

00381
28



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

VARIACION ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA
ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD PLANCTONICA
DEL LAGO DE ALCHICHICA, PUEBLA, CON
ALGUNOS ASPECTOS DE INTERACCIONES
TROFICAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

M. EN C. ALFONSO LUGO VAZQUEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES

285915

MEXICO, D. F.

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A Rosario, Alfonsito y Rosarito:

A pesar de todos los pesares, y después de todos los momentos robados. Gracias

A mis padres y hermanos:

por su amor de siempre y por su constante aliento e interés.

Al Dr. Fermín Rivera A.(†):

quien me dió la oportunidad de entrar al fascinante mundo de la investigación

A todos los demás:

que no por ser muchos y no mencionarlos individualmente son menos importantes.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Elva Escobar Briones, directora de la tesis, por su guía, aportaciones y sugerencias durante el desarrollo de este trabajo. También por su amistad, apoyo y paciencia.

Al Dr. Javier Alcocer Durand, compañero y amigo, por las largas horas de enriquecedor intercambio de ideas. Adicionalmente, por su crítica feroz y aporte de buenas sugerencias.

A los miembros de mi comité tutorial: Dra. María Antonieta Aladro Lubel y Dr. Samuel Gómez Aguirre, quienes dedicaron una importante cantidad de tiempo y esfuerzo para que este trabajo llegara adecuadamente a su conclusión.

Al resto de los sinodales: Dra. Rosa Luz Tavera y Dr. S.S.S. Sarma por sus acertados comentarios y aportes al trabajo final.

Agradecimiento especial al Dr. Miroslav Macek, quien me introdujo al estudio del circuito microbiano y aportó sus valiosos comentarios y críticas al presente trabajo.

A los Biól. Laura Peralta y Luis Oseguera, compañeros del Laboratorio de Limnología, por su apoyo en el campo y en otras áreas del trabajo, así como por su amistad.

A la Biól. Ma. Guadalupe Oliva, por aportarme su experiencia en la taxonomía del fitoplancton.

En general, a numerosos integrantes del proyecto de Conservación y Mejoramiento del Ambiente, quienes siempre me apoyaron a lo largo del trabajo. En especial a la Dra. Patricia Bonilla, la M.en C. Elizabeth Ramírez y a la Dra. Gloria Vilaclara.

El presente trabajo contó con el financiamiento del proyecto CONACyT 25430-T y del proyecto DGAPA, UNAM IN2045-97 cuyo responsable fue el Dr. Javier Alcocer Durand.

CONTENIDO

	página
Indice de Figuras	i
Indice de Tablas	ii
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Hipótesis	11
Objetivos Generales	11
Objetivos Particulares	11
Area de estudio	13
Antecedentes	19
Métodos	21
Resultados y discusión	
Condiciones ambientales	25
Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto	25
Porcentaje de saturación de oxígeno	29
Potencial redox	30
pH	32
Conductividad específica y sólidos totales	33
Profundidad de visibilidad del Disco de Secchi	35
Análisis estadístico de las condiciones ambientales	36
Condiciones biológicas	
Cuentas directas de bacterias totales	39
Fitoplancton	42
Concentración de clorofila <i>a</i>	50
Protistas	
Nanoflagelados heterótrofos (NFH)	53
Ciliados	56
Zooplancton	
Rotíferos	59
Copépodos	62
Análisis estadístico de los datos biológicos	67
Relaciones ambiente-organismos	69
Relaciones tróficas en el plancton de Alchichica	71
Conclusiones	78
Literatura citada	81

Indice de Figuras

	página	
1	Diagrama de flujo del carbono a través de la trama trófica planctónica en un ambiente de agua dulce con estratificación térmica	6
2	Localización geográfica, morfometría y batimetría del Lago de Alchichica.	14
3	Vista panorámica del Lago de Alchichica.	15
4	Climograma de la zona del lago	16
5	Perfiles mensuales de temperatura y oxígeno disuelto	26
6	Perfiles mensuales de porcentaje de saturación de oxígeno disuelto y potencial rédox	31
7	Intervalos de variación mensual del pH en la columna de agua	33
8	Intervalos de variación mensual de la conductividad específica a lo largo de la columna de agua	34
9	Variación mensual de la profundidad del disco de Secchi y de la zona fótica	35
10	Dendrograma de disimilitud (1- r de Pearson) de los meses de muestreo. Datos físicos y químicos	37
11	Dendrograma de disimilitud (1- r de Pearson) de las profundidades muestreadas. Datos biológicos	37
12	Variación mensual de las cuentas directas de cocos y bacilos en la columna de agua	40
13	Diagrama de frecuencia vs abundancia de las especies de fitoplancton	44
14	Variación mensual de las densidades de fitoplancton total y por especie	47
15	Variación mensual de los promedios ponderados de clorofila <i>a</i> en la columna de agua	51
16	Variación mensual de la concentración de clorofila <i>a</i> en la columna de agua	52
17	Variación mensual de las densidades de NFH en la columna de agua	55
18	Variación mensual de las densidades de ciliados totales en la columna de agua	57
19	Variación mensual de las densidades de rotíferos en la columna de agua	61
20	Variación mensual de las densidades de copépodos totales y por estadios de desarrollo y sexo en la columna de agua	65
21	Dendrograma de disimilitud (1 - r de Pearson) entre las profundidades de muestreo. Datos biológicos	67
22	Dendrograma de disimilitud (1 - r de Pearson) entre los meses de muestreo. Datos biológicos.	67
23	Diagrama de las relaciones tróficas del plancton en el lago de Alchichica. Época de estratificación.	73
24	Diagrama de las relaciones tróficas del plancton en el lago de Alchichica. Época de circulación.	75
25	Diagrama de las relaciones tróficas del plancton en el lago de Alchichica. Florecimiento de <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i>	76

I	Composición iónica del lago de Alchichica segun tres diferentes autores.	pág. 17
II	Lista comparada de géneros y especies de fitoplancton del Lago de Alchichica	43

RESUMEN

Se estudió la composición y variación del plancton del lago tropical de Alchichica, Puebla, México, incluyendo cuentas directas de bacterias totales, nanoflagelados heterótrofos, ciliados, fitoplancton, concentración de clorofila *a* y zooplancton en un punto central del lago ubicado dentro de la zona de máxima profundidad (62 m). Se recolectaron mensualmente 10 muestras a lo largo de la columna de agua. Adicionalmente se midieron perfiles verticales de temperatura del agua, concentración de oxígeno disuelto, conductividad específica a 25° C, pH, porcentaje de saturación de oxígeno y potencial redox.

Los resultados indican que Alchichica, al igual que otros lagos tropicales profundos, se comporta como un lago monomítico cálido, circulando durante la época seca y fría y, estratificándose a lo largo de la época cálida y lluviosa. Se trata de un lago con pH básico (8.6-9.2) y con un contenido apreciable de sales disueltas (K_{25} desde 12 676 hasta 13727 $\mu\text{S cm}^{-1}$). La temperatura del agua del lago varió entre 14.8 y 19.8°C y el oxígeno disuelto entre 0 y 7.8 mg l^{-1} . Durante la época de estratificación el oxígeno se agota en el hipolimnion y permanece ausente de él por un período de aproximadamente nueve meses. En general, Alchichica es un lago de agua clara en el que la zona fótica abarca los primeros 15 a 20 m de profundidad.

Los períodos de estratificación y circulación resultan de gran importancia en la dinámica biológica del plancton. En general, las densidades de todos los grupos fueron menores durante la estratificación y se incrementaron al llegar la época de circulación. Sin embargo, las bacterias, los NFH y los ciliados mostraron picos puntuales de densidad durante la época de estratificación, asociados principalmente a la zona del metalimnion o a la parte inferior del epilimnion.

La dinámica del fitoplancton presentó algunas variaciones con respecto a lo observado en otros lagos tropicales. La sucesión fue diatomeas centrales, cianobacterias, clorofitas \Rightarrow cianobacterias fijadoras de nitrógeno, diatomeas filamentosas \Rightarrow pequeñas cianobacterias unicelulares, clorofitas y diatomeas centrales. El patrón de variación mostró coincidencias con lo observado en otros lagos salinos templados. La presencia durante el mes de abril de un florecimiento de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia* cf. *spumigena*, indicó una deficiencia de nitrógeno en el lago durante ese período. Asociados al florecimiento, o posteriores a él, se observaron incrementos importantes en las densidades de bacterias, nanoflagelados heterótrofos, otras especies de fitoplancton y copépodos.

La riqueza específica en el plancton del lago parece ser baja, con 17 especies de fitoplancton, una de rotíferos, una de copépodos, hecho que pudiera asociarse a las condiciones salinas del lago. Las relaciones tróficas, por consecuencia, aparecen simplificadas y el circuito microbiano no aparenta tener un papel de gran relevancia en el funcionamiento del plancton, excepto en algunos momentos en que la producción del fitoplancton se incrementa. Puede existir el paso de energía de los protistas ciliados a los copépodos. Debido a su dificultad para ser consumida por el zooplancton, una porción importante de la biomasa de fitoplancton se incorpora a la vía de los detritos. Tanto los valores de concentración de clorofila *a* como las densidades de bacterias, nanoflagelados heterótrofos y ciliados indican el predominio en el lago de condiciones de oligotrofia con la presencia de algunos períodos en los que se alcanzan condiciones de mesotrofia.

ABSTRACT

Plankton composition and variation were investigated in the tropical lake Alchichica, Puebla, Mexico, including total bacteria, heterotrophic nanoflagellates (HNF), ciliates, phytoplankton, and zooplankton. A central sampling station located in the deepest area of the lake was surveyed. Ten samples were taken throughout the entire water column. Additionally, vertical profiles of water temperature, dissolved oxygen concentrations (DO), pH, conductivity (K_{25}), percentage saturation of dissolved oxygen, redox potential and chlorophyll *a* concentrations were measured. Results showed lake Alchichica to be warm monomictic, the mixing period found along the cold and dry season and the stratification period during the warm and rainy season. The water of the lake is basic (8.6-9.2) and showed an important content of dissolved salts (K_{25} 12676-13727 $\mu\text{S cm}^{-1}$). Water temperature varied between 14.8 and 19.8° C and dissolved oxygen concentrations between 0 and 7.8 mg l⁻¹. During the stratification period DO disappeared from the hypolimnion and this condition prevailed for up to nine months. Alchichica is a clear water lake where the euphotic zone comprises between 15 to 20 m deep. Mixing and stratification periods clearly influenced plankton dynamics. Densities of all groups were lower during stratification and increased in circulation. However, bacteria and protist showed density peaks during the stratification period associated to the metalimnion position or the lower end of the epilimnion. Phytoplankton dynamics showed several differences compared with other tropical lakes. Seasonal succession was: central diatoms, small cyanobacteria and chlorophytes → nitrogen-fixing cyanobacteria, filamentous diatoms → small cyanobacteria, chlorophytes, central diatoms. Seasonal fluctuation and phytoplankton composition showed to be similar to those observed in other temperate hyposaline lakes (e.g. Pyramid Lake, Nevada, U.S.A.). In April, the nitrogen-fixing cyanobacteria *Nodularia cf. spumigena* bloom appeared, indicating a nitrogen deficit in the lake during this time. Together with the bloom, or following it, the density of bacteria, HNF and zooplankton increased.

Species richness in the plankton of lake Alchichica seems to be low, including 17 phytoplankton species, one rotifer and one copepod. This fact could be related to the saline conditions of the lake. As a consequence, the trophic relationships simplifies. The microbial loop seems not to play an important role in plankton dynamics but during the periods when the phytoplankton density increases (i.e. circulation and bloom conditions). Due to the fact that a major portion of the phytoplankton biomass can not be consumed directly by zooplankton, the detrital pathway increase its importance. Chlorophyll *a* concentrations, and bacteria, HNF and ciliates densities indicated the prevalence of oligotrophic conditions in the lake with a short period of mesotrophic conditions.

INTRODUCCION

La Limnología se originó en países de la zona templada. Sin embargo, los estudios más recientes realizados en zonas tropicales han mostrado la gran diversidad de variantes y de condiciones especiales que es posible encontrar en los lagos tropicales, enriqueciendo de manera notable la visión de los limnólogos (Melack 1996).

Los procesos de variación temporal (diaria, lunar y anual) que ocurren en los lagos están relacionados principalmente con el gradiente latitudinal en que se localizan. Sin embargo, hay otros gradientes diversos, como el este-oeste, el climático, el gradiente de la transición océano-continente y el gradiente altitudinal, que tienen también una gran influencia en la determinación de los patrones de variación temporal de los lagos. La combinación de estos gradientes controla otras variables ambientales de gran importancia como son la cantidad de radiación solar, la influencia geostrófica y la estacionalidad de los patrones de viento y precipitación, entre otros (Talling y Lemoalle 1998).

Para los lagos de las regiones templadas el gradiente latitudinal generalmente resulta el de mayor importancia. Esto se refleja en una regularidad de la variación de las condiciones climáticas a lo largo del ciclo anual. En cambio, para el caso de los lagos tropicales la influencia de los otros gradientes es considerablemente mayor y esto favorece la amplitud en la diversidad de posibilidades. La variación temporal de los lagos tropicales depende en mayor medida de las condiciones locales prevalecientes (Esteves 1988).

Las variantes en la periodicidad de los cambios ambientales tienen una gran influencia sobre la dinámica temporal de los organismos lacustres. Dentro de éstos, la fluctuación del fitoplancton, que constituye la unidad básica de producción de materia orgánica en la zona limnética de los lagos (González de Infante 1988), ha sido especialmente estudiada.

La variación de la tasa de producción primaria del fitoplancton en los lagos templados es regulada por factores como la temperatura, la radiación solar disponible, la concentración de nutrientes, el consumo por herbívoros, el parasitismo y la competencia. En los lagos tropicales la temperatura -debido a su poca variación- no es importante y los factores principales son la disponibilidad de nutrientes y la cantidad de radiación subacuática. Como factores secundarios pueden encontrarse la herbivoría y el parasitismo (Esteves 1988)

Estas diferencias resultan en dos patrones de variación. En los lagos templados la variación del fitoplancton muestra una constancia en su periodicidad que es el resultado de la regularidad en la fluctuación de las condiciones climáticas de esta región. En los lagos tropicales la variación no es regular y se asocia en mayor medida con las fluctuaciones en las condiciones ambientales locales. Esta mayor variedad de patrones, unida al hecho de que los lagos tropicales han sido menos estudiados, resulta en un menor conocimiento de este tema en los lagos tropicales con relación a los templados (Esteves 1988). La mayor parte del conocimiento que se tiene sobre lagos tropicales proviene de estudios en las zonas de África, Centro y Sudamérica y Australasia (Talling y Lemoalle 1998).

A partir del conocimiento generado en estas regiones se han obtenido algunas generalizaciones. Melack (1979), basándose principalmente en sus estudios en lagos africanos, demostró que no existe una tendencia latitudinal en la variación temporal del fitoplancton en los ambientes tropicales e identificó varios patrones de variación tanto estacional como interanual. El fitoplancton de la mayoría de los lagos tropicales presenta variaciones estacionales pronunciadas que generalmente corresponden con variaciones en la precipitación, salida de agua o la mezcla vertical dentro del lago.

Las tres variables mencionadas actúan sobre uno de los dos factores más importantes en el control de la producción primaria en los lagos tropicales que es la concentración de nutrientes. Otras variables que afectan a este factor son los vientos y la turbulencia, que se reflejan en el patrón de estratificación y circulación de la columna de agua. Adicionalmente, la tasa de descomposición de la materia orgánica, la herbivoría y el parasitismo actúan sobre los nutrientes (Esteves 1988, Melack 1996).

El otro factor determinante de la producción primaria en lagos tropicales es la cantidad de luz disponible. Este factor es influenciado por la frecuencia y profundidad de la mezcla vertical, que puede determinar el clima de luminosidad dentro del lago (Melack 1996).

La variación en las densidades y composición del fitoplancton actúa sobre la fluctuación en el resto del plancton puesto que modifica la disponibilidad y características del alimento para los grupos que lo consumen. Hasta hace algunos años, se pensaba que el plancton tenía una estructura piramidal simple, con el fitoplancton siendo explotado por el zooplancton, principalmente por los microcrustáceos, los cuales, a su vez, proveían de una fuente de energía para los peces y mamíferos marinos en los océanos (González de Infante 1988, Laybourn-Parry 1994). El incremento en la resolución del microscopio y el desarrollo de técnicas de cuantificación mucho más precisas permitió descubrir que existían organismos de tamaño muy pequeño que podían tener gran importancia por su abundancia y biomasa. Entre ellos figuran, dentro de los productores, algas eucariontes muy pequeñas y cianobacterias, y dentro de los consumidores, protozoos flagelados y ciliados (Laybourn-Parry 1994, Fenchel 1987).

Pomeroy (1974) fue el primero que sugirió que los microorganismos podrían tener una función relevante en el reciclado de materiales y energía dentro de las cadenas tróficas planctónicas marinas por sus elevadas tasas de procesamiento de materiales. En su nuevo paradigma de las redes tróficas del plancton, afirmó que los microorganismos tenían gran potencialidad en el transporte de energía y materiales debido a sus elevadas tasas metabólicas específicas. Johannes (1964) había señalado la relación inversa que existe entre la talla de los organismos y sus tasas de excreción de fósforo. Actualmente se sabe que el tamaño de los organismos es importante pues tiene influencia en las tasas de procesamiento y en las interacciones entre los organismos pláctónicos (Moloney y Field 1991), por lo que el tamaño influye intensamente la estructura de las cadenas tróficas pelágicas. Por esta razón, el nuevo modelo de relaciones tróficas fue organizado con base en diferentes categorías de tamaño, surgiendo los términos picoplancton ($0.5-2 \mu\text{m}$), nanoplancton ($2-20 \mu\text{m}$), microplancton ($20-200 \mu\text{m}$) y mesoplancton ($>200 \mu\text{m}$), ahora ampliamente utilizados (Sieburth *et al.* 1978).

Retomando la propuesta de Pomeroy (1974) y basándose en observaciones posteriores, se elaboró el concepto final del "circuito microbiano" (microbial loop) (Azam *et al.* 1983). La mayoría de los autores considera que los grupos que forman al circuito microbiano son las bacterias pelágicas (bacterioplancton), pico y nanoplancton autótrofo, nanoflagelados heterótrofos y microciliados (Weisse 1990). Sin embargo, otros autores como Rassoulzadegan (1993), opinan que el circuito microbiano consiste exclusivamente de las vías de energía y materiales que relacionan a las bacterias heterótrofas con los flagelados bacterívoros y la materia orgánica disuelta y debe ser diferenciado del término "redes tróficas microbianas" (microbial food webs) que incluye a las relaciones tróficas de toda la comunidad de microorganismos menores de 100 μm y la producción primaria de los organismos de tamaño menor o igual a 10 μm . A pesar de estas discrepancias, lo relevante de la nueva propuesta es que incluye funciones de importancia para microorganismos autótrofos y heterótrofos dentro del ciclo de la materia y energía (Gifford 1991), resaltando la función de los protistas como remineralizadores de nutrientes esenciales en el ambiente marino. A partir de ese momento, numerosas investigaciones han confirmado la trascendencia de los microorganismos en las cadenas tróficas planctónicas marinas y dulceacuícolas y el paradigma de las relaciones tróficas entre los componentes del plancton ha sido notablemente modificado.

En el esquema actual se considera que los principales productores del plancton son las algas eucariontes muy pequeñas y algunas cianobacterias que constituyen el picofitoplancton. Ambos grupos no tienen el tamaño suficiente para poder ser consumidos directamente por algunos organismos del zooplancton, como los copépodos (Fenchel 1987). También es un hecho bien establecido que entre un 10 y un 50% de la materia orgánica sintetizada durante la fotosíntesis se excreta hacia el ambiente en forma de exudados de materia orgánica disuelta (Aaronson 1971, Fogg 1977, Zlotnik y Dubinsky 1989). Las causas y los mecanismos de este "desperdicio" de materia orgánica que lleva a cabo el fitoplancton se encuentran todavía en debate (Bjørnsen 1988, Sharp 1977). Sin embargo, la materia mencionada constituye la base de una vía alternativa de aprovechamiento de la producción primaria mediante su consumo por bacterias (Chrost y Faust 1983). Las bacterias, junto con el picofitoplancton, sirven a su vez de alimento para protozoos como los nanoflagelados heterótrofos y microciliados, y esta parte de la cadena trófica constituye el circuito microbiano (Azam *et al.* 1983). Los flagelados y ciliados pueden, a su vez, ser consumidos por los organismos planctónicos mayores, como los crustáceos (Fenchel 1987, Finlay *et al.* 1988).

Para el caso de los ambientes dulceacuícolas el estudio del circuito microbiano se inició posteriormente, sin embargo, en la actualidad se acepta que los microorganismos son también de gran importancia en estos ambientes (Weisse 1990). En los lagos el sistema limnético es más complejo que en el ambiente marino debido a la presencia de metazoos capaces de consumir bacterias. Los cladóceros y los rotíferos planctónicos, grupos predominantemente de agua dulce, contienen especies capaces de alimentarse de bacterias (Allan 1976, Mazumder *et al.* 1990, Riemann 1985, Sanders *et al.* 1989, Vaqué y Pace 1992). Por tanto, para el caso de los ambientes dulceacuícolas, es posible que exista competencia entre los protozoos y los metazoos por el recurso alimenticio representado por las bacterias (Laybourn-Parry 1994).

Straškrabová y Šimek (1993) consideran que la competencia por las bacterias entre los protozoos y los metazoos ocurre sólo bajo ciertas condiciones. Cuando se presenta la competencia, los protistas tienen las siguientes ventajas respecto al mesozooplankton: a) una mayor velocidad de crecimiento, que permite una adaptación más rápida a cantidades de alimentos variables; 2) la capacidad para sobrevivir a elevadas tasas de consumo de los peces planctívoros; 3) la presencia de especies resistentes o mejor adaptadas a algunos factores ambientales adversos. Además de la competencia por las bacterias, los protistas son, a su vez, sujetos de depredación por los metazoos (Carrick *et al.* 1991, Gifford 1991, Stoecker y Capuzzo 1990). La complejidad de estas interacciones indica que una mezcla de factores bióticos, incluyendo la presión de depredación y la competencia por los recursos alimenticios, es importante en la determinación de las sucesiones estacionales y en la composición y abundancia de las especies del protozooplankton. Superimpuestos a estos factores bióticos están los factores abióticos como la temperatura, la luz y las concentraciones de oxígeno disuelto en la columna de agua (Laybourn-Parry 1994).

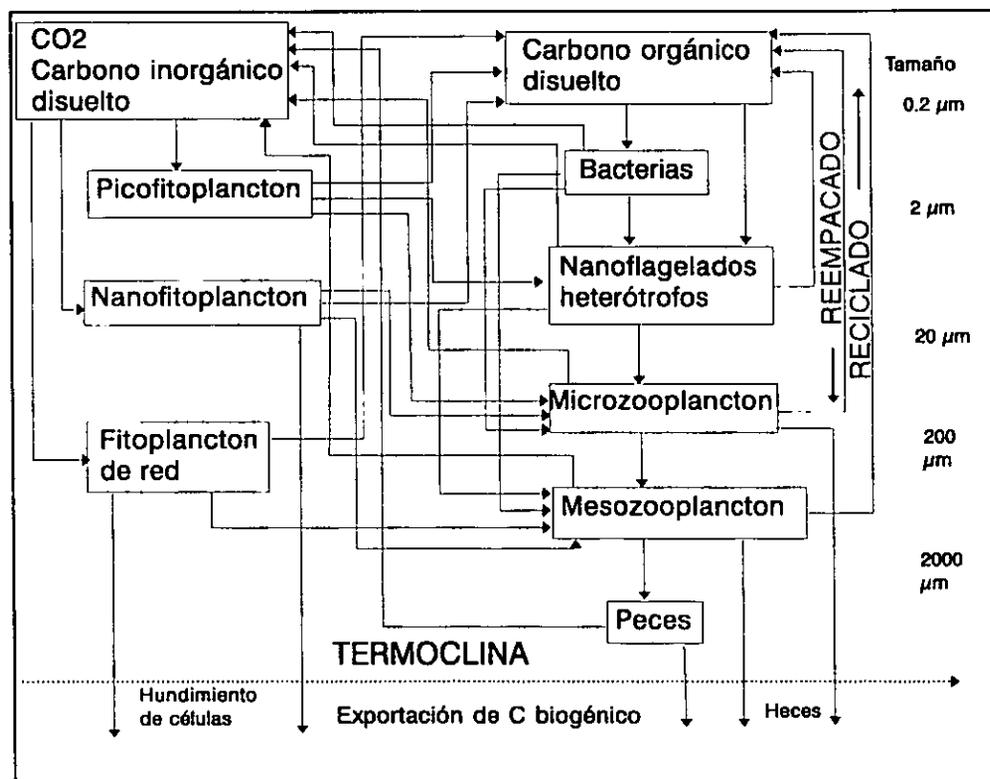


Figura 1. Diagrama de flujo del carbono a través de la trama trófica planctónica en un ambiente de agua dulce con estratificación térmica (Modificado de Ducklow y Taylor 1991)

En la Figura 1 se presenta un diagrama del flujo de carbono a través de una comunidad planctónica de agua dulce, incluyendo a la red trófica microbiana y al circuito microbiano, en condiciones de estratificación térmica de la columna de agua. Los productores y consumidores

están jerarquizados con base en su tamaño. El flujo se inicia con el carbono inorgánico que ingresa al sistema por medio de la fotosíntesis de las diferentes categorías de tamaño del fitoplancton. Ese carbón, una vez transformado en carbono biogénico, fluye hacia la trama trófica por dos vías principales: 1) por el consumo directo de los heterótrofos sobre los productores primarios, a través de la cadena trófica de herbivoría y 2) por la vía que se inicia con la excreción de carbono orgánico disuelto por parte del fitoplancton. Este carbono ingresa al circuito microbiano y a la trama trófica microbiana. La respiración en cada uno de los niveles tróficos produce bióxido de carbono que se reincorpora al compartimiento del carbono inorgánico. También en cada uno de los niveles se presenta un reciclado del carbono por medio de la excreción de desechos orgánicos que realizan los organismos. Este carbono se incorpora al compartimiento del carbono orgánico disuelto. La existencia de estratificación térmica en la columna de agua se señala mediante una línea punteada que marca la posición de la termoclina. Existen materiales como células vivas y muertas del fitoplancton y heces y organismos muertos del zooplancton que se hunden y cruzan la termoclina realizando un proceso de exportación de carbono biogénico. Este carbono ya no queda disponible para ser utilizado por el plancton hasta que un evento de circulación lo ponga nuevamente a disposición de los organismos en la parte superior de la columna. En la porción derecha de la figura se señala con una flecha descendente el proceso de "reempacado". A los protozoos del plancton se les ha asignado la función de "reempacado trófico" (trophic repackaging). A causa de su pequeño tamaño, las presas de los protozoos (bacterias, pico y nanoplancton) no están disponibles para muchos organismos del mesozooplancton; los protozoos pláncnicos reempacan a su presa en partículas de tamaño accesible para los niveles tróficos superiores (Gifford 1991).

Los principales grupos de protistas del plancton son los flagelados y los ciliados. Los flagelados heterótrofos constituyen una parte integral de la estructura trófica de los ambientes marinos y de agua dulce (Berninger *et al.* 1991). Estos organismos presentan una gran variedad de formas de alimentación que incluyen la bacterivoría, la herbivoría, la detritivoría y la osmotrofia (Sanders 1991). Su intervalo de tamaño abarca desde <2 hasta $>200 \mu\text{m}$. Dentro de los flagelados heterótrofos los nanoflagelados heterótrofos (NFH) constituyen la fracción de los flagelados cuyo tamaño se encuentra entre 2 y $20 \mu\text{m}$ (Berninger *et al.* 1991). Los grupos de mayor importancia dentro de los NFH son los coanoflagelados, crisomonadinos y kinetopláctidos. Los NFH son generalmente mucho más abundantes en los cuerpos de agua que los flagelados de mayor tamaño, por lo que aumenta la importancia de su función en los ambientes acuáticos. Recientemente, la naturaleza bacterívora de los flagelados nanoplanctónicos ha sido intensamente estudiada. La importancia de los NFH en las cadenas de alimentos acuáticas está relacionada con su habilidad para alimentarse eficientemente con partículas del tamaño de las bacterias (a menudo menores de $1 \mu\text{m}$) y su capacidad de alimentarse más eficientemente que otros organismos sobre suspensiones relativamente diluidas de bacterias (10^5 a 10^6 bac ml^{-1}). En consecuencia estos organismos son los primeros y principales consumidores de microorganismos del picoplancton en una amplia variedad de ambientes acuáticos (Berninger *et al.* 1991, Šimek *et al.* 1995)

El otro grupo de protistas planctónicos son los ciliados. Su importancia como componentes del plancton en numerosos lagos se conoce desde hace largo tiempo (Wetzel 1975).

Sin embargo, durante muchos años los ciliados fueron ignorados en las investigaciones de zooplancton de agua dulce. Esta omisión se explica en parte por el hecho de que los ciliados pequeños no aparecen o no son capturados cuando el zooplancton es muestreado por redes de plancton convencionales, y si son recolectados, resultan destruidos o deformados por la mayor parte de los fijadores (Beaver y Crisman 1982). Además, los cladóceros, copépodos y rotíferos generalmente eran considerados más importantes en términos de densidad, biomasa, producción, consumo de bacterias y regeneración de nutrientes (Pace y Orcutt 1981).

A partir de los estudios pioneros realizados por Pace y Orcutt (1981) y Beaver y Crisman (1982) el concepto de la importancia de los ciliados dentro de las comunidades planctónicas de agua dulce empezó a cambiar. En la actualidad se considera que los ciliados son un componente esencial de las cadenas de alimentos planctónicas. Diversos estudios revelaron que un buen número de metazoos invertebrados ingieren protozoos planctónicos durante todo su ciclo de vida (Gifford 1991), mientras que ciertos metazoos vertebrados, como larvas de peces, basan su dieta durante las primeras etapas de vida fundamentalmente en los protozoos (Lair *et al.* 1994). Por lo anterior, los ciliados pueden ser importantes para la transferencia de energía de bacterias, ultraplancton y nanoplancton a niveles tróficos superiores y una de sus funciones es el "reempacado trófico" (Gifford 1991). Adicionalmente, los protozoos ciliados incrementan el aprovechamiento de nutrientes para el crecimiento del fitoplancton; los ciliados consumidores de bacterias estimulan el crecimiento bacteriano y de este modo, incrementan las tasas de descomposición y de liberación de nutrientes (Finlay 1978). Pese a su pequeño tamaño, su alta actividad metabólica y su elevada proporción de consumo de bacterias y de reproducción les conceden una gran importancia en el flujo de energía dentro de los ciclos biogeoquímicos del fósforo, nitrógeno y carbono en las zonas pelágicas (Laybourn-Parry *et al.* 1990).

En ambientes oligotróficos la biomasa del fitoplancton disminuye mientras que aumenta la importancia de la biomasa de las bacterias (Straškrabová y Šimek 1993). Las condiciones oligotróficas favorecen al picofitoplancton respecto al fitoplancton de mayor tamaño. Si los organismos del mesozooplancton no son buenos filtradores, los protistas -tanto nanoflagelados heterótrofos, flagelados mixotrofos y ciliados- se convierten en los principales consumidores del picofitoplancton en ambientes con esta condición (Straškrabová *et al.* 1999).

Los estudios recientes han enfatizado la gran importancia de las interacciones complejas entre los metazoos y la trama de alimentos microbiana (Gifford 1991). Algunas de estas investigaciones han mostrado que la totalidad de la trama microbiana (bacterias, algas, protozoos) alimenta a la trama de alimentos de los metazoos (Sherr y Sherr 1988). Esto aumenta considerablemente el grado de complejidad de la trama alimentaria global y el acoplamiento también conduce a una mayor estabilidad en la trama de alimentos de los metazoos, especialmente en condiciones de fuerte limitación de alimento. En el otro extremo, la trama de alimentos de los metazoos no sólo es conducida por la producción microbiana sino que ejerce también un efecto de retroalimentación sobre la estructura de la comunidad microbiana. La mayoría de los estudios recientes se han enfocado hacia los aspectos del acoplamiento entre las tramas de alimentos microbiana y de los metazoos. Pero existe relativamente poca información sobre el impacto de los metazoos sobre la estructura de la trama de alimentos microbiana aunque

estos estudios sean igualmente importantes (Kothé y Benndorf 1994, Straškrabová y Šimek 1993).

Algunos autores no consideran como un hecho probado la relación entre la trama alimentaria microbiana y la trama alimentaria global, por lo que han planteado la pregunta de si los microorganismos constituyen un enlace trófico o un sumidero de nutrimentos como el carbono (Caron 1991). Existe también controversia respecto a cuál de entre las bacterias, los protozoos y el zooplancton son los principales regeneradores de nutrimentos en el plancton. Los puntos de vista respecto a cuál de estos tres grupos es el más importante difieren notablemente y existen evidencias experimentales que apoyan la relevancia de cada uno de los grupos. Al parecer la importancia de estos tres grupos en la regeneración de nutrimentos es altamente variable de acuerdo a los diferentes ambientes y condiciones en que se encuentren y también depende en gran medida de las características de la materia orgánica que estén consumiendo (Caron 1991, Moloney y Field 1991).

En conclusión, aunque el concepto de circuito microbiano está ya firmemente establecido en las redes tróficas planctónicas, todavía quedan numerosos aspectos por investigar y clarificar. El consenso emergente sugeriría que el circuito microbiano, cuando es considerado como un sólo compartimiento dentro del ecosistema, tiene dos funciones: 1) mineralizar los nutrimentos que se originan como detritos orgánicos o como células de bacterias o de pico o nanofitoplancton y 2) el transferir los nutrimentos en forma de biomasa celular (principalmente de protozoos) directamente al mesozooplancton y hacia las larvas de peces (Berman 1991).

Finalmente, es posible mencionar que la ecología del circuito microbiano ha emergido como el principal foco de atención de la investigación sobre el plancton a través de la pasada década, en paralelo con el rápido avance de métodos para la identificación y la cuantificación de las poblaciones que componen a las comunidades microbianas acuáticas y medir sus tasas de procesamiento de los materiales (Landry 1994).

La mayor parte de los estudios sobre el circuito microbiano han sido realizados en aguas marinas o en ambientes de agua dulce. Sin embargo, en toda la superficie del planeta existen numerosos lagos que contienen en sus aguas una elevada concentración de sales, y el volumen total de estos lagos es muy cercano al de todos los cuerpos de agua dulce del planeta (Hammer 1986). Estos cuerpos de agua, los lagos salinos, generalmente se considera que carecen de importancia, pero su valor puede agruparse en siete rubros: económico, cultural, estético, recreativo, educativo, ecológico y científico (Alcocer y Williams 1993). Los lagos salinos representan ecosistemas únicos y diferentes al compararlos con el ambiente marino o el de agua dulce (Williams 1981). Aunque no existe una terminología unánimemente aceptada respecto a los lagos salinos, se denominan atalashalinas aquéllas aguas no marinas con un contenido apreciable de sales (Alcocer y Escobar 1993). De manera general, se ha establecido que las aguas con más de 3 g l⁻¹ de sales son aguas salinas (Williams 1964). Hammer *et al.* (1983) clasificaron a las aguas salinas de acuerdo con su contenido de sales en hiposalinas (3 a 20 g l⁻¹), mesosalinas (20 a 50 g l⁻¹) e hipersalinas (más de 50 g l⁻¹).

Los lagos salinos son cuerpos de agua con características propias y altamente variables, en donde la salinidad y otros numerosos factores ambientales determinan la estructura de las comunidades que los habitan (Williams 1998). Estos lagos son comunes en los ambientes tropicales (Hammer 1986) siendo la mayoría de ellos someros y altamente productivos, y presentando fluctuaciones importantes de volumen y composición química. La mayoría de los lagos salinos tropicales que han sido estudiados se encuentran en África y corresponden al tipo de los lagos soda, es decir, lagos donde la composición química del agua está dominada por sodio, bicarbonatos y carbonatos, su estado trófico generalmente es eutrófico y se encuentran entre los ecosistemas más productivos del mundo (Melack 1981, Melack 1996).

Una característica común de muchos lagos salinos es la presencia de baja diversidad específica. Esto es el reflejo de la existencia de pocas especies adaptadas a vivir en esas condiciones, las cuales pueden encontrarse en grandes abundancias (Melack 1996, Talling y Lemoalle 1998), lo cual conduce a una reducida complejidad de las relaciones tróficas que se establecen en ellos (Alcocer y Escobar 1993, Alcocer y Williams 1993) convirtiéndolos en sitios excepcionales para la investigación de la dinámica trófica y de los procesos en el ecosistema. A pesar de lo anterior, son muy escasos los trabajos sobre estos temas realizados en lagos salinos (Melack 1996).

En México existe un importante número de lagos salinos, aunque muy pocos de ellos han sido estudiados detalladamente (Alcocer y Hammer 1998). Al igual que en otras partes del mundo, la gran mayoría de los cuerpos de agua mexicanos de este tipo son muy someros y altamente productivos. Sin embargo, el lago de Alchichica, un lago-cráter localizado en el estado de Puebla, contiene aguas hiposalinas y además es el lago natural más profundo de México (Alcocer y Escobar 1988). Adicionalmente, se trata de un cuerpo de agua considerado como oligo-mesotrófico (Garzón 1990). La combinación de salinidad, profundidad y condiciones de bajo trofismo hicieron pensar que se trataba de un lugar muy adecuado para el estudio de la dinámica temporal de la comunidad del plancton así como para tratar de conocer las relaciones tróficas que se establecen entre los diferentes componentes pláncnicos.

Las investigaciones sobre el circuito microbiano en lagos salinos son bastante escasas. Los trabajos más importantes se han desarrollado en lagos salinos de la Antártida (Laybourn-Parry y Perriss 1995, Perriss y Laybourn-Parry 1997, Bell y Laybourn-Parry 1999). También puede mencionarse el trabajo de Post (1977) en el Gran Lago Salado en los Estados Unidos y el de García *et al.* (1995) en una laguna salina en España. En ambientes salinos tropicales se encuentran los trabajos de Macek *et al.* (1994, 2000) en el lago de Atexcac, ubicado muy cerca de Alchichica.

En el presente trabajo se abordó el estudio global del plancton del lago tropical, hiposalino y oligotrófico de Alchichica, Puebla, incluyendo a diversos grupos de microorganismos como bacterias y protistas flagelados y ciliados. Se evaluaron las densidades de cada uno de los grupos de organismos a lo largo de un ciclo anual y se trató de establecer las relaciones tróficas y la importancia de los componentes del circuito microbiano dentro del funcionamiento de la comunidad del plancton del lago.

HIPÓTESIS

- 1) La variación temporal del plancton del lago de Alchichica está determinado por las condiciones ambientales locales, a través del patrón de circulación y estratificación de la columna de agua.
- 2) La variación en la composición y densidad del fitoplancton controla la densidad del resto de los componentes del plancton.
- 3) Las condiciones oligotróficas del lago permiten suponer el predominio del picofitoplancton sobre el fitoplancton mayor, así como una mayor importancia de las bacterias y del resto del circuito microbiano.
- 4) El predominio de las bacterias favorecería la importancia de los protistas en la transmisión de energía hacia los niveles tróficos superiores.
- 5) La cadena trófica podría estar simplificada debido a las condiciones salinas del lago, y tendría la vía bacterias-protistas-mesozooplancton como una forma importante de transmisión de materia y energía.

OBJETIVOS GENERALES

1. Establecer los patrones de distribución a lo largo de la columna de agua de las bacterias, fitoplancton, flagelados heterótrofos, ciliados y zooplancton durante un ciclo anual.
2. Establecer la relación entre las condiciones ambientales en el lago y la variación vertical y temporal de la comunidad pláncica
3. Elaborar un diagrama conceptual de la estructura de la comunidad del plancton en el lago.
4. Por medio del diagrama conceptual, establecer las relaciones tróficas más importantes que se presentan en el lago.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Evaluación de la estructura comunitaria
 - 1.1. Obtención de la composición y las densidades de los componentes del plancton
 - 1.2. Establecimiento de los patrones de variación vertical y temporal de:
 - a) Bacterias
 - b) Fitoplancton
 - c) Protistas
 - d) Zooplancton

2. Evaluación de las condiciones ambientales

- a) Estructura térmica y patrón de circulación del lago
- b) Comportamiento del oxígeno disuelto
- c) Factores derivados de la oxigenación
- d) pH y conductividad
- e) Variación y distribución de la clorofila *a*

3. Establecer la estructura de la comunidad del plancton y proponer las relaciones tróficas más importantes.



AREA DE ESTUDIO

La cuenca de Oriental -también conocida como Región de los Llanos o Valle del Seco- es una cuenca endorreica que comprende parte de los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala, y abarca un área de 4982 km² con una altitud promedio de 2300 m.s.n.m (Alcocer *et al.* 1998a). Dentro de ella se ubican las planicies conocidas como los Llanos de San Juan y los Llanos de San Andrés, al este del estado de Puebla, y en éstas se localizan seis lagos maars o axalapascos (vocablo nahua que significa "vasijas de arena llenas de agua")(Reyes, 1979). Los lagos maars pertenecen al tipo 11 de la clasificación de Hutchinson (1957) sobre el origen de los lagos y son aquéllos cuya cuenca se formó por la acción de la actividad volcánica, en este caso mediante una erupción explosiva. Estos lagos resultan de la puesta en contacto de la lava con el manto freático o por la desgasificación del magma, produciendo estructuras volcánicas con forma de cono en cuyo cráter inactivo se aloja el lago; los maars tiene como características distintivas el presentar áreas muy reducidas pero profundidades elevadas (Wetzel 1975). Los axalapascos cumplen en su mayoría con este esquema, presentando profundidades considerables (alrededor de 40 m) y son alimentados principalmente por las aguas del manto freático, y en menor medida, por la precipitación pluvial directa (Alvarez 1950). Cuatro de ellos: Alchichica, Atexcac, Quechulac y La Preciosa están ubicados en los Llanos de San Juan, mientras que Aljojuca y Tecuitlapa se encuentran localizados al pie de los contrafuertes occidentales del Citlaltépetl, en los Llanos de San Andrés (Ramírez-García y Novelo 1984). Alvarez (1950) clasificó a estos lagos en dos grupos: el de Techachalco, que incluye a los cuatro primeros, y el de Aljojuca, que incluye a los dos últimos.

Localización: El lago de Alchichica es el axalapazco de mayor tamaño en la Cuenca de Oriental. Se localiza en los Llanos de San Juan, al pie de la carretera Zacatepec-Perote, entre las coordenadas geográficas 19° 24' 22'' y 19° 25' 10" N y 97° 23' 52" y 97° 24' 04'' O (Geoposicionador Magellan Field Pro V). Su altitud es de 2345 m.s.n.m. Desde el punto de vista de la división política, Alchichica se encuentra dentro del estado de Puebla (Fig. 2). El volcán en que se aloja pertenece a la provincia fisiográfica del Eje Neovolcánico, en donde se cruzan la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Puebla (Arredondo *et al.* 1984).

Morfometría y batimetría: Arredondo *et al.* (1983) obtuvieron la morfometría y batimetría del lago (Fig. 2). Observaron que la forma del lago es circular (Fig. 3). Los principales datos morfométricos y batimétricos son: Longitud Máxima: 1733 m; Profundidad media: 38.55 m; Profundidad máxima: 64.6 m; Línea de costa: 5.06 km; Área: 1.81 Km²; Volumen: 69.62 millones de m³. Como el resto de los axalapascos, presenta una cuenca cónica y playas con pendientes muy pronunciadas (Arredondo *et al.* 1983). Alchichica es el lago natural más profundo de México (Escobar-Briones y Alcocer 1983)

Geomorfología: La planicie de la Cuenca de Oriental alcanzó su elevación a causa del plegamiento de rocas marinas del Mesozoico, a la acumulación de rocas y derrames volcánicos y a la gran cantidad de sedimentos piroclásticos que en última instancia le otorgaron su configuración actual a la Cuenca. Las formas fisiográficas volcánicas se produjeron desde principios del Cenozoico hasta el Cuaternario (Gasca 1981).

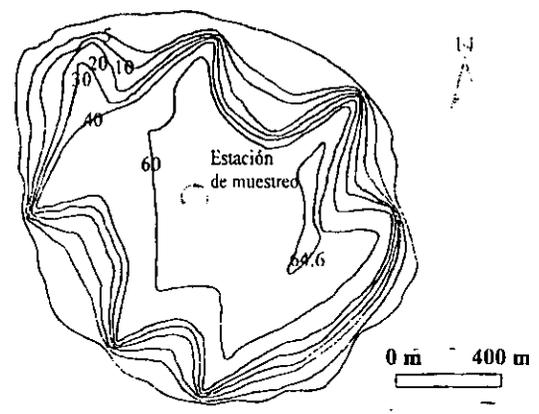


Figura 2. Localización geográfica, morfometría y batimetría del Lago de Alchichica mostrando la ubicación de la estación de muestreo



Figura 3. Vista panorámica del lago de Alchichica.

Desde el punto de vista geológico la cuenca del lago de Alchichica es un cono cinerítico con diferentes alturas en la corona del cono debido a la erosión diferencial. La composición litológica no es simétrica, en la parte occidental las capas de pómez y tezontle están interestratificadas con derrames basálticos (Reyes 1979).

Morfogénesis: El relieve está constituido por montañas y elevaciones menores formadas por plegamientos durante el Oligoceno-Mioceno y afectadas posteriormente por movimientos tectónicos. En el área del lago de Alchichica las rocas mezozoicas se encuentran también en los bordes de las montañas y con zonas de transición al pie de monte con acumulación de material volcánico (Tephra y lava). La formación de colinas ocurrió esencialmente durante el período Cuaternario.

Hidrogeología: El lago de Alchichica está situado en la parte media del Valle del Seco y está influenciado por la mezcla de dos composiciones geológicas principales. En la parte occidental del valle existen depósitos aluviales y lacustres con terrazas marinas del Pleistoceno y el Holoceno, con gravas, arenas y arcillas de permeabilidad media a alta. La parte este del valle es de origen volcánico del Cenozoico superior (del Mioceno al reciente) y existen rocas volcánicas (lavas, breccias y tufas) primariamente basálticas y andesíticas con permeabilidad media a alta (Atlas de México 1990)

Climatología: El clima del lugar es de tipo BS₁kw(i')w'', es decir, templado semiseco con poca oscilación de las temperaturas medias mensuales, con lluvias en verano y presencia de canícula en el mes de julio. La temperatura media anual es de 12.9 °C y la precipitación promedio anual no supera los 400 mm (García 1988). La evapotranspiración es muy elevada. En la Fig. 4 se presenta el climograma de la zona en donde se ubica el lago; los datos de temperatura y precipitación fueron tomados de García (1988) y los de evaporación de Arredondo *et al.* (1984). Se observa un marcado déficit de agua debido a la evaporación, sobre todo en el mes de marzo. La precipitación es estacional y ocurre durante la época cálida, alcanzando el valor máximo en el mes de junio, en donde también se presenta la temperatura mensual promedio más elevada del año. Por el contrario, la menor precipitación y las temperaturas más bajas se presentan durante el lapso de diciembre a marzo.

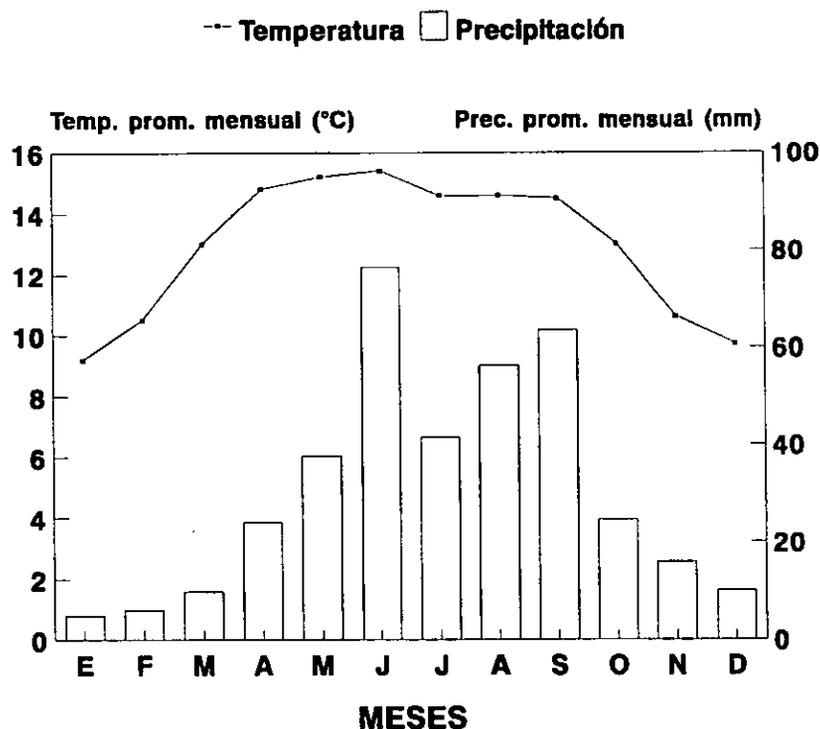


Figura 4. Climograma de la zona del Lago de Alchichica, Puebla

Composición iónica: El lago de Alchichichica es un lago salino, con aproximadamente 8.5 g l^{-1} de salinidad (Vilaclara *et al.* 1993) en la zona pelágica; en la zona litoral, debido a las entradas subterráneas de agua dulce que existen, la salinidad es más variable pero en general es menor (Alcocer 1995, Lugo 1993, Lugo *et al.* 1998). La composición iónica de las aguas de Alchichica ha sido analizada en diferentes estudios en tiempos diversos. Desafortunadamente, los resultados de estos estudios no han proporcionado valores precisos de las concentraciones de los diferentes iones.

Entre los trabajos más antiguos se encuentran el de Alvarez (1950) y el de C.F.E. (1960-62). Datos más recientes se presentan en Ramírez-García (1983), Arredondo *et al.* (1984), Ramírez-García y Novelo (1984), Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) y Vilaclara *et al.* (1993). Los datos de Arredondo *et al.* (1984) no son completos debido a que sólo se analizaron la alcalinidad y la dureza del agua. Los datos que aparecen en Ramírez-García (1983), Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) se basan en los mismos muestreos, pero en el último trabajo el valor que se presenta de la concentración de sodio es considerablemente mayor a la que aparece en los dos primeros, lo cual resulta en un incremento de la salinidad de casi 4 g l^{-1} . Vilaclara *et al.* (1993) sí analizaron todos los iones principales.

En la Tabla I se presentan los resultados de la composición iónica de las aguas del Lago de Alchichica según tres de los autores anteriormente mencionados. Los datos de Alvarez (1950)

están expresados en una notación antigua y debieron ser transformados para compararlos con los resultados modernos. Los resultados de Vilaclara *et al.* fueron transformados de mM a meq/L. Resultan evidentes las discrepancias y similitudes en los datos.

Tabla I. Composición iónica del lago de Alchichica según tres diferentes autores (datos transformados de su presentación original en los casos de Alvarez (1950) y Vilaclara *et al.* (1993))

IONES meq/l	ALVAREZ (1950)	RAMIREZ Y VAZQUEZ (1989)	VILACLARA <i>et al.</i> (1993)
Na ⁺	93.5	159.5	86.25
K ⁺	0.7	13.8	5.42
Ca ²⁺	29.4	0.3	0.6
Mg ²⁺	29.9	32.7	27.13
Cl ⁻	77	159.5	84.73
HCO ₃ ⁻	21.6	27.5	12.82
CO ₃ ²⁻	19.6	13.0	15.24
SO ₄ ²⁻	23.8	20.1	20.51

Los datos de los tres autores coinciden en que los iones sodio y cloruro son los dominantes. Sin embargo, mientras que según Alvarez (1950) el orden de magnitud de los cationes es Na⁺ > Mg²⁺ > Ca²⁺ > K⁺ y el de los aniones es Cl⁻ > SO₄²⁻ > HCO₃⁻ > CO₃²⁻ para Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) y para Vilaclara *et al.* (1993) el orden de los cationes es Na⁺ > Mg²⁺ > K⁺ > Ca²⁺. Según los primeros autores el orden de magnitud de los aniones es Cl⁻ > HCO₃⁻ > SO₄²⁻ > CO₃²⁻. Vilaclara *et al.* (1993) encuentran un orden diferente: Cl⁻ > SO₄²⁻ > CO₃²⁻ > HCO₃⁻. Resulta claro que los valores más elevados para las concentraciones de la mayoría de los iones se encuentran en el trabajo de Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989).

Vilaclara *et al.* (1993) informan también de la presencia en el agua de Alchichica de cantidades importantes de boro (11.34 meq/L), hecho que no es mencionado por ningún otro autor.

Otro rasgo muy característico del Lago de Alchichica, y que está relacionado con la composición química del agua, es la presencia a lo largo de la mayor parte de la zona litoral de depósitos de carbonato de calcio, los cuales son comúnmente conocidos con el nombre de "tufa". Según Margalef (1983) este tipo de depósitos se producen cuando se introduce agua freática subterránea, rica en carbonato de calcio, en un medio alcalino. En el Lago de Alchichica es

posible observar estructuras con formas diferentes, y recientemente Tavera y Komárek (1996) publicaron un estudio sobre las cianobacterias que viven incrustadas en la tufa y que al parecer también tienen un papel destacado en la deposición del carbonato de calcio. Estos autores reconocieron tres formas de la tufa de Alchichica: esponjosa, columnar y aplanada incrustada. Los tres tipos difieren en color, textura y morfología superficial y también mostraron diferencias en su composición química.

Vegetación acuática: la vegetación acuática de Alchichica comprende únicamente dos especies: la macrofita sumergida *Ruppia maritima* y a la macrofita emergente *Cyperus laevigatus* siendo la primera la que presenta la mayor cobertura y biomasa (Ramírez-García y Novelo 1984, Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez 1989).

ANTECEDENTES

Diversos estudios han sido realizados en la cuenca de Oriental. Sobre la hidrografía, clima y suelos se encuentran las investigaciones de Alvarez (1950), Fuentes (1972) y Soto *et al.* (1977). En los aspectos de geomorfología destacan los trabajos pioneros de Ordoñez (1905, 1906) y más recientemente el de Moya (1987). Fuentes (1972), Barbour (1973) y Reyes (1979) proporcionan información general sobre el área donde se localizan los lagos cráter y, con menor precisión, el trabajo de Alvarez (1950). La vegetación terrestre de la región Alchichica-Perote fue estudiada mediante percepción remota por Soto *et al.* (1977). El acuífero de la cuenca fue modelado por Cruickshank (1992).

También los axalapzcos de la cuenca de Oriental han sido estudiados desde diferentes perspectivas. Gasca (1981) estudió la génesis de estos lagos. La batimetría y morfometría de los axalapzcos la realizaron Arredondo *et al.* (1983) y datos sobre la composición química de sus aguas se encuentran en Alvarez (1950), Arredondo *et al.* (1984), C.F.E. (1960-1962), Díaz y Guerra (1979), Piña (1984), Ramírez-García y Novelo (1984), Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) y Taylor (1943). Recientemente Garzón (1990) y Lugo *et al.* (1993) caracterizaron tróficamente a los lagos y Vilaclara *et al.* (1993) describieron comparativamente la química básica de los mismos. Alcocer y Escobar (1990) alertaron sobre la constante disminución del nivel del agua de los lagos y Alcocer *et al.* (1998a) mostraron una visión general de los principales problemas que amenazan a los axalapzcos de Puebla. La importancia biológica y ambiental de los lagos se discute en Lugo *et al.* (1994).

Algunos estudios biológicos han sido realizados en los cuerpos de agua de la cuenca de Oriental. Alcocer *et al.* (1997) estudiaron el macrobentos de la Laguna de El Carmen, un cuerpo de agua somero, salino, y ahora de llenado episódico, ubicado dentro de la Cuenca. Los lagos cráter también cuentan con diversos estudios de índole biológica. Piña (1984) determinó la variación estacional del fitoplancton en La Preciosa, Quechulac y Aljojuca. Macek *et al.* (1994) estudiaron algunos aspectos de la comunidad plánctica de Atexcac. Trabajos que abarcan a los seis axalapzcos son los de Ramírez (1983), Ramírez-García y Novelo (1984) y Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) que estudiaron la vegetación de macrofitas de los lagos, su distribución, producción y ecología. Lugo (1993) utilizó sustratos artificiales para estudiar a los protozoos litorales. Diversos aspectos de la taxonomía y ecología de los grupos de macroinvertebrados bentónicos litorales de los seis lagos se presentan en Alcocer *et al.* (1993a), Ubeda y Estrada (1994), Alcocer (1995), Montoya y Peralta (1995) y Alcocer *et al.* (1998b). Lugo *et al.* (1998) presentan un listado de los protozoos litorales de Alchichica y Atexcac.

En el campo de la ictiología los estudios realizados en los lagos cráter de la cuenca de Oriental han sido numerosos. De Buen (1945) describió un nuevo género y especie de pez aterínido (*Poblana alchichica*) endémico del Lago de Alchichica. Este trabajo fue continuado por los de Alvarez (1950, 1970, 1972, 1981) relacionados con la distribución ictiofaunística y los cambios geomorfológicos, los fenómenos de especiación y la taxonomía de los aterínidos en diversos cuerpos de agua, incluidos los axalapzcos de Puebla. Guerra (1986) estableció la clara diferenciación morfométrica entre los géneros *Poblana* y *Chirostoma*, conclusión contraria a los

resultados de Echelle y Echelle (1984) sobre la evolución genética de los aterínidos de la Mesa Central de México, quienes consideran que *Poblana* forma parte de *Chirostoma*. Información sobre *Poblana* puede ser encontrada en Barbour (1973) en su historia biogeográfica de *Chirostoma*, Miller (1986) en su trabajo de composición y derivación de la fauna íctica dulceacuícola de México y Arredondo y Aguilar (1987) en su bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas mexicanas. Flores (1991) realizó un estudio poblacional sobre *Poblana letholepis*, aterínido endémico del axalapazco La Preciosa. Vázquez (1982) realizó un estudio poblacional de *P. alchichica*. Flores (1998) discutió la posición taxonómica y aportó algunos datos ecológicos de esta especie.

Específicamente sobre los organismos que habitan en Alchichica existen diversos estudios: Osorio-Tafall (1942) describió una nueva especie de copépodo a la que denominó *Diaptomus garciae* y cuyo holotipo obtuvo del Lago de Alchichica. Según Wilson y Yeatman (1959) esta especie es una sinonimia de *D. novamexicanus*, por lo que este último nombre prevaleció. Actualmente el nombre correcto de la especie es *Leptodiaptomus novamexicanus*. Otros estudios relacionados con el zooplancton son el de Delgado *et al.* (1997) quienes elaboraron una lista de las especies de rotíferos del lago y el de Lugo *et al.* (1999) en donde se presentan los resultados de la variación espacial y temporal de *L. novamexicanus* durante un ciclo anual.

Taylor (1943) describió un nuevo ambistómido (*Ambystoma subsalsum*) adaptado a las aguas salinas del lago de Alchichica. Tiempo después, Brandon *et al.* (1981) encontraron que Taylor basó su descripción en un ejemplar de *A. tigrinum* y redescubrieron al anfibio endémico de Alchichica con el nombre de *A. taylorii*. Calderón y Rodríguez (1986) determinaron el estado actual de la población de este anfibio. La Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología (1987) catalogó al ambistómido dentro de las especies mexicanas en peligro de extinción. Flores-Villela (1993) clasificó a esta especie como endémica del Eje Volcánico Transversal, con Alchichica como localidad tipo.

Con relación al fitoplancton, Arredondo *et al.* (1984) correlacionaron las abundancias de este grupo con algunos parámetros físicos y químicos mediante análisis multivariados. Recientemente, Tavera y Komárek (1996) publicaron un estudio taxonómico sobre las cianobacterias presentes en Alchichichica, incluyendo a las que viven en la zona limnética pero principalmente enfocado a aquéllas de la zona litoral, que al parecer tienen un papel importante en la generación de las concreciones calcáreas del lago. En este trabajo se describen varias especies nuevas.

Alcocer *et al.* (1993b) presentan la ecología de los oligoquetos litorales de Alchichica. Información adicional sobre el bentos del lago se encuentra en los trabajos mencionados anteriormente y que incluyen a los seis axalapazcos.

Finalmente, Escobar-Briones *et al.* (1998) realizaron un estudio acerca de las relaciones tróficas con base en el análisis de isótopos estables en diversos grupos de organismos del lago.

MÉTODOS

Se realizaron 12 muestreos mensuales en el lago de Alchichica que comprendieron de agosto de 1993 a julio de 1994. Se ubicó una estación central, en la zona más profunda del lago (60 m) y se tomaron muestras, por medio de una botella van Dorn de 5 L, en las siguientes profundidades: 0, 3, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50 y 60 m. La elección del punto de muestreo se hizo considerando que la zona muestreada correspondiera a la zona pelágica del lago y se realizó tomando en cuenta el criterio expresado por Hrbáček (1971): "para algunos propósitos los estudios de plancton pueden basarse en el muestreo repetido de una sola estación central; a menudo se selecciona el punto más profundo". El mismo autor señala "para caracterizar a un lago a lo largo de un período, el muestreo repetido en una estación puede ser mejor que tomar muchas muestras una sola vez durante el período". Adicionalmente, para la selección de una sola estación de muestreo se tomaron en cuenta estos otros factores: 1) se trata de un lago de área reducida y con una cuenca muy circular; 2) el fuerte viento que generalmente existe en la zona, mantiene un buen nivel de homogeneidad en la capa superficial.

En cada muestreo se obtuvieron *in situ* los perfiles de temperatura, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, pH, conductividad específica (K_{25}) y potencial redox (E_b) en el lago por medio de una sonda multisensor marca Hydrolab modelo Datasonde 3 con un Surveyor 3. Las medidas se hicieron cada metro hasta llegar a la capa anóxica. A partir de ese momento se midió cada 5 m.

Siguiendo lo descrito en A.P.H.A. *et al.* (1985), a partir de los valores de K_{25} se calcularon los valores de sólidos disueltos totales (SDT) utilizando la constante de 0.654 obtenida de los datos promedio de conductividad y SDT que presentan Vilaclara *et al.* (1993).

Las muestras biológicas se recolectaron y procesaron de la siguiente forma:

Cuenta directa de bacterias: La enumeración de las bacterias suspendidas en la columna de los cuerpos de agua tradicionalmente se realizó mediante técnicas de cultivo, cuyo principal inconveniente es el de ser selectivas y, en general, subestimar a las densidades bacterianas. A partir de los años 70's, y en especial desde de la década de los ochentas, se desarrollaron técnicas basadas en el uso de fluorocromos y microscopía de epifluorescencia, que permitieron mejorar considerablemente la exactitud y precisión de las estimaciones de abundancia bacteriana en los sistemas acuáticos y principalmente en el plancton (Hebert 1990). Se pudo entonces establecer que la abundancia de estos organismos podía ser un factor que los convirtiera en una parte fundamental para las transferencias energéticas en los niveles tróficos inferiores (Ochs *et al.* 1995). Las bacterias presentes por volumen de agua se contaron utilizando muestras de 50 ml fijadas en formalina hasta una concentración del 2%. Volúmenes variables de la muestra se concentraron en filtros de membrana (Millipore GS, tamaño de poro 0.2 μm) previamente teñidos con negro clorazol. Las bacterias se tiñeron con el fluorocromo DAPI (2,4'-diamidino-fenol indol) observándose y contándose con microscopía de epifluorescencia a 1250 \times (Porter y Feig 1980) mediante un Fotomicroscopio III de Carl Zeiss equipado con luz ultravioleta y un juego de filtros G365 FT395 LP420. Se contó el número de campos del microscopio necesarios

para llegar a 1000 bacterias, por lo que, suponiendo que las bacterias en los filtros se reparten de acuerdo con la distribución de Poisson (al azar), el intervalo de confianza para la media es de aproximadamente $\pm 5\%$ (Wetzel y Likens 1979, A.P.H.A. *et al.* 1985).

Cuenta de nanoflagelados heterótrofos (NFH): La abundancia de flagelados heterótrofos se cuantificó utilizando muestras de 50 ml fijadas con formalina hasta una concentración total de 2%. Volúmenes de entre 10 y 40 ml de la muestra se concentraron en filtro de membrana (Millipore GS, tamaño de poro $0.8 \mu\text{m}$) previamente teñidos con Negro Clorazol. El núcleo de los flagelados fue teñido mediante el fluorocromo DAPI, observándose y contándose con microscopía de epifluorescencia a un aumento de $1250\times$ (Berninger *et al.* 1991). Debido a que los flagelados fueron considerablemente menos numerosos que las bacterias se contó el número de campos necesarios para llegar a 400 organismos, por lo que, suponiendo una distribución al azar, el intervalo de confianza para la media fue de $\pm 10\%$. Debido a la rápida pérdida de fluorescencia de la clorofila de los nanoflagelados autótrofos (NFA), no fue posible separar a éstos de los HNF. Sin embargo, durante las cuentas de fitoplancton prácticamente no se observó la presencia de NFA.

Cuentas de ciliados: Las muestras para las cuentas de ciliados (100 ml) se fijaron de inmediato con lugol añadido de ácido acético hasta una concentración de 1% (Finlay y Guhl 1992). Una vez en el laboratorio, volúmenes de entre 25 y 50 ml (dependiendo del número de ciliados presentes) se sedimentaron en cámaras de Utermöhl y los organismos se cuantificaron mediante microscopio invertido. En este caso se contaron al menos 100 organismos por lo que el intervalo de confianza para la media fue de $\pm 20\%$. Para la identificación taxonómica de las especies se tomaron otras muestras (100 ml) que fueron fijadas con solución saturada de HgCl_2 (Lee *et al.* 1985). Se emplearon las claves de Bick (1972), Curds (1969 y 1982), Curds *et al.* (1983), Foissner (1994), Kahl (1930-35), Lee *et al.* (1985) y Noland (1959). Posteriormente se realizaron tinciones argénticas para confirmar algunas determinaciones específicas. Se emplearon principalmente el método seco de Klein (Curds 1982) y la técnica del carbonato de plata de Fernández-Galiano (1976).

Cuentas de fitoplancton: Las muestras para las cuentas de fitoplancton (100 ml) se fijaron de inmediato con lugol añadido con ácido acético hasta una concentración de 1%. Una vez en el laboratorio, volúmenes de entre 50 y 100 ml se sedimentaron en cámaras de Utermöhl (Vollenwider 1969, Wetzel y Likens 1979) y los organismos se cuantificaron mediante un microscopio invertido (Invertoscope D Zeiss). En este caso se contaron al menos 400 organismos por lo que el intervalo de confianza para la media fue de $\pm 10\%$. Para la identificación general de los organismos se emplearon claves como Bourrely (1966, 1968, 1970), Desikachary (1959), Huber-Pestalozzi y Fot (1968), Krammer y Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a,b) y Smith (1933). En los casos requeridos, se consultaron algunos otros artículos y claves específicos para la determinación de ciertas especies.

Concentración de clorofila *a*: Las muestras para la cuantificación de clorofila *a* consistieron en 5 L de cada profundidad los cuales se almacenaron en garrafones de plástico mantenidos en refrigeración (4°C) y en oscuridad hasta su procesamiento en el laboratorio. La cantidad de clorofila

a presente en las muestras se midió por el método de extracción en frío (4 °C) durante 24 h con metanol al 100% (Marker *et al.* 1980) y empleando un espectrofotómetro Hewlett-Packard 8450A UV/VIS. Debido a las bajas concentraciones de clorofila presentes fue necesario filtrar volúmenes de aproximadamente 3 L para obtener el concentrado de clorofila *a*. Se empleó la extracción con metanol debido a que se ha demostrado que la acetona extrae de forma incompleta la clorofila *a* de las cianobacterias (Galat *et al.* 1981). Margalef (1983) recomienda el uso del metanol para la medida de clorofila en fitoplancton de aguas dulces.

Recuentos de zooplancton: Aproximadamente 2 L de muestra mantenida en refrigeración y en oscuridad se filtraron a través de un filtro Whatman del No. 2. Los organismos retenidos en el filtro se enjuagaron cuidadosamente con agua del lago previamente filtrada y se transfirieron a frascos de 50 mL, fijándose con formalina al 4% adicionada con Rosa de Bengala, que es un colorante vital. Posteriormente se contaron, uno a uno, empleando un estereomicroscopio Wild y separándolos de acuerdo con sus diferentes estadios de desarrollo (Edmondson y Winberg 1971). En la medida de lo posible, se trató de contar un mínimo de 100 individuos, por los que el intervalo de confianza para la mayoría de las medias fue de $\pm 20\%$. La determinación taxonómica se hizo empleando las claves de Dussart y Defayé (1995) y la de Wilson y Yeatman (1959). Además, la determinación taxonómica de los copépodos fue confirmada por la Dra. Janet W. Reid (NMNH Smithsonian) mientras que en la determinación de los rotíferos se contó con el apoyo del Dr. S.S.S. Sarma (ENEP Iztacala, UNAM).

Para conocer las especies dominantes, constantes, temporales y raras en la asociación de fitoplancton se realizó un análisis de frecuencia *versus* abundancia (García de León 1988).

Los datos físicos y químicos fueron transformados para eliminar las diferentes unidades y normalizar su distribución (Green 1975) de la siguiente manera: la temperatura, el porcentaje de oxígeno, el potencial rédox y la conductividad fueron convertidos a logaritmo. La concentración de oxígeno se transformó con la fórmula $\log(n+1)$. A todos los valores de pH, que ya son un logaritmo, se les restaron siete unidades. Las variables biológicas también se transformaron mediante $\log(n+1)$ (Green 1975). Los resultados de densidades de bacterias y de nanoflagelados heterótrofos se transformaron usando la fórmula $\log(n)$.

Para establecer relaciones entre todas las variables se realizó un análisis de correlación utilizando el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (Downie y Heath 1973) y un nivel de probabilidad del 0.05, mediante el paquete estadístico Statgraphics versión 5.0 (1991).

Los datos transformados fueron separados en variables físicas y químicas y en variables biológicas. Cada grupo de datos fue analizado por separado comparando, por una parte, los meses de muestreo y por la otra, las profundidades muestreadas. En ambos casos se aplicó un análisis de agrupamientos para la construcción de dendogramas de asociación. La técnica de amalgamiento fue el enlace simple y se utilizó como coeficiente de disimilitud el valor de $1-r$ de Pearson (Crisci y López 1983, Sneath y Sokal 1973). En este caso se empleó el paquete estadístico STATISTICA versión 4.0 para Windows (1993).

Utilizando los resultados del dendrograma de similitud entre las profundidades muestreadas, se realizó una prueba de comparación de medias (Steel y Torrie 1989) entre las densidades de organismos en las profundidades incluídas en el epilimnion *versus* las densidades en el hipolimnion. Estas pruebas se realizaron en forma independiente para las densidades totales de bacterias, NFH, ciliados, fitoplancton, rotíferos, copépodos y concentración de clorofila *a*. Las pruebas se efectuaron con el paquete estadístico Statgraphics versión 5.0 (1991).

Con base en el comportamiento de los perfiles de temperatura y oxígeno se separaron las épocas de circulación y estratificación en el lago. Con ese criterio se agruparon dos conjuntos de datos: los de estratificación y los de circulación. Se realizaron pruebas de comparación de medias, con varianzas desiguales, entre las densidades de organismos durante el período de circulación y las densidades durante la estratificación para los mismos grupos mencionados anteriormente. En estos dos casos se utilizó el paquete estadístico Statgraphics versión 5.0 (1991).

RESULTADOS Y DISCUSION

CONDICIONES AMBIENTALES

Debido a que las condiciones ambientales prevalecientes en el lago resultaron fundamentales para explicar la mayor parte de las variaciones biológicas, se presenta primero el panorama ambiental.

Perfiles de temperatura y oxígeno disuelto.

En la limnología templada tradicional se considera que existe una notable relación entre la estratificación térmica y la concentración de oxígeno disuelto. Sin embargo, en los lagos de latitudes menores, se ha observado que frecuentemente se presentan grandes fluctuaciones del oxígeno disuelto sin una correspondiente variación de la temperatura (Esteves 1988). El lago de Alchichica parece mostrar un comportamiento de este tipo pues en varias ocasiones se observaron clinas muy marcadas del oxígeno sin la presencia de una clina muy notable de temperatura.

El intervalo de temperatura del agua registrado durante el presente estudio varió desde 14.8 °C (agosto a noviembre de 1993 en el fondo) hasta 19.8 °C (mayo de 1994 en superficie). Las temperaturas más elevadas se midieron en la superficie del lago (0 m) y correspondieron a los meses de mayo y junio de 1994 y fueron respectivamente de 19.8 y 19.6 °C. Según García (1988) los meses de junio y mayo son los más cálidos en el área donde se ubica el lago. Arredondo *et al.* (1984), con base en los datos de la estación meteorológica ubicada en el lago, también afirman que junio es el mes de clima más cálido. Estos últimos autores encontraron que el intervalo de variación anual (muestreos estacionales) de la temperatura del agua en Alchichica en el año de 1978 y enero de 1979 fue de 14.3 a 19.2 °C. Por su parte, Díaz y Guerra (1979) midieron un intervalo de temperatura de 14.0 a 19.2 °C. Ambos intervalos son aproximadamente medio grado inferiores al medido en el presente estudio.

Los valores de oxígeno disuelto (OD) en la columna de agua de Alchichica variaron entre 7.8 (abril de 1994, 4 m) y 0 mg L⁻¹ (parte profunda del lago desde agosto hasta diciembre de 1993 y de abril a julio de 1994). El mes de abril presentó las condiciones más contrastantes pues en él se observó la presencia de un florecimiento de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena* lo cual motivó que en la capa superficial se midieran los valores máximos de oxígeno. Al mismo tiempo, a partir de este mes el oxígeno se agota en la capa de agua que se encuentra en el fondo, inmediatamente por arriba del sedimento.

En la Fig. 5 se presentan los perfiles mensuales de temperatura y oxígeno disuelto medidos en el lago en el lapso de agosto de 1993 a julio de 1994. En agosto se considera que el lago se encuentra en la fase de máxima estratificación. La diferencia entre la temperatura superficial y la profunda es de 3.5 °C y para septiembre la diferencia aumenta a 3.7 °C. A pesar de estas pequeñas diferencias la variación del oxígeno disuelto es notable, presentándose condiciones anóxicas a partir de los 25 y 30 m de profundidad, respectivamente. A partir del

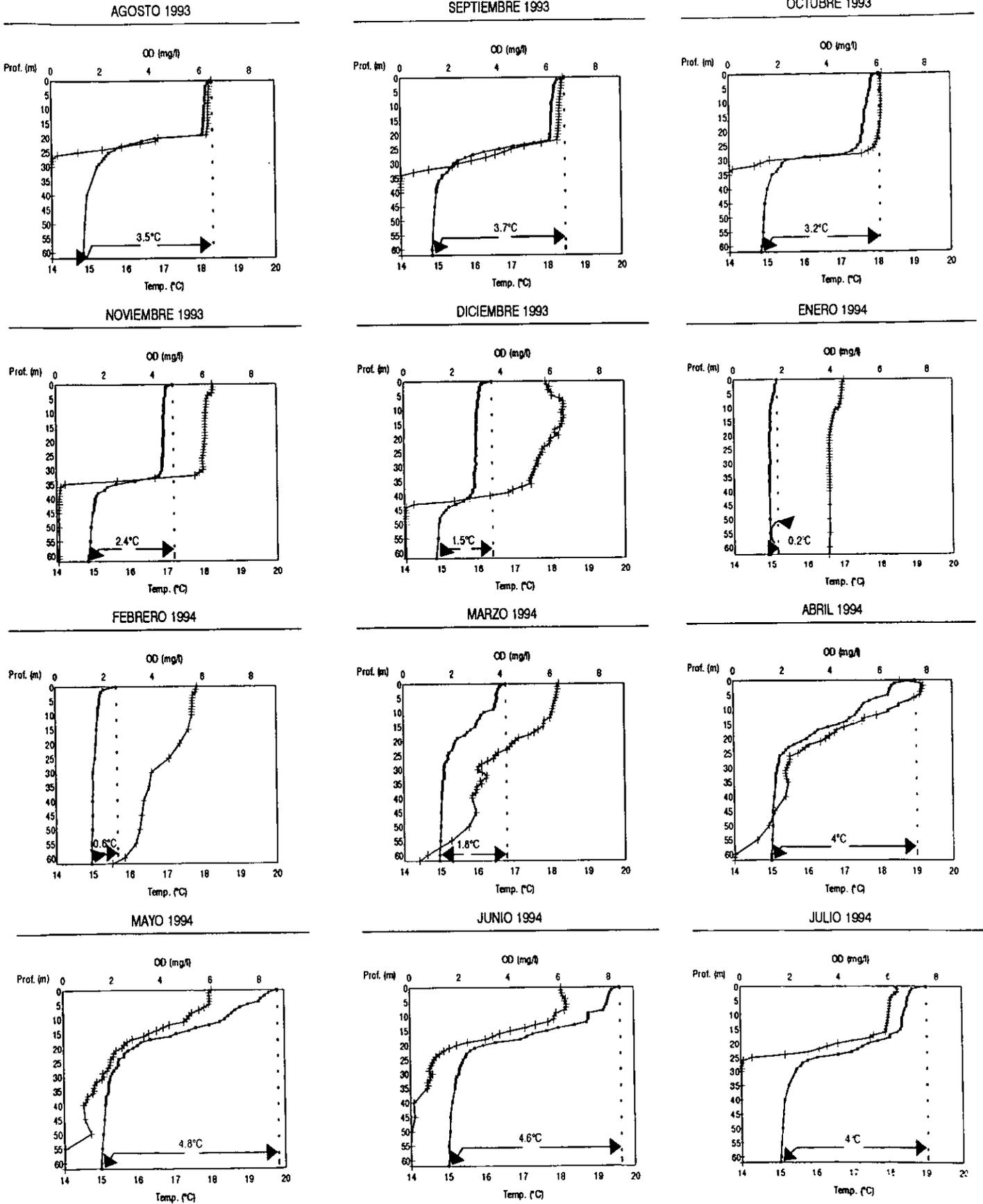


Figura 5. Perfiles mensuales de temperatura (puntos) y oxígeno disuelto (cruces) en el lago Alchichica.

mes de octubre y hasta diciembre, la diferencia entre la temperatura superficial y la del fondo disminuye junto con el grosor de la capa profunda anóxica, aumentando en consecuencia la profundidad del epilimnion. Para el mes de enero se presentaron las condiciones de circulación completa y ambos perfiles son totalmente ortogrados, con una variación de temperatura de sólo 0.3 °C entre la superficie y el fondo. El oxígeno está presente en toda la columna de agua pero su concentración es baja (aproximadamente 4 mg l⁻¹). En febrero la variación térmica continúa siendo muy pequeña (0.6 °C), aunque la curva del oxígeno disuelto inicia un ligero descenso en la zona del fondo.

A partir del mes de marzo las diferencias de temperatura iniciaron una clara tendencia creciente y alcanzaron su valor máximo (4.8 °C) en mayo. A pesar de que en este mes se presenta el máximo diferencial de temperatura entre superficie y fondo, la estratificación térmica y de oxígeno todavía puede considerarse incipiente. Al mismo tiempo, la concentración de oxígeno en el fondo disminuye y a partir del mes de abril este gas se agota en la capa de agua más profunda, en contacto con el sedimento. La capa anóxica va ascendiendo lentamente hasta alcanzar nuevamente los 40 m de profundidad en el mes de julio del año siguiente.

En resumen, el lago se encontró totalmente estratificado desde mediados de la época cálida y lluviosa (agosto) hasta la época en donde disminuyen la precipitación y la temperatura (octubre). El final de la época cálida y lluviosa y el principio de la seca y fría constituyen una etapa de transición hacia la circulación. La temperatura de la capa superficial desciende y se hace más parecida a la de la capa profunda. Esto permite el paso del oxígeno disuelto hacia profundidades mayores y disminuye el grosor de la capa anóxica. Aproximadamente a la mitad de la época de frío, la temperatura de toda la columna de agua se homogeniza y ocurre lo mismo con la concentración de oxígeno disuelto. Al principio de la época cálida se inicia nuevamente el calentamiento de la capa superficial que posteriormente conducirá hacia una nueva estratificación. Puede hablarse de cuatro etapas bien diferenciadas en el lago: 1) etapa de estratificación (julio-octubre); 2) circulación temprana (noviembre-diciembre); 3) circulación (enero-marzo) y 4) etapa de estratificación temprana (abril-junio).

El patrón de circulación durante el invierno y estratificación durante el resto del año corresponde a los lagos de tipo monomíctico cálido. El período de circulación se presenta durante los meses más fríos del año que, de acuerdo con García (1988) en la zona de Alchichica son diciembre, enero y febrero. Según Wetzel (1975) los lagos monomícticos cálidos se caracterizan porque la temperatura en ellos nunca disminuye por debajo de 4 °C, circulan en la época de invierno y se estratifican directamente en el verano. Este patrón de estratificación y circulación es común en lagos de áreas montañosas de latitudes subtropicales. De acuerdo con la gráfica que presenta el mismo Wetzel (1975) de los patrones de circulación de los lagos según su distribución altitudinal y latitudinal, al lago de Alchichica (2300 m.s.n.m., 19° de latitud N) le corresponde la zona donde se presentan diversas variantes de los monomícticos cálidos.

Arredondo *et al.* (1984) concluyeron que, con base en su patrón de circulación, el Lago de Alchichica es polimíctico cálido, lo cual significa que circula y se estratifica en diversas épocas a lo largo del año. Díaz y Guerra (1979), siguiendo la clasificación de Forel, consideran

que Alchichica y el resto de los axalapazcos son lagos tropicales de 3er. orden debido a que la temperatura del fondo es muy similar a la de la superficie y hay una circulación continua durante todo el año.

El argumento que sustenta estas conclusiones es que las diferencias de temperatura entre la superficie y el fondo son tan pequeñas que no constituyen una estratificación térmica verdadera sino una "discontinuidad térmica" (Arredondo y Aguilar 1987, Arredondo 1995). Al no existir estratificación térmica, el lago puede circular en cualquier época del año. Este punto de vista está basado en el conocimiento generado por la limnología templada tradicional (por ejemplo Birge 1897 en Hutchinson 1957, Ruttner 1963), la cual estableció que en los lagos de latitudes templadas, la estratificación térmica implica diferencias amplias en la temperatura de la superficie del lago con relación a la del fondo y para la existencia de una termoclina se requiere encontrar una zona de la columna de agua en donde se observe un descenso de al menos 1 °C por cada metro de profundidad.

Sin embargo, el creciente número de investigaciones limnológicas en países ubicados en la zona tropical ha demostrado que la estratificación de los cuerpos de agua en este clima difiere de la observada en los países templados (Esteves 1988). Se ha observado que un buen número de lagos tropicales de latitud menor a 20° muestran ciclos relativamente regulares de estratificación en los cuales las diferencias de temperatura en la columna de agua son de pequeña amplitud, generalmente de menos de 6° C (Talling y Lemoalle 1998).

Alchichica cumple con este patrón, puesto que diferencias en temperatura a lo largo de toda la columna de agua menores a los 5 °C son capaces de producir una estratificación térmica bien definida durante la mayor parte del año, lo cual se refleja en un comportamiento diferente de la capa profunda con respecto a la capa superficial. La anoxia del hipolimnion se mantiene desde el mes de abril hasta noviembre-diciembre. Evidentemente si el lago circulara en una época diferente a la fría y seca, debería encontrarse oxígeno disuelto en el hipolimnion en algunos períodos de la etapa de estratificación. Además, el proceso de formación y consolidación de la termoclina es tan secuencial y claro que no se perciben indicios de la presencia de perfiles ortogradados en otra época que no sea la de circulación. Por estas razones se piensa que los datos aportados en este trabajo son concluyentes para establecer que se trata de un lago monomítico cálido como también lo afirma Garzón (1990) a partir de datos obtenidos trimestralmente durante un año.

La comparación del comportamiento del Lago de Alchichica con otros lagos monomíticos tropicales presenta fuertes semejanzas. Por ejemplo, el Lago Dom Helvecio, un lago tropical profundo (32.5 m de profundidad máxima) en Brasil, muestra un comportamiento muy parecido al de Alchichica. Este lago se estratifica durante la época cálida y lluviosa y circula en la época seca y fría (Henry 1995). La diferencia más importante consiste en que la temperatura en el hipolimnion se mantiene alrededor de los 24 °C (Matsumura-Tundisi y Tundisi 1995), la cual resulta casi 10° C mayor que la del hipolimnion de Alchichica. El Lago Dom Helvecio fue el primer cuerpo de agua en Brasil donde se observó una estratificación térmica clara y que fue clasificado como monomítico cálido (Matsumura-Tundisi y Tundisi 1995).

En México no existen informes de numerosos lagos monomícticos cálidos. Garzón (1990) considera que Alchichica y los demás lagos cráter de la cuenca de Oriental, con excepción de Tecuitlapa, son monomícticos cálidos, aunque únicamente realizó muestreos estacionales. Macek *et al.* (1994) llega a la misma consideración para el lago de Atexcac, muy cercano a Alchichica. Bernal-Brooks (1998) también concluye lo mismo del Lago de Zirahuén, en Michocán. Este lago comparte con Alchichica la característica de ser bastante profundo ($z_m = 40$ m) y su período de estratificación térmica abarca desde el mes de abril hasta el mes de noviembre. El lago circula durante la época fría y lo hace a una temperatura ligeramente superior (16.5 °C) a la que lo hace Alchichica. Otro lago que parece ser monomíctico cálido es el de Tequesquitengo ($z_m = 25$ m). Arredondo y Aguilar (1987) citan un informe realizado en 1976 para la SARH en donde se mencionan diferencias de temperatura en la columna de agua de hasta 6 °C. Al igual que en los otros casos la circulación se presenta durante la época fría y seca del año.

En conclusión, parece ser que los cuerpos de agua mexicanos ubicados en el Altiplano Mexicano y con una profundidad elevada (> 20 m) tienden a presentar un régimen térmico monomíctico cálido (Alcocer *et al.* en prensa). Sin embargo, debido a la influencia del conocimiento limnológico de la zona templada esto no ha sido totalmente reconocido y puede considerarse como un tema que es sujeto de controversia.

Los resultados de los meses de mayo a agosto de 1993 y los de la misma época pero de 1994 indican que este último año fue más cálido que el anterior. Esto se reflejó en diferencias de temperatura mayores entre superficie y fondo en el período cálido de 1994.

La ausencia de oxígeno disuelto en las capas profundas del lago durante la mayor parte del ciclo anual parece indicar que la producción de materia orgánica en el lago es elevada. Esta materia, al depositarse en el fondo y demandar oxígeno para su descomposición, colabora al abatimiento de este gas en las profundidades. Parece claro que una parte importante de esa materia orgánica es generada durante el período de circulación que ocurre en la época seca y fría y durante el florecimiento de cianobacterias que se presenta posteriormente.

En las gráficas se observa una muy buena relación entre los perfiles de temperatura y los de oxígeno disuelto, generalmente coincidiendo las clinas de ambos perfiles en profundidades muy similares. En este sentido, la profundidad de 30 m parece tener una especial importancia pues, en las épocas de marcada estratificación térmica, es en ella donde también se inicia la capa anóxica. Por tanto, este nivel tiene una gran importancia desde el punto de vista biológico.

Porcentaje de saturación de oxígeno

El porcentaje de saturación de oxígeno es la medida más correcta de expresar la cantidad de oxígeno disuelto en un cuerpo de agua, puesto que considera las diferencias en presión parcial, salinidad y principalmente en temperatura, que afectan la disolución del oxígeno disuelto en el agua. Los valores de saturación de oxígeno pueden variar desde cero, cuando existen condiciones anóxicas hasta 200 o 300 % en cuerpos de agua muy productivos (Wetzel 1975).

Los valores del porcentaje de saturación de oxígeno disuelto en Alchichica estuvieron en el intervalo de cero hasta 116 %. Los valores de cero se midieron en la capa profunda (> 30 m) durante la mayor parte de la época de estratificación térmica del lago (abril a septiembre). En cambio, los valores por encima del 100% se midieron en la capa superficial (0-10 m) durante el muestreo del mes de abril, cuando estaba presente el florecimiento de *N. cf. spumigena*. (Fig. 6)

En general, según Wetzel (1975) los valores del porcentaje de saturación de oxígeno en lagos oligotróficos varían ligeramente por debajo o por encima de la saturación. Para el caso de Alchichica los valores medidos en la capa superficial (0 a 10 m) estuvieron generalmente entre 80 y 90 %, es decir, existió subsaturación en ese nivel. Únicamente durante el florecimiento de *N. cf. spumigena* la saturación del oxígeno en la capa superficial del lago fue ligeramente mayor al 100%.

En el mes de enero, durante la circulación del lago, los valores del porcentaje de saturación de oxígeno fueron muy uniformes a lo largo de la columna de agua pero bajos, variando entre 54 y 63%. Esto se atribuye a la demanda de oxígeno generada por sustancias reducidas que se acumularon en el fondo durante la época de estratificación y que al circular el lago consumen oxígeno de todos los niveles provocando una disminución de la concentración del gas en toda la columna de agua (Esteves 1988).

Díaz y Guerra (1979) determinaron que el porcentaje de saturación de oxígeno en Alchichica varió entre 33 y 82%, lo cual aparentemente significa que no encontraron condiciones anóxicas en el lago. Sin embargo, en un trabajo realizado en la misma época, Arredondo *et al.* (1984) sí mencionan la presencia de condiciones anóxicas en la zona profunda de Alchichica.

Potencial rédox (E_h)

El término potencial rédox sirve para indicar la tendencia a la transferencia de electrones. Mientras mayor y más positivo es el valor del potencial rédox, significa que la tendencia de los compuestos oxidantes a ganar electrones es más fuerte (Jørgensen 1989). La medida del E_h en los cuerpos acuáticos depende de la concentración del oxígeno disuelto, del pH y de la temperatura del agua.

Los valores de potencial rédox en la columna de un cuerpo de agua no varían significativamente con la profundidad mientras exista algo de oxígeno disuelto presente. Por tanto, aunque se observe una curva de oxígeno fuertemente clinógrada, mientras la concentración de oxígeno no se acerque a la anoxia los valores de E_h permanecerán elevados y positivos (entre +300 y +500 mV con referencia al electrodo de hidrógeno). Conforme la concentración de oxígeno se aproxima a cero y aparecen las condiciones anóxicas, los valores del potencial rédox descienden rápidamente (Wetzel 1975). Una vez que el oxígeno disuelto desaparece, la medida del E_h se torna especialmente importante puesto que constituye la única indicación de las condiciones que existen en el ambiente para determinar el estado en que se encuentran elementos de gran importancia como el nitrógeno, el fósforo, el azufre o el hierro (Jørgensen 1989).

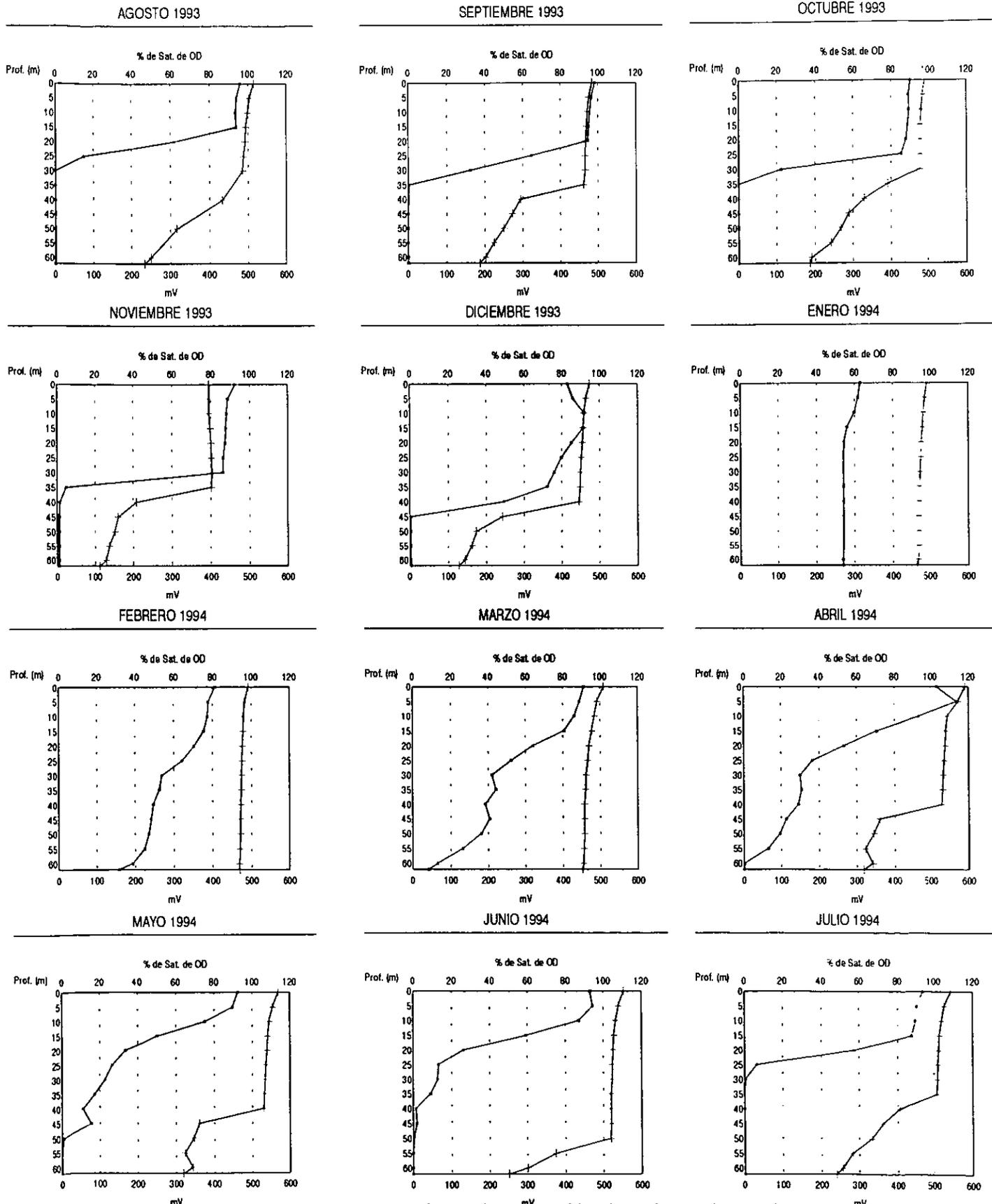


Figura 6. Perfiles mensuales de porcentaje de saturación de oxígeno (puntos) y potencial rédox (cruces) en el Lago Alchichica.

Este fue precisamente el comportamiento de la variable que se observó en Alchichica. El potencial redox varió en el presente estudio desde +591 (0.5 m abril) hasta +111 mV (62 m noviembre). Para las condiciones de pH de Alchichica el valor del potencial redox con la concentración de OD igual a cero se encuentra cercano a los +300 mV (Wetzel 1975). Durante la mayoría de los muestreos (Fig. 6) los valores del E_h en la columna de agua fueron superiores a +300 mV indicando la presencia de oxígeno. Sin embargo, durante el lapso de agosto a diciembre, a partir de aproximadamente 40 m de profundidad, los valores del E_h fueron inferiores a los +300 mV. Los valores menores del E_h se encontraron siempre en la máxima profundidad (62.6 m).

Desde el punto de vista teórico los valores más bajos del potencial redox medidos en Alchichica indican que en la parte profunda, durante la estratificación, existen las condiciones para la presencia reacciones de reducción como son las de reducción de los nitratos (Jørgensen 1989). Aunque los valores medidos de E_h no fueron lo suficientemente bajos (-100 mV) para que se presentara la formación de sulfuros (Jørgensen 1989) en las muestras del fondo de la época de estratificación generalmente se percibió el olor característico del H_2S . Esto se explicaría por la generación del sulfuro de hidrógeno dentro del sedimento y el paso del gas hacia la capa de agua que yace sobre el fondo.

En la Fig. 6 se observa un desfase de la disminución del porcentaje de saturación de oxígeno y los valores de E_h . Es decir, que la disminución clara del potencial redox no ocurre justo a la misma profundidad en que el porcentaje de oxígeno se hace cero sino a una profundidad un poco mayor. Esto significa que existe una zona pequeña en donde a pesar de ya no existir oxígeno aún predominan los procesos de oxidación. Esta zona puede resultar muy atractiva para los protistas capaces de sobrevivir en estas condiciones (Finlay 1978).

Nürnberg (1995) presenta los valores mínimos del E_h medidos en 35 lagos de la parte central de Ontario, Canadá. Estos valores variaron entre +408 y -288 mV. Sin embargo, en el caso de 23 de estos lagos los valores mínimos de E_h se encontraron entre 0 y +200 mV, intervalo en el cual se encontró Alchichica, lo cual lo ubica como un lago promedio en cuanto a valores del E_h .

pH

El pH en la columna de agua del lago de Alchichica presentó variaciones pequeñas tanto espacial como temporalmente. El intervalo de variación en todas las profundidades y a lo largo de todo el año fue de 8.6 a 9.15. Estos valores indican claramente la persistencia de condiciones básicas en las aguas del lago. En la Fig. 7 se presenta el intervalo de variación mensual del pH.

Los valores más elevados se obtuvieron durante el mes de abril de 1994, durante el florecimiento de *N. cf. spumigena*. Como se sabe, los florecimientos algales, al consumir cantidades elevadas de bióxido de carbono, favorecen la elevación del pH. En el caso de Alchichica la reserva alcalina es elevada (Vilaclara *et al.* 1993) por lo que el pH sólo se incrementa ligeramente. Los valores menores en el año se presentaron durante el mes de

noviembre de 1993, que de acuerdo con los datos de conductividad (ver más adelante) correspondió con el mes de mayor dilución de las aguas del lago. Puede observarse una tendencia hacia el incremento de los valores de pH a partir del mes de enero, cuando el lago se encuentra circulando, y hasta el mes de junio. A partir de julio el pH desciende ligeramente.

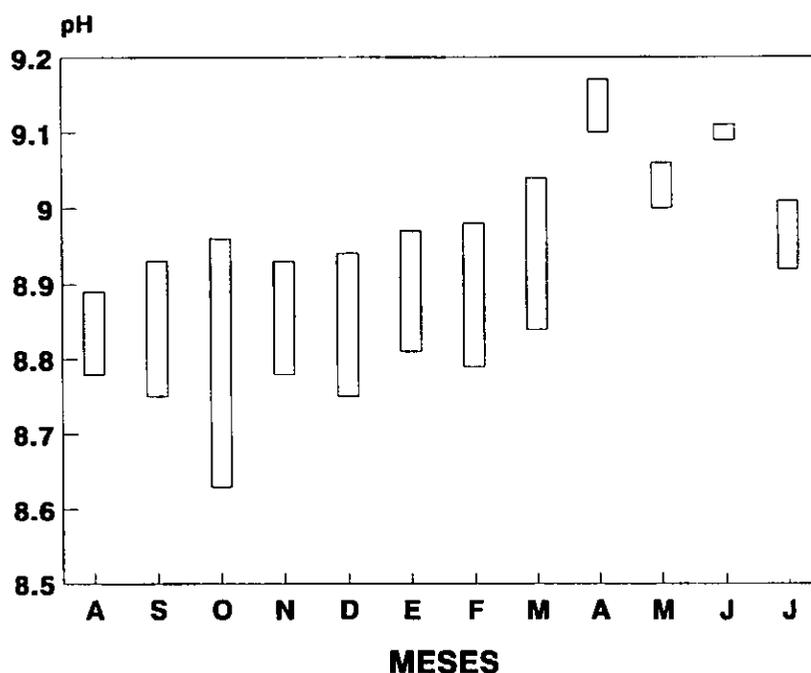


Figura 7. Intervalos de variación mensual del pH en la columna de agua.

El intervalo de valores de pH medidos en este estudio fue más amplio que el obtenido por Vilaclara *et al.* (1993) quienes encontraron que la variación del pH fue de 9.0 ± 0.1 unidades, pero menor a lo informado por Arredondo *et al.* (1984) quienes encontraron un intervalo desde 8.5 hasta 9.9

Conductividad específica a 25° C y sólidos disueltos totales.

Existen varias formas para medir la concentración de sólidos disueltos en el agua: salinidad, sólidos disueltos totales y conductividad. La salinidad es la medida convencional, pero requiere de un análisis iónico completo. La conductividad y los sólidos disueltos totales, debido a su mayor facilidad de medida, son empleados más frecuentemente (Williams 1981). Los valores de conductividad específica a 25 °C (K_{25}) del agua de Alchichica variaron entre 12 676 y 13 727 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Fig. 8). Esto indica una elevada mineralización de las aguas del lago con relación al agua dulce. C.F.E. (1960-62) menciona conductividades específicas medidas en Alchichica que varían entre 11 870 y 13 700 $\mu\text{S cm}^{-1}$, aunque no especifica la temperatura a la cual están expresadas dichas conductividades. Arredondo *et al.* (1984) mencionan que la K_{25} del

lago alcanzó valores de hasta $10\,000\ \mu\text{S cm}^{-1}$. Vilaclara *et al.* (1993) encontraron un valor promedio de $13\,000\ \mu\text{S cm}^{-1}$ y una desviación estándar de 0.5, por lo cual estos datos son coincidentes con los del presente trabajo. El valor máximo de K_{25} se presentó durante el mes de junio, mientras que el valor mínimo se midió en el mes de noviembre. En general, se observó un descenso paulatino y ligero de la conductividad desde el mes de agosto hasta el mes de

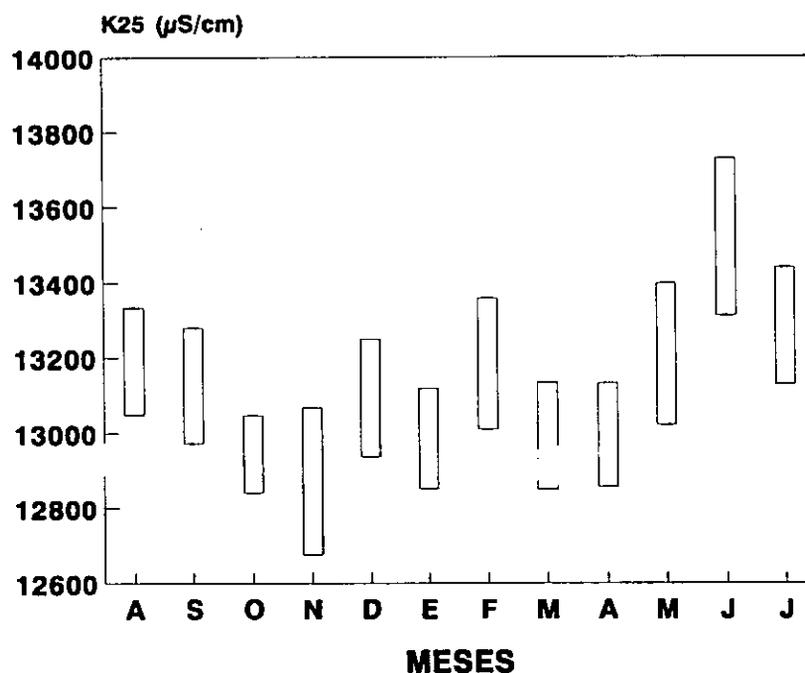


Figura 8. Intervalos de variación mensual de la conductividad específica (K_{25}) a lo largo de la columna de agua

noviembre (Fig. 8), el cual probablemente fue causado por la dilución del agua del lago debida a las lluvias que ocurrieron en esta época durante 1993. A partir del mes de diciembre se inició la sequía y los valores de conductividad ascendieron. En el mes de junio de 1994 el intenso calor y la ausencia de lluvias favorecieron un ligero aumento en la concentración de sales en el agua del lago.

Los sólidos disueltos totales (SDT) en el presente estudio fueron calculados a partir de las lecturas de conductividad específica a $25\ ^\circ\text{C}$. Los SDT presentaron un intervalo muy pequeño en la columna de agua de Alchichica. Globalmente, el intervalo de valores fue de 8.3 a $9\ \text{g l}^{-1}$. Estos valores ubican a Alchichica como un lago hiposalino (salinidad >3 y $<20\ \text{g l}^{-1}$) según el criterio de Hammer *et al.* (1990). Evidentemente, el comportamiento de la variación de la salinidad resultó igual al comportamiento de la K_{25} .

Los valores de salinidad medidos en este estudio fueron más elevados que los de Arredondo *et al.* (1984) quienes señalan que la salinidad de Alchichica es de $7.1\ \text{‰}$ (un aparente

error tipográfico dice 7.1 %) aunque parece ser un dato no medido directamente por ellos. Alvarez (1950) midió la cantidad de sólidos disueltos totales y obtuvo un resultado de 8.2 g L^{-1} (originalmente 8237.6 ppm). Vilaclara *et al.* (1993), también midieron la concentración de sólidos disueltos totales y encontraron valores de $8.5 \pm 0.2 \text{ g l}^{-1}$, mientras que Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) calcularon la salinidad mediante la suma de cationes y aniones y obtuvieron un resultado de 14.03 g Kg^{-1} ; los valores de sólidos disueltos totales obtenidos por Alvarez (1950) y Vilaclara *et al.* (1993) son indicativos de que los datos obtenidos en el presente estudio se aproximan bastante a la realidad. En cambio, el valor de salinidad obtenido por Ramírez-García y Vázquez-Gutiérrez (1989) está basado en valores sobreestimados de las concentraciones iónicas y por tanto la salinidad calculada resulta muy elevada.

La salinidad del Lago de Alchichica, si bien no es muy elevada comparada con la medida en otros lagos salinos del mundo (hasta 300 g l^{-1}), se encuentra dentro del intervalo que de acuerdo con el estudio de Williams *et al.* (1990) presenta la mayor influencia adversa sobre la riqueza específica de los cuerpos de agua.

Profundidad de visibilidad del disco de Secchi

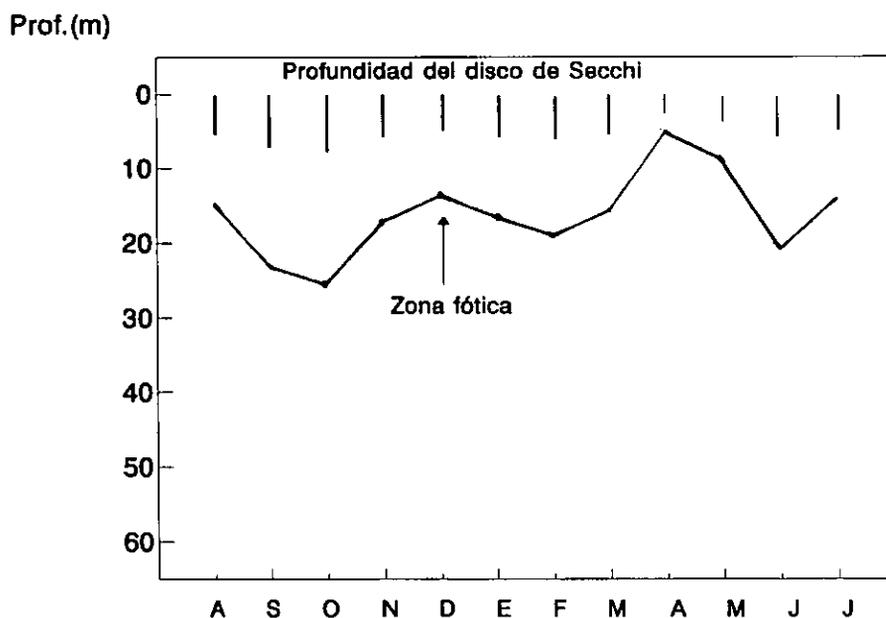


Figura 9. Variación mensual de la profundidad del disco de Secchi y de la zona fótica.

La variación en la profundidad de la visibilidad del disco de Secchi durante el período de muestreo se presenta en la Fig. 9. El valor más bajo (2.0 m) se midió durante el mes de abril

de 1994, asociado al florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*. El valor más alto de la profundidad (7.8 m) se obtuvo en el mes de octubre de 1993. Arredondo *et al.* (1984) también midieron la transparencia del disco de Secchi. Al igual que en el presente trabajo, el valor menor (3.6 m) lo observaron en la primavera (mes de abril), aunque el valor es mayor que el medido en este estudio. El valor más alto medido por ellos (6.4 m) se presentó durante el mes de enero y fue un poco menor al valor máximo medido en el presente trabajo.

Con base en la profundidad del disco de Secchi, y utilizando el criterio de Margalef *et al.* (1976) quienes multiplican z_{ds} por un factor de 2.3, Arredondo *et al.* (1984) estiman que la profundidad de la capa fótica (1 % de la luz incidente en superficie) en Alchichica varió entre 8.3 y 14.8 m. Estos valores subestiman la verdadera profundidad de la zona fótica por los siguientes factores: 1) El valor de 2.3 por el cual se multiplica la profundidad del disco de Secchi para calcular la profundidad de la zona fótica, es un valor que fue obtenido para su aplicación en embalses españoles. Es evidente que las condiciones de transparencia de un embalse en España, y aún en México, son muy diferentes a las de un lago de agua clara como es Alchichica. Según el mismo Margalef (1983) el factor más generalmente utilizado para el cálculo de la zona fótica a partir de la profundidad del disco de Secchi en cuerpos de agua es el de 2.7. Cole (1979) ha propuesto que el mejor factor es 3.0. Esteves (1988) menciona que 3.0 es el factor más empleado por los limnólogos brasileños. 2) Durante tres semanas de los meses de abril y mayo de 1995 fue posible utilizar un irradiómetro para medir la penetración de la luz en Alchichica. Los resultados mostraron que la profundidad a la cual penetra el 1% de la luz incidente subsuperficialmente varió entre los 11 y los 14 m durante esta época. La relación de las medidas del irradiómetro con la medida de la profundidad del disco de Secchi estableció que un factor de 3 resulta, en la mayoría de los casos, adecuado para el cálculo de la zona fótica en Alchichica. Por ello, y de acuerdo con nuestros resultados, la zona fótica en el lago puede abarcar aproximadamente desde 6 m (florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* en el mes de abril en su momento pico (Fig. 9) hasta unos 23 m de profundidad (mes de octubre, inicio de la época fría y seca del año).

Análisis estadístico de las condiciones ambientales.

Para establecer el comportamiento de la variación temporal de las variables ambientales se realizó un análisis de agrupamientos por meses de muestreo (Fig. 10). El resultado del análisis denotó la formación de 4 grupos: el grupo principal lo forman los meses de julio y agosto que corresponden a la época de máxima estratificación, asociada con los mayores volúmenes del hipolimnion anóxico. En seguida se encuentra un segundo grupo formado por los meses de abril, mayo y junio con septiembre, octubre y noviembre. La característica común de estos meses es que -en el caso de los tres primeros- son meses donde se está pasando de la circulación hacia la estratificación; en el caso de los tres últimos son los meses de transición de la estratificación hacia la circulación. El tercer grupo lo conforman los meses de plena circulación que son enero, febrero y marzo. Finalmente, el cuarto grupo estuvo formado únicamente por el mes de diciembre, que tuvo como característica única la combinación de una gran parte de la columna homogénea pero con un pequeño remanente de hipolimnion en la parte más profunda. Como puede verse, el resultado del análisis modificó en algún grado la

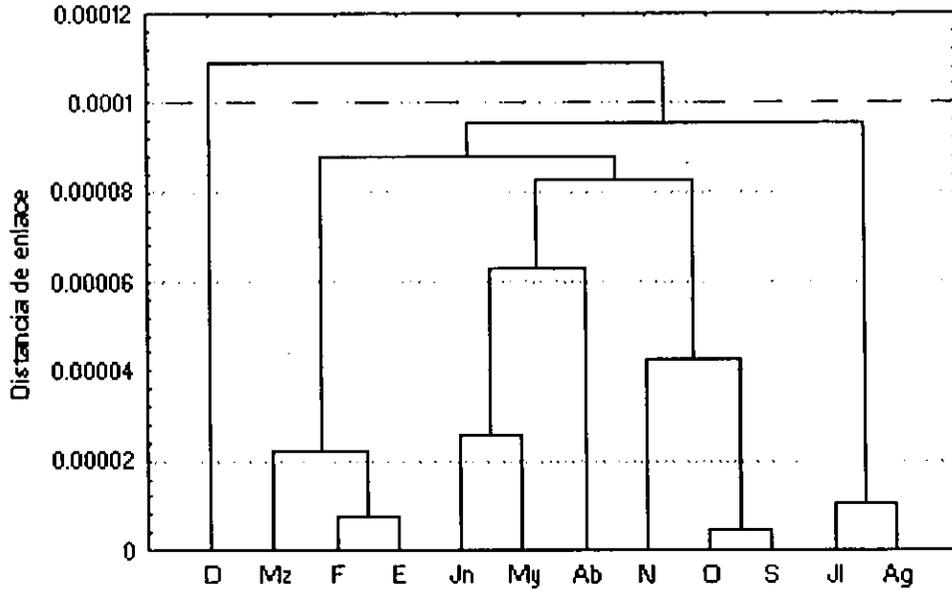


Figura 10. Dendrograma de disimilitud (1-r de Pearson) de los meses de muestreo. Datos físicos y químicos. Enlace simple.

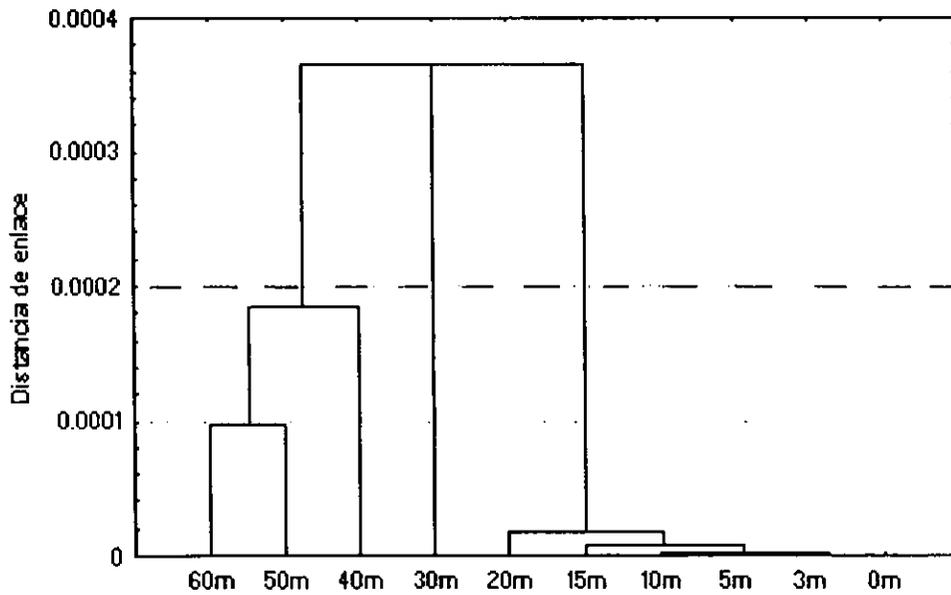


Figura 11. Dendrograma de disimilitud (1-r de Pearson) de las profundidades muestreadas. Datos físicos y químicos. Enlace simple

perspectiva de las épocas del lago obtenidas a partir de los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto. La época de circulación corresponde con lo propuesto. La estratificación plena y máxima se limita a julio y agosto y las épocas de transición se amplían: abril, mayo y junio son la transición entre circulación y estratificación mientras que septiembre, octubre y noviembre son la transición desde la estratificación hacia la circulación. Finalmente, diciembre parece ser un caso extremo dentro de la época de transición de la estratificación hacia la circulación.

Como se verá posteriormente, la variación temporal de los resultados biológicos sólo coincide parcialmente con las épocas obtenidas por este análisis de los resultados ambientales.

Para establecer el comportamiento de la variación vertical de las variables ambientales se realizó un análisis de agrupamientos por profundidad (Fig. 11). Se observa que todas las unidades a agrupar resultaron parecidas. Sin embargo, el análisis denota claramente la separación de un grupo conformado por las profundidades de 0, 3, 5, 10, 15 y 20 m, profundidades que corresponden adecuadamente con la profundidad de la zona fótica en el lago y también con la profundidad del epilimnion durante la estratificación. Otro grupo lo forman las profundidades de 40, 50 y 60 m que comprenden la zona en donde se ubica el hipolimnion, por debajo del metalimnion. Finalmente, intermedio entre los dos grupos mencionados se ubica un tercer grupo formado únicamente por la profundidad de 30 m. Esta profundidad es singular pues durante una buena parte del ciclo anual se ubica en ella el metalimnion. Se trata de una zona de transición y variación pues es en ella que suele presentarse el descenso claro de los valores de oxígeno disuelto y de la temperatura.

Cabe resaltar que los datos de la época de estratificación del lago -que incluye aproximadamente 9 meses del año- tuvieron una influencia mayor en los resultados del análisis estadístico. Los meses de circulación no llegan a tener un peso suficiente como para modificar la visión de la relación entre las profundidades propiciada por la estratificación.

CONDICIONES BIOLÓGICAS

Cuentas directas de bacterias totales

Las densidades del bacterioplancton en el lago de Alchichica variaron entre $0.142 \pm 0.0071 \times 10^6$ cél ml⁻¹ y $4.42 \pm 0.221 \times 10^6$ cél ml⁻¹, pero la mayor parte del tiempo los valores fueron inferiores a 1.0×10^6 cél ml⁻¹.

Las cuentas de bacterias en el lago de Alchichica fueron menores ($\bar{x}=0.22 \times 10^6$ cél ml⁻¹) durante el período de estratificación (agosto a diciembre) pero se incrementaron ($\bar{x}=0.30 \times 10^6$ cél ml⁻¹) durante los meses del período de circulación (enero a marzo). En el mes de abril, con la presencia del florecimiento de cianobacterias, las densidades de bacterias heterótrofas aumentaron notablemente ($\bar{x}=1.04 \times 10^6$ cél ml⁻¹), sin embargo los valores máximos del estudio (4.42×10^6 cél ml⁻¹) se encontraron en el epilimnion o el metalimnion durante la época inicial del período de estratificación (junio y julio). Los cocos (93.9%) fueron la forma predominante de bacterias pero también se observaron bacilos (6.1%), los cuales estuvieron generalmente en números bajos, aumentando su proporción durante y después del florecimiento de *Nodularia* (Fig. 12)

Durante la mayor parte del período estudiado no se observó una diferencia entre las densidades de bacterioplancton a lo largo de la columna de agua. Las densidades medias del bacterioplancton fueron mayores en la capa superficial del lago (0 a 30 m), aunque los valores en la capa profunda no fueron mucho menores, lo cual se reflejó en que no existieron diferencias significativas entre el epilimnion y el hipolimnion. La estratificación de las densidades bacterianas se observó únicamente durante los primeros meses de la estratificación térmica (junio y julio). Aparentemente, el surgimiento de las condiciones anaerobias no afectó a las densidades de bacterias en la capa profunda del lago.

Pérez (1999) encontró en Alchichica valores un orden de magnitud menores, que oscilaron entre 0.312 y 1.63×10^5 cél ml⁻¹. Según Berninger *et al.* (1991) los números de bacterias suspendidas en diferentes cuerpos de agua naturales, tanto marinos como de agua dulce, varían entre 10^3 y $> 10^7$ bacterias ml⁻¹. Para Šimek *et al.* (1996) los números más frecuentemente observados se encuentran entre 1 y 5×10^6 .

Se observó una correlación directa significativa entre las densidades de bacterias y los valores de clorofila *a* ($r=0.42$ $p<0.05$). Durante el período de estratificación, cuando las concentraciones de clorofila *a* fueron bajas, las densidades de bacterias también fueron bajas. En el principio del período de circulación, cuando la concentración de clorofila *a* se incrementó las densidades de bacterias también aumentaron. Valores altos de densidades bacterianas se asociaron a las concentraciones máximas de clorofila *a* presentes en el mes de abril atribuidas al florecimiento de *N. cf. spumigena*. Sin embargo, los valores máximos de bacterias se encontraron en la parte profunda del epilimnion durante el inicio de la estratificación, asociadas a la zona donde la materia orgánica y el fitoplancton que va sedimentando se detiene debido al cambio de densidad del agua producido por la estratificación térmica.

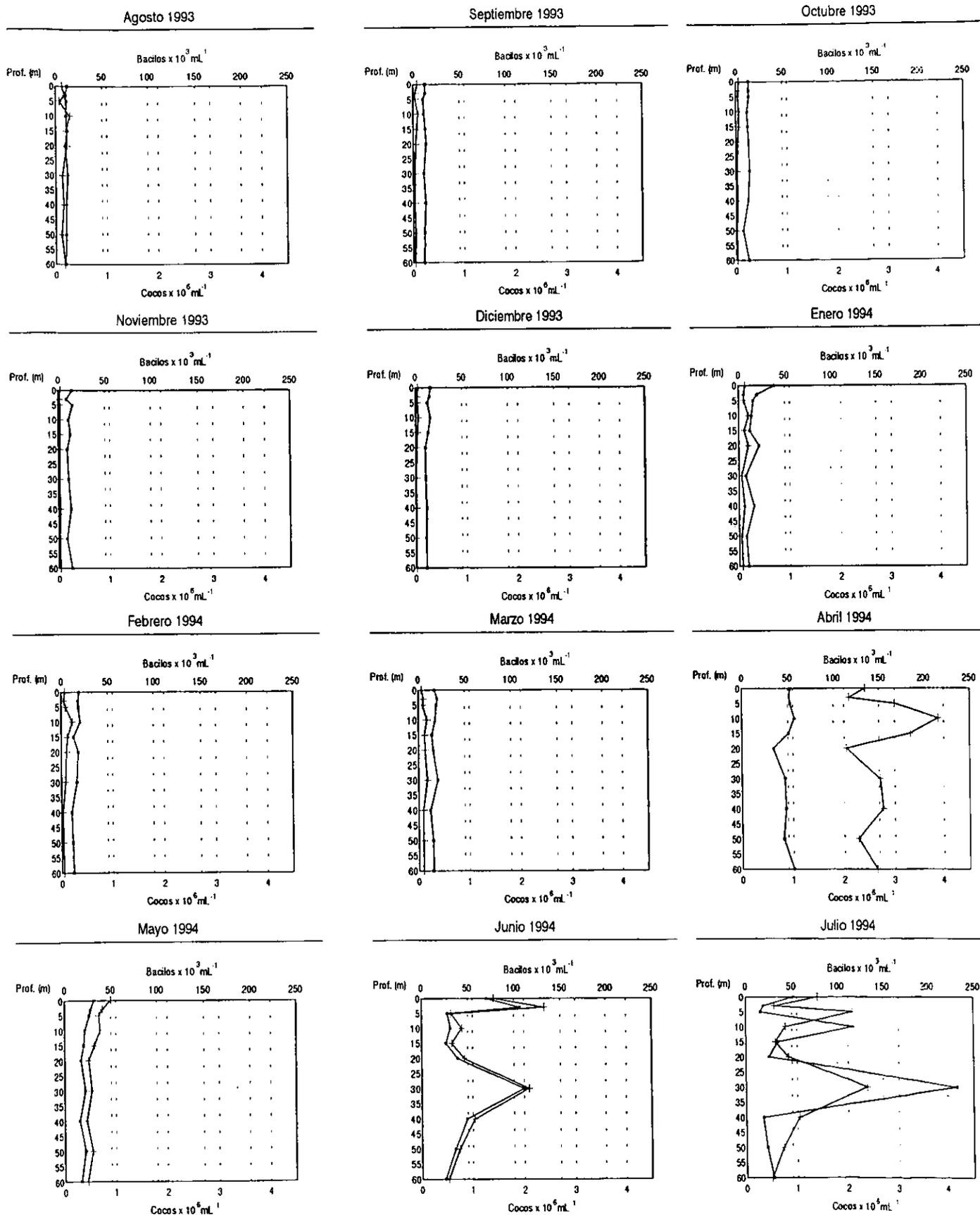


Figura 12. Variación mensual de las cuentas directas de cocos (puntos) y bacilos (cruces) en la columna de agua del lago Alchichica.

La relación directa entre la concentración de clorofila *a* y las densidades de bacterias en los cuerpos de agua ha sido establecida por diversos autores (ver recopilación en Bird y Kalff 1984). Esto se interpreta como que la densidad de bacterias es mayor cuando el estado trófico tiende a la eutrofia. Sin embargo, existen diferencias entre lagos del mismo estado trófico. Por ejemplo, Pinel-Alloul y Letarte (1993) encontraron valores considerablemente menores (entre 0.002 y 0.015×10^6 cél ml⁻¹) en seis lagos canadienses oligotróficos o mesotróficos. En otros lagos oligotróficos las densidades de bacterias totales han resultado mayores, como en el caso del lago cráter Atexcac, ubicado a pocos kilómetros de Alchichica, en donde los números de bacterias variaron entre 0.43 y 6.54×10^6 bac ml⁻¹, aunque en este caso las condiciones durante el muestreo fueron de presencia de un florecimiento de *Nodularia spumigena* (Macek *et al.* 1994). Scavia y Laird (1987) encontraron densidades bacterianas de entre 0.67 y 1.04×10^6 céls ml⁻¹ en el lago oligotrófico Michigan (Estados Unidos). En cambio, los valores de densidades de bacterioplancton en el también oligotrófico lago Mirror (Estados Unidos) fueron más altos (1 a 5×10^6 cél ml⁻¹, Ochs *et al.* 1995). El intervalo de densidades bacterianas en Alchichica fue más amplio que en otros lagos, probablemente asociado a los cambios en la concentración de clorofila *a* a lo largo del ciclo anual. Alchichica puede ser considerado como predominantemente oligotrófico y su promedio de densidad ($0.46 \pm 0.52 \times 10^6$ cél ml⁻¹, $\bar{x} \pm$ desviación estándar) coincide bastante bien con lo señalado por Bird y Kalff (1984) donde los valores de densidades de bacterioplancton en lagos oligotróficos deben encontrarse por debajo de 1.7×10^6 cél ml⁻¹. Siguiendo este punto de vista, las densidades de bacterioplancton de Alchichica ($0.142 \pm 0.0071 \times 10^6$ cél ml⁻¹ y $4.42 \pm 0.221 \times 10^6$ cél ml⁻¹) indicarían el predominio del estado oligotrófico con algunos lapsos de condiciones mesotróficas.

La estratificación de las densidades bacterianas a lo largo de la columna de agua ha sido observada en el lago Oglethorpe (McDonough *et al.* 1986) y en el Lago Little Crooked (Lovel y Konopka 1985), ambos en los Estados Unidos. En el Lago de Alchichica se observó una estatificación de las densidades de bacterias únicamente en los meses de junio y juli. coincidiendo con el inicio de la estratificación térmica. El resto del año no existió estratificación clara. Otros lagos en donde tampoco se encontró estratificación de las densidades de bacterias son el lago Mendota (Pedrós-Alió y Brock 1982) y el lago Vechten (Bloem y Bär-Gilisen 1989).

Se piensa que las condiciones anóxicas que aparecen en la zona profunda del lago pueden estar relacionadas con la actividad de las bacterias. Probablemente una parte importante de la materia orgánica que se genera durante el período de circulación, y posteriormente la que se produce durante el florecimiento de cianobacterias, se deposita en el fondo. La demanda de oxígeno generada por las bacterias durante la descomposición de esa materia orgánica es parcialmente responsable de la desaparición del oxígeno. Este proceso se ve intensificado por la paulatina estratificación del lago, que dificulta cada vez en mayor medida el paso del oxígeno desde la zona superficial hacia la zona profunda.

En la Fig. 12 se presenta la variación en el número de bacterias totales por profundidad y muestreo. Espacialmente no hubo un patrón claro de distribución de las bacterias pues se observaron picos pequeños en diferentes profundidades a lo largo de los muestreos. Cole *et al.* (1993) y Cole y Pace (1995) afirman que las densidades y el tamaño de las bacterias que

habitan en el hipolimnion anóxico de los lagos estratificados son mayores en relación a la densidad y tamaño de las bacterias en el epilimnion. Este hecho no se observó en Alchichica donde las densidades de bacterias en el hipolimnion fueron ligeramente menores que las del epilimnion, aunque sin diferencias significativas. Un comportamiento similar al de Alchichica se observa en los datos de la distribución de bacterias y oxígeno disuelto en el lago Atexcac (Macek *et al.* 1994). Lind *et al.* (1998) tampoco encontraron diferencias en la densidad de las bacterias en cinco lagos y presas de los Estados Unidos

Para el caso de la variación temporal se observó un patrón más definido. Durante los meses de estratificación marcada (agosto a diciembre de 1993) los números fueron menores ($0.142-0.279 \times 10^6$). Durante los meses de enero, febrero y marzo los valores tuvieron un ligero incremento ($0.145-0.708 \times 10^6$). En el mes de abril los valores prácticamente se duplicaron ($0.739-1.245 \times 10^6$). Este gran incremento en la abundancia de bacterias coincidió con el inicio del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*. Los valores continuaron incrementándose durante mayo, junio y julio ($0.315-4.42 \times 10^6$). A pesar de lo anterior sí se encontró una diferencia significativa en las densidades bacterianas entre el período de circulación (diciembre-marzo) y el de estratificación (abril-noviembre), siendo mayores las densidades durante la época de circulación.

El predominio de los pequeños cocos ha sido observado en otros lagos (Ochs *et al.* 1995, Šimek *et al.* 1996). Los bacilos suelen presentarse en números menores, pero el tamaño de las células es mucho mayor (Šimek *et al.* 1996). Esto ocasiona que la contribución de los bacilos a la biomasa sea considerablemente mayor. En Alchichica, la presencia de densidades mayores de bacilos se asoció con la época del florecimiento de cianobacterias y con los meses posteriores a éste. El resto del tiempo los bacilos prácticamente estuvieron ausentes.

Fitoplancton

En el presente trabajo se encontraron en las muestras de la zona limnética del lago de Alchichica un total de 16 géneros, uno de ellos con dos especies. La división dominante fue la de las crisofitas (bacilariofitas) con ocho géneros, seguida de las cianobacterias con cinco géneros. Las clorofitas presentaron dos géneros y las criptomonadales uno (Tabla II). La importancia de la contribución de las bacilariofitas a la composición de la comunidad algal de los lagos salinos ha sido documentada en diversos trabajos (Blinn 1993, Hammer 1986, Hammer *et al.* 1983). Además, existen algunas especies de diatomeas capaces de resistir condiciones de muy elevada conductividad (hasta 300 mS cm^{-1}) (Blinn 1993).

Arredondo *et al.* (1984) realizaron un estudio sobre el fitoplancton del lago de Alchichica reconociendo un total de 23 géneros, de los cuales únicamente cinco se determinaron hasta especie. Los géneros y especies se agruparon en tres divisiones: crisofitas (14 especies), cianobacterias (cinco géneros) y clorofitas (cuatro géneros). Diez de los géneros determinados en el trabajo de Arredondo *et al.* (1984) coinciden con los géneros determinados en este trabajo (Tabla II).

Tabla II. Lista comparada de géneros y especies de fitoplancton del lago de Alchichica.

<p>Este trabajo</p> <p>1. CRISOFITAS</p> <p><i>Anomoeoneis</i> sp. <i>Chaetoceros elmorei</i> Boyer 1914 <i>Cocconeis</i> sp. <i>Cyclotella quillensis</i> Bayley 1922 <i>Cymbella mexicana</i> Ehrenberg (Agardh) 1832 <i>Diploneis</i> sp. <i>Epithemia</i> sp. <i>Gomphonema</i> sp.</p>	<p>Arredondo <i>et al.</i> (1984)</p> <p>1. CRISOFITAS</p> <p><i>Amphora</i> sp. <i>Chaetoceros similis</i> <i>Cocconeis</i> sp. <i>Coscinodiscus</i> sp. <i>Cyclotella striata</i> <i>Cymbella mexicana</i> <i>Denticula</i> sp. <i>Diatomella</i> sp. <i>Diploneis</i> sp. <i>Frustulla</i> sp. <i>Mallomonas</i> sp. <i>Navicula</i> sp. <i>Stephanodiscus niagarae</i> <i>Synedra</i> sp.</p>	<p>Este trabajo</p> <p>2. CIANO-BACTERIAS</p> <p><i>Chroococcus</i> sp. <i>Merismopedia</i> sp. <i>Nodularia</i> cf. <i>spumigena</i> sensu Tavera y Komáreck 1996 <i>Oscillatoria</i> sp. <i>Synechocystis</i> sp.</p> <p>3. CLOROFITAS</p> <p><i>Monoraphidium</i> sp. <i>Oocystis parva</i> W & G.S. West 1898 <i>Oocystis submarina</i> Lagerheim 1886</p> <p>4. CRYPTOMONADAS</p> <p><i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenberg.</p>	<p>Arredondo <i>et al.</i> (1980)</p> <p>2. CIANO-BACTERIAS</p> <p><i>Chroococcus</i> sp. <i>Merismopedia</i> sp. (Sin. <i>Agmenellum</i>) <i>Nodularia spumigena</i> <i>Glifodesmis</i> sp. <i>Synechocystis</i> sp.</p> <p>3. CLOROFITAS</p> <p><i>Ulothrix</i> sp. <i>Cosmarium</i> sp. <i>Closterium</i> sp. <i>Oocystis</i> sp.</p>
--	--	---	---

Al comparar la lista de especies del presente trabajo con la de Arredondo *et al.* (1984) se observan las siguientes similitudes y diferencias: diez de los 23 géneros mencionados por aquellos autores fueron observados en el presente trabajo. Los géneros no coincidentes son en su mayoría de crisofitas. Arredondo *et al.* (1984) citan la presencia de *Amphora*, *Coscinodiscus*, *Nitzschia*, *Stephanodiscus*, *Synedra*, *Diatomella*, *Denticula*, *Frustulla* y *Mallomonas*, que no fueron observadas en el presente estudio. También determinaron a la cianobacteria *Glifodesmis* y a las clorofitas *Ulothrix*, *Cosmarium* y *Closterium*. En cambio, en el presente trabajo se determinaron los géneros de crisofitas *Anomoeoneis*, *Epithemia* y *Gomphonema*, la cianobacteria filamentosa *Oscillatoria*, la clorofita *Monoraphidium* y la criptomonadal *Cryptomonas*. Cabe mencionar que el género *Agmenellum* citado por Arredondo *et al.* es una sinonimia (Ortega

1984) del género *Merismopedia* citado en el presente trabajo.

De lo anterior se infiere que se han presentado cambios en la composición de las especies de fitoplancton en el lago desde 1980 hasta la fecha. Los cambios también incluyen a la importancia de las especies. Según Arredondo *et al.* (1984), numéricamente la especie dominante fue *C. similis* seguida de *Stephanodiscus niagarae* y de *Coscinodiscus*, *Cyclotella striata*, *Nodularia spumigena*, *Amphora* sp. y *Cosmarium* sp. De estas siete especies únicamente las diatomeas *C. similis* (al parecer incorrectamente identificada, pues en realidad se trata de *C. elmorei*), *C. striata* (probablemente *C. quillensis*) y la cianobacteria *N. cf. spumigena* fueron encontradas con densidades elevadas en las muestras del presente trabajo. El resto de los géneros que eran importantes en 1980 no fueron observados en lo absoluto en este estudio. En cambio, los géneros *Oocystis* y *Merismopedia* (= *Agmenellum*) que para Arredondo *et al.* (1984) fueron poco abundantes, resultaron, junto con *N. cf. spumigena* los numéricamente dominantes en el presente estudio

Los resultados del análisis de frecuencia vs abundancia se presentan en la Fig. 13.

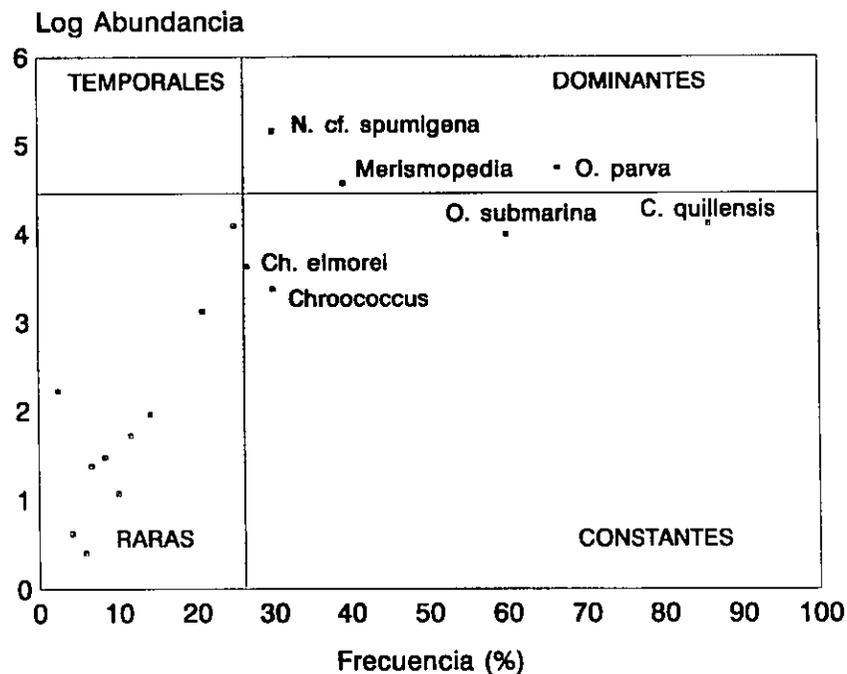


Figura 13. Diagrama de frecuencia vs abundancia de las especies de fitoplancton del Lago de Alchichica.

Se observa que tres especies resultaron dominantes (frecuencia y abundancia altas): *Oocystis parva*, *Merismopedia* sp. y *Nodularia cf. spumigena*. Otras cuatro especies quedaron ubicadas como constantes (alta frecuencia pero menor abundancia): *Cyclotella quillensis*,

Chaetoceros elmorei, *Oocystis submarina* y *Synechocystis* sp. Las otras diez especies quedaron ubicadas como raras y ninguna especie resultó considerada como temporal.

El análisis, en general, nos proporciona una buena idea de la importancia de las especies, aunque en algunos casos la ubicación podría ser discutida. Por ejemplo, *N. cf. spumigena* se ubica como dominante debido a las elevadas densidades que alcanza, sin embargo su valor de porcentaje de frecuencia de aparición es apenas superior al valor que delimita a las temporales de las dominantes. Esto significa que esta especie se presenta con grandes densidades pero en un lapso no muy largo, lo cual señala su presencia únicamente durante una época del ciclo anual.

Otro caso similar es el de *C. quillensis* que fue la especie con el valor mayor de porcentaje de frecuencia. Sin embargo, su valor de abundancia la ubicó ligeramente por debajo de la división entre las especies dominantes y las constantes. Quizá quedaría mejor ubicada como dominante. Algo parecido ocurre con *C. elmorei* quien apenas logró ubicarse dentro de las especies constantes quedando muy cerca del límite con las especies raras.

Todos los organismos identificados hasta especie son habitantes típicos de aguas salinas. *N. cf. spumigena* ha sido observada junto con *C. elmorei* en el lago salino Pirámide, Nevada, E.U.A. (Galat *et al.* 1981). *C. quillensis* y *C. elmorei* también se han observado cohabitando en otros lagos salinos de Norteamérica (Batarvee *et al.* 1984)

La cianobacteria *Nodularia cf. spumigena* merece algunas consideraciones aparte. Se trata de una cianobacteria filamentososa que forma largos filamentos, visibles a simple vista. Posee vacuolas de gas que le permiten mantenerse flotando en la zona fótica y también es capaz de fijar nitrógeno atmosférico pues presenta heterocistos. Según Tavera y Komárek (1996) el organismo presente en el lago de Alchichica coincide morfológicamente con la descripción de *N. spumigena* excepto en el detalle de que los filamentos son siempre muy rectos en lugar de estar enrollados. Por este motivo los autores mencionados proponen que la identidad de la especie de Alchichica debe ser confirmada. *N. spumigena* es una habitante típica del plancton de ambientes salobres y salinos (Tavera y Komárek 1996) y su presencia como componente importante o dominante del plancton ha sido observada en lagos salinos de diferentes partes del mundo. Por ejemplo, en el lago Pirámide (Galat *et al.* 1981), en el lago Manito, en Canadá, y en el lago Corangamite, en Australia (Hammer 1981). De la misma forma Macek *et al.* (1994) señalan la presencia de un largo florecimiento (noviembre-mayo) de esta especie en el lago de Atexcac, también salino y muy cercano a Alchichica.

En 1974 Nordin (en Galat *et al.* 1981) encontró que en condiciones de laboratorio *N. spumigena* mantiene un crecimiento óptimo a concentraciones de entre 5000 y 20 000 mg l⁻¹ de sólidos disueltos totales (SDT). Esto significa que la condiciones en Alchichica se encuentran en el intervalo óptimo para esta especie.

En el caso de *C. elmorei* se encontró en lagos salinos de Saskatchewan, Canadá, en un intervalo de concentraciones de SDT de entre 400 y 40 000 mg l⁻¹, pero se considera que es más abundante en lagos con SDT de entre 10 000 y 30 000 mg l⁻¹ (Galat *et al.* 1981). La

concentración de las aguas de Alchichica se encuentra ligeramente por debajo del intervalo óptimo para la especie. Esto puede explicar el que nunca se le haya observado con densidades muy elevadas.

Oocystis parva y *Oocystis submarina* son dos especies de clorofitas cuya presencia ha sido observada en lagos salinos (Galat *et al.* 1981). Se trata de una clorofita colonial que generalmente se presenta con dos, cuatro u ocho células embebidas en una matriz gelatinosa (Ortega 1984)

Cyclotella quillensis es una diatomea central de gran tamaño (diámetro entre 50 y 60 μm). Se trata de una especie muy emparentada con *C. striata*, aunque posteriormente fue separada de ésta. Es típica de ambientes moderadamente salinos, con alta alcalinidad y con pH elevado (Battarvee *et al.* 1984). En el trabajo de Arredondo *et al.* (1984) posiblemente está mencionada como *C. striata*, especie con la que es frecuentemente confundida.

Merismopedia es una cianobacteria colonial de muy pequeño tamaño, que generalmente se presenta en colonias de cuatro, ocho o 16 células.

Las especies del fitoplancton presentaron una clara sucesión estacional en Alchichica (Fig. 14). Durante agosto y septiembre, época de clara estratificación térmica, predominaron las clorofitas *Oocystis* spp. y las cianobacterias *Chroococcus* sp. y *Merismopedia* sp., con abundante *Cyclotella quillensis* en la zona del metalimnion. A partir de octubre, con la estratificación avanzada y seguramente con pocos nutrimentos en el epilimnion, los números de organismos del fitoplancton descendieron y esta tendencia continuó durante noviembre y diciembre. En diciembre empezó a notarse un incremento de las bacilariofitas, que es mucho más claro en enero, época en que el lago está completamente mezclado, con el predominio de *C. quillensis* y la presencia de densidades importantes de otras bacilariofitas y cianobacterias muy pequeñas y no fijadoras de nitrógeno como *Merismopedia* y *Synechocystis*. Estas condiciones pueden considerarse como el equivalente del "floreCIMIENTO de primavera" de los lagos templados (Wetzel 1975). En febrero disminuyen considerablemente los números de células pero las diatomeas continúan como dominantes y aparece en bajas densidades *N. cf. spumigena*. En el mes de abril se presentó el florecimiento de *N. cf. spumigena*, por lo que esta especie fue ampliamente dominante, aunque también se encontraron densidades importantes de *C. elmorei* y *Oocystis* spp.

Durante el florecimiento las mayores densidades de fitoplancton se presentaron en los primeros 10 m de profundidad, siendo considerablemente menores los valores en profundidades mayores. Esto se debe a la capacidad de flotación que tiene *N. cf. spumigena* gracias a la presencia de vacuolas de gas. En mayo todavía se observaron cantidades importantes de *N. cf. spumigena* y de *C. elmorei* y predominaron los *Oocystis*. Durante junio y julio continuó el predominio de los *Oocystis* pero incrementaron sus densidades las cianobacterias *Merismopedia* y *Synechocystis*.

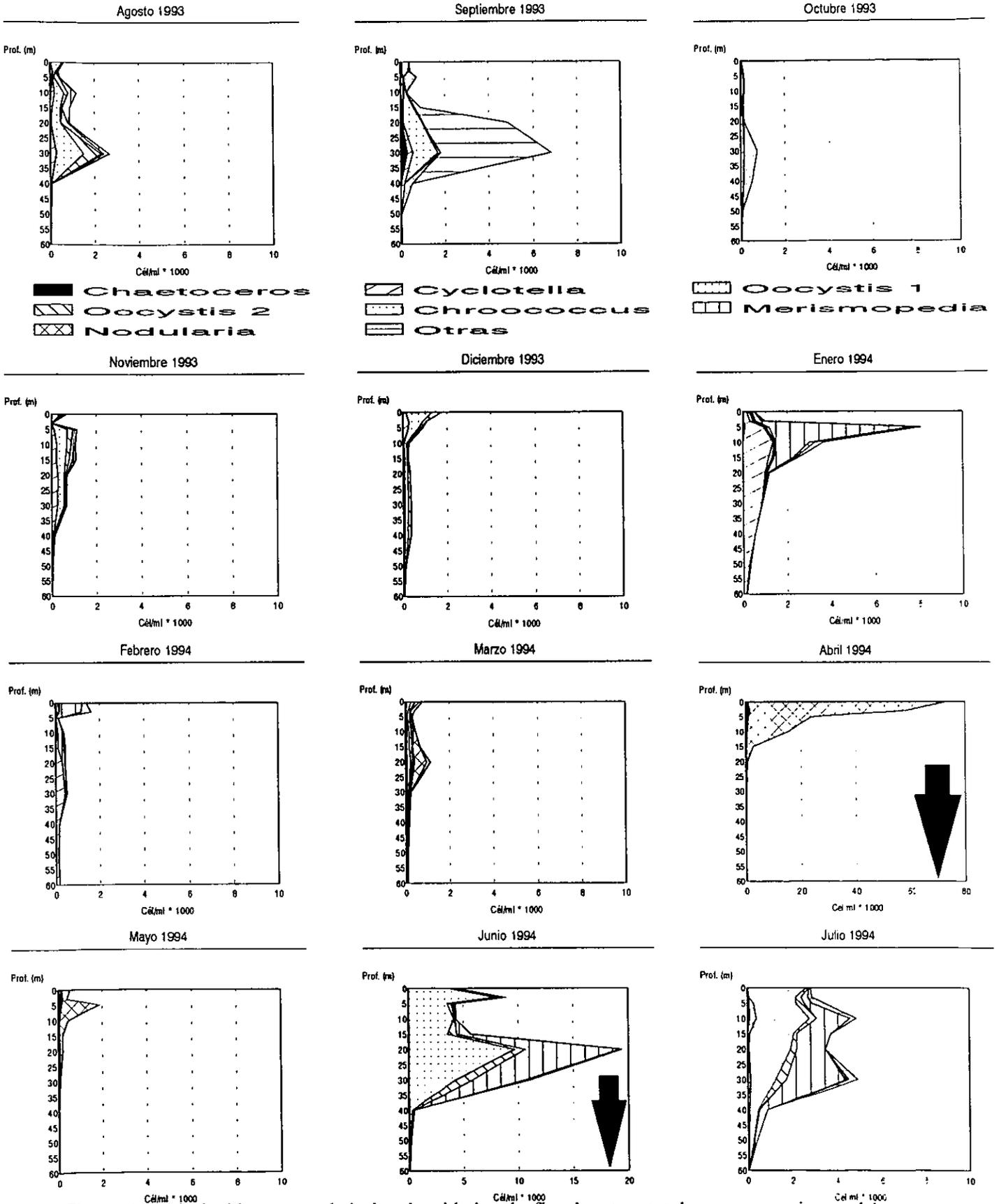


Figura 14. Variación mensual de las densidades de fitoplancton total y por especie en el lago Alchichica. Las flechas señalan escalas diferentes

Arredondo *et al.* (1984) observaron la siguiente dinámica temporal del fitoplancton: durante la época fría dominaron las diatomeas, las cuales ocasionaron las densidades más altas de fitoplancton de todo el año. Al inicio de la época cálida los grupos dominantes fueron las diatomeas, tanto centrales como filamentosas, y *N. spumigena*. Esta especie continuó con su dominio durante la época cálida y lluviosa pero también fueron abundantes las diatomeas centrales, las cuales predominaron hasta el final de la época cálida.

De la misma manera que se observaron diferencias en las especies entre el trabajo de Arredondo *et al.* (1984) y el presente trabajo, también la dinámica del fitoplancton resultó diferente. Del párrafo anterior se desprende que en todas las épocas son especies de bacilariofitas (diatomeas) las que dominan el fitoplancton, con excepción de la cianobacteria *N. cf. spumigena* que resultó importante en la primavera. En el presente estudio las bacilariofitas presentaron sus densidades más elevadas durante el período de circulación (diciembre a marzo) pero fueron acompañadas de altas densidades de pequeñas cianobacterias no fijadoras de nitrógeno. En los meses de abril y mayo el fitoplancton fue dominado por la cianobacteria *N. cf. spumigena* aunque las bacilariofitas continuaron presentes. En la época anterior a la estratificación y durante la estratificación las dominantes son la clorofitas *Oocystis* spp. y las cianobacterias *Merismopedia* y *Synechocystis*, mientras que las bacilariofitas, fundamentalmente *C. quillensis*, se presentaron con densidades elevadas únicamente alrededor de los 30 m (Fig. 14). Lewis (1978) afirma que las diatomeas tienen su máximo crecimiento en condiciones de baja intensidad luminosa y alta concentración de nutrimentos. Esto explicaría su predominio en Alchichica durante la época de mezcla (cuando la intensidad luminosa disminuye y hay abundantes nutrimentos) y en la zona del metalimnion durante la estratificación (con condiciones similares).

La dinámica temporal del fitoplancton en los lagos tropicales está controlada por alteraciones abruptas de las condiciones bióticas y abióticas del medio. Entre estos destaca el observado por Lewis (1978) en el lago Lanao, Filipinas, donde se encontró que el patrón de sucesión se inicia con el predominio de las diatomeas durante la época de mezcla, seguido por grandes abundancias de clorofitas y posteriormente de cianobacterias. Finalmente, los dinoflagelados tienen un pequeño lapso en el cual son predominantes. En numerosos lagos africanos la dinámica presenta un predominio alternado de diatomeas y cianobacterias (Talling y Lemoalle 1998).

Evidentemente, los períodos de circulación y estratificación resultan fundamentales para explicar la dinámica de las especies de fitoplancton. Durante la estratificación, una parte importante de los nutrimentos queda retenida en el hipolimnion sin la posibilidad de alcanzar el epilimnion, que es donde puede ocurrir la producción primaria (Margalef 1983). Paulatinamente los nutrimentos se van agotando en la parte superior y se favorece a las especies capaces de competir más eficazmente por ellos, que al parecer son las pequeñas cianobacterias y las clorofitas del género *Oocystis*. Según observaciones de Lewis (1978) las clorofitas y cianobacterias muestran su máximo crecimiento en condiciones de elevada luminosidad y baja disponibilidad de nutrimentos, lo que explica su dominio durante la estratificación. Durante esta misma época las diatomeas, básicamente *C. quillensis*, aprovechan nichos especiales, como es la profundidad en que se localiza el metalimnion donde, como ya se mencionó, existen

condiciones adecuadas para ellas.

Al iniciar el período de circulación del lago (aproximadamente diciembre) los nutrientes disueltos en el hipolimnion paulatinamente alcanzan la capa superior y quedan a disposición del fitoplancton. En los lagos templados esto ocurre durante la primavera, y combinado con el incremento de la temperatura, da origen a un fuerte crecimiento del fitoplancton en lo que se conoce como el florecimiento de primavera (Ruttner 1963). Los estudios en lagos tropicales como el Lanao y el lago Dom Helvecio, Brasil, muestran que en éstos también es frecuente observar un florecimiento de primavera que, al igual que ocurre en los lagos templados, es dominado por diatomeas (Lewis 1978, Matsumura-Tundisi y Tundisi 1995).

En Alchichica ocurre un proceso similar. El período de circulación ocurre durante la época fría (invierno). De la misma manera, las temperaturas mínimas que se presentan son considerablemente mayores a las de los lagos templados. Estas dos condiciones favorecen el crecimiento del fitoplancton durante la época fría y seca, y el florecimiento se presenta al inicio del año. Este florecimiento es dominado por diatomeas y cianobacterias no fijadoras de nitrógeno. Aparentemente, el consumo de nutrientes es muy fuerte y rápidamente se agotan. Una parte de la materia orgánica generada es recirculada en la columna de agua y otra se sedimenta y es remineralizada en la parte profunda.

Al incrementarse la temperatura, aproximadamente en el mes de abril, se produce un segundo florecimiento en el cual predomina *N. cf. spumigena* cianobacteria fijadora de nitrógeno. Según se sabe, las cianobacterias fijadoras de nitrógeno resultan competidoras ventajosas en condiciones de fuerte déficit de nitrógeno, es decir cuando este elemento se convierte en el limitante (Paerl 1988). Por ello se deduce que durante una época del ciclo anual en el lago de Alchichica, la concentración de nitrógeno disminuye y produce las condiciones adecuadas para la proliferación de *Nodularia*. Además de este factor, existen muchas otras condiciones físicas, hidrológicas, químicas y biológicas que permiten el surgimiento de este florecimiento (Paerl 1988). Cuando todas estas condiciones están presentes, conducen a la aparición del florecimiento que consiste en la proliferación de las cianobacterias. El florecimiento puede hacerse más evidente cuando se produce la acumulación de los filamentos en la capa superficial del lago favorecida por el poco movimiento de la superficie y los mecanismos de flotación que tiene la especie (Galat *et al.* 1981). Aprovechando el nitrógeno introducido por las *Nodularia*, otras especies como *C. elmorei*, *C. quillensis* y *Oocystis* spp. también incrementan considerablemente sus densidades en esta época.

El florecimiento de *Nodularia* rápidamente disminuye las concentraciones de fósforo y esto provoca el colapso del crecimiento. Una parte importante de la materia orgánica generada en el florecimiento sedimenta y los productos de su mineralización ya no pueden retornar fácilmente a la zona superior debido a que el lago ha iniciado su período de estratificación. La sedimentación de una parte de la materia orgánica generada en el epilimnion va reduciendo paulatinamente la cantidad de nutrientes disponibles en esa capa del lago, y nuevamente aparecen las especies mejor adaptadas para estas condiciones de bajas concentraciones de nutrientes. En la época de estratificación predominan las clorofitas *Oocystis* spp. y

cianobacterias unicelulares o coloniales como *Chroococcus* sp. y *Merismopedia* sp.

En el lago Pirámide la sucesión del fitoplancton muestra grandes similitudes con lo observado en Alchichica. La época fría y de mezcla es dominada por diatomeas. A éstas frecuentemente les siguen elevadas densidades de cianobacterias unicelulares y clorofitas que se presentan al final de la época de mezcla e inicio de la estratificación. Entre julio y octubre, cuando el lago se encuentra en plena época de estratificación aparece un florecimiento de *Nodularia spumigena*, el cual, al igual que en Alchichica, es acompañado de densidades importantes de la diatomea filamentosa *C. elmorei*. Al final de la estratificación pueden aparecer cantidades importantes de cianobacterias unicelulares como *Chroococcus* sp. (Galat *et al.* 1981).

Las densidades totales de fitoplancton cuantificadas en Alchichica oscilaron entre 731161 ± 73116 cél ml⁻¹ y 2 ± 0.2 cél ml⁻¹. Las densidades máximas se observaron en la superficie del lago durante el muestreo de abril, en el florecimiento de *Nodularia*. La densidad mínima se encontró en la parte profunda (60 m) durante el muestreo de agosto. En el lago de Atexcac el intervalo de valores fue de 60 a 17 000 cél ml⁻¹, intervalo que resulta considerablemente más pequeño al compararlo con el de Alchichica. Aunque el valor máximo en Alchichica es muy elevado, debe considerarse que durante la mayor parte del tiempo los valores de densidad total del fitoplancton fueron considerablemente menores (mediana=453 cél ml⁻¹)

A pesar de los cambios temporales en las densidades de las especies, al comparar las medias de las densidades totales de fitoplancton entre la época de circulación y la de estratificación no se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$). Cuando se compararon las densidades en el epilimnion y el hipolimnion sí se encontró una diferencia significativa ($p > 0.05$) entre estas dos capas, con las densidades más elevadas en la capa superior.

Concentración de clorofila *a*

Las concentraciones ponderadas promedio de clorofila *a* en la columna del lago de Alchichica variaron entre 2 (diciembre de 1993 y febrero de 1994) y 7 (enero de 1994) µg l⁻¹ (Fig. 15). Si se aplica el criterio de Margalef (1983), que indica que 5 µg l⁻¹ de clorofila puede considerarse un límite arbitrario entre los lagos oligotróficos y los lagos más enriquecidos, entonces durante la mayor parte del tiempo el lago de Alchichica es oligotrófico. Otros autores (Maccina 1993) consideran que 3 µg l⁻¹ es el límite superior para la oligotrofia. Garzón (1990), quien realizó muestreos estacionales en el lago de Alchichica y evaluó también la concentración de clorofila *a* en la columna de agua, encontró valores promedio menores a 6 µg l⁻¹ en la mayoría de los muestreos. Este mismo autor clasifica al lago como oligo-mesotrófico basándose en el criterio de Margalef (1983). En la Fig. 15 se observa que la variación de los promedios ponderados de clorofila *a* en la columna de agua fue muy irregular. Desde agosto hasta diciembre las concentraciones fueron bajas (2-4 µg l⁻¹) pero en enero se presentó el valor máximo que fue de 7 µg l⁻¹. Durante febrero y marzo hubo un fuerte descenso hasta 2 µg l⁻¹ y en abril, con la presencia del florecimiento de *N. cf. spumigena*, el valor se incrementó hasta

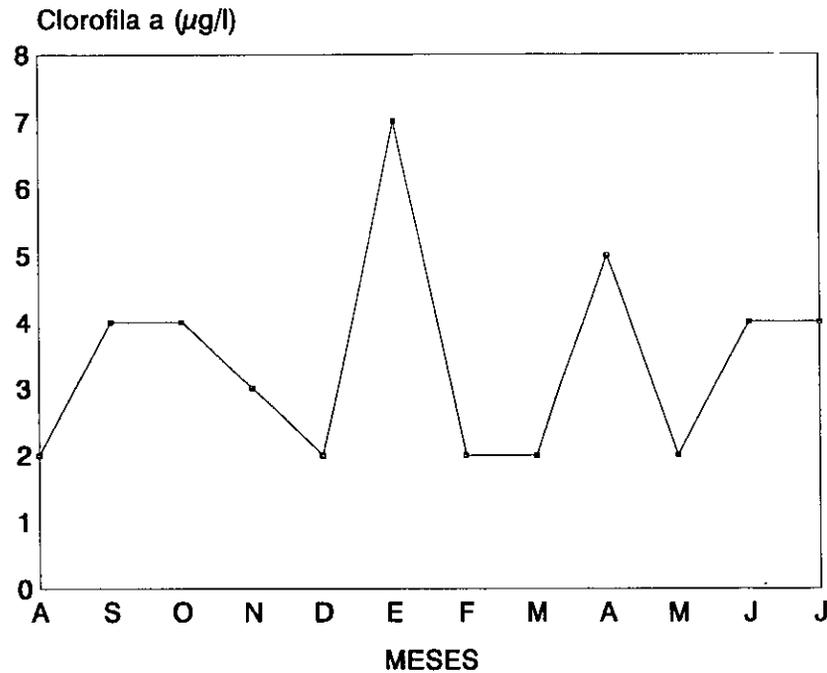


Figura 15. Variación mensual de los promedios ponderados de clorofila *a* en la columna de agua del Lago de Alchichica.

5 $\mu\text{g l}^{-1}$. En mayo la concentración volvió a descender y durante junio y julio se mantuvo en 4 $\mu\text{g l}^{-1}$.

La variación puntual de la concentración de clorofila *a*, tanto temporal como espacial, también fue muy amplia (Fig. 16). Durante los meses de agosto a octubre de 1993 la distribución típica de las clorofilas en la columna fue la de presentar valores muy pequeños ($< 5 \mu\text{g l}^{-1}$) en todas las profundidades, con la excepción de un pico notable (con valores entre 10 y 17.5 $\mu\text{g l}^{-1}$) generalmente situado a los 30 m de profundidad, y con una buena correspondencia con la ubicación del metalimnion. Esa zona funciona como una trampa para los materiales y organismos que vienen descendiendo de la parte superior de la columna de agua.

A partir del mes de noviembre y hasta marzo ya no se observaron esos picos tan notorios y las concentraciones disminuyeron y se hicieron más parejas en toda la columna de agua, hecho que estuvo relacionado con el paulatino enfriamiento del lago y el final de la época de estratificación. En el mes de diciembre todos los valores de la columna estuvieron por debajo de 5 $\mu\text{g l}^{-1}$, pero en enero, cuando la circulación era total, la concentración de clorofila aumentó en toda la columna y, con excepción del fondo, todas las concentraciones se encontraron entre 5 y 10 $\mu\text{g l}^{-1}$. En febrero y marzo la concentración nuevamente disminuyó hasta valores muy similares a los observados en diciembre. En el mes de abril, la clorofila *a* en los primeros 20

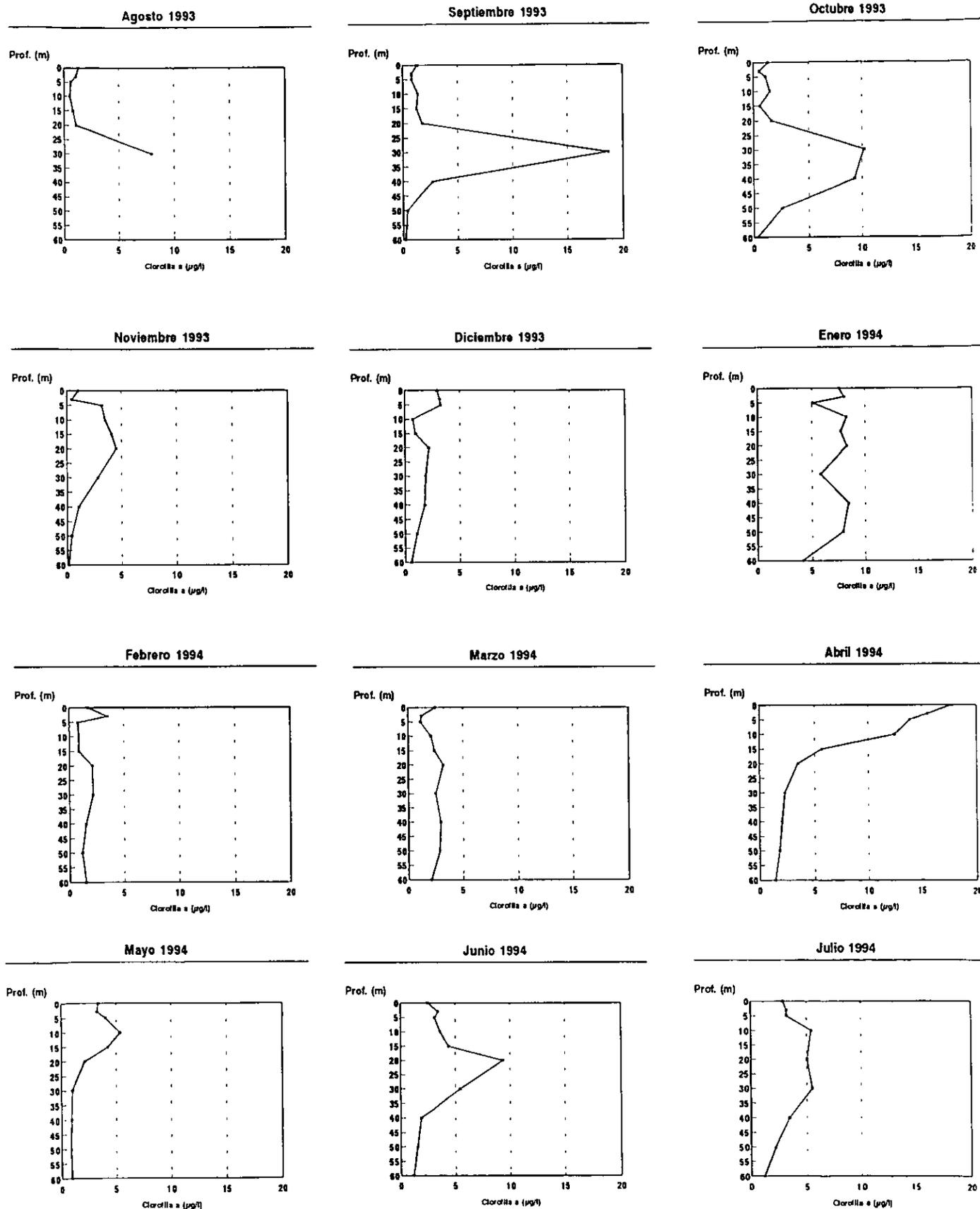


Figura 16. Variación mensual de la concentración de clorofila *a* en la columna de agua en el lago Alchichica.

m se incrementó notablemente con respecto a los meses anteriores. Esto se debió a la presencia del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena*. El florecimiento fue de muy corta duración pues en los datos de mayo de 1994 las concentraciones fueron sólo ligeramente superiores a las observadas durante marzo.

Garzón (1990) también observó un comportamiento parecido, aunque con menor detalle pues sólo realizó 5 muestreos durante un año. En los meses de estratificación (abril, julio y octubre de 1988) la distribución de las clorofilas presentó los típicos picos observados por nosotros a profundidades similares (30-40 m). En el mes de febrero de 1989 la concentración de clorofila *a* se incrementó en toda la columna de agua alcanzando valores entre 12 y 14 $\mu\text{g l}^{-1}$. Esta situación sería similar a la observada por nosotros durante el mes de enero de 1994, aunque aquí el incremento no fue tan grande (valores entre 5 y 9 $\mu\text{g l}^{-1}$).

En el mes de mayo de 1989 Garzón observó la presencia del florecimiento de *Nodularia* en el lago y esto se reflejó en valores de clorofila *a* superiores a los 30 $\mu\text{g l}^{-1}$ en los niveles superficial y 40 m de profundidad, mientras que en el resto de la columna los valores no superaron los 10 $\mu\text{g l}^{-1}$. Esto coincide parcialmente con lo observado en el presente estudio durante el mes de abril de 1994. Sin embargo, la mayor concentración medida en 1994 (17.6 $\mu\text{g l}^{-1}$) fue ligeramente inferior a la mitad de la concentración más alta de 1989 (37 $\mu\text{g l}^{-1}$). Para explicar lo anterior pueden formularse dos hipótesis: 1) el muestreo de abril de 1994 coincidió con una fase temprana de desarrollo del florecimiento; 2) el florecimiento de 1994 fue de menor magnitud que el de 1989. De acuerdo a lo observado durante el muestreo del mes de junio de 1994 la explicación real puede encontrarse en una combinación de ambas hipótesis.

Protistas

Nanoflagelados heterótrofos (NFH)

En el caso del lago de Alchichica, al igual que en la mayoría de los ambientes acuáticos, los protistas flagelados presentes correspondieron fundamentalmente al grupo de los nanoflagelados heterótrofos. La técnica de epifluorescencia utilizada es muy precisa para la cuantificación de los organismos pero adolece de precisión taxonómica. Sin embargo, observaciones realizadas en muestras en vivo y otras observaciones realizadas anteriormente en el lago por el autor (Lugo *et al.* 1998) permitieron conocer de manera aproximada la composición específica de la asociación de NFH del plancton. Los principales géneros presentes fueron las crisomonadinas *Spumella* spp. (anteriormente *Monas*), los kinetoplástidos *Bodo* spp., *Rhynchomonas* y *Pleuromonas* y el coanoflagelado *Monosiga* sp. Estos géneros abarcan principalmente especies devoradoras de bacterias heterótrofas, aunque en el caso de algunas *Monas* y de *Bodo* ciertas especies pueden también alimentarse de picoplancton (Fenchel 1986). Mientras que *Monas* se alimenta de partículas suspendidas, la mayoría de las especies de *Bodo* se especializan en consumir bacterias adheridas a partículas (Laybourn-Parry 1992).

Los valores de los NFH en el lago de Alchichica variaron entre $0.078 \pm 0.008 \times 10^3$ cél ml^{-1} y $2.249 \pm 0.225 \times 10^3$ cél ml^{-1} con $\bar{x} = 0.712 \times 10^3$ cél ml^{-1} . Durante la época de

estratificación del lago se observó una diferencia de distribución de estos organismos en la columna de agua. Los valores en la mayor parte de la columna fueron bajos, con excepción de valores pico ubicados alrededor de los 30 m de profundidad (Fig. 17). La intensidad de los picos fue decreciendo al acercarse la época de circulación. En el mes de enero los valores fueron altos en toda la columna de agua, pero durante febrero, marzo y abril los valores decrecieron notablemente. En el mes de mayo las densidades aumentaron nuevamente y durante junio y julio se observó otra vez la presencia de los picos pero en profundidades menores a las de 1993 y de menor intensidad. No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en los números de NFH entre la época de circulación y la de estratificación del lago. El mismo resultado se obtuvo al comparar la capa superficial con la profunda del lago. Lo anterior parece significar que a pesar de su variación, los NFH son un componente bastante constante de la comunidad pláncica de Alchichica, lo cual indicaría que su función dentro del plancton es importante a lo largo de todo el ciclo anual y en prácticamente toda la columna de agua.

De acuerdo con Berninger *et al.* (1991) las densidades de NFH también están relacionadas con el estado trófico de los cuerpos de agua y las densidades más bajas se encuentran en los cuerpos acuáticos oligotróficos. Estos mismos autores mencionan que en cuerpos oligotróficos de agua dulce se han encontrado intervalos de densidades de NFH de entre 0.5 y 1.5×10^3 cél. ml^{-1} . En cambio, en ambientes mesotróficos como el lago Constanza (Austria-Alemania) el intervalo varió entre 0.5 y 8.1×10^3 cél ml^{-1} (Weisse 1990) y en el lago Oglethorpe, Georgia, Estados Unidos, de estado eutrófico, los valores de NFH llegaron hasta $> 10 \times 10^3$ cél. ml^{-1} (Bennet *et al.* 1990)

Las densidades de NFH en Alchichica variaron desde menores que el mínimo de las condiciones oligotróficas hasta valores correspondientes al intervalo de condiciones mesotróficas. Lo anterior indicaría que las condiciones tróficas del lago fluctúan desde oligotróficas hasta mesotróficas.

La comparación de los valores de NFH de Alchichica con los del lago de Atexcac, Puebla (Macek *et al.* 1994) resultan similares, aunque los valores máximos de NFH en Alchichica resultaron considerablemente mayores que los de Atexcac. En este último el intervalo de valores de NFH fue de 0.079×10^3 cél. ml^{-1} a ligeramente mayor a 1.5×10^3 cél ml^{-1} .

En la actualidad se considera que, debido a su abundancia y biomasa, los NFH son los principales consumidores de bacterias en los ambientes acuáticos y tienen la capacidad de capturar a las partículas aún en suspensiones relativamente diluídas. En condiciones de bajos números de bacterias, los flagelados tienen ventaja sobre los ciliados en la captura del alimento (Berninger *et al.* 1991). Esto es posiblemente lo que ocurre en Alchichica en donde las densidades bacterianas fueron bajas durante la mayor parte del tiempo y esto favoreció una mayor abundancia de NFH sobre la de los ciliados, como se observa más adelante.

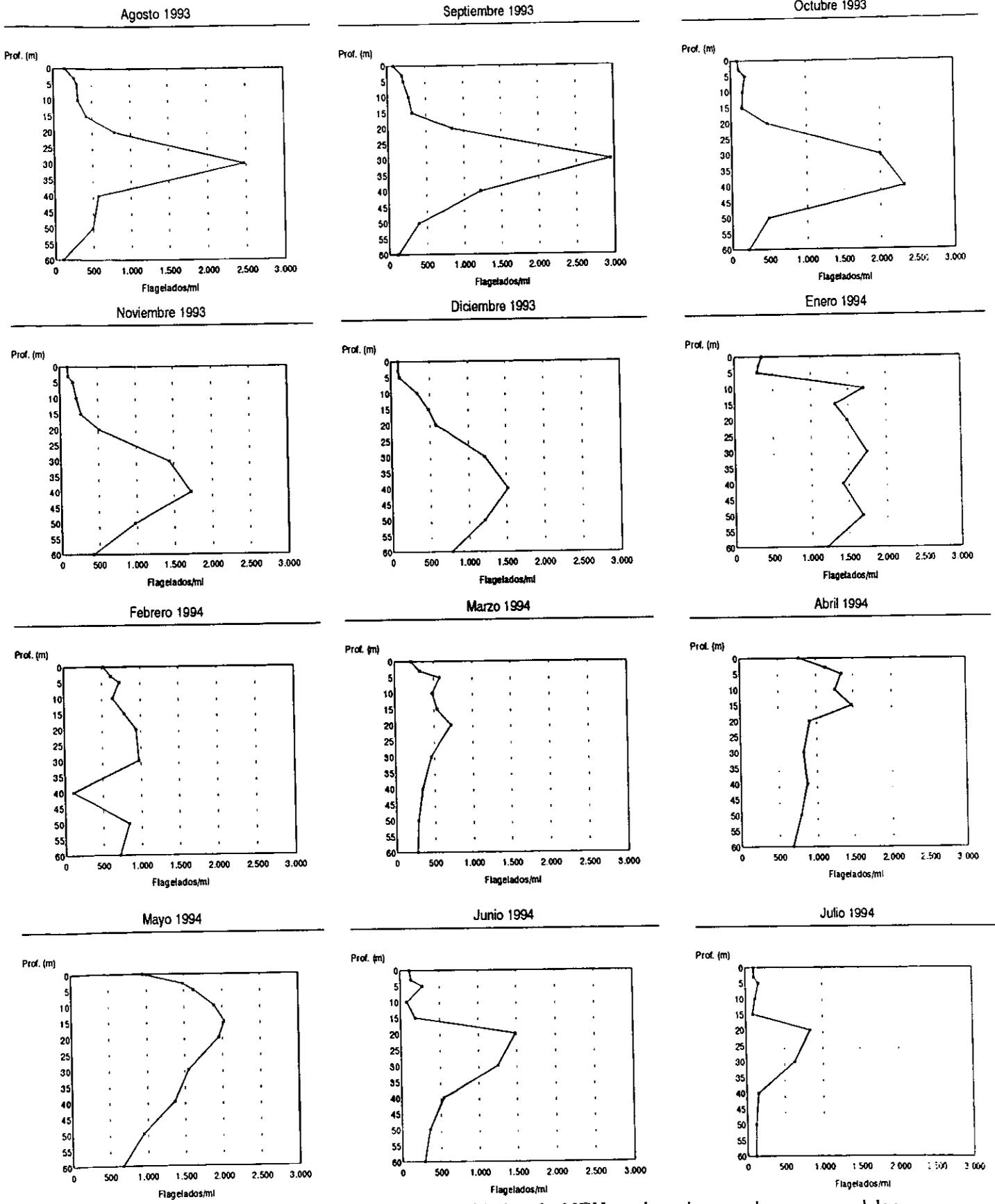


Figura 17. Variación mensual de las densidades de NFH en la columna de agua en el lago Alchichica.

Ciliados

En el lago de Alchichica las densidades de ciliados variaron entre 0 y 18 ± 4 ciliados ml^{-1} . Las especies más abundantes resultaron ser los peritricos *Vorticella* del complejo *octava* y *Vorticella* del complejo *aquadulcis* y *Rhabdostyla* cf. *nebulifera*, el hipotrico *Tachysoma pellationella*, el grupo de los Scuticociliatidos, representados principalmente por *Cyclidium glaucoma* y *Uronema* sp., y los oligotricos, fundamentalmente *Halteria* sp. y *Mesodinium acarus*.

De acuerdo con Foissner (1994) los grupos de ciliados con representantes dentro del plancton de los cuerpos de agua dulce son: holotricos, peritricos, himenostomatidos, scuticociliatidos, oligotricos, heterotricos e hipotricos.

La variación temporal de los ciliados plácticos en el lago de Alchichica fue como sigue (Fig. 18): durante agosto, con el lago estratificado, se encontraron densidades menores a 5 cil ml^{-1} en toda la columna de agua, con la excepción de un pico de 11 cil ml^{-1} ubicado a los 30 m de profundidad, coincidiendo con el pico de NFH. Para el mes de septiembre se observó una situación parecida, pero el pico disminuyó (< 10 cil ml^{-1}). Durante octubre y noviembre se midieron densidades muy bajas (< 5 cil ml^{-1}) en toda la columna de agua, situación que empezó a cambiar en el mes de diciembre, inicio de la circulación, cuando los ciliados aumentaron sus densidades (> 5 cil ml^{-1}) en los primeros 30 m del lago. Durante enero y febrero las densidades en toda la columna de agua nuevamente disminuyeron y alcanzaron sus valores mínimos en este último mes. En marzo la situación fue muy parecida con la excepción de un ligero pico (> 5 cil ml^{-1}) ubicado a los 10 m. En el mes de abril, con el florecimiento de *N. cf. spumigena* no se observó ningún incremento, pero en mayo sí se presentó un aumento de las densidades de ciliados ($> 5 < 10$ cil ml^{-1}) en prácticamente toda la columna de agua. En junio se observó una ligera estratificación de los ciliados con un pico > 5 cil ml^{-1} ubicado a los 15 m. Finalmente, en julio de 1994 se observó una clara estratificación de los ciliados con la presencia del valor máximo observado (18 cil ml^{-1}) en un pico ubicado a los 30 m de profundidad, misma a la que se ubica el metalimnion durante esta época.

En cuanto a la variación a lo largo de la columna de agua, se observó que en general las densidades de ciliados fueron mayores en los primeros 30 m de profundidad, sin embargo no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre el estrato superficial y el profundo. Temporalmente tampoco se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en las densidades de ciliados entre la época de circulación y la época de estratificación del lago.

Laybourn-Parry (1994) discute los casos conocidos de variación estacional de los ciliados en lagos de diferentes latitudes. Presenta algunos casos de estudios desde el ecuador hasta los polos, aunque para lagos ubicados en las zonas subtropicales y tropicales la información es muy escasa. Por ejemplo, en el lago ologotrófico Tangañica, las mayores densidades de ciliados se observaron durante la época de circulación y en las primeras fases de la estratificación. Este comportamiento parece ser similar al de Alchichica, pues después de una fase de muy bajas densidades durante el final de la estratificación (octubre-noviembre), al inicio de la circulación (diciembre) las densidades aumentaron. Sin embargo, durante la plena circulación (enero-marzo)

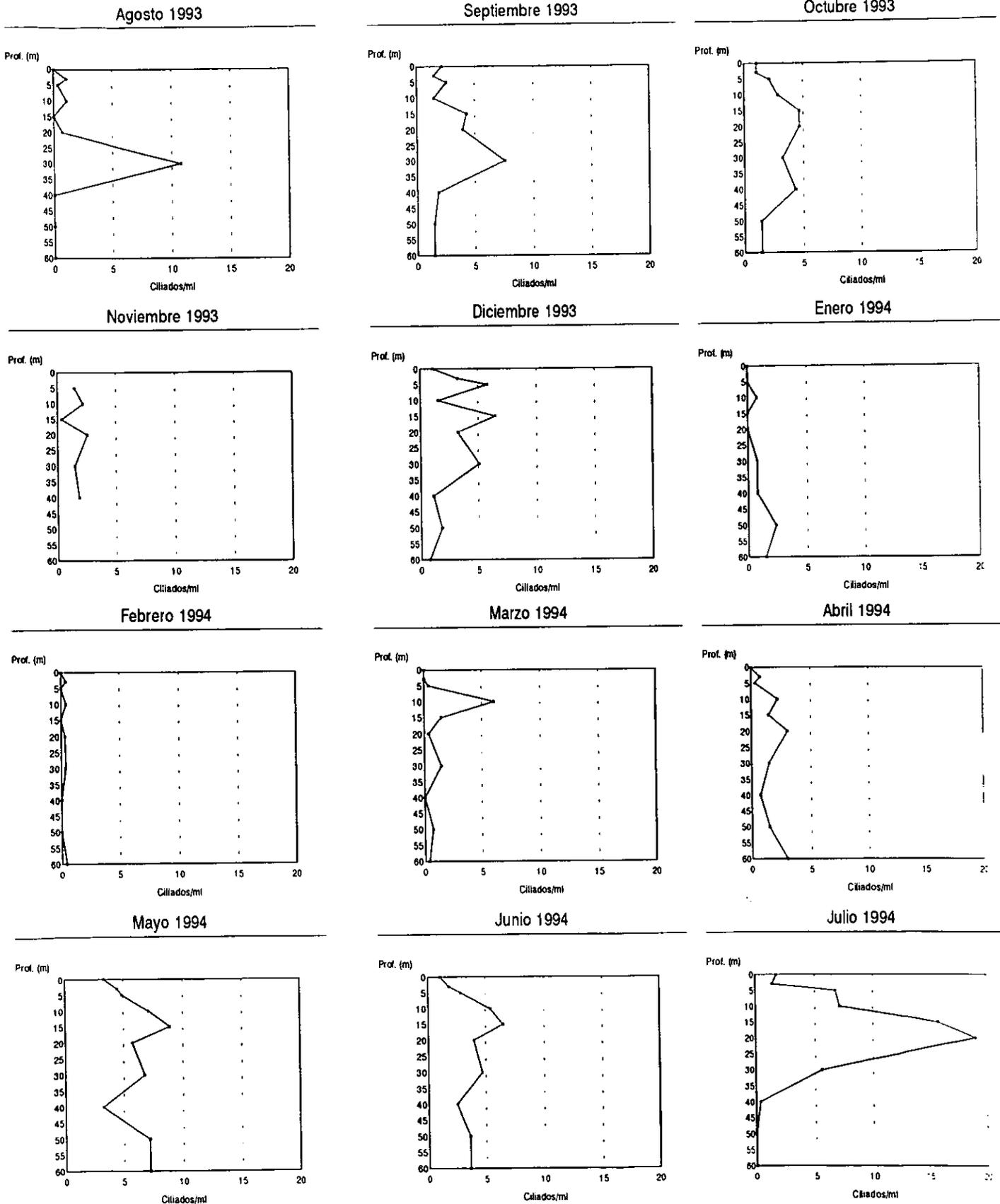


Figura 18. Variación mensual de las densidades de ciliados totales en la columna de agua del lago Alchichica.

las densidades fueron muy bajas. Esto puede estar relacionado con el hecho de que es precisamente también en esa época cuando los principales depredadores de los ciliados en el lago, como son los rotíferos y los copépodos, alcanzan densidades importantes. Es decir, que los ciliados podrían aprovechar el surgimiento de condiciones de alimentación favorables que aparecen al inicio de la circulación y aumentar sus densidades, pero posteriormente su crecimiento es disminuido por la presión de depredación ejercida por organismos cuyas densidades aumentan un poco más lento, como el zooplancton.

Al comparar los resultados de los ciliados en Alchichica con los del lago de Atexcac, se observan bastantes coincidencias. En Atexcac las densidades de ciliados variaron entre < 1 hasta 23 cil ml^{-1} . El peritrico *Rhabdostyla nebulifera*, los oligotricos *Mesodinium* sp. y *Strombidium* sp. y los scuticociliatidos estuvieron entre los ciliados más abundantes (Macek *et al.* 1994). Sin embargo, en Atexcac no se observó el género *Uronema* mientras que en Alchichica sí estuvo presente. El género *Vorticella* se encontró entre los más importantes en Alchichica pero no estuvo presente en Atexcac. El género *Holophrya* tuvo importancia en Alchichica pero no fue observado en Atexcac. En cambio, el peritrico *Cothurnia* fue abundante en algunas temporadas en Atexcac pero nunca se le observó en Alchichica. También el hipotrico *Tachysoma* presentó abundancias importantes en Alchichica pero en Atexcac no fue observado. En Atexcac se presentó un predominio de géneros bacterívoros, mientras que en Alchichica la combinación de géneros bacterívoros (*Rhabdostyla*, *Vorticella*, *Cyclidium*) y alguívoros (*Uronema*, *Holophrya*) fue más equilibrada. A pesar de lo anterior, ambos lagos presentan diferencias al ser comparados con la información existente para lagos de agua dulce en otras latitudes (Macek *et al.* 2000).

Es notable la presencia de *Rhabdostyla* cf. *nebulifera* en ambos lagos. Este peritrico sésil se observó en ambos casos posado sobre los filamentos de la cianobacteria *N. spumigena* y en Alchichica, en algunas ocasiones sobre la diatomea central *C. quillensis*. Aparentemente el ciliado utiliza a las algas para ayudarse a flotar y mantenerse dentro de la zona del lago en donde existen más recursos alimenticios, como ha sido sugerido por Canter *et al.* (1992) para individuos del grupo de las vorticelas que se encontraron unidos a colonias de la cianobacteria *Anabaena lemmermanii*.

Beaver y Crisman (1982) establecieron una relación entre el número de ciliados pláncnicos y el estado trófico de los lagos. De acuerdo con ellos, mientras se avanza de la oligotrofia hacia la eutrofia aumenta el número de ciliados, además de que tienden a predominar numéricamente ciliados de menor tamaño y bacterívoros, como los pertenecientes al grupo de los scuticociliatidos. Estos mismos autores encontraron los siguientes valores promedio anuales de abundancia de ciliados en lagos de Florida con diferentes estados tróficos: oligotróficos 10.8 ± 5.4 , mesotróficos 27.5 ± 7.7 , eutróficos 55.5 ± 7.6 e hipertróficos 155 ± 60.9 ciliados ml^{-1} . Por su parte, Foissner *et al.* (1992) proponen, con base en diversos estudios realizados en diferentes partes del mundo, los siguientes intervalos de abundancias anuales de ciliados pláncnicos en lagos de acuerdo con su estado trófico. Los intervalos son: oligotróficos: 2.3 a 10.8 ciliados ml^{-1} ; mesotróficos: 18.0 a 70.9 ciliados ml^{-1} ; eutróficos: 55.5 a 145.1 ciliados ml^{-1} e hipertróficos: 90.0 a 215.0 ciliados ml^{-1} .

Según estos intervalos las densidades de Alchichica lo ubican con bastante claridad en condiciones oligotróficas, aunque el valor máximo observado correspondería al límite inferior del intervalo de las condiciones mesotróficas según Foissner *et al.* (1992). Este resultado coincide con los de otros indicadores biológicos que ubican al lago de Alchichica como oligotrófico con algunos momentos de condiciones mesotróficas.

Puede considerarse que, debido a sus bajos números, los ciliados no representaron un componente importante dentro del plancton del lago de Alchichica. Como ya se mencionó, las densidades bacterianas moderadas que se encontraron en el lago pueden ser la explicación a esta poca presencia de ciliados, y este hecho también está relacionado con el estado oligotrófico del lago. Adicionalmente, la presencia de depredadores de los ciliados, como rotíferos y copépodos, también contribuye a mantener bajos los números de los protistas.

Zooplancton

Rotíferos

La única especie de rotífero presente en el plancton limnético del lago de Alchichica fue *Brachionus rotundiformis* Tschugunoff, 1921. Se trata de un organismo que hasta recientemente se conocía con el nombre de *Brachionus plicatilis* variedad "S" (short, pequeño) pero el cual, gracias a estudios morfológicos, genéticos y de comportamiento reproductivo, ha sido separado como una especie diferente de *B. plicatilis* (Fu *et al.* 1991a, b). Debido a lo reciente de esta separación son muy pocos los artículos que se refieran específicamente a *B. rotundiformis*. Sin embargo, prácticamente toda la información ecológica existente sobre *B. plicatilis* puede aplicarse a *B. rotundiformis*, pues ambas especies tienen requerimientos muy similares y pueden incluso llegar a coexistir (S.S.S. Sarma com. pers.). De acuerdo con algunos autores la diferencia ecológica más importante es que *B. plicatilis* crece mejor a temperaturas menores a 20 °C (Sudzuki 1987) o entre 18-25 °C (Fu *et al.* 1991a), mientras que *B. rotundiformis* tiene una temperatura óptima más elevada (>20 °C o de 28-35 °C, según los mismos autores). Ambas especies son habitantes cosmopolitas de aguas interiores salinas y de aguas costeras salobres y pueden alcanzar grandes densidades de población en lagos soda (Ruttner-Kolisko 1974, Walker 1981). Es una especie típicamente plánctica, que se alimenta por filtración. Según la mayoría de los autores su dieta puede incluir cianobacterias, clorofitas, rodofitas y algas pardas, así como bacterias heterótrofas y levaduras (Walker 1981). Otros autores mencionan que también puede alimentarse de crisofitas (Theilacker y McMaster 1971). Es una especie que es ampliamente cultivada y actualmente constituye un alimento indispensable para el cultivo de larvas de peces marinos de importancia comercial (Fu *et al.* 1991a). La presencia de *B. rotundiformis* ya había sido registrada anteriormente en México (Sarma 1999).

A pesar de que *B. plicatilis* es una de las especies de rotíferos más estudiadas desde diversos puntos de vista (genética, toxicología, valor nutritivo, cultivo, reconocimiento sexual, etc.) existen muy pocos estudios acerca de la dinámica poblacional de esta especie en cuerpos de agua naturales (Walker 1981).

Brachionus rotundiformis presentó en Alchichica una variación fuertemente estacional, estando ausente de las muestras en el período de marzo a agosto (Fig. 19). Es decir, que el rotífero apareció durante la época de clara estratificación y alcanzó su mayores densidades durante la época de circulación para posteriormente volver a desaparecer. Las densidades del organismo variaron desde 0 hasta 16.5 org l⁻¹, resultando muy bajas cuando se comparan con el valor máximo de 7 100 org l⁻¹ observado por Walker (1973 en Walker 1981) en el lago Werowrap en Australia. Aunque el lago Werowrap difiere de Alchichica en cuanto a que es un lago muy somero (1.4 m de profundidad) y más salino (23-56 g l⁻¹), se trata de uno de los pocos estudios de la variación temporal de *B. plicatilis* realizado en un cuerpo de agua natural. El mencionado autor estudio la dinámica estacional de una población de *B. plicatilis* a lo largo de tres años. Aunque encontró notables variaciones de un año a otro, considera que el patrón más general implica la presencia de valores altos de crecimiento durante la primavera y el verano, una declinación durante el otoño y la presencia de valores bajos a lo largo del invierno.

Este comportamiento es totalmente diferente de lo observado en Alchichica en donde las densidades mayores se observaron precisamente durante la época fría y seca, que es cuando el lago se mezcla. La transición hacia la desaparición del organismo fue muy corta y abarcó únicamente el final de la temporada de frío. Para el mes de marzo los rotíferos desaparecieron y estuvieron ausentes hasta el mes de septiembre en que reaparecieron en bajas densidades manteniéndose en esta condición durante octubre y noviembre y aumentando en diciembre (Fig. 19). Lo anterior se reflejó en la existencia de una diferencia significativa ($p < 0.05$) entre la media de las densidades durante la época de circulación y la de la época de estratificación.

Resulta evidente que la presencia de *B. rotundiformis* en Alchichica debe estar relacionada con la disponibilidad de su alimento. Ya se mencionó que se alimenta de diversos tipos de algas y bacterias menores a 12-15 μm de tamaño (Walker 1981). El fitoplancton del lago de Alchichica que cumple con estas características está formado por las cianobacterias *Merismopedia*, *Synechocystis* y *Chroococcus* y por la clorofita *Monoraphidium*. Estas especies están presentes con densidades mayores precisamente en la época de circulación del lago.

Otro hecho importante respecto a los rotíferos de Alchichica es que presentaron una clara estratificación en la columna de agua, encontrándose la mayor parte del tiempo exclusivamente en las profundidades de 10 a 20 m. Las excepciones de lo anterior fueron los meses de diciembre y enero, época de circulación del lago, cuando los rotíferos se distribuyeron de manera más amplia a lo largo de la columna de agua, aunque las densidades mayores siguieron presentándose entre 5 y 15 m. Por ello, sí existió diferencia significativa ($p > 0.05$) entre las densidades en el epilimnion y el hipolimnion.

La dinámica de las poblaciones de rotíferos ha sido más estudiada en cuerpos de agua someros y en estanques de piscicultura, y en mucho menor proporción en lagos (Ruttner-Kolisko 1974). La sucesión de las diferentes especies a lo largo del ciclo anual puede ser considerado como característico de cada cuerpo de agua, y se presentan variaciones muy importantes en el comportamiento de las especies a lo largo de años sucesivos debido a la influencia de las condiciones ambientales. Algunas veces desaparecen ciertas especies.

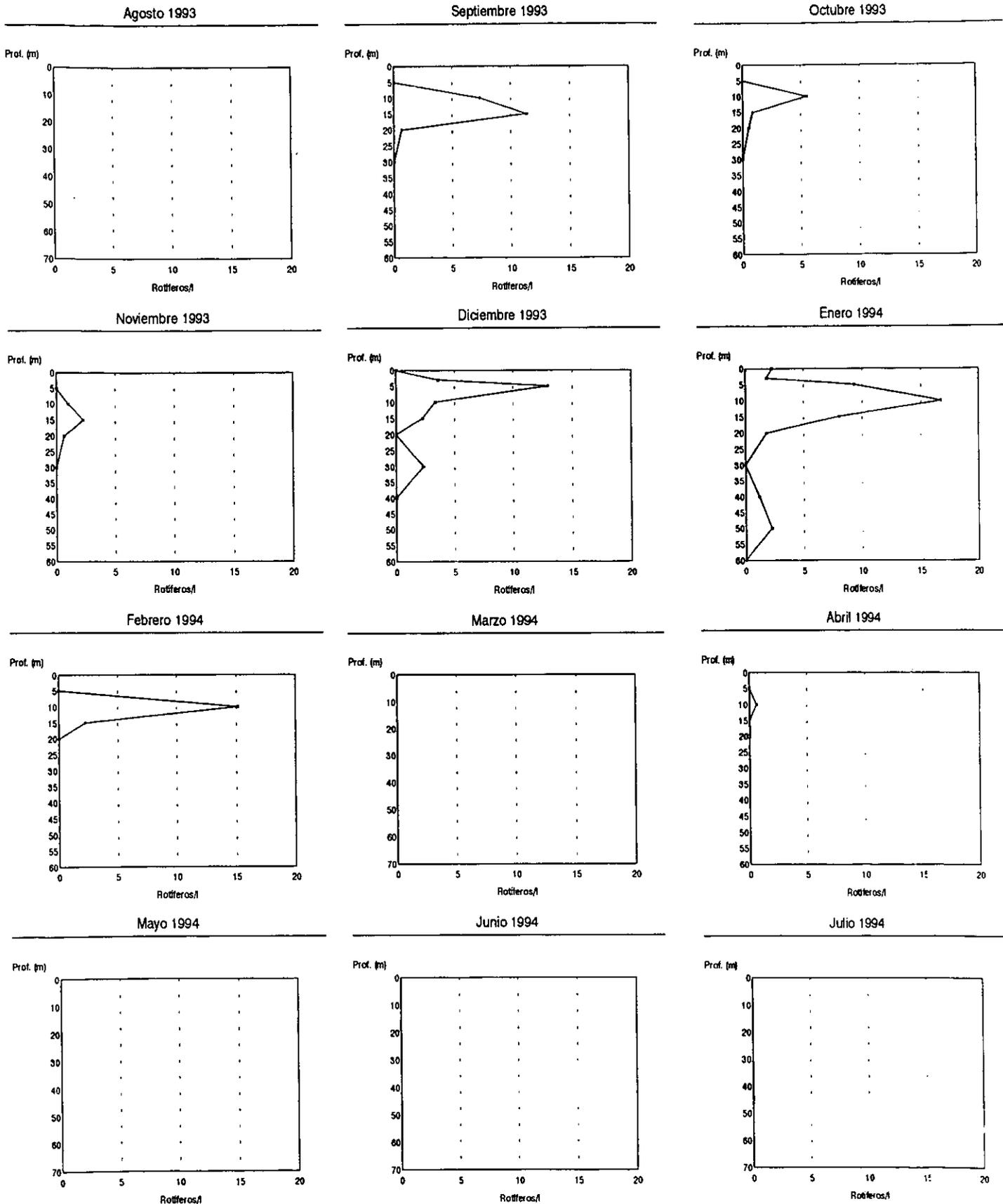


Figura 19. Variación mensual de las densidades de rotíferos en la columna de agua en el lago Alchichica.

El número extremadamente bajo de especies de rotíferos presente en la zona limnética del lago de Alchichica puede estar relacionado con la salinidad del agua. De acuerdo con Green (1994) la salinidad es el factor más importante de disminución de especies de rotíferos plánticos en los lagos. El mismo autor señala que el efecto más importante se expresa a partir de conductividades superiores a $3\ 000\ \mu\text{S cm}^{-1}$. En Alchichica las conductividades oscilan alrededor de los $13\ 000\ \mu\text{S cm}^{-1}$, por lo que es muy probable que este factor limite severamente el número de especies de rotíferos y permita que únicamente una especie adaptada a la salinidad, como *Brachionus rotundiformis*, pueda estar presente

Brachionus rotundiformis no fue observado en el estudio de Delgado *et al.* (1997), aunque se menciona que tomaron muestras tanto en la zona litoral como en la limnética de Alchichica. Estos autores encontraron siete especies, la mayoría de ellas pertenecientes a géneros que son habitantes típicos de la zona litoral de los lagos.

Copépodos

Diaptomus novamexicanus Herrick 1895 (actualmente *Leptodiaptomus novamexicanus*) fue la única especie de crustáceo plántico encontrada en la zona limnética del lago de Alchichica. El género de copépodos calanoideos *Leptodiaptomus* se ha encontrado principalmente en Norteamérica, y en México se han observado seis especies (Elías-Gutiérrez *et al.* 1998). Según Reid (1990) *L. novamexicanus* es una especie de amplia distribución en Norte América, desde Canadá hasta México. En este último país, se ha informado de su presencia en el lago de Alchichica y en cuerpos de agua de los estados de Campeche y Yucatán (Suárez-Morales *et al.* 1996). Sin embargo, en tesis de licenciatura existen numerosos informes de la presencia de esta especie en cuerpos de agua del estado de México. Por ejemplo, Rojas y Sánchez (1988) encontraron a esta especie en la Presa La Goleta, Cruz (1989) en la Presa Danxhó, Gonzalez (1991) en la Presa Trinidad Fabela; Camacho (1996) registró la presencia de la especie en la Presa Taxhimay y en el lago de gran altura "El Sol" dentro del cráter del volcán Nevado de Toluca. Ocampo (1996) la observó en un estanque piscícola llamado "Herradura Prima", y finalmente Grimaldo (1996) registró la especie habitando en tres pequeños cuerpos de agua temporales. Todos los cuerpos de agua mencionados se localizan dentro del estado de México.

La especie de copépodo de Alchichica fue descrita originalmente como una nueva especie por Osorio-Tafall (1942) quien la denominó *Diaptomus garciai*. Sin embargo, Wilson y Yeatman (1959) consideraron que se trataba de una sinonimia de *D. novamexicanus* y este criterio ha prevalecido. Resulta interesante el hecho de que la presencia de *D.(L.) novamexicanus* en Alchichica sea el único informe de esta especie habitando aguas salinas, en todo el resto de los casos el copépodo se ha encontrado en cuerpos de agua dulce. Es de llamar la atención que Osorio-Tafall (1942) comparó a los organismos de Alchichica precisamente con la descripción de *D.(L.) novamexicanus* y consideró que existían varios rasgos morfológicos que diferenciaban a los organismos de Alchichica de *D.(L.) novamexicanus*.

Debe mencionarse que varios autores (Rojas y Sánchez 1988, Cruz 1989, Gonzalez 1991, Ocampo 1996) encontraron correlaciones significativas directas entre las densidades del copépodo

y los valores de alcalinidad o de dureza total del agua. Es decir, que aparentemente las aguas más alcalinas y duras favorecen mayores densidades de esta especie. Como las aguas del lago de Alchichica, además de ser hiposalinas, son también fuertemente alcalinas y duras (Vilaclara *et al.* 1993) este hecho puede ser un factor de gran importancia para el total dominio de *D. (L.) novamexicanus* en la zona limnética del lago. Según Dos Santos-Silva *et al.* (1996) en numerosos cuerpos de agua en México *D. (L.) novamexicanus* se ha encontrado asociado a otra especie de diaptómido: *Mastigodiptomus montezumae*. En Alchichica no se presenta esta asociación, al menos en la zona limnética. Elmore (1983) concluye que, en lagos oligotróficos y mesotróficos, la baja disponibilidad de alimento y la competencia por él parece ser el factor más importante que determina la distribución regional de especies del género *Diaptomus* en lagos subtropicales de Florida, Estados Unidos

Esteves (1988) afirma que en la mayoría de los lagos la distribución de los copépodos a lo largo de la columna de agua es muy heterogénea. Los factores que determinan esta heterogeneidad son, entre otros, la temperatura, el pH, la concentración de oxígeno disuelto y de sulfuro de hidrógeno, la presión hidrostática y factores biológicos como la depredación y la competencia. A estos factores se suma la marcada migración vertical que realizan algunas especies de copépodos con fines de alimentación y de disminución de la depredación, especialmente por peces.

D. (L.) novamexicanus mostró un claro patrón de distribución vertical en la columna de agua del lago de Alchichica. (Fig. 20). Las máximas densidades se observaron generalmente a las profundidades de 10 y 15 m, cerca del límite inferior de la zona fótica del lago. Sin embargo, este patrón cambió durante algunos meses. Por ejemplo, en el mes de enero, con el lago completamente mezclado, se observaron densidades elevadas de copépodos en toda la columna de agua.

Los copépodos del zooplancton también mostraron una gran irregularidad en cuanto a su distribución vertical en la columna de agua. Desde agosto y hasta diciembre las densidades cuantificadas fueron en todos los casos inferiores a 50 copépodos l⁻¹. En el mes de enero los números de copépodos se incrementaron en toda la columna de agua y apareció un pico de densidad (> 150 copépodos l⁻¹) en los 20 m. En el mes de febrero los números decrecieron notablemente con relación al mes anterior pero se observó un pico importante (> 200 copépodos l⁻¹) en los 10 m de profundidad y también a 15 y 20 m los copépodos estuvieron presentes en números elevados. Durante marzo, abril y mayo de 1994 los números fueron altos (> 50 < 300 copépodos l⁻¹), especialmente en la capa entre los 5 y 20 m de profundidad. En el mes de mayo se encontró un pico cercano a los 150 copépodos l⁻¹ a 50 m de profundidad, en donde la concentración de oxígeno apenas llegaba a 1 mg/l.

Si se considera la totalidad de los muestreos realizados, se encontró diferencia significativa (prueba de comparación de 2 muestras con varianzas diferentes $p > 0.05$) entre las densidades de copépodos en el estrato profundo (40 a 60 m de profundidad) y el estrato superficial (0 a 30 m). Las densidades mayores (44.54 ± 64.64 copépodos l⁻¹, media \pm 1 d.e.) se encontraron en el estrato superficial mientras que en el estrato profundo las densidades fueron

menores (19.77 ± 43.88 copépodos l^{-1}). Evidentemente las condiciones de temperatura, oxígeno disuelto y disponibilidad de alimento en la capa profunda son menos adecuadas para los copépodos. Esto es especialmente aplicable a la época de estratificación cuando la ausencia de oxígeno se convierte en un factor fundamental para la supervivencia de los copépodos, que requieren de este gas para respirar (Dussart y Defayé 1995).

Las elevadas densidades de copépodos en la capa superficial parece ir un poco en contra del comportamiento generalizado de estos organismos, que durante el día permanecen a mayores profundidades y durante la noche tienden a subir más cerca de la superficie (Lampert 1989). Se considera que esta migración vertical puede ser un mecanismo de defensa contra los depredadores, con las poblaciones moviéndose a profundidades mayores durante el día para reducir el riesgo de ser consumidos por los depredadores visuales (Zaret y Suffern 1976). En el lago de Alchichica el único depredador de los copépodos parece ser el pez aterínido *Poblana alchichica* (charal de Alchichica). Aunque se considera una especie principalmente zooplanctófaga, el estudio de Flores (1998) demostró que el charal consume, además de los copépodos, otros muchos grupos de organismos, entre ellos numerosos grupos béticos litorales. Es posible que los peces prefieran cazar en la zona litoral del lago, más rica y diversificada en alimento, que desplazarse hasta el centro de la zona limnética donde el único alimento son los copépodos y algunas algas. Lo anterior supondría que los copépodos de la zona limnética no están sujetos a una fuerte presión de depredación y esto les permite mantenerse en la zona fótica durante el día y explotar los recursos alimenticios que ahí se encuentran en mayor cantidad.

Una excepción notable al comportamiento señalado se presentó en el muestreo de julio de 1994 cuando se encontró una elevada densidad de copépodos a una profundidad de 40 m. En esta época el oxígeno está ausente en esa profundidad. Es probable que se tratara de organismos muertos en proceso de sedimentación. Otra posibilidad es que los copépodos se encontraran en un estado de dormancia para resistir las condiciones desfavorables que se presentan durante la estratificación del lago (Dussart y Defayé 1995).

La población de copépodos también mostró un patrón claramente relacionado con los períodos de estratificación y circulación (Fig. 20). Durante el período de circulación (considerado de enero a mayo) las densidades de copépodos (66.91 ± 75.62 copépodos l^{-1}) fueron significativamente diferentes (prueba de comparación de las medias de dos muestras con varianzas desiguales $p > 0.05$) a las observadas durante el período de estratificación (15.83 ± 32.43 copépodos l^{-1}). Las condiciones ambientales favorables presentes durante la circulación (presencia de oxígeno disuelto en toda la columna de agua, mayores densidades de fitoplancton) ayudan a explicar esta diferencia. Adicionalmente, el trabajo de Flores (1998) señala que el consumo de copépodos por los charales es mayor (30-60% de la dieta) durante la época de estratificación y disminuye (11-30%) en la época de circulación. Una hipótesis para explicar lo anterior podría ser la migración de los copépodos limnéticos hacia la zona litoral durante la época de estratificación. Este movimiento podría ser motivado por las bajas concentraciones de algas adecuadas para su alimentación que se presenta durante la época de estratificación. En las áreas más cercanas a la zona litoral los recursos alimenticios serían más abundantes, aunque también se incrementaría el riesgo de depredación por parte de los charales.

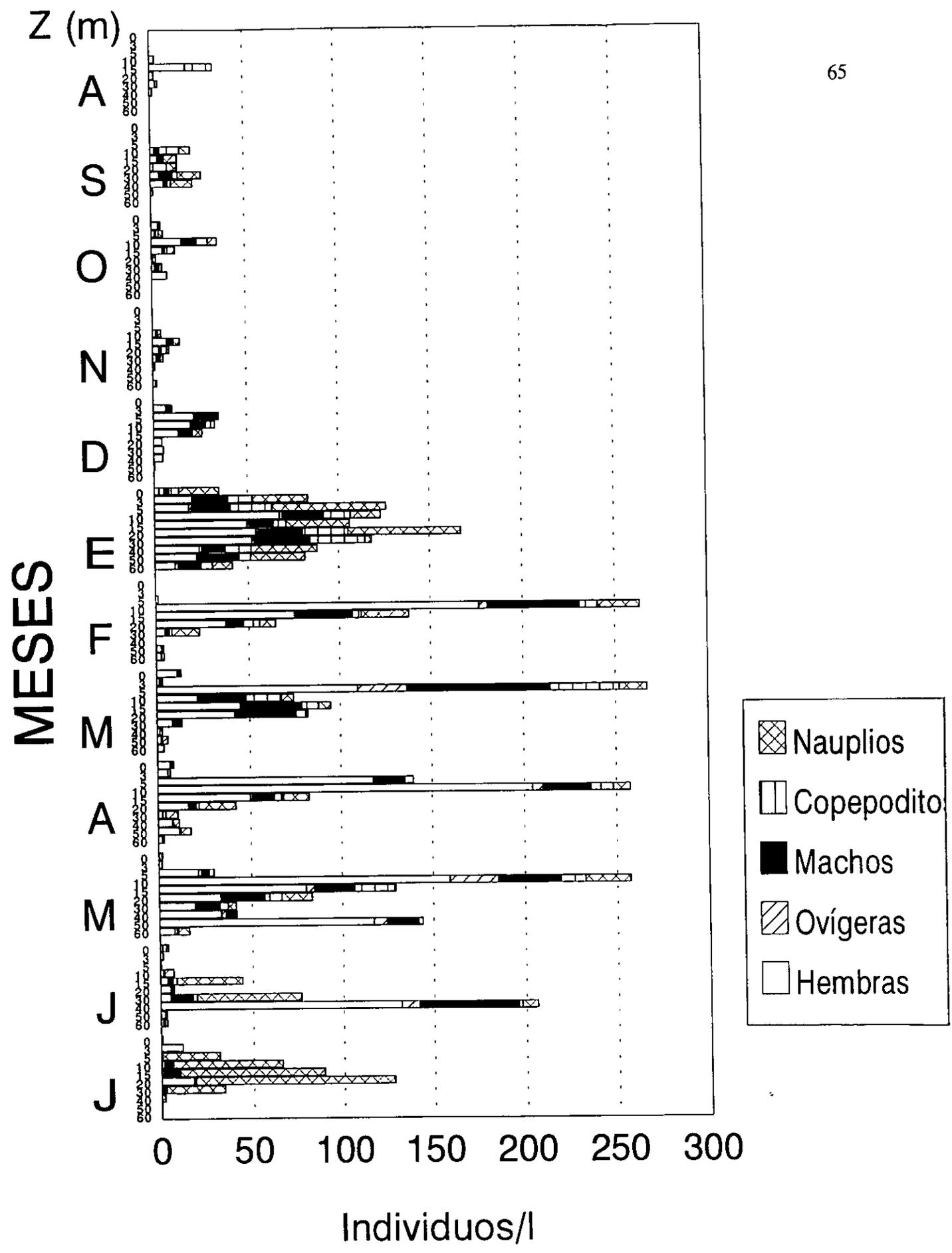


Figura 20. Variación mensual de las densidades de copéodos totales y por estadios de desarrollo y sexo en la columna de agua del lago de Alchichica.

Se observó que las mayores densidades de copépodos coincidieron con la presencia de los valores más altos de concentración de clorofila *a* (enero y abril). Lo anterior está relacionado con la presencia de dos épocas de gran crecimiento de fitoplancton: en enero, donde se presentó un florecimiento dominado por diatomeas, y en abril, cuando predominaron las cianobacterias. Se piensa que el consumo por los copépodos puede ser uno de los factores más importantes que contribuyen al rápido descenso de las densidades de fitoplancton después de estos florecimientos.

La mayoría de los autores que han estudiado la dinámica temporal de *D.(L.) novamexicanus* en cuerpos de agua del Altiplano Mexicano han encontrado las mayores densidades entre los meses de enero y mayo (Ocampo 1996 en enero, Rojas y Sánchez 1988 en Marzo, Cruz 1989 y González 1991 en mayo), lo cual concuerda con el patrón observado en Alchichica. Todos estos cuerpos de agua son someros (< 10 m de profundidad) y se desconoce su régimen de circulación-estratificación, aunque podría suponerse que son polimícticos.

Las hembras adultas fueron el estado más abundante en Alchichica, por lo que la proporción sexual (machos/hembras) fue menor a 1. Rojas y Sánchez (1988), Cruz (1989), González (1991) y Ocampo (1996) encontraron proporciones sexuales cercanas a 1 para poblaciones de *D.(L.) novamexicanus*. Dussart y Defayé (1995) afirman que la proporción sexual está relacionada con el grado de adaptación de la población a las condiciones ecológicas locales. Las características especiales que existen en el lago de Alchichica podrían ser las causantes del predominio de las hembras dentro de la población.

Los machos, juveniles y larvas nauplio se encontraron generalmente en menores densidades. Durante la época de estratificación las hembras fueron claramente dominantes, pero al completarse la circulación del lago, todas las formas de copépodos incrementaron notablemente sus densidades. Fue también en esta época cuando se observaron las mayores densidades de hembras ovígeras, siendo de siete el número promedio de huevos por hembra. Lo anterior parece indicar que la época en que la reproducción de estos organismos es más intensa coincide con la temporada en que existe mayor abundancia de alimento.

Los copépodos constituyen una porción significativa dentro del plancton del lago de Alchichica, y parecen ser los principales consumidores del fitoplancton, NFH y ciliados, puesto que los rotíferos, potenciales competidores, sólo están presentes durante una temporada corta. Se trata de una especie claramente filtradora. De esta manera, una porción importante de la energía contenida en el fitoplancton y los protistas puede alcanzar el nivel trófico pláctico superior del lago representado por el charal *Poblana alchichica*. Aunque el consumo de copépodos por los peces es variable a lo largo del año, representa una porción importante dentro de la dieta de los vertebrados. Debido a la aparentemente escasa competencia y a la baja presión de depredación a la que están sometidos, la fluctuación de la población de *D.(L.) novamexicanus* en el lago de Alchichica parece depender principalmente de la disponibilidad de alimento, la cual está fuertemente determinada por las condiciones ambientales, especialmente por los períodos de circulación y estratificación del lago.

Análisis estadístico de los datos biológicos

Con los datos de las densidades de organismos se realizaron otros dos análisis de agrupamientos. En este caso, primero todos los datos se llevaron a una misma unidad de volumen (organismos l⁻¹) y posteriormente fueron transformados con la fórmula $\log(n + 1)$. Al igual que en el caso de las variables físicas y químicas, los análisis compararon, por una parte, las diferentes profundidades de muestreo y por la otra, los meses muestreados.

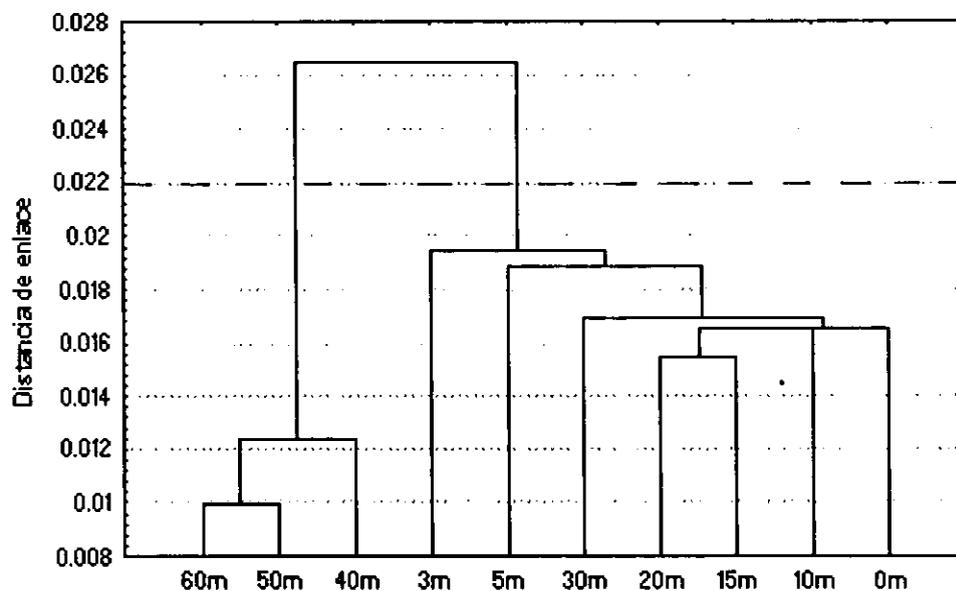


Figura 21. Dendrograma de disimilitud entre las profundidades de muestreo. Datos biológicos. Enlace simple. $1-r$ de Pearson.

El resultado del análisis de agrupamientos con los datos ordenados por profundidad de presentan en la Fig. 21. Se observa claramente la formación de dos grandes grupos: el primero incluye a todas las profundidades de muestreo desde los 0 hasta los 30 m de profundidad. El segundo comprende a las 3 profundidades del fondo (40 a 60 m). Estos resultados coinciden ampliamente con los obtenidos a partir del análisis de las variables físicas y químicas y confirman las diferencias que se presentan entre el estrato profundo y el estrato superficial del lago. Debe considerarse que la persistencia de condiciones anóxicas en el fondo del lago durante aproximadamente 9 meses del año, tiene fuertes implicaciones biológicas que se reflejan en diferencias importantes en la biología de ese estrato del lago. Una de las diferencias más claras entre los resultados físicos y químicos y los biológicos consiste en que en los últimos es más claro el agrupamiento de la profundidad de 30 m con la parte superficial que con la profunda. En el caso de los datos físicos y químicos, esta profundidad forma un grupo intermedio entre

la parte superficial y la profunda.

En la Fig. 22 se presentan los resultados del análisis de agrupamientos de los datos por meses de muestreo.

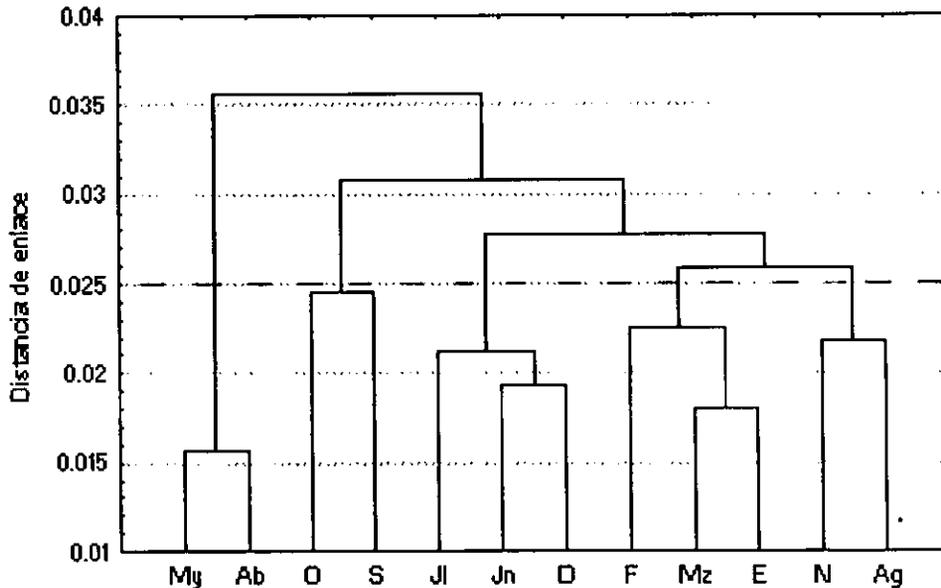


Figura 22. Dendrograma de disimilitud para los meses de muestreo. Datos biológicos. Enlace simple. $1-r$ de Pearson

Al igual que en el análisis de los meses con los datos físicos y químicos, la situación aparece bastante confusa. Puede hablarse de la existencia de 4 grupos: el primero agrupa a los meses de agosto, noviembre, enero, febrero y marzo. A este se une el segundo grupo, formado por los meses de diciembre, junio y julio. El tercer grupo se une posteriormente a los dos primeros y está formado por los meses de septiembre y octubre. Finalmente, el grupo con la mayor diferencia con respecto a los otros está constituido por los meses de abril y mayo. Este resultado indica que la variable que mayor efecto tiene sobre el agrupamiento es la densidad total de fitoplancton. Es por ello que los meses de abril y mayo, con altas densidades de fitoplancton (pero también de zooplancton, NFH y bacterias) resultan muy parecidos. Diciembre, junio y julio comparten densidades medias de fitoplancton. Finalmente, la asociación más difícil de explicar es la agosto, noviembre, enero, febrero y marzo. Los dos primeros meses son claramente de valores bajos de organismos, al igual que febrero y marzo. La inclusión de enero en este grupo no parece justificada puesto que se trata de un mes en donde las densidades de fitoplancton son elevadas.

Relaciones ambiente-organismos

Inicialmente, el factor ambiental que parece estar ejerciendo una fuerte influencia sobre el número y tipo de las especies presentes en el plancton es la salinidad. Un número importante de las especies determinadas de, especialmente de fito y zooplancton, son habitantes típicas de aguas salinas. Otras especies pueden encontrarse también en agua dulce. El efecto más importante se observa en la disminución de la diversidad y de la riqueza específica. Hammer (1986) estableció que el número de especies es mayor en las aguas dulces, disminuye fuertemente en aguas con baja salinidad y continúa disminuyendo conforme aumenta la salinidad. Williams *et al.* (1990) encontraron que en el intervalo de salinidad de 0.3 a 10 g l⁻¹ existe una elevada correlación negativa entre la salinidad y la riqueza y composición específicas. Sin embargo, en intervalos intermedios de salinidad (de 10 a 100 y de 100 a 200 g l⁻¹) la correlación no fue significativa. Como los valores de salinidad de Alchichica se encuentran en el intervalo de elevada correlación, puede considerarse que la salinidad es un factor importante para determinar la estructura de la comunidad biológica del lago. Sin embargo, como señala Williams (1998), es posible que otros muchos factores ambientales y biológicos contribuyan significativamente en la estructuración de la comunidad.

De lo anteriormente expuesto se concluye que la riqueza específica del plancton del lago Alchichica es baja, especialmente cuando se compara con cuerpos de agua dulce. Inclusive, al compararlo con otros cuerpos salinos pero de menor concentración, como el lago Pirámide, (con 5 g l⁻¹ de salinidad) su riqueza específica resulta menor. Para el lago Pirámide se presenta una lista de aproximadamente 42 géneros de fitoplancton, y el zooplancton se compone de cuatro especies de rotíferos, cinco de cladóceros y tres de copépodos (Galat *et al.* 1981).

En el caso del lago cráter de Atexcac, también salino (6 g l⁻¹), no existe una lista detallada de especies de fitoplancton pero el número también es bajo (Vilaclara, com pers.) y la lista de zooplancton es un poco mayor e incluye a una especie de rotífero, dos cladóceros y un copépodo calanoideo (Macek *et al.* 1994). Green (1986) encontró dos especies de rotíferos y una de copépodo en el lago cráter La Alberca, en Guanajuato, con una K₂₅ de aproximadamente 2 500 $\mu\text{S cm}^{-1}$.

Adicionalmente a la salinidad, es muy evidente la estrecha relación que existe entre las condiciones ambientales en el lago Alchichica y la comunidad del plancton. Las dos grandes épocas ambientales que se distinguen en el lago son la de circulación y la estratificación y éstas parecen afectar principalmente al fitoplancton, e indirectamente al resto del plancton.

La época de circulación comprende condiciones de temperatura baja y oxigenación completa de la totalidad de la columna de agua en el lago. Al inicio de la circulación la concentración de oxígeno en toda la columna de agua puede ser baja debido a la presencia de cantidades importantes de sustancias reductoras en el hipolimnion. Sin embargo, posteriormente la concentración de oxígeno se incrementa debido a dos factores: la oxidación de las sustancias reductoras y el paulatino aumento de las densidades de fitoplancton favorecido por la liberación de nutrientes acumulados en el hipolimnion durante toda la estratificación.

La época de circulación es una etapa de intensa producción primaria, lo cual se demuestra por las altas densidades de fitoplancton y las elevadas concentraciones de clorofila *a* medidas. El grupo principal del fitoplancton durante esta etapa son las diatomeas, básicamente *C. quillensis*. Este incremento de la producción se refleja en la mayor parte de los grupos de organismos del plancton. Las bacterias, NFH, rotíferos y copépodos presentan densidades elevadas durante esta época. Únicamente los ciliados no muestran densidades altas en esta época. Esto puede deberse al hecho de que deben competir con los NFH por las bacterias y a que pueden estar siendo depredados por los abundantes rotíferos y copépodos presentes. Estos mismos organismos también podrían estar consumiendo, al menos en pequeñas cantidades, a las bacterias.

El fuerte consumo del zooplancton sobre el fitoplancton conduce a una fuerte disminución de la densidad de este último. Se presenta entonces, durante febrero, una etapa de aguas claras caracterizada por bajas densidades de fitoplancton. Al no existir grandes cantidades de alimento el zooplancton y el resto de los grupos disminuyen sus densidades.

El inicio de la época cálida (marzo-mayo) es una etapa muy particular para el lago, pues coexisten condiciones muy particulares. Se alcanza el momento en que el crecimiento del fitoplancton, dominado por diatomeas, desciende, aparentemente limitado por el nitrógeno. La temperatura ambiental se incrementa y esto se refleja en la temperatura del epilimnion, favoreciendo una estratificación incipiente y cercana a la superficie. La combinación de al menos tres condiciones: 1) el incremento de la temperatura del epilimnion; 2) las bajas concentraciones de nitrógeno disponibles y 3) la presencia de días sin viento o con viento muy moderado, permite el surgimiento durante esta época del florecimiento de *N. cf. spumigena*. Las condiciones de calma permiten la acumulación de los filamentos de la cianobacteria en la parte más superficial del lago, haciendo que en ciertas horas la presencia del florecimiento sea muy evidente. Al parecer, la duración del florecimiento es corta (aproximadamente de 15 días a un mes) y paulatinamente la densidad de las cianobacterias disminuye. Diversos factores podrían causar el colapso del florecimiento, como por ejemplo, el agotamiento del fósforo, la incapacidad de las *Nodularia* para regular su flotabilidad y el surgimiento de virus capaces de atacar a estos organismos.

La aparición del florecimiento significa una nueva época de bonanza para diversos componentes del plancton. Las bacterias, los NFH y los copépodos aumentan sus densidades durante esta época. Los ciliados mostraron un incremento leve, básicamente debido a la aparición de *Rhabdostila cf. nebulifera* que aprovecha los filamentos de *Nodularia* como sustrato. En cambio, los rotíferos prácticamente desaparecieron, probablemente debido a que la *Nodularia* no constituye un alimento adecuado para ellos.

El colapso del florecimiento de cianobacterias coincide con la época en que la estratificación del lago se hace más clara. La materia orgánica generada sedimenta y la posibilidad de retorno de los compuestos mineralizados hacia la zona fótica disminuye considerablemente. Los meses de mayo y junio representan una época de transición entre las condiciones de florecimiento y la estratificación clara. A partir del mes de julio el lago está

claramente estratificado y el hipolimnion es anóxico. La escasez de nutrientes en el epilimnion se refleja en números bajos de células de fitoplancton y también las bacterias, HNF, ciliados, rotíferos y copépodos son considerablemente menores. Durante esta época la capa limítrofe entre el metalimnion y el hipolimnion constituye un oasis para diversos grupos de organismos. Por ejemplo, la diatomea *C. quillensis* presenta abundancias importantes en esta profundidad, y a esto se asocia un máximo profundo de clorofila. En esta misma zona, donde predominan condiciones microaerofílicas, proliferan las bacterias, los NFH y los ciliados, especialmente *V.* del complejo *aquadulcis* y *V.* del complejo *octava*.

Relaciones tróficas en el plancton de Alchichica

La baja riqueza específica encontrada en el lago hace pensar en una cadena trófica muy simplificada, hecho que no es del todo real. Al parecer, existen numerosas interacciones tróficas que no están muy bien estudiadas, por lo que el esquema aquí presentado puede considerarse como una tentativa inicial de mostrar las relaciones tróficas dentro del plancton del lago de Alchichica.

Aunque anteriormente se pensaba que el consumo de los productores por los consumidores era la vía más importante de transferencia de materiales y energía en las cadenas de alimentos, ahora se sabe que en la mayoría de las situaciones, las cadenas de alimentos que involucran a los detritos son más importantes. De la producción primaria total de los ecosistemas acuáticos una mayor parte se transmite hacia niveles tróficos superiores desde los organismos muertos y descompuestos, que a través del consumo de los organismos vivos (Mann 1988).

Este parece ser el caso en el lago de Alchichica donde probablemente una fracción significativa de la producción primaria no es consumida directamente por los organismos del zooplancton. Porter (1973) demostró que muchas cianobacterias coloniales y filamentosas y diatomeas filamentosas son muy poco consumidas o no se consumen por parte del zooplancton. Esto motiva que al morir, ingresen a la cadena de detritos y contribuyan de manera muy notable a esta vía.

Galat *et al.* (1981) dividen a las especies del fitoplancton del lago Pirámide en dos categorías: palatables y no palatables para el zooplancton. En las palatables incluyen a todas las clorofitas no filamentosas y a las diatomeas y cianobacterias unicelulares. Dentro de las no palatables consideran principalmente a *Nodularia spumigena* y *Chaetoceros elmorei*.

Debido a la gran similitud entre las especies y las características del fitoplancton entre el lago Pirámide y el lago de Alchichica, se aplicó el mismo criterio, y entonces puede considerarse que las clorofitas *Oocystis* spp., y *Monoraphidium* sp., la mayoría de las diatomeas unicelulares, y las pequeñas cianobacterias (como *Merismopedia*, *Synechocystis* y *Chroococcum*) quedarían incluidas dentro del grupo de las palatables. En cambio la cianobacteria *Nodularia* cf. *spumigena* y la diatomea filamentosa *Chaetoceros elmorei* estarían en el grupo de las no palatables.

claramente estratificado y el hipolimnion es anóxico. La escasez de nutrientes en el epilimnion se refleja en números bajos de células de fitoplancton y también las bacterias, HNF, ciliados, rotíferos y copépodos son considerablemente menores. Durante esta época la capa limítrofe entre el metalimnion y el hipolimnion constituye un oasis para diversos grupos de organismos. Por ejemplo, la diatomea *C. quillensis* presenta abundancias importantes en esta profundidad, y a esto se asocia un máximo profundo de clorofila. En esta misma zona, donde predominan condiciones microaerofílicas, proliferan las bacterias, los NFH y los ciliados, especialmente *V.* del complejo *aquadulcis* y *V.* del complejo *octava*.

Relaciones tróficas en el plancton de Alchichica

La baja riqueza específica encontrada en el lago hace pensar en una cadena trófica muy simplificada, hecho que no es del todo real. Al parecer, existen numerosas interacciones tróficas que no están muy bien estudiadas, por lo que el esquema aquí presentado puede considerarse como una tentativa inicial de mostrar las relaciones tróficas dentro del plancton del lago de Alchichica.

Aunque anteriormente se pensaba que el consumo de los productores por los consumidores era la vía más importante de transferencia de materiales y energía en las cadenas de alimentos, ahora se sabe que en la mayoría de las situaciones, las cadenas de alimentos que involucran a los detritos son más importantes. De la producción primaria total de los ecosistemas acuáticos una mayor parte se transmite hacia niveles tróficos superiores desde los organismos muertos y descompuestos, que a través del consumo de los organismos vivos (Mann 1988).

Este parece ser el caso en el lago de Alchichica donde probablemente una fracción significativa de la producción primaria no es consumida directamente por los organismos del zooplancton. Porter (1973) demostró que muchas cianobacterias coloniales y filamentosas y diatomeas filamentosas son muy poco consumidas o no se consumen por parte del zooplancton. Esto motiva que al morir, ingresen a la cadena de detritos y contribuyan de manera muy notable a esta vía.

Galat *et al.* (1981) dividen a las especies del fitoplancton del lago Pirámide en dos categorías: palatables y no palatables para el zooplancton. En las palatables incluyen a todas las clorofitas no filamentosas y a las diatomeas y cianobacterias unicelulares. Dentro de las no palatables consideran principalmente a *Nodularia spumigena* y *Chaetoceros elmorei*.

Debido a la gran similitud entre las especies y las características del fitoplancton entre el lago Pirámide y el lago de Alchichica, se aplicó el mismo criterio, y entonces puede considerarse que las clorofitas *Oocystis* spp., y *Monoraphidium* sp., la mayoría de las diatomeas unicelulares, y las pequeñas cianobacterias (como *Merismopedia*, *Synechocystis* y *Chroococcum*) quedarían incluidas dentro del grupo de las palatables. En cambio la cianobacteria *Nodularia* cf. *spumigena* y la diatomea filamentosa *Chaetoceros elmorei* estarían en el grupo de las no palatables.

Una consideración aparte merece la diatomea central *Cyclotella quillensis* la cual, a pesar de ser unicelular, debido a su gran tamaño (50-60 μm) podría no ser fácilmente consumida por los organismos del zooplancton. Sin embargo, existen algunas evidencias de que las fases más pequeñas de crecimiento del charal *Poblana alchihica* sí llegan a consumirlas (Flores 1998).

Las tres especies (*Nodularia*, *Chaetoceros* y *Cyclotella*) representan el 59.1% de la abundancia total del fitoplancton en Alchichica, lo que da una idea de la proporción de la producción primaria que no es fácilmente accesible para los consumidores. El estudio mediante isotopía estable realizado por Escobar *et al.* (1998) concluye que *Nodularia* no está siendo consumida de forma importante por los copépodos. En el caso de las diatomeas, especialmente de *C. quillensis*, los resultados no son concluyentes, pero parecen indicar la posibilidad de consumo de esta alga por parte de los copépodos.

Las algas no palatables, al morir, son colonizadas por bacterias y otros microorganismos (como flagelados heterótrofos) y experimentan un proceso de acondicionamiento que las transforma en alimento mucho más nutritivo, ya que disminuye la cantidad de fibras no digeribles y aumenta el contenido de nitrógeno (Mann 1988). En el caso de Alchichica, los detritos algales podrían ser consumidos, al menos en una pequeña proporción, por los copépodos. Sin embargo, la vía microbiana alternativa también permite el paso de una cantidad importante de esta producción primaria hacia los niveles tróficos superiores. Por ejemplo, las bacterias que degradan todos estos materiales se convierten en el alimento principal de los NFH, y con menor importancia, de los ciliados. Tanto los NFH como los ciliados son consumidos por *L. novamexicanus*, y de esta forma se convierten en una vía alterna en que esa producción primaria llega a los consumidores. Los NFH también pueden ser consumidos por *B. rotundiformis*.

Las condiciones oligotróficas de Alchichica hacían pensar en una importante función del circuito microbiano en las transferencias de energía hacia niveles tróficos superiores (Straškrabová *et al.* 1999). Los datos obtenidos parecen sugerir que la mayor parte del ciclo anual la importancia del circuito microbiano es reducida. Entre las explicaciones a lo anterior pueden mencionarse las siguientes: 1) las densidades de picofitoplancton son bajas durante la mayor parte del año. 2) el zooplancton presente parece ser buen filtrador de picofitoplancton, además de importante consumidor de protistas. Estas dos razones parecen determinar que el circuito microbiano únicamente sea importante en las épocas en donde el fitoplancton incrementa su densidad (circulación y florecimiento de *Nodularia*) o en puntos muy localizados de la columna de agua donde se acumula materia orgánica particulada y disuelta y existen abundancias importantes de bacterias.

Es posible distinguir en el lago de Alchichica tres época principales con características propias en cuanto a las relaciones tróficas que se presentan. La primera época corresponde con la estratificación térmica del lago (Fig. 23). Durante la mayor parte de este lapso los nutrientes son muy escasos en el epilimnion y la densidad de fitoplancton disminuye considerablemente. También las abundancias de las bacterias y el zooplancton son fuertemente abatidas. Por tanto, el consumo de fitoplancton y protistas por el zooplancton es muy pequeño. Los organismos

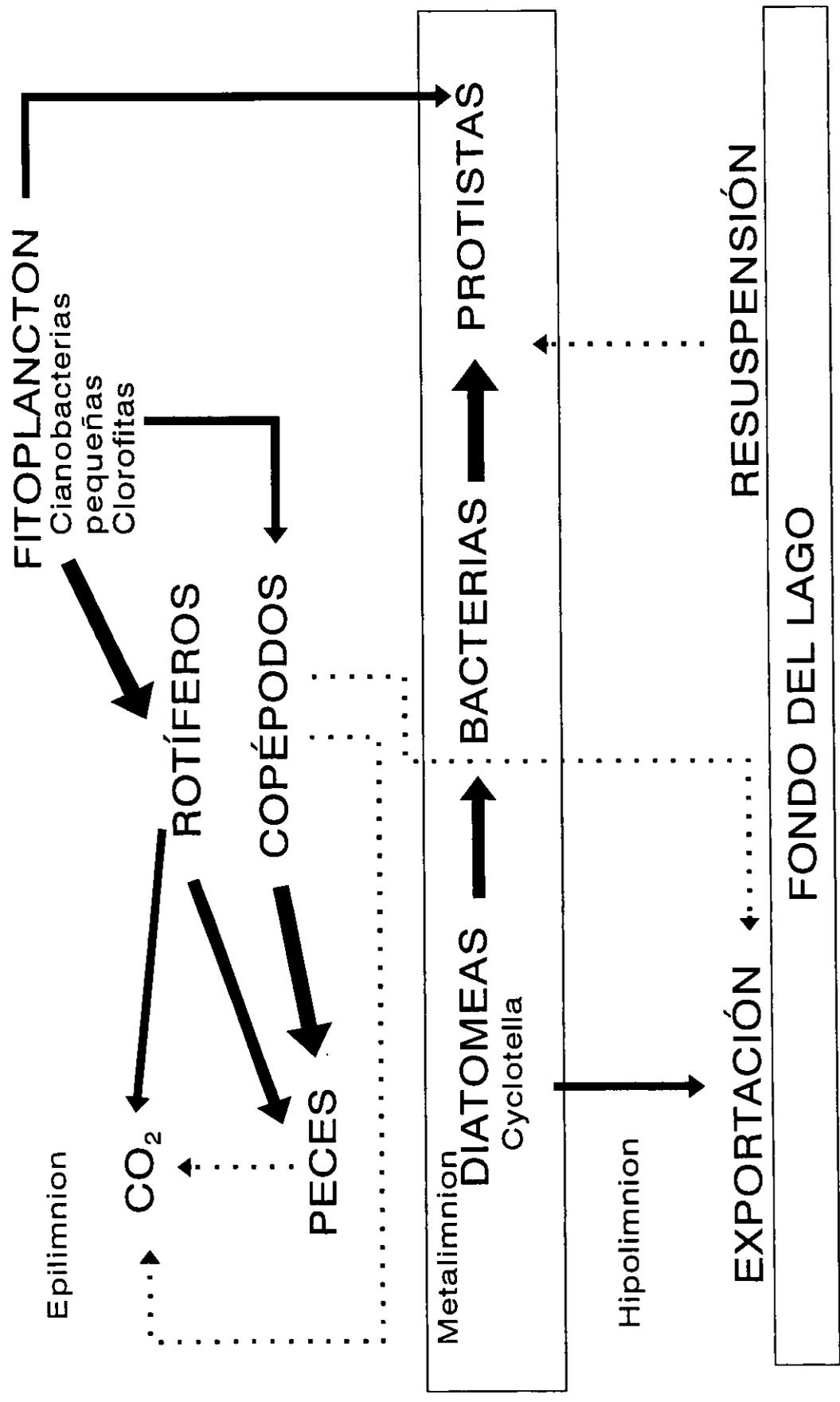


Figura 23. Diagrama de las relaciones tróficas del plancton en el lago de Alchichica. Época de estratificación. El grosor de las flechas indica la intensidad de las transferencias.

muestrados y la poca materia orgánica que se genera en el epilimnion son aprovechados en la zona limítrofe entre el epi y el hipolimnion. Durante esta temporada, esta zona se convierte en una especie de oasis en donde existen abundancias elevadas de fitoplancton (principalmente de *C. quillensis*), bacterias y protistas. También es probable que, al cambiar de nivel el metalimnion, se produzcan ocasionales aportes de nutrimentos desde el hipolimnion que favorezcan el crecimiento del fitoplancton.

En la época de circulación (Fig. 24) el flujo principal parece ir desde el fitoplancton hacia el zooplancton. Las bacterias y los flagelados heterótrofos también incrementan sus números y pueden ser aprovechados por los rotíferos y los copépodos. Una porción menor de la producción primaria se transforma en materia orgánica que sedimenta pues en este caso la mayor parte de las especies de fitoplancton son palatables, por lo que pueden ser consumidas. Durante esta época se supone que el consumo del fitoplancton por parte del zooplancton es tan fuerte que termina disminuyendo fuertemente las densidades del mismo.

Una etapa anual de corta duración es la correspondiente al florecimiento de *N. spumigena* (Fig. 25). Durante esta fase una parte muy importante de la producción primaria es generada por especies no palatables. La porción correspondiente a las especies palatables, mas la parte de la materia orgánica exudada, son aprovechadas por bacterias, protistas y zooplancton. Sin embargo, la mayor proporción de la producción de este florecimiento se convierte primero en detrito que va siendo parcialmente degradado durante el camino de su sedimentación. Una parte de este material puede transformarse en bacterias y protistas que pueden ser consumidos por los rotíferos y los copépodos. El detrito puede ser aprovechado por los copépodos y quizá por los peces. La materia orgánica que no es consumida llega al fondo del lago en donde se acumula. Como el proceso de estratificación térmica se inicia un poco después del florecimiento, esos materiales ya no pueden retornar hacia la zona fótica y permanecen en el hipolimnion en donde continúa su degradación en condiciones facultativas y luego anaerobias.

En la mayoría de los lagos la materia orgánica acondicionada que llega a fondo se convierte en alimento para los organismos del bentos (Galat *et al.* 1981). En el Lago de Alchichica, al menos en la parte correspondiente a la zona muestreada, esto no ocurre debido a que el fondo de la parte profunda del lago carece de macrobentos (J. Alcocer com. pers.). Entonces, la principal vía de descomposición de esta materia orgánica es la microbiana, la cual se desarrolla durante la mayor parte del ciclo anual en condiciones facultativas o anaerobias. Esto refuerza el punto de vista de que la aparición de condiciones anóxicas en el hipolimnion es causada por la materia orgánica sedimentada y generada principalmente durante los florecimientos algales.

Las bajas concentraciones de bacterias que prevalecen durante la mayor parte del ciclo anual en el lago de Alchichica favorecen el predominio de los NFH sobre los ciliados. Es por eso que este último grupo únicamente presenta densidades importantes en las épocas en que se incrementa la densidad del fitoplancton y se induce el crecimiento bacteriano o en zonas donde se acumula la materia orgánica. Se ha demostrado que *B. plicatilis* puede consumir también bacterias heterótrofas, aunque el aporte de carbono que hacen éstas es muy pequeño (Bouvy *et*

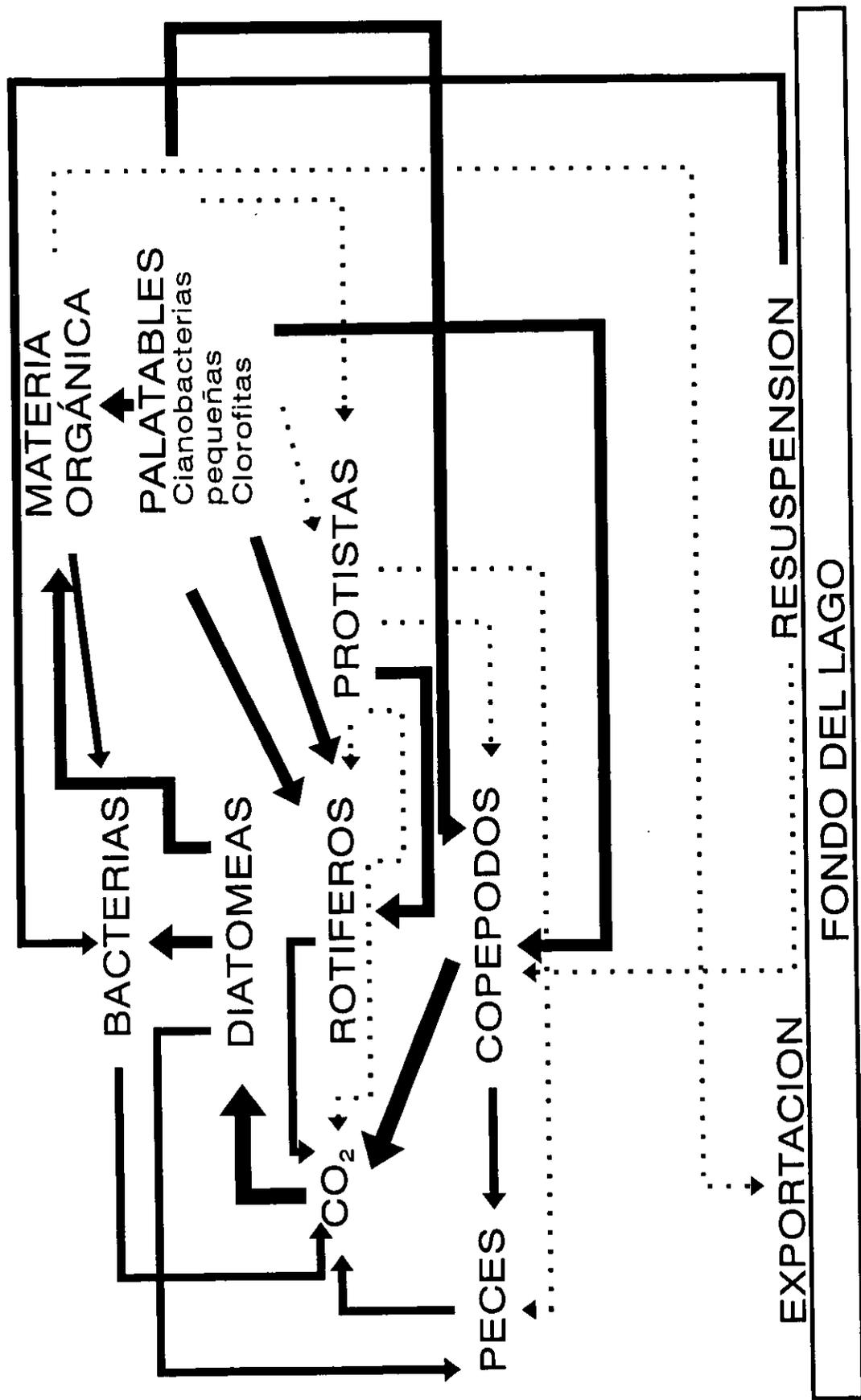


Figura 24. Diagrama de las relaciones tróficas del plancton en el lago de Alchichica. Época de circulación. El grosor de las flechas indica la intensidad de las transferencias.

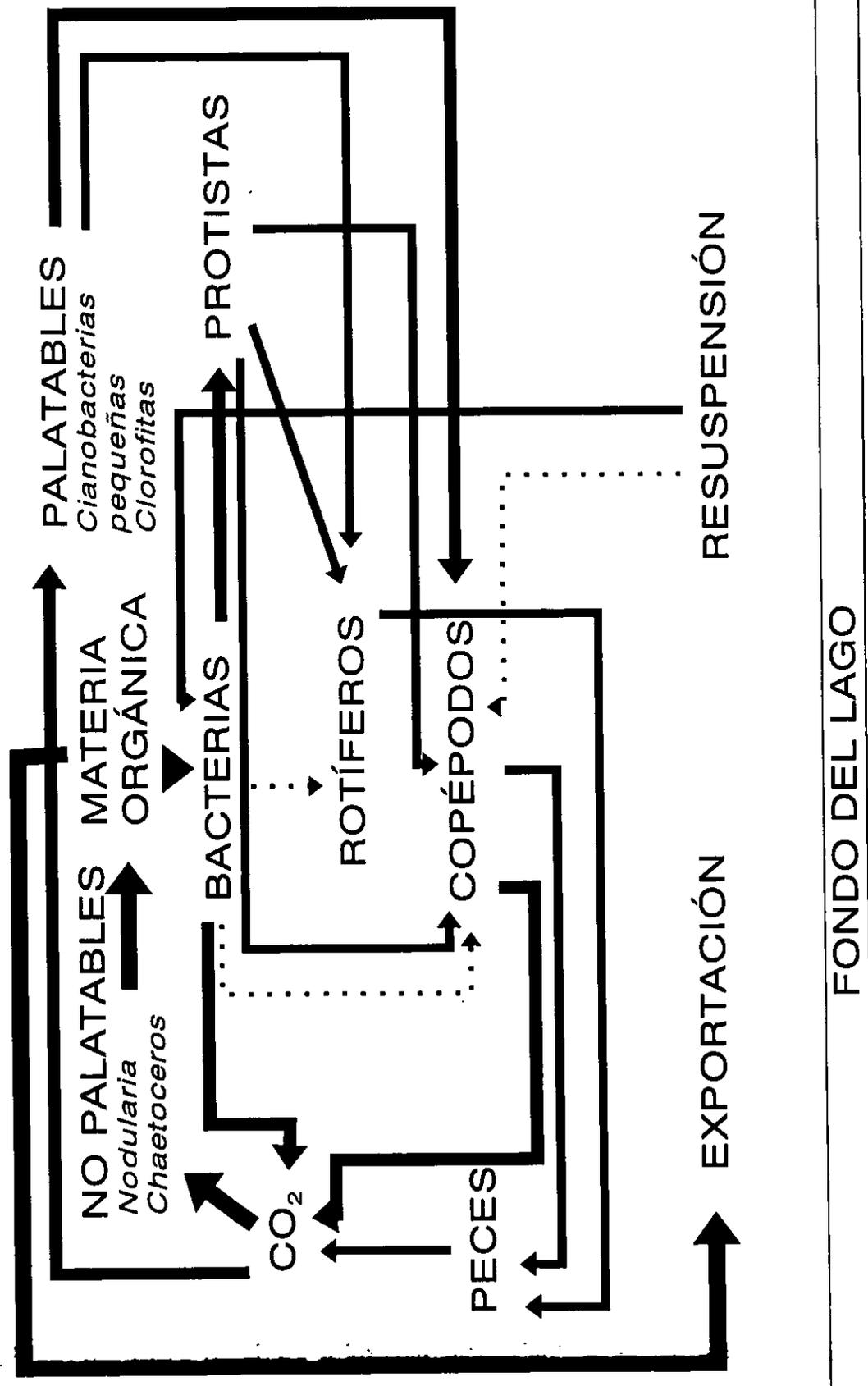


Figura 25. Diagrama de las relaciones tróficas del plancton en el lago de Alchichica. Florecimiento de *Nodularia* cf. *spumigena*. El grosor de las flechas indica la intensidad de las transferencias.

al. 1994). Los NFH y los ciliados consumen algunas de las especies de cianobacterias más pequeñas, compitiendo parcialmente con los rotíferos por este recurso. Sin embargo, los NFH y los ciliados pequeños constituyen, a su vez, un recurso alimenticio para los rotíferos (Arndt 1993) y éstos últimos pueden ser consumidos por las larvas de los charales.

Tradicionalmente se considera que los copépodos calanoideos son organismos que se alimentan básicamente por filtración (Dussart y Defayé 1995). Sin embargo, algunos estudios han mostrado que ciertas especies de este grupo, y especialmente del género *Diaptomus*, tienen capacidades de alimentación más amplias. Por ejemplo, Williamson y Butler (1986) y Williamson (1987) demostraron que el calanoideo *D. pallidus* es capaz de consumir varias especies de rotíferos, además de diversas especies de algas. Por esto, los mencionados autores afirman que algunas especies del género *Diaptomus* deben ser consideradas como omnívoras más que como exclusivamente filtradoras. Otro caso es el trabajo de Schaffner *et al.* (1994) quienes observaron que *D. siciloides* es capaz de tomar y cortar fragmentos de la cianobacteria filamentosa *Oscillatoria* y devorarlos.

En Alchichica, las densidades de *L. novamexicanus* se incrementaron notablemente durante el florecimiento de *N. cf. spumigena*, hecho que haría pensar en el posible consumo de la cianobacteria por parte del copépodo. Esto es únicamente una hipótesis y no se cuenta con evidencia que la apoye, pues hay que considerar que junto con la cianobacteria se encuentran cantidades notables de otras especies de fitoplancton que teóricamente serían más fácilmente consumidas y de mejor calidad alimenticia como las clorofitas (González de Infante 1988). En el caso de la posibilidad de consumo de *B. rotundiformis* por el copépodo, se han realizado algunos experimentos en laboratorio que señalan que no existe consumo.

En cambio, las bajas densidades de ciliados observadas durante la mayor parte del estudio sí pueden estar relacionadas con el consumo por parte de *L. novamexicanus*. Wiackowski *et al.* (1994) demostraron que esta especie es capaz de consumir diversos ciliados planctónicos. El crecimiento de la población de *Leptodiaptomus* durante el florecimiento de *Nodularia* podría ser sostenida, al menos parcialmente, por los ciliados presentes en esa época, principalmente *Rhabdostyla*.

CONCLUSIONES

1. Características ambientales de la columna de agua

El lago de Alchichica resultó presentar un patrón de mezcla del tipo monomíctico cálido. Esto significa que el lago circula durante la época fría y seca del año y se estratifica durante la época cálida y lluviosa.

Aunque los perfiles de temperatura no muestran una gran diferencia en las temperaturas en el metalimnion, los valores de oxígeno disuelto sí presentan un contraste notable entre la capa superficial y la capa profunda, pues ésta última mantiene condiciones anóxicas durante nueve meses del año. Esta situación se refleja en una importante variación de los valores del porcentaje de saturación y de el potencial rédox. Este último alcanza valores que indican la presencia en el fondo del lago de condiciones moderadamente reductoras.

Las variables ambientales que no presentaron intervalos muy amplios de variación fueron el pH y la K_{25} . En el caso del pH los valores siempre indicaron el predominio de condiciones básicas en el lago, con un ligero incremento (< 0.5 unidades de pH) en la época de mayor producción primaria. En el caso de la conductividad, los valores se encontraron entre los 13 000 y 14 000 $\mu\text{S cm}^{-1}$, indicando condiciones de hiposalinidad en el agua.

Los períodos de circulación y estratificación quedaron delimitados con bastante claridad principalmente por la observación de las gráficas con los perfiles de temperatura, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno y potencial rédox. El análisis estadístico aplicado para diferenciar a los meses utilizando estos mismos datos no arrojó una separación suficientemente clara. En cambio, las diferencias entre las profundidades muestreadas sí resultaron adecuadamente señaladas por el análisis realizado con este fin.

2. Estructura de la comunidad

Biológicamente, la estructura de la comunidad del plancton del lago parece ser bastante sencilla, ya que no se encontró una elevada riqueza específica para los grupos que fueron determinados taxonómicamente. Lo anterior puede estar asociado a las condiciones salinas del lago.

Las bacterias se encontraron con abundancias moderadas, y los resultados fueron comparables con otros ambientes oligotróficos. Las mayores abundancias de bacterias se observaron asociadas a las épocas de elevada producción primaria o a sitios muy localizados en la columna de agua, como fue el metalimnion durante la estratificación.

El fitoplancton mostró una composición importante de especies adaptadas a condiciones salinas. El patrón de variación temporal inicia con el predominio de diatomeas centrales, pequeñas cianobacterias y clorofitas durante la época de circulación. A esta le sigue, al inicio de la época cálida, un florecimiento breve de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia* cf.

spumigena. Durante la época cálida y lluviosa, en la cual el lago se encontró estatificado, predominan pequeñas cianobacterias y clorofitas. El patrón de variación del fitoplancton mostró coincidencias con otros lagos monomícticos tropicales, pero la similitud fue considerablemente mayor con lo observado en otros lagos salinos monomícticos templados.

La composición del fitoplancton, en donde tuvieron una parte importante la cianobacteria filamentosa *N. cf. spumigena* y la diatomea filamentosa *Chaetoceros elmorei*, aparentemente resulta fundamental sobre las posibilidades de consumo. Se considera que estas dos especies son no palatables y prácticamente no pueden ser consumidas por el zooplancton. Entonces, la producción generada por estos organismos parece no pasar directamente por la cadena trófica de la herbivoría sino que se incorpora a la cadena de los detritos.

Los protistas mostraron densidades bajas y acordes con lo encontrado en otros ambientes oligotróficos. Los NFH resultaron el componente más importante, ya que disponen de diferentes alternativas de alimentación como pueden ser las bacterias heterótrofas y picofitoplancton y a su vez pueden ser consumidos por el micro y mesozooplancton. El predominio del fitoplancton de mayor tamaño sobre el picofitoplancton durante la mayor parte del ciclo anual en el lago puede ser un factor que evita la proliferación de los protistas. Otro factor importante, especialmente para los ciliados, puede ser la depredación que ejerce sobre ellos la especie de copépodo presente. Las mayores densidades de protistas también se asociaron a las épocas y zonas donde se observaron incrementos de la densidad del fitoplancton.

El efecto negativo de la salinidad sobre la riqueza específica fue especialmente claro para el caso del mesozooplancton. Únicamente se encontraron una especie de rotífero y una de copépodo. La presencia del rotífero *B. rotundiformis* a lo largo del ciclo anual fue irregular y en bajas densidades. Los mayores valores se observaron durante el final de la estratificación y en la circulación, probablemente asociados a la existencia durante ese lapso de mayores cantidades de pequeñas cianobacterias y clorofitas que pueden servirle como alimento.

La especie dominante en el mesozooplancton del lago fue el copépodo calanoideo *L. novamexicanus*. La presencia de este organismo fue constante, aunque mostró grandes variaciones en sus densidades durante el ciclo anual. En general, las menores densidades se presentaron durante la época de estratificación mientras que la población se incrementó notablemente durante la circulación y la época previa a la nueva estratificación. La composición de la población de copépodos estuvo dominada por las hembras. Las mayores densidades de copépodos se observaron generalmente en los 20 m superiores del lago, pero en algunas ocasiones también se cuantificaron cantidades elevadas a profundidades mayores a 40 m. Durante la estratificación marcada, la densidad de copépodos en el hipolimnion fue muy baja.

Los valores de densidades de bacterias, NFH y ciliados, así como los valores de clorofila *a* indican el predominio en el lago de condiciones oligotróficas. Sin embargo, estos mismos valores también señalan la existencia durante un lapso muy corto (menor de un mes) de condiciones mesotróficas, especialmente cuando se encuentra presente el florecimiento de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena*.

3. Estructura trófica

Las relaciones tróficas en el plancton del lago parecen variar fuertemente a lo largo del ciclo anual. Esta variación está vinculada con los períodos de circulación y estratificación del lago y con el período de florecimiento de la cianobacteria *Nodularia*.

La estratificación es una época de fuerte escasez de nutrientes en el epilimnion. Esto se refleja en bajas densidades de organismos de todos los grupos. Durante esta época se presenta un máximo profundo de clorofila *a* localizado en el metalimnion. Asociado a éste máximo se presentan picos en las densidades de bacterias, HNF, y ciliados. Este máximo de clorofila se debe principalmente a las elevadas densidades de la diatomea central *C. quillensis*.

Durante la circulación del lago la producción primaria se incrementa notablemente gracias a la disponibilidad de nutrientes. Durante esta época, al igual que ocurre en lagos de otras latitudes, las diatomeas forman la parte principal del fitoplancton presente. La abundancia de recursos favorece el crecimiento del zooplancton, especialmente de los copépodos, y éstos muestran también un fuerte incremento en su densidad, lo cual conduce, un poco más tarde, a un agotamiento del fitoplancton y a una época de "aguas claras", propiciada también por el agotamiento de los nutrientes. Los componentes del circuito microbiano aumentan sus densidades pero pueden convertirse en un recurso alimenticio adicional para el mesozooplancton.

Al final del período de circulación se presenta una temporada en donde al parecer el nitrógeno se convierte en el nutriente limitante. Simultáneamente ocurren un incremento en la temperatura del epilimnion y la presencia de algunos días con poca intensidad del viento. Esto favorece la aparición de un florecimiento de la cianobacteria filamentosa fijadora de nitrógeno *Nodularia* cf. *spumigena* el cual, a pesar de ser de corta duración, tiene un efecto notable sobre las condiciones del lago: 1) incrementa la cantidad de materia orgánica disuelta disponible favoreciendo el crecimiento de las bacterias; 2) Como resultado de este incremento, también se observa un fuerte crecimiento de las densidades de copépodos; 3) Al decaer el florecimiento, contribuye con una fuerte cantidad de materia orgánica sedimentable; 4) Esta materia orgánica sedimentada puede ser en buena parte la responsable del surgimiento de las condiciones anóxicas en el hipolimnion durante la época de la estratificación térmica.

El papel del circuito microbiano en la transmisión de materiales y energía la resto de la cadena trófica parece ser secundario durante la mayor parte del tiempo. La vía directa de consumo fitoplancton ---> zooplancton parece tener la mayor importancia. Las bacterias jugarían un papel relevante en la degradación de algunas especies de fitoplancton que no pueden ser consumidas directamente por el zooplancton.

LITERATURA CITADA

- Aaronson, S. 1971. The synthesis of extracellular macromolecules and membranes by a population of the phytoflagellate *Ochromonas danica*. *Limnol. Oceanogr.* 16: 1-9
- Alcocer, J. 1995. Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad. Tesis de Doctor en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, México. 106 pp.
- Alcocer, J. y Escobar, E. 1988. Limnology of Alchichica Lake (Mexico). *Memorias del IV International Symposium on Athalassic (Inland) Saline Lakes*. Banyoles. s/p.
- Alcocer, J. y Escobar, E. 1990. The drying up of the Mexican Plateau axalapazcos. *Salinet* 4: 34-36.
- Alcocer, J. & Escobar, E. 1993. Athalassohalinity (On the concept of salinity in inland waters). *Hidrobiologica*. 3: 81-88.
- Alcocer, J. y Williams, W.D. 1993. Lagos salinos mexicanos. En: Salazar-Vallejo, S.I. y González, N.E. (eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Comisión Nacional de la Biodiversidad y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. pp. 849-865.
- Alcocer, J., Lugo, A., Estrada, S., Ubeda, M. & Escobar, E. 1993a. La macrofauna bentónica de los axalapazcos mexicanos. *Actas del VI Congreso Español de Limnología*, Granada, España. pp. 409-415.
- Alcocer, J., Lugo, A., Estrada, S., Ubeda, M. & Escobar, E. 1993b. Littoral chironomids of a Mexican plateau athalassohaline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 444-447.
- Alcocer, J., Lugo, A., Escobar, E. y Sánchez, M. 1997. The macrobenthic fauna of a former perennial and now episodically filled Mexican saline lake. *Int. J. Salt Lake Res.* 5: 261-274
- Alcocer, J., A. Lugo, M.R. Sánchez, M. Chávez & E. Escobar. 1998a. Threats to the saline lakes of the Oriental basin, Mexico, by human activities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 1383-1386.
- Alcocer, J., Escobar, E., Lugo, A. & Peralta, L. 1998b. Littoral Benthos of the Saline Crater-Lakes of the Basin of Oriental, Mexico. *Int. J. Salt Lake Res.* 7: 87-108.
- Alcocer, J. & Hammer, U.T. 1998. Saline lake ecosystems of Mexico. *Aquat. Ecosys. Health Manag.* 1: 291-315.

- Alcocer J., Lugo, A., Escobar, E., Sánchez, Ma. R. y Vilaclara, G. (en prensa). Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27.
- Allan, J.D. 1976. Life history patterns in zooplankton. *Am. Nat.* 110: 165-180.
- Alvarez, J. 1950. Contribución al conocimiento de los peces de la Región de los Llanos, estado de Puebla (México). *An. Esc. nac. Cienc. biol.*, México. 6(1-4): 81-107.
- Alvarez, J. 1970. *Peces mexicanos (claves)*. Inst. Nal. de Inv. Biól. Pesqu. Comisión Nacional de la Pesca. México. 165 pp.
- Alvarez, J. 1972. Algunos ejemplos de especiación en peces mexicanos. *Acta Politécnica Mexicana* 13: 81-89.
- Alvarez, J. 1981. *Pláticas Hidrobiológicas*. C.E.C.S.A., México. 167 pp.
- A.P.H.A, A.W.W.A. y W.P.F.C. 1985. *Standard Methods for the examination of water and waste water*. 16a. ed. A.P.H.A. (ed.). Washington, D.C. 1268 pp.
- Arndt, H. 1993. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates)- a review. *Hydrobiologia* 255/256: 231-246.
- Arredondo, J.L. 1995. Los Axalapazcos de la Cuenca Oriental, Puebla. En: De la Lanza, E.G. y García, C.J.L. (comp.) *Lagos y Presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo. A.C. México. pp. 65-88.
- Arredondo, J.L., Borrego, L.E., Castillo, R.M. y Valladolid, M.A. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la cuenca de Oriental, Puebla, México. *Biotica* 8: 37-47.
- Arredondo, J.L., Vera, O., y Ortíz, A.O. 1984. Análisis de Componentes Principales y Cúmulos de datos limnológicos, en el lago de Alchichica, Puebla. *Biotica* 9: 23-39.
- Arredondo, J.L. y Aguilar, D.C. 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas, realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna. En: Gómez, A.S. y Arenas, F.V. (eds.) *Contribuciones en Hidrobiología*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 91-133
- Atlas Nacional de México. 1990. Naturaleza. Instituto de Geografía, UNAM, México. Vol. II.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, R.A. y Thingstad, F. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263.

- Barbour, C. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 3: 533-556.
- Battarvee, R.W., Keister, C.M y Bradbury, J.P. 1984. Difrustular morphology and taxonomic relationships of *Cyclotella quillensis* Bailey. En: Mann, D.G. (ed.). *Proceedings of the 7th. International Diatom Symposium*. Koenigstein, Alemania. pp. 173-184.
- Beaver, J. R. y Crisman, T. L. 1982. The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.* 27: 246-253.
- Bell, E.M. y Laybourn-Parry. J. 1999. Annual plankton dynamics in an Antarctic saline lake. *Freshwat. Biol.* 41: 507-519.
- Bennett, S.J., Sanders, R.W. y Porter, K.G. 1990. Heterotrophic, autotrophic, and mixotrophic flagellates: seasonal abundances and bacterivory in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1821-1832.
- Berman, T. 1991. Protozoans as agents in planktonic nutrient cycling. En: Reid, P.C., Turley, C.M. y Burkill, P.H. (eds.). *Protozoa and Their Role in Marine Processes*. NATO ASI Series. Springer-Verlag y NATO Scientific Affairs Division, Berlín y Heidelberg. pp. 417-430.
- Bernal-Brooks, F.W. 1998. The lakes of Michoacán (Mexico): a brief history and alternative point of view. *Freshwater Forum* 10: 20-34.
- Berninger, U-G, Caron, D., Sanders, R.W. y Finlay, B.J. 1991. Heterotrophic flagellates of planktonic communities, their characteristics and methods of study. En: Patterson, D.J. y Larsen, J. (eds.). *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Clarendon Press, Oxford. pp. 39-56.
- Bick, H. 1972. *An Illustrated Guide to Ciliated Protozoa used as biological indicators in freshwater ecology*. W.H.O. Ginebra. 198 pp.
- Bird, D.F. y Kalff, J. 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1015-1023.
- Bjørnsen, P.K. 1988. Phytoplankton exudation of organic matter: Why do healthy cells do it?. *Limnol. Oceanogr.* 33: 151-154.
- Blinn, D.W. 1993. Diatom community structure along physicochemical gradients in saline lakes. *Ecology* 74: 1246-1263.

- Bloem, J. y Bär-Gilissen, B. M.-J. 1989. Bacterial activity and protozoan grazing potential in a stratified lake. *Limnol. Oceanogr.* 34: 297-309.
- Bourrely, P. 1966. *Les algues d' eau douce. Initiation á la systématique. Tome I. Les algues vertes.* N. Boubée & Cie., París. 572 pp.
- Bourrely, P. 1968. *Les algues d' eau douce. Initiation á la systématique. Tome II. Les algues jaunes et brunes. Chrysophycées, Pheophycées, Xanthophycées et Diatomées.* Société Nouvelle des Editions Bouvée, París. 517 pp.
- Bourrely, P. 1970. *Les algues d' eau douce. Initiation a la systématique. Tome III. Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines.* N. Boubée & Cie., París. 512 pp.
- Bouvy, M., Arfi, R., Guiral, D., Pagano, M. y Saint-Jean, L. 1994. Role of bacteria as food for zooplankton in a eutrophic tropical pond (Ivory Coast). *Nether. J. Aquat. Ecol.* 28: 167-174.
- Brandon, R.A., Maruska, E.J. y Rumph, W.T. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, Mexico. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 80: 112-125.
- Calderón, S.I.A. y Rodríguez, M.T. 1986. Estado actual de las especies del género *Ambystoma* (Amphibia: Caudata) de algunos lagos y lagunas del Eje Neovolcánico Central. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 55 pp.
- Camacho, M. 1996. Análisis de los Ordenes Calanoida y Cyclopoida (Crustacea: Copepoda) en diversos reservorios naturales y artificiales del Estado de México. Tesis de Licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México.
- Canter, H.M., Walsby, A.E., Kinsman, R. y Ibelings, B.W. 1992. The effect of attached Vorticelids on the buoyancy of the colonial Cyanobacterium *Anabaena lemmermannii*. *Br. phycol. J.* 27: 65-74.
- Caron, D.A. 1991. Evolving Role of Protozoa in aquatic nutrient cycles. En: Reid, P.C., Turley, C.M. y Burkill, P.H. (eds.). *Protozoa and Their Role in Marine Processes.* NATO ASI Series. Springer-Verlag y NATO Scientific Affairs Division, Berlín y Heidelberg. pp. 387-416.
- Carrick, H.J., Fahnenstiel, G.L., Stoermer, E.F. y Wetzel, R.G. 1991. The importance of zooplankton-protozoan trophic couplings in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 37:1221-1235.

- Chrost, R.H. y Faust, M.A. 1983. Organic carbon release by phytoplankton: Its composition and utilization by bacterioplankton. *J. Plankton Res.* 5: 477-493.
- Cole, G. A. 1979. *Textbook on Limnology*. C.V. Mosby Co. San Luis. 426 pp.
- Cole, J.J., Pace, M.L., Steinhart, G. y Caraco, N.F. 1993. Bacterial abundance and cell size are greatest in anoxic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 38: 1627-1632.
- Cole, J.J. y Pace, M.L. 1995. Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1019-1027.
- C.F.E. 1960-62. Análisis químico de las lagunas de El Carmen, Alchichica, Quechulac, La Preciosa y Atexcac en Puebla. Oficina de Estudios, Sección Hidrología. C.F.E. México. Reporte inédito.
- Crisci, J.V. y López, A. Ma. F. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C. 132 pp.
- Cruickshank, V.C. 1992. Relación entre las aguas superficiales y las subterráneas en una cuenca. *Ingeniería Hidráulica en México* 7: 56-63.
- Cruz, F. 1989. Estudio de algunos aspectos de la biología de los calanoideos del embalse Danxhó, Edo. de México. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 66 pp.
- Curds, C.R. 1969. *An illustrated key to the British Freshwater Ciliated Protozoa commonly found in activated sludge*. Water Pollution Research Technical Paper No. 12, Londres. 90 pp.
- Curds, C.R. 1982. *British and Other Freshwater Ciliated Protozoa. Part 1. Ciliophora: Kinetofragminophora*. Cambridge University Press, Cambridge. 387 pp.
- Curds, C.R., Gates, M.A. y Roberts, D. McL. 1983. *British and Other Freshwater Protozoa. Part 2. Ciliophora: Oligohymenophora and Polyhymenophora*. Cambridge University Press, Cambridge. 474 pp.
- De Buen, F. 1945. Investigaciones sobre ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México.* 16: 475-532.
- Delgado, P.D., Gamboa, E., García, G., Martínez, A., Reyna, M. y Santiago, M. 1997. Descripción de algunos rotíferos de la Laguna de Alchichica, Puebla. *Memorias del XVII Coloquio de Investigación de la UNAM Campus Iztacala*. ENEP Iztacala, UNAM. Tlalnepantla, México. pp. 77

- Desikachary, T.V. 1959. *Cyanophyta*. Indian Council of Agricultural Research, Nueva Delhi. 686 pp.
- Díaz, E. y Guerra, C. 1979. Estudio limnológico de los axalapascos del estado de Puebla. Resultados preliminares. *Memorias del Seminario de Ecología*, I.P.N., La Paz, México. 20 pp.
- Dos Santos-Silva, E.N., M. Elías-Gutiérrez & M. Silva-Briano. 1996. Redescription and distribution of *Mastigodiatomus montezumae* (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) in Mexico. *Hydrobiologia*. 328: 207-213.
- Downie, N.M. y Heath, R.W. 1973. *Métodos estadísticos aplicados*. Harla, México. 373 pp.
- Ducklow, H.W. y Taylor, A.H. 1991. Modelling-Session summary. En: Reid, P.C., Turley, C.M. y Burkill, P.H. (eds.). *Protozoa and Their Role in Marine Processes*. NATO ASI Series. Springer-Verlag y NATO Scientific Affairs Division, Berlín y Heidelberg. pp. 431-442.
- Dussart, B.H. y Defayé, D. 1995. *Copepoda. Introduction to the Copepoda*. SPB Academic Publishing, Amsterdam. 277 pp.
- Echelle, A.A. y Echelle, A.F. 1984. Evolutionary genetics of a "species flock": atherinid fishes of the Mesa Central of Mexico. En: Echelle, A.A. y Kornfield, I. (eds.). *Evolution of fish species flocks*. University of Maine Press at Orono. Maine. pp. 93-110.
- Edmondson, W.T. y Winberg, G.G. (eds.). 1971. *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. IBP Handbook No. 17, Blackwell, Gran Bretaña. 358 pp.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E. y Romano-Marquez, B. 1998. Descripción de una nueva especie de *Leptodiatomus* (Copepoda: Diatomidae) procedente de Michoacán, México. *Memorias del Ier. Congreso Nacional de Limnología*. Morelia, Mich. México. pp. 38.
- Elmore, J.L. 1983. Factors influencing *Diaptomus* distributions: An experimental study in subtropical Florida. *Limnol. Oceanogr.* 28: 522-532
- Escobar-Briones, E. y J. Alcocer. 1983. Limnological characterization of Alchichica lake. Mexico. *Memorias del XXII SIL International Congress*. Lyon, Francia. pág. 93.
- Escobar-Briones, E., Alcocer, J., Cienfuegos, E. y Morales, P. 1998. Carbon stable isotopes ratios of pelagic and littoral communities in Alchichica crater-lake, Mexico. *Int. J. Salt Lake Res.* 7: 345-355

- Esteves, F. de A. 1988. *Fundamentos de Limnologia*. Interciencia/FINEP. Río de Janeiro. 575 p.
- Fenchel, T. 1986. The Ecology of Heterotrophic Microflagellates. *Adv. Microb. Ecol.* 9: 57-97.
- Fenchel, T. 1987. *Ecology of Protozoa. The Biology of Free-Living Phagotrophic Protists*. Science Tech Publishers y Springer-Verlag, Michigan. 197 pp. .
- Fernández-Galiano, D. 1976. Silver impregnation of protozoa: procedure yielding good results with pyridinated silver carbonate method. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 95: 557-560.
- Finlay, B. J. 1978. Community production and respiration by ciliated Protozoa in the benthos of a small eutrophic loch. *Freshwater Biol.* 8: 327-341.
- Finlay, B.J., Rogerson, A. y Cowling, A.J. 1988. *A beginners guide to the collection, isolation, cultivation and identification of fresh water protozoa*. Natural Environment Research Council -CCAP. Windermere. 78 pp.
- Finlay, B.J. y Guhl, B.E.. 1992. Plankton sampling-freshwater. **En:** Lee, J.J. y Soldo, A.T. (eds.) *Protocols in Protozoology*. Society of Protozoologists, Kansas. pp. B1.1.-B1.5
- Flores, E. 1991. Aportaciones al estudio del "charal" *Poblana letholepis* (Pisces: Atherinidae) del lago maar La Preciosa (Las Minas), Puebla, México. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 55 pp.
- Flores, E. 1998. Estudio poblacional de tres especies de *Poblana* (Pisces: Atherinopsidae) en tres lagos cráter de Puebla, México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos), Facultad de Ciencias, UNAM. México. 102 pp.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. *Special publications of Carnegie Museum of Natural History*. 17: 1-73.
- Foissner, W. 1994. Progress in taxonomy of planktonic freshwater ciliates. *Mar. microb. Food Webs* 8: 9-36.
- Foissner, W., Berger, H. y Kohmann, F. 1992. Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band II: Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida. *Informationsberichte des Bayer, Landesamtes für Wasserwirtschaft*, Munich, 5/92. 502 pp.
- Fogg, G.E. 1977. Excretion of organic matter by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 22:576-577.

- Fu, Y., Hirayama, K. y Natsukari, Y. 1991a. Morphological differences between two types of the rotifer *Brachionus plicatilis* O.F. Müller. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 151: 21-41
- Fu, Y., Hirayama, K. y Natsukari, Y. 1991b. Genetic divergence between L and S type strains of the rotifer *Brachionus plicatilis* O.F. Müller. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 151: 43-56.
- Fuentes, A.L. 1972. *Regiones naturales del estado de Puebla*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 143 pp.
- Galat, D.L., Lider, E.L., Vigg, S., y Robertson, S.R. 1981. Limnology of a large, deep, North American terminal lake, Pyramid Lake, Nevada, U.S.A. *Hydrobiologia* 82: 281-317.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. E. García, México, D.F. 217 pp.
- García, C.M., Echevarría, F. & Niell, F.X. 1995. Size structure of plankton in a temporary, saline inland lake. *J. Plankton Res.* 17: 1803-1817.
- García de León, A. 1988. *Generalidades del análisis de cúmulos y del análisis de componentes principales*. Divulgación geográfica, Instituto de Geografía, UNAM. México. 29 pp.
- Garzón, M.A. 1990. Caracterización Saprotrofica de los lagos cráter de la Región de los Llanos. Pue. Tesis de licenciatura (Biología). E.N.E.P. Iztacala, UNAM. México. 102 pp.
- Gasca, D.A. 1981. *Algunas notas de la génesis de los lagos-cráter de la Cuenca de Oriental. Puebla-Tlaxcala-Veracruz*. Colección Científica Prehistoria No. 98. Inst. Nal. Antrop. Hist. de México, México. 55 pp.
- Gifford, D.J. 1991. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. *J. Protozool.* 38: 81-86.
- González de Infante, A. 1988. *El Plancton de las Aguas Continentales*. Monografías Científicas. Serie de Biología No. 33. Secretaría General de los Estados Americanos, Washington. D.C. 130 pp.
- González, M. 1991. Contribución al conocimiento biológico y ecológico de los copépodos: Calanoidea en la Presa Trinidad Fabela, Edo. de Méx. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 51 pp.
- Green, J. 1986. Associations of zooplankton in six crater lakes in Arizona, Mexico and New Mexico. *J. Zool., Lond.* 208: 135-159.
- Green, J. 1994. The temperate-tropical gradient of planktonic Protozoa and Rotifera. *Hydrobiologia* 272: 13-26.

- Green, R.H. 1975. *Sampling Design and Statistical Methods for Environmental Biologists*. John Wiley & Sons, Toronto. 257 pp.
- Grimaldo, D. 1996. Copépodos (Crustacea: Calanoida, Cyclopida) en algunos cuerpos de agua temporales del Estado de México. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 60 pp.
- Guerra, M.C. 1986. Análisis taxonómico poblacional de peces aterínidos (*Chirostoma* y *Poblana*) de las cuencas endorreicas del extremo sur del Altiplano Mexicano. *An. Esc. nac. Cienc. biól.*, Méx. 30: 81-113.
- Hammer, U.T. 1981. Primary production in saline lakes. A review. *Hydrobiologia* 81: 47-57.
- Hammer, U.T. 1986. *Saline lake ecosystems of the world*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. 616 pp.
- Hammer, U.T, Shames, J. y Haynes, R.C. 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia* 105: 1-26.
- Hammer, T.U, J.S. Sheard & J. Kranabetter. 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 173-192.
- Hebert, R.A. 1990. Methods for enumerating microorganisms and determining biomass in natural environments. **En:** Grigorova, R y Norris, J.R. (eds.) *Methods in Microbiology*. 22: 1-39.
- Henry, R. 1995. The Thermal Structure of Some Lakes and Reservoirs in Brazil. **En:** Tundisi, J.G., Bicudo, C.E.M. y Matsumura Tundisi, T. (eds.). *Limnology in Brazil*. ABC/SBL. Río de Janeiro. pp. 351-363
- Hrbáček, J. 1971. Special sampling systems. **En:** Edmondson, W.T. y Winberg, G.G. (eds.). *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. IBP Handbook No. 17, Blackwell, Gran Bretaña. pp. 14-16.
- Huber-Pestalozzi, G. y Fott, B. 1968. Das phytoplankton des Süßwassers: Systematik und Biologie. **En:** Thienemann, A. (ed.). *Die Binnengewässer*. 16(3): Cryptophyceae, Chloromonadophyceae, Dynophyceae. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 322 pp.
- Hutchinson, G.E. 1957. *A Treatise on Limnology. Geography, Physics and Chemistry of Lakes*. Vol. 1. John Wiley & Sons, Nueva York. 1015 pp.
- Johannes, R.E. 1964. Phosphorus excretion and body size in marine animals: microzooplankton and nutrient regeneration. *Science* 146: 923-924.

- Jørgensen, S.E. 1989. Changes of redox potential in aquatic ecosystems. **En:** Mitsch, W.J. y Jørgensen, S.E. (eds.). *Ecological engineering. An introduction to Ecotechnology*. John Wiley & Sons. New York. pp. 341-355
- Kahl, A. 1930-1935. Urtiere Order Protozoa. I Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria), eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der Marinen Tintinnidae. **En:** Dahl, F. *Die Tierwelt Deutschlands*. Teil 18(1930), 21(1931), 25(1932), 30(1935). Gustav Fisher, Jena. 886 pp.
- Kothé, A. y Benndorf, J. 1994. Top-down impact of *Daphnia galeata* on pelagic heterotrophic flagellates in a whole-lake biomanipulation experiment. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 325-335.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. 1986. *Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 876 pp.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. 1988. *Bacillariophyceae 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 596 pp.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. 1991a. *Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 575 pp.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. 1991b. *Bacillariophyceae 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (lineolatae) und Gomphonema*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 437 pp.
- Lair, N., Leveille, J. C., Reyes-Marchant, P. y Taleb, H. 1994. The feeding of a larval fish, *Lebistes reticulatus*, on ciliates and rotifers. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 337-345.
- Lampert, W. 1989. The adaptative significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.* 3: 21-27.
- Landry, M.R. 1994. Methods and controls for measuring the grazing impact of planktonic protists. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 37-57.
- Laybourn-Parry, J. 1992. *Protozoan plankton ecology*. Chapman & Hall, Londres. 231 pp.
- Laybourn-Parry, J. 1994. Seasonal sucesions of protozooplankton in freshwater ecosystems of different latitudes. *Mar. Microb. Food Webs* 8: 145-162.
- Laybourn-Parry, J., Olver, J., Rogerson, A. y Duverge, P. L. 1990. The temporal an spatial patterns of protozooplankton abundance in a eutrophic temperate lake. *Hydrobiologia*. 203: 99-110.

- Laybourn-Parry, J. y Perriss, S.J. 1995. The role and distribution of the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* (*Myrionecta rubra*) in three antarctic saline lakes. *Archiv. Hydrobiol.* 135: 179-194.
- Lee, J.J., Hutner, S.H. y Bovee, E.C. 1985. *An Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologist, Kansas. 629 pp.
- Lewis, W.M. 1978. A compositional, phytogeographical and elementary structural analysis of the phytoplankton in a tropical lake. *J. Ecol.* 66: 213-226.
- Lind, O., Dávalos-Lind, L. y Rutherford, K. 1998. Hypolimnion oxygen concentration and the abundance and size of bacteria. *Proceedings of the XXVII Internationa SIL Congress*. Dublín, Irlanda. pp. 214
- Lovell, C.R. y Konopka, A. 1985. Seasonal bacterial production in a dimictic lake as measured by increases in cells number and thymidine incorporation. *Appl. Environ. Microbiol.* 49: 492-500.
- Lugo, A. 1993. Estudio de las comunidades litorales de protozoarios en seis lagos cráter del estado de Puebla mediante el método de colonización de sustratos artificiales. Tesis de Mestría en Ciencias (Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 76 pp.
- Lugo, A., Alcocer, J., Sánchez, M.R. and Escobar, E. 1993. Trophic status of tropical lakes indicated by littoral protozoan assemblages. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 441-443.
- Lugo, A., Alcocer, J., Chávez, M., Vilaclara, G., Gaytán, M. y Sánchez, Ma. del R. 1994 Los axalapascos de Puebla: seis joyas en el desierto. *Información Científica y Tecnológica*. Vol. 16. No. 209. pp. 32-36.
- Lugo, A., Alcocer, J., Sánchez, Ma. del R. y Escobar, E. 1998. Littoral protozoan assemblages from two Mexican hyposaline lakes. *Hydrobiologia* 381: 9-13.
- Lugo, A., González, Ma. E., Sánchez, Ma. del R. y Alcocer, J. 1999. Distribution of *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoida) in a Mexican hyposaline lake. *Rev. Biol. Trop.* 47: 145-152.
- Maceina, M.J. 1993. Summer fluctuations in planktonic chlorophyll *a* concentrations in Lake Okeechobee, Florida: the influence of lake levels. *Lake Reserv. Manage.* 8: 1-11
- Macek, M., Vilaclara, G. & Lugo, A. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar. microb. Food Webs* 8: 235-249

- Macek, M., Lugo, A. y Vilaclara, G. 2000. Pelagic ciliate assemblage of high altitude Lake Atexcac (Puebla, Mexico): Comparison with similar lakes in other regions. En: Munawar, M, Lawrence, S.G., Munawar, I.F. & Malley, D.F. (ed.). *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. Ecovision World Monograph Series. Backhuys Publishers, Leiden. pp. 45-59.
- Mann, K.H. 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 33: 910-930.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona. 1010 pp.
- Margalef, R., Planas, D., Armengol, J., Vidal, A., Pratt, N., Guiset, A., Toja, J. y Estrada, M. 1976. *Limnología de los embalses españoles*. Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona. Ministerio de Obras Públicas. Madrid. 422 pp.
- Marker A.F.H., C.A. Crowther & R.J.M. Gunn. 1980. Methanol and acetone as solvents for estimating chlorophyll *a* and phaeopigments by spectrophotometry. *Archiv. Hydrobiol. Beih. Ergebnisse der Limnolog.* 14: 52-69.
- Matsumura Tundisi, T. y Tundisi, J.G. 1995. Limnology of a Warm Monomictic Lake at Rio Doce Forest Park (Lake Dom Helvecio, MG, Eastern Brazil). En : Tundisi, J.G., Bicudo, C.E.M. y Matsumura Tundisi, T. (eds.). *Limnology in Brazil*. ABC/SBL. Río de Janeiro. pp. 245-256.
- Mazumder, A., McQueen, D.J., Taylor, W.D., Lean, D.R.S. y Dickman, M.D. 1990. Micro- and mesozooplankton grazing on natural pico- and nanoplankton in contrasting plankton communities produced by planktivores manipulation and fertilization. *Arch. Hydrobiol.* 118: 257-262.
- McDonough, R.J., Sanders, R.W., Porter, K.G. y Kirchman, D.L. 1986. Depth distribution of bacterial production in a stratified lake with anoxic hypolimnion. *Appl. Environ. Microbiol.* 52: 992-1000.
- Melack, J. 1979. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia* 44: 1-7.
- Melack, J. 1981. Photosynthetic activity of phytoplankton in African soda lakes. *Hydrobiologia* 81: 71-85
- Melack, J. 1996. Recent developments in tropical limnology. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 211-217.
- Miller, R.R. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.* 30: 121-153.

- Moloney, C.L. y Field, J.G. 1991. Modelling carbon and nitrogen flows in a microbial plankton community. En: Reid, P.C., Turley, C.M. y Burkill, P.H. (eds.). *Protozoa and Their Role in Marine Processes*. NATO ASI Series. Springer-Verlag y NATO Scientific Affairs Division, Berlín y Heidelberg. pp. 443-474
- Montoya, Ma. de J. y Peralta, L. 1995. Ecología de los oligoquetos de los lagos maars de la porción suroriental del Altiplano Mexicano. Tesis de Licenciatura (Biología). E.N.E.P. Iztacala, UNAM, México. 62 pp.
- Moya, J.C. 1987. Análisis geomorfológico de la cuenca de Oriental, estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Tesis de Maestría en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM. México. 188 pp.
- Noland, L.E. 1959. Ciliophora. En: Edmonson, W.T. (ed.). *Fresh Water Biology*. 2a. Ed. W.T. Wiley, Nueva York. pp. 265-297.
- Nürnberg, G.K. 1995. Quantifying anoxia in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1100-1111.
- Ocampo, L.M. 1996. Dinámica del zooplancton en un estanque temporal utilizado para el cultivo de carpa en el Edo. de México. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 42 pp.
- Ochs, C.A., Cole, J.J. y Likens, G.E. 1995. Population dynamics of bacterioplankton in an oligotrophic lake. *J. Plank. Res.* 17: 365-391.
- Ordoñez, E. 1905. Los Xalapascos del estado de Puebla. 1a. Parte. *Paregones del Inst. Geológico de México* 1: 293-344.
- Ordóñez, E. 1906. Los Xalapascos del estado de Puebla. 2a. Parte. *Paregones del Inst. Geológico de México* 1: 347-393.
- Ortega, M. 1984. Catálogo de algas continentales recientes de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 566 pp.
- Osorio-Tafall, B.F. 1942. Un nuevo "Diaptomus" del México Central (Copepoda, Diaptomidae). *Rev. Brasil. Biol.* 2: 147-154.
- Pace, M. L. y Orcutt, J. D.Jr. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers and crustaceans in freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.* 26: 822-830.
- Paerl, H.W. 1988. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine and inland waters. *Limnol. Oceanogr.* 33: 823-847.

- Pedrós-Alió, C. y Brock, T.D. 1982. Assessing biomass and production of bacteria in eutrophic Lake Mendota, Wisconsin. *Appl. Environ. Microbiol.* 44: 203-218.
- Pérez, J. 1999. Variación de la abundancia de bacterias planctónicas, antes, durante y después del florecimiento algal anual en el Lago de Alchichica, Puebla. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP Iztacala, UNAM. México. 45 pp.
- Perriss, S.J. y Laybourn-Parry, J. 1997. Microbial communities in saline lakes of the Vestfold Hills (eastern Antarctica). *Polar Biol.* 18: 135-144.
- Pinel-Alloul, B. y Letarte, Y. 1993. Relationship between small and large bacterioplankton and primary producers in Québec lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 321-324.
- Piña, E.P. 1984. Variación estacional del fitoplancton en tres axalapascos de la Cuenca de Oriental, Puebla. Tesis de licenciatura (Biología). Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. I.P.N. México. 41 pp.
- Pomeroy, L.R. 1974. The ocean's food web: a changing paradigm. *Bioscience.* 9: 499-504.
- Porter, K.G. 1973. Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton. *Nature* 224: 179-180.
- Porter, K.G. y Feig, Y.S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948.
- Post, J. 1977. The microbial ecology of the Great Salt Lake. *Microb. Ecol.* 3: 143-165.
- Ramírez-García, P. 1983. Estudio de la distribución y producción de la vegetación acuática en seis lagos cráter de Puebla. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP Zaragoza, UNAM. México. 28 pp.
- Ramírez-García, P. y Novelo, A. 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 46: 75-88
- Ramírez-García, P. y Vázquez-Gutiérrez, F. 1989. Contribuciones al estudio limnobotánico de la zona litoral de seis lagos cráter del estado de Puebla. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. Mexico* 16: 1-16.
- Rassoulzadegan, F. 1993. Protozoan Patterns in the *Azam-Ammerman's Bacteria-Phytoplankton Mutualism*. En: Guerrero, R. y Pedrós-Alió C. (eds.). *Trends in Microbial Ecology*. Sociedad Española de Microbiología, Barcelona. pp. 435-439.

- Reid, J.W. 1990. Continental and Coastal Free-living Copepoda (Crustacea) of México, Central America and the Caribbean Region, p. 175-213. *In* D.L. Navarro y J.G. Robinson (eds.). *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO) y Program of Studies in Tropical Conservation, University of Florida. Chetumal.
- Reyes, C.M. 1979. *Geología de la Cuenca de Oriental. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala*. Colección Científica Prehistoria. Inst. Nal. Antrop. Hist. de México, México. 62 pp.
- Riemann, B. 1985. Potential importance of fish predation and zooplankton grazing on natural population of freshwater bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 50: 187-193.
- Rojas, M. & R. Sánchez. 1988. Aportación a la biología y ecología de *Diaptomus novamexicanus* (Copepoda-Calanoidea) del Embalse La Goleta, Edo. de México. *Memorias del IX Congreso Nacional de Zoología*. Tabasco, México. (1): 176-182.
- Ruttner, F. 1963. *Fundamentals of Limnology*. University of Toronto Press, Toronto. 295 pp.
- Ruttner-Kolisko, A. 1974. Planktonic Rotifers. biology and taxonomy. *Die binengewässer* (Suplemento). 26: 1-146.
- Sanders, R.W. 1991. Trophic strategies among heterotrophic flagellates. **En:** Patterson, D.J. y Larsen, J. (eds.). *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Clarendon Press, Oxford. pp. 21-38.
- Sanders, R.W., Porter, K.G. y Bennett, S.G. 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocera in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.* 34: 673-687.
- Sarma, S.S.S. 1999. Checklist of rotifers (Rotifera) from Mexico. *Environment & Ecology*. 17: 978-983.
- Scavia, D. y Laird, G.A. 1987. Bacterioplankton in Lake Michigan: dynamics, controls and significance to carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* 32: 1017-1033.
- Schaffner, W.R., N.G. Hairston, & R.W. Howarth. 1994. Feeding rates and filament clipping by crustacean zooplankton consuming cyanobacteria. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 2375-2381.
- Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología. 1987. Status UINC para especies de fauna silvestre. Dirección General de Conservación Ecológica de los Recursos Naturales. SEDUE. México. Reporte inédito.

- Sharp, J.H. 1977. Excretion of organic matter by marine phytoplankton: Do healthy cells do it?. *Limnol. Oceanogr.* 22: 381-389.
- Sherr, E. y Sherr, B. 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1225-1227.
- Sieburth, J. McN., Smetacek, V. y Lenz, J. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1256-1263.
- Šimek, K., Bobková, J., Macek, M. y Nedoma, J. 1995. Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum. A study at the species and community level. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1077-1090.
- Šimek, K., Macek, M., Pernthaler, J., Straskravobá, V. y Psenner, R. 1996. Can freshwater planktonic ciliates survive on a diet of picoplankton? *J. Plankton Res.* 18: 597-613.
- Smith, G.M. 1933. *The freshwater algae of the United States*. Mc Graw-Hill, Nueva York. 718 pp.
- Sneath, P.H.A. y Sokal, R.R. 1973. *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman and Co. San Francisco. 572 pp.
- Soto, M., Lozano, F., Díez, A., Mejía, C. y Villa, J. 1977. Estudio piloto de la vegetación en la región Alchichica-Perote por medio de percepción remota. *Biótica* 2: 19-36.
- Steel, R.G.D. y Torrie, J.H. 1989. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Mc Graw-Hill. México. 622 pp.
- Stoecker, D.K. y Capuzzo, J.M. 1990. Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* 12: 891-908.
- Straškrabová, V. y Šimek, K. 1993. Microbial loop in lakes and reservoirs related to trophy and metazooplankton development. *Vehr. Internat. Verein. Limnol.* 25: 1183-1186.
- Straškrabová, V., Callieri, C., Carrillo, P., Cruz-Pizarro, L., Fott, J., Hartman, P., Macek, M., Medina-Sánchez, J.M., Nedoma, J. y Šimek, K. 1999. Investigations on pelagic food webs in mountain lakes-aims and methods. *J. Limnol.* 58: 77-87.
- Suárez-Morales, E., Reid, J.W., Illife, T.M. y Fiers, F. 1996. *Catálogo de los copépodos (Crustacea) continentales de la Península de Yucatán, México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y El Colegio de la Frontera Sur. México. 296 p.

- Sudzuki, M. 1987. Intraspecific variability of *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia* 147: 145-147.
- Talling, J.F. y Lemoalle, J. 1998. *Ecological dynamics of tropical inland waters*. Cambridge University Press, Cambridge. 441 pp.
- Tavera, R.L. y Komárek, J. 1996. Cyanoprokaryotes in the volcanic lake of Alchichica, Puebla State, Mexico. *Algological Studies* 83: 511-538.
- Taylor, E.H. 1943. A new ambystomid salamander adapted to brackish water. *Copeia* 3: 151-156.
- Theilacker, G.H. y McMaster, M.F. 1971. Mass culture of the rotifer *Brachionus plicatilis* and its evaluation as a food for larval anchovies. *Mar. Biol.* 10: 183-188.
- Ubeda, M. y Estrada, S. 1994. Variación temporal de las comunidades macrobentónicas de los Lagos de la Región de los Llanos, Puebla, México (Composición, Abundancia, Distribución, Asociaciones). Tesis de Licenciatura (Biología). E.N.E.P. Iztacala. UNAM, México. 44 pp.
- Vaqué, D. y Pace, M.L. 1992. Grazing on bacteria by flagellates and cladocerans in lakes of contrasting food web structure. *J. Plankton. Res.* 14: 307-321.
- Vázquez, H.M. 1982. Contribución al conocimiento de la biología de *Poblana alchichicae alchichicae* De Buen (Pisces, Atherinidae) del lago cráter de Alchichica, Pue. Tesis de licenciatura (Biología). Esc. Nal. Cienc. Biol., IPN. México. 30 pp.
- Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González and M.L. Gaytán. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla state, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 435-440.
- Vollenweider, R. (ed.). 1969. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. Blackwell, Oxford. 213 p.
- Walker, K.F. 1981. A synopsis of the ecological information on the saline lake rotifer *Brachionus plicatilis* Müller 1786. *Hydrobiologia* 81/82: 159-167.
- Wetzel, R.G. 1975. *Limnology*. Saunders, Philadelphia. 743 p.
- Wetzel, R.G. & G.E. Likens. 1979. *Limnological Analyses*. Saunders, Philadelphia. 357 p.
- Weisse, T. 1990. Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton and bacteria in Lake Constance. *Hydrobiologia* 191: 111-122.

- Wiackowski, K., Brett, M.T. y Goldman, C.R. 1994. Differential effects of zooplankton species on ciliate community structure. *Limnol. Oceanogr.* 39: 486-492.
- Williams, W.D. 1964. A contribution to lake typology in Victoria, Australia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 15: 158-163.
- Williams, W.D. 1981. Inland salt lakes: An introduction. *Hydrobiologia* 81: 1-14.
- Williams, W.D. 1998. Salinity as determinant of the structure of biological communities in salt lakes. *Hydrobiologia* 381: 191-201.
- Williams, W.D., A.J. Boulton, & R.G. Tafee. 1990. Salinity as determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257-266.
- Williamson, C.E. & N.M. Butler. 1986. Predation on rotifers by the suspension-feeding calanoid *Diatomus pallidus*. *Limnol. Oceanogr.* 31: 393-402.
- Williamson, C.E. 1987. Predator-prey interactions between omnivorous diaptomid copepods and rotifers: the role of prey morphology and behavior. *Limnol. Oceanogr.* 32: 167-177.
- Wilson, M.S. & H.C. Yeatman. 1959. Free-living copepoda. **En:** Edmonson, W.T. (ed.). *Fresh Water Biology*. Wiley, New York. pp. 735-861.
- Zaret, T.M. y Suffern, J.S.. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.* 21: 804-813.
- Zlotnik, I. y Dubinsky, Z. 1989. The effect of light and temperature on DOC excretion by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 34: 831-839.