



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

FRACCIONES DE TALLA DE FITOPLANCTON EN UN
ECOSISTEMA LIMNETICO TROPICAL EN EL LAGO
ALCHICHICA, PUEBLA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A:

MARIA FERNANDA ADAME VIVANCO



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. ESTUDIOS PROFESIONALES
ALCER DURAND



2004

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Adame Vivanco
María Fernanda

FECHA: 30/11/2004

FIRMA: [Firma manuscrita]

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Fracciones de talla de fitoplancton en un ecosistema limnético tropical en el lago Alchichica, Puebla".

realizado por María Fernanda Adame Vivanco.

con número de cuenta 9956609-8 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Javier Alcocer Durand [Firma]

Propietario

Dra. Elva Guadalupe Escobar Briones Elva Escobar-Briones

Propietario

Biol. Laura Peralta Soriano [Firma]

Suplente

Biol. Luis Alberto Oseguera Pérez [Firma]

Suplente

M. en C. Citlali Díaz Aguilar [Firma]

Consejo Departamental de Biología

[Firma]
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez.



**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Cap.	ÍNDICE	Pag.
I	ÍNDICE DE FIGURAS	1
II	ÍNDICE DE TABLAS	3
III	RESUMEN Y ABSTRACT	4
IV	INTRODUCCIÓN	6
V	HIPÓTESIS, OBJETIVOS Y METAS	15
VI	ÁREA DE ESTUDIO	19
VII	METODOLOGÍA	22
VIII	RESULTADOS	25
IX	DISCUSIÓN	71
X	CONCLUSIONES	82
XI	REFERENCIAS	84
XII	AGRADECIMIENTOS	89

I ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Imagen de satélite y aérea del lago Alchichica.....	21
Figura 2. Variación en la diferencia máxima de temperatura en la termoclina en el año 2001 y 2002.....	27
Figura 3. Temperatura (°C) durante 2001-2002	28
Figura 4. Oxígeno disuelto (%) durante 2001-2002.....	31
Figura 5. Comparación entre los cambios de la termoclina y la oxiclina durante el 2001 y 2002.....	32
Figura 6. Variaciones del grosor de la Z_{EU} durante los años 2001 y 2002.....	33
Figura 7. Cambio del grosor de la Z_{EU} (i.e. 1% PAR) con respecto al tope y base de la termoclina en los años 2001 y 2002	34
Figura 8. Distribución de la clorofila "a" total en la columna de agua por temporada (circulación, estratificación temprana, bien establecida y tardía) para los años 2001 y 2002	38
Figura 9. Concentración de clorofila "a" ($\mu\text{g/l}$) total durante 2001-2001.....	39
Figura 10. Valores de clorofila "a" integrados en la columna de agua para los años 2001-2002.	41
Figura 11. Correlación entre Chl "a" total y Chl "a" correspondiente a la talla pequeña de fitoplancton.....	43
Figura 12. Distribución de la clorofila "a" correspondiente a la talla pequeña de fitoplancton en la columna de agua por temporada (circulación, estratificación temprana, bien establecida y tardía) para los años 2001 y 2002.....	44
Figura 13. Concentración de clorofila "a" ($\mu\text{g/l}$) correspondiente a la talla pequeña de fitoplancton durante 2001-2001	45
Figura 14. Distribución de la clorofila "a" correspondiente a la talla grande de fitoplancton en la columna de agua por temporada (circulación, estratificación temprana, bien establecida y tardía) para los años 2001 y 2002.....	47
Figura 15. Correlación entre Chl "a" total y Chl "a" correspondiente a la talla grande	48
Figura 16. Concentración de clorofila "a" ($\mu\text{g/l}$) correspondiente a la talla grande durante 2001-2001	49

Figura 17. Contribución (%) de las tallas de fitoplancton grande (>2µm) y pequeña (<2µm) durante los años 2001 y 2002.....	52
Figura 18. Contribución porcentual de las tallas de fitoplancton grande (>2µm) pequeña(<2µm) durante el 2001	53
Figura 19. Contribución porcentual de las tallas de fitoplancton grande (>2µm) y pequeña (<2µm) durante el 2002	54
Figura 20. Producción primaria (mg/m ² /día) de la talla grande (>2µm) y la pequeña (<2µm)	59
Figura 21. Fig. 21. Relación entre la biomasa de la talla grande en relación con la total (BL:Bt) contra la producción de la talla pequeña en relación con la total (PL:Pt) en los años 2001 y 2002.....	61
Figura 22. Fig. 22. Relación entre la biomasa de la talla pequeña en relación con la total (Bs:Bt) contra la producción de la talla pequeña en relación con la total (Ps:Pt) en los años 2001 y 2002.....	63
Figura. 23. Relación entre la producción de la biomasa de talla pequeña y grande en relación con la total contra su producción en relación con la total. Valor promedio para los años 2001 y 2002.....	65
Figura 24. Rutas principales de C _{BIO} en la zona eufótica del lago Alchichica para tres tallas de biomasa fitoplactónica (>2µm, <2 µm y DOC). Basado en Legendre (1999).....	66

II ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características ecológicas del fitoplancton determinadas por la talla. [Talla pequeña (Small <2 μm) y talla grande (Large >2 μm)]. Los signos +/- indican una característica mayor o menor en relación a la otra talla.....	12
Tabla 2. Clasificación del plancton por talla (Barnes y Mann, 1991)	13
Tabla 3. Resultados de análisis de regresión múltiple y ANOVA para la clorofila "a" total.....	68
Tabla 4. Resultados de análisis de regresión múltiple y ANOVA para la clorofila "a" pequeña.....	69
Tabla 5. Resultados de análisis de regresión múltiple y ANOVA para la clorofila "a" grande.....	70

III RESUMEN

El presente trabajo describe las fluctuaciones temporales y espaciales de la biomasa fitoplanctónica expresada como clorofila "a" total y por tallas, $>2\mu\text{m}$ y $<2\mu\text{m}$, en el lago Alchichica. Así mismo describe los factores que regulan la variabilidad de las tallas durante dos años de muestreo, 2001 y 2002. El lago estudiado se ubica en la Cuenca Oriental la cual comprende parte de los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Se estudió la columna de agua del lago en la parte central y más profunda del mismo (64m). De los análisis de los perfiles de temperatura y oxígeno se desprendió que Alchichica se clasifica como un lago monomítico cálido. Presenta una época de circulación en invierno y el resto del año permanece estratificado. Esta estratificación se subdividió en tres etapas: temprana, establecida y tardía. La capa de mezcla presentó variaciones importantes durante los dos años muestreados, probando la menor estabilidad de la estratificación en los lagos tropicales. La capa eufótica tuvo variaciones que representaron fases de agua turbia durante la circulación y fases de agua clara durante la estratificación. La concentración de clorofila "a" varió de condiciones oligotróficas ($<5\ \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) hasta condiciones mesotróficas (hasta $18\ \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Estas variaciones están controladas por la hidrodinámica. Los valores máximos ($12.91\ \mu\text{g Chl a}\cdot\text{L}^{-1}$) se presentaron de forma homogénea (% de 18.64) durante la época de circulación, y los mínimos ($0.79\ \mu\text{g Chl a}\cdot\text{L}^{-1}$) estuvieron concentrados en el metalimnion, durante la estratificación. Se reconocieron dos florecimientos de clorofila "a"; uno invernal relacionado con el florecimiento de diatomeas y un segundo durante la estratificación temprana con el florecimiento de cianobacterias y un DCM durante la segunda etapa de estratificación. El patrón de distribución de la clorofila "a" varió de lo reportado en este y otros estudios durante el 2002. Durante este año, la concentración de clorofila no disminuyó en la etapa temprana y presentó un florecimiento de cianobacterias retrasado. La fracción del fitoplancton más importante fue la correspondiente a la talla grande ($>2\mu\text{m}$) con una contribución porcentual de $69.8\pm 6.7\%$. La talla pequeña dominó en la etapa temprana de estratificación del 2001. En 2002, la dominancia fue de la talla grande distribuida en toda la columna de agua. La talla pequeña se restringió al estrato superficial de la columna de agua (regresión contra profundidad; $R^2= 0.97$, $p= 0.005$) presente todo el año y remineralizada en las capas superficiales de la columna de agua en un circuito y cadena bacterianos. La talla grande se sedimenta o es depredada en las primeras etapas de estratificación contribuyendo a la exportación como la ruta principal del C_{BIO} en el lago de Alchichica.

ABSTRACT

The present study describes the variability in time and space of the phytoplankton biomass in lake Alchichica. The biomass is herein expressed in units of total chlorophyll "a" and fractionated in two size ranges, $>2\mu\text{m}$ and $<2\mu\text{m}$. This study describes the physical factors that regulate the variability of the phytoplankton size fractions in the years 2001 and 2002. The lake Alchichica is located in the Oriental Basin of Mexico that cover part of the states of Puebla, Tlaxcala and Veracruz. The samples were obtained in the time series station located in the central and deepest part of the lake at 64m. From the temperature and dissolved oxygen profiles the lake Alchichica was characterized as a warm monomictic lake. The lake presents a circulation period in winter and remains stratified the rest of the year. The stratification period was divided into three stages: early, established and late stratification. The mixed layer (Z_{MIX}) showed important changes throughout the two years, proving the less defined stability of the stratification in tropical lakes. The euphotic layer (Z_{EU}) showed variation and described a turbid water phase during the mixing period and a clear water phase during stratification. The Chl "a" concentrations changed from oligotrophic conditions ($<5\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) during the stratification period to mesotrophic conditions (up to $18\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) during the mixing period. These changes are controlled by the local hydrodynamics. The maximum values ($12.91\mu\text{g Chl a}\cdot\text{L}^{-1}$) occurred homogeneously (% value of 18.64) in the water column during the mixing period, and the minimum value ($0.79\mu\text{g Chl a}\cdot\text{L}^{-1}$) occurring in the metalimnion during the stratified period. Two Chl "a" peaks were recorded; one during the winter season related to a diatom bloom, a second peak during the early stratification stage related to a cyanobacterial bloom with a DCMs during the established stratification stage. The pattern of distribution of the Chl "a" showed an anomalous pattern in 2002 as compared with values from other years. The Chl "a" did not diminish during the early stratification stage in 2002 and showed a late cyanobacterial bloom. The most important component of the phytoplankton was the large size fraction ($>2\mu\text{m}$) with an average percent contribution of $69.8\pm 6.7\%$ to the total biomass. The small size fraction was the dominant phytoplankton component in the early stratified period in the year 2001. In contrast the dominant phytoplankton component was the large size fraction in the year 2002. The small phytoplankton size component was restricted to the mixed layer (regression vs depth; $R^2= 0.97$, $p=0.005$) throughout the yearly cycle and was recycled in the microbial loop and web. The large phytoplankton size fraction was lost by sedimentation or transferred by predation during the early stratification stages contributing to the export as the main path of the C_{BIO} in lake Alchichica.

IV INTRODUCCIÓN

La producción primaria se define como la cantidad de tejido vegetal construido a través del proceso fotosintético en un periodo de tiempo (Lalli y Parsons, 2000), por esto es posible medirla a partir de los cambios en el tiempo de la biomasa de los organismos fotosintéticos.

Dentro de los estudios ecológicos que se realizan sobre lagos, la evaluación de la biomasa de los productores primarios es de especial importancia ya que representa la base de la cadena trófica y es la responsable directa de la productividad total del lago. Por lo general, los estudios de los productores primarios en cuerpos de agua se realizan con base en las mediciones de la clorofila "a" –pigmento fotosintético presente en todas las algas y cianobacterias (Wetzel, 2001)- y en la composición taxonómica de las especies fitoplanctónicas.

La producción primaria está determinada principalmente en función de la luz y la disponibilidad de nutrientes. La luz como fuente de energía generará una variación de la producción primaria dentro del mismo cuerpo acuático en un gradiente vertical; por lo general se reconocen: una zona de fotoinhibición, una profundidad con un pico de producción y un declive progresivo de éste máximo de producción hasta el fondo (Payne, 1986; Barnes y Mann 1991, Lalli y Parsons, 2000). Adicionalmente, existe una variación temporal en la producción primaria representada principalmente por cambios diarios y estacionales (Talling y Lemoalle, 1998; Barnes y Mann, 1991).

Los nutrientes por otro lado, son limitantes de la producción, tal es el caso del fósforo, el nitrógeno y el sílice (en el caso de las diatomeas), principalmente. De hecho, se han caracterizado a los lagos dependiendo de la cantidad de nutrientes presentes –los cuales se han relacionado con la transparencia del agua y la producción primaria (Lafond *et al.*, 1990)-; se considera que aguas con pocos nutrientes y transparentes son oligotróficas, aguas con muchos

nutrimentos y turbias son eutróficas, mientras que las que presentan características intermedias son mesotróficas. Sin embargo, existen excepciones a esta clasificación general como es el caso del lago Lanao en Filipinas (Lewis, 1978) el cual, a pesar de tener una alta producción ($1.7 \text{ gC m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), la zona eufótica (i.e., 1% PAR, radiación fotosintéticamente activa por sus siglas en inglés) alcanza los 12 m. Otros ejemplos son los lagos Chapala y Pátzcuaro, en donde la elevada turbidez limita la producción primaria; sin embargo, en las arcillas suspendidas se adsorbe materia orgánica disuelta y a ésta, bacterias que la degradan de forma tal que las arcillas en sí constituyen "bocados" que pueden ser consumidos (Lind *et al.*, 1992).

Es así como la cantidad de luz y los nutrientes en conjunción serán los principales factores que condicionen la producción primaria en un cuerpo de agua. Las variaciones de estos dos elementos conllevarán a variaciones directas en la producción primaria de un lago y por tanto, en la cadena trófica de estos ecosistemas (Melack, 1976).

Las características que diferencian a los lagos tropicales de aquellos de zonas templadas son atribuidas principalmente a los factores climáticos característicos de cada una de estas latitudes. Probablemente la característica más evidente sea la radiación solar. Existe un gradiente latitudinal de radiación, disminuyendo desde el Ecuador hacia los polos. La diferencia neta no se encuentra en la radiación total anual recibida, sino en la radiación solar mínima mensual -que es menor en zonas alejadas del Ecuador- y en el rango de la fluctuación anual -que es menor en zonas aledañas al Ecuador- (Lewis, 1996). De cualquier forma, en zonas tropicales es menos probable que la luz sea un factor limitante en la producción (a menos que existan condiciones de turbidez inorgánica, tal como se mencionó arriba para los lagos someros del centro de México).

La diferencia en la radiación solar afecta directamente la temperatura del agua. De la misma forma que la radiación, la temperatura media declina con la latitud, pero la verdadera diferencia entre lagos tropicales y templados radica en la temperatura mínima -especialmente la del fondo- que es menor a medida que uno se aleja del Ecuador (Lewis 1996). Esta característica de elevada temperatura en las aguas de los lagos tropicales tiene influencia en su hidrodinámica, ya que éstos se estratifican aún con cambios de temperatura reducidos debido a que a altas temperaturas se generan diferencias de densidad mayores por cada grado centígrado de diferencia, es decir, existe una relación exponencial entre las diferencias de densidad (entre grados de temperatura consecutivos) y la temperatura del agua.

La temperatura y la radiación solar están en función de la posición geográfica y la inclinación de la Tierra, lo anterior conlleva a una estacionalidad más marcada en las zonas templadas que en las tropicales. Los lagos tropicales definen su estacionalidad a partir de una época de lluvias alternada con una de secas, más que a partir de diferencias de luz y temperatura. A pesar de que las diferencias climáticas son poco marcadas en las zonas tropicales, estudios como los realizados por Lewis (1986) en el Lago Valencia, Venezuela, han demostrado la existencia de un patrón, es decir, que existe una estacionalidad predecible respecto a la mezcla y estratificación del lago año tras año. Esta estacionalidad de los lagos se verá reflejada en la sucesión de las especies que los habitan (Hawkins y Griffiths, 1993).

También existen otros fenómenos relacionados con la latitud que influyen, a menor escala, sobre las particularidades de los lagos tropicales. Uno de estos fenómenos es la fuerza de Coriolis. Esta fuerza es cero a nivel ecuatorial y máxima en los polos. El viento y las corrientes de agua en las zonas tropicales no son desviados por esta fuerza por lo cual no disminuyen de velocidad dando como resultado un aumento en el grosor de la capa de mezcla y una disminución en la estabilidad de la columna de agua (Lewis, 1996).

Estas diferencias entre los lagos templados y tropicales se ven reflejadas -asimismo- en su biología. Se considera que por lo general, los lagos tropicales suelen ser más productivos que los templados; este hecho es debido -principalmente- a que las temperaturas elevadas que prevalecen durante casi todo el año favorecen un reciclamiento de nutrientes más efectivo (Payne, 1986; Lewis, 1996).

No hay que olvidar que la latitud es sólo un factor que afecta las condiciones de un lago. Existen otros factores que intervienen en la dinámica y en la geoquímica de los cuerpos lacustres (por ejemplo; el origen, la morfometría, su química, etc.).

Centrándose en los lagos tropicales, es importante mencionar que existen dos tipos predominantes de patrones de circulación en ellos (Wetzel, 2001): los polimícticos cálidos, característicos de lagos extensos y someros y los monomícticos cálidos, que representan aquellos lagos profundos con un área superficial comparativamente pequeña. Este mismo comportamiento se observa en los lagos mexicanos (Alcocer *et al.* 2001). A continuación se hace énfasis en el segundo tipo debido a que es al que pertenece el lago objeto de la presente investigación.

Los lagos monomícticos cálidos presentan una sola época de circulación que generalmente coincide con el invierno hemisférico y que es relativamente corta; el resto del año permanecen estratificados. Sin embargo, la estabilidad de esta estratificación es menor que en los lagos templados, ya que es mantenida por cambios muy pequeños de temperatura. Por esta misma razón, cambios pequeños en el clima pueden ocasionar cambios en la turbulencia del agua y formar episodios esporádicos de mezcla (Lewis, 1996). La capa de mezcla de un lago tropical, definida como la capa de agua que es mezclada por la acción del viento, es por tanto isotérmica (Lalli y Parsons, 2000) y por lo general mucho más

ancha que en latitudes medias o altas debido a la baja estabilidad de la estratificación -como se mencionó anteriormente- y su variación en grosor es mayor que en los templados (Lewis, 1996).

En general, se puede afirmar que la estratificación y mezcla en los lagos tropicales se da con mayor facilidad en respuesta a cambios en el viento y a la inversión en el flujo calórico, es decir, al enfriamiento del lago al proporcionar calor a la atmósfera. Esta característica es de gran importancia ya que tiene efectos sobre el reciclamiento parcial de nutrientes (i.e., nutrientes "atrapados" en el tope de la termoclina al epilimnion o capa mezclada) y en la sucesión de comunidades planctónicas (Lewis, 1996).

Los lagos tropicales profundos suelen presentar uno o dos picos de abundancia de fitoplancton que se encuentran aparentemente determinados por cambios en la estructura hidrográfica del lago relacionados a su vez con la radiación, la temperatura y el viento (Payne, 1986; Talling y Lemoalle, 1998). Si el lago es profundo, la reducida circulación que se da en el lago limitará la producción (Lafond *et al.*, 1990) ya que la cantidad de nutrientes será reducida. Esta condición oligotrófica resulta en una baja producción neta a pesar de que la potencial (si existieran condiciones favorables de nutrientes) sería casi tres veces mayor que en zonas templadas.

Con respecto a los organismos que constituyen a la biomasa fotosintética de los lagos tropicales, se han reconocido diferencias importantes entre éstos y los de los lagos templados. Además de presentarse una diversidad menor en las zonas tropicales (Lewis, 1996), existe una diferencia en la distribución de las tallas del fitoplancton, ya que esta característica es la que tiene mayor relevancia con respecto a las características ecológicas de un ambiente como se presenta a continuación.

Importancia Ecológica de la Talla del Fitoplancton

Estudios ecológicos llevados a cabo en estuarios y aguas costeras (Bruno *et al.*, 1983) así como en lagos (Guerrero y Castro, 1997) han demostrado que la distribución de las diferentes tallas de fitoplancton resulta ser un buen indicador de las relaciones ecológicas y la dinámica de las poblaciones fitoplanctónicas, en algunos casos, aún mejor que el estudio de las especies mismas. Esto se debe a la importancia ecológica de la relación área-volumen (A:V) de la célula, lo cual influye en la dinámica del fitoplancton, la tasa de procesos metabólicos (Barnes y Mann, 1991), de crecimiento, reproducción, la obtención de nutrientes, el flujo de energía (Bruno *et al.*, 1983), la depredación y la eficiencia del ecosistema (Guerrero y Castro, 1997).

Las condiciones que se presentan en las distintas épocas en los cuerpos de agua (i.e., estratificación y circulación) no sólo afectan a la biomasa producida y a las especies; diversos estudios han mostrado (ver Tabla 1) que las características físicas pueden favorecer diferentes tallas de fitoplancton. De hecho, existen relaciones claras entre la talla del fitoplancton y el ecosistema como las que se presentan a continuación.

Tabla 1. Características ecológicas del fitoplancton determinadas por la talla. [Talla pequeña (Small <2 μm) y talla grande (Large >2 μm)]. Los signos +/- indican una característica mayor o menor en relación a la otra talla.

Característica	S	L	Nota	Referencia
<i>Área de exposición en relación con el volumen</i>	+	-		Lafond <i>et al.</i> , 1990.
<i>Absorción de Nutrimientos</i>	+	-		Lafond <i>et al.</i> , 1990.
<i>Cantidad de nutrientes necesarios</i>	-	+		Frenette <i>et al.</i> , 1994.
<i>Tasa de producción-biomasa</i>	+	-	Sobre todo en lagos oligotróficos	Watson y Kalff, 1981; Craig 1984 y Stockner 1987, todos citados por Lafond <i>et al.</i> , 1990.
<i>Favorecidos en aguas en movimiento</i>	-	+		Wetzel, 2001; Waite y Thompson, 1992.
<i>Favorecido en aguas tranquilas</i>	+	-		Wetzel, 2001; Waite y Thompson, 1992.
<i>Tasa de flotabilidad</i>	+	-	Puede variar dependiendo de la cantidad de luz.	Wetzel, 2001; Waite y Thompson, 1992.
<i>Favorecido en ambientes con "estrés"</i>	+	-	Se le puede considerar a "estrés": elevadas temperaturas, acidificación y alta salinidad, entre otras	Guerrero y Castro, 1997; Margalef, 1983.
<i>Tasas de reproducción</i>	+	-		Bruno <i>et al.</i> , 1983; Zafar 1986.
<i>Tasa de respiración</i>	+	-		Lally y Parsons, 2000.
<i>Tasa de liberación de N</i>	+	-		Lally y Parsons, 2000
<i>Cantidad de luz que satura su fotosíntesis</i>	-	+	Saturación de fotosíntesis o punto máximo de la capacidad cuantitativa de sus fotosistemas	Frenette <i>et al.</i> , 1996
<i>Tolerancia a la variación de la radiación</i>	+	-		Frenette <i>et al.</i> , 1996

Otras características ecológicas del fitoplancton que están determinadas por la talla son las relaciones entre la presa y el depredador y la tasa de transferencia en la cadena trófica (Kim y Chang, 1992; Ross y Munawar, 1981).

Los intervalos propuestos en los que se subdividen las diferentes tallas del plancton se han definido convencionalmente; sin embargo, las tallas varían dependiendo del autor y del estudio en cuestión. En el presente estudio se utilizarán las propuestas por Barnes y Mann (1991), ya que es la clasificación que se ha utilizado en otros estudios de lagos oligotróficos (Frenette *et al.*, 1994 y 1996; Beaty y Parker, 1995).

Tabla 2. Clasificación del plancton por talla (Barnes y Mann 1991)

Denominación	Talla (μm)
Microplancton	20-200
Nanoplancton	2-20
Picoplancton	0.2-2

De acuerdo a esta clasificación, en el presente estudio se considera al picofitoplancton (i.e., $<2\mu\text{m}$ y $>0.45\mu\text{m}$) como el fitoplancton de talla "pequeña" ("small phytoplankton") y al fitoplancton $>2\mu\text{m}$ como el fitoplancton de talla "grande" ("large phytoplankton"). Este procedimiento de dividir al fitoplancton en tallas con una relevancia ecológica es lo que se conoce como fraccionamiento celular.

De gran importancia es el papel del fraccionamiento celular como base para el estudio de los flujos de carbono biogénico en los ecosistemas acuáticos (i.e., la transferencia de energía en el ecosistema). Legendre (1999) realizó un trabajo en

el cual muestra que, dependiendo de la talla de fitoplancton, el carbono biogénico toma una de las siguientes cinco rutas posibles: 1) hundimiento del plancton no consumido hacia el fondo del lago, 2) herbivoría o cadena trófica tradicional, 3) multivoría (i.e herbivoría y cadenas tróficas microbianas conjuntas), 4) cadenas alimenticias microbianas, dominada por la depredación de microbios y 5) circuito microbiano (i.e., "microbial loop"). Para realizar este modelo y aplicarlo a ecosistemas lacustres, el autor utiliza variables que tienen relación directa con el tamaño de los organismos como: aportación de cada talla de fitoplancton a la producción primaria total y el acoplamiento de la talla con la depredación.

V HIPÓTESIS, OBJETIVOS Y META

Las preguntas planteadas para analizar los patrones y variabilidad temporal de la clorofila "a" total y fraccionada y las rutas de flujo del carbono biogénico (C_{BIO}) en la columna de agua del lago Alchichica, un lago tropical monomítico cálido, se basaron en:

a) que las variaciones cuantitativas espacio-temporales de la biomasa de los productores primarios de un lago expresada como clorofila "a", base de la cadena trófica de un ecosistema, están íntimamente ligadas con las condiciones ambientales y la dinámica temporal del lago, y

b) que las variaciones cualitativas expresadas a través del fraccionamiento celular (i.e. tallas) proporcionan una visión de las cadenas tróficas predominantes y el destino del carbono biogénico en un lago.

La primera interrogante planteada fue el reconocer la magnitud, distribución vertical y variación temporal que presenta la biomasa del fitoplancton expresado como clorofila "a" en el perfil vertical de la zona limnética (i.e., pelágica) de Alchichica. De ésta se derivaron dos hipótesis:

H1- La biomasa fitoplanctónica será mayor durante la época de circulación, ya que es en ésta cuando los nutrientes remineralizados en el hipolimnion son puestos a disposición en toda la columna de agua. La biomasa fitoplanctónica irá disminuyendo conforme se avanza en la estratificación debido a que los nutrientes se irán agotando (i.e., fase de agua turbia a fase de agua clara).

H2- La distribución del fitoplancton durante la época de circulación será homogénea en la vertical, mientras que durante la época de estratificación la distribución vertical de la clorofila se concentrará en su mayoría en la región donde

se reúnan las condiciones propicias de luz y nutrimentos, es decir entre el tope y la porción media –termoclina planar- de la termoclina (i.e. metalimnion).

La segunda interrogante se abocó a reconocer la distribución de la biomasa fitoplanctónica, expresada como clorofila "a" por cada una de las dos tallas, tanto en la vertical como temporalmente. Para contestar estas preguntas, se plantearon las siguientes tres hipótesis:

H3 – En un promedio anual, la talla predominante será la pequeña ($<2\mu\text{m}$), ya que es ésta la que se ha observado domina en los lagos oligotróficos (Lafond *et al.*, 1990; Guerrero y Castro, 1997; Frenette *et al.*, 1994) similares a Alchichica.

H4 -Durante la época de estratificación, las tallas pequeñas ($<2\mu\text{m}$) serán las predominantes, ya que además de poseer mecanismos de flotación, presentan requerimientos bajos de nutrimentos, condiciones predominantes durante esta época. En contraparte, durante la época de mezcla, las tallas grandes ($>2\mu\text{m}$) serán favorecidas porque durante la circulación las tasas de sedimentación disminuyen y la disponibilidad de nutrimentos aumenta.

H5-En cuanto a la distribución vertical, durante la circulación se espera que la talla grande ($>2\mu\text{m}$) -que será la predominante- se distribuya en forma homogénea. Por otra parte, la talla pequeña ($>2\mu\text{m}$) –que será la predominante durante la estratificación- se concentrará principalmente en el metalimnion, donde confluyen iluminación y nutrimentos.

La última interrogante se planteó para estimar, con base en el modelo de Legendre (1999), la principal ruta que sigue el carbono biogénico producido en Alchichica. Con este fin se planteó la siguiente hipótesis.

H6- La ruta principal del carbono en el lago será a través del circuito microbiano es decir, el reciclamiento de los nutrientes en la zona eufótica (i.e. producción

reciclada) ya que la talla predominante en el lago será la pequeña ($<2\mu\text{m}$). Sólo durante la época de circulación, cuando predominan las tallas grandes ($>2\mu\text{m}$), la ruta principal del carbono será la sedimentación y más tarde su remineralización en el fondo del lago.

Con base en lo anterior, los objetivos particulares de este estudio fueron:

- a) el reconocer la aportación de cada una de las dos fracciones de talla del fitoplancton (i.e. pequeña y grande) a la biomasa total expresada como concentración de clorofila "a", así como su variación en tiempo y en el perfil vertical;
- b) relacionar esta variación con la hidrodinámica del lago expresada a través de perfiles de temperatura, oxígeno disuelto y luz (i.e., PAR);
- c) con base en la estimación cruda de la producción primaria del lago (i.e., cambios de biomasa fitoplanctónica en el tiempo) y siguiendo el criterio de Tremblay y Legendre (1999, 1994), determinar la ruta principal que sigue el carbono biogénico en este lago en general y su variación temporal.

Para cumplir con este objetivo, se plantearon las siguientes metas:

- 1 Evaluar la concentración de la clorofila "a" a lo largo de la columna de agua del lago Alchichica y su variación temporal.
- 2 Evaluar el porcentaje de contribución de dos fracciones de tallas del fitoplancton (i.e., pequeña $<2\mu\text{m}$ y grande $>2\mu\text{m}$) a la biomasa fitoplanctónica total.
- 3 Estimar la zona eufótica (i.e., Z_{EU} , 1% del PAR) y la zona de mezcla (i.e., Z_{MIX}), con base en los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto y relacionarlas con la distribución y variación de la clorofila "a" total y por tallas.

- 4 Estimar de forma cruda (Vollenweider, 1974) la producción primaria del lago y relacionar esta producción con la biomasa presente y deducir la exportación potencial (i.e., sedimentación, depredación o advección, Tremblay y Legendre, 1994) del lago a lo largo del tiempo.
- 5 Sugerir la principal ruta que sigue el carbono biogénico en este lago con base en la talla predominante de acuerdo al modelo de Legendre (1999).

VI DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Lago Alchichica

El lago Alchichica se localiza en la cuenca endorreica Oriental (4982 km²) en el extremo SE del Altiplano Mexicano (19° 24' N, 97° 24' W, 2300 m.s.n.m.), entre los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Alcocer *et al.*, 2001). Alchichica es el mayor de seis lagos "maars" o lagos cráter que se localizan en esta zona, los cuales son conocidos localmente como "axalapazcos" (Arredondo *et al.*, 1984). Esta región se originó hace aproximadamente un millón de años durante el Cuaternario (Gasca, 1981).

Este lago es el más profundo –conocido– de México con una profundidad máxima de 64m y una profundidad media de 38.55 m (Alcocer *et al.*, 2001); su forma es circular (diámetro de 1733 m), con un área de 1.81 km² y un perímetro de 5.06 km; la zona litoral presenta una pendiente pronunciada (Arredondo *et al.*, 1983). Sus aguas provienen principalmente del manto freático y en menor proporción de la lluvia. Alchichica presenta aguas hiposalinas (i.e. $\approx 8.5\text{g/l}$, predominantemente sodio, cloro, bicarbonatos y carbonatos) con pH básico (aprox. 9 ± 0.1) (Alcocer *et al.*, 1993, Vilaclara *et al.*, 1993, citado por Alcocer *et al.*, 2001).

A pesar de encontrarse en latitud tropical (19°24'N), el clima es templado seco debido a su elevada altitud. La temperatura media es de 12.9°C (Alcocer *et al.*, 2001). Presenta dos épocas climáticas bien definidas; un verano caracterizado por lluvias y las temperaturas más altas (14.5-15.4°C) y el invierno, tiempo de secas y temperaturas bajas (9.2-13°C). Durante casi todo el año la evaporación es alta y la precipitación media anual es menor a 400 mm. Esta zona de alta

evaporación y a ridez, llamada Los Llanos de San Juan, puede ser considerada como un desierto frío (Alcocer, 2001).

Alchichica es un lago monomítico cálido tropical. La época de mezcla comprende los meses de enero a marzo. La estratificación se extiende al resto del año (Alcocer *et al.*, 2001).

Alchichica es un lago oligotrófico, con concentraciones de clorofila "a" generalmente bajas, con un valor promedio en la columna de agua inferior a 5 μg de clorofila "a" L^{-1} (Margalef, 1983) la mayor parte del año. La zona fótica (i.e., $\geq 1\%$ PAR) varía entre 15 y 35 m (Oliva *et al.* 2001).

Se han registrado 19 especies de fitoplancton, siendo las diatomeas las mejor representadas en cuanto a riqueza específica. Durante el mes de enero, aproximadamente, se genera un florecimiento de éstas en toda la columna de agua registrando los valores más altos de clorofila "a" en el año (Lugo *et al.* 1999). Por otra parte, durante el mes de mayo se presenta un florecimiento de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia spumigena* (Oliva *et al.* 2001).

Dominan el zooplancton dos especies de protozoarios; *Bodo caudatus* (flagelado) y *Cyclidium glaucoma* (ciliado) (Lugo 1993) así como dos especies de rotíferos (*Brachionus rotundiformis* y *Hexarthra jenkiniae*), y una especie de copépodo (*Leptodiptomus novamexicanus*), cuya distribución temporal varía durante el año siendo más abundante después de los florecimientos de diatomeas y cianofíceas (Lugo *et al.*, 1999).

La biota animal superior de este lago está compuesta por dos especies endémicas; el pez *Poblana alchichica* (Atherinidae) (Buen, 1945) y el "ajolote" *Ambystoma taylorii* (Amphibia, Ambystomidae) (Brandon, 1981).

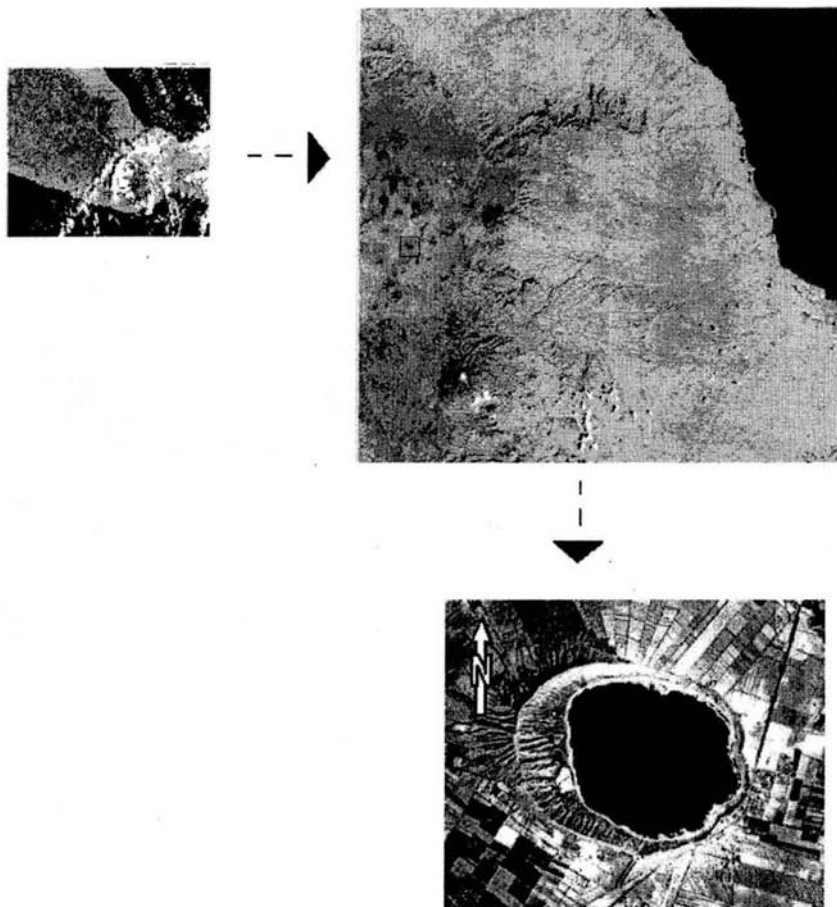


Figura 1. Imagen de satélite y aérea del lago Alchichica

VII METODOLOGÍA

Trabajo de Campo: Para evaluar la concentración de la clorofila "a" a largo de la columna de agua del lago Alchichica así como su variación temporal, se realizaron muestreos mensuales a lo largo de un periodo de dos años consecutivos (2001 y 2002), en total se realizaron 23 muestreos. Se registraron perfiles de temperatura, oxígeno disuelto (OD) y radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) con la finalidad de estimar la zona eufótica (i.e., Z_{EU} , 1% del PAR) y la zona de mezcla (i.e., Z_{MIX}), así como perfiles de fluorescencia en vivo para estimar las variaciones en la distribución de la clorofila "a" en la columna de agua. Las dos primeras variables se midieron con ayuda de un sistema de monitoreo de calidad de agua Hydrolab DS4/SVR4 (discretización= 1m); para evaluar las dos últimas variables se empleó un perfilador de fluorescencia natural Biospherical PNF-300 (discretización = 1 seg). A partir de estos perfiles se escogieron 10 profundidades de muestreo que mejor representaran la distribución de la clorofila "a". En estas profundidades, se tomaron las muestras de agua con una botella muestreadora tipo Niskin con una capacidad de 1.5 litros. Se obtuvieron 500 ml de muestra de cada profundidad para el posterior análisis de clorofila "a". Las muestras se etiquetaron y se transportaron al laboratorio en frascos oscuros y en refrigeración.

Trabajo de Laboratorio: Para la evaluación de la concentración de clorofila "a" total, 50 ml de cada muestra fueron filtrados a través de un filtro GF/F con apertura de poro de $0.45\mu\text{m}$. Otro volumen equivalente se filtró primero a través de un filtro TTP con apertura de poro de $2\mu\text{m}$ y posteriormente, a través de uno GF/F con apertura de poro de $0.45\mu\text{m}$. La clorofila retenida en el primero correspondió al fitoplancton de talla "grande" ($>2\mu\text{m}$) mientras que la que pasó a través del primero pero fue retenida en el segundo, correspondió al fitoplancton de talla "pequeña" – picofitoplancton- ($<2\mu\text{m}$). Esto se realizó con la finalidad de evaluar el porcentaje de contribución de las dos fracciones de tallas del fitoplancton a la biomasa fitoplanctónica total.

Posteriormente, se extrajo la clorofila de estos filtros con acetona al 90% durante un periodo mayor a 12 y menor de 24 horas en oscuridad y refrigeración. La clorofila extraída se leyó en un fluorómetro digital Turner Designs 10-AU. El fluorómetro se calibró para proporcionar una resolución alta en sacrificio de un menor rango de detección (se calibró en el rango más bajo de concentración, útil para aguas oligotróficas como es el caso de Alchichica). En algunas ocasiones las muestras tuvieron que ser diluidas con acetona para poder ser leídas dentro del rango de detección. Posteriormente, las lecturas se convirtieron a $\mu\text{g Chla.L}^{-1}$ utilizando el algoritmo de la Eq. 1, indicada en el método 445.0 (United States Environmental Protection Agency, National Exposure Research Laboratory, Cincinnati, OH). Cabe hacer notar que este método fue específicamente diseñado para utilizar el fluorómetro Turner Designs 10-AU.

$$C_{s,u} = \frac{(C_{e,u}) (\text{volumen extraído (l)}) (FD)}{\text{volumen muestreado (l)}} \quad \text{Ecuación 1.}$$

C_{s,u}= concentración de clorofila "a" ($\mu\text{g L}^{-1}$) en toda la muestra de agua

C_{e,u}= concentración de clorofila "a" ($\mu\text{g L}^{-1}$) no corregida en la solución extraída y analizada.

Volumen extraído = volumen (L) de la extracción antes de ser diluida

FD = factor de dilución

Volumen muestreado = volumen (L) de toda la muestra de agua

Trabajo de Escritorio: las concentraciones de clorofila "a" totales y fraccionadas se arreglaron de forma tabular –con relación a la profundidad (renglones) y tiempo (columnas) al igual que los de temperatura, oxígeno disuelto y PAR-. Para cada variable se elaboró una gráfica tiempo-profundidad- variable utilizando el programa Surfer versión 7.0. Con base en los diagramas tiempo-profundidad de isotermas se delimitaron las zonas del epi, meta e hipolimnion en la columna de agua, según el criterio en el cual se considera que la región donde se encuentra la termoclina

corresponden al metalimnion, la capa superior a éste el epilimnion y la inferior el hipolimnion. A partir de los diagramas tiempo-profundidad de isopletras de oxígeno y de isopletras PAR se estimó Z_{EU} junto con Z_{MIX} y se relacionaron con la distribución y variación de la clorofila "a" total y por tallas.

Posteriormente, se graficó la biomasa de las distintas tallas del fitoplancton por separado (diagramas tiempo-profundidad isopletras de concentración de clorofila "a") y se calculó la aportación (en porcentaje) de cada una de ellas a la biomasa total en todo el lago y en cada capa (epilimnion, metalimnion e hipolimnion).

A continuación se realizó una integración de los valores de clorofila "a" a lo largo de la columna de agua midiendo el área bajo la curva de distribución de clorofila en profundidad de acuerdo al método propuesto por Lind (1979); de esta forma se obtuvo el valor integrado de clorofila por metro cuadrado. Con estos valores se hicieron gráficas y se realizaron las estimaciones de la producción primaria a partir de calcular las diferencias de este valor integrado mes con mes según el método de Vollenweider (1974).

Cabe mencionar que para conocer la producción primaria calculada se requiere que los lapsos entre lectura y lectura de biomasa sean muy próximos (de días o una semana); ya que los muestreos en este estudio fueron realizados cada 30 días aproximadamente, los cálculos deben considerarse meras estimaciones gruesas. Con los valores de producción y biomasa integrada se obtuvieron razones entre lo producido y lo medido en un determinado tiempo, con esto, se dedujo la exportación potencial (i.e., sedimentación, depredación o advección) del lago en cada fecha de muestreo según el método sugerido por Tremblay y Legendre (1994). Finalmente, con los resultados obtenidos se dedujo la ruta principal del carbono biogénico según el método propuesto por Legendre (1999).

Para complementar el estudio se realizaron análisis estadísticos ANOVA y de regresión múltiple para relacionar las variables (OD, temperatura, PAR, profundidad y día) con las concentraciones de clorofila "a" total y por talla. Los resultados se darán a una significancia de 0.005. Lo anterior con el fin de comprobar que cada talla responde de una forma diferente a estas variables ambientales.

VIII RESULTADOS

1. Variables ambientales

Los perfiles de temperatura y de oxígeno disuelto se emplearon para definir Z_{MIX} , por otro lado, la PAR se utilizó para definir Z_{EU} .

1.1 Temperatura

La temperatura promedio en los dos años de estudio presentó una variación reducida con $15.8 \pm 1.4^\circ\text{C}$ ($15.8 \pm 1.46^\circ\text{C}$ en el 2001 y $16.1 \pm 1.6^\circ\text{C}$ en el 2002), característica de los lagos tropicales. Con base en los perfiles de temperatura se distinguen dos periodos definidos: el de circulación, durante el cual la temperatura se mantuvo homogénea a lo largo de la columna de agua y el de estratificación en el cual existen diferencias verticales en la temperatura del agua con la formación de una termoclina. Entre ambos periodos se reconocen fases de transición (Fig. 3). Al finalizar la circulación el lago se estratifica, descendiendo la temperatura paulatinamente desde la superficie hasta la termoclina; a este periodo se le denominará en lo sucesivo estratificación temprana. Conforme se acerca fin de año y la temperatura desciende, la termoclina se profundiza y debilita progresivamente hasta eventualmente romperse y dar paso a la circulación. Este periodo se denominará en lo sucesivo estratificación tardía.

Los resultados de ambos años fueron similares para la capa del fondo – de los 57 a los 62m- ($14.5 \pm 1.7^\circ\text{C}$ en 2001 y $14.7 \pm 0.0^\circ\text{C}$ en 2002). En cuanto a la capa superficial -0 a 5m- también presentó valores promedio casi idénticos con $17.4 \pm 1.7^\circ\text{C}$ en ambos años. Las temperaturas menores de superficie se registraron entre enero y febrero y las más elevadas en mayo.

Durante la época de circulación la columna de agua se mantuvo mezclada con temperatura homogénea. En 2001 la circulación inició en enero y se extendió

hasta finales de marzo ($14.8 \pm 0.3^\circ\text{C}$; diferencia mínima de temperatura en la columna de agua de 1°C y una máxima de 1.2°C). En el 2002, la circulación inició en el mes de enero y finalizó en marzo ($14.5 \pm 2.2^\circ\text{C}$, diferencia de temperaturas durante todo el periodo de 0.5°C).

La época de estratificación en 2001 comenzó en marzo y terminó en diciembre ($15.62 \pm 1.2^\circ\text{C}$, diferencia de temperatura máxima en la vertical, 6.7°C durante la estratificación temprana y una mínima de 1°C en estratificación tardía). En el 2002, la época de estratificación dio inicio en marzo y se prolongó hasta diciembre ($16.3 \pm 1.67^\circ\text{C}$, diferencia máxima de temperatura 5.1°C , en la estratificación temprana, y la mínima 1.3°C en la tardía).

A partir de estas variaciones de temperatura en la vertical se definió la termoclina, la cual se forma durante el transcurso de la estratificación temprana entre los 10 y 20 m aproximadamente en ambos años; ésta se profundiza hasta llegar a los 30m y 35m durante la estratificación tardía de 2001 y 2002 respectivamente. En 2001 la termoclina tuvo un ancho de 10m en sus inicios y alcanzó los 20m a partir de mayo y hasta septiembre, a partir de ahí, la termoclina disminuye su grosor hasta llegar a tener 5m en diciembre. En el 2002 la termoclina inició en marzo con un ancho de 10m y se engrosó hasta tener 15m en junio y luego disminuyó hasta 5m en noviembre, justo antes de la circulación.

La termoclina definió tres capas o estratos del lago: el epilimnion (sobre termoclina), el metalimnion (donde se presenta la termoclina) y el hipolimnion (por debajo de la termoclina). En el año 2001 el epilimnion dio inicio como una capa delgada de aproximadamente 10m de anchura que comienza a engrosarse a partir de agosto y llega hasta una profundidad de 30m justo antes del periodo de circulación del lago (diciembre). Lo mismo sucedió en el 2002, comenzó a engrosarse desde agosto y alcanzó los 35m a mediados de diciembre. Finalmente, con relación al hipolimnion, a principios del 2001 éste abarcaba de los 20m y hasta el fondo (42m de ancho), para posteriormente irse adelgazando conforme la

estratificación se fue estableciendo, llegando a reducirse a la capa de los 30m de profundidad hasta el fondo (32m de ancho) a partir de septiembre y hasta noviembre. En el 2002, el hipolimnion se comportó de forma muy similar, comenzando a partir de los 20m (42m de ancho) a inicios de la estratificación, adelgazándose a los 30m de profundidad en septiembre y llegando a los casi 35m (27m de ancho) durante mes de octubre y hasta finales de la estratificación en diciembre.

Al observar el gradiente de temperatura en la termoclina (Fig. 3) se puede ver que éste aumenta conforme avanza de la estratificación temprana al establecimiento de la estratificación para volver a disminuir al acercarse la circulación durante la estratificación tardía. En el 2001 se presentó una diferencia en cuanto a este gradiente progresivo, en agosto disminuyó la diferencia para luego seguir aumentando hasta finales de la estratificación bien establecida.

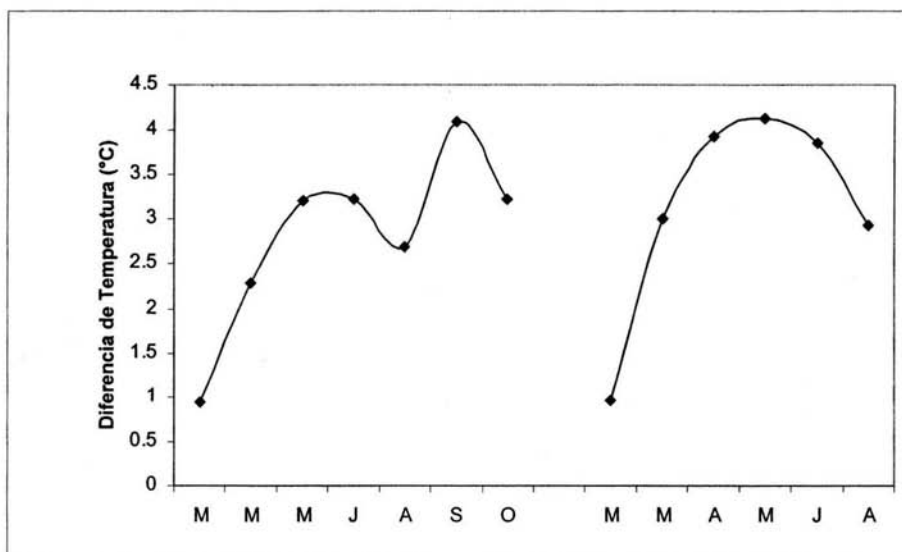


Figura 2. Variación en la diferencia máxima de temperatura en la termoclina en el año 2001 y 2002.

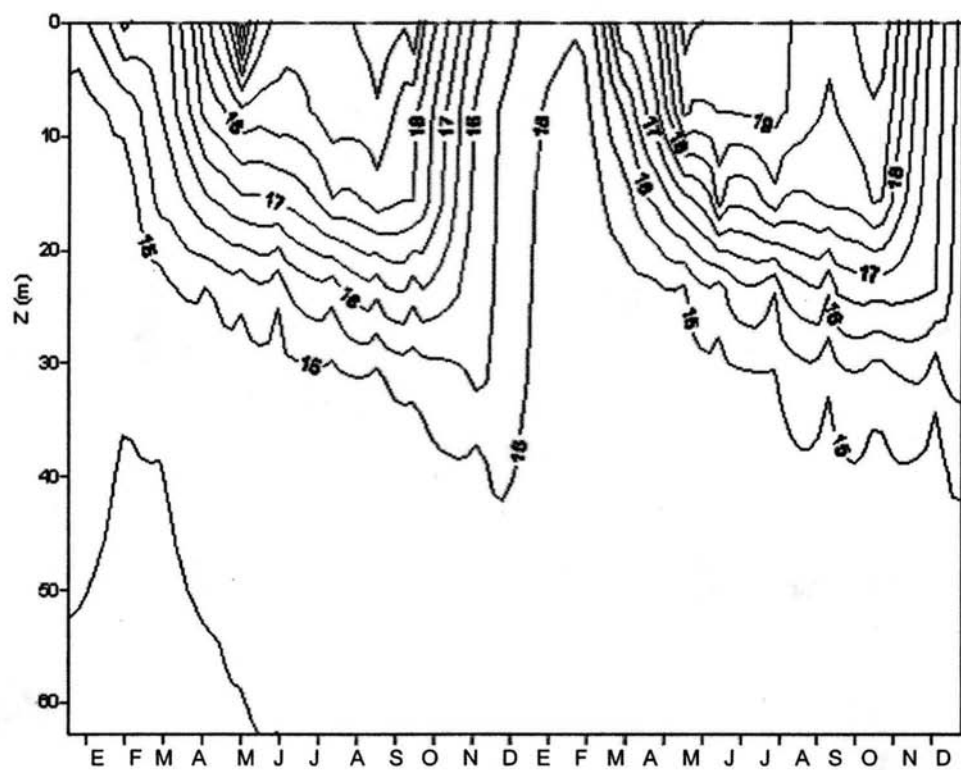


Figura 3. Temperatura ($^{\circ}\text{C}$) durante 2001-2002

1.2 Oxígeno Disuelto (OD)

La concentración de OD en la columna de agua de Alchichica fluctuó vertical y temporalmente (Fig. 4) desde un máximo de 137% de saturación en la superficie hasta la formación de condiciones anóxicas en el hipolimnion. El promedio global fue de $54.9 \pm 38.4\%$.

Durante el 2001, el OD se registró entre 0 y 112%, con un promedio de $53.1 \pm 40\%$. Se encontraron concentraciones máximas de sobresaturación en superficie –primeros metros- durante mayo (112%) y concentraciones de anoxia (0%) en el hipolimnion a principios de enero del 2001 y posteriormente de mayo a noviembre. En el primer caso, se encontró una zona anóxica desde aproximadamente los 48m de profundidad hasta el fondo. El leve gradiente de temperatura ($14.62-14.50^{\circ}\text{C}$) y la presencia de una fuerte oxiclina a la misma profundidad (43m) indicaron que existía un déficit de oxígeno en el fondo y al comenzarse a mezclar el lago, las concentraciones de OD tardaron en homogeneizarse en toda la columna o bien, que el lago todavía no iniciaba totalmente el proceso de mezcla. En el segundo caso, i.e. a partir de mayo, se vuelve a desarrollar una capa anóxica que abarca desde los 59m hasta el fondo (3m) y se incrementa para alcanzar un grosor de 35m (27m al fondo) en septiembre, permaneciendo así hasta noviembre.

Por otra parte, en el año 2002 ($57 \pm 36.7\%$) se encontró nuevamente la región de sobresaturación en mayo en superficie (137%) y condiciones de anoxia (0%) en los meses de junio (de 55m al fondo, grosor de 7m) a diciembre (de 40m al fondo, grosor de 22m). La formación de la capa anóxica en el 2002 dio inicio un mes más tarde que en el 2001.

Durante el periodo de circulación en el 2001 ($55.8 \pm 29.7\%$; 0-97%) el lago presentó una distribución menos homogénea que en el 2002 y presentó valores más bajos ($77.4 \pm 20.6\%$; 36.4-105%).

En la época de estratificación del año 2001 se inició la formación de la oxiclina, las diferencias en las concentraciones de OD empezaron a acentuarse y la oxiclina a pronunciarse ($46.3 \pm 38.6\%$; diferencia máxima de 137% (0-137%)) hacia finales de la estratificación temprana cuando la oxiclina empezó a definirse entre los 10 y 40m de profundidad. Posteriormente comenzó a disminuir su grosor (de casi 40m a finales en estratificación temprana a 15m en la tardía) conforme la capa anóxica fue aumentando. Durante la estratificación bien establecida, se encontró que el epilimnion estuvo con una concentración homogénea y bien oxigenada (100%), situación que se mantuvo mientras éste engrosó paulatinamente conforme se acercó la época de circulación. La época de estratificación del año 2002 ($51.3 \pm 36.6\%$; diferencia máxima de 111.6% durante la estratificación bien establecida) se observó un comportamiento similar respecto a la formación de la oxiclina. Durante este año, la oxiclina también comenzó siendo muy gruesa (casi 40m en mayo y junio) y disminuyó hasta tener tan sólo un par de metros de grosor en noviembre.

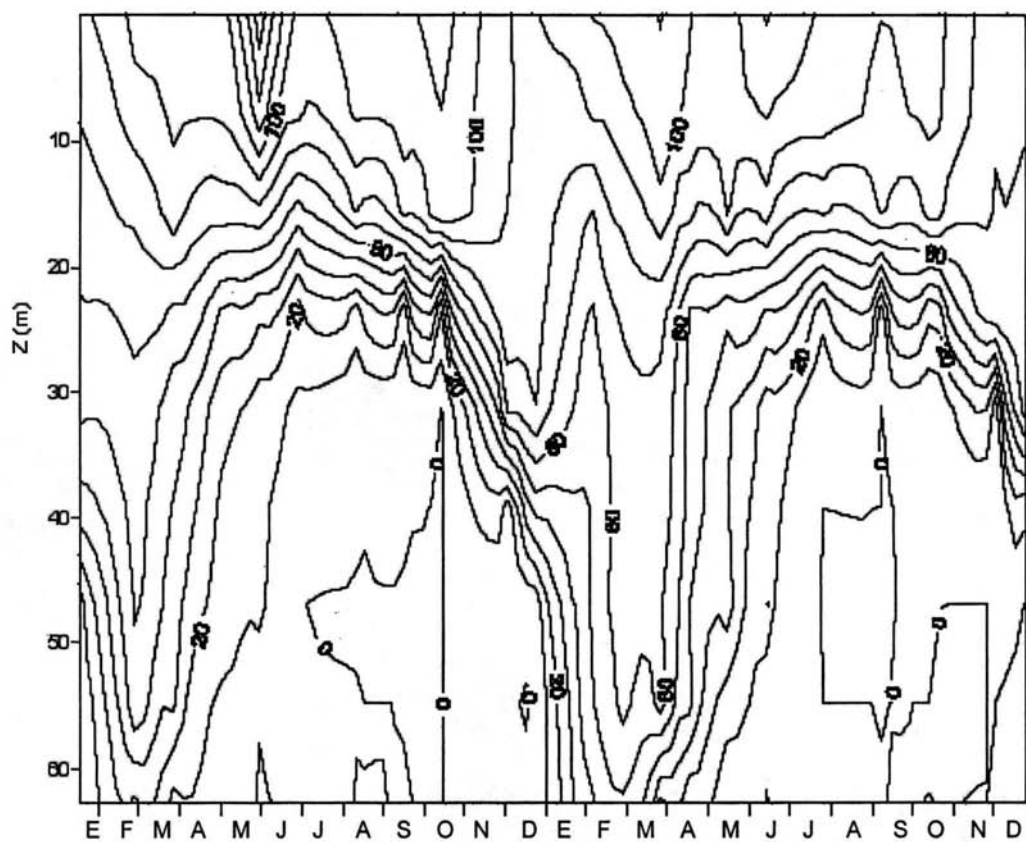


Figura 4. Oxígeno disuelto (%) durante 2001-2002.

1.3 Capa de Mezcla (Z_{MIX})

Durante la estratificación, la capa de agua ubicada sobre la termo y la oxiclina es lo que se consideró la capa de mezcla, esto es, la porción de la columna de agua que permanece mezclada por efecto del viento (Fig. 5). La capa de mezcla se extiende a toda la columna de agua en la época de circulación y tan pronto inicia la estratificación se va reduciendo. Se presentó una gran variación temporal en la profundidad de la capa de mezcla (Fig. 5); como por ejemplo, el engrosamiento repentino de junio a agosto del 2001 y de julio a octubre en 2002.

Existe un fuerte acoplamiento entre la termoclina y la oxiclina; sin embargo se presentaron ligeros desfases (promedio de separación: $4.17 \pm 5.66m$, Fig.5). El desfase máximo entre los valores mayores de ambas clinas alcanzó 16 metros y se presentó durante la estratificación temprana en los meses de marzo y mayo del 2002.

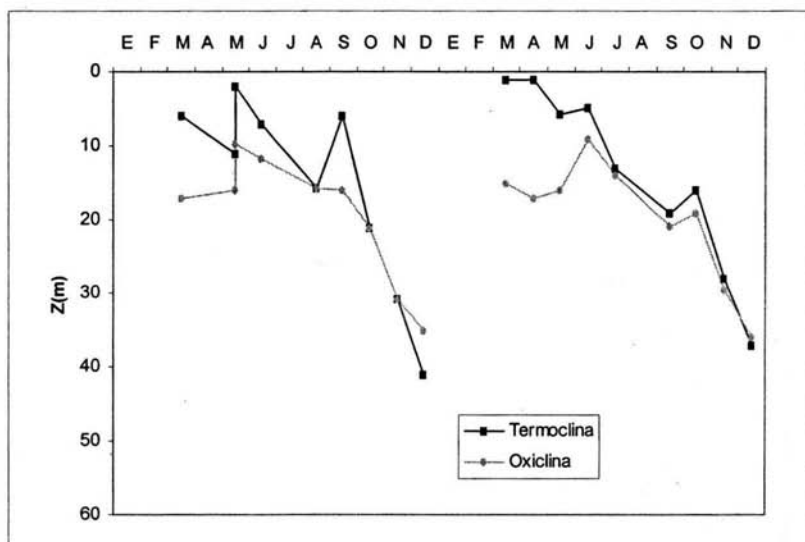


Figura 5. Comparación entre los cambios de la termoclina y la oxiclina en 2001 y 2002.

1.4. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) y zona fótica (Z_{EU})

Z_{EU} , definida como la profundidad donde se alcanza el 1% de la PAR superficial fue similar en ambos años; ésta promedió $20.8 \pm 6.9\text{m}$ para el 2001 y $20 \pm 5\text{m}$ para el 2002. La Z_{EU} más amplia registrada fue de 38.2m para 2001 y de 32.5m en 2002 presentes en la estratificación tardía; la mínima fue de 13.9m en 2001 y 13.4m en 2002, a inicios del periodo de circulación.

La Z_{EU} fluctuó entre los 14 y los 38m (Fig.6) con valores promedio de $14.2 \pm 0.5\text{m}$ y $16.4 \pm 1.8\text{m}$ en las épocas de circulación (2001 y 2002, respectivamente) y de $22.3 \pm 6.7\text{m}$ y $21.2 \pm 5\text{m}$ en las épocas de estratificación. Estas fluctuaciones dieron lugar a dos fases; una fase de agua clara (FC) de baja producción y alta radiación, y una fase de agua turbia (FT), en la que, por el contrario, se presentó una alta producción primaria y una baja radiación. Esto basado en el modelo PEG de Sommer *et al.*, 1986, modelo que sintetiza la sucesión fitoplanctónica en los lagos en respuesta a la variación en las variables ambientales

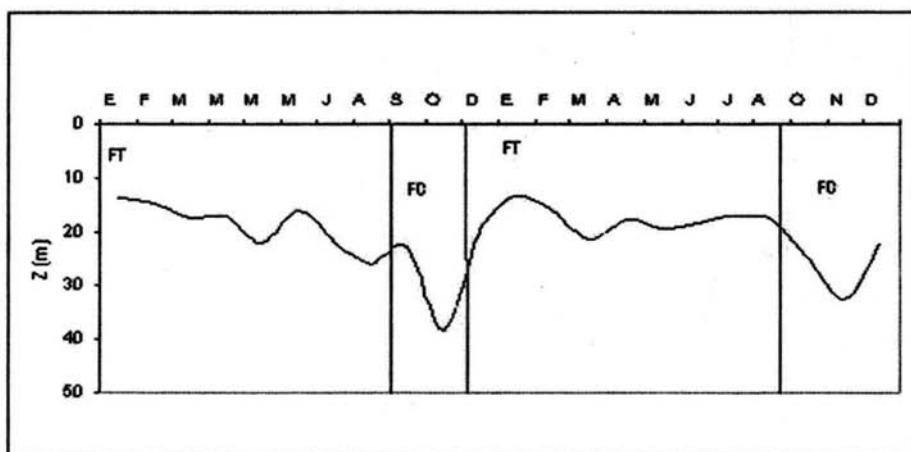


Figura 6. Variaciones del grosor de la Z_{EU} durante los años 2001 y 2002. FC se refiere a la fase clara y FT a la fase turbia. (Z= profundidad)

En general existió un acoplamiento entre la variación de la profundidad de la termoclina (metalimnion) y la variación de la zona fótica. La variación de la zona fótica con respecto a la termoclina (Fig. 7) mostró que el límite inferior de la Z_{EU} se encontró habitualmente entre el tope y la base de la termoclina.

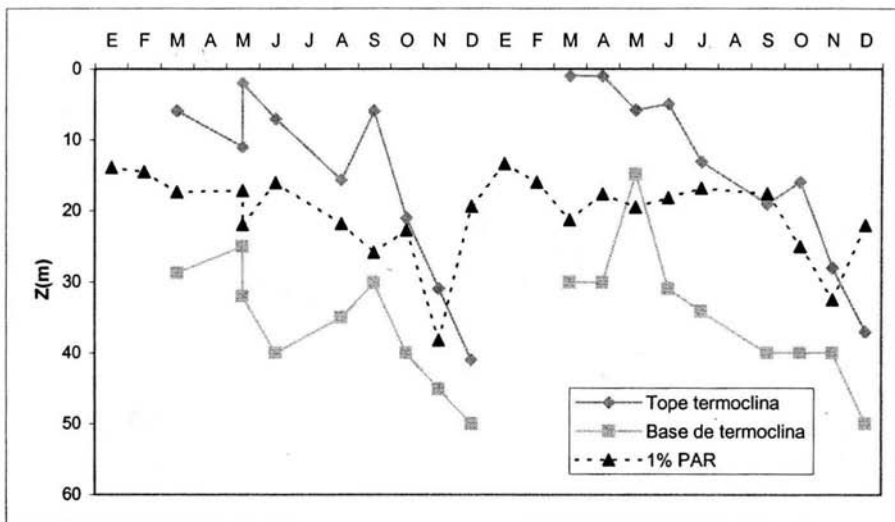


Figura 7. Cambio del grosor de la Z_{EU} (1% PAR) con respecto al tope y base de la termoclina en los años 2001 y 2002. (Z = profundidad).

2. Biomasa Fitoplanctónica

El análisis del comportamiento de la biomasa fotosintética expresada como clorofila "a" -total y fraccionada- se realizó siguiendo la división vertical (i.e. epi – Z_{EU} y Z_{MIX} -, meta e hipolimnion) y temporal (circulación, estratificación temprana, bien establecida y tardía) correspondiente a la hidrodinámica característica del lago debido a las implicaciones biológicas que conlleva en la generación de biomasa fitoplanctónica y en la sucesión de tallas de fitoplancton.

2.1 Clorofila "a" total

2.1.1 Clorofila "a" total en columna

La concentración de clorofila "a" mostró variaciones temporales así como en el perfil vertical y presentó una diferencia marcada en las concentraciones de clorofila "a" total reconociéndose una época de concentraciones elevadas asociadas a la circulación del lago y otra de concentraciones bajas presentes en la fase de estratificación (Fig. 9).

El valor promedio de clorofila "a" del lago Alchichica durante los años 2001 y 2002 fue de $3.89 \pm 3.72 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$. El valor promedio de la columna de agua más elevado ocurrió a principios de la circulación ($12.91 \pm 4.37 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) y el más bajo durante la estratificación temprana ($0.79 \pm 0.56 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$), ambos en el 2001. El porcentaje de la desviación estándar con respecto a la media –medida que cuantifica la homogeneidad de la distribución de la clorofila "a" en la columna de agua- indicó que la época más homogénea fue en la circulación (min. 18.64%) y la más heterogénea durante la estratificación temprana (máx. 128.7%).

Durante el año 2001 las concentraciones de clorofila "a" fluctuaron entre $0.12\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ y $18.39\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ con una concentración promedio de $3.03 \pm 0.3\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$. El valor máximo se presentó durante la circulación a 10m de profundidad y el mínimo en la estratificación bien definida a 60m de profundidad. El promedio mensual máximo en este año se encontró en plena circulación durante el mes de enero con $12.91\pm 4.37\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ y el promedio mensual mínimo, durante la estratificación temprana con $0.79\pm 0.56\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$. El porcentaje que representó la desviación estándar con respecto a la media en 2001 mostró homogeneidad a finales del periodo de circulación (31.62%) y heterogeneidad a finales de la estratificación temprana (128.7%) relacionada al florecimiento de cianobacterias presente en los primeros diez metros de profundidad -y que representa el 88.7% de la producción- disminuyendo a valores menores a $1\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ por debajo de esta profundidad.

El comportamiento general de la distribución de la clorofila "a" en la columna de agua durante el 2001 mostró (Fig. 8A) que la concentración de clorofila fue alta y presente en toda la columna de agua (promedio $8.12\pm 5.81\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$; máx. $18.39\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$; mín. $1.8\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) durante el periodo de circulación. Las concentraciones elevadas se deben al florecimiento invernal de diatomeas que se presenta año con año en este lago (Oliva *et al.*, 2001). En abril, durante la estratificación temprana del lago, las concentraciones de clorofila "a" disminuyeron considerablemente encontrándose las concentraciones más elevadas en los primeros 20m ($<1\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$). Esta situación continuó hasta el mes de mayo cuando se observó un valor máximo, equivalente a $12.30\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ en los primeros 10 m; este pico se debió al florecimiento de cianobacterias. A lo largo de la estratificación bien definida, las concentraciones de clorofila "a" fueron bajas ($<5.0\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) reconociéndose un pico de los 25 a los 50m - correspondiente al "máximo profundo de clorofila" (o DCM por sus siglas en inglés, "deep chlorophyll maximum")- alcanzando valores de hasta $5.72\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$.

La concentración de la clorofila "a" en el año 2002 se comportó de forma diferente a 2001 con respecto a la estratificación temprana (Fig. 8B). Al inicio de enero, la circulación del lago propició un aumento en las concentraciones de este pigmento en toda la columna de agua, producto del florecimiento anual de diatomeas. La concentración de clorofila "a" aumentó considerablemente (i.e. de un promedio de $3.22 \pm 1.36 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ en diciembre, a $8.85 \pm 0.65 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ en enero) y se mantuvo durante toda la circulación con un promedio de $7.71 \pm 6.49 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ con un valor máximo de $13.88 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$. Sin embargo, a diferencia del año anterior, en 2002 las concentraciones de clorofila "a" se mantuvieron altas desde la circulación (entre 2.29 y $11.06 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) inclusive durante la estratificación temprana cuando las condiciones generales de oxígeno disuelto y temperatura mostraban una clina en columna de agua. Las concentraciones comenzaron a disminuir hasta principios de mayo, para luego formar a principios de junio un pico cerca de la superficie (0-10m; $>4.5 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) correspondiente al florecimiento de cianobacterias el cual se presentó un mes más tarde que el año anterior. Las concentraciones se mantuvieron bajas ($<4 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) en toda la columna de agua durante la estratificación bien definida presentándose un característico DCM entre los 15 y 20m el cual varió acorde con la profundidad del metalimnion. La concentración de clorofila "a" continuó disminuyendo ($<3 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) desde la estratificación tardía hasta el final del año.

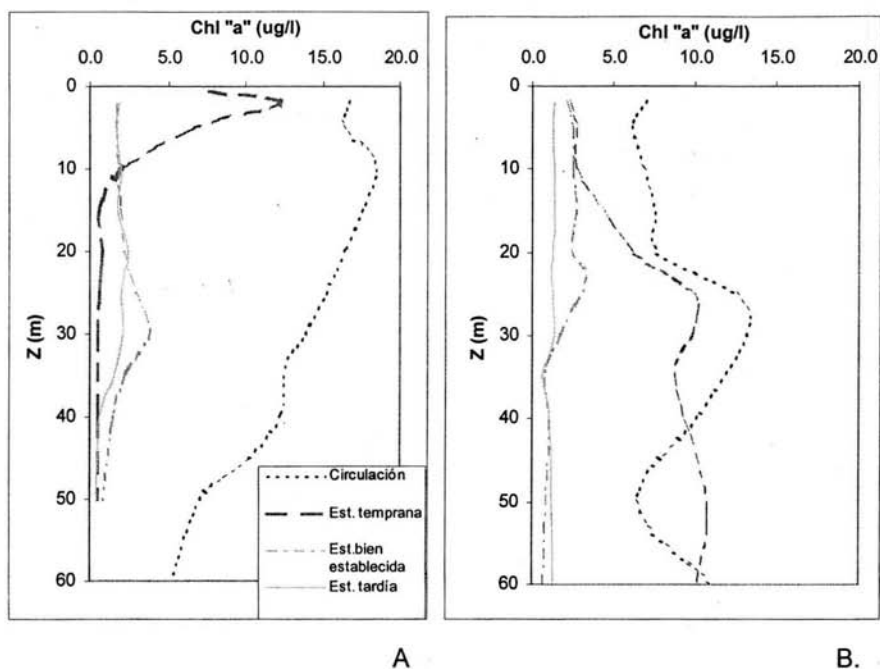


Figura 8. Distribución de la clorofila "a" total en la columna de agua por temporada (circulación, estratificación temprana, bien establecida y tardía) para los años 2001 (A) y 2002 (B). Cada perfil es una fecha de muestreo elegida por ser representativa del comportamiento general de la época.

En general se observó que la clorofila "a" total mantuvo concentraciones altas durante la circulación. A finales de la estratificación temprana (mayo y junio de los años muestreados) se presentó un florecimiento superficial de cianobacterias. Durante la estratificación avanzada se presentó un DCM, como ya se ha mencionado con antelación. A finales de la estratificación, la concentración de clorofila llegó al mínimo.

Alchichica es un lago donde la variación en la concentración de clorofila "a" alcanzó amplios intervalos (máximo intervalo de $18\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$). Mantuvo condiciones oligotróficas durante la época de estratificación ($<5\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) y mesotróficas ($5\text{-}18\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) en la época de circulación.

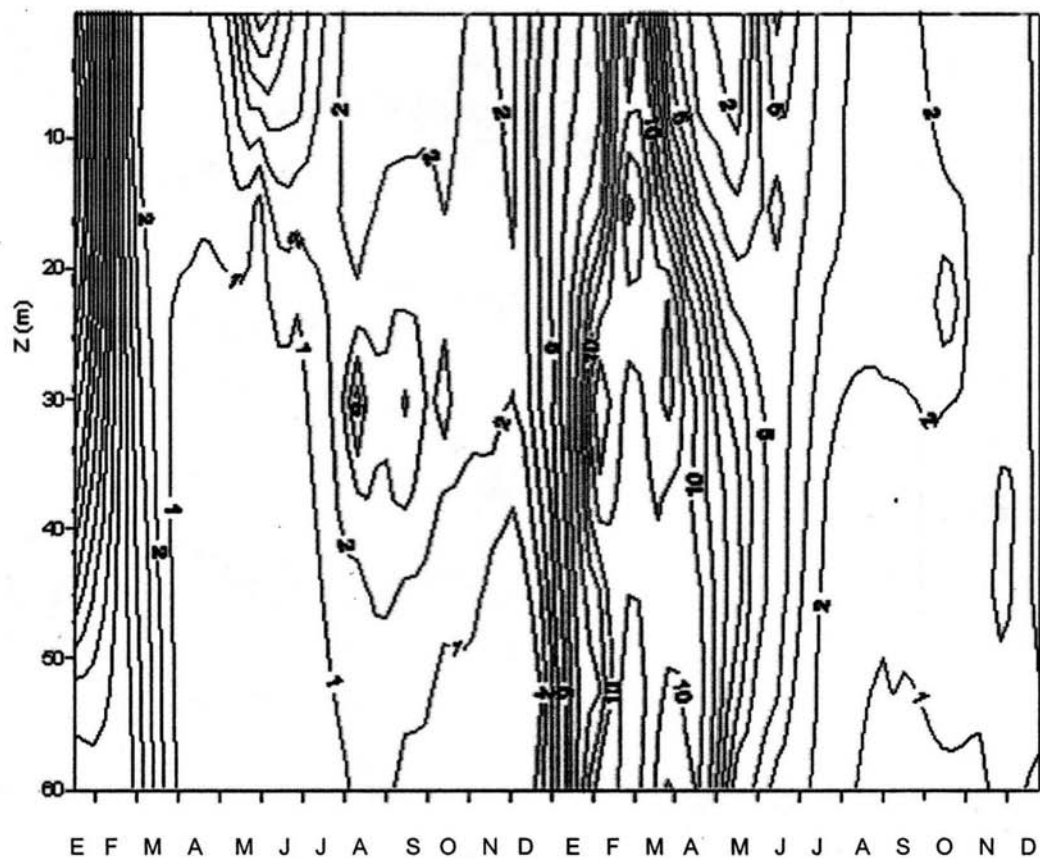


Figura 9.. Concentración de clorofila "a" ($\mu\text{g/l}$) total durante 2001-2001

2.1.2. Clorofila "a" total integrada

Las concentraciones de clorofila "a" integradas (Fig. 10) durante 2001 fluctuaron entre los 31mg Chl a.m⁻² y los 739mg Chl a.m⁻², con un promedio de 163.1±201.2mg Chl a.m⁻². El valor mínimo se presentó en la estratificación temprana con 31mg Chl a.m⁻², lo cual probablemente está asociado con una baja disponibilidad de nutrientes en la columna de agua. El valor máximo se encontró durante la circulación con 781mg Chl a.m⁻²; esta concentración alta se presentó en la época de mezcla en la cual se encuentran condiciones favorables de nutrimentos y turbulencia favoreciendo el típico –de lagos tropicales- florecimiento invernal de diatomeas. A finales del mes de mayo (estratificación temprana) durante el florecimiento de *Nodularia spumigena* la concentración integrada en la columna de agua fue de 108mg Chl a.m⁻². Este valor no representó una diferencia notable con otros meses de estratificación como agosto, septiembre y noviembre en los cuales se alcanzaron valores >100mg Chl a.m⁻², esto se debe a que en la estratificación bien establecida encontramos los DCM, que aunque siguen presentando concentraciones bajas que van disminuyendo aún más conforme avanza la estratificación, son los responsables de que el valor integrado de la columna de agua no sea tan bajo.

Los valores integrados de la clorofila "a" se comportaron diferente durante los dos años. La concentración promedio fue de 291.36±206.64mg Chl a.m⁻² en 2002 con un máximo de 665mg Chl a.m⁻² en la etapa de circulación y un mínimo de 77mg Chl a.m⁻² durante la estratificación tardía, el promedio y el mínimo fueron del doble en 2002 con respecto al registrado en 2001, aunque el máximo fue ligeramente inferior en 2002. Los valores más altos en la época de circulación en ambos años fueron similares; sin embargo, a diferencia del año anterior, éstos no descendieron, sino que se mantuvieron con concentraciones superiores a los 300mg Chl a.m⁻² hasta principios de junio como ya se mencionó anteriormente. A

finales de la estratificación temprana, cuando se presentó el florecimiento de cianobacterias éste alcanzó un valor de 222mg Chl a.m⁻², cifra de casi el doble del año anterior. Durante las etapas de estratificación bien establecida y la tardía los valores fueron similares en ambos años.

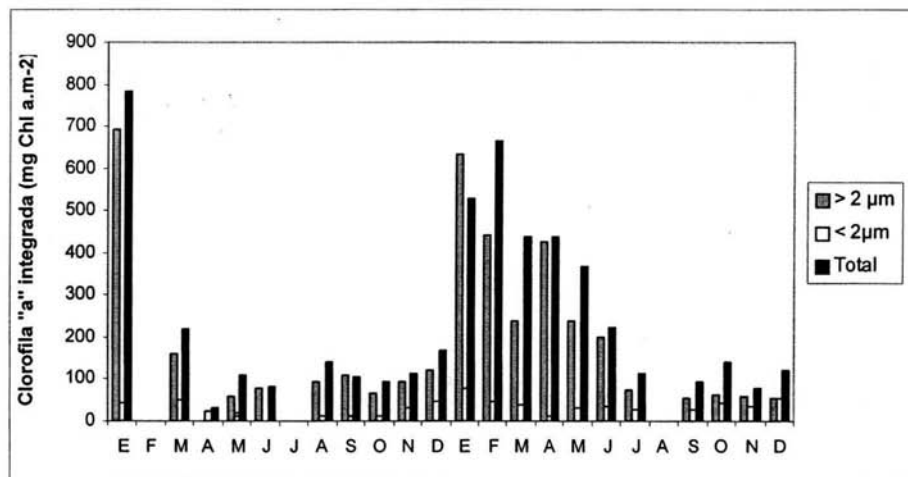


Figura 10. Valores de clorofila "a" integrados en la columna de agua para los años 2001-2002.

Con base en lo anterior, se acepta la hipótesis H1 (*"La biomasa fitoplanctónica será mayor durante la época de circulación, ya que es en ésta cuando los nutrientes remineralizados en el hipolimnion son puestos a disposición en toda la columna de agua. La biomasa fitoplanctónica irá disminuyendo conforme se avanza en la estratificación debido a que los nutrientes se irán agotando (i.e., fase de agua turbia a fase de agua clara)"*) ya que durante la circulación se encontraron los valores máximos de clorofila "a" para ambos años. Al acercarse la etapa de estratificación, la biomasa fitoplanctónica disminuyó. Durante 2002 la producción no disminuyó sino hasta la estratificación bien establecida, a diferencia de 2001 que lo hizo en la estratificación temprana.

Por otra parte, también se aceptó la segunda hipótesis H2 (*"La distribución del fitoplancton durante la época de circulación será homogénea en la vertical, mientras que durante la época de estratificación la distribución vertical de la*

clorofila se concentrará en su mayoría en la región donde se reúnan las condiciones propicias de luz y nutrientes, es decir entre el tope y la porción media –termoclina planar- de la termoclina (i.e. metalimnion)”, ya que la distribución del fitoplancton durante la época de circulación fue homogénea en la vertical y durante la época de estratificación la distribución vertical de la clorofila se concentró en el metalimnion (i.e. DCM).

2.2 Clorofila “a” por talla (fraccionada)

2.2.1 Variación vertical y temporal de la fracción de fitoplancton pequeña (<2µm).

La concentración de clorofila “a” en la talla pequeña fluctuó de 0.03 a 3.12µg Chl a. L⁻¹, con un valor mínimo en la fase de estratificación bien establecida en 2001 (50m) y un máximo durante la fase de estratificación tardía en 2002 (18m). El promedio fue de 0.85±0.52µg Chl a. L⁻¹. La desviación estándar alta con respecto a la media (i.e. 60%) fue indicativo de que esta talla presentó una variación grande en columna de agua en los dos años muestreados (Fig. 13). En general, durante la e estratificación el picofitoplancton se encontró en el epi y metalimnion, siendo muy escaso en el hipolimnion.

Durante el 2001 la fracción pequeña del fitoplancton tuvo un promedio de 0.58±0.5µg Chl a. L⁻¹ donde la concentración máxima fue de 2.63µg Chl a. L⁻¹ durante la fase de estratificación temprana y la mínima de 0.03µg Chl a. L⁻¹ en la fase de estratificación tardía. En el 2002, el promedio en 2002 fue de 0.59±0.5µg Chl a. L⁻¹ con un máximo de 3.11µg Chl a. L⁻¹ en circulación y un mínimo de 0.08µg Chl a. L⁻¹ durante la fase de estratificación tardía. En ambos años, la variación máxima en la columna de agua no superó los 2.3µg Chl a. L⁻¹ (estratificación temprana), sin embargo el porcentaje de la desviación estándar con respecto a la media mostró un valor superior o igual al 30%, con un máximo de variación de 102.9% durante la fase de estratificación bien definida del 2001 y

una variación mínima de 28.3% en la fase de estratificación tardía del 2002 (promedio: $59.8 \pm 23.4\%$). Esta talla presentó la menor aportación a la biomasa total como se menciona más adelante (Fig. 11), pero siguió el mismo patrón de variación vertical y temporal.

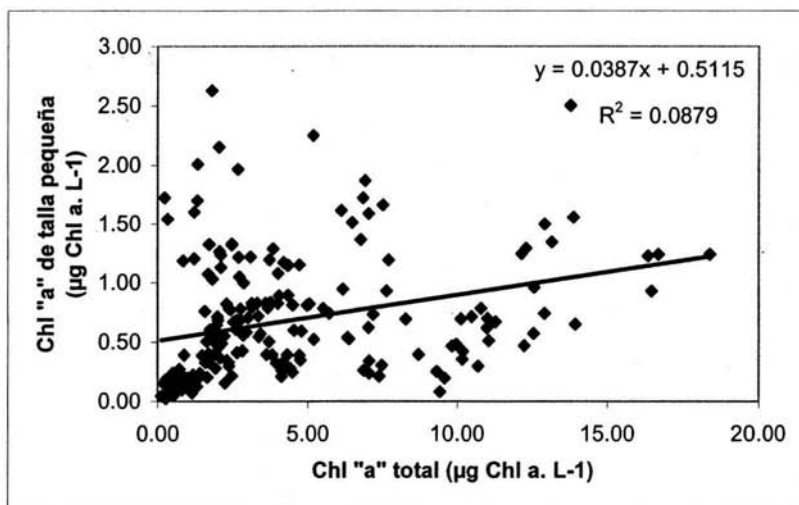


Figura 11. Correlación entre Chl "a" total y Chl "a" correspondiente a la talla pequeña de fitoplancton.

En relación a la distribución en la columna de agua de la clorofila "a" del fitoplancton de talla pequeña en 2001 (Fig.12A), ésta se distribuyó durante el periodo de circulación en toda la columna con valores fluctuando entre 0.34 y $1.24 \mu\text{g Chl a. L}^{-1}$; durante la fase de estratificación temprana la concentración aumentó en los primeros 15 m alcanzando su máximo valor, $2.63 \mu\text{g Chl a. L}^{-1}$. Finalmente, durante las fases de estratificación bien establecida y tardía se encontraron concentraciones bajas (i.e. $\leq 1 \mu\text{g Chl a. L}^{-1}$) concentradas en el metalimnion (DCM) aunque se vio una pequeña tendencia a incrementar la concentración conforme se aproximó el siguiente periodo de circulación.

En el 2002, durante la fase de circulación y con respecto a diciembre de 2001, la clorofila "a" de la talla pequeña continuó aumentando en toda la columna

de agua (Fig. 12B) hasta alcanzar la concentración de picofitoplancton máxima del año. Los valores más elevados se presentaron en los primeros 30m de la columna de agua ($2.5\mu\text{g Chl a. L}^{-1}$; promedio: $1.16\pm 0.72\mu\text{g Chl a. L}^{-1}$). En la fase de estratificación temprana las concentraciones disminuyeron (promedio: $0.61\pm 0.31\mu\text{g Chl a. L}^{-1}$) con máximos a 15m de profundidad. Este patrón se mantuvo en las fases de estratificación bien establecida y tardía con valores $<1.5\mu\text{g Chl a. L}^{-1}$ y DCM. En octubre se presentó un pico entre 10 y 20m con $3.11\mu\text{g Chl a. L}^{-1}$ el cual podría ser explicado por un evento de atelomixis. Al final de la estratificación tardía, las concentraciones tendieron a aumentar al igual que el año pasado. Esta tendencia en ambos años puede atribuirse a que en esta época la termoclina se ha profundizado y es menos pronunciada con lo que la concentración de nutrientes puede aumentar ligeramente y con ello la concentración de la clorofila "a".

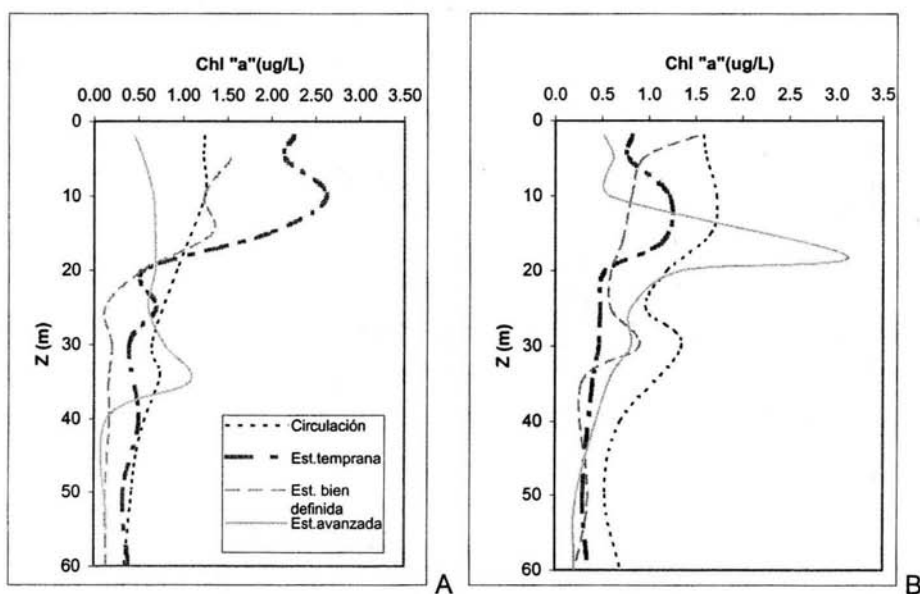


Figura 12. Distribución de la clorofila "a" correspondiente a la talla pequeña de fitoplancton en columna de agua por temporada (circulación, estratificación temprana, bien establecida y tardía) para los años 2001 (A) y 2002 (B). Cada perfil es una fecha de muestreo elegida por ser representativa del comportamiento general de la época.

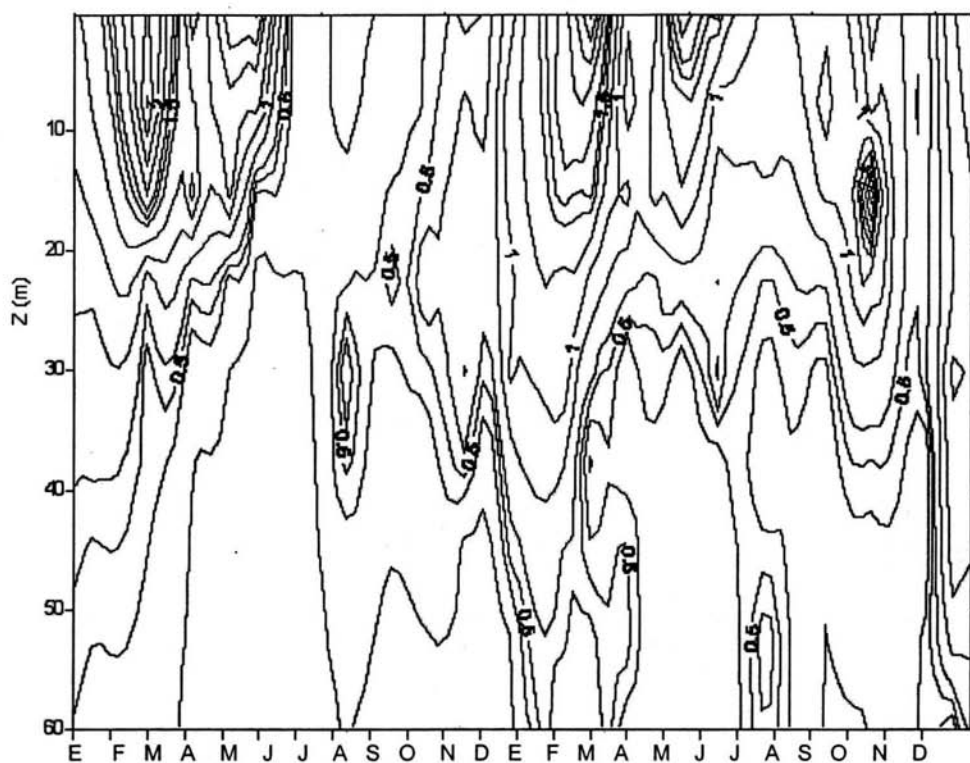


Figura 13. Concentración de clorofila "a" ($\mu\text{g/l}$) correspondiente a la talla pequeña de fitoplancton durante 2001-2001.

2.2.2 Variación vertical y temporal de la fracción de fitoplancton de talla grande (>2 μ m).

La biomasa del fitoplancton de talla grande presentó variaciones importantes durante los años 2001-2002 (Fig.16). El promedio de clorofila "a" medido fue de $3.19 \pm 3.73 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ (valor máximo $18.35 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ en la fase de circulación de 2002; valor mínimo $0.02 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ en la fase de estratificación tardía de 2002). Las variaciones temporales de las concentraciones de clorofila en ambos años fueron altas con una diferencia máxima de $13.19 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ en enero de 2001 y un porcentaje de la desviación estándar con respecto a la media de $54.7 \pm 28.9 \%$.

El promedio en la concentración de clorofila "a" en 2001 fue de $2.59 \pm 3.81 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ con un máximo en la fase de circulación de $18.35 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ y un mínimo en la fase de estratificación temprana de $0.02 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$. El valor promedio en 2002 fue de $3.84 \pm 3.54 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ con valor máximo de $14 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ y mínimo de $0.19 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ durante las fases de circulación y de estratificación tardía, respectivamente.

El valor máximo de concentración de clorofila "a" (> $10 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) se registró en los primeros 45m durante la fase de circulación en 2001. La biomasa de clorofila "a" de la talla grande disminuyó a valores cercanos a cero en la fase de estratificación temprana permaneciendo bajas hasta mayo en donde se generó un aumento a aproximadamente $5 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ en los 15m superficiales, correspondiente al florecimiento de la cianobacteria *Nodularia spumigena*. El perfil de clorofila durante la fase de estratificación bien definida mostró un DCM entre los 20 y los 40m que se mantiene hasta la fase de estratificación tardía con una tendencia a la disminución a partir de septiembre y hasta noviembre (Fig. 14A).

En la fase de circulación de 2002 la concentración de clorofila alcanzó valores máximos con $14.0 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$. Como se mencionó para la clorofila "a"

total, el comportamiento durante la fase de estratificación temprana fue diferente al del año anterior y continuó con la concentración de clorofila alta (promedio de $4.58 \pm 0.98 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) hasta junio. La clorofila "a" disminuyó durante la fase de estratificación bien establecida partir de julio con $1.6 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ y hasta finales de año, presentando concentraciones por debajo de $1 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ en toda la columna de agua (Fig. 14B).

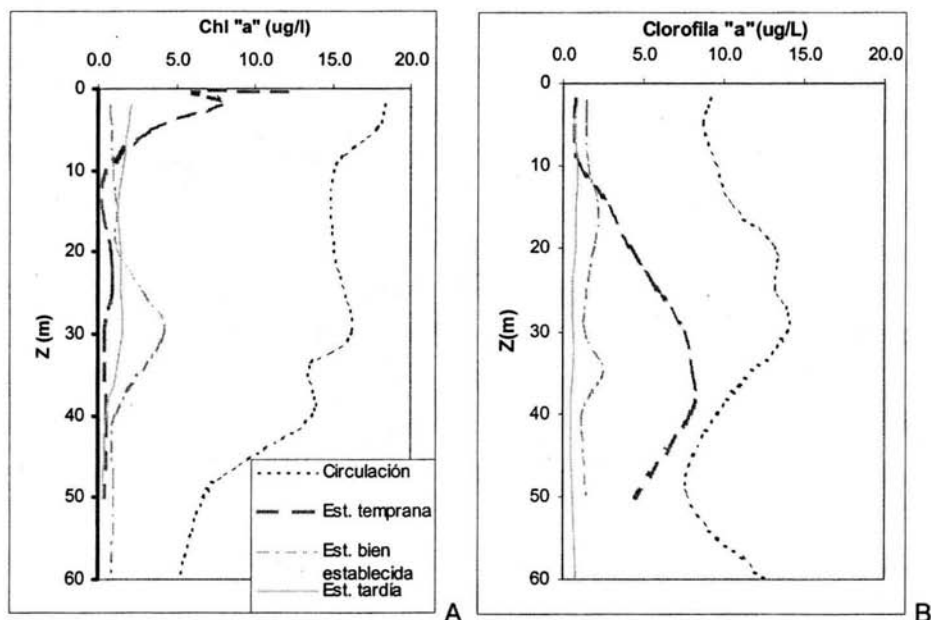


Figura 14. Distribución de la clorofila "a" correspondiente a la talla grande de fitoplancton en la columna de agua por temporada (circulación, estratificación temprana, bien establecida y tardía) para los años 2001 (A) y 2002 (B). Cada perfil es una fecha de muestreo elegida por ser representativa del comportamiento general de la época.

El comportamiento de la clorofila "a" total y la de la talla grande en el lago Alchichica son muy similares debido a que es esta talla la que aporta la mayor parte de la biomasa fitoplanctónica total (Fig. 15).

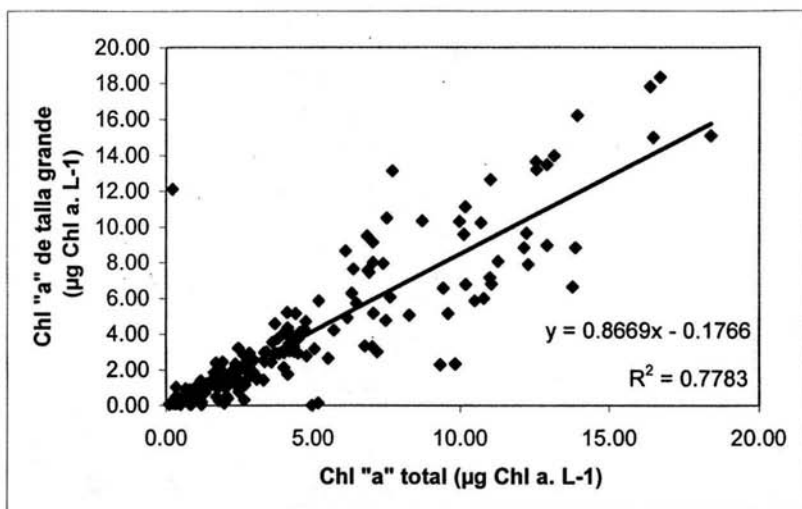


Figura 15. Correlación entre Chl "a" total y Chl "a" correspondiente a la talla grande de fitoplancton.

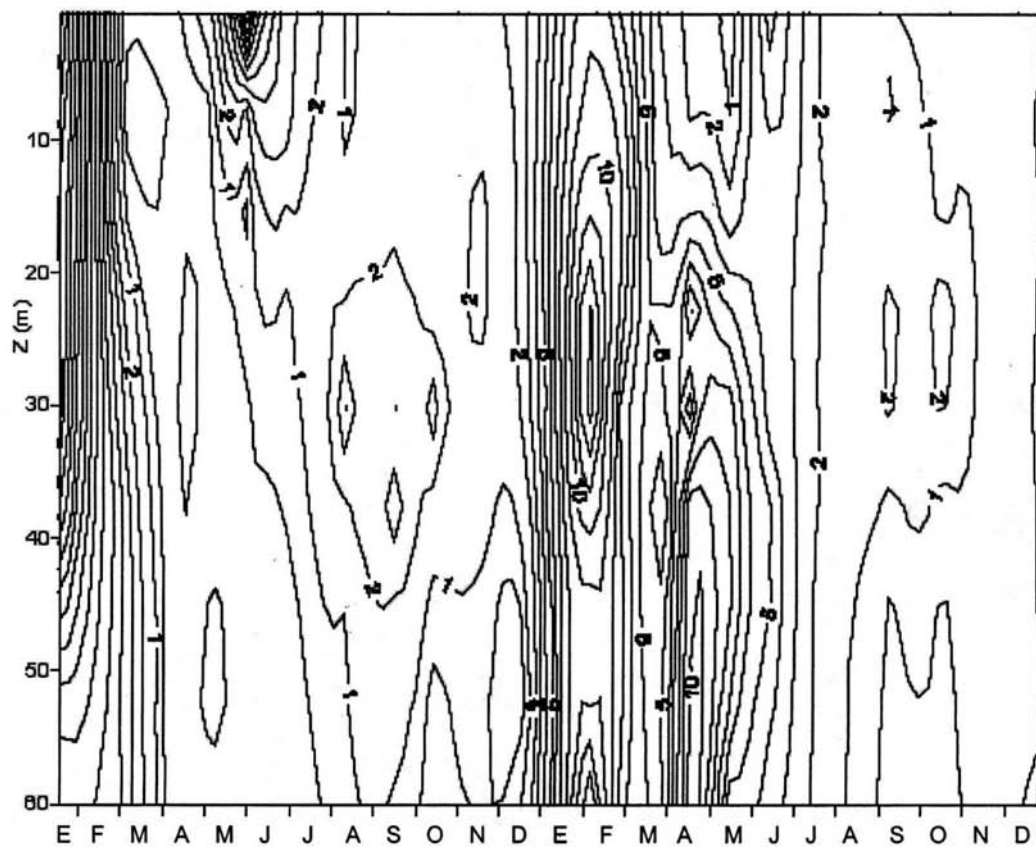


Figura 16. Concentración de clorofila "a" ($\mu\text{g/l}$) correspondiente a la talla grande durante 2001-2001.

2.2.3 Variación temporal de la talla pequeña (<2µm) integrada (µg Chl a. m⁻²)

Los datos integrados en la columna de agua de la clorofila "a" para el fitoplancton pequeño (Fig.10) durante los dos años de muestreo presentaron un promedio total de $31.48 \pm 17.39 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$. En el 2001 el promedio fue de $24.92 \pm 16.41 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ con un valor máximo de $52 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ en la fase de estratificación temprana y un mínimo de $1 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ en la fase de estratificación bien establecida. El promedio en 2002 fue mayor que el 2001 con $38.64 \pm 17.39 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$, un mínimo de $11 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ en la fase de estratificación temprana y un máximo de $77 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ en fase de circulación.

La variación temporal de la clorofila integrada de la talla pequeña siguió el mismo comportamiento que lo descrito en los perfiles verticales de la misma talla.

Las diferencias entre ambos años se pueden asociar a que la fase de estratificación temprana resultó atípica con una producción mucho más elevada en el 2002 que en el 2001 favoreciendo a los componentes del fitoplancton de talla grande que remplazó al de talla pequeña en 2001. En 2002 los valores más altos fueron en la fase de circulación a diferencia que en el 2001 que se presentaron en la estratificación temprana.

2.2.4 Variación temporal de la talla grande (>2µm) integrada (mg Chl a.m⁻²)

Los valores de la clorofila "a" integrada en la columna de agua del fitoplancton de talla grande (Fig.10) fueron en promedio de $175.5 \pm 192.04 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$. Durante el 2001, el promedio fue de $129.38 \pm 182.96 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ con valor máximo durante la fase de circulación en 2001 de $692 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ y un mínimo menor a $1 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ en la fase de estratificación temprana. Por otra parte, en el 2002 el promedio de la integración de la talla grande fue de $225.82 \pm 197.43 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$.

a.m⁻² con un máximo en la fase de circulación de 633mg Chl a.m⁻² y mínimo en la fase de estratificación bien definida de 54 mg Chl a.m⁻².

Al igual que la talla pequeña, la variación temporal de la clorofila integrada de la talla grande siguió el mismo comportamiento que lo descrito en los perfiles verticales. Se encontró un promedio de casi el doble durante el 2002 en relación al 2001, un máximo similar y mínimos mucho menores en el 2001. Este último ocurrió durante la estratificación temprana del 2001 cuando la talla pequeña dominó en porcentaje de contribución, lo cual no ocurrió el siguiente año, por lo que los valores fueron mucho mayores (de valores <1mg Chl a.m⁻² en 2001 a valores entre 200-400 mg Chl a.m⁻² en 2002).

2.2.5 Contribución porcentual de la talla pequeña de fitoplancton.

La talla pequeña contribuyó en promedio de los dos años a la biomasa con un 25.7±18.9%. Siendo en el 2001 de 29.3±23.5 % y en 2002 22.3±14.3% (Fig. 17).

Durante la fase de circulación, la talla pequeña no mostró dominancia como se propuso en la H4. En la fase de estratificación temprana, cuando la columna de agua comienza a estabilizarse, los nutrientes se van agotando y da inicio la fase de aguas claras (Fig. 6), la talla pequeña dominó con valores de 86.9±15.3%, 82.6±12.5% y 50.1±20.6% en el epi, meta e hipolimnion, respectivamente (Fig. 18). El predominio de la talla pequeña en el epilimnion se debe a que esta talla es más competitiva en las capas superficiales y que es reciclada en el circuito bacteriano. El resto del ciclo anual del lago, estratificación bien establecida y tardía, la talla pequeña contribuyó con un bajo porcentaje.

En el 2002 la talla pequeña no sobrepasó el 50% salvo durante la estratificación tardía, cuando presentó valores ligeramente superiores al 50% (Fig. 17 y 19).

El porcentaje de contribución de la talla pequeña es similar en los tres estratos aunque su distribución vertical tendió a disminuir con la profundidad (de un promedio de $36.78 \pm 7.70\%$ en el epilimnion a $28.8 \pm 12.8\%$ en el hipolimnion) (Fig. 18 y 19)

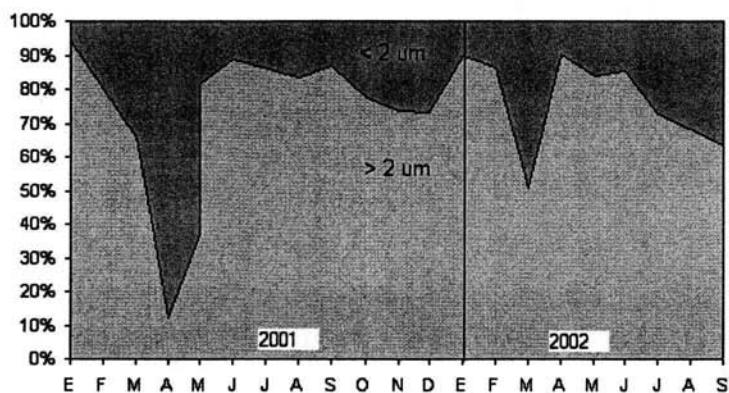


Figura 17. Contribución (%) de las tallas de fitoplancton grande (>2 µm) y pequeña (<2µm) durante los años 2001 y 2002.

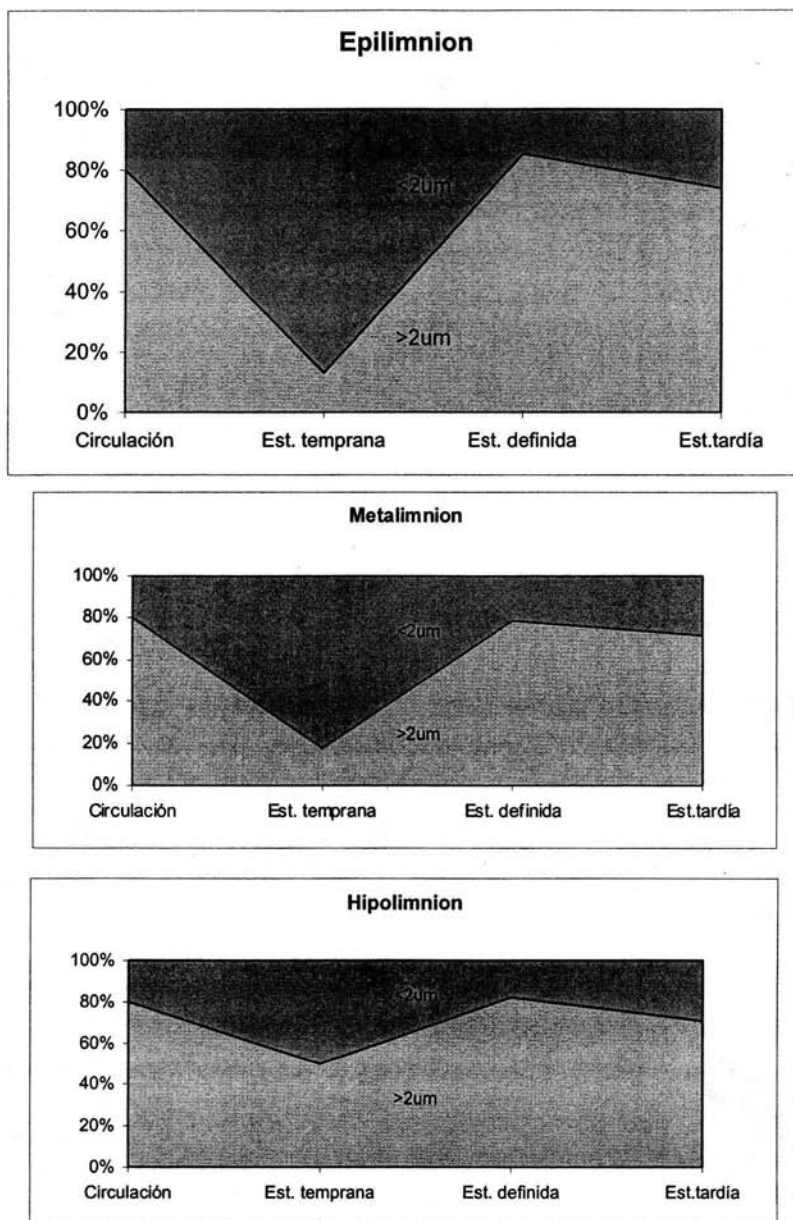


Figura 18. Contribución porcentual de las tallas de fitoplancton grande (>2µm) y pequeña (<2µm) en las capas del lago durante el 2001.

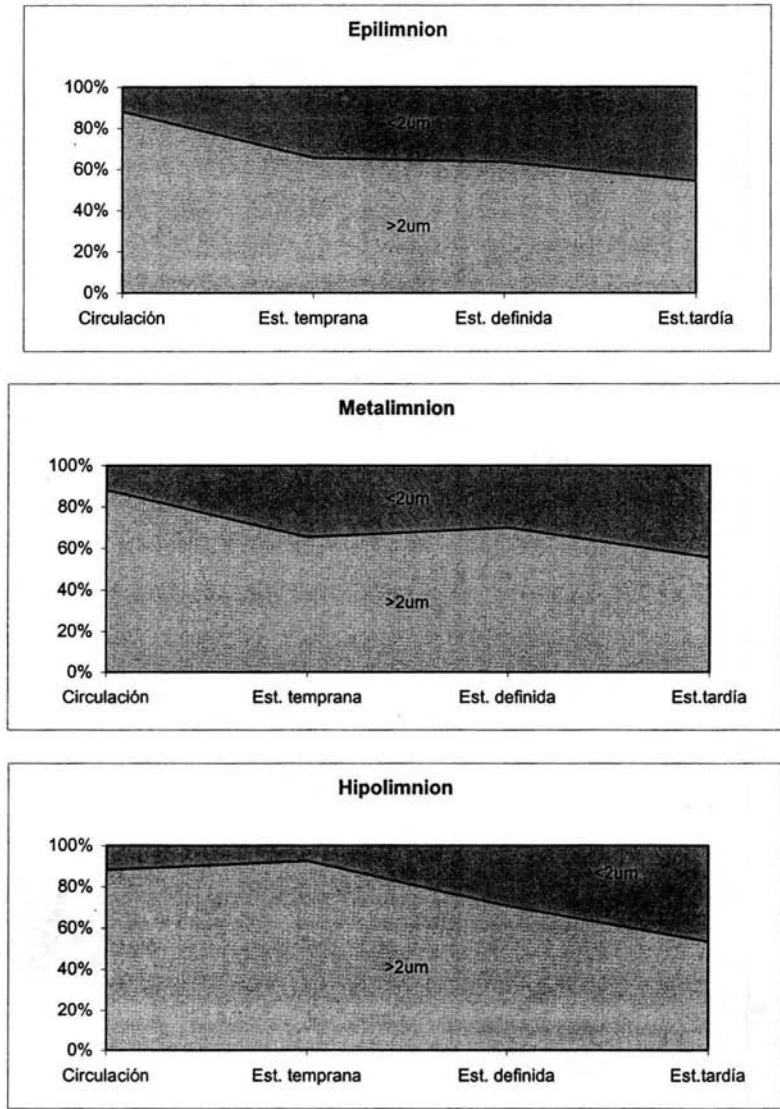


Figura 19. Contribución porcentual de las tallas de fitoplancton grande (>2µm) y pequeña (<2µm) en las capas del lago durante el 2002.

2.2.6 Contribución porcentual de la talla grande.

La talla dominante en el lago de Alchichica fue el fitoplancton grande con un porcentaje global de $69.8 \pm 6.7\%$. La contribución de la clorofila de esta talla en 2001 fue de $65.1 \pm 26.5\%$ y en 2002 de $74.4 \pm 16.5\%$. La talla grande alcanza casi 80% de contribución a la biomasa total en 2001 en la época de circulación (Fig. 17 y 18), resultado que apoya la hipótesis H4 la cual indica que en épocas en las cuales existen nutrimentos abundantes y una energía cinética suficiente para mantener a flote partículas grandes, la talla de fitoplancton grande será la dominante. Esta talla vuelve a dominar durante el florecimiento de la cianobacteria filamentosa *N. spumigena* que se desarrolla a finales de la fase de estratificación temprana. Esta dominancia (>85%) se dio sobre todo en el epilimnion (0 a 10m en estos meses) que es donde se concentran la mayor biomasa de esta cianobacteria filamentosa (>2 μ m). Durante la estratificación bien definida, la talla grande dominó nuevamente ($78.8 \pm 11.1\%$) en el metalimnion, donde se concentra el fitoplancton y se conjunta nutrientes y luz. Esta dominancia de la talla grande se mantuvo con un porcentaje menor (70% en todas las capas) durante la fase de estratificación tardía.

El patrón fue similar al año siguiente en relación a la dominancia de la talla grande (promedio $88.3 \pm 2.4\%$) en la fase de circulación (Fig. 17 y 19), sin embargo este año también dominó durante la estratificación temprana (i.e. >80%). Esta talla persistió en la estratificación bien establecida ($67.32 \pm 19.99\%$ y $62.18 \pm 12.80\%$) y a finales de año, en la estratificación tardía, disminuyó su porcentaje a valores ligeramente menores al 50%.

El porcentaje de contribución de las tallas es similar en los tres estratos con una dominancia de la talla grande en ambos años y en todas las etapas (Fig. 17,18 y 19). Las variaciones temporal y espacial de la clorofila estuvieron regidas por el fitoplancton de talla grande.

Contrario a lo planteado en la hipótesis H3 que establece que *“En un promedio anual, la talla predominante será la pequeña ($< 2\mu\text{m}$), ya que es ésta la que se ha observado (Lafond et al. 1990, Guerrero y Castro 1997, Frenette et al. 1994) en lagos oligotróficos similares a Alchichica”, se puede generalizar que durante todo el año y a lo largo de la columna de agua del lago Alchichica, la talla predominante fue la grande. Las excepciones fueron la estratificación temprana (marzo-mayo) del año 2001 donde la talla pequeña alcanzó un porcentaje de $>80\%$ y a finales de la estratificación del 2002 en donde el porcentaje de contribución fue similar.*

Con relación a la primera parte de la hipótesis H4 *“Durante la época de estratificación, las tallas pequeñas ($<2 \mu\text{m}$) serán las predominantes, ya que además de poseer mecanismos de flotación, presentan requerimientos bajos de nutrientes, condiciones predominantes durante esta época”* ésta resultó rechazada debido al predominio de la talla grande a lo largo del año. Sin embargo, se aceptó la segunda parte de la misma hipótesis H4 que indica que *“En contraparte, durante la época de mezcla, las tallas grandes ($>2\mu\text{m}$) serán favorecidas porque durante la circulación las tasas de sedimentación disminuyen y la disponibilidad de nutrientes aumenta”.*

En el caso de la hipótesis H5, se aceptó la primera parte que indica que *“En cuanto a la distribución vertical, durante la circulación se espera que la talla grande ($> 2\mu\text{m}$) -que será la predominante- se distribuya en forma homogénea”.* Sin embargo, la segunda parte de la misma hipótesis H5 es parcialmente aceptada. Ésta indica que *“Por otra parte, la talla pequeña ($>2 \mu\text{m}$) -que será la predominante durante la estratificación- se concentrará principalmente en el metalimnion, donde confluyen iluminación y nutrientes”.* Al respecto, el fitoplancton durante la estratificación si se concentra en el metalimnion, pero en este caso sigue siendo la talla grande la que predomina y no la pequeña como se esperaba.

3. Producción Primaria (PP)

La producción primaria, medida como el cambio de biomasa en el tiempo varió entre los dos años y por talla (Fig. 20). La producción promedio de la clorofila "a" total fue de $-1.35 \pm 4.37 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, el máximo de producción fue de $4.59 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ a finales de diciembre 2001 y el mínimo de $-12.76 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ durante el mes de marzo del mismo año. Los valores negativos identificaron meses en los cuales hubo una pérdida neta de producción, considerando la predominancia de la talla grande, probablemente por a) su sedimentación por debajo de la termoclina y b) por flujo a la cadena de herbívoros:

La PP por el fitoplancton de talla grande fue $-1.07 \pm 4.21 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ con un máximo en el mes de enero 2002 con $11.86 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ y mínimo en marzo 2001 con $-12.16 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$. La PP del fitoplancton de talla pequeña presentó un promedio de $0.02 \pm 0.48 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ y una variación pequeña con respecto al máximo $0.94 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ y mínimo de $-0.76 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ en diciembre 2001 y abril 2002, respectivamente.

La producción primaria total en Alchichica está regida por las fluctuaciones que presenta la talla grande siendo éstas de hasta $8.51 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$; la producción total del fitoplancton de talla chica es mayor con variaciones pequeñas y valores máximos menores. Como se mencionó anteriormente, el valor promedio negativo de la talla grande indica que la mayor parte de lo que se produce es exportado por debajo de la termoclina o es consumido en las capas superiores de la columna de agua por herbívoros. Por otro lado, la producción de la talla pequeña es constante a lo largo del año; el valor promedio positivo fue bajo manteniéndose en equilibrio entre la producción y la pérdida. La mayor parte de la biomasa fitoplanctónica de talla grande se transfirió a la cadena alimenticia o se exportó por debajo de la termoclina, la pequeña fue introducida al circuito microbiano en la capa de mezcla del lago (ver distribución de talla pequeña en columna de agua en Fig. 12).

Lo anterior implicó que la talla pequeña fue consumida en la capa de mezcla del lago a una tasa menor a la que se produjo. La máxima PP se presentó durante el periodo de circulación. Los valores mínimos se presentaron en época de estratificación temprana (antes del florecimiento de *N.spumigena*). En la época de circulación los nutrientes remineralizados en el fondo están al alcance del fitoplancton por lo cual la PP se incrementa. Después de esta época, los nutrientes comienzan a agotarse en todo el lago, la columna de agua se estabiliza y la producción primaria disminuye notablemente.

Los valores más bajos se encontraron en la fase de estratificación temprana, se esperaría que lo anterior ocurriera en la fase de estratificación bien establecida, durante la fase de aguas claras. Dichos resultados mostraron que después de la circulación fue cuando existió la diferencia mayor de concentración y por tanto, la mayor cantidad de biomasa fitoplanctónica sedimentada o consumida, con lo que los valores de producción fueron negativos. En la fase de estratificación bien establecida existió una diferencia entre los valores concentraciones de clorofila "a" del florecimiento de cianobacterias (al final de la fase de estratificación temprana) y los valores subsecuentes, pero estos valores no fueron tan diferentes (d.e= 7.32 entre circulación y primer mes de estratificación temprana y d.e =1.48 del florecimiento de cianobacterias al inicio de estratificación bien establecida) y por tanto el valor de producción no tan fue bajo.

El año 2002 presentó un pico de producción durante la fase de estratificación temprana y los valores de producción durante el florecimiento de cianobacterias bajos se consideraron atípicos (Lugo *et al.*, 2001).

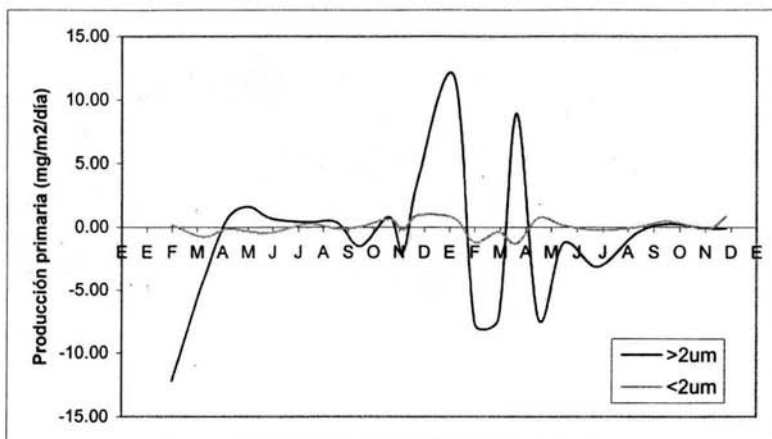


Figura 20. Variación de la producción primaria ($\text{mg Chla.m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) de fitoplancton de talla grande ($>2\mu\text{m}$) y talla pequeña ($<2\mu\text{m}$) a lo largo de los meses de los años 2001 y 2002.

4. Relación Producción-Biomasa (P:B)

4.1. Fitoplancton grande

En el 2001, el cociente $P_L : P_T$ (P_L : producción de fitoplancton de talla grande, P_T : producción total) fue mayor a 0.5, a excepción del mes de septiembre (Fig. 21). Lo anterior indica que la mayor parte del año P_L contribuyó con la mayor parte de la producción total. El cociente $B_L : B_T$ (B_L : biomasa de la talla grande, B_T : biomasa total) varió de 0.02 en abril a 0.99 en junio, i.e. la biomasa de la talla grande mostró grandes fluctuaciones con relación a la biomasa total.

La línea diagonal de la figura 21 representa el equilibrio entre $P_L : P_T$ y $B_L : B_T$ la cual indica el balance entre los procesos de producción y pérdida (i.e. consumo + exportación). El 2001, a excepción de agosto, septiembre y noviembre, se ubica por encima de la línea diagonal indicando que en la mayor parte del año P sobrepasó B o sea, que se produjo más de lo que se mantuvo en la columna de agua. Durante los meses de circulación, de estratificación temprana y parte de la

estratificación bien establecida y tardía hubo una pérdida de la biomasa fitoplanctónica de la talla grande por exportación. Los meses con mayor pérdida (aquellos que se alejan más de la diagonal) fueron abril y principios de mayo y junio. Durante la estratificación temprana existió una disminución de nutrientes y un aumento de la estabilidad en el agua. Como consecuencia se dio una disminución de la biomasa de fitoplancton de talla grande. La mayor pérdida se dio en junio ($P_L:P_T \gg B_L:B_T$; 2.71: 0.99). Esta fue probablemente por incorporación en la cadena de herbívoros y la exportación al fondo (o su desplazamiento hacia la zona litoral, Alcocer com. pers.) que concuerda con el final de la fase de florecimiento de cianobacterias y el pastoreo principalmente por el copépodo *Leptodiptomus novamexicanus* (Lugo et al. 1996). Los valores más alejados de la diagonal con P menor a B corresponden a septiembre de 2001.

El fitoplancton de talla $>2\mu\text{m}$ (Fig. 21) presentó en 2002 una fluctuación en la proporción de $B_L:B_T$ de 0.02 a 0.99. La menor aportación fue en diciembre y la máxima en abril. Los valores de $B_L:B_T$ fueron muy similares a los de $P_L:P_T$ en enero, febrero y marzo y se muestran sobre la línea de equilibrio entre la biomasa y la producción (Fig. 21). Los valores estuvieron por encima de la línea de equilibrio a partir de abril y en los meses subsecuentes hasta octubre siendo $B_L:B_T < P_L:P_T$ dándose una pérdida del fitoplancton de talla grande por el consumo de nutrientes en los meses previos a la estratificación y al pastoreo por copépodos después del florecimiento (junio en 2002) cómo sucedió el año pasado.

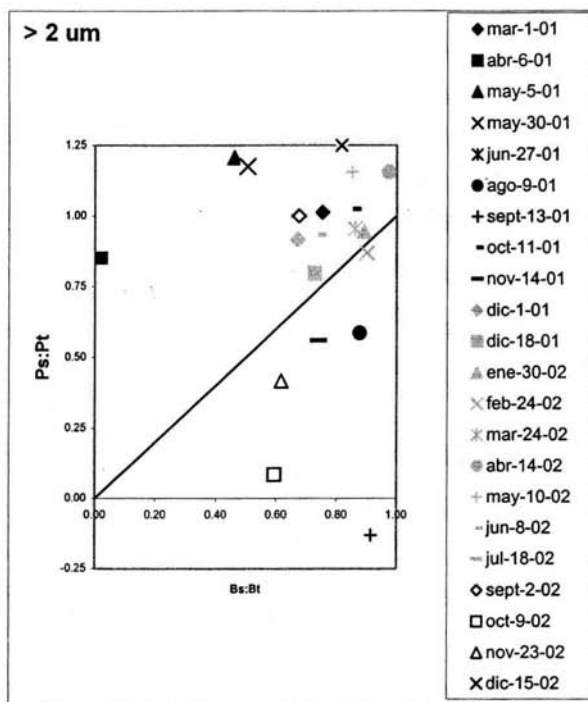


Figura 21. Relación entre la biomasa de la talla grande en relación con la total (BL:Bt) contra la producción de la talla pequeña en relación con la total (PL:Pt) en los años 2001 y 2002. Los meses que no aparecen en la gráfica, excedieron los límites de la gráfica expuesta.

4.2. Fitoplancton pequeño

La relación $P_S:P_T$ (P_S : producción de fitoplancton de talla pequeña, P_T : producción total) con respecto a $B_S:B_T$ (B_S : biomasa de la tallapequeña, B_T : biomasa total) en 2001 (Fig. 22) presentó una situación opuesta a la de la talla grande. Durante el 2001 $B_S:B_T$ fue <0.5 (50%) la mayor parte del año a excepción de abril y mayo cuando dominó el fitoplancton de talla pequeña (i.e. $B_S:B_T > 0.5$). $P_S:P_T$ fue <0.5 y los valores de P:B se localizaron por debajo de la diagonal indicando que la producción del fitoplancton de talla pequeña fue menor a su biomasa. Las excepciones fueron agosto y noviembre.

La biomasa del fitoplancton de talla pequeña es el resultado de la sucesión ante la pérdida de nutrientes por la estratificación exportándose en menor cantidad y manteniendo un balance positivo la mayor parte del año. Los meses en los que $P_S:P_T$ fue mayor a $B_S:B_T$ fueron agosto y noviembre donde una porción de la biomasa de fitoplancton de talla pequeña se perdió (herbivoría + circuito microbiano). Estos meses presentan los valores más bajos de clorofila "a" de fitoplancton de talla $<2\mu\text{m}$ en 2001.

En el 2002 (Fig. 22) el cociente P:B fue <0.5 a excepción del mes de noviembre con 0.58, siendo este el mes en el que la biomasa del picofitoplancton presentó los valores más bajos ($\leq 0.50 \mu\text{g Chla.L}^{-1}$). En este año, nuevamente la mayoría de los valores se ubicaron por debajo de la línea de equilibrio de biomasa y producción.

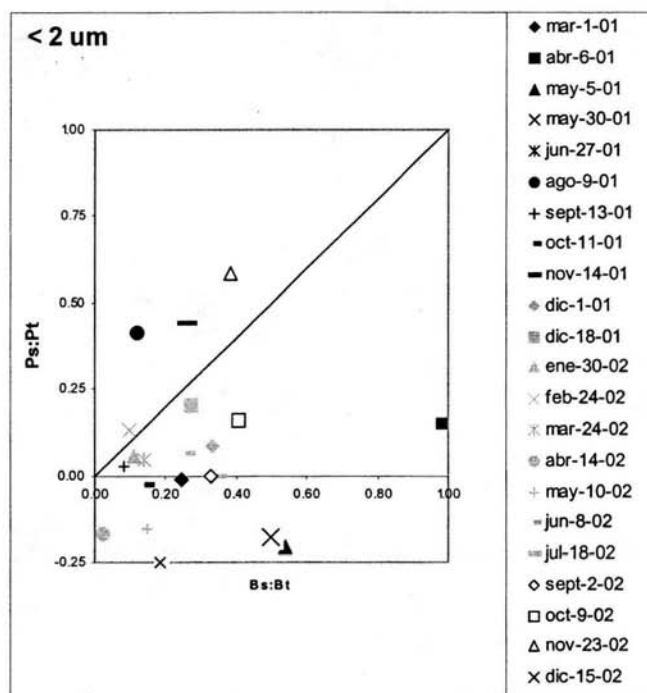


Figura 22. Relación entre la biomasa de la talla pequeña en relación con la total (Bs:Bt) contra la producción de la talla pequeña en relación con la total (Ps:Pt) en los años 2001 y 2002. Los meses que no aparecen en la gráfica, excedieron los límites de la gráfica expuesta.

Índice de sedimentación y acumulación

La distancia de los puntos encontrados en las gráficas en relación a la diagonal han sido relacionadas con el índice de sedimentación –cuando se alejan en la dirección $(P_L:P_T > B_L:B_T)$ - y con el índice de acumulación –cuando se alejan

en la dirección ($P_L:P_T < B_L:B_T$), siendo estos valores directamente proporcionales a la distancia (Tremblay y Legendre, 1994).

Con respecto a esto, ya se mencionó que la mayor parte de los meses, el fitoplancton de talla grande se encontró con valores donde ($P_L:P_T > B_L:B_T$). Los meses en los que más se alejaron y por tanto los que presentan un mayor índice de sedimentación fueron en abril, mayo y junio 2001, época correspondiente a estratificación temprana después del florecimiento de diatomeas y a inicios de la estratificación bien establecida, después del florecimiento de cianobacterias. En el 2002, el valor más alejado fue diciembre.

Por otra parte, la talla pequeña mostró sus valores más alejados en la dirección $P_L:P_T < B_L:B_T$, es decir que los más alejados de la diagonal (2001, estratificación temprana, 2002, mayo y diciembre) son los meses o épocas con el mayor índice de acumulación.

En general, y como se muestra en la Fig. 23, el fitoplancton de talla grande presentó una relación de $P_L:P_T > B_L:B_T$ en contraste con el fitoplancton de talla pequeña $P_S:P_T < B_S:B_T$. La talla pequeña se presentó en bajas concentraciones y es reciclada en las capas superiores, por otra parte la talla grande dominó el lago tanto en producción como en biomasa, la producción excediendo la biomasa y por lo mismo, ésta es exportada o consumida.

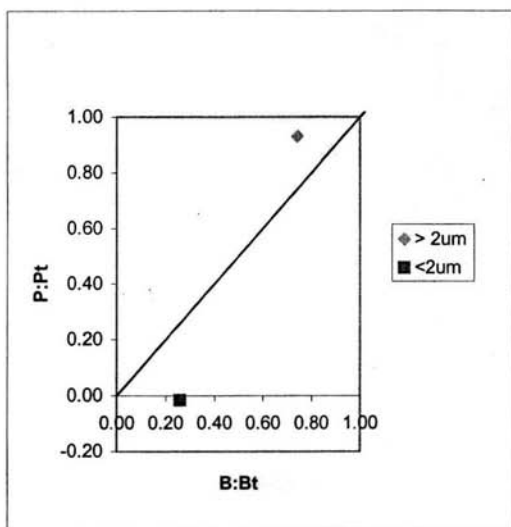


Figura 23. Relación entre la producción de la biomasa de talla pequeña y grande en relación con la total contra la su producción en relación con la total. Valor promedio para los años 2001 y 2002.

5. Ruta del carbono biogénico

La talla dominante en producción y en biomasa es la $>2\mu\text{m}$ lo cual apoya la existencia de una red alimenticia corta de tipo herbívora (Fig. 24) y caracterizada por la exportación del carbono biogénico (C_{BIO}) al fondo del lago.

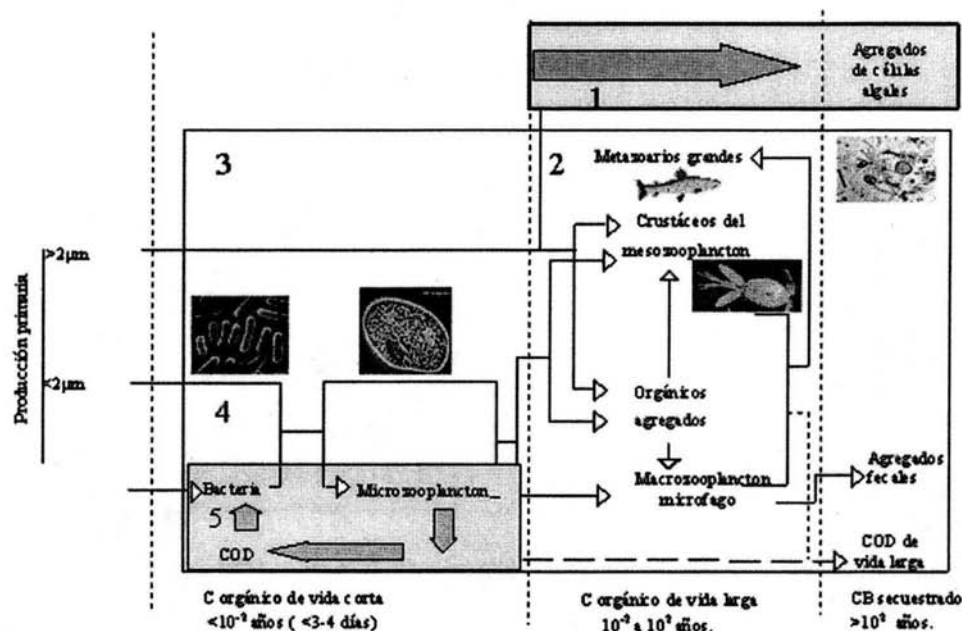


Figura 24. Rutas principales de C_{BIO} en la zona eufótica del lago Alchichica para tres tallas de biomasa fitoplanctónica ($>2\mu\text{m}$, $<2\mu\text{m}$ y DOC). Basado en Legendre (1999).

Al estar dominado el lago por estas células de talla $>2\mu\text{m}$, consecuentemente el C_{BIO} sigue una ruta preferencial de exportación al fondo del lago. La excepción se presentó durante el periodo de estratificación temprana del 2001 en el cual predominó el reciclamiento a través del circuito microbiano del C_{BIO} en el epilimnion.

Finalmente, se rechazó la hipótesis H6 que indica que "La ruta principal del carbono en el lago será a través del circuito microbiano ("microbial loop") es decir,

el reciclamiento de los nutrientes en la zona eufótica (i.e. producción reciclada) ya que la talla predominante en el lago será la pequeña ($< 2\mu\text{m}$). Solo durante la época de circulación, cuando predominan las tallas grandes ($> 2\mu\text{m}$), la ruta principal del carbono será la sedimentación y más tarde su descomposición en el fondo del lago”.

6. Relación entre las variables ambientales y la biomasa fitoplanctónica

Los resultados del ANOVA de la clorofila “a” total y de las fracciones de $>2\mu\text{m}$ y $<2\mu\text{m}$ y su correlación con las variables ambientales (i.e. temperatura, OD, PAR, profundidad y día del año) resultaron en su mayoría significativos (Tabla 3,4 y 5) ($p= 0.00$ para todos los casos). La variación observada se relacionó con los cambios en las concentraciones de clorofila “a” en el lago Alchichica en los dos ciclos anuales.

El fitoplancton de las tallas pequeña y grande respondieron de manera diferente a las variables ambientales, resultados que confirmaron las hipótesis planteadas en este trabajo. El fitoplancton de talla grande y pequeña (Tabla 4 y 5) se relacionaron ($p<0.001$) con el día del año y la temperatura esto es por que el lago muestra un ciclo anual en el cual existen cambios importantes en la concentración de luz y turbulencia principalmente, lo que da como resultado concentraciones diferentes de clorofila “a” en cada época del año. Esta relación temporal también esta relacionada con la temperatura y su cambio a lo largo del año y también en la vertical ya que esta varía mucho durante la estratificación (i.e termoclina). Adicionalmente la biomasa del picofitoplancton se relacionó significativamente con la profundidad ($p<0.01$) y el oxígeno disuelto ($p<0.05$). En primer lugar, la relación con la profundidad se explica con base a los mecanismos de flotabilidad de esta talla y a su ecología, ya que esta talla es reciclada en las capas superiores a través del circuito microbiano, en segundo lugar, la relación con el OD fue un reflejo de la relación con la profundidad ya que el OD se

distribuye en la vertical con importantes gradientes durante la estratificación. La clorofila "a" total se relacionó de forma similar que el fitoplancton de talla grande a la temperatura y al día del año ($p < 0.001$) y al PAR ($p < 0.01$). La relación con la temperatura y el día nuevamente se explica conforme al ciclo hidrológico del lago en el año y a las variaciones de la termoclina, sin embargo, que la clorofila "a" total haya sido relacionada con PAR y las otras no, no pudo ser explicado (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de análisis de regresión múltiple y ANOVA para la clorofila "a" total. Los valores sombreados resultaron significativos.

**Resumen Regresión para la variable dependiente
:Clorofila "a" >2u**

R= .90501909 R²= .81905955 Ajustada R²= .81286296
F(5,146)=132.18 $p < 0.0000$ Erro est.r: 3.7879

	BETA	Error est. de BETA	B	Error est. de B	t(146)	p-	grado significancia
Intercpt			-7.791	1.366	-5.703	0.000	
Día	-0.322	0.036	-0.030	0.003	-8.937	0.000	***
Profundidad	0.089	0.058	0.048	0.031	1.536	0.127	
PAR	-0.104	0.038	-0.003	0.001	-2.715	0.007	**
Temperatura	0.825	0.043	1.027	0.053	19.229	0.000	***
OD	0.022	0.055	0.005	0.012	0.401	0.689	

Análisis de Varianza. Variable: Clorofila "a" total						
	Suma de		Media			
	Cuadrados	gl	Cuadrada	F	p-	
Regress.	9469.372	5.000	1893.874	137.542	0	
Residual	2010.337	146.000	13.769			
Total	11479.709					

Tabla 4. Resultados de análisis de regresión múltiple y ANOVA para la clorofila pequeña. Los valores sombreados resultaron significativos.

**Resumen Regresión para la variable dependiente
:Clorofila "a" <2u**

R= .98645057 R²= .97308473 Ajustada R²= .97216298

F(5,146)=1055.7 p<0.0000 Error est. de estimación: 1.3466

	BETA	Error est. de BETA	B	Error est. de B	t(146)	p-	grado significancia
Intercpt			-15.431	0.529	-29.145	0.000	
Día	-0.116	0.014	-0.010	0.001	-8.178	0.000	***
Profundidad	0.078	0.027	0.039	0.014	2.841	0.005	**
PAR	-0.009	0.018	0.000	0.001	-0.486	0.628	
Temperatura	0.971	0.018	1.118	0.021	53.274	0.000	***
OD	-0.065	0.025	-0.014	0.005	-2.606	0.010	*

Análisis de Varianza; DV: Clorofila "a" <2um						
	Suma de		Media			
	Cuadros	gl	Cuadrada	F	p-	
Regresión	9571.483	5.000	1914.297	1055.686	0.000	
Residual	264.745	146.000	1.813			
Total	9836.228					

Tabla 5. Resultados de análisis de regresión múltiple y ANOVA para la clorofila "a" grande. Los valores sombreados resultaron significativos.

Resumen Regresión para la variable dependiente

:Clorofila "a" >2u

R= .90501909 R²= .81905955 Ajustada R²= .81286296

F(5,146)=132.18 p<0.0000 Erro est.r: 3.7879

	BETA	Error est. de BETA	B	Error est. de B	t(146)	p-	grado significancia
Intercept			-7.970	1.489	-5.351	0.000	
Día	-0.322	0.037	-0.031	0.003	-8.780	0.000***	
Profundidad	0.063	0.071	0.034	0.038	0.884	0.378	
PAR	-0.065	0.046	-0.002	0.002	-1.403	0.163	
Temperatura	0.847	0.047	1.058	0.059	17.925	0.000***	
OD	-0.057	0.065	-0.013	0.015	-0.881	0.380	

Análisis de Varianza. Variable: Clorofila "a" >2um						
	Suma de		Media			
	Cuadrados	gl	Cuadrada	F	p-	
Regres.	9482.865	5.000	1896.573	132.179	0.000	
Residual	2094.883	146.000	14.349			
Total	11577.748					

IX DISCUSIÓN

1. Variación temporal de la concentración de clorofila "a"

La concentración de clorofila "a" en Alchichica presenta una variación temporal asociada con las etapas de circulación y estratificación del lago, aumentando en la primera ($9.09 \pm 4.2 \mu\text{g L}^{-1}$) y disminuyendo en la segunda ($2.83 \pm 2.3 \mu\text{g L}^{-1}$). Estas dos etapas corresponden a las dos fases descritas por Sommer (1986). La fase de aguas "claras" -con bajo contenido de clorofila y un aumento de la zona fótica- se presenta durante la estratificación y la fase de aguas "turbias" se desarrolla durante la circulación, cuando el contenido de clorofila aumenta y la zona fótica disminuye.

Este mismo patrón de variación temporal de la clorofila "a" ha sido descrito también para otros lagos monomícticos entre los que se pueden mencionar el lago Mascardi en Argentina (Emiliani *et al.*, 1974), el lago Tangañica en África (Hecky y Kling, 1981), el lago Taupo en Nueva Zelanda (Warwick, 1983) y el lago Kodayar en la India (Murugavel y Pandian, 2000). En todos ellos el aumento de la concentración de nutrientes que se lleva a cabo durante la fase de circulación del lago está asociado a un aumento de la biomasa fitoplanctónica. Esta relación entre nutrientes y biomasa fitoplanctónica ha sido ampliamente reportada (Payne, 1988).

La fase de circulación en los lagos tropicales coincide con la época de invierno hemisférico, época que presenta las temperaturas más bajas del año; en el caso de Alchichica con un promedio de $14.6 \pm 0.29^\circ\text{C}$. Con posterioridad al aumento fitoplanctónico de la época de circulación, la reserva de nutrientes va disminuyendo y con ella la concentración de clorofila "a".

Sin embargo, aún durante la fase de aguas claras, existen diferencias importantes en la concentración de la clorofila "a" (i.e. una desviación estándar alta, $2.83 \pm 2.3 \mu\text{g L}^{-1}$). A principios de la estratificación temprana se da una

disminución de las concentraciones de clorofila "a" debido seguramente al agotamiento de los nutrientes. En el caso del 2002 se presentó una situación anómala, durante la cual la concentración de clorofila "a" no disminuyó. A finales de esta fase se desarrolla un pico de producción en la capa superficial (0-20m, hasta $12.3\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$) pico que ha sido relacionado con el florecimiento de *Nodularia spumigena* (Lugo *et al.*, 2001). Este florecimiento ha sido registrado en varios lagos en los que se presenta una disminución en la concentración de nitrógeno epilimnético y un calentamiento del agua tal como en el lago Atexcac, cercano a Alchichica (Macek *et al.*, 1994), el lago Tangañica en Africa (Hecky y Kling, 1981) y en el lago Corangamite en Australia (Hammer, 1981).

Durante la estratificación bien establecida las concentraciones de clorofila "a" en general fueron bajas concentrándose en el "máximo profundo de clorofila" (o DCM por sus siglas en inglés, "deep chlorophyll maximum"). Finalmente, durante la estratificación tardía se presentaron las concentraciones más bajas del año con valores menores a $3\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$.

Como se mencionó anteriormente, se presentó una diferencia importante en la estratificación temprana del 2002 que consistió en que la concentración de clorofila "a" se mantuvo alta ($2.29-11.06\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$). Lo anterior puede ser la respuesta al por qué el florecimiento de cianobacterias en 2002 se desarrolló hasta junio en vez de en abril o mayo como ha sido descrito por otros autores para años anteriores (Lugo *et al.*, 1999; Sánchez, 2000; Oliva *et al.*, 2001).

2. Variación de la concentración de la clorofila "a" a lo largo de la columna de agua del lago.

Como se afirma en hipótesis H2, la distribución del fitoplancton durante la época de circulación fue homogénea en la vertical (31.62% d.e en relación a la media), mientras que durante la época de estratificación la distribución vertical de la clorofila se concentró en el DCM (128.7% d.e en relación a la media).

Durante el florecimiento de cianofíceas la clorofila "a" se concentró en las porciones superficiales de la columna de agua (i.e. hasta los 10 m, aproximadamente). Sin embargo, la concentración de clorofila "a" integrada en la columna fue similar a la de otros meses del periodo de estratificación. Esto es debido a que los mecanismos de flotación que poseen las cianobacterias hacen que se concentren en la porción superior de la columna de agua, mientras que el resto de la columna permanece con concentraciones bajas de fitoplancton lo cual representa una diferencia notoria en su distribución vertical (Sánchez,2000).

En la estratificación bien establecida se desarrolla el DCM entre los 15 y 20m con una concentración de clorofila "a" $<5 \mu\text{g Chl a.L}^{-1}$ como también han encontrado Oliva *et al.* (2001) y Sánchez (2000). Estas concentraciones de clorofila "a" son típicas de lagos oligotróficos. El DCM se presenta en condiciones de estratificación gracias a la barrera física que establece el cambio de densidad en la termoclina. En dicha zona la luz alcanza valores $\geq 1\%$ del PAR superficial y los nutrientes difunden molecularmente desde el metalimnion. Asimismo, por efecto de eventos climáticos se disminuye la estabilidad térmica en la columna de agua lo que genera mezclas irregulares y parciales que engrosan la zona de mezcla e introducen nutrientes atrapados o remineralizados en el metalimnion hacia la zona fótica, donde son empleados en la regeneración de la biomasa. Este último fenómeno conocido como "atelmixis" (Lewis, 1996) ha sido reportado en otros lagos monomícticos cálidos como en el Lago Waikaremoana (Howard-Williams *et al.*, 1986) y el Lago Taupo (Warwick, 1983), ambos localizados en Nueva Zelanda.

3. Porcentajes de contribución de las fracciones de talla del fitoplancton

Con relación a la hipótesis H3 se rechazó debido a que la talla dominante en el promedio anual fue la grande ($>2 \mu\text{m}$), a pesar de que lo contrario se ha observado en otros lagos oligotróficos similares a Alchichica (Lafond *et al.*, 1990;

Guerrero y Castro 1997; Frenette *et al.* 1994). Esta situación aunque no es típica aparece en otros lagos como el lago subtropical Kennet, en Israel que presenta de igual forma una predominancia de la talla $>2 \mu\text{m}$ de casi un 80% del tiempo (Stone *et al.*, 1993) y los lagos Le Roux Res y Sibaya en Sudafrica los cuales presentan todo el año una dominancia de tallas grandes (Hart 1983 y 1977 respectivamente, citado por Sommer *et al.*, 1986). Sin embargo, en otros sistemas acuáticos tropicales se presenta un patrón inverso, es decir, sistemas hipereutróficos dominados por tallas pequeñas en lugar de tallas grandes, como la laguna Barra en Brasil (Huszar *et al.*, 1998).

De la misma forma, la hipótesis H4 en relación al cambio en la distribución de tallas a lo largo del año, también fue rechazada ya que la talla pequeña no dominó la columna de agua durante la estratificación, únicamente lo hizo durante la estratificación temprana ($>80\%$) de 2001. En el aspecto de la talla grande, ésta dominó la columna de agua durante la circulación de ambos años ($>80\%$) como se había hipotetizado, así como en la mayor parte del resto del año, como se mencionó.

Para poder explicar esto, es importante referirnos a que en los lagos tropicales, a diferencia de los templados (Lewis, 1994; Talling y Lemoalle, 1998), la secuencia de sucesión fitoplanctónica ha sido relacionada con eventos esporádicos de mezcla –atelmixis- (por ejemplo en el Valencia, Lewis, 1986), ya que el aumento de grosor en la capa de mezcla, afecta al fitoplancton de la misma forma que lo hace una mezcla completa de la columna de agua: renovando los nutrientes y aumentando la turbulencia y la transparencia, reiniciando una y otra vez la sucesión (Lewis, 1996). Es decir, que los eventos de mezcla que se presentan durante la estratificación bien establecida serían los responsable de un reinicio de la sucesión de especies con una dominancia de la talla grande.

Otra explicación alternativa se puede hacer comparando nuestros resultados con los obtenidos en el lago Tantaré en Canadá (Frenette *et al.*, 1994)

en los cuales tampoco encuentran una dominancia de las tallas grandes durante el periodo de circulación y de las pequeñas durante la estratificación. En este artículo los autores lo explican con base en que la producción en ambientes con nutrimentos aloctónos bajos, los eventos de circulación y estratificación no explican las variaciones en la producción ya que éstas están más bien se deben a eventos relacionados con los nutrimentos autóctonos es decir, aquellos derivados de cadenas tróficas como depredación, excreción y descomposición. Con esto se puede especular que podrían ser otros los factores los que explicarían la proporción de las clorofilas fraccionadas en el lago Alchichica. Entre ellos la depredación y el circuito microbiano. La literatura menciona que existe un copépodo en el lago Alchichica (*Leptodiptomus novamexicanus*) (Lugo *et al.*, 1999) cuya población se mantiene –con variaciones- a lo largo de todo el año. Esta población de copépodos se distribuye principalmente en los primeros 10m y presenta dos picos importantes de abundancia asociados a los florecimientos de diatomeas y de cianobacterias. Al parecer estos crustáceos tienen una participación importante en la eliminación del fitoplancton comestible (la talla $>2\mu\text{m}$) (Lugo *et al.*, 1999). Ya que la depredación es reconocida como un factor primordial que controla las pérdidas del fitoplancton (Tilzer, 1984; Cullen, 1991; Søndergaard, 1991, todos citados por Frenette *et al.*, 1994) y ya que estos organismos se encuentran presentes a lo largo del año, es posible que su actividad de depredación mantenga a las células en crecimiento exponencial y su excreción aporte nutrientes los cuales llevan a cabo un control de retroalimentación positiva en las capas superiores del lago -fenómeno que ha sido observado en otros lagos oligotróficos (Frenette *et al.*, 1994)- lo que ayudaría a mantener al fitoplancton de talla grande como dominante durante la estratificación (Sommers *et al.*, 1986).

Finalmente, y con relación a la hipótesis H5; la distribución vertical de las tallas también fue rechazada, ya que la talla grande dominó en casi todas las épocas (a excepción de la estratificación temprana del 2001) y en todas las capas. Lo que sí se observó fue una distribución preferente de la talla chica en las capas

superficiales (de un promedio de $36.78 \pm 7.70\%$ en el epilimnion a $28.8 \pm 12.8\%$ en el hipolimnion). Esta distribución ha sido ampliamente descrita y explicada con base en sus mecanismos de flotabilidad (Talling y Lemoalle, 1998) y sus capacidades de fotoadaptación (Frenette et al, 1996) así como por su reciclamiento en las capas superficiales.

6. Producción primaria y su relación con la biomasa

Como ya ha sido explicado anteriormente, la talla grande fue la dominante en biomasa del lago Alchichica. Sin embargo, la mayor producción primaria la registró la talla pequeña con un valor de $0.02 \pm 0.48 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ en contraparte de la talla grande cuyo valor fue de $-1.07 \pm 4.21 \mu\text{g Chl a.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$; este valor negativo indica que la mayor parte de lo que se produjo de la talla grande de fitoplancton fue exportado al fondo del lago o bien fue consumido en las capas superiores de la columna de agua por herbívoros.

También la talla grande presentó las mayores fluctuaciones en el año siendo éstas hasta de $8.51 \mu\text{gChla.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, es decir que además de tener un amplio rango de producción, la biomasa producida tiende a perderse más fácilmente por herbivoría o sedimentación (Frenette et al., 1994). De esta forma, las variaciones de la clorofila "a" total están dadas por los cambios en la talla grande. Este comportamiento ya ha sido explicado para otros lagos como el lago Tantaré, Canadá (Frenette et al., 1994) en el cual el nanofitoplancton presenta las mayores variaciones mientras que el picofitoplancton se mantiene relativamente constante, por lo que los autores infieren que la proporción de la talla pequeña aumentará conforme la producción total disminuya. Asimismo, estos autores explican que la constancia de la talla pequeña se debe al control ejercido por una baja cantidad de nutrientes y una depredación activa ("bottom-up" y "top-down" respectivamente) lo que da como resultado un estado de un sistema de fitoplancton en balance. Esto mismo podría estar ocurriendo en el lago Alchichica dando como resultado una producción constante y en promedio positiva de la talla chica contra una

producción negativa y fluctuante de la talla grande. El relacionar la producción con la biomasa de ambas tallas contra la total (B:P, Fig. 22 y 23), parece confirmar esta percepción.

7. Cadena de herbívoros y circuito microbiano

Con base en la predominancia de talla discutida anteriormente y en relación a la hipótesis H6, se puede afirmar que la ruta principal del carbono orgánico es la sedimentación del fitoplancton de talla grande y su posterior descomposición en el fondo del lago. Esta ruta predominó a excepción de la estratificación temprana del 2001.

Sin embargo, Fisher *et al.* (1988) y Suttle y Harrison (1988) han recalcado la importancia del circuito microbiano en la regeneración de nutrientes sobre todo en lagos oligotróficos (Frenette *et al.*, 1994), ya sea vía producción de biomasa transferida a niveles tróficos o vía indirecta a través de la regeneración de nutrientes. Este comportamiento también ha sido registrado y su importancia recalcada para aguas oceánicas tropicales, en los cuales la mayor parte de la producción es reciclada en el epilimnion (Longhurst, 1983, citado por Tremblay y Legendre, 1994).

Con el fin de lograr un mejor entendimiento de la sucesión de tallas con relación a los factores ambientales del lago Alchichica se realiza a continuación una comparación de las características temporales y espaciales con relación a la producción primaria basados en el modelo PEG de Sommer *et al.* (1986), modelo basado principalmente en lagos templados -y dos lagos subtropicales-. Se han utilizado sólo aquellos puntos que ayudan a explicar el comportamiento de Alchichica (1,2,3,5,6,13,17) con base en los datos disponibles para este estudio.

El modelo PEG (Sommer *et al.*, 1996) sintetiza la sucesión fitoplanctónica en respuesta a la variación en las variables ambientales que se llevan a cabo en los lagos templados (mono, dimícticos y amícticos, oligo, meso y eutróficos) y subtropicales (monomícticos). El comportamiento descrito en el modelo PEG parece ser una tendencia general en los lagos de las latitudes mencionadas, sin embargo solo se aplica en forma parcial y con temporalidad distinta al lago Alchichica, el cual muestra similitud con el proceso de sucesión descrito por Talling y Lemoalle (1998).

Comenzando con el punto (1); en los lagos templados, al acercarse el final del invierno justo después del deshielo, la disponibilidad de nutrientes y el aumento de luz permite el crecimiento ilimitado del fitoplancton. Se desarrolla un pico primaveral de pequeñas algas de rápido crecimiento tales como *Cryptophyceae* y diatomeas céntricas pequeñas. Estas condiciones se asemejan a las de invierno en un lago tropical como Alchichica. Talling y Lemoalle (1998) afirman que existen varios lagos como el Victoria, Lanao, Valencia, Tangañica, Malawi y Titicaca, que de la misma forma, presentan periodos cortos de extensiva mezcla vertical que suelen estar acompañados o seguidos de un pico de abundancia algal donde las diatomeas son responsables de la mayor contribución. Así, el lago Alchichica, durante esta época presenta un florecimiento de diatomeas y otras algas, aunque éstas son en su mayoría tallas $>2\mu\text{m}$. Entre ésta están: *Cyclotella choctawhatcheeana*, *Mycrocystis* sp., *Monaraphidium minutum*,

Oocystis parva y *Glenodinium* sp. Las $< 2\mu\text{m}$, están representadas por: *Synechocystis aquatilis* y *Chroococcus* sp. (Sánchez, 2001).

En el punto (2), Sommer *et al.* (1986) especifican que estas algas pequeñas son consumidas por especies de zooplancton que aumentan su abundancia debido a la eclosión de estados de latencia y a la alta fecundidad inducida por los altos niveles de algas comestibles. Asimismo, en Alchichica, durante el florecimiento invernal de diatomeas, se produce un aumento de la población del copépodo *L. novamexicanus* que es en parte responsable de la disminución de la biomasa fitoplanctónica durante la estratificación temprana (Lugo *et al.*, 1999). A este punto, Talling y Lemoalle (1998) reconocen que la eliminación de las poblaciones de fitoplancton está regulada por procesos como la depredación por zooplancton aunque reconocen la falta de estudios de este tipo en lagos tropicales.

Siguiendo con el tema de los herbívoros planctónicos (3), el modelo PEG especula que los organismos con tiempos generacionales cortos aumentan su población primero y son seguidos de especies de crecimiento más lento, es decir, primero se alimenta el zooplancton pequeño (p.e. rotíferos) y luego el grande (p.e. copéodos). Aunque queda fuera del campo de estudio de esta investigación, es conocida la presencia de dos especies de rotíferos que pudieran presentarse antes de los copéodos: *Brachionus rotundiformis* y *Hexarthra jenkiniae* que podrían jugar un papel importante en la eliminación de las diatomeas pequeñas (Lugo *et al.*, 1993) durante la estratificación temprana, sin embargo Oliva *et al.* (2001) mencionan que estos organismos no aparecen precisamente antes que los copéodos. Talling y Lemoalle (1998) citan un trabajo realizado en Panamá por Gliwics (1976) en donde se demuestra que el consumo por parte de los rotíferos no causa un gran impacto en la población de fitoplancton. Nuevamente, los estudios son escasos y no se puede concluir al respecto.

A consecuencia de la depredación (5), la biomasa fitoplanctónica del florecimiento algal registrado en primavera decrece a niveles muy bajos según el modelo PEG. Comienza una etapa de equilibrio de agua clara que se mantiene hasta que algas no consumibles –no palatables- principalmente de pequeño tamaño, se desarrollan en grandes números. Los nutrientes son reciclados por los procesos de depredación. Esta etapa de aguas claras dominadas por especies de algas no comestibles se asemeja a la época de estratificación temprana en Alchichica, en donde se presenta una etapa de aguas claras y altas temperaturas junto con una baja considerable de la biomasa fitoplanctónica por depredación y sedimentación. Esta biomasa está representada por fitoplancton de talla $<2\mu\text{m}$, la cual presentó un estado que asemeja al equilibrio entre lo producido y lo perdido (Fig. 21 y 22). También, al dominar esta talla, se deduce una dominancia del circuito microbiano el cual mantiene un reciclamiento efectivo de los nutrientes en el epilimnion. A este punto, Talling y Lemoalle (1998) sugieren que los mínimos de clorofila a lo largo del año, se mantienen menos bajos debido a este reciclamiento de nutrientes que es más efectivo en los trópicos.

A partir de esto, el modelo PEG (6) indica que las especies zooplanctónicas herbívoras encuentran una limitante de alimento por lo que su peso por unidad de tamaño junto con su fecundidad disminuye. Esto resulta en una disminución de su biomasa y población. Este fenómeno se presenta nuevamente en Alchichica cuando después del florecimiento de diatomeas, se presenta una disminución de los copépodos en invierno que se mantiene hasta el florecimiento de cianobacterias que se presenta en primavera (a finales de la estratificación temprana) (Lugo *et al.*, 1999).

La limitante del nitrógeno (13) que se produce en la época de estratificación a finales del verano en los lagos templados, favorece un cambio a especies de cianobacterias filamentosas fijadoras de nitrógeno. Las condiciones ambientales en esta época son similares a los del final de la estratificación temprana en el lago Alchichica. La luz, estabilidad del agua y la baja concentración de nitrógeno,

permiten el florecimiento de estas cianobacterias filamentosas, lo que resulta en una dominancia de talla $>2\mu\text{m}$. Este florecimiento es característico de varios lagos tropicales como Tangañica y Victoria (Talling y Lemoalle, 1998).

Finalmente, con relación al punto 17 del modelo PEG, el periodo de sucesión autogénica (verano) termina debido a factores relacionados con cambios físicos que incluyen un aumento en la profundidad de la capa de mezcla, lo que resulta en un incremento de nutrientes y una disminución en las condiciones de luz. Este ambiente resulta similar al de la estratificación tardía de Alchichica.

A pesar de que aquí se pudo explicar la causa de la distribución de la biomasa así como de las tallas dominantes de fitoplancton en la columna de agua y su variación a lo largo del ciclo anual del lago Alchichica, es importante recalcar los dos puntos siguientes.

1. Las interacciones biológicas pueden ser en parte o inclusive las completamente responsables de la sucesión fitoplanctónica (en especie y talla) por lo que hay que considerar al sistema como un todo, como mencionan Sommer *et al.* (1986) y Frenette *et al.* (1994).
2. Existen diferencias importantes entre los lagos templados y los tropicales (Lewis 1996) que hay que considerar a la hora de realizar estudios de lagos de bajas latitudes, ya que el uso de modelos y comparaciones con estudios de aquellos de altas latitudes pueden dar interpretaciones erróneas. Asimismo, es también importante considerar las características específicas de cada lago en cuanto a su hidrodinámica, clima, química y biología si se quiere llegar conclusiones más cercanas a la realidad del sistema en estudio.

X CONCLUSIONES

En cuanto a la primera interrogante planteada; el reconocer la magnitud, distribución vertical y variación temporal que presenta la biomasa del fitoplancton expresado como clorofila "a" en el perfil vertical de la zona limnética (i.e., pelágica) de Alchichica, se concluyó lo siguiente:

La **H1** fue aceptada, i.e. en el lago Alchichica y durante un ciclo anual, la biomasa fitoplanctónica es mayor durante la época de circulación, ya que es en ésta cuando los nutrientes remineralizados en el hipolimnion son puestos a disposición en toda la columna de agua. La biomasa fitoplanctónica va disminuyendo conforme se avanza en la estratificación debido a que los nutrientes se van agotando (i.e., fase de agua turbia a fase de agua clara).

La **H2** fue aceptada, i.e. la distribución del fitoplancton durante la época de circulación es homogénea en la vertical, mientras que durante la época de estratificación la distribución vertical de la clorofila se concentra en su mayoría en la región donde se reúnen las condiciones propicias de luz y nutrientes, es decir en la base de la termoclina (i.e. metalimnion).

En cuanto a la segunda interrogante sobre la distribución de la biomasa fitoplanctónica, expresada como clorofila "a" por cada talla, tanto en la vertical como temporalmente. Se llegaron a las siguientes conclusiones:

La **H3**, fue rechazada, i.e. en un promedio anual, la talla predominante es la grande ($>2\mu\text{m}$). Esto se debió a que en lagos tropicales existen condiciones específicas como estratificación menos definida, atelomixis, sucesión de especies interrumpida (Lewis, 1996) y en este lago oligotrófico, DCM, por lo que la talla grande puede permanecer todo el ciclo como dominante en biomasa.

La **H4**, fue aceptada parcialmente, i.e. durante la época de mezcla, las tallas grandes ($>2\mu\text{m}$) son favorecidas porque durante la circulación las tasas de sedimentación disminuyen y la disponibilidad de nutrientes aumenta, por lo que dominan en biomasa. La talla $<2\mu\text{m}$ solo domina durante la estratificación temprana. El resto del año vuelve la dominancia de la talla grande. Esta talla es capaz de dominar a final de la estratificación temprana ya que el florecimiento de *Nodularia*, corresponde a una cianobacteria filamentosa $>2\mu\text{m}$, ya en estratificación bien establecida y tardía, los DCM (en condiciones de estabilidad, nutrientes y luz), atelomixis y los cambios de sucesión de especies, son capaces de mantener a esta talla como dominante.

En cuanto a **H5**, fue parcialmente rechazada. Durante la circulación la talla grande ($>2\mu\text{m}$) –talla predominante- se distribuye en forma homogénea. Por otra parte, la talla grande nuevamente, –talla predominante- se concentró principalmente en el metalimnion, donde confluyen iluminación y nutrientes.

Finalmente y en relación a la última interrogante; la estimación de la principal ruta que sigue el carbono biogénico producido en Alchichica (Legendre, 1999), se concluyó lo siguiente:

La **H6** fue rechazada. Al dominar la talla grande la ruta principal del carbono biogénica en el lago será la sedimentación y más tarde su remineralización en el fondo del lago. Sólo durante la estratificación temprana, cuando domina la talla pequeña, la ruta principal es el circuito microbiano, es decir, el reciclamiento de los nutrientes en la zona eufótica (i.e. producción reciclada).

XI REFERENCIAS

- ALCOCER, J., A. LUGO, E. ESCOBAR, M.R. SÁNCHEZ y G. VILA CLARA, 2001: Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. -*Verh. Internat. Verein. Limnol.* **5**: 3166-3169.
- ALCOCER, J. y W.D. WILLIAMS, 1993: Lagos Salinos Mexicanos.-*Biodiversidad Marina y Costera de México*. S.I., Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.) Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México, 865 pp.
- ARREDONDO, J.L., R. CASTILLO y M.A., VALLADOLID-LAREDO, 1983: Batimetría y morfometría de los lagos "maars" de la Cuenca de Oriental, Puebla, México.- *Biotica*. **8**:37-47
- ARREDONDO, J.L., O. VERA y A.O. ORTIZ, 1984: Análisis de componentes principales y cúmulos de datos limnológicos, en el lago de Alchichica, Puebla. -- *Biotica*. **9**:23-39.
- BARNES Y MANN, 1991: Fundamentals of Aquatic Systems. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 374 pp.
- BEATY, M.H. y B.C. PARKER, 1995: Relative importance of pico-, nano-, and micro-plankton algae in Mountain Lake, Virginia. -*Journal of Phycology*. **31**(3)
- BRANDON., R.A., E.J. MARUSKA y W.T. RUMPH. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, Mexico.- *Bull. S. Acad. Sci.* **80**(3): 112-125.
- BRUNO, S.F, STAKER, R.D., SHARMA, G.M., TURNER, J.T., 1983: Primary productivity and phytoplankton size fraction dominance in a temperate North Atlantic estuary. *Estuaries* **6**(3): 200-211
- BUEN, F. de., 1945: Investigaciones sobre ictiología mexicana. I. Atherinidae de aguas continentales de México. -*Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma México*. **16**: 475-532.
- DE EMILIANI, M. y M. SHIAFFINO, 1974: Phytoplankton in Lake Mascardi (Río Negro, Argentina). -*Bol Sci Argent Bot.* **15** (4): 411-426.

- ERIKSON R., E. HOOKER, M. MEIJA, 1991: Underwater light penetration, phytoplankton biomass and photosynthetic activity in Lake Xolotlan (Managua). – *Hydrobiologia Bull.* **25**(2):137-144.
- FISHER, T.R., R.D. DOYLE, E.R. PEELE, 1988: Size fractionated uptake and regeneration of amonium and fosfate in a tropical lake. – *Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Andewandte.* **23**(2):637-641.
- FRENETTE, J., L., LEGENDRE, J.L, DODSON, S., DEMERS, y M., BOULE, 1994: Mixing, stratification and the fate of primary production in an oligotrophic multibasin lake system (Québec, Canada). – *Journal of Plankton Research.* **16**(9): 1095-1115
- FRENETTE, J., LEGENDRE, L., DEMERS, S. , y M. BOULE, 1996: Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in a n oligotrophic multibasin lake system.- *Journal Of Plankton Research.* **18**(1):45-61.
- GUERRERO, F. y M.C., CASTRO, 1997: Chlorophyll a of size-fractionated phytoplankton at a temporary hypersaline lake. – *International Journal of Salt Lake Research.* **5**:253-260.
- GASCA, D. A., 1981: Génesis de los lagos cráter de la Cuenca de Oriental, Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Colección científica: Prehistoria. **98**
- HAWKINS, P.R. y D.J. GRIFFITHS, 1993: Artificial destratification of a small tropical reservoir: effects upon the phytoplankton. – *Hydrobiologia.* **254**:169-181.
- HECKY, R.E y H.J. KLING, 1981: The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tankanyika: species composition, biomass, chlorophyll content and spatio-temporal distribution. – *Limnology and Oceanography.* **26** (3): 548-564.
- HOWARD-WILLIAMS C., K. LAW, C.L. VINCENT, J. DAVIES, W.F. VINCENT., 1986: Limnology of Lake Waikaremoana with special reference to littoral and pelagic primary producers. – *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.* **20** (4): 583-597.

- HUSZAR, V.L.M, L.H.S SILVA, P. DOMINGOS, M. MARINHO Y S. MELO, 1998: Phytoplankton species composition is more sensitive than OECD criteria to the trophic status of three Brazilian tropical lakes. *-Hydrobiologia*. (369/370): 59-71.
- KIM, W-S y M. CHANG, 1992: Zooplankton grazing during an euglenoid bloom in Reeves Bay, Nueva York, *-Ocean Research*, 14:25-34
- LAFOND, M., B., PINEL-ALLOUL y P., ROSS, 1990: Biomass and photosynthesis of size-fractionated phytoplankton in Canadian Shield lakes. *-Hydrobiologia* 196:25-38.
- LALLI Y PARSONS, 1993. Biological Oceanography: an Introduction. Pergamon Press. Oxford, UK. 301 pp.
- LEBO M.E., J.E. REUTER, C.L. RHODES, C.R. GOLDMAN, 1992: Nutrient cycling and productivity in a desert saline lake: observations from a dry, low-productivity year. *-Hydrobiologia* 246(3):213-229.
- LEGENDRE, 1999: Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *-Japanese Journal of Limnology*. 60(1): 1-10
- LEWIS, W.M.Jr, 1978: A compositional, phytogeographical and elementary structural analysis of the phytoplankton in a tropical lake: Lake Lanao, Philipines. *-Journal. of Ecology*. 66:213-226
- LEWIS, W.M., Jr., 1986: Phytoplankton Sucesion in Lake Valencia, Venezuela. *-Hydrobiologia*. 138: 189-203
- LEWIS, W.M., Jr. 1996: Tropical Lakes: how latitude makes a difference. pp 43-64. in: F.Shiemer & K.T. Boland (eds.) *-Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing, Amsterdam, Holanda.
- LIND, O.W. 1979. Handbook of common methods in Limnology. Mosby. St. Louis. 199 pp.
- LIND, 1992: Clay turbidity: Regulation of phytoplankton production in a large nutrient rich tropical lake. *Limnology and Oceanography*. 37(3): 549-565
- 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 Doctorado, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- LUGO A., E. GONZÁLEZ, M. SÁNCHEZ, J. ALCO CER, 1999: Distribution of *Leptodiptomus novamexianus* (Copepoda: Calanoida) in a Mexican hyposaline lake. -*Revista de Biología Tropical* (suplemento 1):141-148.
- LUGO A., J. ALCO CER, M.R. SÁNCHEZ, E.ESCOBAR, M. MACEK, 2001: Temporal and spatial variation of bacterioplankton abundance in a tropical, warm-monomictic, saline lake: Alchichica, Puebla, Mexico. -*Verh. Internat. Verein. Limnol.* **5**:2968-2971.
- MARGALEF, R., 1983: Limnología. Ediciones Omega. Barcelona, España. 1010pp
- MACEK, M., VILACLARA, G., LUGO, A., 1994: Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. -*mar. Microbial Food webs.* **8**: 235-249.
- MELACK J. M., 1976: Primary Productivity and Fish Yields in Tropical Lakes. -*Transactions of the American Fisheries Society.* Vol 105: no. 5.
- MURUGAVEL P., T.J PANDIAN, 2000: Effect of altitude on hydrology , productivity and species richness in Kodayar-a tropical peninsular Indian aquatic system. - *Hydrobiologia.* **430**: 36-57.
- OLIVA, M.G., A. LUGO, J. ALCO CER, L. PERALTA y M.R., SÁNCHEZ, 2001: Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. -*Hydrobiologia.* **466**:299-306.
- PAYNE, A.I., 1986: The ecology of tropical lakes and rivers. Wiley. Chichester. pp. 301
- PAYNE, G.W., 1988. Algal responses to nitrogen and phosphorus addition in four central North Island, New Zealand lakewaters. - *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* **23** (1).
- ROSS, P.E. y MUNAWAR, M., 1981: Preference for nanoplankton size fractions in Lake Ontario zooplankton grazing. -*Journal of Great Lakes Research* **7**(1): 65-67 no.1.
- SÁNCHEZ, M., 2000: Variación de la clorofila "a" fitoplanctónica y sus mecanismos de control en un lago atalasalino tropical. Tesis de Maestría. ICMYL. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- SOMMER, U., GLIWICZ Z.M., LAMPERT, W., DUNCAN, A., 1986. The PEG – model of seasonal successions of planktonic events in fresh waters.
- STONE, L., BERMAN, T., BONNER, R., BARRY S., WEEKS, S.W., 1993: Lake Kinneret: A seasonal model for C flux through the planktonic biota. *Limnology and Oceanography*. **38**:1680-1695
- SUTTLE, C.A, P.J. HARRISON, 1992. Ammonium and fosfate uptake kinetics of size-fractionated plankton from an oligotrophic freshwater lake. *Journal of Plankton Research*. **10**(1):133-149.
- TALLING, J.F. y J. LEMOALLE, 1998: Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters. Cambridge. 441pp.
- TREMBLAY, J. y L. LEGENDRE, 1994: A model for the size-fractionated biomass and production of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. **39**(8)
- VOLLENWEIDER, 1974: a Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environmentes. Segunda edición. Blackwell Scientific Publications, Londres, Inglaterra. 1974.
- WAITE M. A. y THOMPSON A. P., 1992: Does energy control the sinking rates of marine diatoms?. *Limnology and Oceanography*. **37**(3): 468-477.
- WARWICK F.V., 1983. Phytoplankton production and winter mixing contrasting effects in two oligotrophic lakes. –*Journal of Ecology*. **71**:1-20
- WETZEL, R.G., 2001: Limnology; Lake and River Ecosystems. Tercera edición. Editorial Academic Press, EUA, 2001.1006pp
- ZAFAR, 1986: Seasonality of phytoplankton in some South Indian lakes. – *Hydrobiologia*. **138**:177-187

XI AGRADECIMIENTOS

- Al Programa de Investigación en Limnología Tropical (PILT) de la FES Iztacala UNAM por el apoyo y facilidades brindadas para la realización de este trabajo de investigación.
- Al CONACyT por el financiamiento parcial de este proyecto a través del apoyo con las beca de un año y medio a través de los proyectos: Acoplamiento física lacustre - procesos biogeoquímicos en un lago tropical profundo. CONACYT-34893-T y Factores reguladores de la estructura de las comunidades planctónicas en lagos tropicales: efectos de la limitación de recursos, la depredación y el banco de huevos de resistencia. PAPIIT IN209102-3
- A la DGAPA UNAM proyectos IN211200 por los apoyos diversos incluyendo una beca de 2 meses de licenciatura durante sus etapas 12 y 13Al proyecto MMS Contract 1435-01-99-CT-30991TAMU. Deep Gulf of Mexico Benthos Study(DGoMBS) - Joint US/Mexico Studies of the Sigsbee Deep (JSSD) por los apoyos para realizar una estancia de entrenamiento con la Dra. Lisa Campbell (TAMU), la participación en la campaña conjunta a bordo del B/O GYRE y presentar resultados parciales en la reunión de The Oceanography Society con la presentación Ley Cooper K. , F. Adame & E. Escobar. Exportation of organic material from the water column to the deep sea sediment in the central Gulf of Mexico llevada a cabo los días 4 al 6 de junio de 2003 en Nueva Orleans, LA.
- A los miembros del jurado: Biól. Laura Peralta, Biól. Luis Oseguera, M. en C. Citlali Díaz. Al Dr. Javier Alcocer Durand, director de esta tesis por que no sólo fue eso, sino que fue mi guía, ejemplo, a amigo y compañero de muchas risas. A la Dra. Elva Escobar por ser una de mis grandes inspiraciones como mujer y gran investigadora que es, por apoyarme e involucrarme en el mundo de la ciencia y por todos los días tan divertidos que hemos pasado juntas en congresos, viajes y cruceros.
- A mis compañeros de laboratorio por sugerencias y apoyo en el análisis de datos: Laura Peralta, Luis Oseguera, Benigno Badilla, Kim Ley Cooper.

- A mis padres, Carolina y Jorge, por su amor y apoyo incondicional, por su gran ejemplo como seres humanos, por su paciencia, su cariño, su comprensión...por que a pesar de diferencias entre nuestra forma de pensar, siempre han estado de mi mano....por que nunca tendré palabras para acabar de agradecerles todo lo que han hecho por mi.
- A mis hermanos: Mari José por ser mi mejor amiga desde hace 25 años y haberlo siempre demostrado ante cualquier situación, por nuestras aventuras juntas a través del mundo y por que gracias a ella he cumplido varios de mis sueños. Gracias infinitas por ser una parte tan grande de mi vida. A Jordi, por que en su única manera se preocupa por mi, por todos los años que hemos convivido en momentos buenos y malos. A Diego, por su apoyo incondicional (no sólo tecnológico), por su ejemplo de paciencia, responsabilidad y buen humor.
- A mi tía Gilda, por proporcionarme un segundo hogar y por ser una amiga que me ha apoyado en todo.
- A mis amigos de la Fac. por enseñarme tantas cosas de la vida, por hacerme ver nuevos horizontes y acompañarme hacia ellos por caminos de risas continuas entre clases, practicas, juegos y fiestas. En especial a Vane, mi gran amiga-hermana de la sonrisa perpetua, la ejemplificación perfecta de una mejor amiga, a Betoques/Betouchy por ayudarme en los momentos más difíciles, por ser siempre una carcajada garantizada en cualquier día, y uno de los corazones más puros que he conocido, a Kimoteo por ser mi eterno compañero de tarea, clases, viajes, además de mi más grande confidente, para mi ha sido una gran inspiración por ser una persona que sabe volar, a Eduardo por compartir tantos momentos y conversaciones increíbles sobre todo en alta mar, donde conocí la gran persona que es, a Olmo por ser siempre y a pesar de cualquier conflicto y malentendido una persona muy cercana a mi corazón con la cual he compartido momentos maravillosos, a Ernesto, Aline, Sensei Sux, Eva, Diego, Clara, Esteban, Fernando, Ulises, y a todos los que un día me dieron una sonrisa. Muchas gracias.

- A mis mejores amigas; Jesica y Valeria, que aunque se encuentren lejos de mí, están muy cerca de mi corazón, gracias por que muchos de los momentos más divertidos de mi vida han sido con ustedes, que muchos de los momentos más difíciles de mi vida, también han sido con ustedes. Gracias por volar conmigo a rincones lejanos del mundo, al fondo del mar, o simplemente por pasar una tarde hablando de la distancia entre el Sol y la Luna. A Deborah, por que a pesar de todo, sigue siendo una persona muy cercana a mi corazón con la que he llevado una amistad de más de veinte años.
- A Esteban, por la luz que trajiste a mi vida, por que en tan poco tiempo me has dado más sonrisas, más amor y más apoyo que personas en toda una vida. Gracias.

A todos ellos y a todos los que por espacio no he podido nombrar, les doy las gracias más sinceras, por que es en gran parte que por ustedes, soy la persona que ven hoy, y por que gracias a ustedes seré la persona que sueño llegar a ser.