figura 20.- a) Promedios de los grupos definidos por la variable PROFUNDIDAD (abscisas) sobre el CP ABUNDANCIA1 y PRESAU1, y b) sobre los pesos calculados por el análisis de discriminantes canónicos. Nótese la similitud del comportamiento de los datos de presencia-ausencia y de abundancia al calcular los pesos. El comportamiento asintótico implica una estabilización en la estructura de la comunidad. . . . . 93**
- Figura 21.- Análisis de Discriminantes Canónicos. Se grafican las raíces canónicas 1 y 2. A la izquierda muestras de superficie y grava en el sustrato. Derecha abajo muestras de fondo. Derecha arriba muestras de media profundidad. Ambas raíces reflejan al gradiente profundidad. . . . . 97**

### INDICE DE CUADROS

Cuadro 1.- Recursos Acuáticos y Balance Hidrológico Anual de América y México (de Margalef, 1983; Wetzel, 1987, y S.R.H., 1976).	20
Cuadro 2.- Gasto promedio anual de los ríos más caudalosos de México (S.R.H., 1976).	25
Cuadro 3a.- Características generales de los principales lagos de México (El Sol: Alcocer, 1980; otros lagos: Arredondo y Aguilar-Díaz, 1987).	27
Cuadro 3b.- Características generales de las principales presas de México (S.R.H., 1976).	32
Cuadro 4.- Muestreo en El Sol. Estaciones en los renglones, tiempo en las columnas. Los números de las intersecciones indican la profundidad (m).	50
Cuadro 5.- Parámetros físicos, químicos y biológicos de algunos lagos mexicanos y un lago andino. 1) El Sol, 2) Lago Grande, 3) Pátzcuaro, 4) Chapala, 5) Tequesquitengo.	60
Cuadro 6.- Relación de salinidad y turbidez de varios lagos mexicanos.	61
Cuadro 7.- Correlaciones de Pearson entre variables físicas y químicas en el lago El Sol, Nevado de Toluca.	64
Cuadro 8a.- Valores propios, varianza simple y acumulada por los componentes principales de la figura 7.	65
Cuadro 8b.- Pesos normalizados de las variables ambientales sobre los componentes principales de la figura 7. Rotación VARIMAX.	65
Cuadro 9.- Varianza explicada por los componentes principales de la figura 15. Se muestra también la varianza acumulada.	77
Cuadro 10.- Valores de la V y la W (Shluter, 1984), de la prueba de asociación de especies tanto por valores de abundancia ordinal como por presencia-ausencia (* = nivel de significancia). Lago El Sol.	78
Cuadro 11.- Correlaciones canónicas entre los tipos de vegetación (ABUNDANCIA1-5) y las variables ambientales en El Sol. El último renglón contiene la correlación entre todos los grupos pero únicamente con las ABUNDANCIA1-3.	81
Cuadro 12.- Varianzas explicadas (valores propios) por cada raíz canónica. Análisis	

	v
de la vegetación algal del lago El Sol. . . . .	82
<b>Cuadro 13.- Coeficientes estructurales de los factores canónicos. Pueden interpretarse como las correlaciones lineales entre las variables y las raíces canónicas. . . . .</b>	<b>83</b>
<b>Cuadro 14a.- Varianza extraída por las raíces canónicas del grupo de variables vegetacionales. . . . .</b>	<b>84</b>
<b>Cuadro 14b.- Varianza extraída por las raíces canónicas del grupo de variables ambientales. . . . .</b>	<b>84</b>
<b>Cuadro 15.- Prueba de <math>X^2</math> con la remoción sucesiva de las raíces canónicas. . . . .</b>	<b>84</b>
<b>Cuadro 16.- Regresión múltiple ABUNDANCIA1-vs-PROFUNDIDAD, GRAVA y LODO. 86</b>	<b>86</b>
<b>Cuadro 17a.- Análisis de varianza entre la vegetación y las variables ambientales. . . . .</b>	<b>87</b>
<b>Cuadro 17b.- Cuadro de medias para la vegetación (ABUNDANCIA1). . . . .</b>	<b>88</b>
<b>Cuadro 18a.- Análisis de Discriminantes Canónicos con los datos de abundancia. Medias para las variables de respuesta ABUNDANCIA1-5. . . . .</b>	<b>91</b>
<b>Cuadro 18b.- Análisis de Discriminantes Canónicos con los datos de presencia-absencia. Medias para las variables de respuesta PRESAU1-5. . . . .</b>	<b>91</b>
<b>Cuadro 19a.- Medias de las variables canónicas por grupos de muestras en profundidad. Análisis de Discriminantes Canónicos con ABUNDANCIA1-5. . . . .</b>	<b>92</b>
<b>Cuadro 19b.- Medias de las variables canónicas por grupos de muestras en profundidad. Análisis de Discriminantes Canónicos con PRESAU1-5. . . . .</b>	<b>92</b>
<b>Cuadro 20a.- Prueba de significancia para las raíces canónicas del modelo. G.L. = 7,95 para todas las pruebas de F. Análisis de Discriminantes Canónicos. . . . .</b>	<b>94</b>
<b>Cuadro 20b.- Prueba de significancia para las raíces canónicas del modelo. G.L. = 7,95 para todas las pruebas de F. Análisis de Discriminantes Canónicos. . . . .</b>	<b>94</b>
<b>Cuadro 21a.- Prueba de <math>X^2</math> con remoción sucesiva de raíces. Análisis de Discriminantes Canónicos de la vegetación algal. Datos de ABUNDANCIA1-5. . . . .</b>	<b>94</b>
<b>Cuadro 21b.- Prueba de <math>X^2</math> con remoción sucesiva de raíces. Análisis de Discriminantes Canónicos de la vegetación algal. Datos de PRESAU1-5. . . . .</b>	<b>95</b>
<b>Cuadro 21c.- Matriz de la estructura de los factores. Correlaciones entre variables y</b>	

raíces canónicas. Análisis de Discriminantes Canónicos de la vegetación. . . . .	95
Cuadro 22a.- Coeficientes estandarizados para las variables canónicas. Análisis de Discriminantes Canónicos. Vegetación algal. Datos de ABUNDANCIA1-5. . . . .	95
Cuadro 22b.- Coeficientes estandarizados para las variables canónicas. Análisis de Discriminantes Canónicos. Vegetación algal. Datos de PRESAU1-5. . . . .	96
Cuadro 23.- Distancias cuadráticas de Mahalanobis. Análisis de Discriminantes Canónicos. Vegetación algal. . . . .	96
Cuadro 24a.- Medias de las variables canónicas. Análisis de Discriminantes Canónicos. Datos de ABUNDANCIA1-5. Agrupamiento en el tiempo. . . . .	96
Cuadro 24b.- Prueba de significancia para las variables en el modelo. ADC. Datos de ABUNDANCIA1-5. . . . .	97
Cuadro 24c.- Prueba de $X^2$ con remoción sucesiva de raíces. ADC. Datos de ABUNDANCIA1-5. . . . .	98
Cuadro 24d.- Coeficientes estandarizados para las variables canónicas. ADC. Datos de ABUNDANCIA1-5. . . . .	98
Cuadro 25.- Características ecológicas y biológicas de las especies algales de la comunidad bentónica del lago El Sol, Nevado de Toluca. . . . .	116

### A B S T R A C T

The study analyzes both the limnobiology and the ecology of El Sol lake, emphasizing its temperate and oligotrophic nature, its high diversity, and the regional peculiarity of its algal flora, which showed a high species turning on rate. The study shows 1) the usefulness of the mathematical faith as an importance value of the species; 2) the relation between vegetation and environmental variables with two outstanding aspects:

I) A cyclic annual oscillation determined by the dry and rainy seasons and the control that oscillation exercised on the community's metabolism, which *grasso modo* defined:

- a) an biomass accumulation season with higher primary production, from spring to the maximum of the precipitation; and
- b) another season of biomass utilization by the secondary producers, from the maximum of the precipitation to next spring.

II) There were algal positive associations ( $V \geq 1$ ) in the shallow zones (depth 1, 2 y 3 m). At depths  $\geq 5$  m, there were negative associations, implying an species replacement (fotophyles/sciaphyles), related with the illumination. In depth, associations were not significant, wich means that species relative abundances fluctuate from site to site, with a changing spatial structure but with a constant composition in time.

Residual ordination yields to characteristic species of each zones: shallow (*Ellatine brachysperma*, *Gonatozygon aculeatum* y *Zygnema spp.*); deep (*Nitella gracilis* v. *intermedia*); and médium (*Oedogonium spp.*, *O. acrosporum* y *Bulbochaete congener*), and defines some vegetation types on the principal components from the sites-species matrix. These vegetation types were significantly correlated with the environmental variables DEPTH and MUD, pointing that climate has a higher effect on the vegetation than physicochemical variations do. The scarce temporal variation of the vegetation indicates a highly resilient community due to the brief mean life of algal mats and a high production of diaspore.

Furthermore, this study includes:

- A) A retrospective analysis of the scopes of the Limnology, distinguishing a virtual union of both limnobiological and limnological approaches, and
- B) A general revision of the hydrological budget, and of the limnobiological and hydraulic resources of México.

### RESUMEN

En el presente estudio se lleva a cabo el análisis limnobiológico y ecológico del lago El Estero. Resaltan aspectos tales como su carácter templado y oligotrófico, su alta diversidad algal y la peculiaridad regional de su flora así como la escasez de estudios ficológicos en otros lagos de México. La flora algal presentó mayor similitud biogeográfica con la andina a nivel de géneros, y con la mexicana a nivel de especies, pero con una alta tasa de recambio ( $r=0.3883$ ). Se demuestra la utilidad de la esperanza matemática como valor de importancia de las especies, con unas pocas persistentes y dominantes (vg. *Zygnema spp.* y *Nitella gracilis*). Ecológicamente, los métodos estadísticos multivariados demostraron la relación con las variables ambientales, encontrándose dos aspectos sobresalientes:

- 1) Una oscilación cíclica anual determinada, por una parte, por las épocas del año seca y lluviosa que determinan la cantidad de sólidos disueltos y nutrientes en la masa de agua y, por otra, por el control que ejercen tales épocas en los diferentes procesos metabólicos de la comunidad lacustre. A *grasso modo* estos procesos definen:
  - a) una época de acumulación de biomasa, con mayor producción primaria a partir de la primavera hasta el máximo de las lluvias, cuando la relación N:P > 23 indica que el fósforo se convierte en el factor limitante de la productividad; y
  - b) la segunda época de utilización de esta biomasa por parte de los productores secundarios para incrementar su biomasa y mantenerla, la producción secundaria es mayor con estos altos de energía de mantenimiento de la comunidad, desde el máximo de lluvias hasta la primavera siguiente, con un posible desfase de unos seis meses entre los valores máximo y mínimo de la relación: (biomasa máxima de productores primarios/biomasa máxima de consumidores primarios).
- 2) Que los datos de abundancia indicaron asociaciones positivas ( $V \geq 1$ ) en las zonas someras, a los 1, 2 y 3 m de profundidad. En las zonas con profundidad  $\geq 5$  m, las asociaciones fueron negativas implicando un reemplazo de especies (fotófilas/esciáfilas), relacionado con la manifestación de un recurso limitante, en este caso la luz. Las asociaciones en profundidad no son significativas, implicando que a diferencia de la composición, la estructura no es constante respecto de las variaciones aleatorias en las abundancias, lo que permite inferir que las abundancias relativas de las especies fluctúan de lugar a lugar, demostrando una estructura

cambiante en el espacio pero con una composición constante.

La ordenación residual obedece a la abundancia y frecuencia de las especies características de la zona superficial (*Ellatine brachysperma*, *Gonatozygon aculeatum* y *Zygnema spp.*), de la zona profunda (*Nitella gracilis* v. *intermedia*) y de profundidades medias (*Oedogonium spp.*, *O. acrosporium* y *Bulbochaete congener*), que definen tipos de vegetación en los componentes principales de la matriz sitios-especies. Estos tipos de vegetación presentaron mayor variabilidad cerca de la superficie que en el fondo, y estuvieron significativamente correlacionados con las variables ambientales PROFUNDIDAD Y LODO.

La ordenación residual indica que en el tiempo el clima tiene mayor efecto sobre la vegetación que las variaciones fisicoquímicas, implicando el efecto amortiguador del agua e indicando al fotoperiodo, y que la escasa variación temporal en la comunidad permite deducir que ésta es altamente resiliente debido a la breve vida media de las matas algales y a una alta producción de diáspora.

Además, el presente trabajo incluye:

A) Un análisis retrospectivo del ámbito de estudio de la Limnología, distinguiendo una fusión virtual de los enfoques limnobiológico y limnológico para constituir a la ecología dulceacuicola, que resulta ser sinónimo de la limnología contemporánea, y

B) Una revisión general del balance hidrológico y los recursos hidráulicos y limnobiológicos del país. La comparación de El Sol con otros lagos mexicanos y de alta montaña resalta el efecto combinado del clima, tamaño, forma, naturaleza y tiempo transcurrido desde el origen de las cuencas sobre las variaciones de nivel de los lagos y embalses, así como en sus características fisicoquímicas y biológicas.

## 1) INTRODUCCIÓN

Acorde con el limnólogo español Ramón Margalef (1983), el estudio del agua dulce es más necesario donde el recurso es limitado, como en México, donde más del 70% del territorio es árido o semiárido (vg. S.R.H., 1976). El estudio de las aguas dulces o epicontinentales está a cargo de la ciencia denominada Limnología. Etimológicamente, la palabra se compone de la raíz griega *limne-* que hace referencia a una divinidad asociada con las aguas en general, y la terminación *-logos*, que se traduce como tratado o estudio, definición que abarca a los sistemas lóticos (aguas corrientes) y a los lénticos (aguas estancadas; Margalef, 1983).

La mayoría de los autores coinciden en separar a esta ciencia en dos eras, la antigua y la moderna, o en dos enfoques, el hidrobiológico (o más correctamente limnobiológico) y el limnológico. La escuela antigua (enfoque limnobiológico), es cultivada en todo el mundo, mientras que la moderna (enfoque limnológico) fue particularmente desarrollada en Alemania y durante la posguerra en E.U.A. y Canadá, pero con seguidores en el resto del mundo, notablemente Inglaterra y la porción occidental de Europa (Margalef, 1983). Como puede aprearse, la separación por eras no es tajante.

Actualmente (vg. Margalef, *op. cit.*; Moss, 1980), la Limnología es más conciliadora de sus fases limnobiológica y limnológica, lo que se debe a la creciente comprensión de la naturaleza y a la función integradora del conocimiento de la ciencia. La virtual fusión de ambas fases ha resultado en el surgimiento de la Ecología Acuática, que es una acepción actual de la Limnología. Inicialmente, la ecología enfatizaba la influencia del ambiente físico sobre la abundancia y la distribución de los organismos suponiendo un ambiente local homogéneo y predecible. Sin embargo, ahora se sabe que el ambiente no es solamente factores físicos, ni es tan homogéneo ni predecible, y que la magnitud de sus variaciones ejerce una fuerte influencia no monotónica sobre la biodiversidad (Souza, 1979; Harper, 1982; Miller, 1982; Hall y Ehlinger, 1989; McCormick, 1990; McCormick y Cairns, 1990).

Para Lehman (1986), la limnología está dividida en campos que, por un lado, persiguen el estudio de las propiedades integrales de los cuerpos de agua (como la biomasa, la productividad y el flujo de nutrientes), y por otro lado estudian las entidades biológicas al nivel de poblaciones o comunidades (para Straskrava y Gnauck, 1985, estas dos facetas de la

limnología están comprendidas dentro de la Ingeniería de Procesos y la Ingeniería de Sistemas, respectivamente). Lehman (1986), dice que esta dicotomía conceptual es una divergencia entre la atención primaria a las leyes de la termodinámica o a la ley de la evolución por selección natural. Acorde con este autor, el reto actual es dar los pasos para brincar esta desafortunada brecha y ampliar las bases conceptuales de todos los estudios limnológicos. Por este motivo, en el presente estudio se intentará combinar el potencial integrador y predictivo del análisis de regresión con los modelos descriptivos de las comunidades (específicamente los estadísticos), analizando con un enfoque sistémico, de manera estructurada y resumida, la respuesta conjunta de la vegetación algal bentónica de un lago a las variaciones ambientales.

El aspecto evolutivo se aprecia mejor a través de comparaciones, para lo cual se presenta también un análisis comparativo regional del lago El Sol contra otros lagos mexicanos.

En una revisión acerca del uso de modelos y del análisis de regresión en la limnología predictiva, Peters (1986) afirma que este enfoque atrae a aquellos que están dispuestos a sacrificar la precisión y el detalle de la descripción por la generalización y la aplicación en la predicción, y que la diferencia entre estos enfoques no está en sus estructuras teóricas, sino en la selección de variables y modelos de cada subdisciplina.

En el presente estudio, el detalle de la descripción no es antagónico con la predicción. Se verá que es posible resumir la información del conjunto de la vegetación o del ambiente en variables compuestas que si bien no tienen una explicación trivial, sí ofrecen una información interpretable de manera correlativa con otras variables ya sean simples o multivariadas.

Considerando el aspecto aplicado de la ciencia, Cullen (1990) señala que nos estamos moviendo de una etapa de explotación hacia otra de manejo de los recursos naturales; aunque, la frontera entre las ciencias acuáticas y el manejo del agua continúa siendo turbulenta y entrópica como consecuencia de la interpretación entre el conocimiento de un científico, que debe apreciar que existen cuestiones de valor cuya resolución no es prerrogativa única de la ciencia, y el de un político que frecuentemente mal interpreta a la ciencia esperando que produzca verdades irrefutables. Resulta imperativo salvar dicha frontera, y dos formas de conseguirlo son: promoviendo la labor del científico a través de vinculadores profesionales entre el investigador y el productor; y haciendo ciencia mejor y más relevante. A mi juicio, ambas formas pueden ser consideradas individualmente, pero no son excluyentes, y resulta indispensable salvar ya la

frontera ante la inminente reducción por la contaminación del recurso hídrico en el mundo.

El desarrollo de cualquier ciencia nos muestra que diferentes aspectos de los problemas fundamentales se estudian sucesivamente a medida que se reconocen (Margalef, 1983), por lo que hay que reconocer que un problema de actualidad es conservar y efficientizar el uso del agua.

También se puede afirmar que en México apenas existen ecosistemas privilegiados de los que se hayan podido estudiar aspectos complementarios y, si los hay, raramente pueden tomarse como referencia preferente o única, pues los estudios son siempre incompletos y el número de ecosistemas investigados no cubre su posible variabilidad.

Siguiendo a Margalef (1983), si se intentara una síntesis uniendo los diferentes conocimientos producidos por diferentes autores, cada uno moviéndose en un ámbito diferente, el modelo final resultaría ser un monstruo con una predecibilidad precaria debido a que las diferentes partes no embonan perfectamente entre sí.

Lo importante es que no se parte de cero, se aprovechan experiencias previas y llevando a cabo los análisis pertinentes se calibran los modelos propuestos. Sobre esta base, la necesidad de estudios como el presente cae por su propio peso, independientemente de que tenga o no una aplicación práctica inmediata. Lo justifican su contribución al conocimiento de la naturaleza de México y el análisis y adecuación del marco teórico limnológico en el que habrán de moverse los estudios posteriores y reubicarse los anteriores.

Sin embargo, si han de considerarse los aspectos aplicados para evaluar la importancia de un trabajo de investigación, el presente estudio contiene información que ayuda a:

- 1) Tomar decisiones acerca del manejo y conservación del lago en cuestión.
- 2) Regionalizar al sistema con base en la comunidad que lo caracteriza.
- 3) Constituir un marco de referencia para los estudios limnológicos realizados en las tierras bajas del país.
- 4) Establecer indicadores biológicos de la calidad del agua en los sistemas hidrológicos nacionales.
- 5) Llevar a cabo una revisión muy general de los recursos limnológicos del país.
- 6) Mostrar la gama de enfoques que los estudios limnológicos pueden adoptar, enfatizando y ejemplificando con el enfoque ecológico de las comunidades algales dulceacuicolas.

El desarrollo de los dos últimos puntos podrían resultar tediosos y repetitivos para

aquellas personas familiarizadas con la ciencia de la Limnología y los recursos hídricos epicontinentales del país, por lo cual pueden obviar la lectura de los capítulos II y III. Estos capítulos se recomiendan para aquellos que se inician en el estudio de los sistemas dulceacuícolas. En el capítulo II se analizan retrospectivamente las definiciones de la Limnología dadas por autores de textos limnológicos reconocidos internacionalmente, así como su concepción y aplicación en México. En el Capítulo III se lleva a cabo un análisis del balance hidrológico comparado entre México y el resto de América, y una revisión de los caracteres sobresalientes de los ríos, lagos y presas más grandes y de los recursos limnobiológicos de México.

Para la realización del presente trabajo conté con la valiosa ayuda de las siguientes personalidades, a quienes les hago patente mi más sincero agradecimiento. Al Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa, por dirigir esta tesis y por sus valiosos comentarios y sugerencias. Al Dr. Virgilio Arenas Fuentes, quien me impulsó por este difícil pero bello camino de la ciencia y por representar la tablita salvadora después de un naufragio. Le agradezco particularmente el haberme apoyado con una beca tesis con la cual tomó forma el presente trabajo, así como la revisión del mismo y sus atinadas sugerencias. Al Dr. Jorge González González, Jefe del Laboratorio de Fisiología de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M., y a su gentil grupo de colaboradores, por las facilidades brindadas para culminar la identificación de las especies algales. Al Dr. Teófilo Herrera Suárez, gran institución de la ciencia en México, a quien agradezco su eterna disposición para promover la superación de quienes acudimos a él. Reciba con esta tesis un pequeño pero sincero homenaje. A la Dra. Guadalupe De La Lanza Espino, le agradezco su comprensión así como la revisión del presente trabajo y sus atinadas sugerencias. Al Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez, uno de los eslabones de la escalera que me ha permitido llegar a este nivel de mi superación personal. Gran amigo que me tendió la mano en momentos difíciles y me honró con su espontánea confianza. Le agradezco la revisión de esta tesis y sus atinados comentarios. Al Dr. Jaime Curtz García, uno de mis mejores maestros, quien con su cátedra preclara me abrió las puertas hacia el potente análisis biomatemático. Le agradezco la revisión de la tesis y sus atinadas observaciones sobre novedosas aplicaciones. A la Dra. Maricruz Méndez Cardoso, alguna vez compañera de clases y ahora una importante especialista en la Limnología. Le agradezco la revisión de la tesis y sus valiosos comentarios. A la Dra. Jaroslava Komarkova, quien durante su visita a México amablemente aceptó revisar el escrito y hacerme atinadas sugerencias.

## II) DEFINICIÓN Y ENFOQUES DE LA LIMNOLOGÍA

### a) El Enfoque Limnobiológico.

El enfoque limnobiológico tiene un origen muy antiguo en Europa. Su génesis se funde con el de la ciencia biológica en su fase indiferenciada cuando sus aportaciones al conocimiento eran observaciones aisladas no relacionadas (Welch, 1935).

La invención del microscopio constituye el desarrollo más significativo en la historia del conocimiento de la vida acuática, abriendo la puerta a un mundo hasta entonces desconocido. A las primeras descripciones de organismos diminutos hechas por A. van Leewenhoek (1632-1723) (de Cruif, 1979), siguieron aportaciones cada vez más trascendentes, como la primera clasificación de organismos microscópicos realizada por el biólogo danés Otto Friedrich Müller en 1786 (Welch, 1935) y que fue denominada *Animalcula Infusoria Fluviatilia et Marina*.

Posteriormente al trabajo de Ehrenberg publicado en 1838, "The Infusion Animalcules as Complete Organisms", el conocimiento de las aguas dulces fue oscurecido por el mayor interés que recibieron los organismos marinos durante el siglo XIX. Sin embargo, el progreso de la Oceanografía contribuyó indirectamente al progreso de la Limnología, puesto que las biotas marinas y dulceacuícolas tienen muchos elementos en común (Welch, 1935).

Paralelamente, el conocimiento empírico de los recursos acuáticos acumulado desde los inicios de la civilización alcanza su máxima expresión en la acuicultura y en la acuafilia. La primera importada a Europa desde China y practicada ampliamente en los monasterios del medioevo para consumir pescado por razones fundamentalmente religiosas. La segunda, por su parte, alcanzando su máxima expresión en los grandes salones europeos del siglo XIX, principalmente en Inglaterra, con fines puramente decorativos y con la producción de muchos manuales (Margalef, 1983).

A finales del siglo XIX, la limnobiología alcanzó su plenitud con la fundación de las primeras estaciones de investigación biológica dulceacuícola en Europa. La primera fue establecida en 1888 por Anton Fritsch en los Bosques de Bohemia. Poco después, Otto Zacharias estableció en 1891 la estación de Plon, en Alemania. Posteriormente, las estaciones dulceacuícolas se multiplicaron rápidamente en Europa, Inglaterra y los E.U.A. En esa época prominentes botánicos y zoólogos sobre todo centroeuropeos, aportaron conocimientos

importantes sobre taxonomía, mecanismos de alimentación y ciclomorfosis, distribución, migraciones, etc., de los seres acuáticos.

El descubrimiento de la comunidad planctónica dulceacuícola lo hizo P. E. Müller en 1870. Muchos autores consideran a este suceso como el inicio de la limnología. El primer trabajo sobre ecología del fitoplancton lo realizó Z. Schröter en 1896.

#### b) El Enfoque Limnológico.

En 1887 F.A. Forbes publicó un ensayo titulado "The lake as a microcosm", en el cual integra el conocimiento existente de los fenómenos que determinan el balance de materia en un lago. Si bien este trabajo contiene afirmaciones tan modernas como "equilibrio entre la síntesis y la descomposición de la biomasa", que enmarcan el enfoque que predominará posteriormente en la limnología moderna, no le corresponde a Forbes la paternidad de esta ciencia.

El enfoque moderno o limnológico propiamente dicho, se inicia con el cambio de siglo, adjudicándose a F.A. Forel (1841-1912) la paternidad de la limnología moderna. Este mérito le corresponde en virtud de la magnitud de su obra, entre la que resalta *Le Léman. Monographie Limnologique* (Le Léman = Lago de Ginebra), en tres volúmenes aparecidos entre 1892-1904. Este trabajo hizo época debido a que fue el primer tratado comprensivo de limnología y a que abrió todo un nuevo campo de investigación biológica.

Forel definió a la limnología como "la oceanografía de los lagos". En esta definición hay que destacar dos aspectos. El primero referente al término oceanografía, ciencia que maduró antes que la limnología y cuyos métodos fueron exportados a ésta última, de aquí lo obvio de la definición. El segundo aspecto es el que la limnología nace como una ciencia cuyo objeto de estudio son los lagos, principalmente los de gran tamaño susceptibles de estudiarse con las técnicas oceanográficas.

En un principio los ríos y sistemas lóticos en general no ocuparon mucho la atención de los limnólogos, sin embargo, los trabajos acumulados durante mucho tiempo finalmente fueron integrados por Hynes (1970), dando origen a una ciencia que se distinguió de la limnología de lagos y que recibió el nombre de Potamología.

Posteriormente, cada autor confecciona una definición propia de esta ciencia. Ruttner (1882) afirma que la limnología es una ciencia paralela a la oceanografía, distinguiéndose

solamente en cuanto a diferencias de grado en los tratamientos y métodos respecto a dos características del objeto de estudio: su constitución (salina o no) y su permanencia. También separa a la limnología de su predecesora, la hidrobiología, indicando que esta última se limita a las investigaciones de las asociaciones bióticas que habitan los biotopos acuáticos. Menciona que las consideraciones ecológicas son fundamentales en cada investigación hidrobiológica, con lo que delimita y separa a la limnología de la ecología.

E. Baldi (en Cole, 1917), define a la limnología como la ciencia que trata de las interrelaciones de procesos y métodos a través de los cuales la materia y la energía son transformadas dentro de un lago. Es notable en este autor la influencia del enfoque que Forbes le dio al estudio de los lagos, y que habrá de notarse en varias de las definiciones siguientes.

Windberg (en Cole, 1917), menciona que el objetivo más importante de la limnología es el estudio de la circulación de los materiales, especialmente orgánicos, en un cuerpo de agua. Cabe destacar el énfasis que hace este autor en el estudio de los ciclos biogeoquímicos.

El mismo Cole (1917), no da una definición de la limnología, apogándose a las definiciones previas por él citadas. Sin embargo, hace una distinción importante en el desarrollo de la limnología dividiéndola en dos fases. Una que hace énfasis en los aspectos físicos y químicos del agua y considera a los organismos acuáticos como detalles meramente decorativos, curiosidades o anexos del sistema (Reid y Wood, 1976). A esta fase, que en la actualidad constituye, en general, la primera parte de todo estudio limnológico, le asigna el nombre de "limnología foreliana", debido al énfasis que se aprecia en la obra de Forel sobre los aspectos físicos y químicos del lago de Ginebra (Le Léman). La siguiente fase de la limnología reconoce la importancia que tienen los organismos acuáticos sobre la dinámica del sistema determinando ciertos procesos e influyendo en otros. A esta fase corresponde el inicio de la ecología acuática.

Welch (1935), define a la limnología como la rama de la ciencia que trata con la productividad biológica de las aguas epicontinentales y con todas las influencias causales que la determinan. Este autor introduce el término productividad biológica y enfoca a la limnología hacia el estudio de los sistemas lénticos y lóticos con una finalidad más utilitaria, a saber, la producción biológica a manera de biomasa utilizable directa o indirectamente para consumo humano, sintiéndose más cercana la posibilidad de ejercer cierto control sobre el sistema con el objeto de optimizar su producción y uso. Este enfoque netamente antropocéntrico tuvo gran

aceptación (vg. Lund y Talling, 1957, comienza su trabajo afirmando que la productividad es el problema fundamental en la biología dulceacuícola), seguramente porque en esa época la aplicación a la biología de los conceptos termodinámicos como energía, trabajo, calor, eficiencia termodinámica, etc., adquirió una gran popularidad.

Este enfoque fue madurando y finalmente fue concretizado formalmente por Lindeman (1941), en un artículo único que hizo época y que promovió, a juicio del autor, dentro del contexto más amplio de la bioenergética, una ciencia híbrida entre la termodinámica y la ecología, denominada Ecología de Sistemas, la cual marcó el paso de la orientación empírica a la teórica en ecología (Cook, 1977), y que, además, fue el sustrato del International Biological Programme (IBP) (vg. Bauer, 1989).

Posteriormente se realizaron textos específicos sobre la productividad en sistemas acuáticos (vg. Vollenweider, 1969; Russell-Hunter, 1970; Downing y Rigler, 1971; Goldman, 1974), y el término sistema o ecosistema pasa a formar parte del léxico científico común.

Siguiendo esta línea de pensamiento, Schwörbel (1971), define a la limnología como la ciencia de las aguas dulces o epicontinentales, visualizadas como ecosistemas junto con su estructura y balances de materia y energía. Es, por lo tanto, una subsección de la ecología junto con la oceanología, la cual está relacionada con los ecosistemas marinos y la epeirología (Kuhnelt, en Schwörbel, 1971), la cual está relacionada con los habitats terrestres. Acorde con este autor, los objetos de estudio de la limnología son todos miembros bien definidos del ciclo hidrológico de la Tierra. Así, la limnología y la oceanografía son subsecciones de la hidrología.

Schwörbel afirma que un aspecto central de la limnología es el balance de los materiales biogénicos de las aguas naturales y que se trata de una ciencia interdisciplinaria, en la que intervienen la geología y la meteorología aportando datos históricos, la física y la fisicoquímica analizando la composición del agua y la biología, la bioquímica y la biología molecular relacionadas con la transformación de los materiales que aparecen en el cuerpo de agua.

Hutchinson (1975), sin dar una definición formal de esta ciencia, la circunscribe al estudio de los lagos, mismos que en su tratado describe y clasifica desde muchos puntos de vista (geológico, físico, químico y biológico), además de que hace un análisis muy detallado de los orígenes y de las leyes físicas y químicas que controlan las características y la dinámica de la masa de agua. Su influencia en esta ciencia es importante pues reconoce el valor de la

información que cada lago puede aportar a la limnología regional y general (Margalef, 1983), independientemente de su tamaño u origen.

Más adelante, Golterman (1975), al igual que sus predecesores, integra los enfoques implícitos en las definiciones previas. Menciona que la limnología puede ser definida en dos formas; ya sea como la "ecología acuática", o como "la ciencia de los sistemas dulceacuícolas" u "oceanología continental". Afirma que se trata de una ciencia interdisciplinaria que combina aspectos de la hidrobiología, la hidroquímica, la hidrofísica y la geología.

La ecología acuática es, así, la ciencia de las relaciones mutuas entre los organismos y de las interrelaciones entre los organismos y su ambiente. En este sentido la limnología es, conceptualmente, muy parecida a la ecología general.

Con estas definiciones, Schwörbel y Golterman fusionan a la limnología antigua o limnobiología con las limnologías foreliana, biogeoquímica y termodinámica, y una limnofisiología o limnología biofísica que Golterman desarrolla, involucrada principalmente con las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los organismos acuáticos al medio en el que habitan, en la cual la técnica denominada bioensayo ocupa un lugar preponderante. Esta técnica ejemplifica en parte el uso de acuarios en el laboratorio. Se utiliza con el fin de analizar el efecto del ambiente controlado sobre los organismos, lo que permite identificar indicadores de condiciones ambientales particulares, sobre todo aquellas señaladas como contaminantes. Conceptualmente es similar a la hidrobiología ya examinada, pero metodológicamente difiere en cuanto a utilizar determinadas especies caracterizadas como susceptibles y bajo condiciones controladas. Caе dentro del ámbito de la limnología fisiológica de Golterman (1975). Existe una basta producción de artículos del enfoque experimental en la literatura limnológica (vg. Cairns, 1989; Bergmann y Welch, 1990).

Puede afirmarse que en esta fase la limnología ha abandonado la concepción de Forel y Ruttner y ha dado un paso hacia definirse como la ecología dulceacuícola. Estos autores asimilaban a la limnología como un pequeño anexo de la oceanografía y la distinguían de la hidrobiología a pesar de la afirmación de Winogradski (en una época tan temprana de la limnología como fue el año de 1897), de que el análisis del balance de oxígeno en un lago es incompleto si no se estudian a los microorganismos y sus efectos (Schwörbel, 1971).

Sin duda, la separación entre la limnología y la oceanografía tiene sus orígenes desde el

inicio de la limnología misma, desde los trabajos de Hutchinson (1975), y de Thienemann y Nawmann (en Margalef, 1983), creadores de la "limnología regional", con una visión funcional que ordena a los sistemas acuáticos sobre el eje oligotrofia-eutrofia y que da la pauta para otro tipo de ordenaciones.

Se nota una asociación cada vez más estrecha entre la limnología y la ecología acuática, vinculación que, conforme avanza el tiempo, va haciendo más difícil diferenciar entre ambas ciencias. Tal vez el mejor ejemplo de esto lo tengamos en la afirmación de Round (1981), de que si la ecología es el estudio de las relaciones entre los organismos y el ambiente, entonces tanto los organismos como el ambiente son de igual importancia para el ecólogo. Esta afirmación simplemente funde en una sola ciencia a la hidrobiología de agua dulce con la limnología, ya sea que se considere cualesquiera de las definiciones de ésta aquí citadas.

Recientemente Wetzel (1975), define a la limnología como el estudio de las relaciones funcionales y de la productividad de las comunidades dulceacuáticas conforme son afectadas por su ambiente físico, químico y biótico. En cuanto a que las comunidades dulceacuáticas son afectadas por su ambiente, este autor visualiza procesos más cercanos y tangibles en torno a la dinámica del lago, especialmente en lo relacionado con la productividad y con el efecto sobre los organismos de los cambios ambientales a corto plazo. Además concilia la visión hidrobiológica descrita en los términos de Rutner y aportadora del Sistema Saprobio (vg. Fjordingstad, 1971), con la visión americana más ingenieril aportadora del Índice Trófico (vg. Carlson, 1977).

Wetzel (1975), introduce a la limnología el término "demófora", al cual define como concepto de crecimiento que comprende los efectos combinados de la población en un sentido biológico y de consumo-producción en un sentido tecnológico. De esta manera se introduce al campo de la investigación sobre un tópico moderno, la contaminación acuática, diferente pero paralela al proceso de eutroficación acelerada por el hombre (o eutroficación cultural).

Margalef (1983), reconoce dos enfoques en la limnología. Por un lado el naturalista, al cual él se apega, que es muy afín a la limnobiología y que hace énfasis sobre temas relacionados al origen, composición y estructura de las especies y comunidades acuáticas y a los factores que las determinan, especialmente los evolutivos tratados con una perspectiva biogeográfica. El otro enfoque es aquel que hace énfasis en el medio físico y en los ciclos biogeoquímicos (balance de

materia y energía), que no se ocupa mucho de los organismos involucrados ni de su origen histórico y geográfico. Con este autor se entienden más claramente las similitudes (pocas y de valor histórico) y las diferencias (muchas y actuales), entre los sistemas marino y dulceacuático, que separan tajantemente los marcos teórico-metodológicos de la oceanología y la limnología.

Margalef define a la limnología como la ecología de las aguas no marinas. De esta manera, hace una extensa revisión de la información y la agrupa acorde a los diferentes niveles de organización del mundo orgánico que son abarcados por la ecología, desde el autecológico hasta el sinecológico.

### c) La Ecología Acuática.

No quedaría completa esta retrospectiva sin comentar obras que lleven el título específico de Ecología Acuática. Macan (1963), hace una revisión sucinta de los enfoques de la ecología general a través de las ideas de algunos autores clásicos, tal y como se ha realizado en esta retrospectiva. Reconoce que el ámbito de estudio de la ecología es muy amplio, al grado que pocos temas biológico-ambientales quedan fuera de ella. Afirma que muchos autores que se empeñan en algún aspecto ecológico prefieren restringirse a una parte del campo, desarrollando un solo tema para no ser rebasados por la masa de información existente.

Este autor decide restringirse al tema relacionado con los motivos por los que las especies acuáticas están presentes en algunos lugares y ausentes en otros (autecología). Para ello, alude a procesos que ocurren en el medio físico y a las adaptaciones e interacciones de los organismos.

Reid y Wood (1976), sostienen que la limnología es la ciencia de las aguas dulces y su objeto de estudio son los orígenes y la naturaleza del agua dulce, su movimiento y condición cambiante conforme fluye hacia el mar y la vida que sustenta a lo largo del camino; mientras que la hidrobiología es la ciencia de la vida acuática. Para ellos, las disciplinas relacionadas con el estudio de las aguas epicontinentales (vg. la geología, la química, la física y la biología), pueden ser integradas dentro del enfoque más amplio de la ecología acuática, la cual estudia los ambientes acuáticos como sistemas dinámicos integrados.

A partir de estas definiciones resulta claro que para estos autores la limnobiología es una rama de la limnología. A su vez, la limnología y la ecología acuática presentan tan solo una diferencia de grado, teniendo la última un enfoque más integrativo en el estudio de las relaciones

entre los organismos y el ambiente. Este es el enfoque de la ecología de sistemas en el que hacen énfasis a lo largo de su obra.

El aspecto integrativo resalta en el libro de Moss (1980), en el cual el autor no define ciencias ni delimita su ámbito de acción; más bien pasa directamente al estudio de las características geológicas, físicas y químicas de las aguas dulces y ejemplifica en cada caso cómo afectan dichas características a los organismos considerando diferentes niveles de integración, desde el ecofisiológico hasta el sinecológico. La concepción de la obra es similar a la de Margalef, sin embargo, Moss hace mucha referencia al caso de las aguas dulces tropicales.

Acorde con Begon *et al.* (1987), la ecología de comunidades se enfoca principalmente sobre la manera en que los agrupamientos de especies se distribuyen en la naturaleza y las maneras en que estos agrupamientos pueden ser influenciados, o causados, por las interacciones entre las especies y por las fuerzas físicas de su ambiente.

Lund y Talling (1957), Sládecková (1962), Macan (1963), Protasov (1989), y Aloi (1990), consideran que la ecología de comunidades, sobre todo las algas bentónicas dulceacufoles, es un tema poco favorecido por los ecólogos debido principalmente a los problemas de tipo taxonómico y para evaluar a las abundancias específicas al interior de las densas matas algales filamentosas. En efecto, para hacer ecología de comunidades es menester conocer primero a las especies que constituyen a la comunidad y, de aquí, la necesidad del trabajo taxonómico especializado sobre las plantas y animales y su posterior cuantificación.

Johansson (1982), afirma que la mayoría de las especies de algas dulceacufoles aparentemente están disponibles todo el tiempo y en todo lugar, pero florecen solamente cuando las condiciones les son propicias. Por ello, las especies raras se presentan en momentos limitados del año. Estas ideas podrían explicar el gran número de especies que forman a las floras algales dulceacufoles, pero con tan sólo unas cuantas comunes y dominantes.

Las interacciones entre las especies pueden facilitar su presencia y permanencia o ejercer una fuerte selección entre ellas (Connell y Slatyer, 1977; Bernardi, 1981; Margalef, 1983; Begon *et al.*, 1987; McCormick y Cairns, 1990). De esta manera, la composición y estructura de la comunidad no depende exclusivamente de las variables físicas, además de que los organismos pueden afectar marcadamente a los ciclos biogeoquímicos y no estar únicamente supeditados a éstos (Kilham y Kilham, 1990).

Los diversos grados de interacción entre los organismos y el ambiente abiótico pueden apreciarse entre los lagos de diferente nivel trófico. En los oligotróficos, las determinantes ambientales de la producción son de carácter físico (temperatura, precipitación) y las especies son del tipo competitivo y tolerantes. En los eutróficos, las determinantes ambientales son de tipo bioquímico (gases, bases y ácidos orgánicos disueltos) y las especies son del tipo pionero y oportunistas (Marshall-Darley, 1987; Banderas, 1988; Kilham y Kilham, 1990).

Acorde con Gauch (1982), aún cuando históricamente el interés fundamental ha sido concentrado en el aspecto ambiental, el impacto ambiental más importante es frecuentemente sobre la comunidad, de manera que los factores ambientales se evalúan e integran a través del análisis de las comunidades.

Según Gauch (1982) y Digby y Kempton (1987), el análisis multivariado es la rama de las matemáticas que trata con la examinación simultánea de numerosas variables. A diferencia de los requerimientos de los científicos agrícolas (cuyos factores experimentales cubren solamente un intervalo limitado de valores), los ecólogos de comunidades evalúan a los factores tal y como se presentan en la naturaleza. Los datos de la comunidad son multivariados debido a que cada sitio de muestreo está descrito por las abundancias de cierto número de especies y por que las comunidades biológicas son afectadas por numerosas variables ambientales.

Los métodos multivariados utilizados ofrecen una gran ventaja al hacer posible reducir los datos multidimensionales a una forma concentrada y controlada y encontrar posibles direcciones de cambio en los datos sin un conocimiento previo de los requerimientos ecológicos de las especies. En este sentido, las técnicas multivariadas sirven para generar hipótesis que puedan ser probadas experimentalmente.

Las técnicas del análisis multivariado pueden dividirse en tres grandes grupos que en orden de desarrollo histórico, son:

- 1) El análisis directo sobre gradientes.
- 2) Las técnicas de clasificación.
- 3) Las técnicas de ordenación.

Los tres métodos tienen el objetivo común de organizar los datos con propósitos de exploración, descripción, discusión, comprensión y manejo de las comunidades (Gittins, 1979; Gauch, 1982), pero existe una diferencia entre el primero y los dos segundos que consiste en que el análisis

sobre gradientes se usa para describir la distribución de los organismos a lo largo del **gradiente de factores ambientales importantes** seleccionados por el investigador. En contraste, las técnicas de **ordenación y clasificación** comienzan con el **análisis de los datos de la comunidad** y solamente después usan los datos ambientales para la interpretación.

#### **d) La Limnología Contemporánea.**

Una característica determinante de la limnología, que puede deducirse fácilmente de lo dicho hasta aquí, es el predominio del enfoque **sistémico, termodinámico e ingenieril**, que se manifiesta desde el trabajo precursor de Forbes, sobre los balances de materia y energía en el cuerpo de agua, hasta los trabajos de Margalef, muchos de los cuales tienen que ver con el enfoque sistémico (vg. Margalef, 1980). Una característica de este enfoque es su tendencia a desarrollar modelos matemáticos a partir de leyes físicas que permitan describir, explicar y predecir lo que ocurre dentro del lago y cómo es afectado por los factores externos.

Este enfoque ingenieril da poca importancia al valor de la especie biológica *per se*. Como se verá después, sus objetivos y métodos pretenden ser más integrativos y predictivos, basados en el manejo de leyes y variables fisicoquímicas y de las respuestas conjuntas de la comunidad, como son la productividad y la respiración; en lugar de conocer la ecofisiología, dinámica de poblaciones, de comunidades o el análisis de la vegetación, en los cuales la biología de las especies, sus adaptaciones individuales o conjuntas y su evolución ocupan un interés central. Por su parte, la etapa limnobiológica es más afín a la historia natural.

#### **e) La Limnología en México.**

Los lagos mexicanos representan un porcentaje relativamente pequeño del agua superficial represada. Debido a este hecho y al concepto de que la limnología era la hermana menor de la oceanografía, así como al enfoque francamente pesquero que han tenido los estudios acuáticos en el país (Álvarez del Villar, 1981) y a la menor importancia de las pesquerías dulceacuícolas en comparación con las costeras, el estudio de la limnología mexicana ha estado en relativo abandono. Relativo, porque si bien no son abundantes ni extensos los trabajos publicados sobre este tema, si existen aportaciones individuales que generalmente se quedan al nivel de tesis o de informes técnicos que desafortunadamente no tienen difusión.

En México, la limnología no puede considerarse como una ciencia siquiera medianamente desarrollada, con todo y que los primeros estudios limnológicos se realizaron en la época de florecimiento de la limnología moderna en América. Las razones de esto pueden ser múltiples, pero una de las determinantes fue la idea de que el país no contaba con grandes cuerpos de agua y que la que había podía manejarse con los criterios ya desarrollados en otros países.

La adopción de dicha medida fue un error histórico. Actualmente, los principales lagos y ríos mexicanos presentan problemas de asolvamiento, eutroficación, desecación y contaminación así como una fuerte pérdida de riqueza biológica y de especies nativas (Arredondo y Aguilar-Díaz, 1987; S.R.H., 1976). Sin embargo, la falta de comunicación entre técnicos, científicos y administradores públicos es crítica, urgiendo buscar soluciones a esta problemática.

Tricart (1985), afirma respecto a los estudios realizados en los lagos mexicanos, que existen dos tipos de trabajos:

1) Los bien hechos, con cautela y paciencia, en los cuales hay numerosos datos de observación tanto de campo como de laboratorio, bien localizados y presentados con precisión.

2) Las obras de duplicación e imaginación, que calcan sobre la realidad mexicana conceptos ajenos, elaborados en otros países, en otras partes del mundo.

La imposibilidad de realizar estudios comparativos limita mucho la comprensión que podamos tener de la limnología regional. De aquí la importancia de acercar a las instituciones de servicio, que gozan de presupuestos para llevar a cabo estudios ambientales, con las académicas, que pueden aportar recursos logísticos para elevar la calidad de los estudios. La Sociedad de Limnología permitiría aglutinar y coordinar a las personas y sectores interesados e involucrados en el uso y el manejo del agua.

#### **i) La Limnología Foreliana.**

En lo referente a los estudios limnológicos forelianos realizados en el país, el panorama no mejora. Entre los trabajos publicados se encuentran aquellos realizados por la S.R.H. (1976) con el objeto de evaluar la calidad de las aguas superficiales y subterráneas para fines aplicativos. A este grupo pertenecen los trabajos no publicados que tienen nivel de informe técnico.

También se encuentran los trabajos realizados a principios de siglo por investigadores

estadunidenses durante la génesis de la limnología moderna en América. Birge (1915), distingue a los lagos tropicales de los templados al comparar los balances térmicos y las temperaturas mínimas del agua de sistemas lacustres de América y Europa. Clasifica como tropicales a los que presentan temperaturas del agua mayores a los  $4^{\circ}\text{C}$  (la temperatura de máxima densidad del agua). A este tipo corresponden lagos como el Bohena, Ginebra y Como. Los templados son aquellos cuya temperatura llega a ser menor a los  $4^{\circ}\text{C}$ , como los lagos Cayuga y Seneca (Finger Lakes). Los mayores balances térmicos que encuentra son de  $42 \text{ kcal cm}^{-2}$  ( $176 \text{ kJ cm}^{-2}$ ), aunque más frecuentemente están alrededor de las  $35 \text{ kcal cm}^{-2}$  ( $146 \text{ kJ cm}^{-2}$ ) y corresponden tanto a lagos tropicales como templados. Los balances menores están entre las  $20\text{-}25 \text{ kcal cm}^{-2}$  ( $83\text{-}104 \text{ kJ cm}^{-2}$ ) que corresponden en su mayoría a lagos templados. En el lago cráter El Sol, se calculó un balance anual de  $25.1 \text{ KJ cm}^{-2}$  ( $6 \text{ kcal cm}^{-2}$ ) (Banderas, 1984; Banderas *et al.*, 1991), valor extremadamente bajo tratándose de un lago tropical.

En una revisión reciente sobre los aspectos físicos y químicos de los lagos mexicanos, Arredondo y Aguilar-Díaz (1987) incluyen 105 citas bibliográficas, muchas de las cuales tratan sobre aspectos puramente limnobiológicos, antropológicos, históricos y geográficos. Por lo demás, son poco extensivos en su tratamiento de los aspectos físicos y químicos de los lagos mexicanos siendo el lago de Chapala el mejor tipificado con todo y que se afirma que es el lago de Pátzcuaro el que mejor se conoce. Por este motivo, sería muy aconsejable que se llevaran a cabo investigaciones intensivas en cada lago, aglutinando a la mayor cantidad posible de especialistas y en un tiempo definido.

#### ii) La Limnología Moderna.

Estudios de la limnología moderna, conceptualizada en los términos de E. Baldi (en Cole, 1917), como la ciencia que trata de las transformaciones de la materia y la energía, se han desarrollado en Rusia, Europa Occidental y E.U.A. En México son realizados con un enfoque práctico relacionado con la depuración de las aguas contaminadas dentro de plantas de tratamiento e ingeniería sanitaria. Al parecer, se han desarrollado plantas de tratamiento de aguas que ya funcionan en muchas partes del país. Es un tipo de investigación que goza de la mayor simpatía por parte de los asignadores oficiales de presupuestos debido a sus potencialidades para desarrollos tecnológicos en los que se involucran procesos controlados de oxidación y

fermentación de la materia orgánica por microorganismos (Ingeniería de Procesos, *sensu* Stráskravá y Gnauck, 1985).

Otro tipo de estudios limnológicos modernos son los que enfatizan el aspecto productivo de los sistemas dulceacuícolas. Existen muchas formas de aproximarse al conocimiento de las tasas de fijación de carbono por parte de los organismos autótrofos de una comunidad, así como a la evaluación de la cantidad de biomasa vegetal o animal cosechable en un sistema acuático. Este enfoque ha sido desarrollado principalmente en E.U.A. y entre los precursores están los suecos Steeman-Nielsen (1944) y Brilinsky y Mann (1973) y corresponde a la Ingeniería de Sistemas. En México, este tipo de estudios han sido muy socorridos con relación a la evaluación de la producción en estanques de piscicultura y en la maricultura.

### III) LOS RECURSOS LIMNOLÓGICOS DE MÉXICO

#### a) El Balance Hidrológico.

El agua que existe en la hidrósfera terrestre tiene su origen primario a partir de su evaporación del magma. La evaporación del agua magmática ha sido de  $167 \text{ km}^3 \text{ año}^{-1}$  ( $10 \text{ cm}^3 \text{ seg}^{-1}$ ), desde el origen de la Tierra (Nace, en Schwörbel, 1971) y cabe esperar que el vulcanismo siga emitiendo vapor de agua a una razón similar. Una vez en la atmósfera, dicho vapor se condensa y precipita en forma de lluvia. La lluvia forma parte del ciclo hidrológico terrestre. En México, como en cualquier parte del mundo, la lluvia es el origen principal del agua dulce o epicontinental. Según los datos obtenidos por la red nacional de estaciones meteorológicas, sobre el territorio precipitan alrededor de  $1378 \text{ km}^3 \text{ año}^{-1}$  de agua (O-Carreño, 1954) que, si se distribuyera homogéneamente en el país, formaría una capa de 70 cm de altura (Cuadro 1).

Cuadro 1.- Recursos Acuáticos y Balance Hidrológico Anual de América y México (S.R.H., 1976; Margalef, 1983; Wetzal, 1987).

	Norteamérica	Sudamérica	México
Área ( $10^6 \text{ km}^2$ )	20.7	17.8	1.97
Precipitación ( $\text{km}^3$ )	13910	29355	1378
Precip/área (cm)	67	165	70
Escurrimiento ( $\text{km}^3$ )	4220	6640	259
Esc/área (cm)	20.4	37	13
Infiltración ( $\text{km}^3$ )	1740	3740	271
Evaporación ( $\text{km}^3$ )	7950	18975	848
Evap/Precip (%)	57	65	61

Este volumen es muy parecido a la precipitación anual promedio que ocurre en toda Norteamérica. Sin embargo, en México no existen los grandes volúmenes de agua superficial almacenada de la magnitud de aquellos que se presentan en la frontera entre Estados Unidos y Canadá, donde se localizan los lagos más importantes del continente dado que acaparan unos  $25,000 \text{ km}^3$ , equivalentes al 10% del agua dulce mundial (Hutchinson, 1975), descontando el hielo polar.

La ausencia de grandes lagos en el país tiene cuatro causas:

- 1) El efecto de continentalidad, debido a la presencia de grandes áreas continentales, hace

que la lluvia se concentre en zonas favorecidas donde la columna de agua precipitada anualmente rebasa los 400 cm de altura. En esta situación se encuentran lugares como Pichucalco, entre los estados de Chiapas y Tabasco; Los Tuxtlas y Filomeno Mata, en Veracruz; entre Tuxtepec y Huautla de Jiménez en Oaxaca; y Huixtla, en Chiapas. Todos estos sitios se encuentran en la porción sur de las vertientes exteriores de las cordilleras mexicanas (S.R.H., 1976).

En contrapartida existen zonas donde la precipitación difícilmente rebasa los 40 cm anuales. Estas zonas ocupan una gran extensión del territorio y se ubican principalmente hacia el norte y noroeste del país, abarcando los estados de Baja California Norte y Sur; Sonora, Chihuahua, Nuevo León, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes y parte de los estados de Tamaulipas, Guanajuato, Querétaro, e Hidalgo. Todas las medidas de aridez coinciden en señalar a las dos Baja Californias así como al oeste y noroeste de Sonora, norte, noreste y este de Chihuahua, oeste de Nuevo León y noreste de Durango como zonas muy áridas. Las porciones restantes de estos estados son consideradas como áridas y semiáridas.

2) Accidentes Topográficos y Relieve del Territorio. México se encuentra en una región hidrológica de tipo exorréica, donde los ríos desembocan al mar y no a regiones en el interior del continente; mientras que las cuencas cerradas interiores más extensas (Bolsón de Mapimí y El Salado) son de tipo arreico (no presentan ríos superficiales) debido al efecto de continentalidad que determina una escasa precipitación (De Martonne y Aufrere, en Hutchinson, 1975).

3) La situación latitudinal. El volumen evaporado por unidad de superficie en el territorio nacional es aproximadamente el doble del correspondiente a Norteamérica (Cuadro 1). Esto se debe a que al disminuir la latitud, aumenta el grado de insolación conforme uno se aproxima al ecuador (Fig. 1, p. 22), como consecuencia de la mayor duración del día y de que los rayos solares inciden de manera más perpendicular sobre la superficie terrestre. Al haber más calor, aumentan tanto la temperatura como la evaporación que, en México, constituye el 61% del total precipitado. El agua líquida superficial restante constituye apenas el 19% del total precipitado disponible directamente que, distribuida homogéneamente en el territorio, formaría una capa de agua de apenas 13.1 cm.

Existe un efecto altitudinal, compensatorio del efecto latitudinal, que hace disminuir la temperatura y la evaporación en las zonas altas lo que favorece una mayor permanencia del agua. Dicho efecto altitudinal es muy favorable en la zona de la Sierra Volcánica Transversal (S.V.T.)

o Eje Neovolcánico. En estas tierras altas y accidentadas se forman pequeñas cuencas endorréicas que propician la depositación y permanencia del agua que escurre. No es extraño, entonces, que en estas zonas se localicen el río más largo (Lerma-Santiago) y los lagos más grandes del país (Chapala, Pátzcuaro y Cuitzeo; Tricart, 1985).

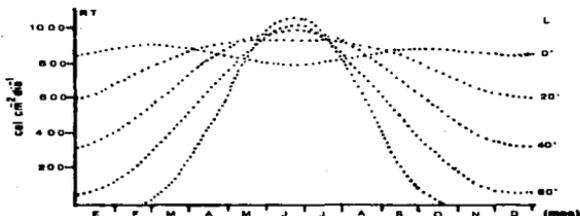


Figura 1.- Radiación total diaria (RT) sin atenuación recibida sobre una superficie horizontal en diferentes latitudes (L) a lo largo del año (Gates, 1962).

4) La cuarta causa es de tipo geológico. La infiltración de agua a través del suelo y de la roca calcárea porosa que domina la geología del país (Inst. Geogr. U.N.A.M., Méx., 1990), arrastra hacia el subsuelo alrededor del 20% de la precipitación. Este volumen representa una reserva de agua subterránea casi tan importante como el agua superficial pero con el inconveniente de que contiene una gran cantidad de sales disueltas lixiviadas del suelo durante la infiltración (S.R.H., 1976). Por lo tanto son aguas duras que requieren de un tratamiento previo para su utilización.

Fuera de las zonas montañosas y de las vertientes externas de las cordilleras, el 65 % de la superficie del país es eminentemente árida o semárida. Además, la deforestación y la erosión de las tierras altas, así como la contaminación del aire y el cambio climático global están haciendo que las zonas áridas extiendan su superficie alcanzando cada vez mayores altitudes

(Barradas, 1990). Estos fenómenos aunados a la contaminación del agua producen un déficit cada vez mayor del líquido en las tierras altas en donde, por otro lado, se ubican los mayores asentamientos humanos, agropecuarios e industriales del país (S.R.H., 1976).

Donde quiera que el balance hidrológico sea positivo y exista una oquedad en el suelo es posible que el agua de escurrimiento se acumule formando un lago, aunque sea temporalmente (Hutchinson, 1975). En el cráter del Volcán Nevado de Toluca, durante el año de muestreo, la precipitación superó a la evaporación potencial en aproximadamente 140 mm, provocando un superávit de agua que se acumula en la oquedad constituida por la caldera del cráter. Sin embargo, el nivel del lago disminuyó en aproximadamente 1 m, lo que demuestra que el balance hidrológico aún siendo positivo puede variar en el transcurso de los años, adoptando la característica de favorable o desfavorable dependiendo de la variación global del clima.

La influencia de la variación climática global en el nivel de agua de los lagos se puede apreciar en la figura 2 (p. 24), que muestra la fluctuación del nivel del lago de Chapala entre los años 1978-1991 y la variación del lago El Sol durante el año de estudio. Se aprecia que existe una alta correlación en el nivel de los dos lagos tanto a nivel cualitativo como cuantitativo, esto es, muestran la misma tendencia en el cambio y cantidades parecidas de disminución en el nivel. En los últimos 13 años el nivel de Chapala ha ido disminuyendo, pero los registros del presente siglo demuestran que la disminución es cíclica y va seguida de una fase de recuperación de aproximadamente la misma duración, constituyendo un ciclo cuyo periodo dura aproximadamente 30 años. Por lo tanto, se espera que en los próximos 15 años el lago irá aumentando de nivel hasta alcanzar un máximo (cerca del año 2006), a partir del cual volverá a descender.

La similitud entre El Sol y Chapala demuestra que este ciclo puede ser extrapolado al menos a toda la Altiplanicie Mexicana, de manera que todos los lagos han de presentar un patrón similar de fluctuación. Probablemente también las presas presenten dicho patrón, aunque es más difícil de observar debido al uso que se da al embalse.

Suponiendo que Chapala y El Sol presenten variaciones de nivel paralelas, puede deducirse que ambos presentaron su nivel máximo en 1977-1978. El Sol debió alcanzar una profundidad máxima de 18 m según el plano batimétrico (Alcoer, 1980 y Fig. 2, p.24). En las curvas hipsográficas pueden extrapolarse su área superficial y su volumen, siendo de 256000 m<sup>2</sup>, un incremento del 7.3% en el área, y 1981817 m<sup>3</sup>, un incremento del 38% en el volumen.

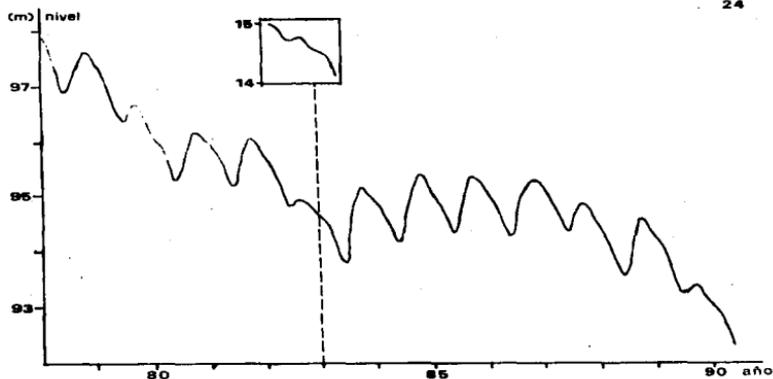


Figura 2.- Variaciones de nivel del lago de Chapala en el periodo 1978-1990 (Gov. Edo. Jal., 1990). En el recuadro las variaciones del nivel del lago El Sol durante el periodo de estudio.

Las profundidades media y máxima se incrementan un 20%, señalando a un lago con forma intermedia entre la de un plato y la de un vaso pero más parecida a este último.

Es posible apreciar el efecto del cambio climático en los lagos considerando lapsos de tiempo todavía mayores. A partir de la terminación de la última glaciación del Pleistoceno (hace más de 10 mil años), la superficie terrestre se ha ido calentando paulatinamente de manera que los glaciares se han ido retrayendo hacia los polos en sentido latitudinal y los periglaciares hacia las zonas altas de las montañas en sentido altitudinal.

De la misma forma se han ido recorriendo los climas terrestres, especialmente el clima templado que se localiza en los bordes de las zonas con influencia glacial en sentido latitudinal

y periglacial en sentido altitudinal. El balance hidrológico cambia paralelamente, favoreciendo la presencia de grandes lagos en zonas cada vez más alejadas de los trópicos o en zonas cada vez más altas. Este fenómeno se puede apreciar en los grandes lagos algonquinos de Norteamérica, en el lago alpino tropical Titicaca y, en México, en El Sol y en el cráter de Tláloc, faldas occidentales del Volcán La Malinche, en el cual según Tricart (1985), existió un pequeño lago de agua dulce a 3100 m de altitud hacia 8500 y 8100 AP, cuando imperaba una temperatura inferior a la actual en unos 4° C.

#### b) Ríos.

Acorde con el panorama descrito, los ríos más importantes por su caudal se encuentran en las vertientes exteriores, tanto del Océano Pacífico como del Golfo de México (especialmente de éste último), muy próximos a los sitios donde la precipitación pluvial es máxima (Cuadro 2), y en la Sierra Volcánica Transversal.

Cuadro 2.- Gasto promedio anual de los ríos más caudalosos de México (S.R.H., 1976).

Río	Estación	Gasto (m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> )	Vertiente
Usumacinta	El Tigre	1851	Golfo
Grijalva	Malpaso II	514	Golfo
Coatzacoalcos	Las Perlas	414	Golfo
Pánuco	Las Adjuntas	380	Golfo
Papaloapan	Cuastolapan	199	Golfo
Bravo	Hidalgo	172	Golfo
Tecolutla	Remolino	171	Golfo
Lerma-Santiago	Yago	230	Pacífico
Balsas	S.J. Telolanga	158	Pacífico
Puente Verde	Las Cañas	142	Pacífico
Verde	Paseo de la Reina	144	Pacífico
Culliacán	Puente Sudpacífico	104	Pacífico
Suchiate	Suchiate I	99	Pacífico
Yaqui	Cándido	91	Pacífico

Es de notar que los tres ríos más caudalosos pertenecen a la vertiente del Golfo, que hace acopio de los mayores volúmenes de lluvia en el país (cf. O-Carreño, 1954; S.R.H., 1976). Para

Distrito Federal, con más de 10 millones de habitantes que consumen en promedio 300 litros de agua al día por persona, requiere de un aporte de  $3 \times 10^9$  m<sup>3</sup> día<sup>-1</sup> o unos 35 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>. Si a esto agregamos la demanda industrial, agrícola y de otros servicios, este volumen bien podría superar los 60 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> (Ezcurra, 1990). Entonces, el caudal del río Usumacinta bien podría sostener el consumo de 31 ciudades como el D.F.

### c) Lagos.

En lo que toca a los lagos mexicanos (unos 70 reconocidos como tales (Arredondo y Aguilar-Díaz, 1987)), los más grandes se encuentran sobre los terrenos accidentados de la S.V.T. Esta situación es afín a la de otras provincias limnológicas del mundo que, por lo general, se encuentran en zonas que han experimentado una intensa actividad volcánica, tectónica o glacial en el pasado (Hutchinson, 1975).

Salvo los lagos muy grandes como el Baikal en Rusia y el Tanganyica en Africa, cuyos orígenes se remontan al Periodo Terciario, la mayoría de los lagos actuales se originaron en el Cuaternario, más específicamente en el Pleistoceno (Welch, 1935). En el caso del Río Lerma-Santiago y las subcuencas relacionadas, las tierras altas y accidentadas donde se encuentran se originaron a partir de una intensa actividad volcánica entre el Terciario y el Pleistoceno, pero principalmente en el Mioceno y Plioceno, que cubrió al país con enormes masas de lava basáltica. Posteriormente, la organización de los drenajes ha sido repetidamente interrumpida (Waiz, en Doevey, 1957), formándose los lagos.

Los lagos más importantes del territorio están o estuvieron asociados al sistema del Río Lerma-Santiago, no sólo el de mayor longitud del país, sino también el río mexicano por excelencia debido a su riqueza de endemismos (Arredondo y Aguilar-Díaz, 1987).

Se cuentan unos diez lagos en el país con una capacidad mayor a los 5 millones de m<sup>3</sup> (Cuadro 3a). Todos ellos suman alrededor de 10 km<sup>3</sup> de agua, de los cuales 8.2 km<sup>3</sup> se encuentran en el lago de Chapala. No obstante que los lagos pequeños son numerosos, en conjunto con los grandes no representan un volumen importante de agua, no al menos comparados con el lago Baikal de 22,995 km<sup>3</sup>, el Tanganyica de 19,448 km<sup>3</sup> o los Grandes Lagos (E.U.A.-Canadá) de 24,620 km<sup>3</sup> de capacidad (Hutchinson, 1975). Solamente el gasto del río Usumacinta sería suficiente para generar en un año 7 lagos como Chapala, ó 115 como Pitzcuaro

ó 133 como Cuitzeo. Esto no les quita a los lagos mexicanos su importancia cultural, económica y científica (Tricart, 1985), por lo que resulta un reto conservar y manejar sus cuencas, sobre todo considerando la tendencia climática hacia la aridez en el país.

Cuadro 3a.- Características generales de los principales lagos de México (El Sol: Alcocer, 1980; otros lagos: Arredondo y Aguilar-Díaz, 1987).

LAGO	RIO	VOLUMEN (km <sup>3</sup> )	AREA (km <sup>2</sup> )	Z MED. (m)	LATITUD	ALTITUD (m)
Chapala	Lerma	8.220	1100.0	7.5	20°15'	1600
Pátzcuaro	Lerma	0.505	109.80	4.6	19°37'	2035
Cuitzeo	Lerma	0.434	420.76	1.03	19°55'	1800
Sirahuén	Lerma	0.212	9.86	21.5	19°25'	2050
Taquesquitengo	Balsas	0.128	8.00	16.0	18°36'	900
Alchichica	-	0.069	1.81	38.1	19°25'	2400
La Preciosa	-	0.016	0.78	20.5	19°20'	2400
Aljojuca	-	0.011	0.44	25.0	19°06'	2400
Quechulac	-	0.011	0.50	22.0	19°06'	2400
Atexcac	Lerma	0.006	0.29	20.7	19°15'	2400
El Sol	-	0.0016	0.23	6.95	19°08'	4200
Tecuitlapa	Lerma	0.0004	0.26	1.54	19°15'	2400
Totales	12	9.614	1652.7	15.4		

De la figura 3 (p. 28), puede deducirse que el origen de las cuencas tiene una influencia determinante en su forma. El origen de la cuenca de los lagos mexicanos puede ser variado, encontrando en el extremo derecho de la figura 3a a los lagos más antiguos de origen tectónico, cuyas cuencas tienen forma de plato y el volumen se acumula en extensión, no en profundidad. Chapala, Pátzcuaro y Cuitzeo, siendo los más voluminosos (Cuadro 3a), presentan una profundidad media baja debido a que por su antigüedad se encuentran altamente sedimentados.

En los alrededores de Cuitzeo se sabe que tuvo origen una de las culturas agrícolas más antiguas del continente (Tricart, 1985; Metcalfe y O'Hara, 1992), cuya actividad ha aportado grandes volúmenes de sedimentos al lago.

En la parte media de la figura 3a se encuentran los lagos de origen volcánico explosivo (lagos maar), con cuencas en forma de vaso y cuyo volumen de agua se acumula en profundidad y no en extensión. Alchichica, Aljojuca y Quechulac presentan áreas superficial restringida y relativamente constante hasta cierta profundidad. Son los más profundos sin ser los más grandes.

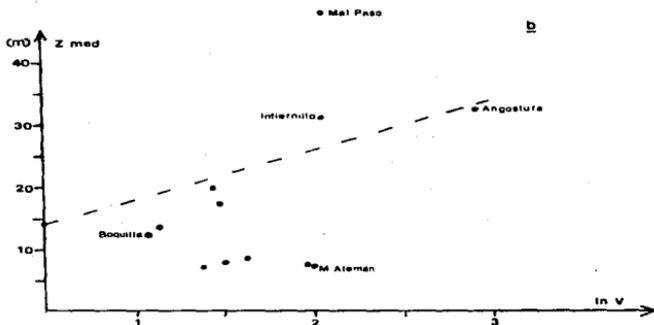
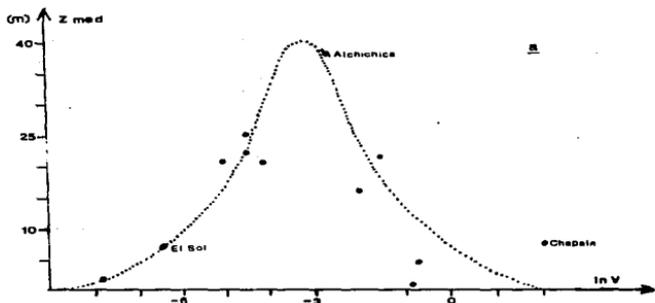


Figura 3.- Relaciones morfométricas en a) lagos y b) presas más grandes de México.  $V$  = volumen,  $\ln V$  = logaritmo natural del volumen. Datos del Cuadro 3 (a,b). Regresión de b: no significativa.

En el extremo izquierdo de la figura 3a se encuentran dos lagos (entre ellos El Sol), de origen también volcánico pero que, a diferencia de los anteriores, se ubican en sendos cráteres. Debido a su pequeño tamaño no pueden ser muy profundos, pero sí lo suficiente como para igualar la profundidad media de los lagos más grandes.

La fuerza de barrido del viento, o "fetch", determina la profundidad de la capa de mezcla, de manera que los lagos relativamente profundos, probablemente presentarán una estratificación estable donde la profundidad de la termoclina dependerá de la fuerza del viento (como es el caso de Alchichica y Tequesquitengo; Cuadro 5). Mientras que en los lagos relativamente someros (como Chapala, Pátzcuaro y Cuitzeo) la estratificación puede no presentarse debido a la extensión del área superficial. En El Sol se calculó una profundidad de mezclado de 4 m, que coincide cercanamente con la posible ubicación de la termoclina bosquejada en el termograma del lago (Banderas *et al.*, 1991).

La figura 4 (p.30) muestra la relación teórica entre la latitud, la altitud y el tipo de estratificación y mezcla vertical del agua en los lagos. La línea punteada muestra una posible extrapolación del ámbito de los lagos monomíticos cálidos, mientras que la línea discontinua limita los ámbitos en que se encuentran los lagos de México que pueden ser de dos tipos:

1) Monomíticos cálidos. Presentan un solo periodo de circulación al año, normalmente durante el invierno.

2) Oligomíticos. Presentan un sólo periodo de circulación en el lapso de varios años. La circulación también se presenta en invierno.

De entre los lagos mexicanos citados, los que presentan las mayores profundidades medias, como Tequesquitengo, Alchichica y Sirahuén, efectivamente se estratifican pero no está suficientemente documentado su periodo de circulación. Existen informes diversos de que al parecer se trata de lagos monomíticos.

En Chapala no se ha encontrado una estratificación térmica estable, lo cual se debe a que es un lago relativamente somero, con una gran área superficial sobre la cual el viento ejerce una fuerte acción mezcladora. A este lago ingresa gran cantidad de radiación, lo que hace que sus aguas sean cálidas (Limón y Lind, 1990), con circulación continua o polimítica.

El Sol es un lago de circulación continua o polimítico, pero el mecanismo que mezcla sus aguas es diferente al de los otros grandes lagos mexicanos. La gran transparencia produce

el calentamiento del agua hasta el fondo, mientras que la de la superficie se enfría por contacto continuo con el aire frío. Así, continuamente el agua fría de la superficie baja, produciendo corrientes convectivas permanentes.

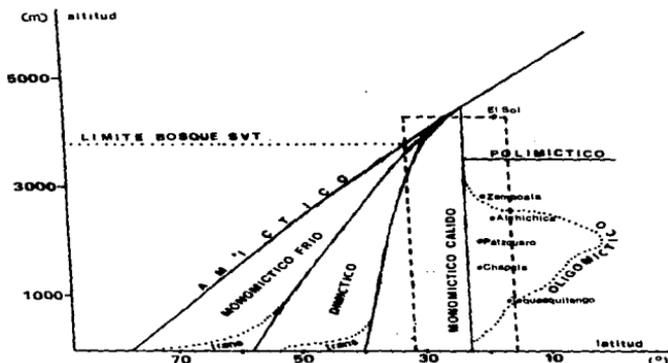


Figura 4.- Clasificación térmica de los lagos en función de la latitud y la altitud. Trans = zonas de transición, donde los lagos pueden presentar cualesquiera de las dos condiciones. La línea discontinua delimita el ámbito en el que se localizan los lagos mexicanos (modificada de Hutchinson y Löffler, 1956).

En El Sol, Tecuítlapa y Zempoala cabría esperar la estratificación pues si bien son lagos pequeños, su profundidad media es como la de un lago grande. Si la profundidad media de El Sol cambia a 7.7 m, se favorecería la estratificación térmica con sus implicaciones ecológicas.

De estratificarse, Tecuítlapa y Zempoala pudieran ser lagos polimícticos o presentar un

comportamiento intermedio similar al de los lagos dimféticos de las zonas templadas donde la estratificación se rompe dos veces al año (primavera y otoño).

De lo anterior puede concluirse que en México es posible encontrar, altitudinalmente, casi todo el gradiente de tipos de mezclado de los lagos, desde los oligomféticos hasta los polimféticos, pero, al parecer, ningún lago mexicano presenta el tamaño adecuado como para estar permanentemente estratificado (amfético); ni mucho menos con la profundidad media suficientemente grande como para constituirse en meromfético, o sea, un lago con circulación parcial en la porción superior (mixolimnion) y con el agua del fondo permanentemente estancada (monimolimnion). Estos dos últimos casos, en cambio, sí podrían presentarse en las presas de mayor tamaño.

#### d) Presas.

Las presas tienen una importancia estratégica en la economía nacional. Aportan una buena parte de la energía eléctrica que se consume en México así como volúmenes importantes de agua para riego y abastecimiento de los centros agrícolas, urbanos e industriales (S.R.H., 1976).

Las presas de mayor volumen del país (Cuadro 3b, p. 32) se encuentran sobre los ríos más caudalosos de las vertientes exteriores. Estas trece presas acaparan 89.18 km<sup>3</sup> de agua (el 84%) del total represado en el territorio (108.4 km<sup>3</sup>). El agua almacenada en presas representa así 10 veces la contenida en los lagos, y juntos representan el 45% del agua superficial de escurrimiento, que llega a los 259 km<sup>3</sup>.

Las características de las cuencas del cuadro 3a, muestran que la superficie sumada de los 12 lagos es de 1652 km<sup>2</sup> y su profundidad media es, en promedio, de 15.4 m. La figura 3a (p. 28) muestra la relación entre la profundidad media de los lagos ( $Z_{med}$ ) contra el logaritmo natural del volumen (ln Vol). Puede observarse que el comportamiento es el de un modelo determinístico de segundo orden o mayor, lo que implica que el desarrollo de las cuencas y de las cubetas lacustres parece obedecer a determinantes geomorfológicas.

La profundidad media de las presas citadas en el cuadro 3b (p. 32), alcanza los 24.91 m, lo que quiere decir que las presas son en términos relativos 38% más profundas que los lagos, hecho que, junto con su origen artificial y muy reciente, les confiere características peculiares, entre las que destacan su dinámica intermedia entre la de un río y la de un lago (Moss, 1980).

Cuadro 3b.- Características generales de las principales presas de México (S.R.H., 1976).

Presa	Río	Volumen (km <sup>3</sup> )	Area (km <sup>2</sup> )	Z med. (m)	Latitud	Altitud (m)
La Angostura	Grijalva	18.62	600	31	16°10'	450
Malpaso	Grijalva	12.96	268	48.4	17°00'	100
Infiernillo	Balsas	12.50	400	31	18°30'	100
M. Alemán	Tonto	8.00	433	18.5	18°20'	100
La Amistad	Bravo	7.07	361	19.6	29°30'	200
V. Guerrero	Soto L.M.	5.40	433	12.5	24°00'	230
Falcón	Bravo	5.04	460	10.9	27°35'	230
L. Cárdenas	Nazas	3.85	111	34.7	25°35'	1500
M. Hidalgo	Fuerte	3.35	150	22.3	26°40'	150
A. Obregón	Yaqui	3.23	163	19.8	28°00'	75
A. López N.	Humaya	3.20	113	28.3	25°10'	150
P. E. Calles	Yaqui	3.02	102	29.6	29°00'	300
La Boquilla	Conchos	2.98	172	17.3	27°30'	1300
Totales	13	89.18				

La figura 3b muestra que, a diferencia de lo que ocurre en los lagos, la profundidad media de las presas es proporcional al volumen, lo que puede explicarse porque las presas ocupan cuencas geomorfológicamente similares producidas por la erosión y el arrastre fluvial y pluvial.

La morfología de las presas muestra un comportamiento más homogéneo y predecible, lo cual se debe a que el origen de sus cuencas es el mismo para todas: la erosión fluvial y el posterior represamiento del agua con cortinas. Al encontrarse en cañadas, las cuencas de las presas tienen forma de V, de manera que la relación entre el volumen y la profundidad media es directa y proporcional. Las variaciones en el área superficial de las presas estarán entre los siguientes casos:

- 1) las presas ubicadas en valles fluviales poco erosionados y aplanados por los depósitos de aluvión, donde la variación será muy grande, similar a la de los lagos relativamente someros;
- 2) aquellas presas ubicadas en cañones muy profundos, con paredes casi verticales labradas en zonas rocosas en donde la variación será pequeña, similar a la de los lagos relativamente profundos.

Desafortunadamente, las presas de México construídas fundamentalmente para control de avenidas, con fines hidroeléctricos y para riego, cuentan con pocos estudios limnológicos. Algunas

información limnológica está en los estudios topográficos, hidrológicos y geológicos previos a su construcción, aún cuando nunca se hicieron estudios sobre su impacto ambiental.

Actualmente las presas han llamado la atención por su potencial pesquero, acuícola y recreativo. No obstante, es menester realizar primero los estudios limnológicos básicos aún cuando no se pretenda ampliarlos hasta estudios ecológicos. Esto vendría después, una vez que se obtuviera la información básica.

Estas consideraciones pudieran servir, en general, para resolver la pregunta de qué estudios deben realizarse en México, pero es menester recordar tres aspectos. El primero es que el desarrollo de cualquier ciencia tiene su paralelismo en los distintos ecosistemas y cada investigador hace sus estudios en los que tiene más a la mano (Margalef, 1983).

El segundo es que ni siquiera se cuenta con un número suficiente de estudios con las características correspondientes a la fase limnobiológica, mucho menos de la limnología moderna.

Y el tercero es que la asignación de recursos para estudios pretendidamente prácticos y la exigencia creciente de avalar cualquier proyecto de desarrollo con algún documento en el que se hagan ciertas previsiones del impacto ecológico que se pretende introducir, han llevado a la proliferación de estudios de calidad mediocre que constituyen lo que se denomina la "literatura gris" (Schindler, en Margalef, 1983). Gran parte de ella no se publica y pasa de los informes privados a archivarse en las oficinas de los servicios correspondientes.

Por este motivo, sería muy aconsejable que se llevaran a cabo investigaciones interinstitucionales intensivas en cada lago o presa, aglutinando a la mayor cantidad posible de especialistas y en un tiempo definido.

#### e) Recursos Limnobiológicos.

##### i) Generalidades.

El territorio mexicano presenta una gran variedad de condiciones fisiográficas y climáticas que propician el desarrollo de una flora diversificada y rica en especies (Rzedowski, 1978).

Desde el punto de vista limnobiológico, acorde con Arredondo y Aguilar-Díaz (1987), los lagos mexicanos por su naturaleza representan una fuente valiosa de información debido, entre otras características, a su fauna rica en especies endémicas, algunas de ellas únicas en el mundo. Estos autores afirman que hasta el momento han sido evaluados en forma superficial tan

sólo 12 lagos que representan el 17.6% del total. Además, los temas limnológicos mejor analizados son el ictiofaunístico y el origen de las cuencas.

El marcado contraste entre las dos realidades manifiestas a través de estos dos últimos párrafos tiene su razón de ser en el enajenamiento que hicieron los conquistadores españoles de los recursos y de la cultura nativa de México. Acorde con Deevey (1957), los antiguos mexicanos eran excelentes naturalistas que conocían perfectamente bien, entre otras cosas, la flora y la fauna de los lagos que ocupaban el Valle de México. Sin embargo, la curiosidad científica en el sentido moderno no era una cualidad dominante de la España del siglo XVI, época en la que se llevó a cabo la conquista de México, de manera que se perdió la mayor parte del conocimiento práctico que desarrolló la cultura nativa eminentemente lacustre del Valle de México y, con él, su gran potencial limnológico que pudo haberse desarrollado en una ciencia con características muy diferentes a las de la "hermana menor" de la oceanografía. Esta ciencia hubiera sido tal vez muy afín a la acuicultura de los chinos pero con una diversidad mucho mayor de especies potencialmente explotables. Deevey (1957) y Gortari (1979), hacen una revisión de las especies lacustres comestibles y de otro tipo que explotaban los antiguos mexicanos, muchas de las cuales ya desaparecieron junto con los lagos.

Ante esta indiferencia por la irreparable pérdida de los recursos naturales no es de extrañar, entonces, que no hayan recibido mayor atención otros aspectos científicos básicos de las aguas epicontinentales por parte del estado mexicano. Para tener una idea del atraso en que se encuentran las investigaciones limnobiológicas, baste mencionar que en las primeras exploraciones sobre ácaros acuáticos (Hidracáridos), Cramer (1992a y b) encontró varias especies nuevas para la ciencia.

La aparición de nuevas especies sigue siendo común en cada nueva exploración que se realiza en las zonas tropicales del mundo (cf. Ramamoorthy *et al.*, 1993). Como una aportación para subsanar dichas deficiencias, en el presente estudio se ha hecho énfasis especial en la parte limnobiológica.

En este momento vale la pena mencionar los trabajos de Judy (1915), quien junto con Birge (1915) se consideran los fundadores de la limnología moderna en el nuevo continente (Margalef, 1983). En el trabajo de Birge (1915), no se incluye a ningún lago mexicano, sino que trata con cuatro centroamericanos (dos en Guatemala y dos en El Salvador). Se cita con fines

comparativos y para ilustrar el interés en los lagos de mayor tamaño para construir una limnología tropical.

Un aspecto que Birge (1915) destaca es que los lagos centroamericanos son más ricos en especies biológicas que los lagos templados (Finger Lakes, N.Y.). Sin embargo, en un estudio sobre el efecto de la latitud en la diversidad de especies en Australia, Shiel y Williams (1990) encuentran que, con la excepción de lagos muy antiguos y sus faunas féticas, las comunidades acuáticas tropicales son igual o menos diversas que aquellas de las zonas templadas. En general, el efecto latitudinal es inverso entre el zooplancton y la microfauna litoral contra los macroinvertebrados y los peces tropicales. Además de la latitud, el patrón de la precipitación y la estacionalidad del crecimiento vegetal pueden afectar a la riqueza de especies.

Por su parte, Juday (1915), señala que la fauna de copépodos dulceacuñcolas de Panamá está más relacionada con la fauna sudamericana que con la norteamericana mientras que las faunas de Guatemala y El Salvador consisten principalmente de formas norteamericanas.

Los estudios de limnología contemporánea de México publicados son muy escasos o de difícil localización y acceso (cf. García-Calderón *et al.*, 1992). En términos muy generales la temática que abordan principalmente estos estudios se encuentra dentro de la hidrobiología conceptualizada por Rutner (1982). Esto es, se analizan las asociaciones de los biotopos acuáticos. Este enfoque es más afín con la ecología y paralelo al Sistema Saprobio, siendo desarrollado actualmente en Europa Oriental y Rusia. En México, el principal objetivo de tales estudios es ubicar especies comerciales explotables o identificar especies o asociaciones de especies indicadoras de ciertas características del agua, principalmente su grado de contaminación por materia orgánica (Sistema Saprobio), u otros contaminantes (v.g. Vilaclara *et al.*, 1988).

Desafortunadamente, hablar de especies indicadoras es muy ambicioso pues raramente la identificación de los organismos llega al nivel de especie. La consecuencia es un conocimiento impreciso de la biota dulceacuñcola mexicana. Esto tiene dos causas:

Por un lado, la deficiente formación del biólogo en un aspecto tan fundamental como es la taxonomía. Cada biólogo debería manejar siquiera medianamente bien la taxonomía de al menos un grupo de organismos.

Por otro lado, al enfoque ingenieril que se le da a la investigación biológica en el que la especie *per se* no tiene ningún valor cuantificable, utilizándose en su lugar medidas del conjunto

de la comunidad, como son las diferentes evaluaciones de la diversidad, en las cuales lo importante es tan sólo distinguir una especie de otra y sus abundancias o medidas relacionadas (Pielou, 1974).

#### **ii) Productores Primarios.**

Referente a los productores primarios dulceacuócolos constituidos por quimioautótrofos, algas e hidrófitas, acorde con Lot y colaboradores (1993), aún no se conoce de manera adecuada la flora acuática de México, debiendo implementarse programas de recolección intensiva dado que las plantas acuáticas estrictas se encuentran mal representadas en los herbarios. México cuenta con el 13.6% de las especies de monocotiledóneas acuáticas de todo el mundo y con el 50% de los géneros, por lo que no se puede argumentar que este grupo particular de angiospermas sea de poca importancia en su contribución a la flora del país.

Por su parte, Ortega (1985), afirma que la flora algal epicontinental fue pobremente estudiada en el periodo 1804-1974, lo que pudo deberse a causas tales como la existencia de pocos ficólogos, carencia de cuerpos de agua importantes, deficiencias tanto en la selección de lugares como en los métodos de muestreo y a la carencia de literatura especializada. Esta autora describe 837 taxa infragénicos de algas dulceacuócolas de México. Es muy probable que un incremento en los estudios filológicos eleven sustancialmente el número de especies conocidas en el país (Banderas, 1988).

Metcalfe y O'Hara (1992), afirman que las ficofloras recientes (principalmente diatomáceas), que se encuentran en los sedimentos de los lagos y tierras de la S.V.T., presentan diferencias notables entre ellas a pesar de haber estado conectados la mayor parte de su historia. Vale la pena mencionar, a manera de preámbulo, que estas autoras analizan sus datos mediante técnicas multivariadas con la intención de discernir grupos florísticos que caractericen ambientes particulares. Sus resultados muestran tal diferenciación, lo que puede interpretarse como que las diferencias en las características físicas, químicas y biológicas que muestran los lagos asociados al río Lerma son de origen muy reciente, probablemente relacionado al desarrollo de los centros agrícolas de la zona.

### iii) Productores Secundarios.

Los productores secundarios dulceacuñolas abarcan un amplio espectro de organismos heterótrofos que va desde los protozoarios, pasando por los artrópodos, hasta los mamíferos. En las aguas dulces mexicanas se encuentran mamíferos estrictamente acuáticos, como son los manatés, así como una gran riqueza de endemismos en los peces teleosteos de las familias Poeciliidae y Atherinidae (Álvarez, 1981; Arredondo y Aguilar-Díaz, 1987) y en anfibios y reptiles (Flores-Villela, 1991).

Este hecho demuestra la importancia biológica que tienen los sistemas hidrológicos nacionales. Para que se presenten organismos de gran tamaño es necesaria la presencia y permanencia de un gran volumen de agua. Por su parte la diversidad dentro de los grupos estará dada por la dinámica del sistema considerando periodos geológicos. Si bien en las vertientes exteriores, con sus grandes corrientes exorréicas, sin duda se cumplen estos requisitos, las cuencas endorréicas y las porciones altas de los ríos no se quedan atrás. Así, Flores-Villela (1991), afirma que entre los anfibios destacan por sus endemismos las salamandras y las ranas que se encuentran en las tierras altas tropicales del centro y el sur del territorio nacional, zonas que necesitan ser protegidas de la intensa explotación de que son objeto actualmente.

#### IV) ANTECEDENTES

##### a) Ecología Acuática.

Definiendo a la ecología como el estudio de las interacciones que determinan la distribución y abundancia de los organismos (Krebs, 1978), la ecología acuática trata de explicar las adaptaciones de los organismos, la diversidad y la dinámica de sus poblaciones y comunidades (Macan, 1963; Reid y Wood, 1976; Moss, 1980; Margalef, 1983).

La productividad primaria en los sistemas acuáticos puede estar regulada por varios factores. El control puede atribuirse a la limitación de recursos (control tipo bottom-up), y a la depredación y herbivoría (control top-down). Los experimentos demuestran que la respuesta de las comunidades algales depende de la interacción entre ambos (McCormick; 1990).

El cambio en el contenido de nutrientes en el agua, determina una sucesión primaria de grupos de organismos de la comunidad. Dicha sucesión está controlada por factores externos (alógena) y se relaciona con la evolución trófica (natural o cultural) del ecosistema debida al aporte continuo de nutrientes por los drenes procedentes de la cuenca. La velocidad de los cambios varía con el tamaño y morfología de la cuenca (Schindler, en Likens y Bormann, 1974; Wetzel, 1975; Reid y Wood, 1976), en muchos casos el sistema parece estacionarse un tiempo variable en un cierto grado trófico, de manera que la comunidad se hace relativamente estable (Bernardi, 1981). En este punto, la dinámica de los factores ambientales físicos produce perturbaciones locales en el interior del cuerpo de agua que abren claros en el sustrato, tras las cuales ocurre una sucesión secundaria. El patrón de intensidad y frecuencia de las perturbaciones determinará la composición y estructura de la comunidad así como, a más largo plazo, el desarrollo de ciertas adaptaciones cuya manifestación conjunta en determinada época del año se denomina fenología.

A nivel experimental, del conjunto de factores ambientales, los nutrientes disueltos en el agua son efectivos para explicar la variación de la biomasa del fitoplancton, pero no son tan efectivos tratándose de la biomasa del perifiton, probablemente debido a que la abundancia del perifiton es también afectada considerablemente tanto por los factores físicos (vg. tipo de sustrato, pendiente del fondo y exposición al oleaje), como por los factores biológicos (vg. pastoreo; Cattaneo, 1990).

Analizando a los nutrientes se ha observado el efecto de la adición de clastos al agua. Las partículas inorgánicas limitan el acceso de la luz para los fotosintetizadores y entierran a los organismos bentónicos produciendo su mortandad. Sin embargo, en cantidades moderadas, pueden favorecer a los procesos productivos del cuerpo de agua. Siguiendo a Burkholder (1991), la adición de arcillas de kaolinita y montmorillonita producen un incremento notable en la biomasa y contenido de clorofila a del perifiton. El efecto es más notable en ciertos grupos algales y cuando se agrega fósforo (P) a la arcilla. Todos los grupos responden de manera significativa cuando se agrega kaolinita y P. Las más beneficiadas son las cianofitas, que crecen abundantemente cuando se agregan las dos arcillas con P. La adición de kaolinita o P sólo beneficia a las diatomeas. La montmorillonita sólo es beneficiosa para las cianofitas.

Entre las formas de evaluar el efecto de las perturbaciones está la descripción detallada de las comunidades algales. Por ejemplo, en las zonas altas de la Columbia Británica resalta el hecho de que las especies bentónicas forman asociaciones muy relacionadas con las características físicas y químicas del sustrato (Taylor, 1928). Se llega a una conclusión similar analizando con métodos multivariados a las comunidades algales de sistemas lóticos (Johansson, 1982), en donde la velocidad del torrente determina en buena medida las características del sustrato e, indirectamente, a las asociaciones algales.

En general, las corrientes favorecen al recambio gaseoso y de nutrientes los que, a su vez, benefician al crecimiento algal, especialmente donde la iluminación no es un factor limitante. Sin embargo, el crecimiento excesivo frena a la corriente y limita al recambio, sobre todo hacia la base de los filamentos, lo que produce su deterioro por efecto de la sombra (competencia por luz) y del déficit de nutrientes y de gases (Dodds, 1991).

Las matas de fitobentos pueden llegar a tener efectos negativos sobre la apariencia del cuerpo de agua e impedir el flujo en los canales, pero en los lagos oligotróficos como El Sol son los productores primarios más importantes y su producción se encuentra directamente e indirectamente accesible para los invertebrados y los vertebrados. En el caso de los lagos oligotróficos el perifiton responde rápidamente al incremento de nutrientes aumentando su productividad, lo que puede deberse a que la biomasa final no satura al sustrato (Wetzel, 1975; Cattaneo, 1987 y 1990; Dodds, 1991). Este comportamiento implica tanto la intensificación de la competencia espacial al aumentar el grado trófico, como un aumento en la proporción de

especies competitivas, como las algas verdes filamentosas y las diatomeas pedunculadas (Cattaneo, 1987; Marks y Lowe, 1989).

Acorde con Carlton y Wetzel (1987), quienes evaluaron el intercambio gaseoso de la microcapa algal mediante microelectrodos de oxígeno, concluyen que la dinámica de este gas en el perifiton está controlada por cuatro factores preponderantes: 1) su tasa de producción fotosintética, 2) las propiedades difusionales del microambiente, que a su vez están controladas por la corriente y por la estructura física de la comunidad, 3) las interacciones físicas con el sustrato, y 4) la respiración de la microflora, dentro del perifiton, y su microambiente.

El desprendimiento de filamentos puede deberse a la tracción del agua sobre ellos y a la retroalimentación negativa entre corriente y crecimiento algal que deteriora las bases de los filamentos por efecto de la anoxia producida por la circulación deficiente. Tal desprendimiento puede favorecer a la diversidad de la comunidad de epifitas, abriéndole continuamente nuevos sustratos. Se ha observado que en sustratos artificiales la diversidad es alta al principio y decae con el tiempo, mientras que en los sustratos naturales es al revés. Ambas dinámicas se intersectan a los 35 días, que es el tiempo de vida promedio de las matas algales (Dodds, 1991). La dispersión de las especies también se puede ver favorecida por el desprendimiento de los filamentos, al liberar a la pequeña floccocosis constituida por los filamentos con sus respectivos epibiontes (Cattaneo, 1987).

La temperatura también juega un papel determinando la estructura de la comunidad. El alga verde *Spirogyra* incrementa marcadamente sus poblaciones con la temperatura, formando flóculos flotantes en las aguas calentadas por las descargas de nucleoelectricas y termoeléctricas. Tal crecimiento no ocurre en aguas frías y que presentan corrientes fuertes.

Analizando el efecto de la herbivoría en condiciones controladas, Marks y Lowe (1989), afirman que los pastoreadores pueden reducir la biomasa del perifiton. Si el pastoreo es muy intenso dominan las especies pequeñas y postradas, la tasa de recambio de especies se acelera y la relación C:N disminuye como cuando ocurre una sucesión rápida en el perifiton. Esto implica que el exceso de pastoreo puede mantener al perifiton en un estadio sucesional temprano, de manera que el efecto de los nutrientes y el pastoreo son antagónicos. En contrapartida, Cattaneo (1987), afirma que la abundancia de las algas menores de 10,000  $\mu\text{m}$  no se correlacionó con el contenido de P total porque son pastoreadas por los herbívoros o son víctima de la sombra

producida por las filamentosas de tallas mayores de 10,000  $\mu\text{m}$ .

En general, la escasez de nutrientes incrementa la diversidad debido a que se presentan bajas abundancias por especie. Los altos niveles de nutrientes y el pastoreo abaten la diversidad, lo mismo que los bajos niveles de pastoreo debido a una mayor selectividad sobre las especies pastoreadas. Al aumentar el pastoreo, aumenta la competencia entre pastoreadores, esto afecta a todas las especies algales que disminuyen su abundancia pero aumentan su diversidad (Marks y Lowe, 1989). Considerando estos efectos, la depredación sobre los pastoreadores debe afectar a la diversidad de especies algales. Y así es, este efecto en cascada ha sido documentado por varios autores (vg. Bernardí, 1981). Por su parte, Hall y Ehlinger (1989), observaron que la desaparición de un depredador de la comunidad de un lago pequeño por efecto de un invierno muy crudo, produjo un cambio en la composición del zooplancton, de especies grandes a especies pequeñas, implicando la intensificación de la competencia entre ellas por las especies del fitoplancton. Además, el pastoreo puede presentarse estacionalmente, puesto que acorde con Cattaneo (1987), en lagos oligotróficos se han observado repetidamente picos de diversidad de algas filamentosas en primavera seguidos de declinamientos agudos durante el verano ligados al pastoreo. En contrapartida, en los lagos eutróficos y a unos 20 °C de temperatura, se han observado picos de diversidad de las algas verdes filamentosas durante el verano.

Las algas han desarrollado adaptaciones específicas como respuesta a las presiones de selección descritas. Acorde con Snoeijs y Prentice (1989) y Marks y Lowe (1989), las macroalgas ramificadas como *Cladophora* requieren más tiempo para establecerse que las uniseriadas *Ulothrix*, *Oedogonium* y *Rhizoclonium*. Sin embargo, la primera tiene una ventaja sobre *Stigeoclonium* porque su talo puede estar en diferentes estados de desarrollo y crecimiento. No obstante, esta última especie tiene la ventaja adaptativa de que su hábito postrado resiste la presión del pastoreo, mientras que el hábito filamentosos es competitivo. Así, los pastoreadores favorecen el cambio taxonómico sucesional.

En el caso específico de las comunidades floculentas, Snoeijs y Prentice (1989), llegan a la conclusión de que en estas comunidades la composición de especies es una propiedad conservativa a menos que ocurra una catástrofe que cambie radicalmente las características del cuerpo de agua, tal como la entrada de un drenaje extraño, lluvia ácida, un deslave, o un cambio drástico en las características del sistema terrestre circundante, como por ejemplo un incendio.

tala inmoderada o un cambio en el uso del suelo de silvestre a agrícola, pecuario, industrial o urbano, que pueden contaminar al cuerpo de agua o inducir un cambio en su grado trófico. De ser así, las comunidades o sinusias floculentas se convierten en excelentes indicadores de los cambios ambientales, con la ventaja de que se pueden utilizar datos sencillos, inclusive a nivel de ausencia-presencia, para detectar los cambios y evaluarlos.

A grandes rasgos, existen dos enfoques en el estudio de las comunidades algales. Uno que podría denominarse biocenótico, que a su vez presenta dos niveles, el biosociológico al estilo de la escuela de Braun-Blanquet, en el que se clasifican a las asociaciones vegetales o biocenosis acorde a las especies dominantes y sus acompañantes recurrentes; y el morfofisiológico o funcional, al estilo de Raunkier (Müller-Dombois y Ehrenberg, 1974), que se refiere a este tipo de adaptaciones presentes en las especies de dichas asociaciones respecto al hábitat o biotopo en el que se encuentran. En el caso de las comunidades algales existe la clasificación de Feldman (1937), basada en las estrategias que presentan los organismos para sobrevivir a la estación adversa, y la clasificación trabajada por la escuela rusa basada en los niveles de convergencia biocenótica de las comunidades (Protasov, 1989).

El otro enfoque de estos estudios se podría denominar estadístico-multivariado, que tiene un método matemático para definir a los tipos de vegetación (vg. Varis, 1991; Wright *et al.*, 1984; Hildrew *et al.*, 1984; Hudon, 1987).

Sin menospreciar el valor que pueda tener la aproximación de cada escuela al estudio de las comunidades y considerando que los enfoques no son excluyentes sino complementarios (vg. Hudon, 1987), en este trabajo se habrá de abordar el estudio de la comunidad con un enfoque multivariado similar al de la escuela europea y australiana (vg. Pielou, 1974; Orloci *et al.*, 1979) y al de la escuela de Cornell, U.S. A. (Gauch, 1982).

En el caso de las comunidades algales, Allen y Skagen (1973), propusieron el uso de los análisis multivariados para su estudio. Posteriormente, Allen *et al.* (1977) aplican la ordenación a comunidades fitoplanctónicas (ver también Varis, 1991), pero es hasta el trabajo de Johansson (1982), que se hace un análisis exhaustivo de comunidades algales bentónicas comparando entre sí los resultados de la aplicación de varios métodos multivariados.

Acorde con Digby y Kempton (1987), tres razones para usar la ordenación multivariada con el fin de identificar los principales gradientes ambientales son: que tales ordenaciones suelen

ser más robustas a las variaciones del muestreo que aquellas basadas en una sola especie; que se pueden trabajar todas las variables simultáneamente; y, finalmente, a que la ordenación está más acorde con el concepto de *continuum* de la naturaleza que la clasificación. Los resultados no excluyen la posibilidad de que haya una relación directa entre el patrón cíclico anual del ambiente y los estados de las especies. Lo cierto es que, como ocurre con casi todas las técnicas estadísticas multivariadas, la detección de un patrón (asociación) no provee un entendimiento causal. Más bien la detección conduce a la formulación de hipótesis sobre las causas (Ludwig y Reynolds, 1988).

Con este enfoque, Banderas (1984 y 1988), realizó un análisis sobre el gradiente profundidad de las especies algales encontradas en El Sol y una regionalización del lago basada en la distribución de las especies. A partir del primero se pudo apreciar que:

1) Muchas especies no presentaron curvas de distribución normal, en virtud de que sobre el gradiente profundidad existen otros gradientes (luz, temperatura, sedimentos, velocidad de la corriente, nutrientes).

2) Algunas especies tenían distribuciones restringidas a ciertos niveles. De estas, las más abundantes fueron consideradas como especies características de las asociaciones descritas.

3) Las máximas abundancias de muchas especies presentaron una sobreposición a profundidades medias (5-10 m). Sin embargo, la zona eufótica podría permitir el desarrollo de algas a una profundidad de hasta 25 m (si el lago la tuviera), dada la claridad del agua.

4) La mayoría de las especies presentaron una amplia distribución en profundidad, por lo que la tasa de recambio de especies (diversidad  $H'$ ) es baja.

5) Una epifita de segundo grado (*Aphanochaete repens*), demostró un comportamiento inverso con la profundidad en sus medidas de frecuencia y abundancia, interpretándose dicho comportamiento como el efecto de la velocidad de la corriente sobre la dispersión de la especie. Así, la distribución es más contagiosa en las zonas profundas debido a que la menor velocidad de la corriente no favorece una dispersión tan alta como en la superficie.

A partir de la regionalización por medio de una clasificación jerárquica, se pudo apreciar que los grupos de estaciones obtenidos eran similares utilizando tanto los datos semicuantitativos de abundancia ordinal como los datos cuantitativos de frecuencias de las especies. Los cúmulos formados tienden a regionalizar al lago de dos formas: una horizontal y otra vertical. Ambas

regionalizaciones están estrechamente relacionadas con la distribución de los sedimentos en el fondo del lago y a su vez con la presencia de las especies características de las tres asociaciones más importantes del lago: dos rizobentónicas y un grupo de especies epipélicas.

Sobre productores primarios en El Sol están los trabajos de Villalpando (1968), quien describió algunas especies de algas verdiazules, probablemente litófilas o epifíticas de las márgenes del lago; Kusel-Fetzmann (1973), que analizó la composición del fitoplancton; y el de Alcocer (1980), quien encontró algunas algas filamentosas y unicelulares pertenecientes a los grupos descritos previamente; González-Villela (1984 y 1991), llevó a cabo la evaluación del metabolismo del plancton con base en el balance gaseoso ( $\text{CO}_2\text{-O}_2$ ), mediante incubaciones en botellas clara y oscura. Sus resultados muestran una fuerte interferencia por parte de los organismos mineralizadores (tal vez bacterias sulfurosas) en la determinación de las tasas de respiración y fotosíntesis del plancton. Estudiando la productividad primaria del plancton encontró que las variables meteorológicas, principalmente, y los nutrientes nitrogenados explican la mayor parte de la varianza.

Respecto a los productores secundarios, puede decirse que el lago El Sol se encuentra en la porción más elevada de las zonas altas. El único vertebrado acuático presente es una población de la trucha arcoiris *Salmo gairdneri*, introducida al lago con fines turísticos en fecha no precisada. No se sabe si la población ya se adaptó a las condiciones del lago o si se repuebla periódicamente. Lo cierto es que con la trucha se introdujeron otras especies asociadas cuyo efecto en la comunidad original del lago se desconoce.

Löffler (1972), analizó la fauna zooplanctónica de El Sol y encontró relaciones biogeográficas con lagos altos de Centro y Sudamérica. Este autor señala claras regionalizaciones entre las faunas harpacticoides de las zonas altas de Norte, Centro y Sudamérica, que atribuye al aislamiento geográfico producido por la submersión de una porción de Centroamérica durante el Eoceno y el Mioceno, que terminó a principios del Plioceno, indicando que los procesos de dispersión pasivos pueden no ser tan efectivos como se había pensado.

En las muestras bentónicas profundas se encontraron sendas poblaciones de hidras (*Pelmatohydra*) y oligoquetos (*Lombricidae*), con especial abundancia de los segundos (Banderas, 1984 y 1988; Banderas *et al.*, 1991).

Otros trabajos relacionados con El Sol son los de Humboldt (en Beck, 1971), quien en

1801 midió con técnicas barométricas la altura del volcán Nevado de Toluca; Dullfus y Montserrat (1884), quienes describieron una excursión científica al volcán y mencionan algunas características del lago y el agua; Villalpando (1968), describió algunos aspectos ecológicos del cráter; Bloomfield y Valastro (1974), quienes investigaron la geología y origen del volcán; y Alcocer (1980) quien realizó la batimetría y sedimentología del lago.

Afortunadamente, el objeto de estudio del presente trabajo, el lago El Sol, es un lago relativamente pequeño y oligotrófico (Capítulo VI), características que teóricamente simplifican a la comunidad. Según la biogeografía de islas (vg. Simberloff, 1974; Browne, 1981) al ser pequeño debe contener un número pequeño de especies y, acorde con su grado trófico, la comunidad bentónica está más desarrollada que la planctónica, siendo las algas verdes los organismos preponderantes (cf. Round, 1981; Cattaneo, 1987). En el presente estudio se identificaron 100 especies algales pertenecientes en su gran mayoría a la comunidad bentónica.

## V) OBJETIVOS

El objetivo principal de esta tesis es analizar la dinámica del sistema lacustre El Sol, Nevado de Toluca, a la luz de la teoría limnológica. En esta tesis no se pretende hacer un estudio tan completo que abarque todos los enfoques citados en el Capítulo II, tan sólo algunos puntos referentes a la limnobiología e incluyendo aspectos de la limnología forestiana y la ecología de la comunidad algal bentónica del lago, combinando el potencial integrador y predictivo del análisis de regresión con los modelos estadísticos descriptivos de las comunidades, analizando la respuesta conjunta de la vegetación ficobentónica a las variaciones ambientales, conciliando el detalle de la descripción con la predicción.

El presente trabajo se inició con el objetivo de contribuir al conocimiento de las algas que habitan en el lago cráter El Sol puesto que la flora algal continental del país es prácticamente desconocida (Ortega, 1984). Se hará referencia a la comunidad algal (Apéndice 1), comparándola biogeográficamente con otras comunidades estudiadas en lagos templados y tropicales de América (Birge, 1915; Juday, 1915), así como lagos de alta montaña de Centro y Sudamérica (Gocke *et al.*, 1981; Ittis, 1984; Larson, 1989).

El aspecto evolutivo se analizará a través de comparaciones regionales de El Sol con otros lagos mexicanos con el fin de externar propuestas de investigación para conocerlos más de cerca y poder manejarlos y conservarlos, señalando hipotéticamente el peso que cada uno de los factores preponderantes tendría en la dinámica lacustre de las zonas bajas.

La ecología de la comunidad habrá de analizarse aplicando varios métodos multivariados con un enfoque exploratorio y descriptivo con los siguientes objetivos:

- 1.- Estimar la composición total de la vegetación en el lago para compararla con otros lagos y con el mismo lago en diferentes tiempos.
- 2.- Investigar la variación de la vegetación dentro del lago.
- 3.- Correlacionar las diferencias en la vegetación con diferencias en uno o más factores del hábitat a través de variables compuestas que ofrecen información interpretable de manera correlativa con otras variables del mismo (multivariadas) o de diferente tipo (variables simples).

Es posible llenar más de uno de estos objetivos con un diseño adecuado del muestreo, aunque, tal vez, sacrificando el nivel de la precisión (Greig-Smith, 1983).

## VI) ÁREA DE ESTUDIO

El Sol representa un sistema acuático único en el país y poco frecuente en las regiones tropicales. Se encuentra a unos 200 m por arriba del límite boscoso en la zona denominada alpina, de alta montaña o páramo de altura en la Sierra Volcánica Transversal o Eje Neovolcánico (Banderas *et al.*, 1991). Es un lago cráter de origen volcánico y cuenca cerrada, en cuyos sedimentos predominan las gravas y arenas de cuarzo derivadas por crioclastismo de las paredes interiores del cráter. Su edad se remonta a épocas posteriores a la última glaciación del Pleistoceno, cuando el volcán presentó su postrer erupción.

El cráter presenta un domo central, denominado El Ombigo, que taponó la chimenea principal del cráter. A juzgar por la altura que presenta dicho domo con respecto al nivel del suelo, puede deducirse que el piso del cráter ha ido descendiendo debido al hundimiento de la estructura subsiguiente en la cámara magmática vacía del volcán, de una manera similar a la descrita por Hutchinson (1975), que dio origen al Lago Cráter de Oregon.

En el sector central del lago se acumulan los sedimentos más finos con un contenido superior al 50% de arcilla y limo, mezclados con arena (Fig. 5, p. 48). En el cuadro 5 se muestran los promedios anuales de las variables hidrológicas.

Acorde con Banderas *et al.* (1991), el agua generalmente se presentó limpia y clara, con bajo contenido de sales y de materia orgánica disueltas y en suspensión. La zona eufótica abarca a toda la masa de agua y, debido al clima característico de la zona (Fig. 6, p. 48), el lago presentó circulación continua.

El contenido de gases disueltos fue alto, mientras que el pH tuvo un comportamiento circunneutral, ligeramente ácido en promedio anual, lo que parece reflejar una baja capacidad de amortiguación y, por lo tanto, una alta susceptibilidad a la lluvia ácida.

El lago se enriqueció relativamente de nutrientes durante la época de lluvias así como, al parecer, cuando la temperatura desciende bruscamente, lo que ocurre a principios del invierno y durante el deshielo a principios de la primavera. La concentración máxima de  $\text{NO}_3^-$  se presentó en septiembre, coincidiendo con el máximo de precipitación. El amonio presentó su máximo en diciembre y los fosfatos en junio. La relación atómica N:P < 16 señala al N como el factor limitante de la productividad primaria en el lago.

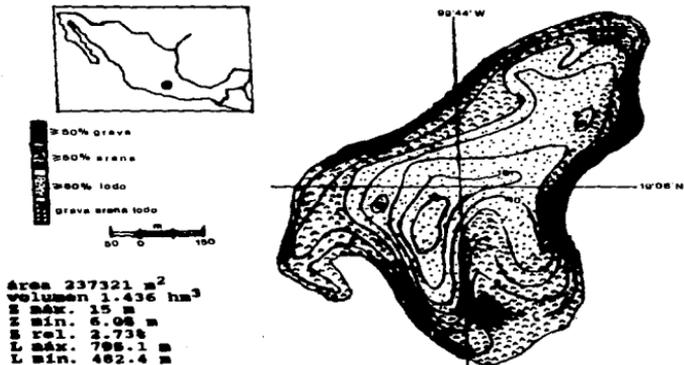


Figura 5.- Localización, batimetría y sedimentología del Lago El Sol. (Banderas et al., 1991). Z - profundidad; L - longitud; A - ancho.

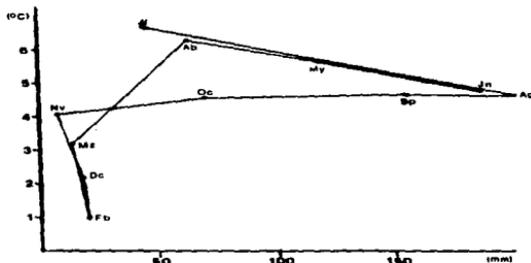


Figura 6.- Climograma del cráter del Volcán Nevado de Toluca (Banderas et al., 1991).

Los nutrientes de origen orgánico se derivan del lixiviado de los residuos depositados en las laderas interiores del cráter a partir de la escasa vegetación que aquí se desarrolla, constituida por gramíneas, compuestas, musgos y líquenes. También contribuyen a estos residuos la lluvia, los organismos acuáticos eliminados por la disminución de la temperatura a principios del invierno, así como las actividades turística y pecuaria del hombre y, en menor medida, la fauna terrestre representada principalmente por lagartijas y pequeños roedores. El paraje se ve periódicamente visitado por águilas. Para mayores detalles, ver Banderas *et al.* (1991).

## VII) METODOLOGÍA

## 1) Obtención de las Muestras.

Se ubicaron 23 estaciones o localidades de muestreo con diferentes combinaciones de profundidad y tipo de sustrato (Cuadro 4).

Cuadro 4.- Muestreo en El Sol. Estaciones en los renglones, tiempo en las columnas. Los números de las intersecciones indican la profundidad en metros.

		Tiempo (mes)										Total											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10												
ESTACION	1	0	0		0																	3	
	2	1	1		1																	3	
	3		2		2	2			2														4
	4	3				3	3	3															4
	5	4	4		4		4	4	4														5
	6	5	5	5	5	5	5	5															6
	7			0	0	0	0	0			0						0						4
	8	1			1	1	1	1			1												4
	9				2	2	2	2			2												4
	10	3	3	3		0	0	0	0	0													7
	11	0	0		1	1	1	1			1												6
	12	1	1	1	1	1	1	1			1						0						4
	13			0	0	0	0	0			0						0						4
	14			1	1	1	1	1			1					1							4
	15		2	2		2	2	2			2												5
	16		0	0	0	0	0	0															4
	17		1	1		1	1	1			1												4
	18	2	2			2	2	2			2												6
	19					3	3	3			3												5
	20	4	4	4	4	4	4	4			4												7
	21	10	10	10	10	10	10	10			10	10					10	10					9
	22	15	15	15	15	15	15	15										15					6
	23		2	2		2																	3
Total		13	13	14	15	17	17	12	3	4	4											112	

Se visitó al lago mensualmente durante un año (abril 1982-abril 1983), exceptuando los meses de invierno (enero y febrero) debido a condiciones meteorológicas desfavorables. Sobre una lancha se procedió a localizar cada punto de muestreo mediante sondaleza (isóbata-región).

Para obtener las muestras biológicas, en cada estación se arrastró un anclote multiuñas

lastrado durante una breve distancia extrayendo la vegetación enredada en él. Esta muestra se depositó en frascos con agua del lago y 4% de formol como preservador para analizarlas posteriormente en el laboratorio. El análisis se enfocó fundamentalmente sobre las especies bentónicas filamentosas y sus epfitas. Las especies planctónicas fueron identificadas en la bibliografía y solamente se cotejó su presencia en las muestras obtenidas.

El material colectado, se depositó en el Herbario MEXU del Instituto de Biología, U.N.A.M. (Banderas, 1986).

Siguiendo a Johansson (1982), se usó la morfometría para distinguir a las diferentes formas de un mismo género. Los datos referentes al diámetro celular de las especies filamentosas se representaron mediante diagramas de tallo-y-hoja. La abundancia de cada especie se estimó de manera ordinal relativa. La ordenación sistemática de las especies del Apéndice 1 se llevó a cabo siguiendo a Silva (1962).

Los datos meteorológicos se obtuvieron a partir de los registros de la estación meteorológica Nevado de Toluca de la S.A.R.H. y los datos sedimentológicos fueron los incluidos en el trabajo de Banderas *et al.* (1991).

En cada estación se obtuvieron muestras de agua con una botella Van Dorn de 2 l, dividiéndolas en la siguiente forma:

En la primera se fijó el oxígeno disuelto (OD) para titularlo posteriormente en el laboratorio mediante el método de Winkler.

A una segunda muestra se le midió la temperatura con un termómetro convencional ( $\pm 0.2^\circ \text{C}$ ) y posteriormente se colocó en una hielera para trasladarla al laboratorio, donde se evaluaron las variables: pH, conductancia,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{PO}_4$ ,  $\text{SO}_4$ , y dureza total.

La tercera muestra se filtró en el campo con un equipo Millipore para evaluar la concentración de clorofila.

La cuarta muestra fue utilizada para incubaciones *in situ* con el fin de evaluar el metabolismo en la masa de agua mediante la evolución de oxígeno en botellas clara y oscura. Las técnicas utilizadas y los datos crudos se describen en varios estudios previos realizados en El Sol: Banderas (1984 y 1988); Banderas *et al.* (1991) y González-Villela (1984 y 1991).

La estimación de la productividad del fitobentos en El Sol se llevó a cabo por métodos indirectos, partiendo del supuesto de que la relación  $\text{CO}_2$  fijado/ $\text{O}_2$  liberado es igual a 1.

A partir de los trabajos anteriores y los de Gocke *et al.* (1981); Velasco (1982); Limón y Lind (1990); y Rivero (1991), se elaboró el cuadro 5 (p. 60) para comparar las diferentes características limnológicas de un conjunto de lagos selectos contra las mismas en El Sol.

Los datos obtenidos tanto del análisis de las muestras biológicas como de las muestras de agua fueron vaciados en tabulares donde los sitios de muestreo o estaciones fueron colocados en los renglones y las variables biológicas (= especies), físicas, químicas y meteorológicas se colocaron en las columnas.

Posteriormente, los tabulares fueron capturados en computadora utilizando la Hoja Electrónica de Cálculo Lotus. 123. De esta forma se obtuvieron dos tipos de matrices de dos vías. Una constituida por las abundancias de las especies en las muestras y otra con las variables ambientales en las muestras. Esta última, a su vez, puede subdividirse en tres partes; una con los datos meteorológicos, otra con los fisicoquímicos y una tercera con los sedimentológicos.

## 2) Análisis de los Datos.

### a) Representatividad del Muestreo.

Para explorar la representatividad del muestreo respecto a la comunidad algal se utilizaron los datos de frecuencia de las especies. Siguiendo a Greig-Smith (1983), La frecuencia es la medida cuantitativa más fácil de determinar, aún cuando su sentido en términos biológicos no resulte tan claro. La frecuencia de una especie, determinada para un tamaño particular de área, es la probabilidad de encontrar a la especie dentro del área de muestreo en cualquier intento. Su exactitud aumenta con el tamaño de muestra.

Si las especies tienen una distribución estrictamente aleatoria, entonces se supone que los efectos de los factores ambientales son relativamente pequeños sobre todas las especies presentes y es cuestión de suerte el éxito de encontrar una especie en algún punto. Tal condición se conoce como la "igualdad de efectos", y vale si las variaciones de los factores ambientales no rebasan los límites de tolerancia de las especies. Sin embargo, la agregación de especies dentro del área de muestreo puede afectar (a veces muy marcadamente) el valor de la frecuencia. Esto ocurre cuando uno o varios factores ejercen un mayor efecto sobre el desarrollo o supervivencia de la especie, de manera que su distribución estará determinada por tal factor o factores. Si los valores del factor o factores se distribuyen al azar, la especie también se distribuirá al azar.

De este modo, se puede proponer la hipótesis de que la separación de una distribución aleatoria de una especie indica que uno o unos pocos factores están determinando la supervivencia de la especie. La detección de no aleatoriedad es un punto para iniciar la investigación de los factores responsables y no un fin en sí mismo.

En general, siendo:

$S$  = número de especies en el área  $A$

$x$  = densidad de especies =  $S/A$

$a$  = el tamaño de una muestra. Entonces:

$ax$  = número medio de especies por muestra

de manera que la probabilidad de que una muestra contenga a una especie es:

$$axe^{-ax}$$

la probabilidad de que contenga dos especies es:

$$\frac{a^2 x^2 e^{-ax}}{2!}$$

$$2!$$

y de que contenga a  $n$  especies:

$$\frac{a^n x^n e^{-ax}}{n!}$$

$$n!$$

Esta serie convergente es la Serie de Poisson. La suma de probabilidades conduce a:

$$e^{-ax} e^{ax} = 1$$

Si la distribución de especies en el área es aleatoria, la probabilidad de encontrar a una especie en alguna muestra es la misma para todas las muestras y la distribución de frecuencias se aproxima a una serie de Poisson. Si la distribución es uniforme, la probabilidad de encontrar a una especie aumenta hacia algunas muestras disminuyendo en otras. Si la distribución es agregada, la probabilidad para cada especie aumenta en cada muestra.

Como la varianza de una serie de Poisson es igual a su media, la relación varianza/media es 1. Cuando las especies se agregan formando asociaciones, la varianza aumenta y la relación varianza/media es mayor que la unidad. En cambio, si las especies se distribuyen uniformemente, la relación anterior es menor que 1. Para probar si la relación es significativamente diferente de uno se usa la prueba de "t".

Cuando el valor medio de especies por muestra es pequeño, la distribución de frecuencias

se sesga marcadamente hacia la izquierda; conforme la media aumenta, la curva se aproxima a la normal. El tamaño de la muestra afecta marcadamente al valor de la varianza. Muestras muy grandes o muy pequeñas demostrarán aleatoriedad.

#### **b) Aspectos Biogeográficos.**

En este capítulo se hará referencia a la teoría de la Biogeografía de Islas (Simberloff, 1974; Begon *et al.*, 1987), especialmente el tópico relacionado con el problema del área mínima. Se habrá de comparar el número de especies algales encontradas en El Sol, en Pátzcuaro (Rosas y Martínez, 1992) y en el Lago de Santiago Tilapa o Victoria (Mendoza, 1985), los únicos que cuentan con estudios ecológicos comparables. Para ello, las muestras obtenidas en El Sol fueron seleccionadas en orden aleatorio. Se contó el número total de especies en la primera muestra, de manera que el primer par  $(x,y)$  es: (muestra # 1, número de especies en la muestra # 1). En la segunda muestra y subsecuentes se contaron solamente a las especies que no aparecieron en la anterior y se le sumaron a ésta; y así, las especies nuevas que aparecían en cada muestra sucesiva se sumaron a las anteriores para dar el total parcial de especies, cuyo valor se graficó contra el número de la muestra.

Si la curva se asintotiza quiere decir que ya no aparecerán nuevas especies en las muestras ulteriores, o sea que el muestreo es suficiente; de no hacerlo, se requieren más muestras para representar a la comunidad.

La gráfica del logaritmo del número de especies vs el logaritmo del número de muestras permite calcular la tasa de incremento de especies respecto al número de muestras y permite ver más claramente si la curva alcanza el nivel de saturación.

#### **c) Valor de Importancia.**

Se repetirá el análisis directo sobre el gradiente profundidad pero en lugar de utilizar los datos de frecuencia y abundancia de las especies se utilizará el Valor de Importancia propuesto por el autor (Banderas, 1988) y que es utilizado posteriormente en el estudio de la ecología de las algas dulceacuícolas por Vinson y Rushforth (1989). Este valor de importancia es la Esperanza Matemática de la especie y se obtiene del producto (frecuencia)(abundancia), al cual se le extrae la raíz cuadrada para obtener la media geométrica entre éstas dos medidas.

La esperanza matemática (EM), no es otra cosa que la sumatoria del producto de los valores de una variable por sus respectivas frecuencias ( $EM = \sum X \cdot FrX$ ), y corresponde con el valor más frecuente o con la media aritmética de ciertas clases de distribuciones (Dixon y Massey, 1980). Puede ejemplificarse con la inversión que se puede hacer jugando a la lotería, considerando que los premios grandes tienen la menor frecuencia de presentación y los reintegros son muy frecuentes.

#### d) Análisis de Asociación de las Especies.

Acorde con Schluter (1990), dentro de una comunidad dada existe un número de factores bióticos y abióticos que influyen la distribución, la abundancia y, consecuentemente, la interacción de las especies. Las tablas de contingencias permiten notar similitudes en la composición y/o en la estructura de la comunidad entre sitios a un tiempo dado o en un sitio a diferentes tiempos. Los estadísticos calculados pueden ser la  $\chi^2$ , F o la D de Kolmogorov-Smirnov.

Aquí se aplicará una modificación a las tablas de contingencias propuesta por Schluter (1984), que utiliza una relación de varianzas derivada a partir de un modelo nulo de asociación, para probar simultáneamente las asociaciones significativas de especies. Esta prueba es más práctica que la  $\chi^2$  cuando el número de especies es mayor que 5, además de que detecta asociaciones cuando esta última no las detecta.

En otras palabras, es más sensible. Consiste en comparar la varianza observada en el número total de especies (para datos de presencia-ausencia) o de individuos (para datos de abundancia) en las muestras, contra la varianza esperada bajo la hipótesis nula de que la aparición o densidad de cada especie es independiente de las otras.

#### e) Análisis de Ordenación.

Se llevará a cabo el análisis de ordenación de los sitios con base en los datos de presencia y abundancia de las especies, así como con los datos de las variables ambientales abióticas. El objetivo usual del análisis de ordenación es ayudar a generar hipótesis sobre las relaciones entre la composición de especies en un sitio y los factores ambientales subyacentes (Digby y Kempton, 1987). La mayoría de los métodos modernos organizan los datos solamente sobre el patrón de

las respuestas de los objetos y usan cualquier información adicional sobre las variables ambientales sólo en un estado posterior para ayudar a la interpretación. Los datos pueden organizarse de varias formas que permiten la interpretación de un aspecto diferente de la comunidad. Los métodos multivariados utilizados aquí serán los siguientes:

**i) El Análisis de Componentes Principales (ACP).**

Inventado por Pearson y Hotelling y aplicado por primera vez a datos ecológicos por Goodall (en Gauch, 1982). El ACP tuvo buena aceptación por ser una técnica de ordenación indirecta objetiva.

Acorde con Johansson (1982), esta técnica es resistente a los valores extremos en los datos, por lo que se prefiere al análisis factorial. Esta autora utilizó la técnica para separar comunidades en función de su composición florística.

Acorde con Ter Braak (1983), la distancia del origen verdadero de los componentes principales a los sitios puede interpretarse en términos de su diversidad de especies. Si las distancias calculadas son euclidianas, los sitios más diversos son los más cercanos al origen. Si se aplica una modificación logarítmica, ocurre lo contrario.

**ii) El Análisis de Discriminantes (AD).**

Incluye los análisis de variables canónicas (ADVC) y de correlaciones canónicas (ADCC; Gittins, 1979). Es especialmente útil cuando la matriz de datos consiste de observaciones para dos o más conjuntos de variables sobre el mismo conjunto de unidades.

El análisis de variables canónicas encuentra un conjunto ortogonal de combinaciones lineales de las variables originales (variables canónicas), que maximiza la correlación entre los conjuntos de dichas variables, lo que permite formar grupos de especies o variables que se agregan debido a algún factor (abundancias, procesos reproductivos, etc.), o grupos de estaciones que se agrupan debido a las especies o a los factores ambientales. Este proceso es similar al ejecutado por los componentes principales (ACP), pero además de ser una técnica de ordenación directa, adquiere ventaja cuando las correlaciones entre variables son bajas (Ter Braak, 1983).

Por su parte, el análisis de correlación canónica encuentra combinaciones de cada conjunto de variables de manera que dichas combinaciones (una para cada conjunto de variables)

se correlacionan tan altamente como sea posible.

### iii) El Análisis de Ordenación Residual (AOR).

Es una combinación de ACP con ADCC. Con la matriz de sitios-especies se calcularán los CP de los sitios por especies, seleccionando los componentes que expliquen la mayor parte de la varianza (digamos, el 80 %). Estos componentes principales son considerados tipos de vegetación, dado que resumen la información del conjunto de especies y variables ambientales. Este tabular se analiza posteriormente mediante las correlaciones canónicas (Gittins, 1979).

A este análisis, Carleton (1984), le denomina Análisis de Ordenación Residual y lo propone como un método para explorar las relaciones entre la vegetación y el ambiente. En el presente trabajo se substituyen los ejes del DECORANA propuestos por este autor por los CP's (v.g. Gittins, *op. cit.*), puesto que el DECORANA da mucho peso a las especies raras, mismas que quedan situadas en los extremos del eje de ordenación, que en el caso de las algas dulceacuícolas no reflejan las condiciones preponderantes en el ecosistema (Johansson, 1982).

El Análisis de Correlación Canónica (ACC), multiplica las variables de un conjunto por ciertos pesos, después las suma y las iguala a la suma del otro conjunto multiplicadas por otros pesos. En ambos conjuntos, el valor de los pesos canónicos se calcula de manera que las sumas pesadas tengan una correlación máxima. Estas sumas y pesos canónicos definen una raíz canónica y el número de raíces canónicas es igual al número de variables del conjunto menor. Las raíces sucesivas se correlacionan cada vez menos con las variables originales.

Este análisis se complementa con el Análisis de la Función Discriminante Canónica (AFDC). Las funciones discriminantes discriminan canónicamente la pertenencia de objetos a ciertos grupos definidos por una variable a través de una prueba de F, calculando las funciones discriminantes sucesivas mediante la correlación canónica. Las variables redundantes deben eliminarse de la matriz.

Para ver qué variables de un conjunto discriminan entre grupos, se comparan las matrices de varianza/covarianza con una F multivariada, lo que equivale a realizar un Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA). La idea básica es determinar si los grupos difieren respecto a la media de una variable y después usar esa variable para predecir pertenencia a algún grupo.

La pregunta a resolver es si las medias de una variable en diferentes grupos difieren significativamente. Si se acepta, la variable discrimina. La  $F$  se calcula a partir de la  $\lambda$  de Wilks:  $F = \text{varianza total en los datos} / \text{varianza promedio intragrupos}$ . Un valor alto implica diferencias significativas entre medias.

Si el número de variables es grande, se calcula una matriz de varianzas/covarianzas totales y otra de varianzas/covarianzas intragrupo. En seguida, se determinan algunas combinaciones óptimas de grupos y variables de manera que la primera función o raíz provee la mayor discriminación. Cada raíz sucesiva es ortogonal.

En los tres métodos anteriores, el análisis gráfico a través de BILOTS facilitará la interpretación de los resultados.

#### iv) El Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA).

Acorde con Haad y Taylor (1987), es igual a un análisis univariado de varianza en el cual la variable de respuesta es reemplazada por varias variables de respuesta. Al igual que las técnicas anteriores, el MANOVA permite hacer una descripción de los datos, en este caso particular, de las diferencias entre variables. Permite estimar dichas diferencias y probar estadísticamente la significancia entre tales diferencias.

Con esta técnica se pretende confirmar patrones de diferencias entre grupos de observaciones sobre un conjunto de variables *in toto*. Esta misma técnica en su fase exploratoria corresponde al análisis de la función discriminante canónica. Tiene la ventaja de que las pruebas simultáneas entre variables permiten reducir el riesgo de cometer un error estadístico de tipo II. Si el efecto de las variables explicativas sobre las variables de respuesta es aditivo simple, entonces este análisis es igual al de regresión múltiple.

Todos los análisis multivariados se realizaron con el paquete estadístico Statistica.CSS.

## VIII) RESULTADOS

Acorde con el marco teórico de la introducción, en este capítulo se presentará a la Limnobiología como una sección de la Limnología y a la Ecología Acuática se le destinará una sección aparte.

### 1) Aspectos Limnológicos.

#### a) Limnología Forestiana y Moderada.

En el cuadro 5 (p. 60), se aprecian en términos muy generales las principales diferencias de los lagos mexicanos entre sí y con El Sol, así como de éste con el lago cráter de alta montaña centroamericano (Laguna Grande de Chirripó, Costa Rica). Por sus características físicas y químicas los lagos ilustrados pueden agruparse en diluídos, normales y salinos, así como turbios y claros (Cuadro 6, p. 61). Puede observarse que las características del agua que presentan mayor variación de lago a lago son aquellas que afectan a la productividad, como el fósforo soluble, el amonio y la producción primaria, así como las diferentes medidas del contenido de electrolitos, como los sulfatos disueltos, la dureza y la conductancia.

#### b) Limnobiología.

##### A) Taxonomía.

La separación morfométrica se llevó a cabo en la familia Zygnemaceae (Chlorophyta), dada la abundancia y riqueza de formas con las que se presentó en las muestras (Banderas, 1988).

i) *Zygnema* y/o *Zygnemopsis*.- Los filamentos individuales presentaron un estrecho agrupamiento en torno a tres diámetros principales, que fueron los de 10, 20 y 30  $\mu$ . Estas unidades guardan un estrecho parecido morfométrico y ambiental con las encontradas por Itis (1984) en lagos andinos con altitudes similares a la de El Sol.

ii) *Spirogyra*.- Los datos de los diámetros primeramente se separaron en dos grupos de acuerdo a la forma del septo (plegado, sp; liso, sl). Posteriormente, se utilizó la modificación en espejo del diagrama de Tallo-y-hoja para diferenciar subgrupos por el diámetro del filamento (Banderas, 1988).

Cuadro 5.- Parámetros físicos, químicos y biológicos de algunos lagos mexicanos y un lago andino. 1) El Sol, 2) Lago Grande, 3) Pátzcuaro, 4) Chapala, 5) Tequesquitengo.

Parámetro	Lagos				
	1	2	3	4	5
Z máxima (m)	15	22	10.6	10.5	25
Disco Secchi (m)	8.5-9	10.5	0.4-1.18	0.2-0.8	1.21-3.3
Temperatura (°C)	4-13	10-11	20-22	21.7	20-31
Conductancia (µS)	11-24	14	—	—	1783-3420
S. disueltos (mg l <sup>-1</sup> )	—	—	—	387	—
pH	6.3-7.6	7.1	8.5-8.8	8.4-8.9	7.0-9.2
Dureza (mg l <sup>-1</sup> )	3.8-4.7	—	2126-167	148	75-2002
SO <sub>4</sub> (mg l <sup>-1</sup> )	2.3-6	—	—	—	1272-3531
O <sub>2</sub> (mg l <sup>-1</sup> )	5.9-9.7	7.25	3.8-6.8	6	3-14
CO <sub>2</sub> (mg l <sup>-1</sup> )	1-2	0.15	—	—	—
NH <sub>4</sub> (mg l <sup>-1</sup> )	ND - 0.002	—	0.25-1.7	0.145	ND - 1.45
NO <sub>2</sub> (mg l <sup>-1</sup> )	ND - 0.0002	—	ND - 0.02	—	ND
NO <sub>3</sub> (mg l <sup>-1</sup> )	ND - 0.002	—	ND - 0.36	0.367	ND
N orgánico (mg l <sup>-1</sup> )	—	—	—	0.705	0.62-1.55
P inorgánico (mg l <sup>-1</sup> )	ND - 0.0003	—	ND - 0.48	0.52-0.75	ND

Cuadro 5.- Continuación...

Parámetro	Lagos				
	1	2	3	4	5
Clorofila a (mg m <sup>-3</sup> )	0.6- 2.25	—	ND-146	5.4	16.5- 22.6
Tipo de mezclado	poli - míctico	poli - míctico	poli - míctico	poli - míctico	mono - míctico

- 1.- Bandejas et al. (1991). Promedios anuales.  
 2.- Gocke et al. (1981). Valores mensuales (marzo y agosto).  
 3.- Velasco (1982). Valores absolutos.  
 4.- Limón y Lind (1990). Promedios anuales y mensuales.  
 5.- Rivero (1991). Promedios mensuales.  
 ND.- No Detectado.  
 — No Reportado.

Cuadro 6.- Relación de salinidad y turbidez de varios lagos mexicanos.

		turbidez			
alta	baja	Chapala		Texcoco	salinidad
		Cutzcoaj			
baja	baja	Pátzcuaro			media
		El Sol	Lagos maarl		
		Tecuitlapa	de Puebla		
			Tequesquitengo		

## B) Listado Florístico.

En el Apéndice 1, se incluye al total de especies encontradas durante este estudio, así como a las anteriormente reportadas por otros autores en el lago. Resulta evidente la predominancia de especies de clorofitas filamentosas. Cada especie está caracterizada con un número que corresponde con su ícono. Las barras están en micras.

### C) La flora bentónica.

i) **Florística.**- En la flora estudiada se reconocieron 91 taxa. Las Chlorophyta contribuyeron con 58 especies (63.7 % del total), contando a las cinco formas de *Spirogyra* y las tres de *Zygnema*. Las familias mejor representadas fueron las Oscillatoriaceae con 10 especies, las Chaetophoraceae con 9, las Desmidiaceae con 13 y las Oedogoniaceae con 16. Resulta notable la diversidad de estas últimas como epifitas sobre *Nitella gracilis* v. *intermedia* y sobre las fanerógamas *Ellatine brachysperma* y *Eleocharis* sp. Resalta también la diversidad de las Chaetophoraceae, en su mayoría epifitas de segundo grado sobre las oedogoniales.

De la comparación entre la flora algal de El Sol contra la flora algal total estudiada en el país (cf. Ortega, 1984), se observa que de los 49 géneros encontrados en El Sol, ocho son nuevos registros para México: *Aulostra* (1 sp.), *Pseudoanabaena* (1 sp.) (Cyanophyta); *Aphanochaete* (1 sp.), *Chaetonema* (1 sp.), *Thamniochaete* (1 sp.), *Pseudoendoclonium* (1 sp.), *Gonatozygon* (2 spp.) y *Tetmemorus* (1 sp.) (Chlorophyta).

De las 100 especies algales encontradas, 58 (59% del total), son nuevos registros para México. De estos destacan las Oedogoniales con 15 especies, las Zygnematales con 13, las Ulotrachales con 9 y las Nostocales con 13. Estas últimas principalmente en el fitoplancton.

Otra comparación, ahora contra las floras que se desarrollan a grandes altitudes dentro de la zona tropical, en el lago Titicaca (3810 m) y varios lagos vecinos ubicados entre los 4130 y 4900 m de altitud en los Andes Bolivianos (Illis, 1984), arroja los siguientes resultados. De los 36 géneros (excluyendo a las diatomeas) encontrados en El Sol, 22 (61%) también se encuentran en los Andes. De los 14 restantes *Pseudoanabaena*, *Aphanochaete* y *Thamniochaete* no se encontraron ni en los Andes ni se han registrado en México.

ii) **Subcomunidades.**- Todas las subcomunidades definidas por Round (1981), estuvieron representadas en el fitobentos, distribuidas en estrecha relación con los sedimentos. El rizobentos estuvo dominado por la fanerógama *Ellatine brachysperma* en las zonas someras, arenosas y hasta la orilla del lago. En las zonas profundas y lodosas, de los 5 m de profundidad en adelante, la dominante fue *Nitella gracilis* v. *intermedia*. Estas dos especies, junto con la ciperácea *Eleocharis* sp. pero en menor grado, mantenían una abundante subcomunidad de epifitas representadas por las oedogoniales, las diatomáceas y *Lyngbya perelegans*, principalmente.

Sobre las oedogoniales, a su vez, se presentó una subcomunidad de epifitas de segundo

grado representadas por las quetoforales así como *Tolypothrix nodosa*, *Nostoc paludosum* y *Chaetosphaeridium pringsheimii*.

En la subcomunidad epifítica se observó a *Bulbochaete repanda* en los estratos superiores y a *Oedogonium grande* v. *majus* en los inferiores. En esta subcomunidad también se incluye a *Stigeoclonium aestivale*, *S. pusillum* y a *Draparnaldia glomerata*.

La subcomunidad epipélica estuvo representada por las zygematales en las zonas de profundidad media y fondo arenoso. Las formas de *Spirogyra* se encontraron con alta frecuencia pero baja abundancia; mientras que *Zygnema spp.*, *Desmidiium swartzii*, *Gonatozygon aculeatum*, *G. monotaenium* y *Pleurotaenium chrenbergii* se encontraron con alta frecuencia y abundancia.

Todas las especies epipélicas, filamentosas y unicelulares pasaban a formar la subcomunidad metafítica en las zonas someras y arenosas y en las profundas y lodosas, acompañando a las especies rizobentónicas y sus epifitas. *Closterium lunula* y *Euglena acus* v. *acus* se encontraron sobre todo donde el fondo era lodoso, la primera en todas las profundidades y la segunda a 10 m o más de profundidad.

Varias especies usualmente bentónicas se encontraron formando parte del plancton (ticoplankton), éstas fueron *Zygnema spp.*, *Spirogyra spp.*, *Desmidiium swartzii* y *Gonatozygon aculeatum* (Kusel-Fetzmann, 1973; Alcocer, 1980).

### c) Ordenación de los Sitios Mediante las Variables Físicas y Químicas.

Las variables físicas, químicas y biológicas variaron de estación a estación y mes por mes; las variables meteorológicas variaron únicamente mes por mes; y las variables sedimentológicas variaron solamente entre estaciones. Es menester hacer esta aclaración puesto que los resultados de los análisis pueden estar condicionados por los valores repetitivos ya sea en el tiempo o en el espacio.

Para realizar el análisis de ordenación es menester calcular la matriz de correlaciones o varianzas/covarianzas entre variables. En el cuadro 7 (p. 64), se incluyen las correlaciones más altas y significativas entre variables físicas y químicas ( $p < 0.05$ ; negativas en el recuadro).

Algunas correlaciones son redundantes, como la correlación entre  $SO_4$  y la relación  $SO_4/Dza$ , o entre  $T_{max}$  y  $T_{min}$  con  $T_{med}$ , siendo ésta última el promedio de las dos primeras. Existen también correlaciones interesantes, como PROF contra LODO (0.766), y PROF contra

GRAVA (-0.5379), que están describiendo la distribución de los sedimentos. Como consecuencia está la correlación entre GRAVA y LODO (-0.7443), que contiene implícito el efecto de la profundidad y obedece muy de cerca la Ley de Stokes. Otras correlaciones explicables son la existente entre los electrolitos del SO<sub>4</sub> y COND (0.629), y SO<sub>4</sub> y PP (-0.5499). Estas implican que los sulfatos son iones importantes en el agua cuya concentración disminuye con las lluvias.

Cuadro 7.- Correlaciones de Pearson entre variables físicas y químicas en el lago El Sol, Nevado de Toluca.

VARIABLES	CORRELACIONES	VARIABLES	CORRELACIONES
SO4-SO4/DZA	0.9163	GRAVA-LODO	-0.7443
TMAX-TMED	0.8496	COND-PP	-0.5499
NH4-NTOT	0.8466	GRAVA-PROF	-0.5379
TMED-TMIN	0.8173	NO2-COND	-0.5264
PROF-LODO	0.7661	TMAX/TMIN-TMIN	-0.4948
NO3-NTOT	0.6926	TMAX/TMIN-PP	-0.4596
NTOT-NTOT/PO4	0.6829	ARENA-LODO	-0.4240
COND-SO4	0.6290	CO2-TMAX/TMIN	-0.3889
O2-PP	0.6190	O2-COND	-0.3703
TMAX-TMIN	0.6068	ARENA-PROF	-0.3685
NO2-PP	0.6033	SO4/DZA-PP	-0.3617
COND-SO4/DZA	0.6021	DZA-TMAX/TMIN	-0.3532
NH4-NTOT/PO4	0.5717	NO2-SO4/DZA	-0.3481
CO2-PP	0.5430	CO2-COND	-0.3210
COND-NO3	0.5299	NO3-TMAX/TMIN	-0.2984
TEMP-PH	0.4949		
NO3-NTOT/PO4	0.4657	O2-NO2	0.3481
COND-NTOT	0.4335	DZA-PP	0.3339
DZA-TMIN	0.4062	CO2-NO2	0.3251
PH-TMED	0.4060	TEMP-PP	0.3125
PH-TMIN	0.3943	PH-CO2	0.3078
TMAX-TMIN	0.3905	TEMP-TMED	0.3061
CO2-TMIN	0.3888	TEMP-TMIN	0.3019
TEMP-CO2	0.3481	CO2-DZA	0.2961

Los componentes principales extraídos de esta matriz se grafican en la figura 7 (p. 66). Solamente se grafican los tres primeros componentes (CPI-3), que juntos explican el 51.35% de la varianza total extraída (Cuadro 8a, p. 65).

Para realizar el Análisis de Componentes Principales (ACP), se eliminaron de la matriz de datos a las variables redundantes (vg. relación SO<sub>4</sub>/Dza), que pudieran condicionar los

resultados. Las figuras 8 a 10 (p. 67 a 69), muestran en los márgenes superior y derecho los ámbitos mensuales de la distribución de las muestras (barras), y entre paréntesis en los ejes las variables ambientales con mayores pesos sobre los componentes. El CP1 ordena a los meses (barras) sobre un gradiente de PRECIPITACIÓN y gases disueltos en el agua, en relación inversa con la CONDUCTANCIA (Fig. 8 y Cuadro 8b). El CP2 está ordenando sobre un gradiente de pH, temperatura del agua (TEMP) y la temperatura máxima del aire (TMAX). En los extremos de este gradiente se encuentran los meses de abril, mayo y octubre, por un lado, y julio, agosto y septiembre, por el otro. El CP3, define un gradiente de salinidad (Fig. 9, p. 68), determinado por la conductancia, el sulfato, el nitrato y el nitrato disueltos. El nitrato pesa en el CP3 de manera inversa a las variables anteriores.

Cuadro 8a.- Valores propios, varianza simple y acumulada por los componentes principales de la figura 7.

FACTOR	SIMPLE	RELATIVA	ACUMULADA	REL.ACUM.
1	3.4136	0.2275	3.4136	0.2275
2	2.7444	0.1829	6.1580	0.4105
3	1.5450	0.1030	7.7030	0.5135
4	1.2256	0.0817	8.9287	0.5952
5	1.1098	0.0739	10.0385	0.6692

Cuadro 8b.- Pesos normalizados de las variables ambientales sobre los componentes principales de la figura 7. Rotación VARIMAX.

VARIABLE	CP1	CP2	CP3
TEMPERATURA	0.20903	-0.65398	-0.03957
CONDUCTANCIA	-0.43968	-0.16520	-0.77523
PH	0.06140	-0.75249	-0.23172
CO2	0.62560	-0.37185	-0.11072
O2	0.64017	-0.10647	0.15627
NH4	-0.15852	0.19389	-0.39784
NO2	0.65467	0.14227	0.37623
NO3	-0.06975	0.03576	-0.69939
PO4	-0.10298	-0.54143	0.08147
SO4	-0.07567	-0.12369	-0.74576
DUREZA	0.60925	-0.02195	-0.45667
LODO	0.01532	-0.05008	0.26460
TMAX	-0.20122	-0.64967	0.06964
TMIN	0.44804	-0.56774	-0.33349
PP	0.89529	-0.03153	0.21410

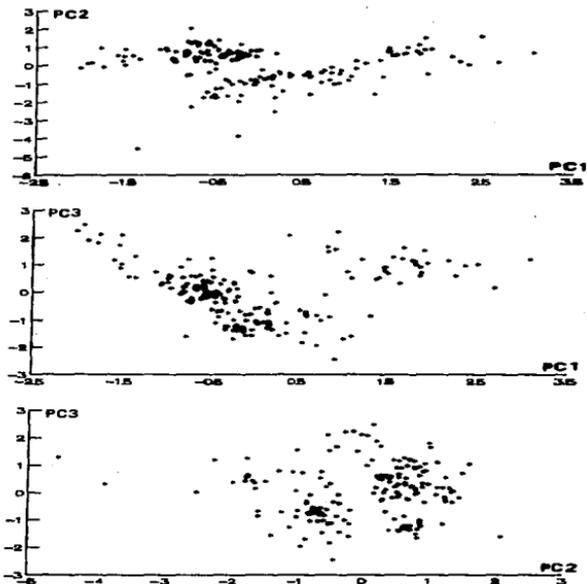


Figura 7.- Diagrama de dispersión de los tres primeros componentes principales extraídos de la matriz de sitios-variables abióticas. Se forman grupos en los tres casos.

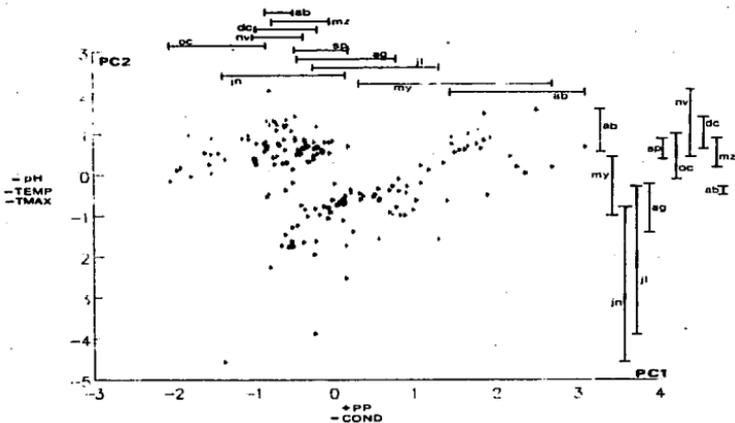


Figura 8.- Diagrama de dispersión de las muestras sobre los componentes principales CP1 y CP2. Sobre los ejes se indican las variables que pesan más en cada componente y el tipo de peso (+ o -). Las barras arriba y a la derecha muestran los intervalos mensuales de los puntos (muestras): mz= marzo; ab= abril; my= mayo; jn= junio; jl= julio; ag= agosto; sp= septiembre; oc= octubre; nv= noviembre; dc= diciembre. TEMP= temperatura del agua; TMAX= temperatura máxima del aire; PP= precipitación; COND= conductancia.

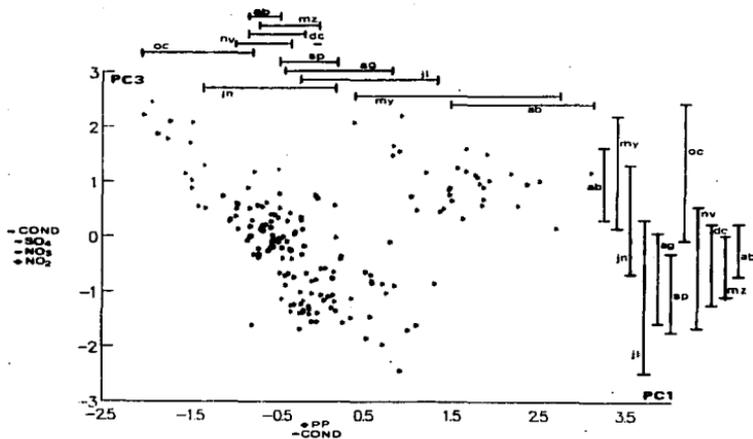


Figura 9.- Diagrama de dispersión de las muestras sobre los componentes principales CP1 y CP3. Sobre los ejes se indican las variables que pesan más en cada componente y el tipo de peso (+ o -). Las barras arriba y a la derecha muestran los intervalos mensuales de los puntos (muestras). El componente CP3 define un gradiente de concentración salina, determinado por las concentraciones de sulfato (SO<sub>4</sub>) y nitrato (NO<sub>3</sub>). COND= conductancia; PP= precipitación; NO<sub>2</sub>= nitrito.

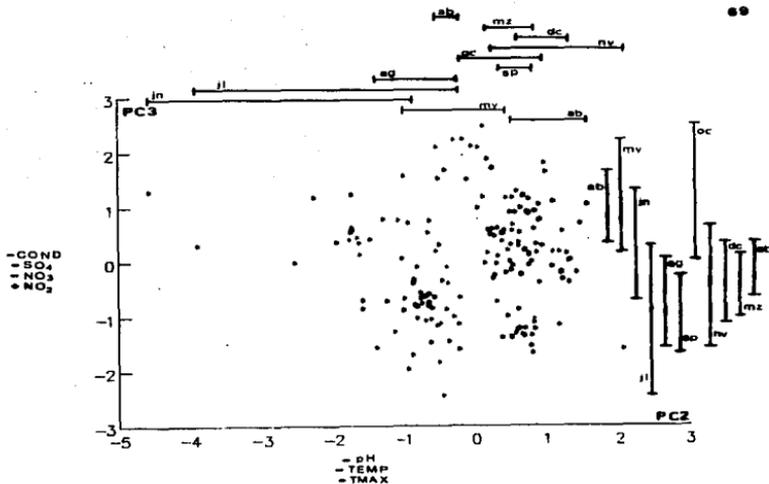


Figura 10.- Diagrama de dispersión de las muestras sobre los componentes principales CP2 y CP3. Sobre los ejes se indican las variables que pesan más en cada componente y el tipo de peso (+ o -). Las barras arriba y a la derecha muestran los intervalos mensuales de los puntos (muestras). El componente CP2 define dos grupos constituidos por abril, septiembre, octubre, noviembre, diciembre, marzo y abril; y junio, julio y agosto. El mes de mayo es transicional entre estos grupos. Muestras como en la figura 8. TEMP- temperatura del agua; TMAX- temperatura máxima del aire.

En la figura 11 (p. 71), se observa el comportamiento del oxígeno disuelto en el agua del fondo. Pueden notarse dos zonas (0 y 4 m) donde la concentración es en promedio mayor a la del resto del lago. La diferencia de  $O_2$  entre las zonas de menor (5 m) y mayor (0 y 4 m) concentración es de 1.2 y 1.0 mg l<sup>-1</sup>, que representan el 16 y 13.5% de la concentración promedio de  $O_2$  en el lago. La saturación de oxígeno disuelto por arriba del 100% indica que la producción de este gas durante el día es muy alta, de donde puede inferirse la importancia del fitobentos en los procesos de productividad primaria y en el aporte de oxígeno para depurar la materia orgánica disuelta y mantener la limpieza y claridad del agua. Esta producción está a cargo de las colonias de *Ellatine brachysperma* a los 0 m, y de una comunidad algal sumamente diversa a los 4 m (ver más adelante).

## 2) Ecología de Comunidades Acuáticas.

### a) Representatividad del Muestreo.

Para analizar la imagen de la comunidad reflejada por el muestreo realizado se construyó el histograma de frecuencias de las muestras-vs-el número de especies que contienen. La figura 12 (p. 72), muestra una distribución simétrica con un ligero sesgo hacia las estaciones con un mayor número de especies, sesgo apenas apreciable comparando los valores de la media y de la mediana, de manera que el muestreo representa a una comunidad en la que el número medio de especies por muestra es cercano a 16 y el 95% de éstas contienen entre 5.126 y 26.766 (de 5 a 27) spp/muestra.

Siguiendo a Greig-Smith (1983), como en las distribuciones normales el rango medio del conjunto de muestras es un múltiplo definido del error estándar (s) poblacional, el error estándar porcentual de la media (C.V.) de cualquier número de muestras, o el número de muestras necesarias para obtener un grado deseado de exactitud, puede estimarse a partir del rango medio. En el caso de El Sol, el rango fue de 28 especies - 5 especies = 23 especies, y para el tamaño de muestra obtenido (110 muestras) el coeficiente del rango es 5.015 (en Greig-Smith, 1983), de manera que el error estándar esperado debe ser de 4.586 especies/muestra, y el observado fue de 5.41 especies/muestra. Esto demuestra que la distribución de las asociaciones en el lago tiene una varianza mayor (29.3 especies/muestra)<sup>2</sup> que la correspondiente a una distribución normal (21.034 especies/muestra)<sup>2</sup>, por lo que se considera que las especies tienden a agregarse.

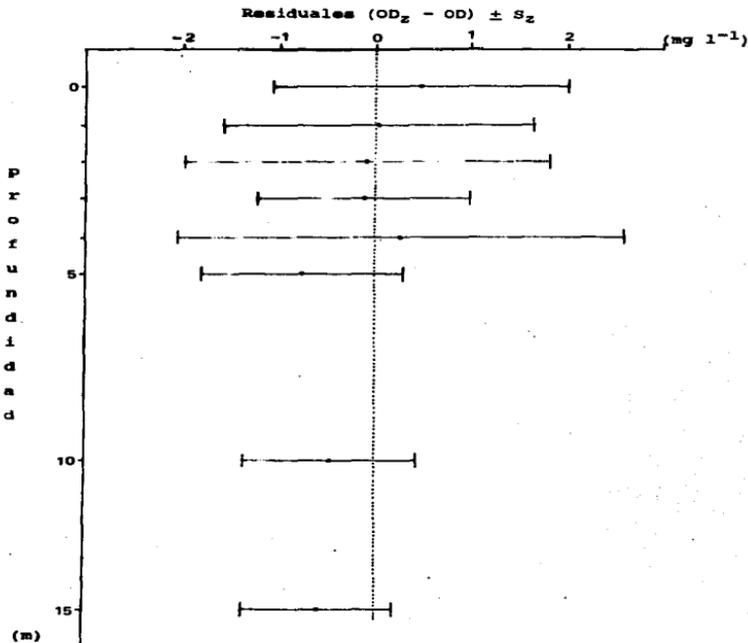


Figura 11.- Residuales entre la concentración media de oxígeno disuelto cerca del fondo a las diferentes profundidades ( $OD_z$ ) y la concentración promedio anual para todo el lago ( $OD$ ).  $S_z$  - desvío estándar de la concentración de  $O_2$  a la profundidad  $Z$ . Obsérvese la tendencia a disminuir del  $OD$  en profundidad, excepto a los 0 y 4 m. Esta última profundidad presenta también la mayor varianza.



Figura 12.- Distribución de frecuencias de las estaciones como función del número de especies en cada una de ellas. Media = 15.9 (línea punteada); Desvío estándar = 5.4; y Mediana = 16 especies/estación. N = 110.

Por otro lado, bajo la hipótesis de que la figura 12 corresponde a una distribución de Poisson, y que las especies se distribuyen aleatoriamente en el lago, la relación varianza/media no debe separarse significativamente de la unidad. La prueba de "t" aplicada para probar esta hipótesis, tiene n-1 G.L. (110-1 = 109) y un desvío estándar de  $(2/(n-1))^{1/2}$ , o sea  $(2/109)^{1/2} = (0.0183)^{1/2} = 0.135$ . Entonces:

$$t = \frac{X^2 - X_1}{0.135} = \frac{(29.3/15.946) - 1}{0.135} = \frac{0.837}{0.135} = 6.179^{***}$$

Además, como la relación varianza/media es mayor que uno, se admite que la distribución de especies es contagiosa; y como la media es mucho mayor que 1 (16 especies/muestra), la distribución no solamente debe ser simétrica, sino que debe sesgarse hacia la derecha, implicando una alta riqueza de especies.

#### b) Aspectos Biogeográficos.

La figura 13a (p. 74), muestra la relación existente entre los logaritmos del número de especies (log S) que aparecen por primera vez en muestras sucesivas (log M). Cada incremento en este último valor implica una mayor área del lago muestreada. Puede verse que la relación es perfectamente lineal y de la forma:

$$\log S = 1.21873 + 0.38833 \log M \dots\dots\dots 1$$

con coeficientes de correlación y determinación muy altos, así como pruebas de "t" y análisis de varianza muy significativos. Calculando antilogaritmos, la ecuación 1 queda en la forma:

$$S = 16.5474 \text{ spp } M^{0.38833} \dots\dots\dots 2$$

donde es importante resaltar que el valor de la ordenada al origen (16.5474 spp), es prácticamente igual a la media de muestra calculada en el inciso anterior, lo que era de esperarse considerando que este es el valor más frecuente y que las muestras se seleccionaron al azar.

Por otro lado, la figura 13b (p. 74), muestra la relación entre los logaritmos del número total de especies (S) y el área superficial (Ao) de tres lagos mexicanos (Santiago Titapa, El Sol y Pátzcuaro). Contra lo que pudiera esperarse por la teoría de la biogeografía de islas, el número de especies disminuye al incrementarse la superficie del lago. Considerando la razón de 0.38833 calculada en el apartado anterior, se puede estimar el número de especies que cabría esperar en Santiago Titapa y Pátzcuaro, siendo de 61 y de 1057, respectivamente. El primero presenta 3 veces más, y el segundo 17 veces menos especies que las esperadas, lo que puede estar relacionado con el valor de la razón de incremento de especies puesto que se calculó para un cierto nivel trófico, con la hidrodinámica y con la densidad espacio-temporal de los estudios ecológicos realizados en cada lago.

#### c) Valor de Importancia de las Especies.

Analizar el diagrama de especies-abundancias permite extraer la mayor información posible de los datos para describir más profundamente a la comunidad. Intuitivamente, se acepta que la abundancia es una medida de la importancia relativa de cada especie. La figura 14a (p. 76), muestra la relación especie-importancia utilizando a la frecuencia (fr) y a la Esperanza Matemática (EM) como valores de importancia. La EM tiene un comportamiento más homogéneo, continuo y se apega a la distribución del "bastón quebrado" (Fig. 14b) de

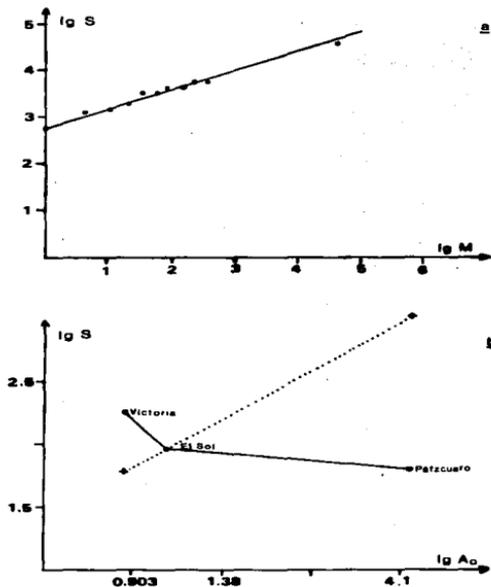


Figura 13.- Relación especies-Área en a) El Sol, b) El Sol, Victoria (Tilapa) y Patscuaro. Para construir la recta teórica (...) se utilizó el valor de la pendiente de la ecuación (1). S= número de especies que aparecen por primera vez; M= número de muestra;  $A_0$ - área superficial.

McArthur (en Begon *et al.*, 1987), lo que implica una mayor equitabilidad en el reparto de los recursos entre las especies.

La figura 15 (p. 77), es una BIPLLOT que muestra el comportamiento en profundidad de la EM. Es el resultado del análisis de componentes principales sobre la matriz especie-profundidad-(EM), en la que los puntos corresponden a las especies y los triángulos a las profundidades. El cuadro 9 (p. 77), muestra la varianza explicada por cada componente.

El primer componente principal está ordenando a las especies acorde con su valor de importancia, mientras que el segundo componente las ordena acorde con la profundidad, estando las zonas profundas hacia la parte superior. En el ángulo superior derecho (zonas profundas, importancia grande), destaca la presencia de *N. gracilis v. intermedia*. En la parte inferior (zonas someras), destacan las *Zygnema*, que presentan importancias menores a la anterior, junto con *E. brachysperma* en la zona superficial. La mayor proporción de especies se encuentra entre estos dos extremos, destacando por su importancia *O. equinospermum* y *D. swartzii*. Esto implica que a profundidades medias (4 m) se presenta la mayor diversidad, misma que va disminuyendo hacia la superficie y el fondo, siendo las zonas superficiales (0 a 1 m) las menos diversas. Posteriormente se discute lo que representa la esperanza matemática como valor de importancia y la equitabilidad en el contexto de la comunidad estudiada.

#### d) Estabilidad y Estructura de la Comunidad Algal.

El cuadro 10 (p. 78), muestra los índices de asociación entre las especies. Las columnas indican de izquierda a derecha los índices por estación, por profundidad (Z), y en el tiempo. La cuarta columna corresponde al tamaño de muestra (número de muestras) analizado en cada caso. El segundo y tercer bloque de renglones muestran profundidades que solamente contaron con una sola estación. En varios casos el tamaño de muestra es el menor (6 muestras), el mayor es de 23 muestras y corresponde a los 0 m de profundidad. Los índices de asociación se calcularon tanto para los datos de ausencia-presencia como para las abundancias ordinales. La quinta columna indica el tipo de asociación, si V es menor o mayor que la unidad, las especies se asocian negativa o positivamente, respectivamente, y es nula si la relación de varianzas es unitaria, indicando que la varianza de las apariciones o abundancias por especie es igual a la varianza del total de especies o individuos en cada muestra.

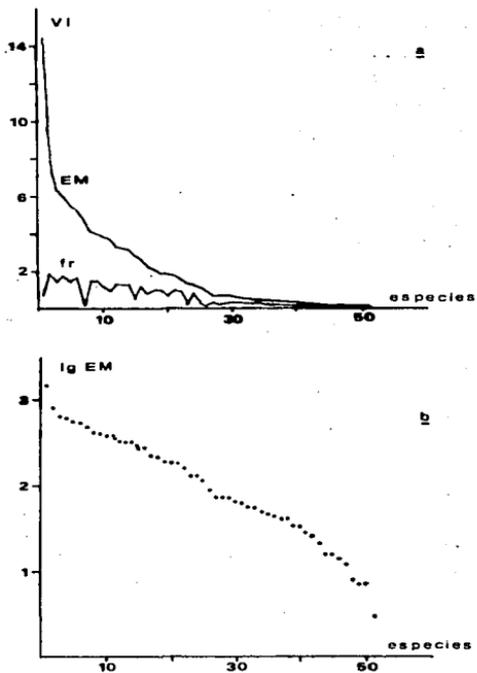


Figura 14.- Comparación del valor de importancia (VI) de las especies algales. a) Esperanza matemática (EM) y frecuencia (fr). b) comportamiento del logaritmo (lg) de la EM.

Considerando las abundancias todas las asociaciones son positivas por arriba de los 4 m y negativas por abajo de los 5 m de profundidad. La estación 12 con 1 m de profundidad es la excepción a las asociaciones positivas debido probablemente a que se encuentra ubicada en una bahía donde se facilita la deposición de propágulos.

Con los datos de presencia-ausencia todas las asociaciones son positivas y significativas o muy significativas en todo el perfil batimétrico salvo en las estaciones 18 y 20 con 2 y 4 m de

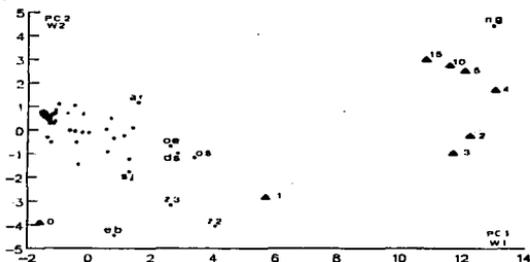


Figura 15.- Diagrama de dispersión de las especies (\*) sobre los componentes principales (PC) 1 y 2 de la matriz valor de importancia (EM) en profundidad. (\*) pesos (W) de las profundidades (m) sobre los PC. ar=*Aphanochaete repens*; ds=*Dossidium swartzii*; eb=*Ellatine brachysperma*; ng=*Nitella gracilis*; oe=*Oedogonium equinospermum*; os=*O. spp.*; sj=*Spirogyra jugalis*; z1 y 2=*Zygnema* 1 y 2. Las especies menos importantes se agrupan en torno a los 4 m de profundidad.

Cuadro 9.- Varianza explicada por los componentes principales de la figura 15. Se muestra también la varianza acumulada.

COMPONENTE	% VARIANZA EXPLICADA	% VARIANZA ACUMULADA
1	70.30262	70.30264
2	22.98268	93.28532

profundidad. De lo anterior se infiere que los datos de presencia tienen una definición más pobre y sólo permiten interpretaciones a nivel de la composición de la comunidad, mientras que las abundancias permiten además inferir sobre su estructura. Por lo tanto, lo ideal hubiera sido evaluar las abundancias absolutas de las especies, pero ésto es prácticamente muy difícil.

Cuadro 10.- Valores de la V y la W (Shluter, 1984), de la prueba de asociación de especies tanto por valores de abundancia ordinal como por presencia-ausencia. (\* = nivel de significancia).

Estac.	Z (m)	Tiempo	N	Abundancia		Presencia-Ausencia	
				V	W	V	W
	0		23	1.36	31.37	3.53	81.20 ***
	1		21	2.30	48.31 ***	4.89	102.87 ***
	2		20	2.83	56.55 ***	5.51	110.36 ***
	3		13	3.07	39.87 ***	5.70	74.20 ***
	4		12	1.29	15.47	1.77	21.27 *
6	5		7	0.42	2.97	2.37	16.64 **
21	10		9	0.78	7.02	2.41	21.69 ***
22	15		6	0.41	2.46	4.12	24.74 ***
11	0		7	1.52	10.67	3.16	22.12 ***
12	1		6	0.78	4.71	2.59	15.54 **
15	2		6	5.49	32.94 ***	12.96	77.76 ***
18	2		6	1.74	10.45	1.03	6.19
20	4		6	1.35	9.49	1.82	12.73
		1	12	1.66	19.92	2.02	24.28 **
		3	12	1.07	12.85	2.22	26.69 ***
		4	13	1.77	14.77	4.53	59.90 ***
		5	15	1.77	26.52 *	4.18	62.77 ***
		6	16	2.57	41.08 ***	4.19	67.08 ***
		7	17	1.47	25.05	4.01	68.26 ***
		8	13	1.85	24.09 *	2.31	30.04 **
		10	6	2.53	15.18 **	2.34	14.07 *

En el tiempo, todas las asociaciones son positivas y significativas con los datos de presencia-ausencia. Los datos de abundancia sólo muestran asociaciones significativas los meses 5 y 6 (agosto y septiembre), a la mitad de la temporada de lluvias, y 8 y 10 (noviembre y marzo), principios y finales del invierno.

**c) Ordenación de las Estaciones por Especies.**

Para ordenar a las muestras utilizando a las especies algales se calcularon los componentes principales (CP) de la matriz correspondiente, utilizando tanto las abundancias relativas como los datos de presencia-ausencia (ABUNDANCIA1-5 y PRESAU1-5, respectivamente). En ambos casos los resultados fueron prácticamente los mismos. Sin embargo, las abundancias relativas permiten separar más claramente los grupos. La figura 16 (p. 80), muestra los diagramas de dispersión de los tres primeros componentes calculados con las abundancias (ABUNDANCIA1-3). En este caso, los 5 primeros componentes presentaron valores propios (eigenvalues) de 0.27, 0.087, 0.07, 0.06 y 0.047 respectivamente, correspondiendo a los dos primeros más del 80% de la varianza. Una situación similar se presentó en el caso de las PRESAU.

La figura 16a muestra cómo el primer componente (ABUNDANCIA1) define claramente dos grupos. La inspección de los puntos demostró que la ordenación no es temporal, como en el caso de las variables físicas y químicas (Fig. 7, p. 66), sino espacial, encontrándose a la derecha de la figura 16a las muestras de las zonas profundas y a la izquierda las de las zonas someras. Analizando los pesos o cargas de las especies sobre los componentes (Fig. 16d), se vio que *Nitella gracilis* v. *intermedia* y *Bulbochaete congener* influyen marcadamente en las muestras de la derecha (profundas), mientras que *Ellaine brachysperma*, *Zygnema spp.* y *Gonatzzygon aculeatum* influyen para separar las muestras hacia la izquierda.

El componente ABUNDANCIA2 no tiene mayor efecto en la separación de grupos, más bien parece definir un gradiente de reproducción de las especies, encontrándose hacia la parte superior de la figura 16a y derecha de la 16c el conjunto de muestras donde predominan los filamentos estériles de *Oedogonium spp.*; mientras que hacia la parte inferior e izquierda de las mismas figuras se encuentra una especie abundante del mismo género y que presentó estructuras de reproducción con mayor frecuencia, *Oedogonium acrosporium*. Pero el componente ABUNDANCIA3 combinado con ABUNDANCIA1 permite distinguir un tercer grupo constituido por muestras procedentes de la pequeña rida ubicada al suroeste del lago. De esta forma se puede captar la importancia de las sinuosidades en las márgenes del lago, que forman remansos donde se facilita la deposición de los propágulos. Las colonias más abundantes de *E. brachysperma* se encontraron en la misma rida y en las zonas donde predomina el sustrato rocoso con depósitos de arena intersticial.

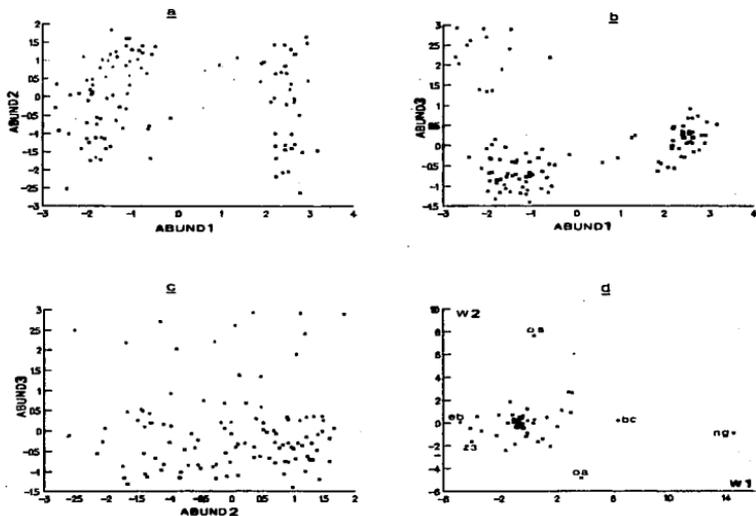


Figura 16.- Ordenación de las muestras sobre los CP ABUNDANCIAL-3 (a-c). d) pesos (w) de las especies. ABUND1 define dos grupos: de superficie (der) y de fondo (izq; prof > 5 m) caracterizadas por *E. brachysperma* (eb) y *N. gracilis* (ng). ABUND2 define un gradiente de reproducción desde *Oedogonium* spp. (os), hasta *G. graciosum* (ca). El CP ABUND3 separa a las muestras de la bahía suroeste (Fig. 5) del resto de las muestras superficiales.

**f) Ordenación de las Especies por Tipos de Vegetación con las Variables Ambientales.**

Siguiendo a Carleton (1984), se correlacionaron canónicamente a las variables biológicas, en este caso los tipos de vegetación ABUNDANCIA1-5, contra las variables ambientales.

Primero se correlacionaron los tipos de vegetación contra todas las variables (Cuadro 11). En la siguiente correlación se eliminaron las variables meteorológicas con el fin de evaluar su importancia a través del cambio en la redundancia. En la siguiente correlación se eliminaron únicamente las variables edáficas y, finalmente, la correlación se llevó a cabo únicamente entre las variables biológicas y las fisicoquímicas. En términos de la redundancia explicada en la vegetación por el ambiente (séptima columna), en el cuadro 11 se puede ver que la mejor correlación se presentó entre ABUNDANCIA1-5 con todas las variables ambientales (primer renglón). La exclusión de ciertos grupos no mejora las correlaciones, como tampoco lo hace la exclusión de los tipos ABUNDANCIA4-5 (último renglón). Sin embargo, puede apreciarse que ciertos tipos de variables ambientales explican una mayor redundancia de la vegetación que otros. Así, al extraer las variables meteorológicas (segundo renglón), la disminución de la redundancia es menor que al extraer las variables edáficas (tercer renglón), indicando que el sustrato tiene mayor influencia sobre la vegetación que las variaciones climáticas.

**Cuadro 11.- Correlaciones canónicas entre los tipos de vegetación (ABUNDANCIA1-5) y las variables ambientales. El último renglón contiene la correlación entre todos los grupos pero únicamente con las ABUNDANCIA1-3.**

Variables predictoras	Rcan	X <sup>2</sup>	G.L.	p	VEA	RCIA VEG.	RCIA AMB.
FQ.EDAF.MET	0.83	224.5	115	<0.000	69.72	34.69	16.21
FQ.EDAF.	0.84	224.02	90	"	36.82	33.20	13.70
FQ.MET.	0.82	182.22	100	"	35.57	28.40	9.06
FQ.	0.81	169.46	75	"	40.26	25.59	9.73
FQ.EDAF.MET	0.81	142.95	69	"	58.13	35.13	12.81

Rcan.- Coeficiente de correlación canónica.

VEA.- Varianza extraída de las variables ambientales por el modelo.

RCIA VEG.- Redundancia en la vegetación.

RCIA AMB.- Redundancia en el ambiente.

Lo ideal hubiera sido correlacionar a la vegetación contra las variables edáficas exclusivamente, pero no fue posible debido a que los valores repetitivos de los sedimentos en una alta proporción de las muestras mal condiciona a la matriz, por lo que ésta no se pudo invertir o produjo valores propios negativos. Por su parte, la extracción de los tipos de vegetación ABUNDANCIA4-5 produjo un mejor resultado en términos de la redundancia (último renglón), lo que puede explicarse por la reducción de la varianza total de la vegetación al eliminar dichas variables.

El cuadro 12 muestra los valores propios de las tres raíces sucesivas calculadas por el modelo con las variables ABUNDANCIA1-3. Estos valores representan la varianza extraída de los datos por cada raíz. Las dos primeras raíces explican el 96.74% de la varianza.

Cuadro 12.- Varianzas explicadas (valores propios) por cada raíz canónica. Análisis de la vegetación algal del lago El Sol.

	RAÍZ 1	RAÍZ 2	RAÍZ 3
VALOR PROPIO	0.66307	0.30438	0.09023

En el cuadro 13 (p. 83), puede verse que la primera raíz está correlacionada con el tipo de vegetación ABUNDANCIA1 y las variables PROFUNDIDAD, LODO y GRAVA; la segunda con ABUNDANCIA3, ARENA y NO<sub>3</sub>; la tercera con ABUNDANCIA2 y SO<sub>4</sub>, CONDUCTANCIA y TMAX/TMIN. La primera raíz correlaciona mejor a la vegetación con variables que reflejan la heterogeneidad espacial del habitat, mientras que la tercera la correlaciona con un efecto temporal mucho menos marcado a pesar de que ABUNDANCIA2 es el componente principal que explica la segunda mayor varianza en la vegetación. Esto implica la falta de alguna o algunas variables ambientales en el muestreo que reflejaran algún efecto temporal (no espacial) sobre la vegetación, específicamente sobre los procesos fenológicos (Fig. 16d, p. 80). Así, la mayor parte de la redundancia explicada por las variables fisicoquímicas en el cuadro 11 (cuarto renglón), se debe a la variable PROFUNDIDAD y al gradiente complejo que contiene.

El cuadro 14 (p. 84) muestra la varianza extraída y la redundancia explicada por cada raíz en los dos grupos de variables (a-biológicas; b-ambientales). Desde luego, las raíces extraen el

100% de la varianza del conjunto menor, aproximadamente en la misma proporción en cada una, pero la primera explica la mayor proporción de la redundancia en ambos tipos de variables.

Cuadro 13.- Coeficientes estructurales de los factores canónicos. Pueden interpretarse como las correlaciones lineales entre las variables y las raíces canónicas.

VARIABLES	RAIZ 1	RAIZ 2	RAIZ 3
PROFUNDIDAD	-0.89952	0.15635	-0.15402
TEMPERATURA	0.28903	0.08342	-0.63365
CONDUCTANCIA	-0.13284	-0.01102	-1.19287
PH	0.51165	0.10949	-0.34365
CO2	0.07833	0.02910	-0.27904
O2	0.12326	-0.12160	0.16137
NH4	0.03129	-0.11450	-0.40298
NO2	0.07224	0.35699	0.42293
NO3	0.08979	0.09745	-2.20624
PO4	-0.20349	0.00445	-0.29302
SO4	-0.23471	0.02902	-1.06366
DUREZA	-0.11403	0.24328	-0.85479
GRAVA	0.71470	-0.12175	0.01810
ARENA	0.33614	0.44572	-0.29079
LODO	-0.88364	-0.20706	0.18999
TMAX	-0.14688	0.20040	0.44830
TMED	-0.26512	0.28548	-0.26300
TMIN	-0.31776	0.29543	-0.97704
PE	0.12760	0.04092	-0.27459
NTOT	0.07862	-0.01366	-0.79986
TMAX/TMIN	0.14252	-0.06713	1.35997
SO4/DZA	-0.22990	-0.08362	-0.80943
NTOT/PO4	0.05420	-0.11930	-0.31128
ABUNDANCIA1	-0.98602	0.13677	-0.09441
ABUNDANCIA2	-0.15190	-0.49270	0.85683
ABUNDANCIA3	0.07458	0.84781	0.52502

Hay que notar que la tercera raíz extrae la mayor proporción de la varianza del conjunto de variables ambientales, lo que implica que la masa de agua muestra una marcada variación temporal descrita en las figuras 8, 9 y 10 (p. 67-69), que no tiene una influencia marcada en la vegetación.

Finalmente, el cuadro 15 (p. 84) muestra la significancia estadística del modelo en términos de cada raíz. Puede verse que una vez extraída la primera, el modelo carece de

significancia. Por lo tanto, solamente ésta se presta para posterior análisis. No hay que olvidar que esta raíz está altamente correlacionada con las variables ABUNDANCIA1, PROFUNDIDAD, LODO y GRAVA (Cuadro 13).

Cuadro 14a.- Varianza extraída por las raíces canónicas del grupo de variables vegetacionales.

RAIZ	VARIANZA EXTRAÍDA	REDUNDANCIA
1	0.333672	0.221249
2	0.326753	0.099457
3	0.339576	0.030641

Cuadro 14b.- Varianza extraída por las raíces canónicas del grupo de variables ambientales.

RAIZ	VARIANZA EXTRAÍDA	REDUNDANCIA
1	0.119742	0.079398
2	0.033176	0.010098
3	0.428461	0.038661

Cuadro 15.- Prueba de  $\chi^2$  con la remoción sucesiva de las raíces canónicas.

RAIZ REMOVIDA	Rcan	R <sup>2</sup> can	X <sup>2</sup>	G.L.	p	LAMBDA
0	0.8143	0.6631	142.95	69	0.0000	0.21323
1	0.5117	0.3044	42.32	44	0.5438	0.63285
2	0.3004	0.0902	8.75	21	0.9911	0.90977

A partir de la raíz 1 y de los coeficientes del cuadro 13 se construyeron los dos factores correspondientes a cada grupo de variables (biológicas y ambientales), mismos que se encuentran graficados en la figura 17a (p.85). Cada punto corresponde a una muestra y los ejes corresponden a un gradiente de vegetación determinado principalmente por la ABUNDANCIA1 (Factor 1V), y a un gradiente ambiental edáfico-batimétrico determinado por la profundidad y el contenido de grava y lodo en los sedimentos (Factor 1A). Puede verse que la correlación entre ambos gradientes es bastante alta y que se forman al menos dos grupos de estaciones sobre el

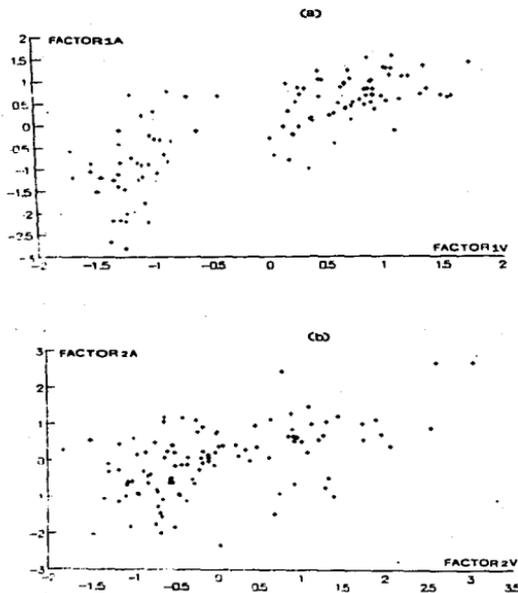


Figura 17.- Distribución de las muestras en función de los factores extraídos de la primera raíz canónica. Nótese que hay una buena correlación entre los ejes. En a) se forman al menos tres grupos; dos sobre el gradiente de vegetación (F1V) y dos sobre el ambiente (F1A).

gradiente vegetación y otros dos grupos sobre el gradiente edáfico-batimétrico. La figura 17b corresponde a los factores calculados de la segunda raíz. Puede verse que también presenta una correlación alta entre vegetación (ABUNDANCIA3) y ambiente (ARENA y NO<sub>2</sub>) y refleja un efecto espacial. Los factores de la tercera raíz muestran una distribución aleatoria.

El gradiente del factor vegetacional en la figura 17a ubica en el extremo derecho a las estaciones ubicadas en la bahía suroeste del lago, de poca profundidad (0 y 1 m) y caracterizadas por la presencia de *Elatine brachysperma* y *Zygnema spp.* y hacia el lado izquierdo a los estratos medios y profundos (pero principalmente a estos últimos) donde la vegetación está caracterizada por la presencia de *Nitella gracilis v. intermedia* y sus epífitas (cf. Figs. 15 y 16, p. 75 y 78).

Para confirmar el efecto de la profundidad, la grava y el lodo sobre la distribución de la vegetación en el piso del lago, así como el efecto nulo del tiempo, se llevaron a cabo los análisis de Regresión Múltiple, de Varianza y de Discriminantes Canónicos. En el primer caso, se realizó la regresión entre la variable de respuesta ABUNDANCIA1 con las variables PROFUNDIDAD, GRAVA y LODO como variables explicativas. El cuadro 16 resume los resultados.

Cuadro 16.- Regresión múltiple ABUNDANCIA1-vs-PROFUNDIDAD, GRAVA y LODO.

VARIABLE	COEFICIENTE	E. ST.	t	p	
Ordenada	-1.200016	0.3644	-3.2931	0.0014	
PROFUNDIDAD	0.261515	0.0572	4.5460	0.0000	
GRAVA	-0.0016	0.0063	-0.2525	0.8011	
LODO	0.013372	0.0077	1.7252	0.0875	
ANÁLISIS DE VARIANZA DE LA REGRESIÓN					
FUENTE DE VARIACIÓN	SUMA DE CUADRADOS	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F	P
Modelo	209.595	3	69.8649	36.281	0.0000
Error	198.343	103	1.9256		
Total	407.938	106			

$R^2 = 0.5138$

E. ST. ESTIMA = 1.3876

D.W. = 1.43

Se observa que la prueba de "t" es significativa para la ordenada al origen y para el coeficiente de regresión de la PROFUNDIDAD, siendo marginalmente significativo el coeficiente

de regresión de la variable LODO. El coeficiente de determinación  $R^2$  indica que las variables ambientales explican el 50% de la varianza de la vegetación, mientras que el estadístico de Durbin-Watson indica una alta autocorrelación, lo que reduce la potencia predictiva del modelo. La prueba de F para la relación: varianzas del modelo/error estadístico fue muy significativa. La figura 18a (p. 89) muestra el diagrama de dispersión de los valores predichos por la ecuación de regresión contra los valores observados con el intervalo de confianza del 95% para las medias. Puede observarse una buena relación lineal pero con grandes residuos para los valores bajos, lo que indica que en las zonas someras la estructura de la vegetación es más variable, que no hay homocedasticidad en los datos y que la autocorrelación se debe a una distribución de residuos con forma de megáfono (Fig. 18b). Al violarse los supuestos de homocedasticidad y autoindependencia, el análisis de varianza de la regresión se invalida.

Los resultados del Análisis de Varianza se muestran en el cuadro 17. Se fijó como efecto principal (Factor) a la PROFUNDIDAD y como covariables a GRAVA y LODO. La única covarianza significativa fue con el LODO, mientras que el efecto de la PROFUNDIDAD fue muy significativo. El cuadro 17b muestra los valores de las medias de la ABUNDANCIA1 sobre los niveles del factor, y la figura 19 (p. 90) muestra los intervalos de confianza (95%) para las medias calculadas sobre el factor. Puede apreciarse que la vegetación tiene un comportamiento predecible.

Cuadro 17a.- Análisis de varianza entre la vegetación y las variables ambientales.

FUENTE DE VARIACIÓN	SUMA DE CUADRADOS	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F	P
<b>VARIABLES</b>	<b>169.798</b>	<b>2</b>	<b>84.8990</b>	<b>57.255</b>	<b>0.0000</b>
GRAVA	0.024	1	0.0246	0.017	0.8991
LODO	82.248	1	82.2483	55.467	0.0000
<b>EFFECTOS PRINCIPALES</b>					
PROFUNDIDAD	94.305	7	13.4722	9.086	0.0000
RESIDUAL	143.833	97	1.4828		
<b>TOTAL</b>	<b>407.937</b>	<b>106</b>			

Cuadro 17b.- Cuadro de medias para la vegetación (ABUNDANCIA1).

PROFUNDIDAD	CONTEO	MEDIA	E.STR.
0	23	-1.5568	0.2539
1	20	-1.2943	0.2722
2	19	-0.2977	0.2793
3	12	-0.5818	0.3515
4	12	1.6722	0.3515
5	6	2.3044	0.4971
10	9	2.5968	0.4059
14	6	2.5849	0.4971
TOTAL	107	-0.0145	0.1177

Para determinar el efecto del tiempo sobre la vegetación, se llevó a cabo el Análisis de Discriminantes Canónicos (ADC), que permite confirmar si los grupos de muestras determinados por las variable TIEMPO difieren en sus medias. En este caso, se utilizaron los tipos de vegetación definidos por los componentes principales calculados con las abundancias ordinales (ABUNDANCIA1-5) y con los datos de presencia-ausencia de las especies (PRESAUS1-5).

El cuadro 18 (a-b; p. 91) muestra los promedios de los tipos de vegetación en cada uno de los grupos definidos por la PROFUNDIDAD, la cual sirve como marco de referencia para el análisis del factor TIEMPO dado que la primera predice asociaciones como lo demuestra el ANOVA. En ambos casos (ABUNDANCIA y PRESAU), las medias comienzan con valores negativos en la superficie, después tienden a cero y finalmente se hacen positivos y asintóticos. Sin embargo, puede verse que las ABUNDANCIA presentan una mayor sensibilidad que las PRESAUS a los cambios de profundidad (Fig. 20a, p. 93).

El cuadro 19 (a-b; p. 92) muestra las medias de las variables canónicas en cada grupo. El comportamiento es parecido al anterior pero menos marcado en profundidad y muy parecido entre ABUNDANCIA y PRESAUS, efecto debido a que los pesos canónicos se calculan a partir de las correlaciones máximas, y éstas son muy altas entre los dos tipos de componentes principales que describen a la vegetación (ABUNDANCIA y PRESAUS).

En el paso de los componentes principales a las variables canónicas se pierde algo de información, siendo equivalentes los datos de abundancia y de presencia-ausencia (Fig. 20b).

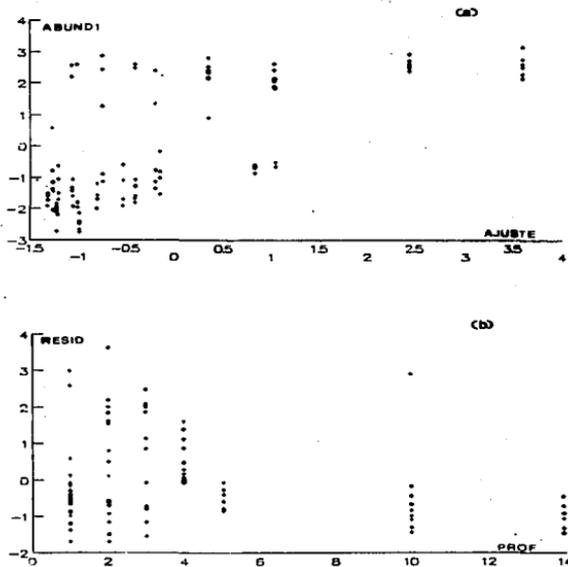


Figura 18.- Diagramas de dispersión de la regresión múltiple. a) valores predichos contra valores observados. b) residuales sobre el gradiente PROFUNDIDAD. Nótese la mayor dispersión en las zonas superficiales por efecto de la Variedad de los sedimentos y la forma del perímetro lacustre.

En el cuadro 20 (a-b; p. 94), se aprecia que las variables ABUNDANCIA1 y PRESAUS1 son las que más contribuyen a discriminar entre grupos (a menor  $\lambda$  parcial mayor discriminación). Las otras variables son irrelevantes por la escasa varianza explicada.

En el cuadro 21 (a-b; p. 94, 95), se puede ver si las funciones discriminantes o raíces calculadas son significativas.

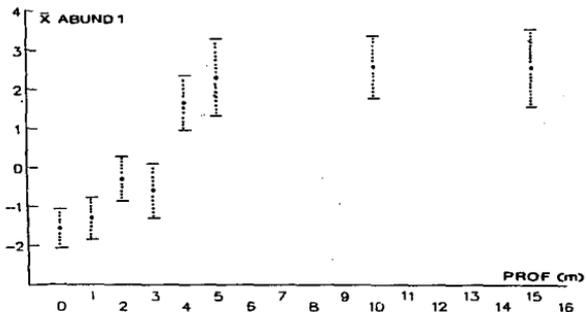


Figura 19.- Intervalos de confianza al 95% del análisis de varianza para los grupos definidos por la variable profundidad sobre el CP ABUNDANCIA1. Nótese la similitud con el análisis de discriminantes canónicos de la figura 20.

El primer renglón contiene la prueba de significancia para el modelo con todas las raíces; el segundo renglón muestra la significancia después de eliminar la primera raíz, y así sucesivamente. Como se puede ver, en ambos casos solamente la primera y segunda son estadísticamente significativas. En el caso de las ABUNDANCIA1-5, la tercera está cerca de la significancia.

Cuadro 18a.- Análisis de Discriminantes Canónicos con los datos de abundancia. Medias para las variables de respuesta ABUNDANCIA1-5.

GRUPO	ABUND1	ABUND2	ABUND3	ABUND4	ABUND5
1:0	-1.55654	0.34355	0.38418	0.37992	-0.45150
2:1	-1.29459	-0.58213	0.23563	-0.23941	0.01353
3:2	-0.29778	0.05145	-0.55838	-0.00428	0.07611
4:3	-0.58103	0.00590	-0.12476	0.01998	-0.29780
5:4	1.67223	0.43770	0.32807	0.66664	0.29048
6:5	2.30445	0.48643	-0.20643	-0.48493	0.83863
7:10	2.59689	-0.52388	0.40704	-0.38871	-0.29280
8:14	2.58493	-0.41006	0.21821	-1.19178	-0.42683
TOTAL	-0.01458	-0.02590	0.02504	-0.01356	-0.01656

$\lambda$  de Wilks= 0.1505      F= 6.531887 (35,402)      p< 0.0000

Cuadro 18b.- Análisis de Discriminantes Canónicos con los datos de presencia-ausencia. Medias para las variables de respuesta PRESAU1-5.

GRUPO	PRESAU1	PRESAU2	PRESAU3	PRESAU4	PRESAU5
1:0	-0.66647	0.45735	0.07803	-0.28649	0.26254
2:1	-0.68949	-0.31172	0.09241	-0.09172	-0.10891
3:2	-0.15898	-0.10923	-0.02952	0.11903	-0.08761
4:3	-0.24931	0.02860	0.03918	0.06160	0.28925
5:4	0.93455	-0.22056	0.22072	0.14192	0.07484
6:5	0.96993	-0.04110	-0.01171	0.70408	-0.09640
7:10	1.18125	0.27057	-0.52400	-0.13871	-0.13681
8:14	1.05558	-0.36223	-0.94375	-0.30525	0.18725
TOTAL	-0.01058	-0.00074	-0.02921	-0.02406	0.01197

$\lambda$  Wilks= 0.161803      F= 6.2243 (35,402)      p< 0.0000

El cuadro 21c (p. 95) muestra las correlaciones entre las variables ABUNDANCIA1-5 y las raíces canónicas. Las dos primeras están correlacionadas con ABUNDANCIA1 y ABUNDANCIA5, esta última descartada desde el ACP para determinar tipos de vegetación, por lo que la correlación es espúrea. Lo mismo se observa en el cuadro 22a,b (p. 95, 96), que muestra los coeficientes de las funciones canónicas que se pueden interpretar en el mismo sentido que las correlaciones lineales pero, además, muestran en la parte inferior los valores propios y la proporción de la varianza explicada por cada raíz. La primera raíz explica el 77 y 78% de la varianza en el caso de ABUNDANCIA y PRESAU, respectivamente.

Cuadro 19a.- Medias de las variables canónicas por grupos de muestras en profundidad. Análisis de Discriminantes Canónicos del lago El Sol, con ABUNDANCIAL-5.

GRUPO	RAI21	RAI22	RAI23	RAI24	RAI25
1:0	-1.7634	-0.3731	1.5077	0.0509	0.0315
2:1	-1.0168	-0.1456	-0.6534	-0.2286	0.1425
3:2	-0.1159	0.4344	-0.1134	0.2851	-0.3546
4:3	-0.3398	0.4063	-0.1865	0.2020	-0.1357
5:4	1.2409	0.8484	0.4320	-0.6403	-0.0038
6:5	2.6683	0.5161	-0.1332	0.6297	0.4453
7:10	2.2730	-0.8331	0.5433	0.0940	0.0718
8:14	2.6232	-1.2358	-0.5814	-0.2302	-0.2899

La figura 21 (p. 97), muestra el diagrama de dispersión de las dos primeras raíces canónicas extraídas. Del lado izquierdo se encuentran las estaciones superficiales con alto contenido de grava. En el derecho y abajo las estaciones de fondo con alto contenido de lodo, y en el derecho arriba las estaciones de profundidades medias (4-5 m), con alto contenido de lodo. Así, la primera raíz es el reflejo de la profundidad y los sedimentos, mientras que la segunda raíz parece reflejar un débil efecto de la profundidad. El cuadro 23 (p.96) muestra las distancias de Mahalanobis calculadas entre los grupos definidos por la profundidad. Puede observarse, en general, que las distancias son progresivamente mayores entre la superficie y el fondo, y que la distancia es mínima entre profundidades adyacentes. Sin embargo, también puede apreciarse que hay mayor similitud entre el grupo 1 (0 m) con el grupo 4 (3 m) que con el grupo 3 (2 m), y con el grupo 7 (10 m) que con el 6 (5 m).

Cuadro 19b.- Medias de las variables canónicas por grupos de muestras en profundidad. Análisis de Discriminantes Canónicos del lago El Sol, con PRESAAU1-5.

GRUPO	RAI21	RAI22	RAI23	RAI24	RAI25
1:0	-1.6368	-0.6826	0.4041	0.0710	0.4714
2:1	-1.1728	0.4171	0.5001	0.0902	0.0907
3:2	-0.1472	0.3821	-0.0639	-0.0601	0.0907
4:3	-0.3537	0.3599	-0.0855	0.4205	-0.1100
5:4	1.6495	0.4142	0.3764	0.4925	-0.2228
6:5	2.2126	0.8917	0.6091	-0.1791	0.4137
7:10	2.2879	-0.8319	0.0308	-0.4426	-0.2043
8:14	2.4143	-1.1427	-0.9165	0.3163	0.2473

Finalmente, el ADC se llevó a cabo utilizando también a la variable TIEMPO para resolver una posible progresión de la vegetación. En el cuadro 24h,c (p. 97, 98) se observan  $\lambda$  parciales sumamente grandes para todas las variables; el cuadro 24c muestra que solo la primera raíz es significativa y que está muy correlacionada con la ABUNDANCIAS.

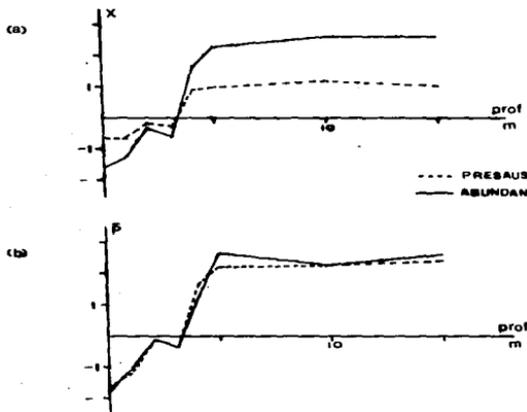


Figura 20.- a) Promedios de los grupos definidos por la variable PROFUNDIDAD (abscisas) sobre el CP ABUNDANCIA y PRESAUI, y b) sobre los pesos calculados por el análisis de discriminantes canónicos. Nótese la similitud del comportamiento de los datos de presencia-absencia y de abundancia al calcular los pesos. El comportamiento asintótico implica una estabilización en la estructura de la comunidad.

Estos resultados indican que la función TIEMPO tiene una escasa o nula potencia discriminatoria, por lo que la vegetación es afectada por el tiempo, pero en forma mínima.

Cuadro 20a.- Prueba de significancia para las raíces canónicas del modelo. G.L.= 7,95 para todas las pruebas de F. Análisis de Discriminantes Canónicos. Lago El Sol.

VARIABLE	$\lambda$ WILKS	$\lambda$ PARC.	F AL QUITAR	P	TOLER.	1-TOLER R CUADR
ABUND1	0.4768	0.3156	29.4250	0.0000	0.8773	0.1226
ABUND2	0.1727	0.8711	2.0068	0.0620	0.9973	0.0026
ABUND3	0.1751	0.8591	2.2266	0.0385	0.9742	0.0257
ABUND4	0.2117	0.7107	5.5235	0.0000	0.9221	0.0778
ABUND5	0.1958	0.7686	4.0848	0.0005	0.9379	0.0620

Cuadro 20b.- Prueba de significancia para las raíces canónicas del modelo. G.L.= 7,95 para todas las pruebas de F. Análisis de Discriminantes Canónicos. Lago El Sol, México.

VARIABLE	$\lambda$ WILKS	$\lambda$ PARC.	F AL QUITAR	P	TOLER.	1-TOLER R CUADR
PRESAU1	0.4873	0.3319	27.3068	0.0000	0.8581	0.1418
PRESAU2	0.2024	0.7994	3.4052	0.0027	0.9678	0.3221
PRESAU3	0.2158	0.7495	4.5344	0.0002	0.9149	0.0850
PRESAU4	0.2108	0.7675	4.1109	0.0005	0.9281	0.0718
PRESAU5	0.1824	0.8866	1.7349	0.1100	0.9856	0.0143

Cuadro 21a.- Prueba de  $X^2$  con remoción sucesiva de raíces. Análisis de Discriminantes Canónicos de la vegetación algal, Lago El Sol, México. Datos de ABUNDANCIAL-5.

RAÍZ REMOVIDA	VALOR PROPIO	Rcan	$\lambda$ WILKS	$X^2$	G.L.	P
0	2.4526	0.8428	0.1505	188.43	35	0.0000
1	0.3519	0.5192	0.5196	65.13	24	0.0000
2	0.2238	0.4277	0.7025	35.13	15	0.0023
3	0.1094	0.3141	0.8598	15.02	8	0.0586
4	0.0482	0.2146	0.9539	4.69	3	0.1957

Cuadro 21b.- Prueba de  $X^2$  con remoción sucesiva de raíces.  
Análisis de Discriminantes Canónicos de la  
vegetación algal, Lago El Sol, México. Datos de  
PRESAUL-5.

RAÍZ REMOVIDA	VALOR PROPIO	Rcan	$\lambda$ WILKS	$X^2$	G.L.	p
0	2.3753	0.8388	0.1618	181.22	35	0.0000
1	0.3965	0.5328	0.5461	60.18	24	0.0000
2	0.1808	0.3913	0.7627	26.95	15	0.0291
3	0.0801	0.2724	0.9006	10.41	8	0.2372
4	0.0279	0.1647	0.9728	2.73	3	0.4336

Cuadro 21c.- Matriz de la estructura de los factores.  
Correlaciones entre variables y raíces canónicas.  
Análisis de Discriminantes Canónicos de la  
vegetación, Lago El Sol, México.

VARIABLE	RAÍZ1	RAÍZ2	RAÍZ3	RAÍZ4	RAÍZ5
ABUNDAN1	0.8391	-0.0603	0.4156	-0.3358	-0.0840
ABUNDAN2	0.126	-0.1234	0.5382	0.8221	0.1292
ABUNDAN3	-0.054	-0.4821	0.1451	-0.2876	0.8135
ABUNDAN4	-0.1712	0.4933	0.7277	-0.4426	0.0408
ABUNDAN5	0.1161	0.6279	-0.3145	0.2179	0.6683

Cuadro 22a.- Coeficientes estandarizados para las variables  
canónicas. Análisis de Discriminantes Canónicos.  
Vegetación algal, lago El Sol, México. Datos de  
ABUNDANCIA1-5.

VARIABLE	RAÍZ1	RAÍZ2	RAÍZ3	RAÍZ4	RAÍZ5
ABUNDAN1	1.0424	-0.0277	0.1827	-0.1358	-0.0256
ABUNDAN2	0.0403	-0.1211	0.5722	0.8029	0.1101
ABUNDAN3	-0.1554	-0.5876	0.1407	-0.2968	0.7417
ABUNDAN4	-0.4475	0.5241	0.6868	-0.3697	0.0275
ABUNDAN5	0.3398	0.7031	-0.3042	0.2074	0.5671
V. PROPIO	2.4526	0.3519	0.2238	0.1094	0.0483
ACUMUL. $\lambda$	76.9759	88.0218	95.0484	98.4845	100.00

Cuadro 22b.- Coeficientes estandarizados para las variables canónicas. Análisis de Discriminantes Canónicos. Vegetación algal, lago El Sol, México. Datos de PRESAU1-5.

VARIABLE	RAÍZ1	RAÍZ2	RAÍZ3	RAÍZ4	RAÍZ5
PRESAU1	1.0471	-0.0761	0.1582	0.0884	-0.1742
PRESAU2	-0.2543	-0.4981	0.6920	-0.4934	0.0045
PRESAU3	-0.4369	0.5416	0.5238	0.3231	0.4795
PRESAU4	0.3557	0.6861	0.3202	-0.1883	0.4849
PRESAU5	0.1357	-0.3724	0.3245	0.7445	0.4412
V. PROPIO	2.3753	0.3965	0.1808	0.0801	0.0279
ACUMUL. %	77.6048	90.5602	96.4683	99.0881	99.99

Cuadro 23.- Distancias cuadráticas de Mahalanobis. Análisis de Discriminantes Canónicos. Vegetación algal. Lago El Sol, México.

GRUPO	1:0	2:1	3:2	4:3	5:4	6:5	7:10	8:14
1:0	0.000							
2:1	2.202	0.000						
3:2	4.288	2.116	0.000					
4:3	3.402	1.262	0.329	0.000				
5:4	11.89	8.062	3.542	4.114	0.000			
6:5	23.07	16.34	9.183	10.09	4.628	0.000		
7:10	17.84	13.87	8.582	9.626	4.808	3.087	0.000	
8:14	23.08	15.81	11.62	12.97	8.145	4.930	1.935	0.000

Cuadro 24a.- Medias de las variables canónicas. Análisis de Discriminantes Canónicos. Datos de ABUNDANCIAL-5. Agrupamiento en el tiempo.

GRUPO	RAÍZ1	RAÍZ2	RAÍZ3	RAÍZ4	RAÍZ5
1:1	-0.4573	0.2515	-0.4644	-0.3807	-0.0287
2:3	-0.0464	0.4394	-0.1943	0.4051	0.2284
3:4	0.2896	-0.5384	-0.0806	-0.0742	0.0339
4:5	-0.0100	0.0459	0.0683	-0.1101	-0.2536
5:6	0.4434	-0.3255	-0.3108	0.2680	0.0465
6:7	0.3870	-0.1120	-0.0253	-0.2482	0.1132
7:8	0.4551	0.0759	0.7420	0.0973	-0.1953
8:9	-0.0570	2.4134	-0.0344	-0.0271	-0.0670
9:10	-1.5829	-0.2226	0.8067	0.1207	0.5717
10:11	2.1642	0.5022	0.2375	0.3631	0.5139

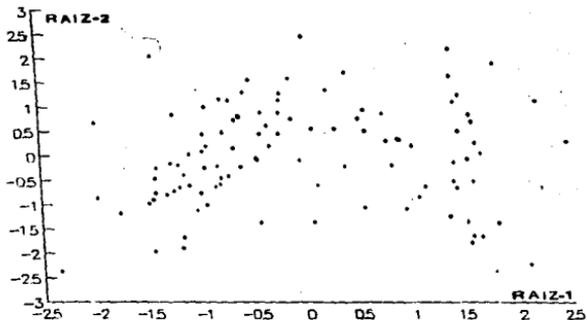


Figura 21.- Análisis de Discriminantes Canónicos. Se grafican las raíces canónicas 1 y 2. A la izquierda muestras de superficie y grava en el sustrato. Derecha abajo muestras de fondo. Derecha arriba muestras de media profundidad. Ambas raíces reflejan al gradiente profundidad.

Cuadro 24b.- Prueba de significancia para las variables en el modelo. ADC. Datos de ABUNDANCIAL-5.

VARIABLE	$\lambda$ WILKS	$\lambda$ PARCIAL	F AL REMOVER	P	TOLER.	R <sup>2</sup>
ABUNDAN1	0.5184	0.8045	2.5103	0.0126	0.9871	0.013
ABUNDAN2	0.4555	0.9155	0.9532	0.4836	0.9967	0.003
ABUNDAN3	0.5071	0.8224	2.2305	0.0265	0.9893	0.011
ABUNDAN4	0.4895	0.8519	1.7954	0.0793	0.9927	0.007
ABUNDAN5	0.5304	0.7862	2.8091	0.0058	0.9775	0.022

Cuadro 24c.- Prueba de  $X^2$  con remoción sucesiva de raíces.  
ADC. Datos ABUNDANCIAL-5.

RAÍZ REMOVIDA	VALOR PROPIO	Rcan	$\lambda$ WILKS	$X^2$	G.L.	p
0	0.4395	0.5525	0.4170	86.135	45	0.0002
1	0.2826	0.4694	0.6004	50.245	32	0.0211
2	0.1554	0.3667	0.7701	25.723	21	0.2173
3	0.0686	0.2534	0.8898	11.491	12	0.4873
4	0.0515	0.2214	0.9509	4.952	5	0.4217

Cuadro 24d.- Coeficientes estandarizados para las variables  
canónicas. ADC. Datos de ABUNDANCIAL-5.

VARIABLE	RAÍZ1	RAÍZ2	RAÍZ3	RAÍZ4	RAÍZ5
ABUNDAN1	-0.6336	-0.3174	0.5412	0.4503	0.1141
ABUNDAN2	-0.0213	0.2352	0.4907	-0.5892	0.6028
ABUNDAN3	-0.3431	0.7125	-0.3540	0.3735	0.3495
ABUNDAN4	0.1596	0.6264	0.5490	0.0666	-0.5313
ABUNDAN5	0.7913	-0.0706	0.3116	0.4685	0.3542
V. PROPIO ACUMULADA	0.4396 44.051	0.2826 72.378	0.1554 87.954	0.0686 94.832	0.0516 100.00

## IX) DISCUSIÓN

### 1) Limnología.

#### a) Limnología Regional.

Al incidir en la dinámica de la masa de agua las variaciones en el área superficial influyen tanto en las actividades humanas como en los seres vivos que se desarrollan en las orillas y dentro del embalse. Como ejemplos del primer caso están los desarrollos turísticos cuyos embarcaderos pueden o no servir como tales; las salidas hacia los lagos de los drenajes municipales que pueden quedar periódicamente expuestas; el uso de la tierra antes inundada para uso agrícola y su posterior inundación. En el segundo caso, la variación del volumen y los cambios en la dinámica física y química del cuerpo de agua afectan la composición y distribución de la flora y la fauna ribereña; la composición y migraciones verticales del plancton; las migraciones horizontales y verticales de los peces, sus sitios de anidación y sus ciclos de vida, por mencionar sólo algunos ejemplos obvios.

Hasta donde pudo apreciarse, cuando El Sol reduce su nivel quedan expuestas las poblaciones de hidrófitas que poblan la zona litoral. Dichas poblaciones desaparecen de las áreas expuestas y "migran" hacia la zona inundada hasta las profundidades adecuadas. Cuando el nivel se recupera, puede pasar mucho tiempo (varios años) para que se restablezcan dichas poblaciones debido a la escasez de nutrientes que caracterizan al lago. Debido a esta dramática perturbación cíclica, las zonas someras pueden quedar libres de organismos durante varios meses y presentar una menor diversidad de especies que las zonas de mayor profundidad. Este comportamiento implícito en las figuras 14 y 15 (p. 76 y 77), demuestra que el valor de importancia propuesto (EM) funciona como un buen descriptor de la comunidad.

Los cambios de nivel también pueden afectar a la profundidad de la zona eufótica y a la intensidad luminosa del fondo, de manera que, en profundidad, la diversidad también es afectada así como la composición y estructura de la comunidad. Este comportamiento se aprecia claramente en la sección ecológica del presente trabajo (más adelante).

Efectos similares del cambio de nivel pueden esperarse en Chapala. Cuando incrementa su nivel, este lago turbio (Dávalos *et al.*, 1989) se aclara, los embarcaderos vuelven a funcionar como tales, aumenta la productividad primaria y, en consecuencia, la producción piscícola. Estos

hechos atraen al turismo, y el aumento en el nivel del agua repercute en beneficios económicos para la población y ecológicos para los organismos acuáticos, aún cuando las comunidades fitobentónica y fitoplanctónica estarán limitadas a las zonas someras con mayor iluminación.

En lo que toca a la calidad del agua de los lagos, Schindler (en Likens y Borrmann, 1974), propone una relación directa entre el tamaño de la cuenca de drenado de un lago y la concentración de sólidos suspendidos y de sales orgánicas e inorgánicas disueltas en el agua. Las sales disueltas determinan en parte el color del agua. Los sólidos suspendidos determinan también el color e influyen más fuertemente la transparencia o profundidad que puede alcanzar la radiación que ingresa al lago. En los lagos muy turbios la zona iluminada se limita a la capa superior del agua.

En los Cuadros 5 y 6 (p. 60, 61), puede verse que los lagos con una cuenca de drenado grande y erosionada como son Chapala y Cuitzeo muestran altas concentraciones de sales disueltas, sólidos suspendidos y producción primaria, mientras que los lagos con cuenca de drenado menor y de roca volcánica sólida, poco erosionable como El Sol, muestran aguas claras, con pocas sales disueltas y poca producción primaria. A su vez, tratándose de cuencas cerradas, como las de Pátzcuaro, Cuitzeo y los lagos maarl de Puebla, la evaporación produce un aumento en la concentración de las sales disueltas.

Los lagos profundos dentro de cuencas de drenado grandes, como Alchichica, pueden presentar altas concentraciones de sales inorgánicas pero bajas de sustancias orgánicas y sólidos suspendidos, por lo que sus aguas se presentan claras a pesar de su alta salinidad. Estas situaciones extremas influyen de manera contrastante en la dinámica del agua y de los organismos. Las altas concentraciones de nutrientes en Chapala (Limón y Lind, 1990) favorecen su productividad, pero la alta turbidez impide el crecimiento del fitoplancton, por lo que su productividad primaria recae fundamentalmente en colonias de bacterias adheridas a las partículas suspendidas. En El Sol, la transparencia del agua favorece los procesos fotosintéticos, pero la escasez de nutrientes limita la productividad, la cual recae principalmente en las algas bentónicas. Esta situación se da también en Alchichica, sólo que aquí la alta concentración de sales restringe la diversidad biológica.

En los lagos maarl de Puebla, investigadores de la ENEP-I (UNAM; *inéd.*), han elaborado un interesante estudio que muestra a estos lagos como grandes cuencas de evaporación

en las que las sales disueltas alcanzan concentraciones muy altas, llegando incluso a precipitarse los carbonatos formando "arrecifes" calcáreos cerca de las orillas. También muestran cómo las variaciones meteorológicas locales producen cambios en las concentraciones iónicas del agua. Sus resultados sugieren que con todo y encontrarse dentro de la misma cuenca, las características del agua de los lagos no son iguales.

Estos resultados indican que es posible llevar a cabo una regionalización de los sistemas lacustres nacionales tomando como marco de referencia a las variables relacionadas en forma directa con la productividad y con el contenido de electrolitos en el agua.

#### **b) Ordenación de los Sitios Mediante las Variables Físicas y Químicas.**

Las correlaciones de la precipitación (PP) con el O<sub>2</sub> (0.619), con el NO<sub>2</sub> (-0.5264), con el NO<sub>3</sub> (0.5299), y nitrógeno total (NTOT) (0.4335), dejan ver que la precipitación influye directamente sobre los procesos metabólicos del agua o ciclos biogeoquímicos. La adecuación del ambiente acuático es afectada a través del balance de calor dada la relación entre las temperaturas máxima del aire/mínima del aire (TMAX/TMIN) con la PP (-0.4596), de manera que a mayor PP menor TMAX y/o mayor TMIN. Esto implica que la lluvia amortigua los cambios térmicos extremos que a su vez afectan a las características fisicoquímicas del agua, como lo expresan las correlaciones entre TMIN y dureza (DZA: 0.4062), temperatura media del aire (TMED) y pH (0.406), y TMIN y pH (0.3943).

Los diagramas de dispersión de la figura 8 (p. 67) permiten apreciar la formación de grupos estacionales de los muestreos mensuales. El componente CP1 es un contraste entre PP y la conductancia (COND), definiendo un gradiente. Los meses de abril y octubre se encuentran en los extremos del gradiente (margen superior), y en la figura 6 (p. 48) muestran valores similares de precipitación al inicio y al final de las lluvias. Las conductancias mínima y máxima se presentan en mayo y septiembre, con precipitación similar, indicando la acumulación de sales en el lago por efecto de la precipitación.

El componente CP3 muestra un gradiente de conductancia directamente relacionado con las sales inorgánicas y el nitrato disueltos. En un extremo del gradiente están los meses de abril, mayo y octubre que coinciden con los valores mínimos en la relación SO<sub>4</sub>/DZA, lo cual se debe a una disminución relativa de los sulfatos respecto a los cationes Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup> y Fe<sup>++</sup>. Tal

decremento puede darse a partir de un aumento en bicarbonatos y carbonatos. En el otro extremo están los demás meses, entre ellos julio, coincidiendo con los valores máximos de la relación  $SO_4/DZA$  y cuando se presenta el máximo de sulfatos debido a su lixiviación del cráter. Esto implica un aumento relativo de sales de  $Na^+$ ,  $Ca^{++}$  y  $NH_4^+$ , de las cuales las dos primeras son muy escasas en el lago. Este fenómeno indica un incremento de las sales nutritivas disueltas que conllevan a un incremento en la productividad primaria. Sin embargo, su vinculación con la relación  $SO_4/DZA$  no es muy obvia.

Por su parte, el componente CP2 muestra un gradiente de pH correlacionado con las temperaturas del agua (TEMP) y máxima del aire (TMAX). Esta relación pudiera indicar el efecto de la temperatura sobre la producción (metabolismo del agua) y solubilidad de los gases, por lo que relaciona la productividad y los balances de materia y energía en el lago. En los extremos de este gradiente cíclico se encuentran los meses de abril y junio, que corresponden con el máximo de fotosíntesis bruta y el mínimo de fotosíntesis neta, respectivamente (Banderas *et al.*, 1991). Así, en el diagrama de dispersión de la figura 8 (p. 67), se separan dos grupos. El de la derecha abajo constituido por los meses que comprende el periodo desde el inicio y aumento de la precipitación en abril, hasta el pico de agosto. Este pico coincide con el máximo de clorofila *a* y fotosíntesis neta y el mínimo de respiración.

El grupo de la izquierda arriba sobre el CP2, abarca los meses de septiembre a abril del siguiente año, implicando un máximo de respiración en septiembre. Este comportamiento permite dividir al año en dos épocas: la primera mitad con una mayor productividad primaria a partir de la primavera hasta el máximo de las lluvias; la segunda mitad de mayor productividad secundaria y gastos altos de energía de mantenimiento de la comunidad, comprende desde el máximo de precipitación hasta la primavera siguiente. Este comportamiento indica el desfaseamiento entre la biomasa máxima de productores primarios y la máxima de consumidores primarios.

En agosto (alta precipitación), la relación máxima  $N:P > 23$  indica que en esta época el fósforo se convierte en el factor limitante de la productividad, justo cuando ésta alcanza su máximo valor. Esto permite suponer que las sales aportadas por las lluvias favorecen la productividad primaria, que incrementa la producción de  $O_2$  y disminuye la de  $CO_2$ , aumentando el pH y asimilando fósforo hasta que su reducción limita la productividad primaria. Posteriormente predominan los procesos respiratorios con alta producción de  $CO_2$  y abatimiento

del pH. Las posiciones relativas de abril de 1982 y abril de 1983 en las figuras 8 a 10 (p. 67 a 69) indican que el proceso es cíclico pero su comportamiento en un año no es exactamente igual al precedente ni al posterior. Las causas de esta desigualdad se relacionan con el comportamiento cíclico climático global mostrado en la figura 2 (p. 24), en la que se puede apreciar que el año de estudio presentó un gran déficit hídrico comparado con el año anterior y el posterior.

### c) Limnobiología.

#### i) Flora Bentónica.

En El Sol, la dominancia de clorofitas filamentosas y la abundancia de diatomeas epifitas pedunculadas no parece relacionarse con la concentración de nutrientes, sino más bien puede deberse a factores tales como el pH ligeramente ácido del lago, como parece demostrarlo el trabajo de Howell *et al.* (1990) en lagos canadienses afectados por la lluvia ácida, donde se observó una proliferación de algas verdes filamentosas junto con una disminución de la productividad de las cianofitas y de las diatomeas. El epilíton responde negativamente a los bajos niveles de carbono inorgánico disuelto, mientras que el metafiton se ve facilitado por la acidificación pero disminuye cuando la profundidad y la pendiente son grandes.

Como en el caso de El Sol, Vinson y Rushforth (1989) observaron que las diatomeas presentan su máxima diversidad a pH circumneutro, pero podrían verse inhibidas por la escasez de sílice en el agua.

La escasez de kaolinita y fósforo ( $PO_4$ ) en El Sol explica la baja diversidad de cianofitas y diatomeas, mientras que las clorofitas en el bentos y las peridinales en el plancton se ven beneficiadas por estas condiciones (cf. Burkholder, 1991). Un incremento de volumen implica una mayor disponibilidad de espacio colonizable debido a las zonas recientemente inundadas y al relajamiento espacial de las colonias, pero la dilución genera bajas concentraciones de nutrientes que pueden explicar la escasez de macroalgas en las zonas recientemente inundadas del lago.

Las cianofitas, que deberían tomar ventaja a altas concentraciones de nutrientes, son incapaces de competir por la luz y el espacio conforme se desarrollan las algas verdes filamentosas. Esto explica el predominio de algas verdes en el fitobentos de El Sol.

Acorde con Cattaneo (1987), un valor alto de la relación N:P (déficit de fósforo) limitaría

el desarrollo de las cianofitas fijadoras de nitrógeno; mientras que uno bajo (déficit de nitrógeno) las favorecería. En El Sol es el nitrógeno el factor limitante, lo que debería favorecer el desarrollo de las cianofitas, pero al parecer la temperatura del agua no es la óptima para ellas (cf. Vinson y Rushforth, 1989; Snoeijs y Prentice, 1989).

Otro factor que puede jugar un papel importante es la temperatura, puesto que se ha observado que al aumentar ésta, las abundancias relativas y la diversidad de las especies van cambiando siguiendo la sucesión: Diatomeas-> Clorofitas-> Cianofitas, dentro de los intervalos de temperatura: 7 a 25° C -> 25 a 35° C -> 30 a 40° C (Vinson y Rushforth, 1989; Snoeijs y Prentice, 1989). La temperatura del agua de El Sol presenta valores adecuados para el óptimo desarrollo de las diatomeas, pero las inhiben el pH y la falta de sílice, lo que beneficia a las clorofitas. Las cianofitas, por su parte, están muy lejos de su ámbito óptimo.

Por su parte, la iluminación no parece ser un factor limitante en El Sol. Al contrario, a temperaturas menores de 20° C la intensidad de iluminación óptima cae por abajo de los 150  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Dauta *et al.*, 1990). De incrementarse la temperatura en el lago aumentarían las tasas fotosintéticas pero la productividad estaría limitada por los nutrientes, y viceversa, de incrementarse los nutrientes la limitante sería la temperatura. La intensidad de compensación de algunas subcomunidades epifíticas se encuentra entre los 20 y 25  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Carlton y Wetzel, 1987), por lo que inclusive las especies de las zonas más profundas del lago (vg. *Nitella*) encuentran buenas condiciones luminosas.

Según Cattaneo (1987 y 1990), los nutrientes son menos útiles para explicar la variación de la biomasa del perifiton que la del fitoplancton. La concentración de clorofila del perifiton que crece sobre sustratos artificiales introducidos en ríos y canales, muestra una alta correlación con la velocidad de la corriente y con la concentración de fósforo. A los grados tróficos mayores corresponden *Cladophora*, *Ulothrix*, *Spirogyra* y *Oedogonium*, dado que a mayor disponibilidad de recursos mayor tamaño individual, de aquí que las algas verdes son fuertes competidoras por luz y espacio puesto que crecen rápidamente y acaban dominando en la comunidad. Las cianofitas deberían de tomar ventaja a altas concentraciones de nutrientes, pero son incapaces de competir por la luz y el espacio conforme se desarrollan las algas verdes filamentosas. Sin embargo, se ha observado que la proporción de cianofitas coloniales se incrementa al aumentar la relación N:P, pero en los sedimentos esta relación varía respecto a la del agua, además de que

las cianofitas presentan heterocistos con los que son capaces de fijar nitrógeno, por lo que tal relación no parece tener valor predictivo en el caso del flocobentos (Cattaneo, 1987).

El que más de la mitad de las especies registradas en el lago sean nuevos registros para México, lo explican tres aspectos:

1) La predominancia de las Chaetophoraceae en esta comunidad permite concluir que han sido pocos los estudios sobre flocobentos realizados o publicados en el país. Además, a reserva de que se confirme, *Aphanochaete* y *Thamniochaete* junto con *Elatine brachysperma* pueden considerarse atípicos de las aguas tropicales regionales, demostrando mayor afinidad por las aguas oligotróficas de las zonas templadas.

2) Los rasgos fisiográficos de la cuenca juegan un papel importante, dado que determinan un clima poco habitual en un país eminentemente tropical y semiárido en su mayor porción.

3) Finalmente, la mayoría de los estudios flocobentísticos previos han sido realizados en las zonas central y sureste del territorio nacional en donde imperan los climas cálidos. Esto sugiere que un incremento en los estudios de este tipo elevaría rápidamente el número de especies que se encuentran en el país.

De la comparación de El Sol con los lagos altoandinos destacan dos aspectos. El primero es la alta diversidad algal por unidad de superficie en El Sol respecto a los Andes, considerando que el primero presenta una superficie de 24 ha contra las  $8.5 \times 10^6$  ha del lago Titicaca.

El segundo aspecto es que se fortalece la afinidad de la flora de El Sol con la flora de las regiones templadas y, más específicamente, con la neártica. Sin embargo, la ausencia en la zona andina de los tres géneros mencionados arriba puede deberse a que no encontraron sitios para establecerse, puesto que en El Sol *Aphanochaete* y *Thamniochaete* se encuentran como epifitos de segundo grado, mientras que en los Andes, Iltis (1984) menciona que aún no existe un estudio sistemático del perifiton de estos lagos.

Las diatomeas de El Sol presentaron una baja diversidad de especies respecto a la zona andina (cf. Servant-Vildary, 1982), lo cual puede deberse a la naturaleza del sustrato en ambas regiones: esquiste y granito en El Sol y roca calcárea en los Andes (Löffler, 1972). Además, las desmídias, que constituyeron el 38% de la flora andina, junto con las Chlorococcales y las Cyanophyta presentaron mayor diversidad de géneros y especies que en El Sol.

A nivel de especies, 14 de ellas (22% de la flora de El Sol, excluyendo diatomeas)

estuvieron presentes en los Andes. Esto es, la flora de El Sol presentó mayor similitud a nivel de géneros con la flora andina, pero mayor parecido a nivel de especies con la flora tropical mexicana conocida. Estos resultados implican el origen común de las floras algales norte y sudamericana, pero con una divergencia evolutiva determinada por la separación geográfica entre ellas, siendo la de El Sol más afín con la flora algal neártica que con la neotropical. Sin embargo, Löffler (1972), afirma que existe una gran similitud entre las floras fitoplanctónicas de los lagos altos de Centroamérica y la porción norte de los Andes, con base en la presencia común de *Peridinium* (*P. willet* y *P. volzii*), *Botryococcus brunii* y *Dinobryon spp.* Estos lleva a concluir que es necesario realizar el estudio del perifiton andino, el cual pudiera funcionar mejor delineando las relaciones biogeográficas entre estas regiones.

Sobre el relativo aislamiento biogeográfico en el que se encuentra El Sol respecto a las grandes áreas de radiación adaptativa de las especies algales neárticas, cabría mencionar que acorde con Proctor (1980), *N. gracilis* tiene una distribución pantropical y al parecer se encuentra bien representada en México (cf. Ortega, 1985). En zonas aisladas, tiende a presentar combinaciones no usuales de caracteres, lo que efectivamente se observó en El Sol, ésto es, llegó a presentar individuos submonóclicos, diferente número de células dactilares y ramificaciones peculiares.

En general, pudo apreciarse que las zonas arenosas, someras y con pendiente leve, presentaron menor diversidad de especies filamentosas con dominancia de las especies epipélicas. Se observaron desviaciones a este comportamiento en la pequeña rada ubicada en el margen suroeste del lago y en las zonas rocosas. Esto se debe, probablemente, a la disminución de la velocidad de la corriente en estas zonas, lo que favorece la deposición de las diásporas.

Si la diversidad de epifitas se comporta como una función normal respecto a la velocidad de la corriente, ésto podría explicar el máximo de diversidad a los 4 m de profundidad, hecho apoyado por la distribución que mostraron las colonias de la epifita *Aphanochaete repens* (Banderas, 1984 y 1988).

#### ii) Reproducción y Fenología.

La distribución temporal de los procesos reproductivos (Banderas, 1984), permite ver que la producción de diásporas se presentó durante todo el año, hecho que coloca a la comunidad

dentro de la clase Ephemerophyceae de Feldman (en Round, 1981). Además, se puede apreciar que los máximos de la frecuencia de reproducción se presentaron en abril y noviembre (cf. Banderas, 1988). Considerando que las oedogoniales fueron las que con mayor frecuencia se reprodujeron y comparando esta observación con la de Tiffany (1930), se deduce que las oedogoniales en El Sol presentan las máximas frecuencias de reproducción un mes antes (abril) y un mes después (noviembre) que las comunidades de las zonas templadas.

Este fenómeno indica que la fenología de las comunidades dulceacuícolas varía latitudinalmente y que puede estar regulada preponderantemente por el fotoperiodo y secundariamente por cambios de temperatura y pH del agua, que a su vez están relacionadas con los procesos metabólicos del lago. En las figuras 8 y 10 (p. 67 y 69) se observa sobre el componente PC2 que los meses de abril y noviembre coinciden sobre el gradiente de temperatura del agua, pH y temperatura máxima del aire. El pH está correlacionada con el metabolismo de la comunidad en la masa de agua; la temperatura del agua afecta fuertemente las tasas metabólicas en este lago templado; mientras que la temperatura del aire determina a la anterior así como al fotoperiodo, de manera que éste y la temperatura pueden ser los factores gatillo que disparan los procesos de reproducción en las comunidades algales de los lagos alpinos tropicales.

Los procesos de reproducción sexual se presentaron principalmente en las oedogoniales y en *Nitella* mientras que en *Zygnema* fue muy frecuente la producción de acinetos (Banderas, 1988). A pesar de la estacionalidad en los procesos reproductivos en El Sol, característica de las comunidades templadas, la comunidad algal presentó reproducción durante todo el año, demostrando con esto un comportamiento característico de las selvas tropicales (Wolda, 1987; van Schaik *et al.*, 1993). Al parecer, la alta frecuencia de reproducción en las Oedogoniales se debe a los bajos niveles de nitrógeno en el agua.

Esta conducta comunitaria pudiera representar la respuesta adaptativa a dos periodos estacionales. Por una parte, el pico de abril y mayo permite producir bastante diáspora que posteriormente se desarrolla aprovechando el aumento de nutrientes en el lago por efecto de las lluvias. Esta es una fase autotrófica del lago. Una vez alcanzado el pico de producción de manera simultánea al pico de las lluvias en agosto (Banderas *et al.*, 1991), viene un breve periodo de estabilidad y posteriormente el decaimiento de las poblaciones de productores primarios por efecto del agotamiento de nutrientes y del pastoreo por los productores secundarios. Durante estas

fases predominan los procesos respiratorios sobre los fotosintéticos, aumenta el  $\text{CO}_2$  y disminuyen el  $\text{O}_2$  y el pH. Esta es una fase heterotrófica. Cabría esperar que la máxima frecuencia de reproducción del zooplankton se diera durante los meses de junio y julio, a partir de los cuales existe suficiente biomasa primaria para su posterior desarrollo durante agosto y septiembre.

La curva de concentración de clorofila fitoplanctónica en el tiempo (González, 1984), indica que posteriormente sobreviene la mortandad de productores secundarios al agotarse los productores primarios y los nutrientes para éstos. La descomposición de los restos produce un incremento secundario de nutrientes, lo cual es aprovechado por la comunidad algal a través de un segundo pico de reproducción en noviembre. Puede suponerse que parte de esta diáspora germina y parte se deposita en el sustrato para resistir las condiciones adversas del invierno, cuyas bajas temperaturas eliminan a una porción de la comunidad produciendo un incremento de amonio al principio del invierno (cf. Banderas *et al.*, 1991). Estos nutrientes serían poco utilizados por los productores primarios (cuya diáspora no germina o lo hace muy lentamente por efecto de la baja temperatura), y su concentración se mantiene relativamente alta, hasta la primavera siguiente cuando el incremento de temperatura y fotoperiodo dispara el primer pico anual de reproducción.

La relación entre la suma de la fracción de muestras que presentaron especies en proceso de reproducción sexual respecto al total de muestras (105.51%), permite deducir que, en promedio, en cada muestra obtenida se encontró cuando menos a una especie en proceso de reproducirse sexualmente (Banderas 1988). Más aún, es de esperar que el número de especies con reproducción sexual aumenta en cada muestra, puesto que en las zonas someras y arenosas predominaron las zygematales epifíticas con reproducción asexual por acinetos. Esto implica una alta producción de diáspora sexual en las zonas medias y profundas, pero sobre todo en relación a las subcomunidades rizobentónica y epifítica del lago.

La producción de diáspora bentónica debe ser muy abundante para asegurar su presencia a pesar de la depredación que pueden ejercer sobre ella los abundantes anélidos (Lumbricidae) que habitan en el fondo lodoso del lago. Esto en parte puede explicar que la reproducción se presente todo el año. La figura 11 (p. 71) muestra que, en promedio anual, sobre el perfil batimétrico la concentración de oxígeno en el agua cercana al piso difiere, siendo ligeramente mayor a los 0 y a los 4 m de profundidad. Esto puede relacionarse con las tasas de producción

de oxígeno por los productores primarios bentónicos. La diferencia entre el mínimo a los 5 m y estos dos máximos es de 1.22 y 1.02 mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>, respectivamente, que en términos de fijación de carbono equivalen a 0.45 y 0.38 mg C l<sup>-1</sup> suponiendo un cociente fotosintético (O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub>) igual a uno. Esto quiere decir que a estas profundidades la fotosíntesis fija carbono en una proporción mayor que en el resto del lago, o que aquí las tasas respiratorias son menores. Justo un metro más abajo, a los 5 m, y no en la mayor profundidad, las tasas respiratorias alcanzan el máximo, implicando el consumo de oxígeno por plantas y animales, lo que pudiera relacionarse con la presencia de una mayor densidad de heterótrofos.

Las tasas fotosintéticas serían mayores a los 0 y 4m, pudiendo relacionarse a los 0 m con la fotosíntesis de las fanerógamas *Elatine* y *Eleocharis*, y sus epfitas; y a los 4 m con la fotosíntesis del conglomerado de especies algales que se encuentran hacia la parte media e izquierda de la figura 15 (p. 77). Esta profundidad corresponde con la máxima diversidad de la comunidad algal estudiada, pero considerando que la variabilidad en la concentración de oxígeno también es máxima, entonces ésta pudiera ser la zona de máxima diversidad de la comunidad total, pues la presencia de heterótrofos aquí explicaría los abatimientos extremos de oxígeno. Tal vez los heterótrofos no se encuentren permanentemente aquí, sino que emigren periódicamente y su ausencia pueda propiciar los incrementos extremos en la concentración de oxígeno. Como quiera que sea, su presencia podría generar el incremento de la diversidad algal por efecto del pastoreo, potenciado por la baja disponibilidad de nutrientes para las algas (cf. Cattaneo, 1987; Marks y Lowe, 1989; Hall y Ehlinger, 1989). La presencia de especies de crecimiento rápido (*Oedogonium*, *Stigeoclonium*), y de hábito heterotrico (Snoeijls y Prentice, 1989; Marks y Lowe, *op. cit.*) implican una respuesta a la presión que ejercen los herbívoros. Muchos de éstos pueden ser miembros del zooplancton, pues considérese que en esta profundidad pelágica se presenta la máxima productividad del fitoplancton (González-Villela, 1984).

Se ha encontrado que la biomasa algal del metafiton disminuye marcadamente cerca de las orillas y con la profundidad de una manera altamente predecible. efecto que se encuentra estrechamente relacionado con el efecto dispersor de las corrientes y la atenuación luminosa, respectivamente (Gons, 1982; Howell *et al.*, 1990), de aquí que en una porción intermedia de la zona eufótica se encuentre el máximo de biomasa flobentónica.

Esto confirma las anotaciones anteriores (Banderas, 1988) en el sentido de que en las

profundidades medias, cercanas a los 4 m, se presenta la máxima actividad de la comunidad, constituyéndose en una zona muy dinámica. En la parte superior del lago la reproducción algal es fundamentalmente vegetativa (cf. Banderas, 1988). Por arriba de ella, la predominancia de la reproducción vegetativa señala hacia una zona donde las restricciones ambientales son extremas y caracterizadas por variables físicas, como exceso de luz y cambios drásticos de temperatura. Por debajo de ella, las restricciones son de tipo mixto, de manera que la disminución de la luz restringe la fotosíntesis, mientras que la abundancia de heterótrofos reduce la concentración de oxígeno y adicionales presiones ambientales de tipo biológico (como depredación y pastoreo) sobre la comunidad algal. En cierta forma, esto reproduce las condiciones y los resultados de la dinámica de las comunidades litorales costeras, en las cuales los factores abióticos son determinantes en las condiciones ambientales de la zona supralitoral, mientras que los factores bióticos son determinantes en la zona infralitoral (Sousa, 1979), condiciones que se manifiestan en las asociaciones algales y que se reflejan en los resultados obtenidos con los componentes principales ABUNDANCIA y PRESAU y en sus diagramas de dispersión (Fig. 16a-c, p. 80).

## 2) De la Ecología de Comunidades.

### a) Representatividad del Muestreo.

La distribución de frecuencias del número de especies por muestra obtenida en el lago demostró un comportamiento que se apega a la distribución de Poisson (Fig. 12, p. 72), esto es así, porque en la distribución normal las varianzas son independientes de las medias y el rango medio es un múltiplo definido del error estándar. Ya se demostró que ni una de estas dos condiciones se cumple en la comunidad algal del lago, lo que implica, por un lado, que el muestreo fue efectivamente aleatorio en el espacio-tiempo muestral y que no existió artificio alguno que pudiera sesgar la distribución al generar una mayor representatividad de alguna fracción de la comunidad lacustre (vg. sitios mucho o poco diversos), por lo que la ubicación y la densidad de las muestras fueron las indicadas. Por otro lado, también implica que de existir una fracción mayoritaria del lago donde la riqueza de especies sea mayor o menor, su efecto en el muestreo no se detectó, lo que hubiera podido demeritar su representatividad. El diseño parcialmente aleatorizado del muestreo tuvo el objetivo de evitar patrones de este último tipo en la comunidad, al obtener una cantidad de muestras proporcional al área de cada estrato. Por lo

tanto, el número de especies por muestra implica que las zonas del lago muy ricas o muy pobres en especies abarcan áreas proporcionalmente iguales siendo común encontrar alrededor de 16 especies/muestra en su mayor porción.

Además, considerando que si el tamaño del área de la muestra es muy grande de manera que incluye a varios agregados de especies (o asociaciones), o muy pequeña, de manera que aparecen demasiadas muestras vacías, lo que en ambos casos produce una distribución aleatoria de las especies (Greig-Smith, 1983), acorde con los resultados obtenidos se puede afirmar que la técnica de muestreo seleccionada abarcó una área de muestra adecuada para detectar las agregaciones de especies. Así, las especies muestran efectivamente una agregación espacial en el lago, distribuyéndose a lo largo de todo el gradiente ambiental pero con abundancias graduales sobre dicho gradiente, lo que cambia la relación de dominancias entre especies y, por consecuencia, el sentido de la asociación (suponiendo que la frecuencia es una medida de la abundancia, aún cuando la relación entre ambas sea de tipo logarítmica; Greig-Smith, 1983). Esto es así, porque si los parches que contienen a las asociaciones son regulares, la varianza descendiendo aproximándose a la media; en cambio, si las asociaciones son contagiosas, la varianza se mantiene alta.

La varianza mayor que la media puede explicarse a través de cierta dependencia entre las observaciones, concepto denominado "contagio" por Pólya (1930; en Greig-Smith, 1983). En El Sol, existe una variación obvia de la vegetación de sitio a sitio, aparente por criterios cualitativos, ya sea que se aprecie por observación directa, o suponiéndola por efecto de las diferencias marcadas en el sustrato. Tal variación puede explicarse por la reacción de las diferentes especies a su ambiente inmediato (suelo, topografía, u otros factores ambientales). Fuera de las relaciones obvias de las especies con el sustrato, se requieren métodos cuantitativos para detectar relaciones de menor grado.

La agregación de especies permite rechazar el supuesto de la igualdad de efectos (del ambiente sobre las especies) y aceptar la alternativa de que en el lago se presenta una alta diversidad de ambientes explicada por el gradiente profundidad en homología con el gradiente altitudinal (*sensu* Pianka, 1974 y Simberloff, 1974). En otras palabras, puede pensarse que el recambio de especies en profundidad ( $H$ -diversidad) es alto, pero con una riqueza y composición de especies constante determinada por las características fisiográficas del lago. O sea que, aún

cuando arribaran propágulos de otras especies, no podrían desarrollarse debido a las restricciones ambientales ejercidas tanto por las variables físicas y químicas como por las variables bióticas.

#### b) Aspectos Biogeográficos.

Orificando la ecuación 2 (p. 110), puede observarse una curva ascendente que indica que el número de especies en el lago se incrementa conforme aumenta el número de muestras obtenidas. El último punto corresponde al número total de especies encontrado en este muestreo, pudiendo apreciarse que los puntos se adaptan perfectamente a la recta, sin llegar a observarse ninguna tendencia a la asintotización, lo que implica que cada nueva muestra obtenida habrá de contener especies no registradas previamente. Vale la pena analizar a la ordenada al origen y el exponente de la ecuación. La primera representa el número inicial o potencial de especies del cual partiría la riqueza florística de la comunidad de un lago. Este valor es muy cercano al promedio de especies por muestra (16) encontrado en la sección anterior, lo cual no es coincidencia considerando que dicho promedio es el valor más frecuente. De esta manera, en la zona alpina del Nevado de Toluca cabría esperar que cualquier cuerpo de agua contara originalmente con un mínimo de 16 especies si su superficie fuera la correspondiente a la representada por la muestra promedio.

Esta propuesta hipotética podría comprobarse estudiando detenidamente a los otros cuerpos de agua intermitentes y de diferente tamaño que comparten el cráter del volcán con El Sol, y que se conocen como las lagunas de La Luna y de La Estrella.

Por su parte, el exponente de la ecuación 2 explica la tasa de incremento en el número de especies respecto al tamaño de muestra y permite calcular el valor de S para tamaños de muestra mayores al actual. Esto es, S se duplica (= 200) cuando M es igual a 612, o sea, seis veces más muestras que las actuales o seis años de muestras iguales. Sin embargo, ésta puede ser una subestimación de la comunalidad representada en el muestreo, puesto que en las ecuaciones 1 y 2 únicamente se están considerando a las especies que aparecen en muestras sucesivas, no a las que desaparecen de la comunidad lacustre, por ejemplo *Ceratium*, *Triploceras* y *Sphaerocystis schroeteri*, de las cuales en el presente muestreo no se encontraron individuos vivos sino tan sólo los restos de los dos primeros y una referencia bibliográfica del tercero.

Para las 112 muestras, el número de especies encontradas es 100. Para 200 muestras, el

número de especies debe ser 129; para 400 muestras, 170 especies. Cada duplicación del muestreo incrementa en un 32% el número de especies encontradas. A partir de la muestra 20 (con 53 especies presentes) aparece una especie nueva por muestra; a partir de la 400 se requiere 7 muestras por especie nueva; etc. La tasa de aparición de especies está dentro de los valores encontrados en otras comunidades, aunque es relativamente alto, situado entre las tasas de la vegetación terrestre de las Islas Galápagos y de las aves terrestres y acuáticas que anidan en las Islas del Golfo de Guinea (Pianka, 1974, Tabla 8.1; Diamond y May, 1981), lo que implica una alta tasa de llegada de especies algales al lago El Sol. Tales especies pueden proceder de las tierras bajas tropicales, lo que implica una estancia efímera en el lago debido a las restricciones ambientales, o de floras alpinas vecinas originarias tanto del norte como del sur (Neárticas y Neotropicales) que se desplazan "saltando" sobre las "islas" representadas por las cúspides más altas de las cadenas montañosas. No todas las especies que llegan pueden establecerse en el lago, no a menos que este tuviera un origen muy reciente y estuviera en franco proceso de colonizarse.

Pero el lago tiene al menos 5000 años, por lo que resulta evidente que el sistema debe estar cercano a la saturación o de plano en ella. De ser así, los resultados de esta sección con una  $r = 0.38833$  implica una alta tasa de llegada y extinción de especies, para mantenerlas con un número cercano a la saturación. Este valor alto de  $r$  es factible si se acepta que el lago constituye una isla relativamente pequeña pero relativamente cercana a la "masa continental" principal desde donde inmigran el mayor número de especies ocasionales: las zonas bajas de la región, lo que explica su mayor similitud a nivel de especies con la flora mexicana conocida. Acorde con lo visto en la sección florística, es más probable que la flora dominante bentónica de El Sol sea de origen Neártico, y las especies efímeras se originen en las zonas bajas.

Continuando con el razonamiento de considerar al lago como una isla, se puede comparar el número de especies que contiene y su superficie contra las floras algales y las superficies de otros lagos. Los datos con los que se cuenta para esto son aquellos de Mendoza (1985) y Rosas y Martínez (1992), correspondientes a los lagos de Santa María Tilapa y Pátzcuaro, respectivamente. En tal caso, se cuenta con tres puntos. También es posible calcular los valores teóricos de  $S$  para diferentes lagos a partir de su superficie y de los parámetros de la ecuación 2. La curva teórica presenta una ordenada al origen de 26 especies, que representa el número de especies que cabría esperar en un lago con el tamaño mínimo de 1 ha. Para un lago de 800 m<sup>2</sup>

de superficie (0.08 ha) el número de especies que podría albergar sería de 10. Como se puede ver, las curvas teórica y experimental difieren dramáticamente, pues mientras la primera implica que el número de especies debe aumentar con la superficie del lago, la segunda implica el comportamiento contrario. Esto puede explicarse de dos formas. La primera es que la curva teórica está suponiendo que los tres lagos tienen las mismas características físicas y químicas de El Sol, y únicamente varían en tamaño, lo cual es una sobresimplificación de la realidad. La segunda es que en la realidad los tres lagos presentan *status* tróficos diferentes, siendo oligotrófico El Sol, mesotrófico Tilapa y eutrófico Pátzcuaro.

Anteriormente se discutió el efecto del grado trófico sobre la diversidad biológica de un lago (Wetzel, 1975), de manera que al grado oligotrófico le corresponde una alta diversidad y baja abundancia de las especies; al mesotrófico una alta diversidad y alta abundancia; y al eutrófico una baja diversidad y alta abundancia de las especies. La curva experimental está demostrando este efecto. La diversidad de Pátzcuaro es extremadamente baja, llegando a ser 20 veces menor que la de Tilapa, mientras que su superficie es aproximadamente 1800 veces mayor, por lo que el grado trófico puede explicar parte de esta pobreza de especies, siendo otra parte explicable por la baja densidad de estudios ficoflorísticos realizados en Pátzcuaro. La cita consultada para llevar a cabo esta comparación incluye solamente a las especies planctónicas, recopiladas de varios estudios enfocados exclusivamente sobre esta subcomunidad, faltando aún por estudiarse la ficoflora bentónica o perifítica.

Un incremento de los estudios ficoflorísticos en Pátzcuaro aumentaría notablemente el conocimiento del número de especies registradas en el lago, lo que llevaría a una mejor comprensión del sistema que a su vez repercutiría positivamente en los esfuerzos que actualmente se realizan para rescatarlo y conservarlo.

Definitivamente, el conocimiento que actualmente se tiene de la ficoflora dulceacuícola nacional y por lagos es todavía muy precaria.

#### c) Valor de Importancia.

En el presente estudio, la Esperanza Matemática (EM) se interpreta en términos de la cantidad de trabajo que es necesario invertir durante un muestreo para que ofrezca una imagen íntegra de la comunidad. Así, la EM es el producto de la fracción del espacio muestral ocupado

por una especie por la abundancia de dicha especie. Si la especie es muy frecuente pero poco abundante (vg. *Spirogyra spp.*), el trabajo para extraerla es poco pero los individuos muestreados también serán pocos, como los reintegros de la lotería. Si la especie no es frecuente pero es muy abundante, se requiere mucho trabajo para encontrarla, pero una vez detectada la muestra contendrá muchos individuos (vg. *Nitella*), como el premio principal de la lotería. Si una especie es frecuente y abundante requiere poco esfuerzo para detectarla y obtener muchos individuos. Esta es una especie característica (vg. *Zygnema spp.*). Las especies poco frecuentes y poco abundantes o raras requerirán mucho trabajo para encontrarlas.

Se pudo apreciar que, además, el valor de importancia calculado (EM) puede interpretarse en términos de la diversidad de la comunidad y que la mayor diversidad se presenta a profundidades medias, siendo la mayor parte explicada por el cúmulo de especies hacia la izquierda y centro de la figura 15 (p. 77), mismas que, por otro lado, presentan las menores importancias ya sea por sus bajas abundancias, sus bajas frecuencias, o ambas. Son especies ocasionales o raras que al parecer están delatando a la zona más dinámica del lago, en la que ocurre un gran recambio de especies por efecto de la dinámica misma del ambiente que favorece a las especies durante breves lapsos de espacio-tiempo. En esta zona es donde los propágulos de las especies provenientes de las zonas bajas podrían germinar y desarrollarse aprovechando aquellos momentos en los que el ambiente ofrece condiciones óptimas para ellos (sobre todo de temperatura y nutrientes), tras de los cuales las tendencias ambientales extremas de la zona podrían fluctuar hacia un extremo y salirse de los límites de tolerancia de las especies, eliminándolas de la comunidad.

De esta manera, las especies dominantes se encuentran prácticamente solas en los extremos del gradiente, siendo esto mucho más marcado en el caso del gradiente profundidad y casi indetectable en el gradiente tiempo (ver adelante), pero mezcladas con un gran número de especies secundarias en las profundidades medias. Por su parte, las matas filamentosas algales filtran partículas transportadas por las corrientes, lo que favorece la colonización de los filamentos por epifitas algales y otros tipos de organismos (Dodds, 1991). Bajas velocidades no acarrean muchas partículas, altas velocidades no permiten la deposición. Así, la diversidad de epifitas se comporta como una función normal respecto a la velocidad de la corriente.

En el caso de las algas dulceacuícolas las especies abundantes y frecuentes son las mejor

adaptadas al hábitat y son de origen neártico. En El Sol se reprodujeron vegetativamente en las zonas superficiales y sexualmente en las zonas profundas, de manera que en la superficie su plasticidad fenotípica es suficiente para enfrentar las limitantes, mientras que en el fondo la restricción luminosa, que puede ser crítica en invierno, limita las tasas fotosintéticas de todas las especies. Aquí las especies fotófilas ceden terreno a las especies esciáfitas (Banderas, 1988), y éstas, a su vez, ven restringidos sus intercambios gaseosos debido a las interacciones que se presentan entre las especies, el sustrato y el medio físico (Carlton y Wetzel, 1987). De tal manera que mientras en la zona superficial las restricciones físicas son determinantes (fuerza de la corriente, exceso de iluminación, contrastes térmicos), en el fondo las determinantes son las interacciones entre especies propiciadas por sus asociaciones y sus peculiaridades metabólicas, hechos que conducen a la dominancia de los procesos sexuales en la reproducción con la concomitante variabilidad genética. En la zona profunda la variabilidad ofrece la opción para enfrentar exitosamente las restricciones ambientales, una de las cuales puede ser una intensa depredación sobre la diáspora (Banderas, 1988).

Este tipo de consideraciones conducen a la construcción del cuadro 25, en el cual se

Cuadro 25.- Características ecológicas y biológicas de las especies algales de la comunidad bentónica del lago El Sol, Nevado de Toluca.

	Abundante	Escasa
Frecuentes	Especies características del hábitat; dominantes; reproducción vegetativa; plasticidad fenotípica; sin limitantes ambientales; competitivas.	Especies asociadas a las dominantes; frecuentes; reproducción sexual y vegetativa; limitadas por algún factor físico o biológico.
Raras	Especies acompañantes de las dominantes; abundantes; reproducción sexual; favorecidas por algún factor ambiental limitante para otras spp.	Especies raras u ocasionales; tipo "airborne"; sin reproducción; límites de tolerancia estrechos y fuera del ámbito actual, depredadas, o desplazadas.

resumen algunas características ecológicas y biológicas de las especies del lago. El término raro se refiere a una baja frecuencia, mientras que el término escaso se refiere a una baja abundancia.

Es importante aclarar que algunas especies pueden estar mal representadas en el muestreo por efecto de algún artefacto del dispositivo muestreador.

#### d) Estabilidad y Estructura de la Comunidad.

La dinámica de la comunidad en el espacio y en el tiempo pueden inferirse del análisis de asociación de especies del cuadro 10 (p. 78). Aquí se parte de la hipótesis de que si existe una distribución aleatoria de las especies en el espacio y en el tiempo las asociaciones específicas no tienen por qué presentarse. Siguiendo a Diamond y May (1981), el número de especies (So) sobre una isla está determinado por el balance dinámico entre inmigración y extinción. Entre más lejana esté la isla del continente, menor será la tasa de inmigración; y entre más pequeña, mayor la tasa de extinción. Por el contrario, entre más cercana y grande la isla, mayor será el valor de So. Además, la interacción entre las especies (vg. competencia) provoca que la inmigración disminuya y la extinción aumente. En el extremo, en un ambiente muy selectivo por presentar condiciones peculiares (vg. El Sol en una zona tropical), se puede dar el caso de que si existe un conjunto de especies ecológicamente apropiadas para la isla, una vez que se alcance su número, la tasa de extinción se hace infinita, evitando el asentamiento de nuevas especies y por lo tanto el intercambio.

Considerando que tanto la tasa de inmigración como de extinción varían grandemente entre las especies, en los análisis solamente se consideraron a las especies más recurrentes (51 de las 100 encontradas). De esta manera, no sólo el número de especies, sino también la identidad de las mismas puede permanecer relativamente constante, a menos que ocurra una perturbación mayor del habitat. En su caso, la mayoría de los estudios de caso demostraron que la mayoría de las poblaciones que desaparecieron fueron aquellas que consistieron desde el principio de pocos individuos (Diamond y May, 1981).

La estabilidad en la composición de especies en la comunidad puede analizarse a través de los datos de presencia-ausencia, mientras que la composición y estructura pueden analizarse someramente a través de los datos de abundancia ordinal de las especies.

En el cuadro 10 puede observarse con los datos de presencia-ausencia que todas las asociaciones son positivas ( $V_{\geq 1}$ ) y de significativas a muy significativas (W), salvo en las estaciones 18 y 20 con 2 y 4 m de profundidad. Dichas estaciones se encuentran en una zona

rocosa, en la que el sustrato presenta una gran heterogeneidad puesto que entre las rocas se forman depósitos de gravas, arenas y lodos favorecidos por la atenuación que experimentan aquí las corrientes por la pedregosidad, sin ser tal atenuación tan alta como la que se presenta en las estaciones 11 y 12 ubicadas en la pequeña rada al suroeste del lago (Fig. 5, p. 48). Esta prueba permite apreciar que la composición de especies de la comunidad es bastante constante tanto en el perfil batimétrico (segunda columna del cuadro 10), como en el tiempo (tercera columna).

Con los datos de abundancia, las asociaciones son positivas ( $V \geq 1$ ) en las zonas someras, a los 1, 2 y 3 m de profundidad. En las zonas con profundidad  $\geq 5$  m, las asociaciones son negativas implicando un reemplazo de especies, tal vez de especies fotófilas por esciófilas, lo cual puede ser la manifestación de un recurso limitante, en este caso la luz. Las asociaciones en profundidad no son significativas implicando que a diferencia de la composición, la estructura no es constante por efecto de las variaciones aleatorias en las abundancias. Esto permite inferir que las abundancias relativas de las especies fluctúan de lugar a lugar, demostrando una estructura cambiante en el espacio pero con una composición constante.

Por su parte, en el tiempo las asociaciones son todas positivas pero sólo unas cuantas significativas, lo que implica que el ambiente es más heterogéneo en el espacio que en el tiempo, indicando un efecto menor de la estacionalidad anual, que de la distribución de los sedimentos y la profundidad sobre la comunidad. En este sentido, la comunidad algal tropical del lago El Sol, se comporta de la misma manera que las comunidades algales de las zonas templadas (cf. Snocijs y Prentice, 1989). Sin embargo, las asociaciones significativas a mitad de la temporada de lluvias pudieran estar señalando hacia un florecimiento en dicha época (cf. Cattaneo, 1987 y 1990) por efecto del incremento de nutrientes ocasionado por los escurrimientos (cf. Banderas *et al.*, 1991). Lo mismo pudiera ocurrir a principios y finales del invierno, pero con un incremento de nutrientes ocasionado por la mortandad de organismos zooplanctónicos y al deshielo, respectivamente (cf. Banderas, 1984 y 1988; y este trabajo).

Estadísticamente, sólo son significativas las asociaciones positivas a los 1, 2 y 3 m de profundidad y en la estación 15. Esto implica dos aspectos, el primero es que a los 0 m la composición de la comunidad es muy inestable y el segundo es que en profundidad algún factor ambiental ejerce una fuerte selección sobre los organismos. En cambio en el tiempo la comunidad muestra una estructura estable. La permanencia espacio-temporal (asociaciones) de las especies

implica que cada una tiene un nicho en el lago. Donde la asociación no es significativa existe mayor inestabilidad. Así, la comunidad en profundidades medias es más constante que en superficie y fondo, demostrando que en unas zonas predominan las interacciones entre especies y en otras las interacciones con el medio.

#### c) Ordenación de los Sitios por Especies.

La diversidad de especies está íntimamente relacionada a las perturbaciones ambientales que producen un reemplazo de individuos ya sea de la misma o de otras especies (Sousa, 1979). El reemplazo de individuos en las comunidades flocobentónicas depende del conjunto de interacciones entre los factores físicos y biológicos del sistema y las interacciones en cascada con otros niveles tróficos.

Si el análisis de asociación en la comunidad algal está indicando hacia una posible relación fuerte entre las especies con el gradiente batimétrico y los sedimentos, cabría observar a continuación hasta que punto la comunidad está reflejando tal gradiente. La aparición de asociaciones en el cuadro 10 lleva implícita la presencia de combinaciones de especies que se hacen recurrentes bajo condiciones similares del habitat, aún en localidades geográficamente separadas (Müller-Dombois y Ehrenberg, 1974). En estudios con macrofitas, la definición de tales asociaciones en el campo contiene una fuerte dosis de la subjetividad del investigador. En este caso, las combinaciones habrán de manifestarse de manera natural a través de la técnica de ordenación residual, que permite formar tipos de vegetación constituidos por las varianzas jerarquizadas de las respuestas de las especies al gradiente y que se manifiestan explícitamente en los componentes principales de la matriz sitios-especies. Así, los componentes principales se interpretan como tipos de vegetación, los pesos de las especies como las dominancias de cada una (Fig. 16d, p. 80) y los coeficientes de los componentes como las correlaciones de las especies con los tipos de vegetación (Fig. 16a,b).

Los tipos de vegetación permiten separar claramente los sitios profundos de los someros, en los cuales las combinaciones características presentan ciertas especies dominantes que delimitan los extremos del gradiente. La delimitación sin embargo no es perfecta, pues en el extremo derecho donde domina la *Nitella* no se encuentran las estaciones de los 15 m de profundidad, sino las de 10 m, encontrándose las primeras muy juntas a las segundas pero a su

izquierda. Esto, de la misma manera que la figura 15 (p. 77), puede interpretarse en términos de diversidad, pues acorde con Ter Braak (1985), si las distancias calculadas son euclidianas los sitios más diversos son los más cercanos al origen, o los más alejados si se aplica una modificación logarítmica. Este último es el caso en el presente estudio, puesto que los componentes se calcularon sobre los logaritmos de las abundancias, dada la gran diferencia existente entre la biomasa de un individuo de *Nitella* respecto a su comunidad de epifitas.

Así, las zonas más diversas se localizan a los 10 m de profundidad, después a los 15 m, y les siguen los sitios de los 5 m hacia la superficie, siendo éstos los menos diversos, hecho que puede relacionarse con las fluctuaciones en el nivel del lago, así como la alta iluminación y los fuertes cambios nictamerales (Banderas, 1988). Efectos negativos menos directos podrían ejercer las corrientes y la falta de nutrientes; sin embargo, para confirmar estas proposiciones hipotéticas habría que realizar los estudios pertinentes.

Con todo, los componentes principales o tipos de vegetación consiguen extraer un gradiente de las muestras, el cual es parecido a la profundidad (sustrato), encontrándose que no hay correlación entre esta ordenación y la realizada con la matriz sitios-variables físicas y químicas (Fig. 7, p. 66), confirmando los resultados y conclusiones de la sección anterior. Un aspecto importante que hay que subrayar es que la ordenación de los sitios por especies sobre los componentes principales (ABUNDANCIA1-5) no presentó forma de "U", lo que implica, principalmente, que la distribución de las especies sobre el gradiente definido (profundidad o sustrato) no sigue una distribución gaussiana, lo cual, para no contradecir conclusiones derivadas de análisis previos (cf. Banderas, 1988), implica que la profundidad del lago incluye únicamente una fracción del gradiente batimétrico, sobre el cual las especies aumentan o disminuyen pero no en forma gaussiana. Esta conclusión se fundamenta en el hecho de que la profundidad de la zona eufótica calculada con base en las medidas de transparencia del agua (Banderas *et al.*, 1991) se extendería hasta los 24 m, si el lago los tuviera, por lo tanto, las especies encuentran restricciones espaciales y no ecológico-fisiológicas para su distribución. Otro aspecto que influye sobre este resultado es el hecho de que las especies fotófilas comienzan con una gran abundancia cerca de la superficie que va disminuyendo monotónicamente conforme se incrementa la profundidad. Estas especies definitivamente no muestran distribución gaussiana, o de hacerlo estaría exageradamente sesgada hacia la superficie.

### f) Ordenación de las Especies en Tipos de Vegetación por las Variables Ambientales.

Para llevar a cabo el Análisis de Ordenación Residual fue menester verificar que el Análisis de Componentes Principales, realizado en el apartado anterior, realmente reflejara las características de la vegetación en el ordenamiento de las muestras. A partir de la figura 16a (p. 80), se puede ver que el componente ABUNDANCIA1 está ordenando a las muestras sobre el gradiente profundidad, separando tajantemente las superficiales de las profundas. La figura 16d muestra que tal ordenamiento obedece a las abundancias y frecuencias de las especies características de la zona superficial (*E. brachysperma*, *G. aculeatum* y *Zygnema spp.*), de la zona profunda (*N. gracilis v. intermedia*) y de profundidades medias (*Oedogonium spp.*, *O. acrosporum* y *B. congener*): distribución que obedece bien a las asociaciones descritas previamente en el lago (cf. Banderas, 1988).

Por su parte, el componente ABUNDANCIA2, (Fig. 16a,c, p. 80), parece distinguir entre asociaciones caracterizadas por los filamentos no identificados del género *Oedogonium* y en el otro extremo una de las especies más abundantes del mismo género, *O. acrosporum*. Finalmente, el componente ABUNDANCIA3 está separando a las muestras superficiales caracterizadas por la presencia de *E. brachysperma*, y las especies más pequeña de *Zygnema* y de *Oedogonium (nigrescens)*. Las dos últimas se encontraron en muestras superficiales procedentes de los extremos noroeste y sureste del lago.

La información que contienen estos tres CP's es un tanto redundante, pero como forman grupos de muestras bien definidos pueden adoptarse como tipos de vegetación dado el peso que tienen las especies características en cada uno de ellos. Estos tres CP y los dos siguientes se introdujeron como variables bióticas en la matriz que contiene a las variables ambientales.

Acorde con la matriz de correlaciones del cuadro 7 (p. 64), la variable que se encuentra más correlacionada con la profundidad es el sedimento (LODO). Otra variable que no se evaluó pero que debe mostrar una gran correlación con la profundidad es la iluminación, con la cual guarda una relación logarítmica que sigue la Ley de Beer.

El Análisis de Correlación Canónica (ACC) es adecuado cuando las correlaciones entre variables son pequeñas. En el cuadro 7, las variables PROFUNDIDAD y LODO presentan una alta correlación, pero sin ser equivalentes, puesto que la primera representa al gradiente de una

mezcla compleja de variables (vg. luz, corrientes, temperatura, nutrientes, etc.). Otra correlación alta pero negativa se presenta también entre las variables LODO y GRAVA, implicando que su distribución sigue un patrón inverso en el gradiente de profundidad acorde con la Ley de Stokes. Las demás correlaciones son relativamente bajas pero significativas.

La Correlación Canónica es una técnica de análisis indirecto sobre gradiente que llevado a cabo con los cinco primeros componentes principales (ABUNDANCIA1-5) de la matriz sitios-especies y las variables físicas y químicas demostró una buena definición al ordenar a los sitios sobre las primeras funciones canónicas (Fig. 17a,b, p. 85 y Cuadro 14a,b, (p. 84)), que están fuertemente correlacionadas con la variable ambiental LODO y el componente principal ABUNDANCIA1 a través de la primera raíz canónica extraída (Cuadro 14a, p. 84). La CC para el modelo lineal multivariado conteniendo las cinco raíces extraídas presentó una correlación canónica alta ( $R=0.83$ ). La prueba de  $X^2$  para el modelo indicó que solamente la primera raíz es altamente significativa ( $p<0.0000$ ), como puede verse en el cuadro 15 (p.84).

Las redundancias de los cuadros 14a,b (p. 84) representan la proporción de la varianza de un conjunto de variables explicada por la variable canónica o raíz canónica. En este caso puede verse que la varianza explicada en cada conjunto por la primera raíz es del 33% para las variables vegetacionales y del 11.9% para las variables ambientales. A la vez, en la primera, las variables ambientales explican 22% de la varianza de las variables vegetacionales y éstas explican el 7.9% de las primeras. Este bajo porcentaje se debe al elevado número de variables ambientales incluídas, de manera que el ACC funciona como una técnica exploratoria que permite discriminar de entre las variables explicativas aquellas que tienen una correlación alta con las variables de respuesta. Resulta claro que es posible eliminar del modelo lineal multivariado variables no correlacionadas, observando los coeficientes estructurales (Cuadro 13, p. 83). Siguiendo este razonamiento puede apreciarse que las variables ABUNDANCIA2 y 3 presentan una correlación muy baja con la primera raíz, la que, a su vez, es la única significativa. En el mismo caso están las variables ambientales pH, DUREZA, NH<sub>4</sub>, NO<sub>3</sub>, CO<sub>2</sub>, TMAX, etc., de manera que la primera está prácticamente constituida por las variables ABUNDANCIA1, PROFUNDIDAD y LODO, la segunda, no significativa, está constituida por la variable ABUNDANCIA3 y ninguna otra variable ambiental, la tercera por ABUNDANCIA2 y la relación TMAX/TMIN, CONDUCTANCIA y SO<sub>4</sub>. De aquí, que sean las variables PROFUNDIDAD y LODO las que

determinan la estructura de la comunidad.

Posteriormente, se calculan los factores o variables multivariadas utilizando los coeficientes estructurales. Por lo tanto, para cada raíz, se calculan dos factores, uno para cada conjunto de variables. Los dos factores extraídos de las dos primeras raíces se grafican y se observa la distribución de los sitios en respuesta a las variables más correlacionadas con esos factores, como puede verse en la figura 17a,b (p. 85). La figura 17a corresponde a los factores de la primera raíz, constituida prácticamente por las variables ABUNDANCIA1 y LODO. Puede apreciarse que los puntos se distribuyen sobre una recta de correlación entre ambas variables. En la figura 17b se aprecia la distribución de los puntos sobre los factores de la segunda raíz, constituida prácticamente por ABUNDANCIA3 en el eje de las abscisas y otras variables ambientales en el eje de las ordenadas, sobre el cual se observa una mayor dispersión. Los diagramas de dispersión de los factores de las raíces subsecuentes muestran cada vez mayor dispersión de los puntos, indicando cada vez correlaciones menores entre las variables constitutivas. El componente principal ABUNDANCIA3 explica una mínima proporción de la varianza contenida en la matriz sitios-especies, por lo que no tiene mucho caso interpretarla.

La distribución de los sitios en la figura 17a muestra nuevamente a las zonas someras en la extrema izquierda, mientras que en la extrema derecha se concentran las estaciones de profundidades medias (5 y 10 m) y junto a éstas, inmediatamente a la derecha, se encuentran las de las zonas profundas. De esta manera, se corrobora la representatividad del componente principal ABUNDANCIA1 como tipo de vegetación (Fig. 16a, p. 80), y su estrecha relación con la variable ambiental LODO en el lago, demostrando que la estructura de la comunidad está determinada por las variaciones ambientales-espaciales más que por las temporales relacionadas con la estacionalidad anual como puede verse en los cuadros 21 y 22 (p. 94-96).

La discontinuidad que separa a los dos grupos sobre el gradiente puede explicarse de dos formas; por un desbalance en el muestreo (vg. un exceso de muestras de superficie) que disminuye la representatividad de la vegetación entre los 5 y 10 m de profundidad; o como una zona de transición o ecotono entre unidades homogéneas del ecosistema (*sensu* Cornelius y Reynolds, 1991). Acorde con los análisis previos, la última explicación es la más factible.

El factor ambiental, que está describiendo un gradiente de carácter edáfico-batimétrico, muestra hacia la parte superior izquierda las muestras de superficie tomadas en sustratos rocosos,

y hacia la derecha con alto contenido de grava y arena. Hacia la parte inferior define un pequeño grupo de puntos que representan a las muestras de 10 y 15 m de profundidad, tomadas sobre sustratos lodosos. La discontinuidad en este caso se interpreta simplemente como el espacio físico que separa a los estratos de los 5 y 10 m de profundidad donde se sobrepone gradualmente el sustrato arenoso y el lodoso. De los 10 a los 15 m el sustrato es homogéneamente lodoso.

En la figura 18a (p. 89), el análisis de regresión confirma las relaciones entre la vegetación algal y los gradientes de profundidad y sustrato en el piso del lago. Al parecer, la variable PROFUNDIDAD juega un papel más determinante que los sedimentos. Considerando que la profundidad es en realidad una variable compleja que involucra la acción diferencial de varios gradientes (luz, variación de la temperatura, velocidad de la corriente) sobre la vegetación, su potencia para explicar la variación en ésta es marcada como también lo demuestra el análisis de discriminantes canónicos, aunque su interpretación no es simple.

La gran variación en la vegetación cerca de la superficie, como lo indican los residuales de la figura 18b (p. 89), implica un ambiente más heterogéneo, en el cual puede establecerse una mayor diversidad de tipos vegetacionales respondiendo a la selección ambiental sobre los componentes específicos y sus asociaciones. Así, por ejemplo, si la colonización y, consecuentemente, la diversidad del fitoplancton en la masa de agua depende directamente de la velocidad de la corriente, las velocidades muy altas o muy bajas tienen efectos adversos sobre la comunidad. En los ríos, a mayor velocidad menor diversidad (Allen, 1920). Este fenómeno se puede relacionar con el transporte de la diáspora de la comunidad en lagos, ya que acorde con Richkova (1989), el perifiton-epifiton de un lago ruso (que por cierto presentó una alta similitud de géneros algales con El Sol), se desarrolla mejor en los sitios donde la velocidad de la corriente es baja (Fig. 17, p. 85). De aquí que, en los sitios donde la corriente se atenúa, se da una mayor deposición de diáspora, lo que favorece a la diversidad, como en la pequeña rada ubicada en el margen suroeste del lago y en las zonas rocosas, donde la diversidad aumentó debido a la disminución de la velocidad de la corriente que favorece la deposición de las diásporas.

Sin embargo, Peterson y Hoagland (1990), proponen que las variaciones ambientales relacionadas con la velocidad de la corriente solamente afectan a las abundancias relativas de las especies pero no a la composición de la comunidad, lo que implica que un arrastre intenso de diáspora e individuos de un sitio puede hacer disminuir la densidad de sus poblaciones pero sin

hacerlas desaparecer. Por otro lado, la distribución de las especies puede cambiar de contagiosa a homogénea del fondo a la superficie del lago, fenómeno que señala hacia una relación directa entre la dispersión de la diáspora con la velocidad de la corriente, siendo ambas mayores en la superficie que en el fondo. La dispersión también puede relacionarse con las corrientes convectivas verticales (Banderas, 1988), deduciéndose que, además de la composición, las corrientes también determinan la estructura de la comunidad fitobentónica.

Hacia el fondo, las corrientes y la luz se atenúan, disminuyendo sus variaciones y haciendo al ambiente más homogéneo físicamente, lo que favorece la interacción de especies. Esto va aparejado con una disminución en la variación de la vegetación que se puede observar en la figura 18b (p. 89) por la menor dispersión de los residuales a partir de los 4 m de profundidad, y por el comportamiento similar de los promedios grupales calculados sobre la vegetación (ABUNDANCIA1) a partir de los 4 m para el análisis de varianza de la figura 19 (p. 90). En esta figura y en la 20 (p. 93), también es importante apreciar el marcado gradiente en el cambio de la vegetación entre los 4 y 5 m, implicando la presencia de un ecotono justo entre estas profundidades. Sería interesante analizar este fenómeno partiendo de la base de que dicho ecotono se ubica en una zona peculiar que representa el estrato de la termoclina (si se formara), o sea el límite inferior de la capa superior de mezclado del agua por el viento; también representa el límite inferior de la zona supralitoral; es al parecer el punto de contacto entre el sustrato lodoso de la zona infralitoral con los sustratos arenoso, en unas zonas, y gravoso o rocoso en otras, de la zona supralitoral; además, constituye el lugar de máxima productividad primaria del fitoplancton y de mayor diversidad del fitobentos; y el estrato de mayor variación metabólica del bentos lacustre. Es también la zona donde se da la transición entre la dominancia de los factores de selección físicos y biológicos sobre la fitoflora bentónica.

A manera de análisis confirmatorio de la relación entre la vegetación algal, los sedimentos y el tiempo (estacionalidad), se llevó a cabo el análisis de discriminantes canónicos. En virtud de que este análisis procede a través de las correlaciones canónicas, los cuadros 18a,b y 19a,b (p. 91, 92) se interpretan en el mismo sentido que los cuadros 13 y 14 (p. 83, 84).

Los cuadros 18 y 19 (p. 91, 92) muestran los resultados de agrupar sobre la variable PROFUNDIDAD (la cual se seleccionó en lugar de LODO por presentar un número adecuado de niveles: 0, 1, 2, ..., 15 m) a los componentes principales de la vegetación con las abundancias

y la presencia/ausencia de las especies. En ambos casos se muestran los valores promedio de los grupos definidos por la profundidad, tanto para los componentes principales como para los pesos canónicos de los componentes sobre las variables canónicas o raíces. Estos valores medios se encuentran graficados en los diagramas de la figura 20a,b (p. 93) para observarlos sobre el perfil batimétrico. Nótese la simplificación de la información contenida en los CP's (Fig. 20a) cuando se calculan los pesos (Fig. 20b) a través de las correlaciones canónicas, de manera que la composición y la estructura de la comunidad quedan reducidas a la misma dimensión. El cuadro 21a (p. 94) muestra las correlaciones de las ABUNDANCIA1-5 con las raíces, observándose nuevamente que las ABUNDANCIA1 y 5 muestran altas correlaciones con las dos únicas raíces significativas, la 1 y la 2.

En este caso, la  $X^2$  muestra que las dos primeras raíces son significativas, por lo que se procedió a graficarlas (Fig. 21, p 97), observándose una buena definición de los grupos sobre el perfil batimétrico. Esto implica que la profundidad discrimina bien entre las diferentes asociaciones de especies definidas por los componentes principales. Las distancias cuadráticas de Mahalanobis del cuadro 23 (p. 96) demuestran el cambio gradual en la vegetación definida por el componente ABUNDANCIA1, indicando que tales cambios están estrechamente relacionados al gradiente ambiental complejo definido por la profundidad.

El análisis de varianza del cuadro 17 (p. 87, 88) indica que los cuatro primeros componentes principales (ABUNDANCIA1-4) que caracterizan a la vegetación también tienen un comportamiento diferencial en profundidad. Sin embargo, estos componentes explican muy poco de la varianza de la matriz sitios-especies. Los cuadros 20 y 21 (p. 94, 95), que agrupan a los componentes en el tiempo muestran que ninguna de las raíces es significativa, por lo que la vegetación (ABUNDANCIA1-5) no varía significativamente en el tiempo.

Todos los análisis conducen a afirmar que los componentes principales ABUNDANCIA1-5 y PRESAU1-5 definen bien a los tipos de vegetación del lago; que los análisis de correlación y discriminantes canónicos indican que tal vegetación es relativamente constante en el tiempo y que solo varía espacialmente; y que el análisis residual es una técnica adecuada para explorar y confirmar este tipo de relaciones. Sin embargo, no hay que olvidar que el modelo lineal multivariado supone que las variables de respuesta guardan una relación lineal con las variables explicativas, lo que puede no ser cierto y, de hecho, en muchas ocasiones no lo es. La variable

de respuesta puede ser una función lineal de algunas variables, pero de otras no, y esto es un problema. Así que, con toda su complejidad, el modelo lineal multivariado es una simplificación de la forma de las relaciones que se dan normalmente en la naturaleza. Afortunadamente, en este caso las relaciones entre vegetación y ambiente no resultaron muy complejas, sin embargo, la duda persiste en el caso de las variables multivariadas que explican a la vegetación, la cual, no hay que olvidar, fue considerada como un conjunto de correlaciones entre especies.

## X) CONCLUSIONES

La fusión de las fases limnobiológica y limnológica da origen a la Ecología Acuática, acepción actual de la Limnología, que diverge conceptualmente atendiendo, por un lado, a las leyes de la termodinámica o a la ley de la evolución por selección natural; y que se mueve de una etapa de explotación hacia otra de manejo de recursos naturales. Tal manejo hace imperativo: 1) eliminar las barreras conceptuales, 2) promover la labor del científico a través de vinculadores profesionales entre el investigador y el productor, 3) hacer ciencia mejor y más relevante, y 4) requerir el acercamiento interinstitucional para complementar los recursos logísticos.

Las presas y lagos de México cuentan con pocos estudios limnológicos, lo que se refleja en la aparición de especies desconocidas en cada nueva exploración y en un conocimiento impreciso de la biota dulceacuicola mexicana, al que también contribuyen las deficiencias en la formación del biólogo y el enfoque ingenieril que se le da a la investigación biológica, en el que la especie *per se* no tiene ningún valor cuantificable. Esto produce cierto rezago a nivel mundial en el conocimiento de la comunidad algal bentónica dulceacuicola.

En el país, es posible encontrar, altitudinalmente, casi todos los tipos de mezclado de los lagos, desde los oligomécticos hasta los polimécticos, pero no presentan el tamaño adecuado como para ser amficticos ni meromécticos. Estos dos tipos sí podrían presentarse en las presas de mayor tamaño, 38% más profundas que los lagos. Su profundidad media proporcional al volumen indica que ocupan cuencas geomorfológicamente similares, con una relación volumen-profundidad media más homogénea y predecible que la de los lagos.

La mayor variación interlagos en el contenido de electrolitos, en los nutrientes y en la producción primaria (factores que afectan a la productividad), marcan la pauta para una regionalización en la que la precipitación juega un papel importante sobre los procesos metabólicos, los ciclos biogeoquímicos y amortiguando los cambios térmicos extremos del agua.

El Sol presentó gradientes de salinidad, nutrientes y productividad determinados por la acumulación estacional de sales lixiviadas por las lluvias. Se apreciaron dos épocas:

1) la primera con mayor producción primaria a partir de la primavera hasta el máximo de las lluvias, cuando la relación  $N:P > 23$  indica que el fósforo se convierte en el factor limitante de la productividad.

2) la segunda con mayor producción secundaria y gastos altos de energía de mantenimiento de la comunidad, desde el máximo de lluvias hasta la primavera siguiente, con un posible desfase de unos seis meses entre los valores máximo y mínimo de la relación: biomasa máxima de productores primarios/biomasa máxima de consumidores primarios.

El flocobentos estuvo diversificado en cuanto a formas de vida, siendo las subcomunidades epipélica y epifítica especialmente prófijas en abundancia y riqueza de especies, respectivamente. Bajo condiciones alpinas similares un cuerpo de agua debe contar con un mínimo de 26 especies y un promedio de 16. El número máximo depende del tamaño. El sistema debe estar cercano a la saturación o los resultados implican una alta tasa de llegada y extinción de especies, lo que es factible si el lago constituye una isla relativamente pequeña pero cercana a la "masa continental" principal (las zonas bajas) desde donde inmigran las especies ocasionales.

Los nuevos registros de especies para México los explican tres aspectos:

- 1) Pocos estudios sobre flocobentos realizados o publicados en el país.
- 2) Los rasgos fisiográficos que determinan un clima poco habitual en un país tropical.
- 3) La concentración de estudios ficolórficos en las zonas central y sureste del territorio. Incrementar los estudios elevaría el número de especies que se encuentran en el país. De la comparación de El Sol con los lagos altoandinos destaca:

- 1) La alta diversidad algal por unidad de superficie en El Sol, a pesar de que las diatomeas presentaron una baja diversidad, lo cual puede deberse a diferencias en el sustrato.
- 2) La afinidad de la flora de El Sol con la flora neártica. *Aphanochaete*, *Tumniochaete* y *Elatine brachysperma* pueden considerarse atípicos de las aguas tropicales regionales.

La flora de El Sol presentó mayor similitud a nivel de géneros con la flora andina, pero mayor parecido a nivel de especies con la flora tropical mexicana, implicando:

- 1) El origen común de las floras algales norte y sudamericana pero con una divergencia evolutiva determinada por la separación geográfica entre ellas (el estudio del perifiton andino delinearía mejor las relaciones biogeográficas).

2) *Nitella gracilis*, de distribución pantropical, presentó combinaciones no usuales de caracteres, revelando el relativo aislamiento biogeográfico en el que se encuentra.

La dominancia de clorofitas filamentosas en el bentos y de peridinales en el plancton coincide con el pH ligeramente ácido, la escasez de kaolinita y fósforo (PO<sub>4</sub>), y la baja

temperatura. Las cianofitas fueron pocas por su incapacidad para competir por la luz y el espacio con las algas verdes filamentosas, y las diatomeas se vieron inhibidas por el pH y la falta de sílice, por lo que presentaron unas pocas especies epifitas pedunculadas y epiplicas.

La iluminación no parece ser limitante. Inclusive las especies de las zonas más profundas (vg. *Nitella*) encuentran buenas condiciones luminosas. De subir la temperatura la productividad estaría limitada por los nutrientes.

Si el desarrollo de *Cladophora*, *Ulothrix*, *Spirogyra* y *Oedogonium* se correlaciona con la velocidad de la corriente y la concentración de fósforo, su presencia en el fondo corresponde a niveles altos de fósforo, pues a mayor disponibilidad de recursos mayor tamaño individual.

La distribución de *Aphanochaete repens* concuerda con un comportamiento normal de la diversidad respecto a la velocidad de la corriente. Esto explicaría el máximo de diversidad a los 4 m de profundidad, zona dinámica donde se presenta la máxima actividad de la comunidad.

La distribución temporal de la reproducción sexual en las algas fue similar a la de las comunidades algales de las zonas templadas y a las selvas tropicales. Se infiere que:

1) la fenología de la comunidad varía latitudinalmente y que está regulada por el fotoperiodo, la temperatura, el pH del agua y la concentración de Nitrógeno.

2) la variabilidad genética de la reproducción sexual ofrece la opción para enfrentar las restricciones ambientales en la zona profunda, una de las cuales puede ser una intensa depredación sobre la diáspora.

Las especies se agregaron espacialmente, con abundancias graduales sobre el perfil batimétrico, cambiando la relación de dominancias y el sentido de la asociación. La agregación permite aceptar una alta diversidad de ambientes sobre el gradiente batimétrico homólogo al gradiente altitudinal. La  $\beta$ -diversidad en profundidad fue alta, pero con una riqueza y composición de especies constante determinada por las características fisiográficas del lago.

La distribución de las muestras sobre los CP's implica que la profundidad del lago incluye únicamente una fracción del gradiente batimétrico, sobre el cual las especies aumentan o disminuyen pero no en forma gaussiana. Los CP's definen tipos de vegetación que separan las muestras de superficie de las de fondo y, en las primeras, las de la bahía suroeste del resto de la orilla del lago. Este efecto relacionado con la corriente genera una mayor variabilidad en la vegetación de las zonas superficiales, sobre todo donde predominan las gravas en el sustrato.

Los géneros *Nitella* y *Zygnema* se encontraron dominando en los extremos del gradiente batimétrico, pero mezclados con un gran número de especies secundarias en las profundidades medias muy dinámicas. La dominancia fue casi indetectable en el gradiente tiempo. Sin embargo, las asociaciones significativas a mitad de la temporada de lluvias pudieran estar señalando hacia un florecimiento en dicha época.

Las zonas más diversas se localizan a los 10 m de profundidad, después a los 15 m, y les siguen los sitios de los 5 m hacia la superficie, hecho relacionado con las fluctuaciones en el nivel del lago así como con la alta iluminación y los fuertes cambios nictamerales. Efectos negativos menos directos podrían ejercer las corrientes y la falta de nutrientes.

El marcado gradiente en el cambio de la vegetación entre los 4 y 5 m, implica la presencia de un ecotono justo entre estas profundidades. En el fondo la comunidad es más estable pero menos diversa, lo que implica el efecto de selección diferencial de los factores mecánicos, luminosos y de las interacciones bióticas entre estratos, predominando las perturbaciones físicas como corrientes, exceso de iluminación, alta variabilidad de la temperatura y del sustrato y desecación en la superficie, y de las biológicas como depredación y herbivoría mezclados con la atenuación luminosa en las zonas profundas.

La ordenación residual indica que el clima tiene mayor efecto sobre la vegetación que las variaciones fisicoquímicas, implicando el efecto amortiguador del agua e indicando al fotoperiodo

La escasa variación temporal en la comunidad, permite deducir que ésta es altamente resiliente debido a la breve vida media de las matas algales y a una alta producción de diáspora.

Todas las técnicas multivariadas utilizadas indicaron hacia la misma dirección, siendo algunas de tipo exploratorio y otras de tipo confirmatorio.

## PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN

### a) Sobre el Ecosistema.

Uno de los aspectos evidentes del presente estudio es el hecho de que se desarrolló con los datos proporcionados por un sólo muestreo anual, tanto para las variables fisicoquímicas como para las biológicas. Una inquietud que surge de este hecho es ¿ qué tan estable es el ecosistema como para que los datos de un año reflejen la dinámica del sistema para periodos más largos ? Una respuesta obvia es que se requiere de al menos otro muestreo más o menos similar en extensión pero menos intensivo que el actual para actualizar la información y poder dar una respuesta precisa.

Sin embargo, se puede adelantar que este estudio es representativo en el mediano plazo debido a las siguientes tres características del sistema:

1) Salvo las variaciones anuales determinadas en el presente estudio, el lago no experimenta variaciones de mediano plazo tan dramáticas como para modificar sustancialmente su grado trófico o la calidad de otros componentes del ambiente acuático. Esto es, el ambiente es bastante predecible.

2) El ambiente acuático en El Sol es muy peculiar dentro de la región donde se asienta el volcán, de manera que restringe la colonización exitosa de especies tropicales diferentes a las encontradas en este estudio.

3) El reducido tamaño de El Sol limita la variabilidad del habitat y la posibilidad de apertura de nuevos nichos ecológicos para las especies potencialmente inmigrantes.

### b) Sobre los Métodos de Análisis Numérico.

En el análisis de datos es común encontrar observaciones que se separan notablemente del conjunto o son inconsistentes con él. Tales observaciones pueden ser de dos tipos:

1) Observaciones marginales.- Estas no afectan a la varianza o a la covarianza de los datos y pueden ser detectados en los diagramas de dispersión de los últimos componentes principales.

2) Observaciones influyentes.- Estas observaciones pueden o no ser marginales evidentes pero afectan el resultado de los análisis hechos con los datos. Afectan a la varianza o a la

su grado trófico o la calidad de otros componentes del ambiente acuático. Esto es, el ambiente es bastante predecible.

2) El ambiente acuático en El Sol es muy peculiar dentro de la región donde se asienta el volcán, de manera que restringe la colonización exitosa de especies tropicales diferentes a las encontradas en este estudio.

3) El reducido tamaño de El Sol limita la variabilidad del hábitat y la posibilidad de apertura de nuevos nichos ecológicos para las especies potencialmente inmigrantes.

#### **b) Sobre los Métodos de Análisis Numérico.**

En el análisis de datos es común encontrar observaciones que se separan notablemente del conjunto o son inconsistentes con él. Tales observaciones pueden ser de dos tipos:

1) Observaciones marginales.- Estas no afectan a la varianza o a la covarianza de los datos y pueden ser detectados en los diagramas de dispersión de los últimos componentes principales.

2) Observaciones influyentes.- Estas observaciones pueden o no ser marginales evidentes pero afectan el resultado de los análisis hechos con los datos. Afectan a la varianza o a la covarianza y pueden ser detectados en los diagramas de dispersión de las variables originales o de los primeros componentes principales. Su grado de influencia sobre algún estadístico, es simplemente el cambio de valor de ese estadístico cuando la observación se elimina de la muestra. Puede utilizarse el análisis de componentes principales para detectar marginales, independientemente de los análisis subsecuentes que se hayan diseñado para los datos, incluyendo la regresión múltiple o multivariada. En el caso de la regresión multivariada, los marginales pueden observarse sobre los componentes principales calculados sobre los residuales. La influencia de una observación sobre los coeficientes de correlación determina la influencia de la observación sobre los valores propios de la matriz de datos. La influencia puede ser observada también sobre el coeficiente de regresión.

Una vez identificados los marginales o las observaciones influyentes se procede a determinar las causas de su comportamiento analizándola en su interior. En el caso que nos ocupa, esto podría ayudar a determinar errores en el muestreo o a detectar especies o zonas del lago con características sustancialmente diferentes al resto de la comunidad o del espacio lacustre.

## BIBLIOGRAFIA

- Alcocer, D.J., 1980. Aportaciones limnológicas al estudio del "Lago del Sol" y "Lago de la Luna", Nevado de Toluca, Edo. de Méx. Servicio Social, Licenciatura en Biología, U.A.M.-I.
- Allen, T.F.H. y S. Skagen, 1973. Multivariate geometry as an approach to algal community analysis. *Br. Phycol. J.*, 8:267-287.
- Allen, T.F.H., S.M. Bartell y J.F. Koonce, 1977. Multiple stable configurations in ordination of phytoplankton community change rates. *Ecology*, 58: 1076-1084.
- Allen, W.E., 1920. A quantitative and statistical study of the plankton of the San Joaquin River and its tributary in and near Stockton, California in 1913. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 22: 1-292.
- Aloi, J.E., 1990. A critical review of recent freshwater periphyton field methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 656-670.
- Aloi, J.E., S.L. Loeb, y C.R. Goldman, 1988. Temporal and spatial variability of the epilithal periphyton, Lake Tahoe, California-Nevada. *J. Freshwat. Ecol.*, 4: 401-410.
- Alvarez, del Villar J., 1981. Pláticas Hidrobiológicas. C.E.C.S.A., México. 167 p.
- Arredondo, J.L. y C. Aguilar-Díaz, 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna. *En: Arenas-Fuentes, V. y S. Gómez-Aguirre (Eds.): 1a Reunión Alejandro Villalobos. Contribuciones en Hidrobiología. U.N.A.M. pp. 91-133.*
- Banderas, A., 1984. Estudio anual de la limnología y el fitobentos del "Lago del Sol", Nevado de Toluca. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México. 69 p.
- Banderas, A., 1986 (Ined). Colección de algas bentónicas del Lago El Sol, en el cráter del Volcán Nevado de Toluca, México: Gufa de Consulta. Instituto de Biología, Herbario MEXU. U.N.A.M. 11 p.
- Banderas, A., 1988. Análisis de la estructura de la comunidad algal bentónica del Lago El Sol, Nevado de Toluca, México. Tesis Maestría, Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México. 97 p.
- Banderas, A., R. González-Villela y G. De La Lanza, 1991. Limnological aspects of a high mountain lake in Mexico. *Hydrobiologia*, 224: 1-10.
- Barradas, V.L., 1990. El efecto de la vegetación en la predicción del clima con especial énfasis en la República Mexicana. Tesis de Maestría, Fac. de Ciencias, U.N.A.M. 78 p.
- Bauer, O.N., 1989. Contribution of Soviet Hydrobiologist to the International Biological Program. *Hydrobiol. J.*, 25 (5): 1-3.
- Beck, H., 1971. Alexander Von Humboldt. Fondo de Cultura Económica. México. 491 p.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend, 1987. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Sci. Publ. 876 p.
- Bergmann, H.A. y H.E. Welch, 1990. Nitrogen fixation by epilithic periphyton in small arctic lakes in response to experimental nitrogen and phosphorus fertilization. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1545-1550.
- Bernardi, D. de, 1981. Biotic interactions in freshwater and effect on community structure. *Boll. Zool.*, 48: 353-371.
- Birge, E.A., 1915. The heat budgets of American and European lakes. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, 18 (pt.1): 166-213.
- Bloomfield, K. y S. Valastro, 1974. Late pleistocene eruptive history of Nevado de Toluca Volcano, Central México. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 85: 901-903.

- Brilinsky, M.K. y H. Mann, 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanogr.*, 18(1): 1-14.
- Browne, R.A., 1981. Lakes as islands: biogeographic distribution, turnover rates and species composition in the lakes of central New York. *J. Biogeogr.*, 8: 75-83.
- Burkholder, J.M., 1991. Response of periphyton communities to clay and phosphate loading in a shallow reservoir. *J. Phycol.*, 27: 373-384.
- Cairns, J., 1989. Foreword. *Hydrobiologia*, 188/189: XIII-XIV.
- Carlson, R.E., 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 361-369.
- Carleton, T.J., 1984. Residual ordination analysis: a method for exploring vegetation environment relationships. *Ecology*, 65: 469-477.
- Carlton, R.G. y R.G. Wetzel, 1987. Distribution and fates of oxigen in periphyton communities. *Can. J. Bot.*, 65: 1031-1037.
- Cattaneo, A., 1987. Periphyton in lakes of different trophy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 296-303.
- Cattaneo, A., 1990. The effect of fetch on periphyton spatial variation. *Hydrobiologia*, 206: 1-10.
- Ciencia, 1992. Revista de la Academia de la Investigación Científica, México. 43, No. especial: 7-157.
- Cole, G. A., 1917. *Textbook of Limnology*. The C. V. Mosby Company. 2d Ed. 1979. St. Luis, Toronto, London. 426 p.
- Cook, R.E., 1977. Raymond Lyndeman and the trophic dynamic concept in Ecology. *Science*, 198: 22-26.
- Connell, J.H. y R. Slatyer, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111 (982): 1119-1144.
- Cornelius, J.M. y J.F. Reynolds, 1991. On determining the statistical significance of discontinuities within ordered ecological data. *Ecology*, 72: 2057-2070.
- Cramer, C., 1992a. Estudio sobre hidracáridos mexicanos. Especies nuevas de la familia Torrenticolidae. Parte I: *Testudacarus*, *Neoaracrides* y *Torrenticola*. *An. Inst. Biol. UNAM, Ser. Zool.*, 63(1): 13-27.
- Cramer, C., 1992b. Estudio sobre hidracáridos mexicanos. Especies nuevas de la familia Torrenticolidae. Parte II: *Aturus*, *Sigalbiella*. *Folia Entomol. Mex.*, 84: 113-130.
- Cullen, P., 1990. The turbulent boundary between water science and water management. *Freshwat. Biol.*, 24: 201-210.
- Chacón, A., 1991. Alternativas de uso del Lago de Pátzcuaro. Ponencia. 3a. Sem. Int. Limn., Morelia, Mich.
- Dauta, A., J. Devaux, F. Piquetmal y L. Boumnic, 1990. Growth rate of four freshwater algae in relation to light and temperature. *Hydrobiologia*, 206-210:
- Dávalos, L., O.T. Lind y R.D. Doyle, 1989. Evaluation of phytoplankton limiting factors in Lake Chapala, México. Turbidity and the spatial and temporal variation in algal assay response. *Lake Res. Manag.*, 5 (2): 99-104.
- De Cruif, P., 1979. Los Cazadores de Microbios. 7a. ed. Editorial Epoca. 365 p.
- Deevey, E.S., 1957. Limnologic studies in Middle America. *Trans. Conn. Acad. Art and Sciences*, 39: 213-328.
- Diamond, J.M. y R.M. May, 1981. Island biogeography and the design of Natural Reserves. *En: May, R.M. (Ed.): Theoretical Ecology*. 2d ed. Blackwell. pp. 228-252.

- Digby, P.G.N. y R.A. Kempton, 1987. *Multivariate Analysis of Ecological Communities. Population and Community Biology Series*. Usher, M. B. & M. L. Rosenzweig (eds.). Chapman & Hall. London. 206 p.
- Dixon, W.J. y F.J. Massey, 1980. *Introducción al Análisis Estadístico*. McGraw-Hill de México. 489 p.
- Dodds, W.K., 1991. Micro-environmental characteristics of filamentous algal communities in flowing freshwater. *Freswat. Biol.*, 25: 199-209.
- Downing, J.A. y F.H. Rigler (eds.), 1971. *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. 2a. Ed. 1984. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 501 p.
- Dullfus, A. y E. de Montserrat, 1884. Nevado de Toluca (Excursión). *La Naturaleza*, 6 (1a serie): 27-31.
- Ezcurra, E., 1990. De las Chinampas a la Megalópolis. *El Medio Ambiente en la Cuenca de México*. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 119 p.
- Feldman, J., 1937. Recherches sur la végétation de la Méditerranée. *Rev. Algol.*, 10: 1-339.
- Fjerdingstad, E., 1971. Microbial criteria of environment qualities. *Ann. Rev. Microbiol.*, 25: 563-582.
- Flores-Villela, O., 1991. The herpetofauna of Mexico, distribution and endemism. In: Ramamoorthy, T.P., Bye, R. H.A. Lot y J. Fa, (eds.). *Biological Diversity of Mexico: origins and distributions*. Oxford University Press.
- García-Calderón, J.L., J.L. Arredondo-Figueroa, G. De La Lanza E. y J.T. Ponce-Palafox, 1992. *La Limnología en México*. Ier Encuentro de Limnólogos Iberoamericanos. Agosto, 1992. Sevilla, España.
- Gates, D.M., 1980. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag. New York, Inc. 611 p.
- Gauch, R., 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge Univ. press. Great Britain. 298 p.
- Gittins, R., 1979. Ecological applications of Canonical Analysis. *En: Orloci, L., C.R. Rao y W.M. Stiteler (Eds.): Multivariate Methods in Ecological Work*. pp. 309-535. International Co-operative Publ. House. Maryland.
- Gobierno del Estado de Jalisco, 1990. *Chapala. Un Lago para México*. 1ª ed. 1990.
- Gocke, K., E. Lahmann, G. Rojas y J. Romero, 1981. Morphometric and basic limnological data of Laguna Grande de Chirripó, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 29 (1): 165-174.
- Goldman, Ch.R. (Ed.), 1974. *Primary Productivity in Aquatic Environments*. Univ. Calif. Press. 464 p.
- Golterman, H., 1975. *Physiological Limnology*. Elsevier Scientific. New York. 489 p.
- Gons, H.J., 1982. Structural and functional characteristics of epiphyton and epipelon in relation to their distribution in Lake Wechten. *Hydrobiologia*, 95: 79-119.
- González-Villela, R., 1984. *Estudio de la productividad primaria del Lago El Sol, en el Volcán Nevado de Toluca*. Edo. de Méx. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias. U.N.A.M. 53 p.
- González-Villela, R., 1991. *Modelo descriptivo y predictivo de la productividad primaria de un cuerpo de agua de alta montaña tropical*. Tesis Maestría, Fac. de Ciencias. U.N.A.M.
- Gortari, E. de, 1979. *La Ciencia en la Historia de México*. Grijalbo. México. 446 p.
- Greig-Smith, P., 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 3rd ed. University of California Press, Berkeley, Ca.
- Guzmán, M., 1990. *El potencial pesquero del lago de Chapala*. Ponencia. 2a. Sem. Int. Limnol. Guadalajara, Jal.

- Hall, D.J. y T.J. Ehlinger, 1989. Perturbation, planktivory and pelagic community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 2203-2209.
- Hand, D.J. y C.C. Taylor, 1987. *Multivariate Analysis of Variance and Repeated Measures*. Chapman & Hall, Ltd. New York, 1987. 262 p.
- Harper, J.L., 1982. After description. *En: Newman E.I. (Ed.): The Plant Community as a Working Mechanism*. Special Publ. Series of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Pub. Oxford. pp. 11-16.
- Hildrew, A.G., C.R. Townsend, y J. Francis, 1984. Community structure in some southern English streams: the influence of species interactions. *Freshwat. Biol.*, 14: 297-310.
- Howell, E.T., M.A. Turner, R.L. France, M.B. Jackson y P.M. Stokes, 1990. Comparison of Zygnematacean (Chlorophyta) algae in the metaphyton of two acidic lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1085-1092.
- Hudon, C., 1987. The ecological implications of growth forms in epibenthic diatoms. *J. Phycol.*, 23: 434-441.
- Hutchinson, G.E., 1975. *A Treatise on Limnology*. V. 1, P. 1. John Wiley & Sons, Inc. 540 p.
- Hutchinson, G.E. y Löffler, H., 1956. The thermal classification of lakes. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 42: 34-86.
- Hynes, H.B.N., 1970. *The Ecology of Running Waters*. 4th imp. 1979. Liverpool University Press. 555 p.
- Iltis, A., 1984. Algues du Lac Titicaca et des lacs de la vallée d' Ichu Khota (Bolivia). *Criptogamie Algologie*, 5 (2,3): 85-108.
- Instituto de Geografía, U.N.A.M., 1990. *Gran Atlas de México*.
- Johansson, C., 1982. Attached algal vegetation in running waters of Jamtland, Sweden. *Acta Phytogeogr. Suec.*, 71. Uppsala.
- Juday, Ch., 1915. Limnological studies on some lakes in central america. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, 18 (pt.1): 214-651.
- Kilham, P. y S.S. Kilham, 1990. Endless summer: internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. *Freshwat. Biol.*, 23: 379-389.
- Krebs, C. J., 1978. *Ecology*. 2a. Ed. Harper & Row, Publishers. New York. 678 p.
- Kusel-Fetzmann, E., 1973. Beiträge zur Kenntnis der Algenflora der Hochgebirge Zentralamerikas und der Nordlichen Anden. *Hochgebirgsforschung*, Heft 3, 5: 29-68.
- Larson, D.W., 1981. Factors contributing to the maintenance of oligotrophy in an alpine glacial moraine lake (Wallowa Lake) in Northeast Oregon, U.S.A. *Northwest Sci.*, 55 (2): 95-107.
- Larson, D.W., 1989. Caldera lakes. *Hydrobiologia*, 171: 23-32.
- Lehman, J.T., 1986. The goal of understanding in limnology. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 1160-1166.
- Likens, G.E. y F.H. Bormann, 1974. Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Bioscience*, 24 (8): 447-456.
- Limón, Macías J. y O.T. Lind, 1990. The management of lake Chapala (México): Consideration after significant changes in the water regime. *Lake Res. Manag.*, 6 (1): 61-70.
- Lind, O.T. y L.O. Dávalos, 1990. Clay, dissolved organic matter, and bacterial interactions in two reservoirs. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 34: 119-125.
- Lindeman, R., 1941. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 379-418.

- Loeffler, H., 1972. Contribution to the limnology of High-mountain lakes in Central America. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.*, 57(3): 397-408.
- Lot, H.A., A. Novelo y P. Ramírez-García, 1993. Diversity of Mexican Aquatic Vascular Plant Flora. *In: Rammamorthy, T.P., R. Bye, H.A. Lot y J. Fa (eds.): Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution.* Oxford University Press. New York. pp. 577-591.
- Ludwig, J. A. y J.F. Reynolds, 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods and computing.* J. Wiley & Sons. 337 p.
- Lund, J.W.G. y J.F. Talling, 1957. Botanical limnological methods with special reference to the algae. *Bot. Rev.*, 23: 489-583.
- Macan, T.T., 1963. *Freshwater Ecology.* I. Wiley & Sons. N. York. 338 p.
- Margalef, R., 1980. *La Biosfera entre la Termodinámica y el Juego.* Omega, Barcelona. 236 p.
- Margalef, R., 1983. *Limnología.* Omega, S. A. Barcelona. 1010 p.
- Marks, J.C. y R.L. Lowe, 1989. The independent and interactive effects of snail grazing and nutrient enrichment on structuring periphyton communities. *Hydrobiologia*, 185: 9-17.
- Martínez, A. e I. Rosas, 1991. La ecología de las aguas dulces de México. Una propuesta metodológica. *Ponencia. 3a. Sem. Int. Limn., Morelia, Mich.*
- Marshall-Darley, W., 1987. *Biología de las Algas. Un enfoque fisiológico.* LIMUSA. México. 518 p.
- McCormick, P.V., 1990. Direct and indirect effects of consumers on benthic algae in isolated pools of an ephemeral stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 2057-2065.
- McCormick, P.V. y J. Cairns Jr, 1990. Microbial colonization dynamics in temporary aquatic systems. *Hydrobiologia*, 196: 229-253.
- Mendoza, González A.C., 1985. Estudio florístico fitológico estacional de la Laguna de Victoria o de Santiago Tilapa, México. *Phytologia*, 58 (7): 479-487.
- Metcalfe, S.E. y S.L. O'Hara, 1992. The sensitivity of Mexican Lakes to environmental disturbance: Examples from the Neovolcanic Axis. *Rev. Ing. Hidrául. Méx.*, 7 (2). Mayo-Agosto. Tema "Limnología".
- Miller, T.E., 1982. Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *Am. Nat.*, 120:533-536.
- Moss, B., 1980. *Ecology of Freshwaters.* Blackwell Scientific Publications. 332 p.
- Mueller-Dombois, D., 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology.* D. Mueller-Dombois & H. Ellenberg (Eds.). John Wiley & Sons. 547 p.
- O-Carreno, A. de la, 1954. *Las provincias geohidrológicas de México.* *Inst. Geol., U.N.A.M., Vol. 56.* 166 p.
- Orlaci, L., C.R. Rao y W.M. Stiteler (Eds.), 1979. *Multivariate Methods in Ecological Work.* International Co-operative Publ. House, Maryland.
- Ortega, M.M., 1985. *Algas Continentales Recientes de México.* U.N.A.M. 559 p.
- Peters, R. H., 1986. The role of predation in limnology. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 1143-1159.
- Peterson, C.G. y K.D. Houglund, 1990. Effects of wind-induced turbulence and algal mat development on epilithic diatom succession in a large reservoir. *Arch. Hidrobiol.*, 118 (1): 47-68.
- Pianka, E.R., 1974. *Evolutionary Ecology.* Harper & Row. 356 p.
- Pielou, E.C., 1974. *Ecological Diversity.* Wiley-Interscience Publication. 165 p.
- Proctor, V.W., 1980. Historical biogeography of *Chara* (Charophyta): on appraisal of the Braun-Wood classification plus a falsifiable alternative for future consideration. *J. Phycol.*, 16: 218-233.

- Protasov, A.A., 1989. Classification of freshwater periphyton communities. *Hydrobiol. J.*, 25 (6): 1-7.
- Rammamorthy, T.P., R. Bye, H.A. Lot y J. Fa (Eds.): *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press. New York. 710 p.
- Reid, G.K. y R.D. Wood, 1976. *Ecology of Inland Waters and Estuaries*. D. Van Nostrand Co. 2d ed. 485 p.
- Richkova, M.A., 1989. Role of water mass dynamic in formation of epiphyte algae communities in a lake. *Hydrobiol. J.*, 25(3): 7-9.
- Rivero G., C., 1991. *Estudio de Eutroficación del Lago de Tequesquitengo*. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias, U.N.A.M. p.
- Rosas, I. y A. Martínez, 1990. Propuesta metodológica para el uso de las algas como indicadores ambientales. Ponencia. 3a. Sem. Int. Limn. Morelia, Mich.
- Round, E., 1981. *The Ecology of Algae*. Cambridge, Univ. press. Great Britain. 653 p.
- Russell-Hunter, W.D., 1970. *Aquatic Productivity*. Macmillan Publ. Co. Inc. N. York. 306 p.
- Ruttner, F., 1882. *Fundamentals of Limnology*. 3d ed. 1974. Univ. of Toronto Press. 307 p.
- Rzedowski, J., 1978. *La Vegetación de México*. LIMUSA. México. 432 p.
- Schaik, C.P. van, J.W. Terborgh y S.J. Wright, 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24: 353-377.
- Schluter, D., 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 65: 998-1005.
- Schluter, D. 1990. Species-for-species matching. *Am. Nat.*, 136:560-568.
- Schwoerbel, J., 1971. *Handbook of Limnology*. 5th Ed. 1987. Ellis Horwood Ltd., Chichester. 228 p.
- Servant-Vildry, S., 1982. Altitudinal zonation of diatom flora of Bolivia. *Act. Geol. Acad. Sc. Hungr.* 25 (1-2): 179-210.
- Shiel, R.J. y W.D. Williams, 1990. Species richness in tropical freshwaters of Australia. *Hydrobiologia*, 202: 175-183.
- Silva, P.C., 1962. Classification of Algae. *En: (Ed.): Physiology and Biochemistry of Algae*. Academic Press Inc., N. York. pp 827-837.
- Simberloff, D.S. 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology.
- Sládecková, A., 1962. Limnological investigation methods for the periphyton ("aufwuchs") community. *Bot. Rev.*, 28: 286-350.
- Snoeijs, P.J.M. y I.C. Prentice, 1989. Effects of cooling water discharge on the structure and dynamics of epilithic algal communities in the northern Baltic. *Hydrobiologia*, 184: 99-123.
- Sousa, W.P., 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algae community. *Ecol. Monogr.*, 49: 227-254.
- S.R.H. (Secretaría de Recursos Hidráulicos, Méx.), 1976. *Atlas del Agua de la República Mexicana*. S. R. H., Méx. 253 p.
- Steeman-Nielsen, E., 1944. Dependence of freshwater plants on quantity of carbon dioxide and hydrogen ion concentration. *Dansk Bot. Ark.*, 11: 1-25.
- Stráskrává, M. y A. Gnauck, 1985. *Freshwater Ecosystems. Developments in Environmental Modelling*. 8. Elsevier. 309 p.
- Taylor, W., 1928. The alpine algal vegetation of mountains of British Columbia. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 80: 45-114.

- Ter Braak, C.J.S., 1983. Principal components biplots and  $\alpha$  and  $h$  diversity. *Ecology*, 64(3): 454-462.
- Tiffany, L.H., 1930. The Oedogoniaceae. A Monograph. Publ. by the Autor. Columbus, Ohio. 253 p.
- Tricart, P., 1985. Pro-Lagos. Los lagos del Eje Neovolcánico de México. Inst. de Geogr., U.N.A.M. 66 p.
- Varis, O., 1991. Associations between lake phytoplankton community and growth factors: a canonical correlations analysis. *Hydrobiologia*, 210: 209-216.
- Velasco, P.A., 1982. Evaluación de la calidad del agua con base en algunos aspectos de la comunidad fitoplanctónica del lago de Patzcuaro, Mich. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias. U.N.A.M. 78 p.
- Vilaclara, G., E. Robles, F. Rivera y V. Sládeček, 1988. Saprobic evaluation of *Euglena viridis*, *E. agilis* and *E. proxima*. *Acta hydrochim. hydrobiol.* 16 (2): 197.
- Villalpando, O., 1968. Algunos aspectos ecológicos del Volcán Nevado de Toluca. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias. U.N.A.M.
- Vinson, D.K. y S.R. Rushforth, 1989. Diatom species composition along a thermal gradient in the Portneuf River, Idaho, U.S.A. *Hydrobiologia*, 185: 41-54.
- Vollenweider, R.A. (ed.), 1969. A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments. 2d. Ed. 1974. I.B.P., Blackwell Scientific Publications. Oxford. 225 p.
- Weich, P.S., 1935. *Limnology*. 2d. Ed. 1952. Mc Graw-Hill Book Co. New York, Toronto, London. 538 p.
- Wetzel, R.G., 1975. *Limnology*. 2d. Ed. 1983. Saunders College Publ., México City. 767 p.
- Wolda, H., 1987. Seasonality and the community. *En: Gee, J. H. R. & P. S. Giller (Eds.): Organization of Communities. Past and Present. Blackwell Sci, Publ. Ch. 4 pp. 69-95.*
- Wright, J.F., D. Moss, P.D. Armitage y M.T. Furse, 1984. A preliminary classification of running waters sites in Great Britain based on a macro-invertebrates species and the prediction of community type using environmental data. *Freshwat. Biol.*, 14: 221-256.

**APENDICE I**

Listado florístico de las especies algales encontradas en el lago El Sol, Nevado de Toluca, México. La mayor parte de las especies procede del muestreo realizado durante abril 1982-abril 1983. Las marcadas con asterisco (\*) provienen de la bibliografía. Clasificación acorde con Silva (1962). El número progresivo de la columna a la derecha indica el número de la figura en la iconografía. Los números de las barras indican la escala en micras.

División		
Clase		
Orden		
Familia		
Género y especie	.....	Figura
<b>Cyanophyta</b>		
Chroococcales		
Chroococcaceae		
* <i>Anacystis</i> sp. (= <i>Gloeothece</i> , <i>Aphanothece</i> )		2
<i>Gloeo capsa aeruginosa</i> (Carm.) Kützing	.....	2
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kützing	.....	3
<i>M. robusta</i> (= <i>wesenbergii</i> )(Clark) Nygaard	.....	4
<i>Aphanocapsa rivularis</i> (Carm.) Rabenhorst	.....	5
<b>Nostocales</b>		
Oscillatoriaceae		
<i>Oscillatoria curviceps</i> Agardh	.....	6
<i>O. formosa</i> Bory	.....	7
<i>O. jasorvensis</i> Vouk	.....	8
<i>O. mougeotii</i> Kützing	.....	9
<i>O. obscura</i> Bruhl & Biswas	.....	10
<i>O. ornata</i> Kützing ex Gomont	.....	11
<i>O. perornata</i> Skuja	.....	12
<i>O. proteus</i> Skuja	.....	13
<i>O. raai</i> De Toni, J.	.....	14
<i>O. subbrevis</i> Schmidle	.....	15
<i>Lyngbya perelegans</i> Lemmermann	.....	16
<b>Nostocaceae</b>		
<i>Aulosira</i> sp.	.....	17
<i>Nostoc paludosum</i> Kützing	.....	18
<i>Pseudonabaena constricta</i> (Szafer) Lauterborn	.....	19
<b>Scytonemataceae</b>		
<i>Tolythrix nodosa</i> Bharadw.	.....	20
<b>Pyrophyta</b>		
Dinophyceae		
Peridinales		
Peridiniaceae		
* <i>Peridinium lomnickii</i> Woloszyńska	.....	21
* <i>P. willii</i> Huitfeldt-Kaas	.....	22

<b>Bacillariophyta</b>	
<b>Centrobacillariophyceae</b>	
Eupodiscales	
Coscinodiscaceae	
* <i>Melosira</i> sp.	
<b>Pennatibacillariophyceae</b>	
Fragilariiales	
Fragilariaceae	
* <i>Synedra</i> sp.	
Naviculales	
Naviculaceae	
* <i>Frustulia</i> sp.	
Cymbellaceae	
* <i>Amphora</i> sp.	
* <i>Cymbella</i> sp.	
* <i>Gomphonema</i> sp.	
Surirellales	
Surirellaceae	
* <i>Surirella</i> sp.	
<b>Chrysophyta</b>	
<b>Ochromonadales</b>	
<b>Dinobryaceae</b>	
<i>Dinobryon cylindricum</i> v. <i>alpinum</i> (Imhof) Bachmann	30
<i>Dinobryon</i> sp.	31
<b>Xanthophyta</b>	
<b>Xanthophyceae</b>	
Heterococcales	
Characiopsidaceae	
<i>Characiopsis longipes</i> (Rab.) Borzi	32
<b>Euglenophyta</b>	
Euglenales	
Euglenaceae	
<i>Euglena acus</i> v. <i>acus</i> Ehrenberg	33

## Chlorophyta

## Volvocales

## Tetrasporineae

## Palmellaceae

- \**Sphaerocystis schroeteri* Chodat

## Chlorococcales

## Hydrodictyaceae

<i>Characium ornithocephalum</i> A. Braun	35
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turpin) Menghini	36
<i>P. duplex</i> Meyen	37

## Scenedesmaceae

<i>Scenedesmus armatus</i> (Chodat)	38
<i>S. bijuga</i> ( <i>ecornis</i> ?) (Turpin) Lagerheim	39
<i>S. longispina</i> v. <i>longispina</i> Chodat (= <i>S. quadricauda</i> v. <i>longispina</i> (Chodat) G. M. Smith)	40
<i>S. quadricauda</i> (Turpin) Brébisson	41
<i>S. quadricauda</i> v. <i>quadrispina</i> (Chodat) G. M. Smith	42

## Ulotrichales

## Chaetophoraceae

<i>Aphanochaete repens</i> Wolle	43
<i>Chaetonea ornatum</i> Traneau	44
<i>Chaetophora incrassata</i> Schrank	45
<i>Draparaldia glomerata</i> (Vaucher) Agardh	46
<i>D. simplex</i> Meyer	47
<i>Stigeoclonium aestivale</i> (Hazen) Collins	48
<i>S. pusillum</i> (Lyngb.) Kutzing	49
<i>Thamniochaete huberi</i> Gay	50
<i>Pseudoendoclonium sp.</i>	51

## Coleochaetaceae

<i>Chaetosphaeridium pringsheimii</i> f. <i>conferta</i> Klebahn	52
--	----

## Oedogoniales

## Oedogoniaceae

<i>Oedogonium acrosporum</i> De Bary	53
<i>O. acrosporum</i> v. <i>bahmidosporum</i> (Nordstedt) Hirn	54
<i>O. argenteum</i> Hirn	
<i>O. equinospermum</i> A. Braun	56
<i>O. flavescens</i> (Hans.) Wittrock	57
<i>O. grande</i> v. <i>majus</i> Hansgirg	58
<i>O. inermis</i> Hirn	59
<i>O. infimum</i> Tiffany	60

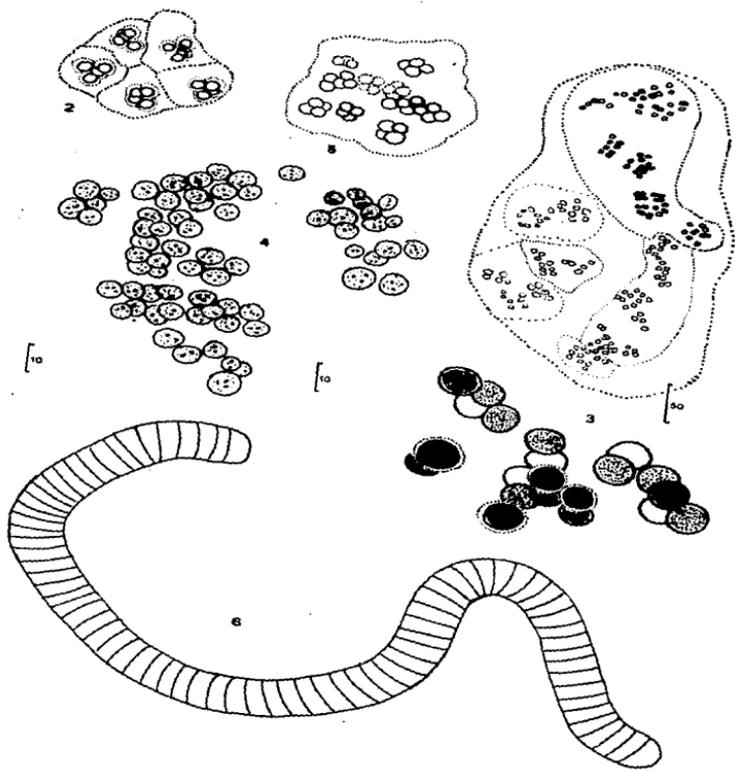


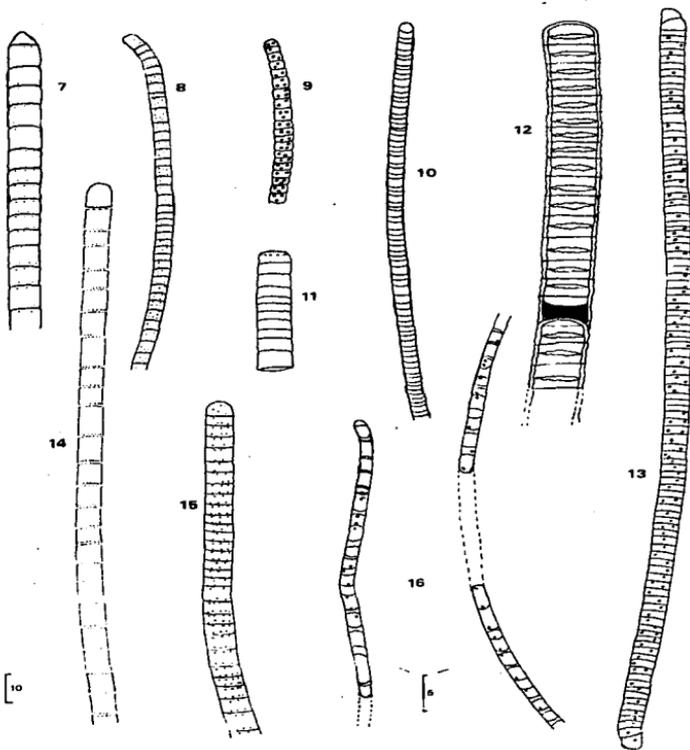
Charophyta

Charales

Characeae

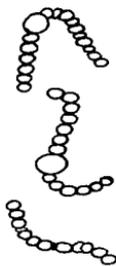
*Nitella gracilis* v. *intermedia* (Nordst.) Wood ..... 97



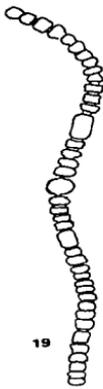




17



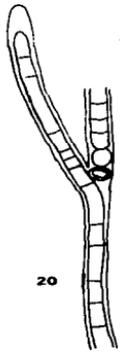
18



19



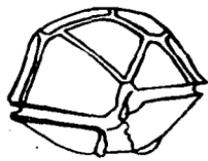
20



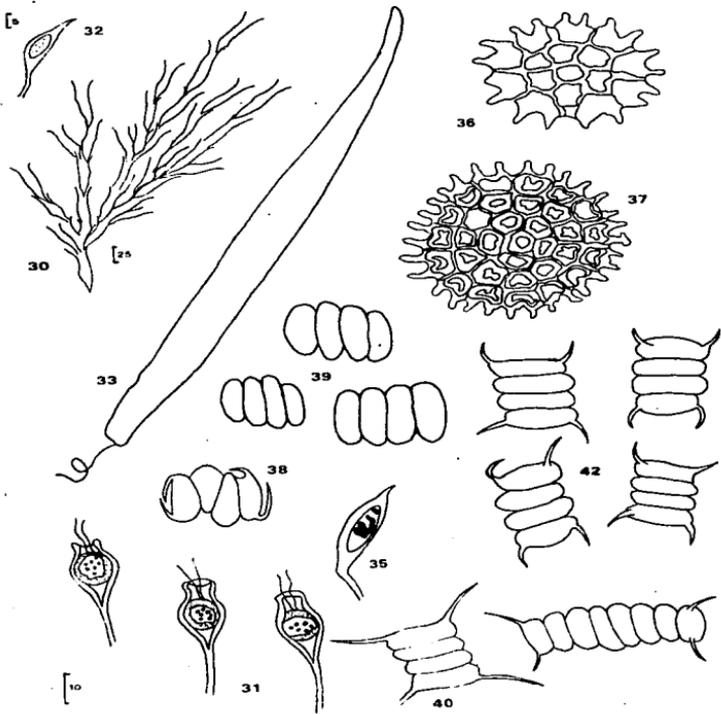
20

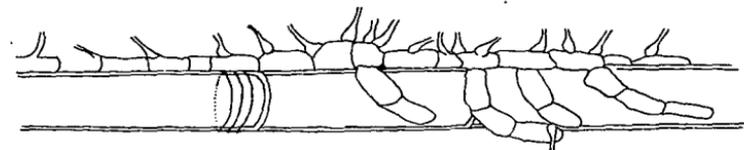


21

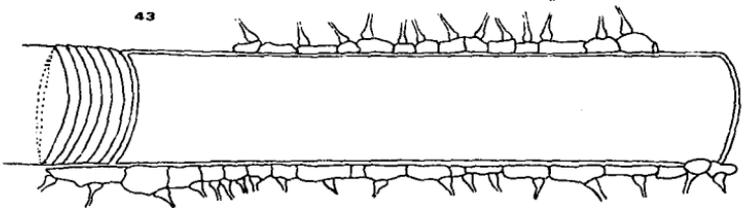


22

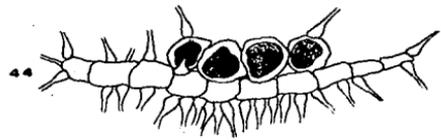




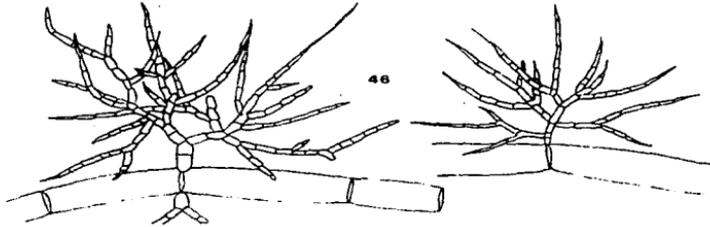
43



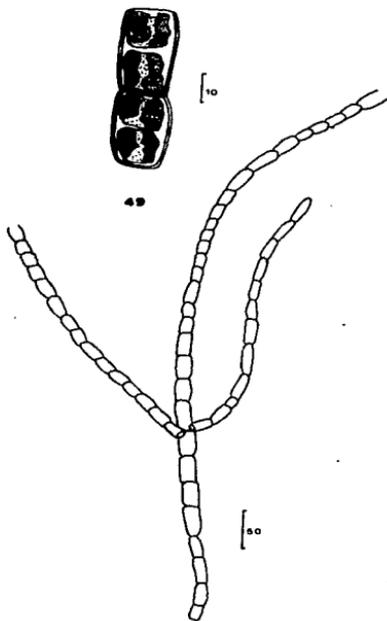
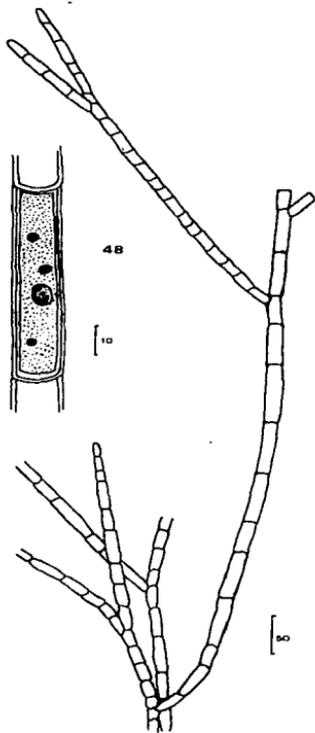
[10

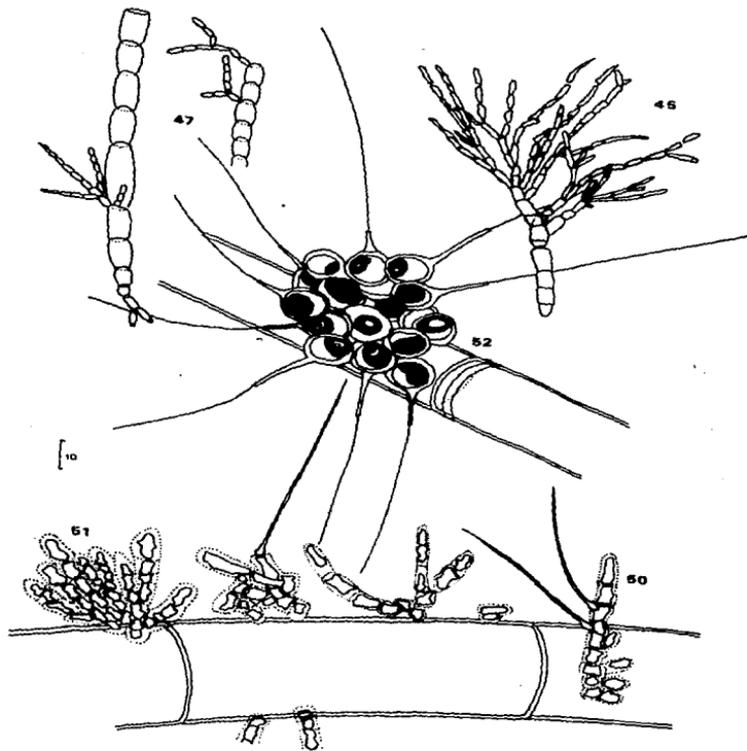


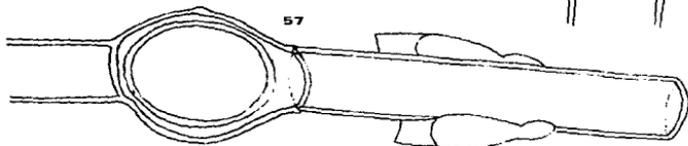
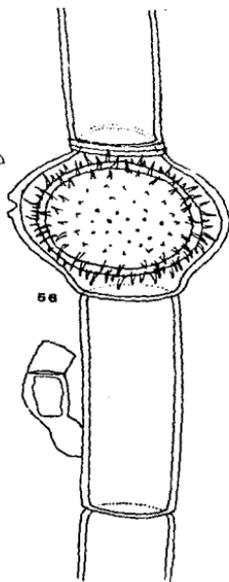
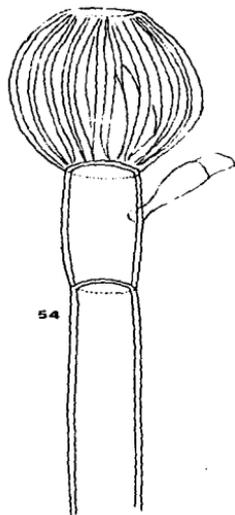
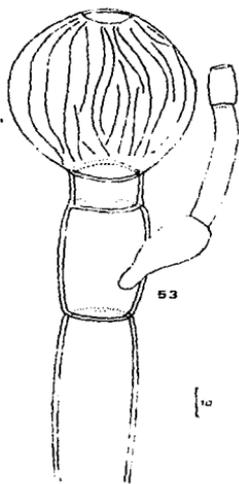
44

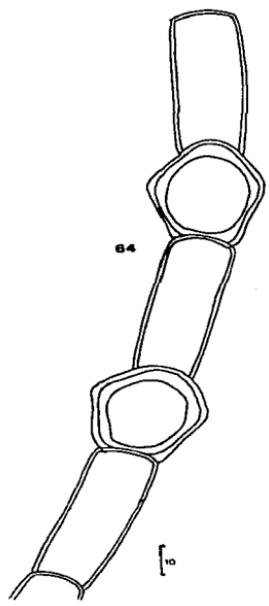
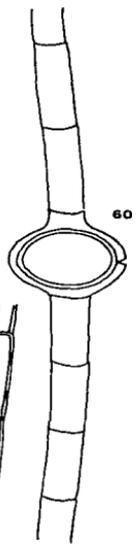
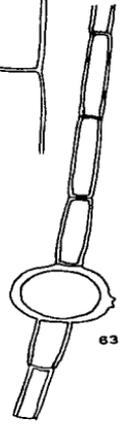
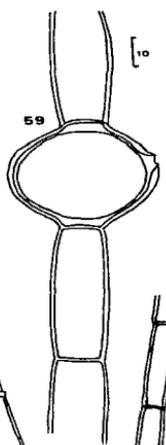
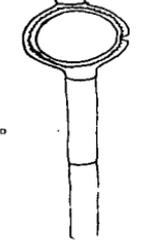
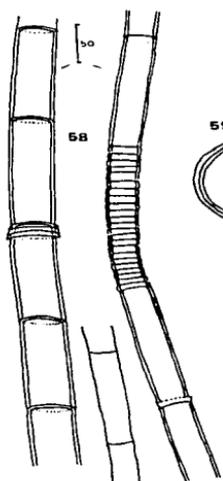


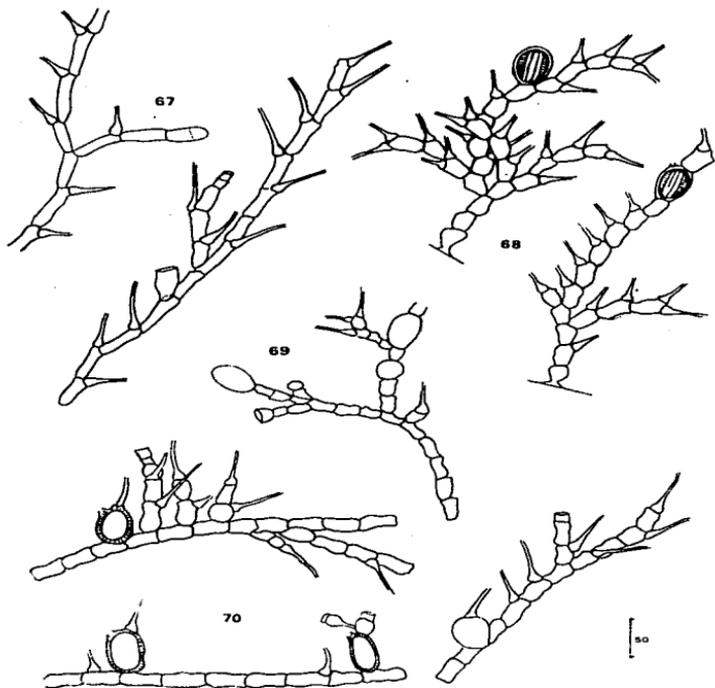
46

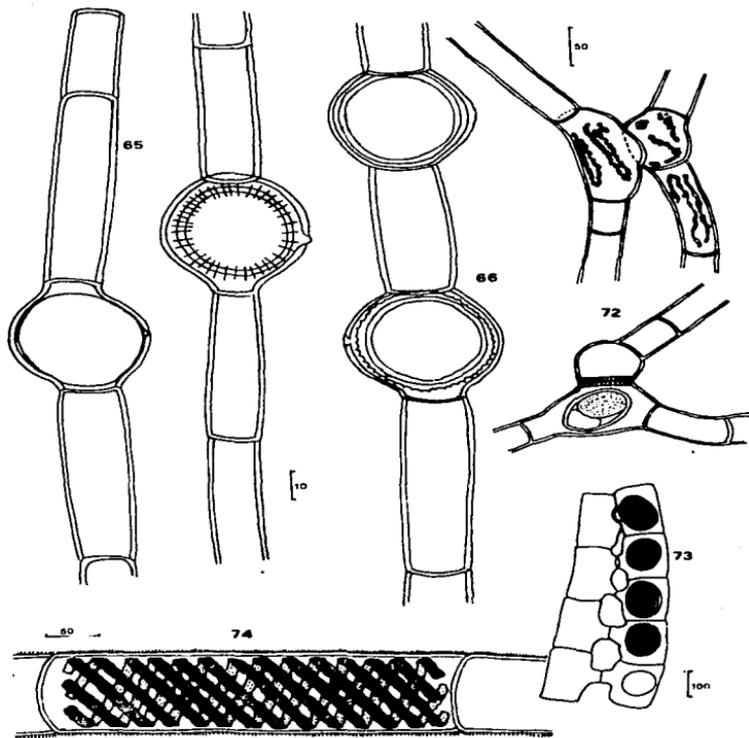










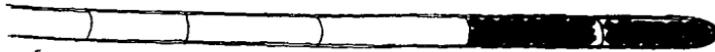




75

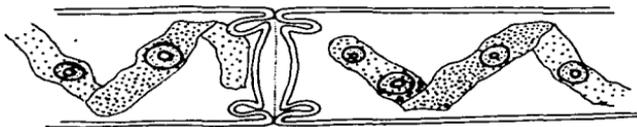


[10

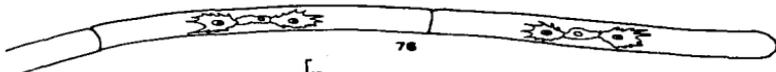


26]

75

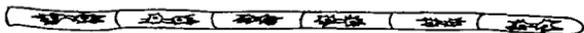


76



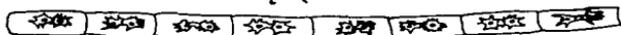
[ 10

77



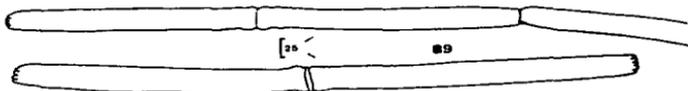
[ 25

78

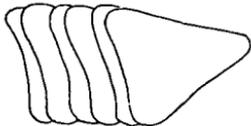
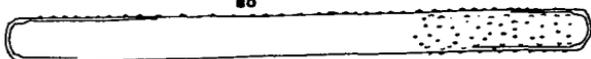


[ 25

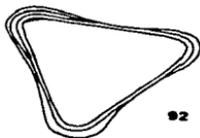
89



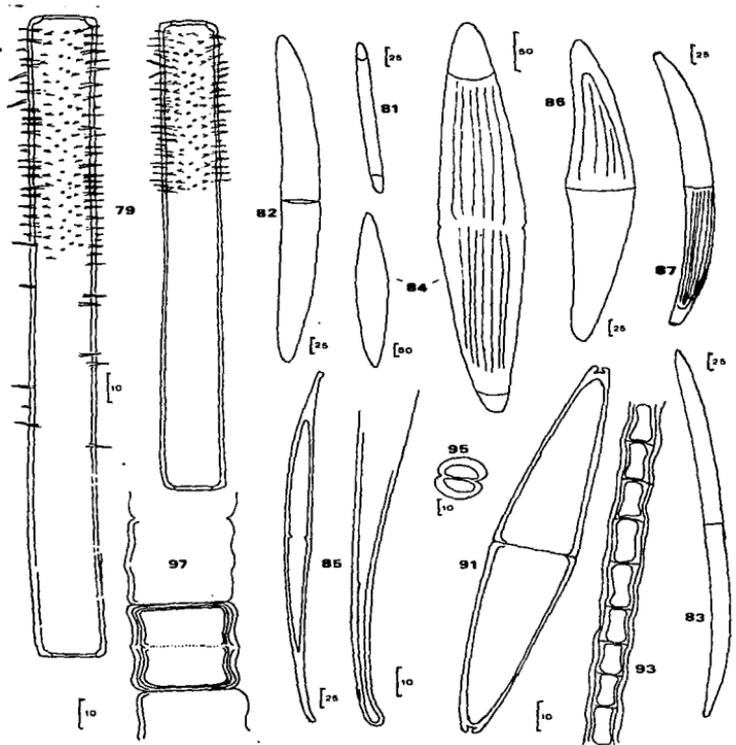
80



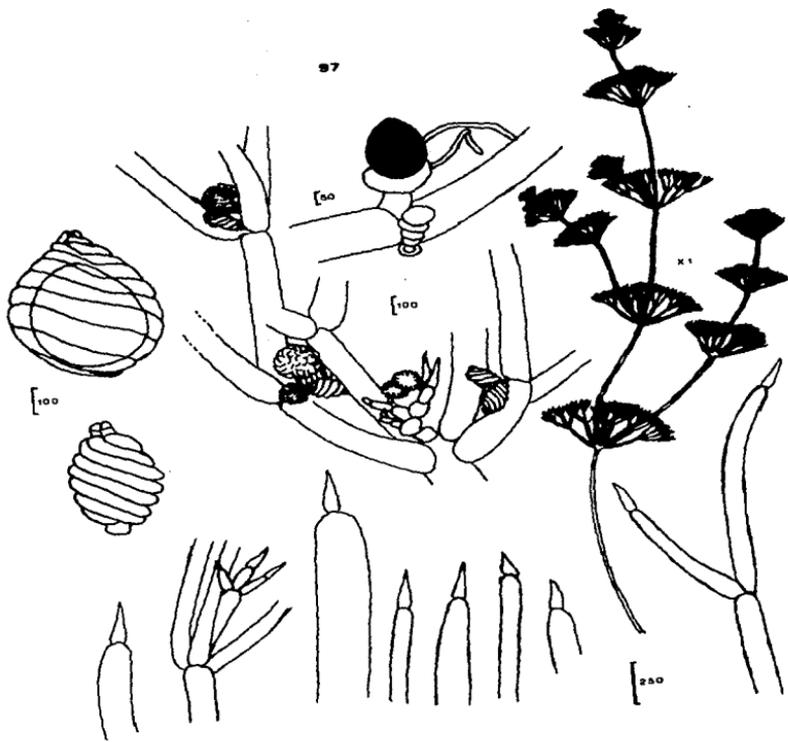
[ 10



92



97



21

2