



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

FACULTAD DE CIENCIAS

SEDIMENTACIÓN DE LAS PRINCIPALES ESPECIES DE  
FITOPLANCTON EN EL LAGO ALCHICHICA, PUEBLA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

LILIA VELASCO BAZÁN



DIRECTOR DE TESIS

Dr. JAVIER ALCO CER DURAND

2009



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

## Hoja de Datos del Jurado

### 1. Datos del alumno

Velasco

Bazán

Lilia

58 94 46 92

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

302293131

### 2. Datos del tutor

Dr

Javier

Alcocer

Durand

### 3. Datos del sinodal 1

Dr

Javier

Carmona

Jiménez

### 4. Datos del sinodal 2

Dra

Gloria

Vilaclara

Fatjó

### 5. Datos del sinodal 3

Dra

Elva Guadalupe

Escobar

Briones

### 6. Datos del sinodal 4

Dra

María del Rosario

Sánchez

Rodríguez

### 7. Datos del trabajo escrito

Sedimentación de las principales especies de fitoplancton en el lago Alchichica, Puebla

59 pp

2009

## **Agradecimientos**

A mis padres y hermanas por su cariño, apoyo y confianza

Al Dr. Javier Alcocer Durand por su guía, paciencia y tiempo invertidos en la elaboración de este trabajo

A los M. en C. Vilma Ardiles y Luis Oseguera y a la Dra. Elizabeth Ortega por su orientación al realizar el trabajo de laboratorio y la parte logística

A la Dra. Elva Escobar por iniciar mi gusto por la biología de cuerpos acuáticos y la revisión de este trabajo

A los revisores Dra. Gloria Vilaclara, Dra. Rosario Sánchez y Dr. Javier Carmona por sus comentarios, aportaciones y por ampliar mi visión desde el punto de vista en sus áreas de especialización

A los chicos del laboratorio -Miriam, Arturo, Osvaldo y Omar-, que hicieron ameno el tiempo de observaciones al microscopio y en los que he encontrado a grandes amigos

A todos los miembros del PILT por haberme acogido, brindarme apoyo, consejos y sugerencias, pero sobre todo por hacerme sentir parte del grupo, gracias también a aquellos que colaboraron en la obtención de muestras en campo

A Bere, Miri, Darinka y todos los amigos y compañeros que creen en mi, por sus consejos y buenos deseos

No encuentro más palabras para agradecer a todos ustedes por ser parte de mi vida y de uno de mis logros más importantes. Por su “buena vibra” a todos ustedes: Mil gracias!!!

*Lo mejor es poder decir con una gran sonrisa que este trabajo, como mi vida, no podría ser posible si no fuera por el amor de mis padres, Rosario y Francisco, a quienes les dedico este logro con amor, admiración y respeto. Con todo mi cariño a ustedes que me han dado lo mejor y no han dejado de creer en mí. Gracias por la herencia más valiosa que pudiera recibir.*



*Gaby y Roxana, saben que sin ustedes estaría perdida. Gracias por estar siempre a mi lado, este es sólo un paso más.*



*Work like you don't need money.*

*Love as though you have never been hurt before.*

*Dance as though no one is watching you.*

*Sing as though no one can hear you.*

*Live as though heaven is on earth.*

*~ Mark Twain ~*



	<b>pp</b>
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Objetivo	6
Objetivos particulares	6
Material y métodos	7
Área de estudio	7
Muestreo	9
Identificación y cuantificación	10
Concentración celular	11
Cálculo de flujos	12
Cálculo de biovolúmenes	12
Resultados	14
Composición	14
Riqueza taxonómica	14
Abundancia y densidad	17
Frecuencia	27
Diagramas bivariados de frecuencia <i>versus</i> abundancia	29
Flujos de algas	31
Flujos de carbono biogénico	33
Flujos de frústulos	38
Discusión	43
Conclusiones	49
Literatura citada	51



<b>Fig.</b>	<b>pp</b>
1 Localización geográfica del Lago Alchichica	7
2 Ubicación del anclaje y posición de las trampas de sedimento en el lago Alchichica	10
3 Variación anual de la riqueza de especies de fito y ticoplancton, así como de las anomalías de la riqueza de especies	16
4 Variación anual de la riqueza de especies de fito y ticoplancton en los tres niveles de trampas	18
5 Variación anual de la contribución del fito y ticoplancton a la abundancia total	18
6 Variación anual de la contribución del fito y ticoplancton a la abundancia total en los tres niveles de trampas	19
7 Variación anual de la contribución del fitoplancton, ticoplancton y frústulos vacíos la abundancia total en los tres niveles de trampas	21
8 Variación anual de la densidad de algas (fito y ticoplancton) capturadas en las trampas	22
9 Variación anual de la densidad de algas (fito y ticoplancton) capturadas en los tres niveles de trampas	23
10 Variación anual de la de la sumatoria de densidades en la columna de agua de las especies de algas capturadas en las trampas	25
11 Variación anual de la densidad de las especies de algas capturadas en los tres niveles de trampas	26
12 Diagramas bivariados de frecuencia <i>versus</i> abundancia de las especies de fito y ticoplancton encontradas en los tres niveles de trampas	30
13 Flujos de algas en los tres niveles de trampas	32
14 Variación anual del flujo de carbono biogénico en los tres niveles de trampas	35
15 Variación anual del flujo de carbono biogénico de especies del fitoplancton capturadas en los tres niveles de trampas	36



<b>16</b>	Contribución por especie al flujo de carbono biogénico anual en los tres niveles de trampas	37
<b>17</b>	Variación anual del flujo de frústulos en los tres niveles de trampas	39
<b>18</b>	Comparación de los flujos de algas y de frústulos vacíos al fondo del lago	41

## Índice de tablas



<b>Tabla</b>		<b>Pp</b>
<b>1</b>	Especies de algas registradas previamente para el lago Alchichica y su registro en trampas durante los muestreos de 2007	15
<b>2</b>	Presencia de especies de fito y ticoplancton en los tres niveles de trampas durante el 2007	28
<b>3</b>	Flujos sedimentarios de algas planctónicas en ambientes oligotróficos	42

## Resumen

Alchichica es un lago monomíctico cálido y oligotrófico que, a diferencia de otros ecosistemas oligotróficos, está dominado por fitoplancton de talla grande ( $> 2\mu\text{m}$ ) que, debido a su mayor peso y una menor presión de depredación por parte del zooplancton, es principalmente exportado por debajo de la termoclina hacia el fondo del lago. Este rápido hundimiento implica una rápida exportación de carbono y nutrientes fuera de la zona productiva del lago, lo cual tiene importantes implicaciones en la ecología lacustre. El objetivo del presente estudio fue estimar la magnitud de la exportación de fitoplancton en Alchichica a través de la cuantificación de los flujos de las principales especies que sedimentan en el lago expresado, asimismo, en términos de flujos de carbono biogénico y frústulos de diatomeas, así como su dinámica espacio-temporal. Para lo anterior, se colocaron trampas de sedimento a tres profundidades (tope del metalimnion, justo debajo de la termoclina y cerca del fondo), las cuales fueron recolectadas mensualmente a lo largo de un ciclo anual.

Se identificaron un total de dieciocho especies de algas (siete fitoplanctónicas y once ticoplanctónicas); dominando en frecuencia y biomasa la diatomea central *Cyclotella alchichicana*. Los flujos de sedimentación de algas presentaron un comportamiento estacional acoplado a la hidrodinámica del lago, encontrándose los mayores valores asociados con los florecimientos algales (invernal de diatomeas y primaveral de cianofitas). Los flujos de carbono biogénico ( $264.9 \pm 464 \text{ mg CB m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; 2.2 a  $1707.9 \text{ mg CB m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) y frústulos de diatomeas ( $6.2 \times 10^7 \pm 7 \times 10^7 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ;  $5.9 \times 10^6$  a  $2.7 \times 10^8 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) son regidos por *C. alchichicana*, la cual contribuyó con  $\approx 100\%$  del flujo anual. Se estima que el flujo de carbono biogénico anual en el lago Alchichica rebasó las doscientas toneladas (*i. e.*,  $210 \text{ t CB año}^{-1}$ ).

## Abstract

Alchichica is an oligotrophic, warm-monomictic lake dominated, contrary to what have been found in other oligotrophic ecosystems, by large size ( $> 2\mu\text{m}$ ) phytoplankton. Large size phytoplankton is mainly exported below the thermocline to the bottom. A heavier and a larger body size favor exportation of large size phytoplankton because of their faster sinking rates and lower predation pressure by herbivorous zooplankton. The rapid phytoplankton sinking to the bottom, leads to carbon and nutrients removal out of the productive zone impacting the lake ecology. The aim of the present study was to estimate the phytoplankton exportation in Lake Alchichica by quantifying the sedimentation flux of the main phytoplankton species express as well as biogenic carbon and diatom frustules fluxes, and its spatio-temporal dynamics. The sediment traps were placed at three different depths (top of the metalimnion, just below the thermocline, and close to the lake's bottom); and collected monthly along a yearly cycle.

There were identified eighteen algae species (seven phyto and eleven ticoplanktonic); the centric diatom *Cyclotella alchichicana* dominated in frequency and biomass. The sedimentation fluxes showed a seasonal pattern coupled to the lake's hydrodynamics; the higher fluxes were associated to the algal blooms (*i. e.*, winter diatom and spring cyanobacterial blooms). Biogenic carbon ( $264.9 \pm 464 \text{ mg BC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; 2.2 to  $1707.9 \text{ mg BC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) and diatoms frustules ( $6.2 \times 10^7 \pm 7 \times 10^7 \text{ célls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ;  $5.9 \times 10^6$  to  $2.7 \times 10^8 \text{ célls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) fluxes were coupled to *C. alchichicana* which made up to  $\approx 100\%$  of the total annual flux. It was estimated that the annual biogenic carbon flux in Lake Alchichica reach about two hundred tons (*i. e.*,  $210 \text{ t BC y}^{-1}$ ).

## Introducción

El estado trófico de un lago, interpretado a través de la disponibilidad de nutrientes, se considera una de las características responsables de la distribución de tamaños de la comunidad fitoplanctónica. En ambientes oligotróficos y estratificados, el fitoplancton de talla pequeña ( $\leq 2 \mu\text{m}$ ) representa la mayor contribución a la biomasa y producción primaria de los cuerpos acuáticos, tanto marinos como continentales (Stocker y Antia, 1986, Thingstad y Sakshaug, 1990). Por otro lado, en aguas con altas concentraciones de nutrientes como las costeras, frentes y zonas de afloramiento, la mayor biomasa autotrófica y producción está dada principalmente por la talla grande ( $> 2 \mu\text{m}$ ) (Eppley y Peterson, 1979; Malone, 1980; Kalff y Watson, 1986; Munawar y Munawar, 1986; Petrova, 1986).

Un vez que el carbono biogénico (CB) se genera en un cuerpo acuático a partir de la actividad fotosintética, éste puede ser transformado en el circuito microbiano dentro de la zona fótica o ser exportado. Las rutas reconocidas para la exportación son: a) transferencia a otros miembros de la red trófica –p. ej., consumo por animales grandes como peces- y su hundimiento posterior como cadáveres, y b) sedimentación del carbono biogénico particulado, principalmente en forma de heces fecales de rápido hundimiento y de fitoplancton no consumido hacia aguas profundas por debajo de la termoclina (Legendre y Rassoulzadegan, 1996).

El camino que sigue el carbono biogénico depende fundamentalmente de la estructura de tallas de los productores primarios y de la presión de depredación (herbivoría). En general, se asume que existe un control hidrodinámico sobre las fracciones del fitoplancton a través de una sedimentación diferencial en la que las células de talla grande se sedimentan más fácilmente que las de talla pequeña (Frenette *et al.*, 1996), lo que significa que las células grandes del fitoplancton no se remineralizan en la zona fótica y las tallas pequeñas no se exportan al fondo (Legendre, 1999). Conjuntamente, la velocidad de sedimentación depende, además de la talla y la forma de las células, de la intensidad de luz de la que disponen (Bienfang *et al.*, 1983), pero más aún de su estado fisiológico; las células muertas o moribundas se sedimentan a una velocidad mayor que las vivas, así como las que no asimilan nutrientes se sedimentan más

rápidamente que las que lo hacen activamente (Margalef, 1961; Titman y Kilham, 1976; Bienfang *et al.*, 1982; Sommer, 1984; Culver y Smith, 1989). Específicamente, las diatomeas tienen un control fisiológico sobre la flotabilidad, así, la disminución del crecimiento es acompañado de un aumento en la tasa de sedimentación cuando los frústulos actúan como lastre (Smetacek, 1985).

La biomasa algal sedimentada aumenta la cantidad de materia orgánica a “reciclar” (remeneralizar) en el fondo, lo cual puede generar anoxia hipolimnética (Poister y Armstrong, 2003). La desoxigenación del hipolimnion se encuentra asociada a la materia orgánica fitoplanctónica, ya que la fracción de talla grande del fitoplancton es exportada al hipolimnion rápidamente, donde genera el consumo de oxígeno para su remineralización; además de lo anterior, remueve alimento –y nutrientes- de la capa fótica (Goedkoop y Jonson, 1996; Alcocer *et al.*, 2008).

La producción de carbono biogénico en los ecosistemas pelágicos refleja eventos tanto estacionales como los florecimientos (“blooms”) resultado de la mezcla total de la columna de agua (primaveral en la zona templada e invernal en la tropical) o bien de eventos episódicos de corta duración que generan mezclas más restringidas (p. ej., atelomixis). Después de estos florecimientos es común que el nanofitoplancton (2-20  $\mu\text{m}$ ; Reynolds, 1997) se sedimente en forma masiva, ya que no puede ser consumido en su totalidad debido a su gran abundancia -y gran talla- en relación a la del mesozooplancton. Sin embargo, cuando no hay florecimientos, la presión de depredación del mesozooplancton sobre el nanofitoplancton es muy importante e impide su exportación a través del consumo. Por otro lado, el microzooplancton consume el picofitoplancton individual (0.2-2  $\mu\text{m}$ ) que tiene una velocidad de sedimentación comparativamente menor, por lo que su consumo y remineralización se presenta principalmente en la zona fótica (Legendre y Rassoulzadegan, 1996).

Diversos trabajos en ambientes templados documentan que las poblaciones de diatomeas con florecimientos durante la época de mezcla primaveral son “eliminadas” por sedimentación en cuanto se establece la estratificación (Lund, 1971; Knoechel y Kalff, 1975; Reynolds, 1976b, 1976c; Sommer, 1984). En el ambiente marino, esta “desaparición” se

atribuye principalmente a la formación de agregados de diatomeas durante la senescencia del florecimiento (Silver y Alldredge, 1981). Por otro lado, se ha probado que las poblaciones senescentes de fitoplancton presentan pérdidas altas por sedimentación (Eppley *et al.*, 1967; Smayda, 1970; Reynolds, 1973; Sommer, 1984). Diversos autores (Walsby y Reynolds, 1980; Bienfang y Harrison, 1984; Riebesell, 1989; Tallberg y Heiskanen, 1998; Garg y Bhaskar, 2000; Romero *et al.*, 2002; Ryves *et al.*, 2003) señalan la dominancia de las diatomeas en trampas de sedimento, las cuales, independientemente de la estación y el año, son las que más contribuyen al flujo de carbono biogénico y de ópalo (sílice) biogénico.

Existe una gran cantidad de información sobre la abundancia y la distribución en la columna de agua de taxa de fitoplancton en sistemas oligotróficos, y mucho se ha especulado a partir de su biomasa; sin embargo, hay pocos estudios que traten sobre el crecimiento y dinámica de los componentes del plancton, así como de los procesos de pérdida en condiciones naturales (Landry *et al.*, 1984). Este último proceso es el que se aborda a continuación con el fin de incrementar el conocimiento sobre el flujo de carbono en sistemas acuáticos oligotróficos tropicales, específicamente del lago Alchichica, con características diferentes a las descritas para otros lagos oligotróficos.

## **Objetivo general**

Estimar la magnitud de la exportación (“pérdida”) de las principales especies fitoplanctónicas que sedimentan en el lago Alchichica.

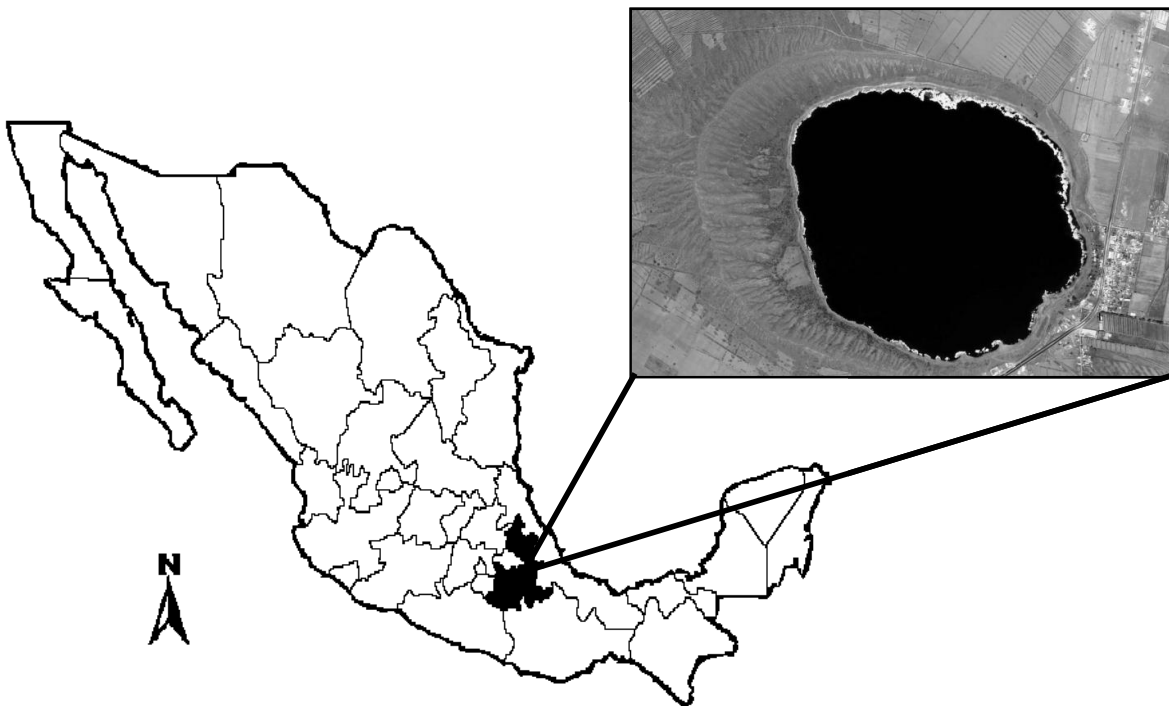
## **Objetivos particulares**

- a) Identificar las principales especies de fitoplancton que sedimentan en el Lago Alchichica.
- b) Cuantificar la magnitud de los flujos en términos de células de fitoplancton y su conversión a CB.
- c) Cuantificar la magnitud de los flujos en términos de frústulos (con y sin contenido celular).
- d) Reconocer la dinámica espacio-temporal de la exportación de fitoplancton y CB en el lapso de un ciclo anual.
- e) Identificar la relación de los flujos de fitoplancton (CB y frústulos) con la hidrodinámica del lago.

## Material y métodos

### Área de estudio

Alchichica es el mayor de seis lagos “maars” o lagos cráter que se localizan en la cuenca endorreica Oriental (4,982 km<sup>2</sup>) en el extremo SE del Altiplano Mexicano (19° 24.7' N, 97° 24.0' O) entre los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Filonov *et al.*, 2006) (Fig. 1). El clima en la región es templado seco debido a que se encuentra a una elevada altitud (> 2,000 m s.n.m.). La temperatura ambiental media es de 12.9°C (Alcocer *et al.*, 2000). Presenta dos épocas climáticas bien definidas: una de lluvias y con temperaturas promedio más elevadas (14.5-15.4°C) y otra de secas y con temperaturas promedio más bajas (9.2-13.0°C). La evaporación es alta (1,690 mm) y la precipitación media anual es menor de 500 mm (Adame *et al.*, 2008).



**Fig. 1.** Localización geográfica del Lago Alchichica. (Fotografía de satélite tomada de Google Earth).



Alchichica es uno de los lagos más profundo de México, con una máxima de 62 m y media de 40.9 m. Su forma es aproximadamente circular (diámetro de 1,733 m), con un área de 2.3 km<sup>2</sup> y perímetro de 5.1 km (Filonov *et al.*, 2006). Su principal aporte de agua es a través del manto freático y, en menor cantidad, por lluvia. Este lago presenta aguas hiposalinas ( $\approx 8.5 \text{ g L}^{-1}$ ) y de un pH básico ( $\approx 9$ ), siendo los iones dominantes el sodio y el cloruro, aunque también son importantes los bicarbonatos, los carbonatos, los sulfatos y el magnesio (Vilaclara *et al.*, 1993).

Es un lago monomítico cálido, con un periodo de circulación invernal y estratificación el resto del año (Alcocer *et al.*, 2000; Lugo, 2000). El periodo de mezcla se presenta a fines de diciembre o inicios de enero y culmina en marzo o principios de abril. En el periodo de estratificación, desde marzo o abril y hasta fines de diciembre, la columna de agua permanece dividida en tres regiones: epilimnion, metalimnion e hipolimnion (Alcocer *et al.*, 2000). La estratificación se subdivide en tres periodos (Adame *et al.*, 2008): temprana (finales de marzo a mayo), cuando el perfil de temperatura comienza a mostrar una termoclina superficial; bien establecida (junio a principios de septiembre), cuando la termoclina ya se encuentra desarrollada, y tardía, cuando la termoclina se adelgaza y profundiza (fines de septiembre a diciembre). El periodo de estratificación se caracteriza por el desarrollo de un hipolimnion anóxico (Alcocer *et al.*, 2008).

Alchichica es un lago oligotrófico de acuerdo con el criterio de Margalef (1983), ya que la concentración de clorofila *a* en la columna de agua es generalmente inferior a  $5 \mu\text{g L}^{-1}$  durante la mayor parte del año. El fitoplancton está constituido por cerca de 23 especies (Rosiles, 2005). Alrededor del mes de enero se desarrolla un florecimiento de diatomeas –principalmente diatomeas (del micro y nanofitoplancton), p. ej., *Cyclotella alchichicana*- distribuidas en toda la columna de agua, cuya presencia está favorecida por la turbulencia y nutrimentos durante el periodo de circulación (Alcocer *et al.*, 2008). Alrededor del mes de mayo, durante la estratificación temprana, se presenta otro florecimiento, en este caso de la cianofita fijadora de nitrógeno *Nodularia spumigena* (Oliva *et al.*, 2001; Oliva *et al.*, 2009).

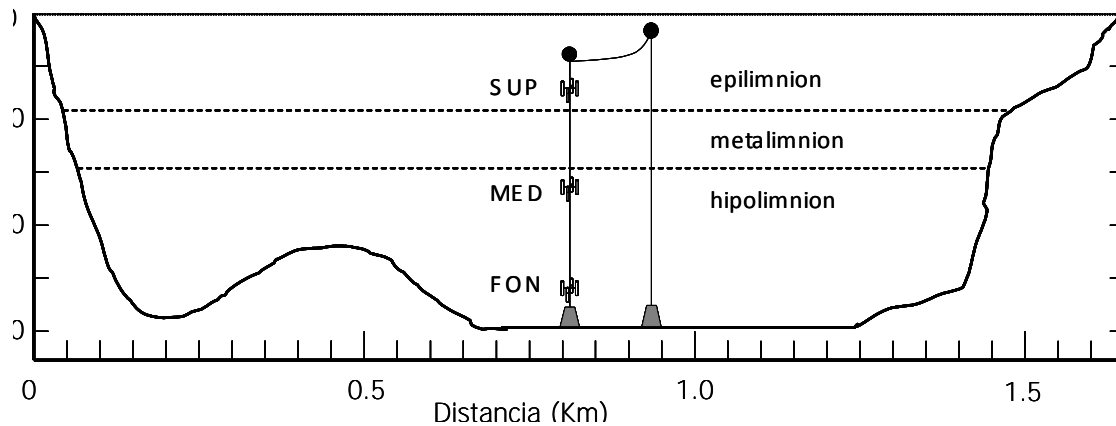
En lo referente al zooplancton, dominan dos especies de protozoos (*Bodo caudatus* y *Cyclidium glaucoma*), dos especies de rotíferos (*Brachionus* grupo *plicatilis* y *Hexarthra*

*jenkinae*), así como una sola especie de copépodo (*Leptodiaptomus garciai*) cuya dinámica temporal varía durante el año, siendo más abundante después de los florecimientos (Lugo *et al.*, 1999).

## **Muestreo**

Se cubrió un ciclo anual (enero a diciembre 2007) con muestreos generalmente mensuales. Se emplearon tres estaciones de trampas de sedimento (KC-Denmark sediment trap 4-tube station). Las estaciones constan de cuatro cilindros de acrílico (diámetro interno = 74 mm, altura = 450 mm, volumen = 1.9 L) con una proporción altura-diámetro mayor a 6, recomendada para evitar la resuspensión en cuerpos de corriente baja (Bloesch y Burns, 1980; Bloesch, 1994; Callieri, 1997; Weyhenmeyer, 1997; Punning *et al.*, 2003).

Se colocó un anclaje con las tres estaciones en la parte central y más profunda del lago. Durante el periodo de estratificación, las estaciones se colocaron en el “piso” de cada estrato del lago, esto es, una estación en la base de la capa de mezcla –epilimnion- (SUP), otra justo por debajo del metalimnion (MED) y la tercera en la base del hipolimnion (FON), aproximadamente a tres metros del fondo para evitar la captura del sedimento que pudiera resuspenderse, permaneciendo siempre en la misma posición (Fig. 2). Para el periodo en que el lago estuvo mezclado, las profundidades de las estaciones del anclaje se distribuyeron equidistantemente a lo largo de la columna de agua, permaneciendo la del fondo en la misma posición.



**Fig. 2.** Ubicación del anclaje y posición de las trampas de sedimento en el lago Alchichica (Oseguera –en proceso-).

Cada mes, al momento de ser puesto el anclaje, las trampas se llenaron con agua (de la profundidad donde se colocaron) filtrada a través de malla de 100  $\mu\text{m}$ , para garantizar la ausencia de seston en los cilindros. Una vez recuperadas las trampas, el agua y el material capturado se homogenizaron y filtraron a través de una malla de 100  $\mu\text{m}$  para eliminar el zooplancton grande ó “swimmers” (Karl *et al.*, 1991; Pilskaln, 2004). El contenido –agua y material atrapado- de cada trampa se colocó en recipientes de plástico de 0.5 L previamente lavados con HCl al 2% y enjuagados tres veces con agua desionizada para evitar que las muestras se contaminaran (Karl *et al.*, 1991). Las muestras se fijaron con solución de lugol (Thronsen, 1978; Hötzel y Croome, 1999).

### Identificación y cuantificación

Se cuantificó sólo el fitoplancton de talla grande ( $> 2\mu\text{m}$ , correspondiente al nano y microplancton) debido a la limitación impuesta por la resolución del microscopio utilizado para la identificación taxonómica de los organismos, por lo que las especies de fitoplancton de talla pequeña ( $\leq 2\mu\text{m}$ ) no fueron registradas.

El conteo se realizó con el método de concentración por sedimentación de Ütermohl (1958) siguiendo transectos en un microscopio invertido Leika DMIL, con un objetivo 40x C Plan

y oculares 10x (total de 400x). Para ello se utilizaron cámaras de sedimentación de 10 y 25 mL, dejando sedimentar 24 horas por cada 5 mL de muestra, con lo que se asegura la sedimentación de todas las especies fitoplanctónicas (A. Lugo, com. pers.). Se revisó una cámara por muestra en la que se contaron al menos 400 células del organismo más abundante ya que, de acuerdo al criterio de Lund *et al.* (1958) y Venrick (1978), esto brinda una precisión de  $\pm 10\%$  considerando que los organismos están distribuidos al azar. Se contaron como células “vivas” aquellas con presencia de contenido celular (p. ej., cloroplastos) y cuya estructura estuviera intacta (Smayda, 1978) y el resto (*i. e.* frústulos vacíos de diatomeas y valvas sueltas) fueron contados por separado para sopesar la relevancia del flujo de ópalo biogénico (Romero *et al.* 2002). Para hacer una comparación con otros trabajos, se utilizó la igualdad de un frústulo equivalente a dos valvas (con o sin contenido y encontradas juntas o separadas) ya que ésta última es la unidad que utilizan otros autores (*i. e.*, 1 frústulo = 2 valvas).

Para la determinación de los taxa se emplearon las claves de Prescott (1970) y Wehr y Sheath (2003); para la identificación de especies, se usaron los trabajos previos de fitoplancton de Alchichica de Oliva (2001) y Rosiles (2005).

### Concentración celular

La concentración celular (células mL<sup>-1</sup>) fue obtenida para cada especie según Villafañe y Reid (1995) con la ecuación:

$$C_{sp} = \frac{N}{V_b}$$

donde  $C_{sp}$  es la concentración de células de una especie por mL, N el número de células contadas en el volumen barrido de la cámara ( $V_b$  en mL), siendo  $V_b$ :

$$V_b = \frac{A_b * V}{A_t}$$

con  $A_b$  igual al área barrida;  $V$  es el volumen de la muestra y  $A_t$  el área total de la cámara de conteo.

### Cálculo de flujos

Los flujos (células  $m^{-2} d^{-1}$ ) de las especies planctónicas y frústulos fueron calculados según Reynolds (1976a) con la ecuación:

$$F_{sp} = \frac{C_{sp} * V_{tram}}{V_{rev} * t * A_{tram}}$$

donde  $F_{sp}$  es el flujo de células por metro por día,  $C_{sp}$  es la cantidad de células de una especie por mL colectado en la trampa (células),  $V_{tram}$  es el volumen de la trampa (mL),  $V_{rev}$  es el volumen revisado (mL),  $t$  es el tiempo que se mantuvo expuesta la trampa dado en días y  $A_{tram}$  el área de la trampa ( $m^2$ ).

### Cálculo de biovolúmenes

Utilizando la regilla del ocular del microscopio, se midieron -por cada muestra revisada- las dimensiones celulares requeridas para cálculo de biovolumen de al menos 25 células de las especies fitoplanctónicas para evitar sesgos en los resultados, ya que con este número la desviación estándar es menor al 10% de la media de la talla por especie (Smayda, 1978; Hillebrand *et al.*, 1999). Posteriormente se hizo la transformación a micrómetros, de acuerdo a la escala utilizada y los aumentos en el microscopio. Se procedió al cálculo del biovolumen para cada especie, empleando para ello la aproximación a formas geométricas similares a las formas de las células del fitoplancton (Hillebrand *et al.*, 1999; Sun y Liu, 2003). El cálculo del biovolumen de las células permite realizar una conversión a contenido de carbono biogénico (CB) (Smayda, 1978; Hansen, 1992; Snoeijs, 1994), lo cual facilita estimar los flujos de biomasa fitoplanctónica con una resolución taxonómica, considerada como la mejor estimación indirecta

(Smayda, 1978). La estimación de carbono biogénico se realizó según Rocha y Duncan (1985) con la ecuación:

$$CB = 0.1204 V^{1.051}$$

donde CB es la cantidad de carbono por célula (pg), V es el volumen celular ( $\mu^3$ ) y 0.1204 y 1.051 son constantes para el fitoplancton de agua dulce.

Finalmente, se elaboraron gráficas de análisis bidimensional (frecuencia *versus* abundancia) para una prueba de asociación (García de León, 1988; Sokal y Rohlf, 1995) de las especies fitoplanctónicas con el fin de clasificarlas en una de las siguientes cuatro categorías: dominantes (alta abundancia y frecuencia), constantes (baja abundancia y alta frecuencia), temporales (alta abundancia y baja frecuencia) y raras (baja abundancia y frecuencia) (Segura-Puertas y Ordóñez –López, 1994; González *et al.*, 2004).

## Resultados

### Composición

Se identificaron un total de 18 especies de algas (Tabla 1), todas ellas registradas con anterioridad para Alchichica (Oliva *et al.*, 2001; Rosiles, 2005). De aquí en adelante se denominará “especie” al taxa con nivel más bajo identificado (orden, género o especie). Sólo siete de las 18 especies son estrictamente fitoplanctónicas y las once restantes correspondieron a diatomeas penadas, esto es, de hábitos bentónicos, por lo que se consideraron “ticoplancton”. Dentro de las especies verdaderamente fitoplanctónicas se reconocieron cuatro clorofitas, dos diatomeas y una cianofita.

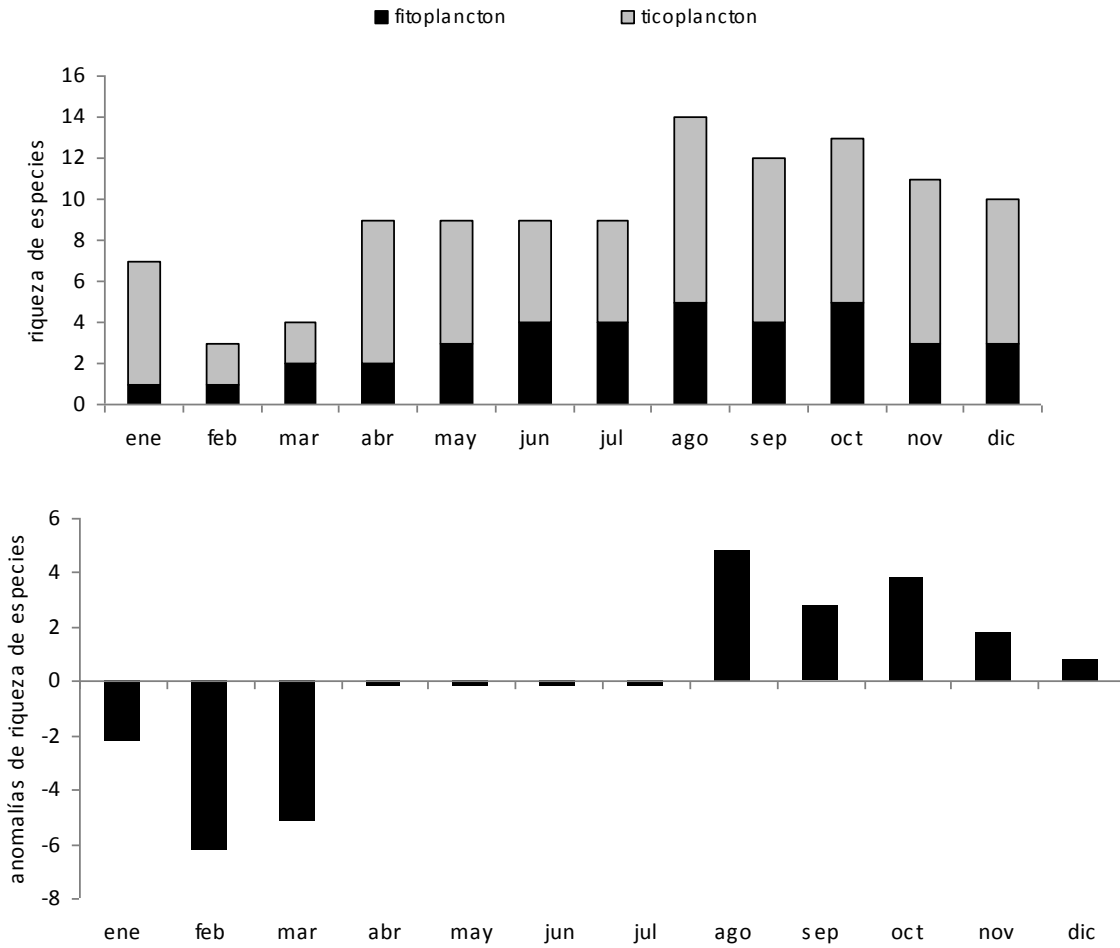
### Riqueza taxonómica

La riqueza taxonómica (S) fluctuó entre 3 (febrero) y 14 (agosto) especies, con un promedio de  $9.2 \pm 3.3$  especies (Fig. 3). Hay una tendencia general a presentar una mayor riqueza de especies después de la circulación. Con base en el cálculo de anomalías ( $S - \text{promedio}$ ), se observaron tres periodos (Fig. 3): riqueza taxonómica por debajo de la media ( $4.7 \pm 2.1$  especies) durante la circulación (enero a marzo), riqueza taxonómica cercana al promedio ( $9.0 \pm 0.0$  especies) durante la estratificación temprana y parte de la bien establecida (abril a julio) y riqueza taxonómica por encima de la media ( $12.0 \pm 1.6$  especies) durante parte de la estratificación bien establecida y la tardía (agosto a diciembre).

**Tabla 1.** Especies de algas registradas previamente (Oliva *et al.*, 2001; Rosiles, 2005) para el lago Alchichica y su registro en trampas durante los muestreos de 2007.

División	Orden	Especie	trampas		
			Fitoplancton	Ticoplancton	
Cyanophyceae	Chroococcales	<i>Chroococcus dispersus</i> Keissler			
		<i>Cyanodictyon cf. planctonicum</i> Meyer			
		<i>Epigloesphaera cf. glebulenta</i> Komárcová-Legnerová			
		<i>Eucapsis cf. Starmachii</i> Kómarek et Hindák			
		<i>Gomphosphaeria</i> sp. Kützing			
		<i>Lemmermanniella cf. Flexa</i> Hindák			
		<i>Merismopedia</i> sp. Meyen			
		<i>Synechococcus nidulans</i> Pringsheim			
		<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau			
		Nostocales	<i>Nodularia spumigena</i> Mertens	✓	
	Oscillatoriales	<i>Pseudobaena</i> sp. Lauterborn			
		<i>Oscillatoria</i> sp. Vaucher			
Chlorophyta	Chlorococcales	<i>Monoraphidium dybowskii</i> Hindák			
		<i>Monoraphidium minutum</i> Komárcová-Legnerová	✓		
		<i>Oocystis parva</i> West & G.S.	✓		
		<i>Oocystis submarina</i> Lagerheim	✓		
			clorococal indeterminada	✓	
		Centrales	<i>Cyclotella alchichicana</i> Oliva, Lugo, Alcocer y Cantoral	✓	
	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad		✓		
	<i>Chaetoceros elmoresi</i> Boyer				
Heterokontophyta	Pennales	<i>Amphora</i> sp. Ehrenberg ex Kützing		✓	
		<i>Anomoeoneis</i> sp. Pfitzer		✓	
		<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg		✓	
		<i>Cymbella mexicana</i> Ehrenberg		✓	
		<i>Diploneis pseudovalis</i> Hust		✓	
		<i>Epithemia argus</i> Kütz.		✓	
		<i>Gomphonema olivaceum</i> Desmazieres		✓	
		<i>Navicula</i> sp. Bory		✓	
		<i>Nitzschia</i> sp. Hass		✓	
		<i>Pinnularia</i> sp. Ehrenberg		✓	
		<i>Surirella striatula</i> Turp.		✓	
Cryptophyta	Cryptomodales	<i>Ochromonas</i> sp. Vysotskii			
		<i>Cryptomonas</i> sp. Ehrenberg			
<b>Total en trampas</b>			<b>7</b>	<b>11</b>	





**Fig. 3.** Variación anual de la riqueza de especies de fito y ticoplancton (arriba), así como de las anomalías de la riqueza de especies (abajo).

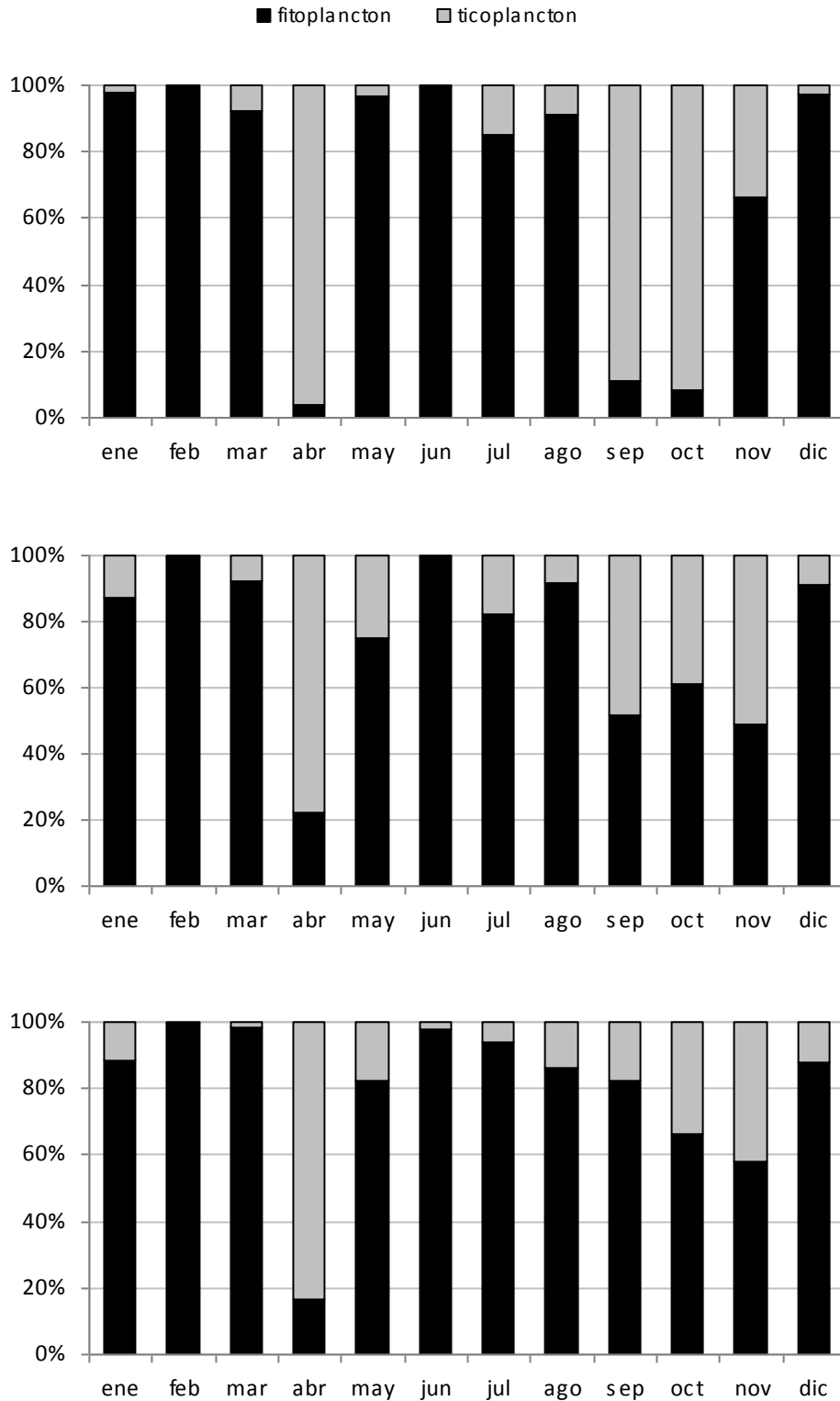
El comportamiento de la riqueza específica fue similar al considerar los tres niveles de las trampas, así como la contribución de los dos grupos de especies (fitoplancton y ticoplancton) por separado (Fig. 4). En MED se registraron en promedio los valores menores de riqueza de especies tanto para fitoplancton como para ticoplancton ( $2.3 \pm 1.2$  especies y  $3.9 \pm 1.4$  especies, respectivamente), en SUP se ubicó el máximo para fitoplancton ( $2.5 \pm 1.0$  especies) y en FON el máximo para ticoplancton ( $4.3 \pm 1.9$  especies). En general, la riqueza de especies fitoplanctónicas no rebasó la media hasta el periodo de estratificación bien establecida (junio y mayo en el fondo), a diferencia del ticoplancton que aumentó su presencia en todas las trampas a partir de abril (estratificación temprana).

### **Abundancia y densidad**

Como se mencionó anteriormente, en las trampas se capturó tanto fitoplancton como ticoplancton. El fitoplancton fue dominante, con  $78.4 \pm 26.6\%$ , mientras que el ticoplancton constituyó la fracción restante, con  $21.6 \pm 26.6\%$ . El ticoplancton sólo dominó en abril (91.7%) y co-dominó ( $\approx 40\%$ ) en octubre y noviembre, en general a lo largo de la columna de agua (Fig. 5).

En promedio anual, la abundancia por nivel de trampas (Fig. 6) fue dominada por el fitoplancton, con un porcentaje creciente de SUP ( $70.8 \pm 39.0\%$ ), a MED ( $75.1 \pm 24.2\%$ ) y FON ( $79.89 \pm 23.6\%$ ). El comportamiento temporal es similar al descrito anteriormente, pero con una disminución en la contribución del ticoplancton conforme se incrementa la profundidad. En abril el ticoplancton dominó en los tres niveles, en septiembre y octubre dominó sólo en SUP, co-dominó en noviembre en MED y FON y en septiembre sólo en MED.





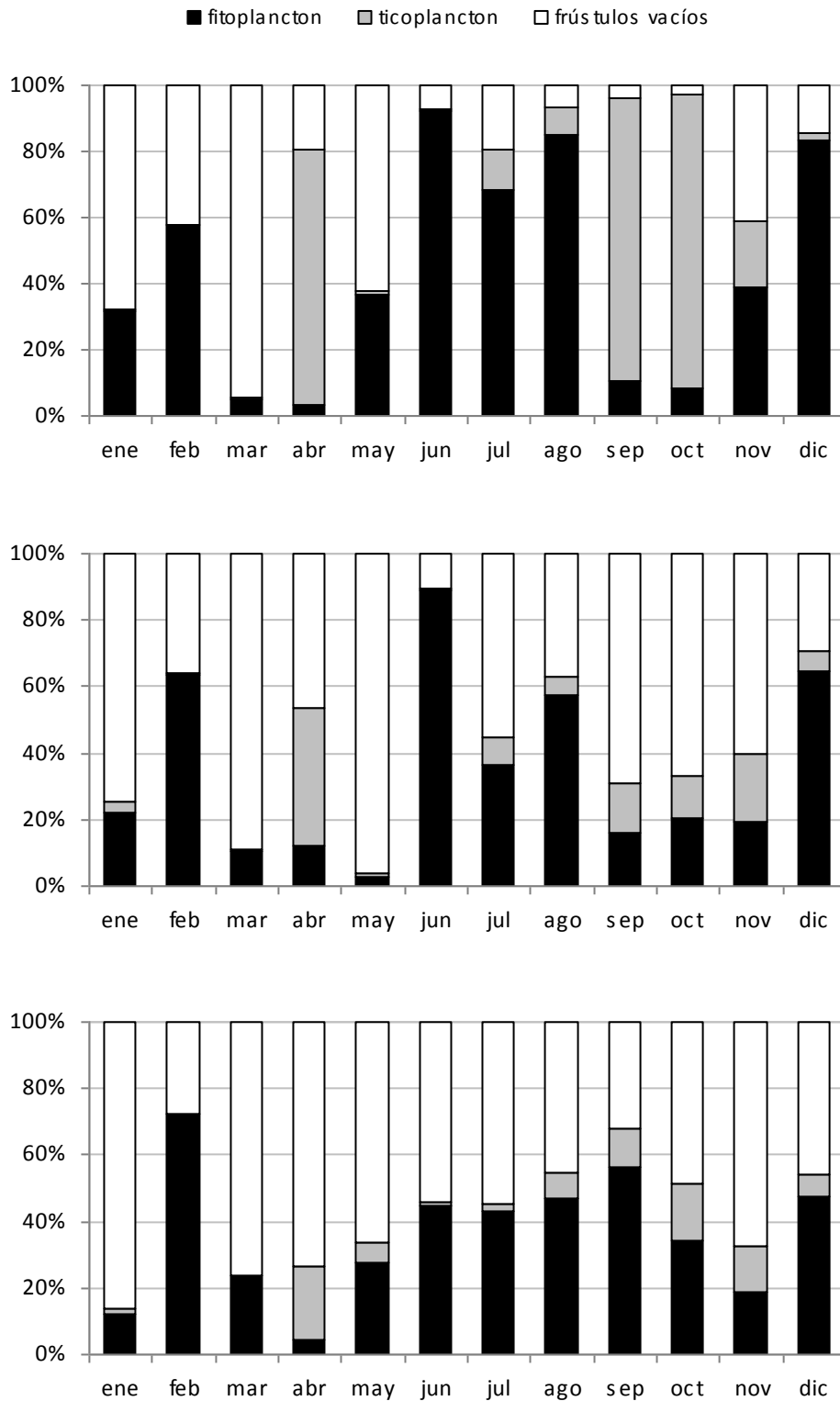
**Fig. 6.** Variación anual de la contribución del fito y ticoplancton a la abundancia total en los tres niveles de trampas. (Arriba = SUP, al centro = MED, abajo = FON).

Es importante mencionar que, en forma adicional a los taxa de fito y ticoplancton, se encontraron frústulos vacíos de diatomeas centrales con abundancia variable pero importante. Mientras que el promedio anual de las algas ascendió a  $5.3 \times 10^3 \pm 7.2 \times 10^3$  céls mL<sup>-1</sup>, el de los frústulos vacíos fue de  $3.6 \times 10^3 \pm 3.3 \times 10^3$  céls mL<sup>-1</sup>, lo cual representó un porcentaje de 59.8% de algas *versus* 40.2% de frústulos vacíos. La contribución relativa de los frústulos vacíos respecto a las algas (Fig. 7) aumentó al incrementarse la profundidad (SUP = 25.1%, MED = 40.9%, FON = 52.9%).

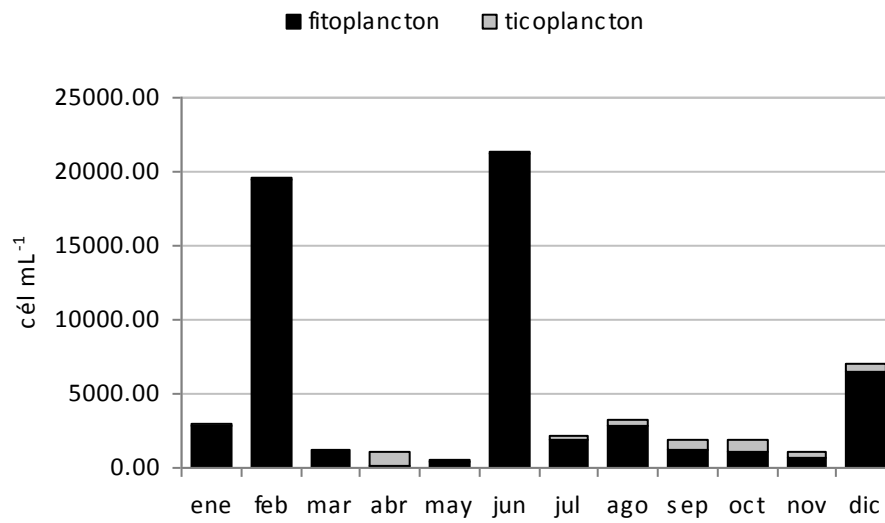
La densidad de las algas varió entre  $4.9 \times 10^2$  céls mL<sup>-1</sup> (mayo) y  $2.1 \times 10^4$  céls mL<sup>-1</sup> (junio) con un promedio mensual de  $5.3 \times 10^3 \pm 7.2 \times 10^3$  céls mL<sup>-1</sup> (Fig. 8). Se encontraron tres máximos (*i. e.*, valores por encima de la media) a lo largo del año; el primero en febrero con  $2 \times 10^4$  céls mL<sup>-1</sup> y constituido casi exclusivamente (99.5%) por *Cyclotella alchichicana*; el segundo en junio con  $2.1 \times 10^4$  céls mL<sup>-1</sup> y dominado por *Nodularia spumigena* (65.5%) y en una menor proporción por *C. alchichicana* (17.5%) y *C. choctawhatcheeana* (16.3%), y el tercero en diciembre, con  $7 \times 10^3$  céls mL<sup>-1</sup> y compuesto por *C. choctawhatcheeana* (50.7%) y *C. alchichicana* (37.3%).

El ticoplancton únicamente cobra relevancia cuando la abundancia de algas en las trampas es baja, esto es, cuando casi no hay fitoplancton aumenta la relevancia del ticoplancton (Fig. 8).

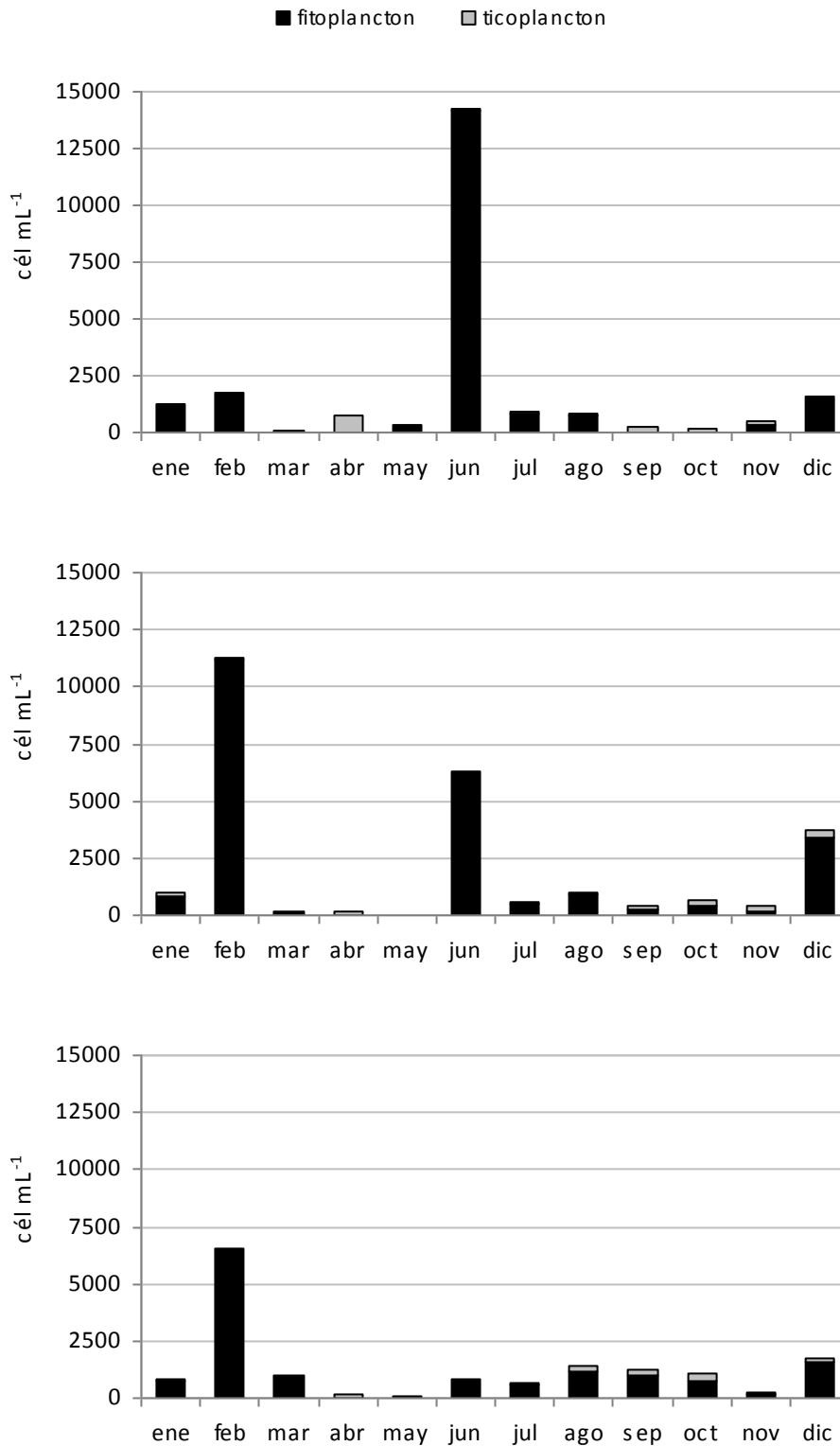
Por niveles (Fig. 9), la densidad mensual de algas, en SUP varió de 58 céls mL<sup>-1</sup> (marzo) a  $1.4 \times 10^4$  céls mL<sup>-1</sup> (junio) con un promedio mensual de  $1.9 \times 10^3 \pm 4 \times 10^3$  céls mL<sup>-1</sup>. Respecto a MED, la densidad fluctuó entre 18 céls mL<sup>-1</sup> (mayo) y  $1.1 \times 10^4$  céls mL<sup>-1</sup> (febrero) con un promedio de  $2.1 \times 10^3 \pm 3.4 \times 10^3$  céls mL<sup>-1</sup>. Finalmente, la densidad en FON varió de 117 céls mL<sup>-1</sup> (mayo) a  $6.6 \times 10^3$  céls mL<sup>-1</sup> (febrero) con un promedio de  $1.3 \times 10^3 \pm 1.7 \times 10^3$  céls mL<sup>-1</sup>.



**Fig. 7.** Variación anual de la contribución del fitoplancton, ticoplancton y frústulos vacíos a la abundancia total en los tres niveles de trampas. (Arriba = SUP, al centro = MED, abajo = FON).



**Fig. 8.** Variación anual de la densidad de algas (fito y ticoplancton) capturadas en las trampas.



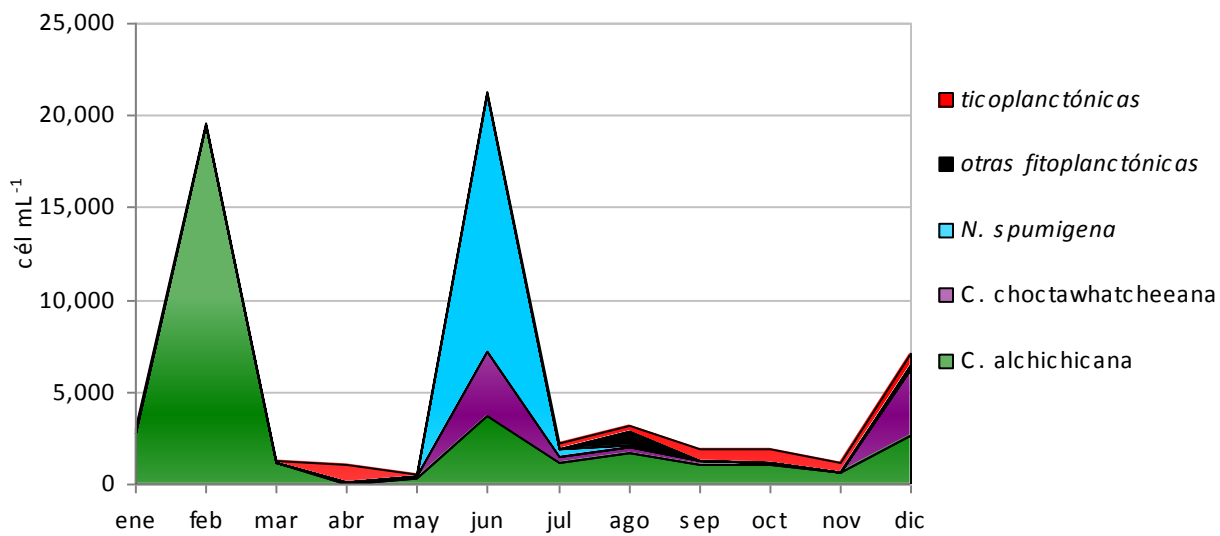
**Fig. 9.** Variación anual de la densidad de algas (fito y ticoplancton) capturadas en los tres niveles de trampas. (Arriba = SUP, al centro = MED, abajo = FON).



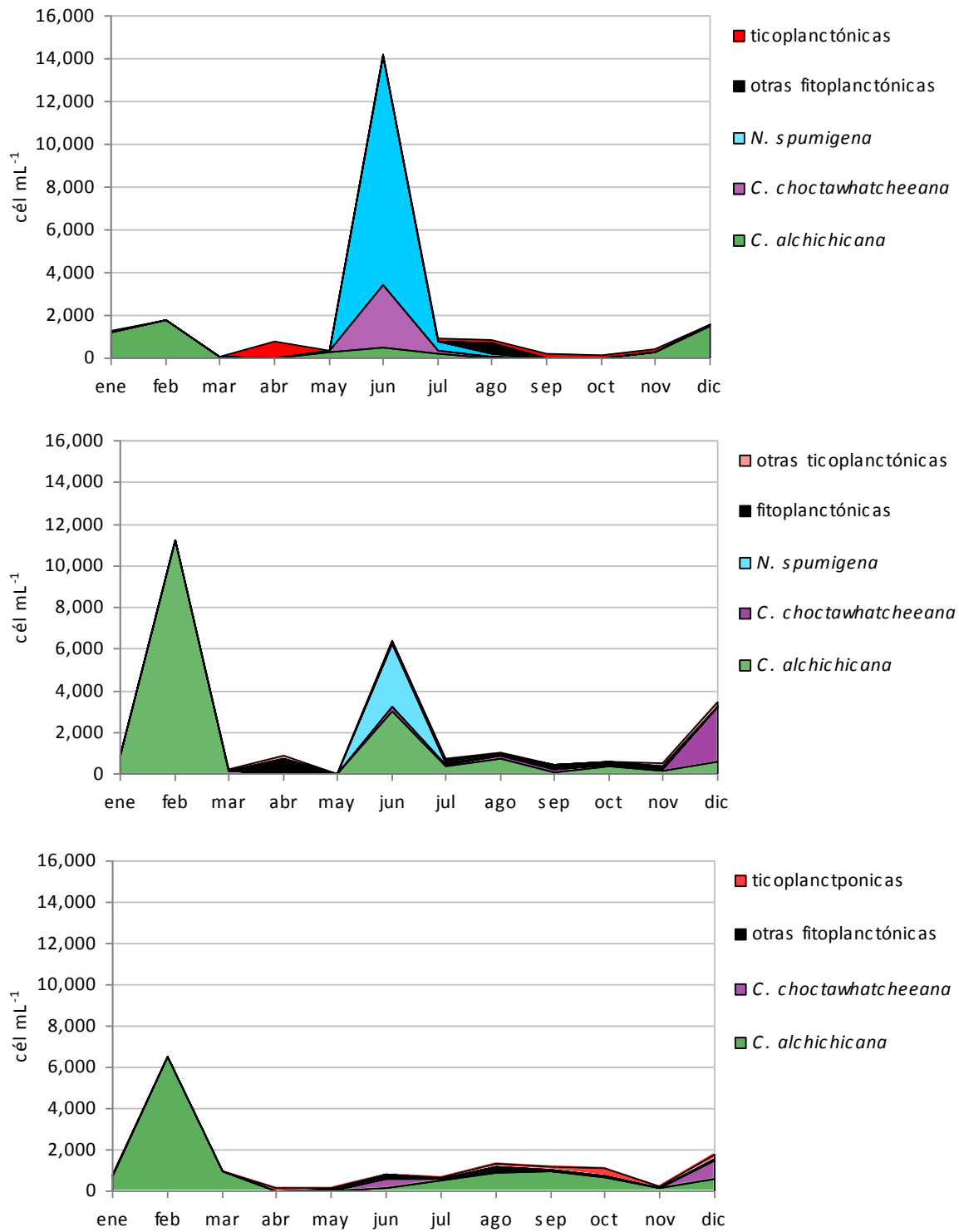
En SUP sólo se observó un máximo de densidad de algas en junio, con un dominio de *N. spumigena* (75.3%) seguido de *C. choctawhatcheeana* (20.3%) y *C. alchichicana* (3.7%). En MED se encontraron tres máximos: el primero en febrero, dominado por *C. alchichicana* (99.5%); el segundo pico fue en junio y estuvo representado por *C. alchichicana* (48.3%), seguido de *N. spumigena* (48.1%) y *C. choctawhatcheeana* (2.9%); finalmente, el tercer pico fue en diciembre y dominaron *C. choctawhatcheeana* (69.6%) y *C. alchichicana* (16.2%). En FON se detectó un pico bien definido en febrero dominado por *C. alchichicana* (99.5%) y dos más que apenas rebasaron la media, uno en agosto dominado por *C. alchichicana* (65.9%) seguido de *M. minutum* (14.0%) y *C. choctawhatcheeana* (6.2%) y otro en diciembre, dominado por *C. choctawhatcheeana* (53.1%) seguido de *C. alchichicana* (31.8%).

Únicamente tres, de las 18 especies registradas, contribuyeron con más del 10% a la abundancia total (Fig. 10), siendo especies fitoplanctónicas (*C. alchichicana* 55.8%, *N. spumigena* 22.8% y *C. choctawhatcheeana* 12.5%).

Por nivel (Fig. 11), en SUP y MED se encontraron las tres especies fitoplanctónicas cuyo aporte fue mayor al 10% global, dominadas por *N. spumigena* (49.7%), seguida por *C. alchichicana* (26.2%) y *C. choctawhatcheeana* (14.3%) en SUP; y en MED dominadas por *C. alchichicana* (68.8%) y seguida por *C. choctawhatcheeana* (12.3%) y *N. spumigena* (11.9%). Finalmente, en FON se encontraron dos de las especies fitoplanctónicas, siendo dominadas por *C. alchichicana* (77.2%) y seguida por *C. choctawhatcheeana* (10.1%). Ninguna de las especies fitoplanctónicas tuvo un aporte mayor al 10%.



**Fig. 10.** Variación anual de la de la sumatoria de densidades en la columna de agua de las especies de algas capturadas en las trampas.



**Fig. 11.** Variación anual de la densidad de las especies de algas capturadas en los tres niveles de trampas. (Arriba = SUP, al centro = MED, abajo = FON).

## Frecuencia

La Tabla 2 muestra la presencia de las especies de fito y ticoplancton a lo largo del periodo de muestreo y por nivel. Las especies más frecuentes ( $\geq 50\%$  de presencia, esto es, en seis o más de los doce muestreos) de fitoplancton fueron sólo dos de las siete especies registradas: *C. alchichicana* (100%) y *C. choctawhatcheeana* (83.3%). Al contrario, siete de las once especies de ticoplancton fueron frecuentes: *Anomoeoneis* sp., *Cymbella mexicana*, *Epithemia argus* y *Navicula* sp., con 83.3%, *Cocconeis placentula* y *Gomphonema olivaceum*, con 66.7% y *Diploneis pseudovalis* con 58.3%.

Por nivel, el comportamiento fue similar. Para el fitoplancton en los tres niveles se mantuvieron las mismas dos especies como frecuentes: *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheeana*. Respecto al ticoplancton, las especies frecuentes fueron: en SUP, *Anomoeoneis* sp., *Cymbella mexicana*, *Epithemia argus*, *Gomphonema olivaceum* y *Navicula* sp.; en MED, *Anomoeoneis* sp., *Cymbella mexicana*, *Epithemia argus* y *Navicula* sp. y en FON, *Anomoeoneis* sp., *Cocconeis placentula*, *Gomphonema olivaceum* y *Navicula* sp.

**Tabla 2.** Presencia de especies de fito y ticooplancton en los tres niveles de trampas durante el 2007  
(S = superficie, M = media agua, F = fondo).

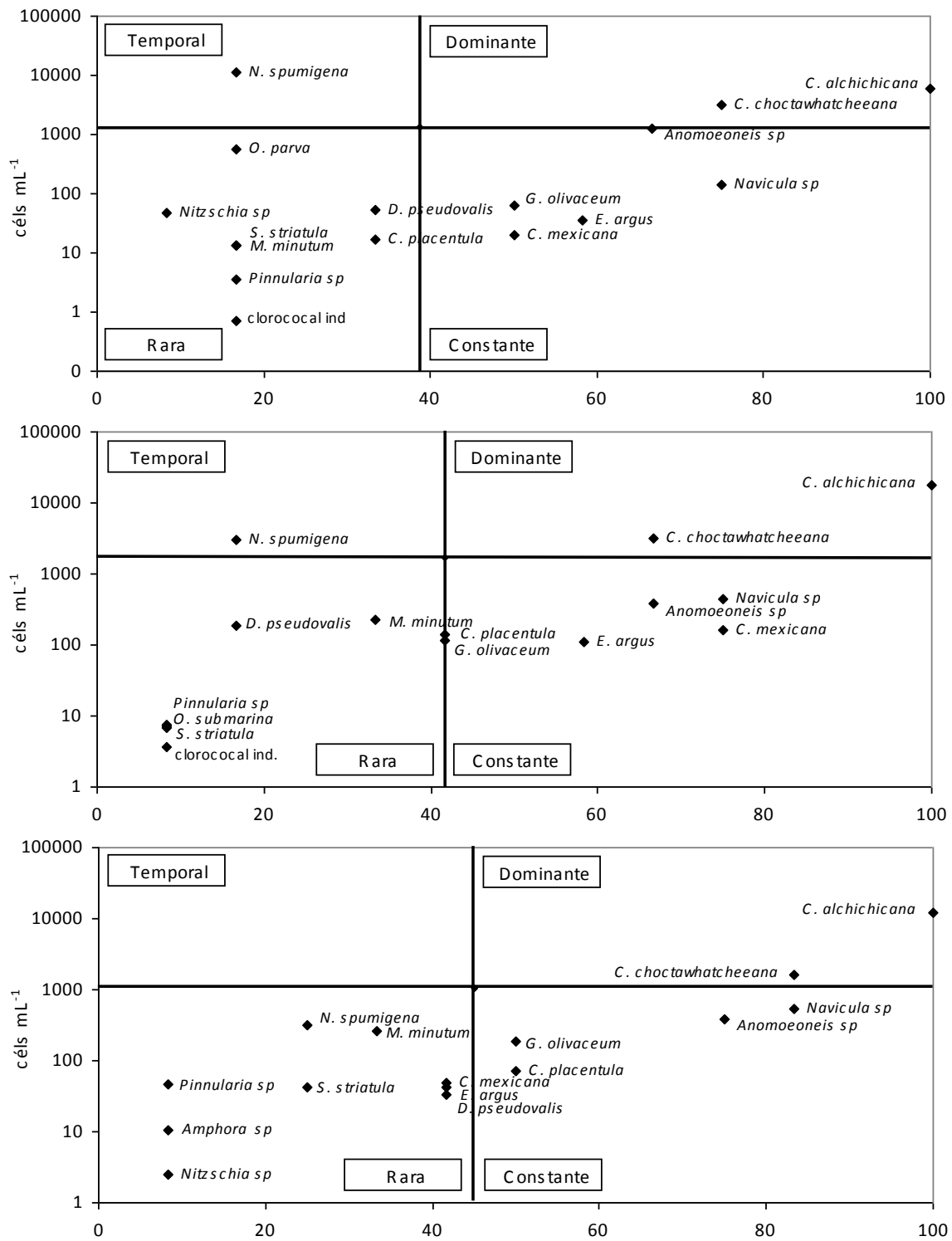
especie	ene			feb			mar			abr			may			jun			jul			ago			sep			oct			nov			Dic								
	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F	S	M	F						
<i>Cyclotella alchichicana</i>	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦	♦			
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>																																										
clorococal indeterminada																																										
<i>Monoraphidium minutum</i>																																										
<i>Nodularia spumigena</i>																																										
<i>Oocystis parva</i>																																										
<i>Oocystis submarina</i>																																										
<b>Total fitoplancton</b>	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	1	3	3	4	3	4	2	3	3	3	3	4	4	3	4	4	3	2	2	2	2	2	2	3	3	3			
<i>Amphora</i> sp																																										
<i>Anomooneis</i> sp	♦																																									
<i>Cocconeis placentula</i>																																										
<i>Cymbella mexicana</i>																																										
<i>Diploneis pseudovalis</i>																																										
<i>Epithemia argus</i>																																										
<i>Gomphonema olivaceum</i>																																										
<i>Navicula</i> sp																																										
<i>Nitzschia</i> sp																																										
<i>Pinnularia</i> sp																																										
<i>Surirella striatula</i>																																										
<b>Total ticooplancton</b>	2	4	3	0	2	1	1	2	1	6	5	6	2	2	6	3	2	4	4	7	7	7	5	5	7	5	4	7	5	4	6	5	6	4	5	5	4	5	5			
<b>Gran total</b>	3	5	4	1	3	2	3	3	3	8	7	8	4	3	9	6	6	7	7	9	7	11	7	10	11	9	7	8	7	8	7	8	8	7	8	8						

## Diagramas bivariados de frecuencia *versus* abundancia

Con base en los diagramas bivariados de frecuencia *versus* abundancia (Fig. 12), las diatomeas centrales *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheeana* resultaron ser “dominantes” en los tres niveles, es decir, presentaron las densidades y frecuencias más altas. *N. spumigena* fue la única especie clasificada como “temporal” en SUP y MED (en FON fue clasificada como “rara”) por sus altas densidades en sus registros escasos.

Las diatomeas ticoplanctónicas *Anomoeoneis* sp., *Navicula* sp. y *Gomphonema olivaceum* se presentaron con alta frecuencia y baja abundancia en los tres niveles de trampas; *Epithemia argus* y *Cymbella mexicana* fueron constantes sólo en SUP y MED, y *Cocconeis placentula* sólo en MED y FON.

Finalmente, cuando estuvieron presentes, las clorofitas *Monoraphidium minutum*, *Oocystis parva*, *O. submarina* y una clorococal indeterminada fueron catalogadas como especies “raras”, al igual que las especies ticoplanctónicas *Surirella striatula*, *Diploneis pseudovalis*, *Nitzschia* sp., *Amphora* sp. y *Pinnularia* sp.



**Fig. 12.** Diagramas bivariados de frecuencia *versus* abundancia de las especies de fito y ticoplancton encontradas en los tres niveles de trampas. (Arriba = SUP, al centro = MED, abajo = FON).

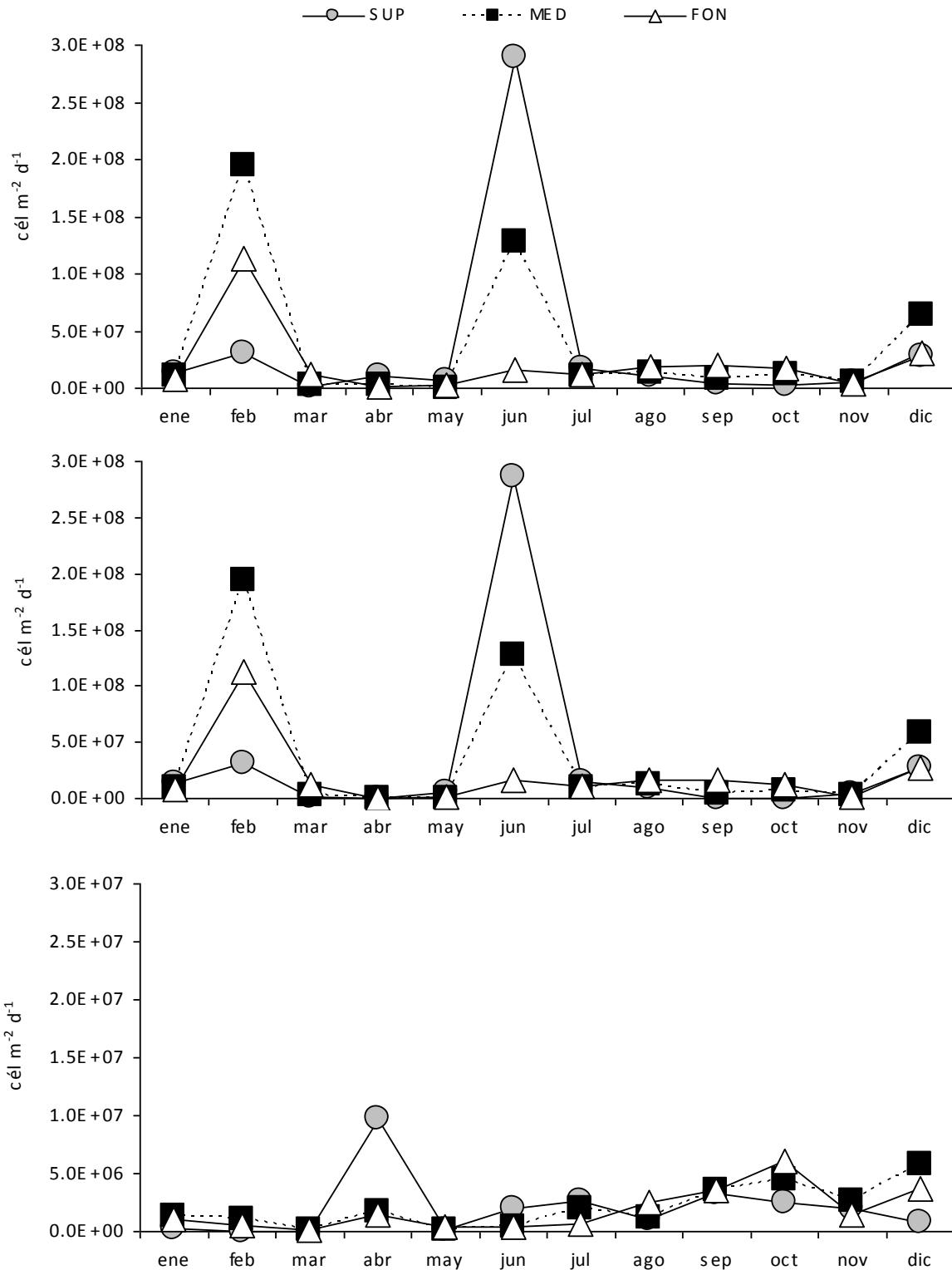
## Flujos de algas

Los flujos de algas variaron entre  $3.0 \times 10^5$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (mayo en MED) y  $2.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (junio en SUP), con un promedio de  $3.1 \times 10^7 \pm 6.0 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (Fig. 13), sedimentándose, en la columna de agua, el 30% en febrero, 39% en junio y 11% en diciembre. Por niveles, los flujos de algas en SUP variaron de  $7.5 \times 10^5$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (marzo) a  $2.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (junio) con un promedio de  $3.5 \times 10^7 \pm 8.1 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ . En MED el intervalo fue de  $3.0 \times 10^5$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (mayo) a  $1.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (febrero) con un promedio de  $3.8 \times 10^7 \pm 6.2 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ . Respecto al FON los flujos fluctuaron entre  $1.7 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  a  $1.1 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  con un promedio de  $2.1 \times 10^7 \pm 3.0 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ .

Se encontraron flujos máximos de algas (valores por encima de la media) en tres meses a lo largo del año. En SUP se observó un máximo en junio ( $2.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) correspondiente al 69% del flujo anual para este nivel. En MED se encontraron tres máximos, el primero en febrero ( $1.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ), el segundo en junio ( $1.3 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) y un tercero en diciembre ( $6.5 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) que correspondieron al 43, 28 y 14% del flujo anual, respectivamente. En FON se detectó un pico en febrero ( $1.1 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) y otro en diciembre ( $3.0 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) que correspondieron al 44 y 12% del total anual, respectivamente.

Los flujos de fitoplancton fluctuaron ampliamente entre  $2.3 \times 10^5$  y  $2.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , con un promedio de  $2.9 \times 10^7 \pm 6.0 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (Fig. 13); se presentaron los valores máximos en los mismos meses mencionados para el flujo total de algas con una contribución de 94, 95 y 92% en SUP, MED y FON, respectivamente. En SUP se registró un promedio de  $3.3 \times 10^7 \pm 8.1 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , con valores que oscilaron entre  $2.3 \times 10^5$  y  $2.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ . En MED el promedio fue de  $3.6 \times 10^7 \pm 6.2 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , con un intervalo de  $2.3 \times 10^5$  a  $1.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ . Finalmente, en FON se obtuvo un promedio de  $2 \times 10^7 \pm 3 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , con valores entre  $2.8 \times 10^5$  y  $1.1 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ .





**Fig. 13.** Flujos de algas en los tres niveles de trampas (SUP, MED, FON). (Arriba = flujo total de algas, al centro = flujo de fitoplancton, abajo = flujo de ticoplancton). Nótese que la escala de flujo de ticoplancton es menor a la escala del flujo global y de fitoplancton.

Los flujos de ticoplancton variaron entre 0 y  $9.7 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (Fig. 13) y se presentaron valores máximos en varios meses. En SUP, el máximo se presentó en abril y otros valores superiores a la media en distintos niveles de trampa durante la estratificación bien establecida y tardía (de julio a diciembre). En SUP se registró un promedio de  $2.0 \times 10^6 \pm 2.7 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , con valores que oscilaron entre 0 y  $9.7 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ . En MED el promedio fue de  $2.0 \times 10^6 \pm 1.8 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , con un intervalo de  $7.6 \times 10^4$  a  $5.8 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ . Finalmente, en FON se obtuvo un promedio de  $1.8 \times 10^6 \pm 1.8 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , con valores entre  $1.8 \times 10^5$  y  $6.0 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ .

Los flujos anuales que equivalen a la acumulación del fitoplancton durante un periodo anual fueron de  $9.8 \times 10^9$  céls  $m^{-2}$  en SUP,  $1.1 \times 10^{10}$  céls  $m^{-2}$  en MED y  $6.7 \times 10^9$  céls  $m^{-2}$  en FON.

### Flujos de carbono biogénico

Debido a que los flujos de fitoplancton representan el 94% de los flujos totales, para determinar los flujos de biomasa en términos de carbono biogénico (CB) únicamente fueron consideradas las especies estrictamente fitoplanctónicas.

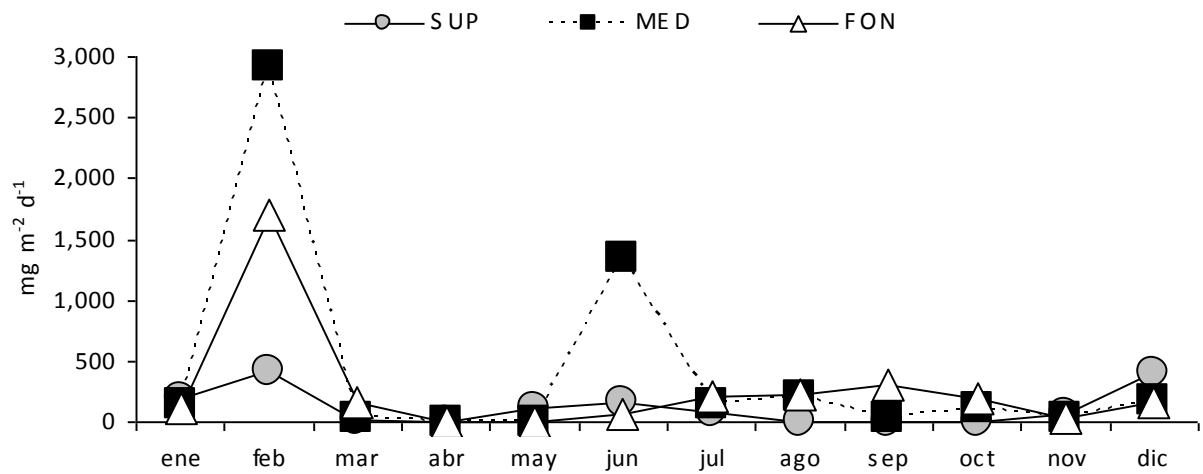
Los flujos mensuales de CB fluctuaron entre 0.6 y 2,917.7 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$  depositándose el 51% en febrero y el 16% en junio en toda la columna de agua. En SUP se registró un promedio de  $119.3 \pm 150.0$  mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ , en MED promedió  $431.4 \pm 865.9$  mg CB  $m^{-2} d^{-1}$  y en FON  $264.9 \pm 464.0$  mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ .

Los flujos máximos en la columna de agua se encontraron en MED en febrero (2,917.7 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ) y junio (1,353.4 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ) correspondientes al 56 y 26% del flujo anual de CB, respectivamente; en febrero también se presentó un máximo en FON (1,709.0 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ) equivalente al 54% del flujo anual, y en SUP hubo cuatro máximos, uno en enero (185.3 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ), otro en febrero (413.6 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ), otro en junio (159.1 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ) y uno más en diciembre (406.3 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ) que contribuyeron al 13, 29, 11 y 28% del flujo anual en SUP (Fig. 14). *Cyclotella alchichicana* aportó entre el 95.7 y el 100% del flujo de CB a excepción de agosto en SUP, en donde *Oocystis parva* aportó el 58.3% y *C. alchichicana* tan solo el 32.6%. Sin

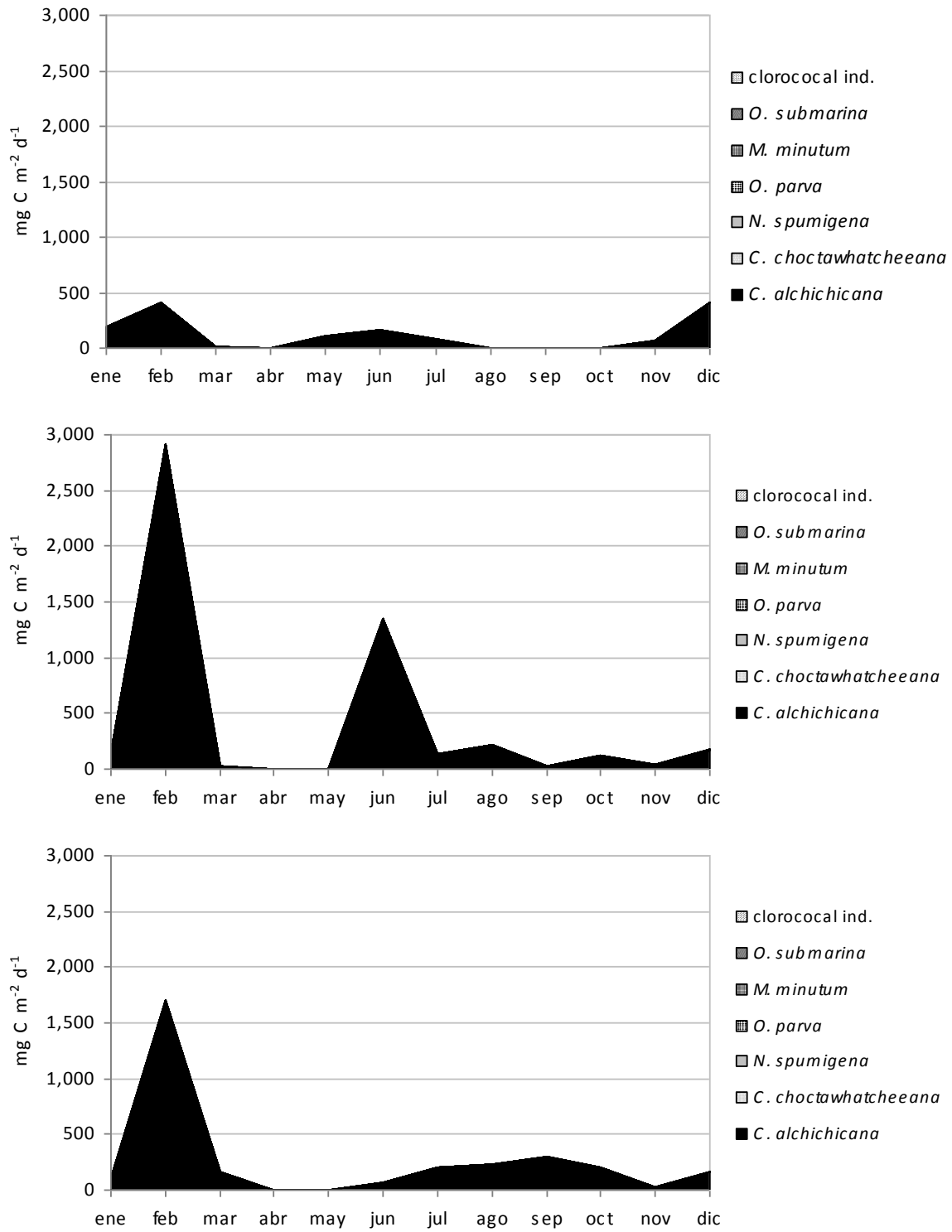
embargo, cabe hacer notar que el flujo de CB en agosto representó únicamente un 0.08, 5.37 y 8.65% del total anual en SUP, MED y FON, respectivamente (Fig. 15).

Como ya se mencionó, la riqueza de especies disminuyó con la profundidad; resalta el hecho de que sólo cuatro especies fitoplanctónicas son las que aportaron CB al fondo del lago, fundamentalmente *C. alchichicana*, con un 99.9%, producto de su gran tamaño y abundancia (Fig. 16).

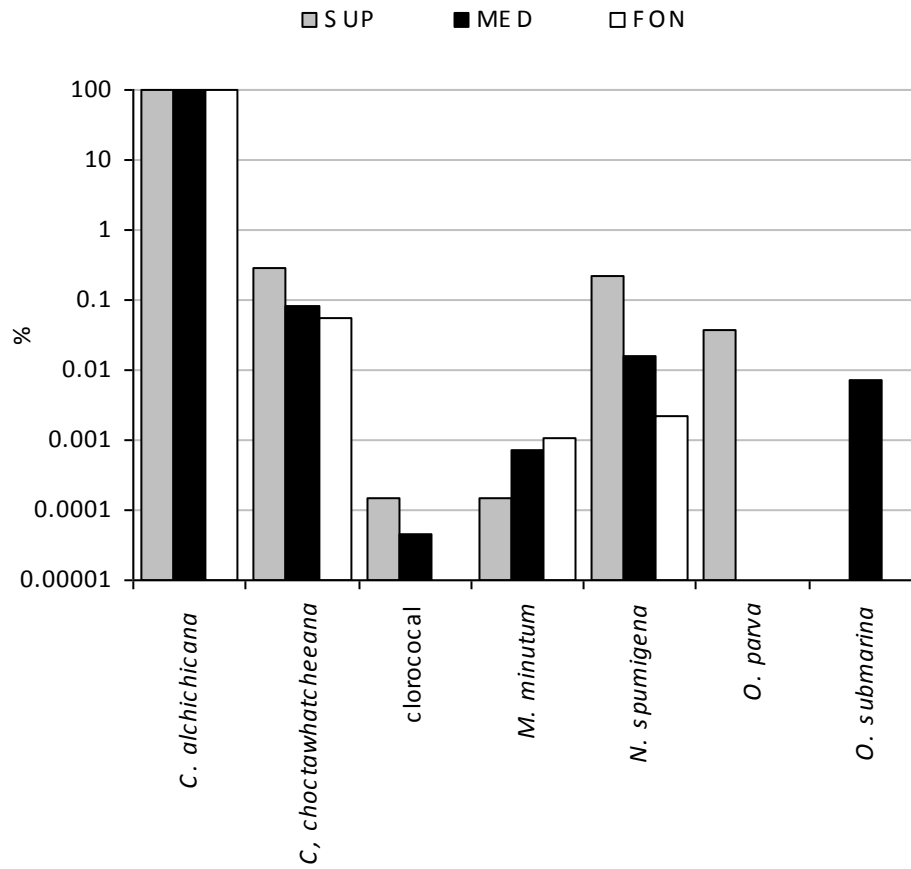
La captura máxima de CB anual se registró en MED (139 g CB m<sup>-2</sup>); sin embargo, el flujo de las especies fitoplanctónicas representaron un aporte de CB anual al fondo de 91.3 g CB m<sup>-2</sup>; considerando que el área del lago es de 2.3 km<sup>2</sup>, la sedimentación total de CB rebasa las doscientas toneladas de carbono al año (*i. e.*, 210 t CB año<sup>-1</sup>).



**Fig. 14.** Variación anual del flujo de carbono biogénico en los tres niveles de trampas. (SUP = superficie, MED = media agua, FON = fondo).



**Fig. 15.** Variación anual del flujo de carbono biogénico de especies del fitoplancton capturadas en los tres niveles de trampas. (Arriba = SUP, al centro = MED, abajo = FON).



**Fig. 16.** Contribución por especie al flujo de carbono biogénico anual en los tres niveles de trampas.

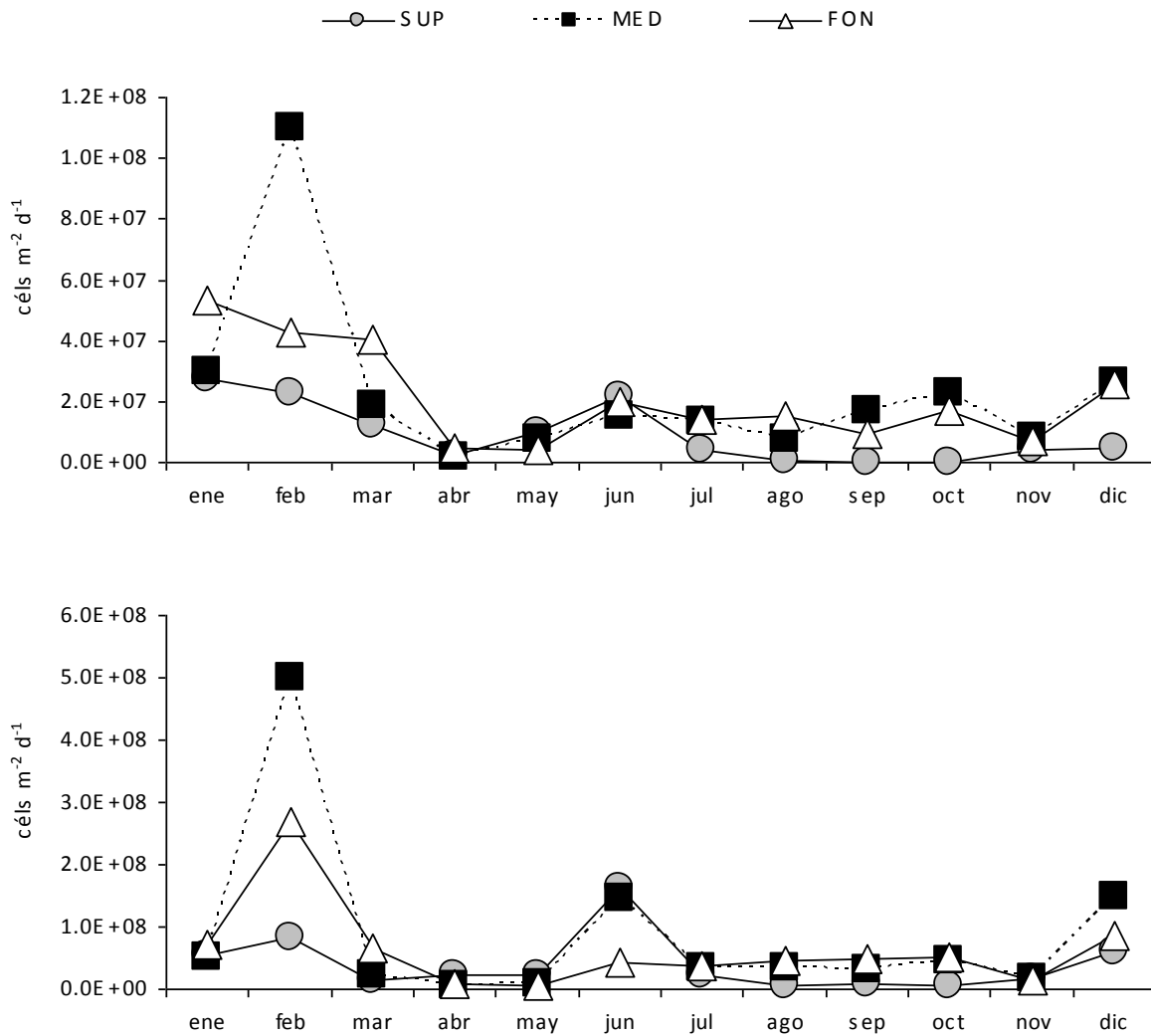
## Flujos de frústulos

Una cantidad considerable del material capturado en las trampas (40.2% en promedio) estuvo constituido por frústulos vacíos de diatomeas (fundamentalmente de *C. alchichicana*), lo que sumado a las frústulos de diatomeas con contenido celular constituye el sílice biogénico (SiB) u ópalo.

Al cuantificar los flujos de frústulos vacíos (dos valvas juntas o separadas = un frústulo), en SUP se registró un flujo promedio mensual de  $9.2 \times 10^6 \pm 9.7 \times 10^6$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , en MED promedió  $2.3 \times 10^7 \pm 2.9 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  y en FON promedió  $2.1 \times 10^7 \pm 1.6 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (Fig. 17). Los flujos anuales de frústulos vacíos correspondieron a  $3.5 \times 10^9$  céls  $m^{-2}$  en SUP,  $8.3 \times 10^9$  céls  $m^{-2}$  en MED y  $8.2 \times 10^9$  céls  $m^{-2}$  en FON.

Los flujos de frústulos, obtenidos a partir de la suma de los flujos de frústulos vacíos y flujos de diatomeas fito y ticoplantónicas ascendieron, en promedio mensual, a  $4.0 \times 10^7 \pm 4.6 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  en SUP,  $8.7 \times 10^7 \pm 1.4 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  en MED y a  $6.2 \times 10^7 \pm 7.0 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  en FON (Fig. 17).

Considerando la superficie del lago, el flujo de frústulos al fondo representó un total de  $3.5 \times 10^{16}$  céls  $año^{-1}$ .



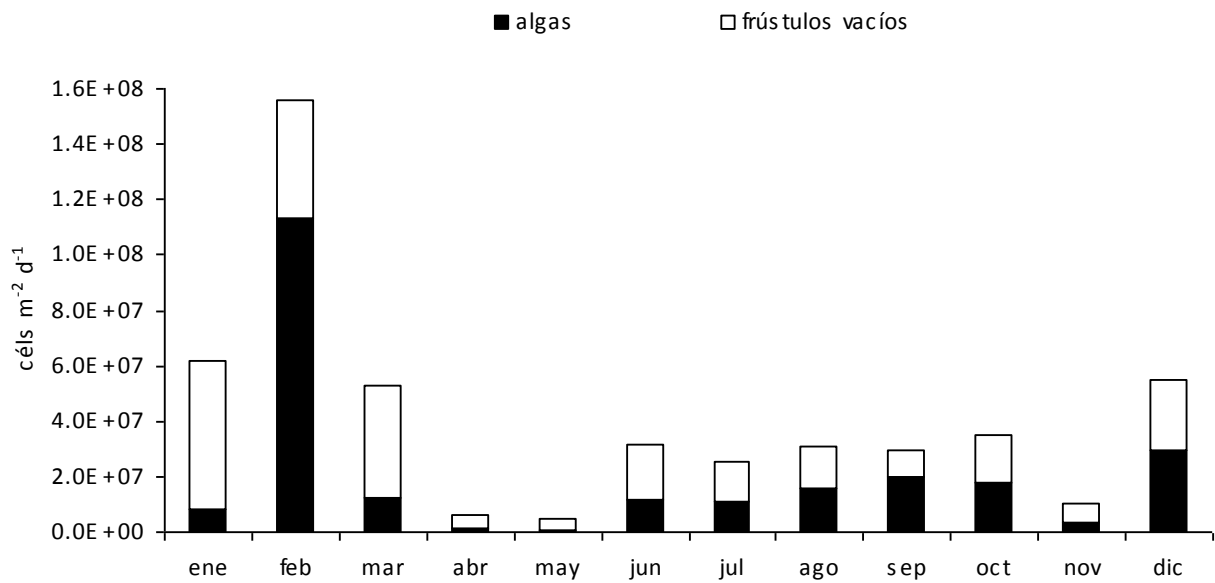
**Fig. 17.** Variación anual del flujo de frústulos en los tres niveles de trampas (SUP, MED, FON).  
(Arriba = flujo de frústulos vacíos, abajo = flujo de frústulos con y sin contenido celular).



Los flujos de CB (expresado por los flujos de algas) y de frústulos (expresado por los flujos de frústulos de diatomeas con y sin contenido celular), que implican la exportación de sílice, evaluados mediante las capturas en las trampas de fondo representan la exportación “real” al fondo del lago. Durante el período de circulación (enero a marzo) el flujo promedio de algas fue similar al de los frústulos vacíos y a partir de la estratificación el comportamiento y magnitud de los flujos de algas fueron análogos a las de los frústulos (Fig. 18).

Los flujos de sedimentación de fitoplancton en el lago Alchichica ( $7.3 \times 10^9$  céls  $m^{-2}$  año $^{-1}$  y 265 mg CB  $m^{-2}$  d $^{-1}$ ) son mayores a los flujos de diatomeas reportados por Garg y Bhaskar (2000) para la bahía oligotrófica Dona Paula, India ( $1.0 \times 10^8$  céls  $m^{-2}$  año $^{-1}$  y 0.39 mg CB  $m^{-2}$  d $^{-1}$ ). Con respecto a otros estudios en cuerpos acuáticos oligotróficos, se reportan flujos de valvas (especies con y sin contenido celular) en trampas de fondo que, en términos de frústulos, van desde  $5.5 \times 10^7$  céls  $m^{-2}$  año $^{-1}$  a  $1.8 \times 10^{12}$  céls  $m^{-2}$  año $^{-1}$  (Tabla 3), mientras que en trampas de fondo en el lago Alchichica se presenta un flujo de a  $1.6 \times 10^{10}$  céls  $m^{-2}$  año $^{-1}$ .

El aporte de CB de las especies fitoplanctónicas de Alchichica resulta ser también mayor a los flujos de CB realizados en trabajos semejantes (Tabla 3).



**Fig. 18.** Comparación de los flujos de algas y de frústulos vacíos al fondo del lago. La barra completa representa el flujo total de frústulos.

**Tabla 3.** Flujos sedimentarios de algas planctónicas en ambientes oligotróficos.

Lugar	Z <sub>max</sub> (m)	Z <sub>muestra</sub> (m)	flujos			referencia
			Frústulos de diatomeas (cél/s m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	Fitoplancton (cél/s m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	Carbono biogénico (mg CB m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	
Alchichica	62	59	1.6 x 10 <sup>10</sup>	7.3 x 10 <sup>9</sup>	265	Este trabajo
Bahía Dona Paula	8	5		1 x 10 <sup>8</sup>	0.39	Garg y Bhaskar, 2000
Cabo Blanco	4108	2195-3602	5.5 x 10 <sup>7</sup> a 2.4 x 10 <sup>8</sup>		0.7-24	Romero, et al. 2002
Cabo Blanco Costa/océano abierto	3646	2195	6.8 x 10 <sup>7</sup>			Lange, et al. 1998
Oeste del Golfo de Guinea	4481	696-853	2.3 x 10 <sup>9</sup>		< 10	Lange, et al. 1994
Lago Sihailongwan	50	49	3.5 x 10 <sup>9</sup>			Chu, et al. 2005
Lago Baikal	1393	48-1390	8.3 x 10 <sup>9</sup>			Ryves, et al. 2003
Bahía Frobisher		20	5 x 10 <sup>10</sup>			Hsiao, 1987
Región de la Península Antártica	≈ 200	100-200	1.8 x 10 <sup>12</sup>			Leventer, 1991

## Discusión

En términos de especies, las diatomeas son las mejor representadas en las trampas lo cual refleja lo registrado para la columna de agua del lago Alchichica (Oliva *et al.*, 2001; Rosiles, 2005). Este hecho coincide con lo encontrado en otros estudios (p. ej., Walsby y Reynolds, 1980; Bienfang y Harrison, 1984; Hsiao, 1987; Riebesell, 1989; Tallberg y Heiskanen, 1998; Garg y Bhaskar, 2000; Romero *et al.*, 2002; Ryves *et al.*, 2003) donde se menciona la dominancia de géneros de diatomeas -fito y ticoplanctónicas- en las trampas de sedimento, independientemente de la estación del año.

Durante el periodo de circulación, la riqueza taxonómica es baja y seguramente se debe a que el florecimiento invernal es dominado por *C. alchichicana* y en menor grado por *C. choctawhatcheana* (Oliva *et al.*, 2001). Cuando se inicia la estratificación, la riqueza aumenta asociada a una disminución en la densidad de *C. alchichicana*, comportamiento que prosigue hasta avanzada la estratificación; el cambio se ve reflejado principalmente en la capa del epilimnion donde se van agotando los nutrientes (nitrógeno, fósforo y sílice) y la densidad del fitoplancton es menor, lo cual implica tener que revisar muestras de tamaño mayor, en las que la probabilidad de encontrar especies raras o incidentales (*i. e.*, ticoplancton) aumenta a pesar de no ser abundantes en la columna de agua. Las especies que acrecientan la riqueza son diatomeas cuyos frústulos, al actuar como lastre (Walsby y Reynolds, 1980), hacen más probable que sean recuperadas en las trampas de todas las profundidades. Por lo anterior, las diatomeas (fito y ticoplancton) son las mejor representadas en FON.

La menor riqueza taxonómica promedio en MED se debe muy probablemente a la presencia del máximo profundo de clorofila (MPC) que se desarrolla durante la estratificación (Alcocer *et al.*, 2007; Adame *et al.*, 2008; Alcocer *et al.*, 2008; Oseguera *et al.*, 2009). Una vez más, *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheana* son los componentes más importantes del MPC. Finalmente, la mayor riqueza de fitoplancton en SUP puede atribuirse a que las especies fitoplanctónicas de tamaño pequeño tienen velocidades de sedimentación menores lo que permite que sean remineralizadas o consumidas en la capa fótica (Legendre, 1999), por lo que no son capturadas en MED y menos aún en FON.

La dominancia de *C. alchichicana* en los registros de flujos sedimentarios puede atribuirse a su gran tamaño (35-87  $\mu\text{m}$ ) y peso, ya que se ha visto que el fitoplancton de tallas mayores es menos consumido por el zooplancton herbívoro (Reynolds *et al.*, 1982). Diferentes autores (p. ej., Passow, 1991; Kiørbe *et al.*, 1996; Kato *et al.*, 2003) han descrito altas tasas de sedimentación de diatomeas debido a la baja herbivoría por parte del zooplancton, lo cual es producto de su gran tamaño y/o la gran cantidad de biomasa (Reynolds, 1982), que a su vez lleva a pensar que el zooplancton no es el principal regulador de la sedimentación de la diatomea *C. alchichicana*.

De los flujos de algas, valores superiores al 92% corresponden al fitoplancton, lo cual evidencia que aportación del ticoplancton es mínima. Las diatomeas del ticoplancton que -en su mayoría- se capturan en un estado de degradación (obs. pers.), a pesar de tener la talla para alcanzar el fondo del lago, disminuye su densidad conforme aumenta la profundidad, ya que los frústulos se quedan sin contenido celular y las valvas sueltas, al quedar sin la protección del citoplasma, se disuelven o rompen más fácilmente, por lo que su presencia se debe -presumiblemente- al arrastre horizontal desde la zona litoral (*i. e.*, diatomeas bentónicas) por las corrientes del lago. A pesar de que la logística para el montaje de las trampas de sedimento favorece el desarrollo de diatomeas bentónicas en el cable y boya que sostiene las trampas, la probabilidad de captura de éstas en las trampas es muy baja (C. Reynolds, com. pers.).

Con relación a la gran cantidad de frústulos de diatomeas encontrados en las trampas se ha visto (p. ej., Froneman *et al.*, 2004) que, cuando están en crecimiento, diferentes especies fitoplanctónicas tienen una baja tasa de sedimentación, pero cuando son senescentes o están muertas sedimentan más rápido (Margalef, 1961). Adicionalmente, se ha identificado que la mayoría de las diatomeas que sedimentan por debajo de la zona fótica están muertas o moribundas (incluso aquellas con contenido celular) y esta proporción aumenta rápidamente con la profundidad en la columna de agua (Ryves *et al.*, 2003). La relevancia de la presencia de una gran cantidad de frústulos y valvas sueltas en sedimentación en el Lago Alchichica reside en que, al parecer, la magnitud y duración del florecimiento invernal de diatomeas en este lago está limitada por la disponibilidad de sílice (Adame *et al.*, 2008).

De forma similar a lo encontrado en la literatura (p. ej., Reynolds *et al.*, 1982; Sommer, 1984), los flujos celulares mayores se registran durante los florecimientos. Por otro lado, a lo largo de la estratificación en Alchichica los valores mayores se localizaron en MED y FON asociados con el MPC. Estos hallazgos concuerdan con la dinámica sestónica descrita por López-Anaya *et al.* (2009) y Oseguera *et al.* (2009). Las mayores concentraciones y flujos de seston calculados para Alchichica están asociados con los florecimientos de diatomeas y de cianofitas, reflejados en MED y SUP, respectivamente, así como con el desarrollo del MPC durante la estratificación en el metalimnion.

Se encontró una variación estacional en el flujo sedimentario de algas que resultó mayor durante la época de circulación (florecimiento de diatomeas) del lago y a inicios de la estratificación (florecimiento de cianofitas); posteriormente disminuyó de forma gradual durante el resto de la estratificación y hasta el comienzo de un nuevo periodo de mezcla. Al finalizar la época de estratificación se apreció un aumento en el flujo sedimentario debido a que la capa de mezcla se amplía y la termoclina se adelgaza y profundiza. Con base en lo anterior, el mayor depósito de la producción biogénica se da en forma masiva durante el primer tercio del año (enero a marzo), lo cual muy probablemente es la responsable de generar una condición anóxica temprana en el hipolimnion al consumirse el oxígeno hipolimnético para la remineralización del CB (Adame *et al.*, 2008; Alcocer *et al.*, 2008). A este depósito masivo también se atribuyen los valores promedios de densidades y flujos con tan alta desviación estándar, ya que han sido fuertemente influenciados por los meses de mayor flujo de febrero, para media agua (florecimiento de diatomeas) y de junio, para superficie (florecimiento de *Nodularia*).

La diatomea *Cyclotella alchichicana* predominó en todos los registros de trampas y, en términos de biomasa, no se presentó sucesión alguna de especies como se ha observado en los registros de los lagos maar de la región de Eifel en Alemania (Negendank y Zolitschka, 1993), donde en los sedimentos se han observado distintas sucesiones estacionales de especies de diatomeas. Sin embargo, en SUP se observa una sucesión fitoplanctónica en términos de abundancia y corresponde a la misma que plantean para columna de agua de alchichica Oliva *et*

al. (2001). Durante la circulación dominan las diatomeas (*C. alchichicana*) debido a su florecimiento; iniciada la estratificación se ve reflejada la presencia de la cianofita fijadora de nitrógeno *N. spumigena*, indicando las condiciones de deficiencia de nitrógeno; finalmente, ya avanzada la estratificación y con la disminución de nutrimentos en el epilimnion, dominan pequeñas clorofitas coloniales (p. ej., *O. parva*). En las trampas de MED y FON sucede algo similar; sin embargo, la abundancia de *N. spumigena* disminuye conforme aumenta la profundidad. En MED *O. submarina* reemplaza a *O. parva* al pasar de la estratificación bien establecida a la tardía. En FON ya no se registradas estas clorofitas coloniales por lo que ya no es observable una sucesión.

A pesar de que la cianofita *Nodularia spumigena* desarrolló un florecimiento importante durante la estratificación temprana, presentó una exportación relativamente baja y reducida en extensión temporal; este comportamiento corresponde a las adaptaciones fisiológicas de la especie, ya que *N. spumigena* se presenta principalmente durante la estratificación temprana cuando las condiciones de luz y temperatura aumentan, se estabiliza la columna de agua y se termina el nitrógeno, lo que promueve su crecimiento “explosivo” o florecimiento (Oliva *et al.*, 2009); a pesar de ser temporalmente importante en términos celulares la cantidad de CB que *N. spumigena* aporta es mucho menor que la de las diatomeas céntricas por su talla pequeña. La presencia de éste florecimiento quedó reflejado principalmente en las trampas de superficie y poco menos en media agua; la reducida cantidad de *N. spumigena* que alcanza el fondo seguramente es debida a que presenta un mecanismo efectivo de flotación (aerotopos) que les permite regular su posición en la columna de agua y evitar así su hundimiento (Fogg *et al.*, 1973; Reynolds, 1988), por lo que es frecuente que estas grandes masas de *Nodularia* sean principalmente arrastradas por el viento y se acumulen en la orilla del lago en lugar de sedimentarse (Walsby y Reynolds, 1980) tal y como ha sido observado en otros cuerpos de agua (p. ej., Lehtimaki, 2000; Schernewski *et al.*, 2005; Miyaguchi *et al.*, 2006).

Como se mencionó anteriormente, estudios previos realizados en el lago Alchichica (Sánchez, 2001; Rosiles, 2005; Adame *et al.*, 2008) muestran que en cuanto a talla se refiere, el fitoplancton dominante es el de tamaño superior a 2  $\mu\text{m}$  y que se mantiene durante todo el año, a excepción de breves periodos durante la estratificación temprana (Lugo, 2000; Oliva *et*

*al.*, 2001; Rosiles, 2005). Lo anterior tiene implicaciones importantes en la ecología del lago, ya que la talla grande tiende a sedimentarse (Reynolds, 1988), contribuyendo de esta manera a remover (*i.e.*, exportar) rápidamente carbono y nutrimentos fuera de la capa fótica del lago y hacia las capas profundas.

La sedimentación de fitoplancton en ambientes oligotróficos es considerada menor por su baja productividad primaria; sin embargo, en el lago Alchichica los flujos de frústulos  $\text{m}^{-2} \text{año}^{-1}$  resultan ser mayores que en lagos oligotróficos de distintas profundidades (Ryves *et al.*, 2003; Chu *et al.*, 2005) e incluso mayor a algunos ambientes oligotróficos costeros con la inclusión de carbono biogénico alóctono (p. ej. ríos) (Lange *et al.*, 1994; Lange *et al.*, 1998; Garg y Bhaskar, 2000; Romero *et al.*, 2002) (Tabla 3), en los que se toma en cuenta un importante aporte de fitoplancton y cobra relevancia la agregación de material que acelera la sedimentación (Passow, 1991), hecho que no se observa en Alchichica.

En la época de mezcla, *C. alchichicana* es tan abundante que, a pesar de que muchas células se mantengan en la columna de agua por su buen estado fisiológico y por la fuerza de la turbulencia, se registra abundante sedimentación. Durante la estratificación del lago -y disminución de nutrimentos en la columna de agua- el estado fisiológico de *C. alchichicana* decae progresivamente, por lo que su registro en las trampas de sedimento es constante a pesar de que su presencia en la columna de agua merma conforme se alcanza la estratificación bien establecida, es decir, conforme avanza la estratificación aumenta la tasa de sedimentación del fitoplancton, y por ende la proporción de CB de la columna de agua que alcanza el fondo del lago.

En términos de carbono biogénico las cifras reportadas para algunos ambientes costeros son mucho menores a los calculados para Alchichica, lo que se puede atribuir a la talla del fitoplancton sedimentado en el lago de estudio.

Sin embargo, los flujos de frústulos de diatomeas en Alchichica resultan ser menores en uno o dos órdenes de magnitud que los reportados en ambientes polares oligotróficos (Hsiao,



1987; Leventer, 1991) (Tabla 3), lo que probablemente se deba a disolución de los frústulos de diatomeas en el hipolimnion del lago.

La diferencia entre lo sedimentado a media agua y en fondo lleva a pensar en que el fitoplancton está siendo degradado o consumido en este recorrido; además, podría existir en un efecto de disolución sobre los frústulos sin contenido celular, ya que la alta alcalinidad y pH del lago Alchichica favorecen la disolución del sílice de las diatomeas (Caballero *et al.* 2003) que resulta en una subestimación de los flujos de sedimentación por la pérdida directa de frústulos vacíos o valvas sueltas, que afectan las mediciones de la abundancia total de frústulos (Ryves *et al.* 2001), puesto que sólo fueron contabilizadas células y frústulos en buenas condiciones, siendo que en las muestras de trampas se observan abundantes fragmentos pequeños de valvas y contenido celular disperso. Además, las abundancias totales, y por consiguiente los flujos, podrían estar influenciados por la muerte celular ocurrida en las trampas (Sommer, 1984), ya que éstas permanecieron sin fijación aproximadamente por un mes durante su exposición en el lago, lo que supone el avance en el estado de degradación de las células. Lo anterior lleva a pensar que los flujos reales son aun de mayores magnitudes a lo reportado en este trabajo.

La exportación de carbono biogénico hacia las aguas profundas del lago, seguida de su remineralización, hace que exista un gradiente vertical en la concentración del CO<sub>2</sub> disuelto en el agua (Alcocer *et al.*, 2008). Por esta razón, son los florecimientos algales -principalmente de talla grande- los que constituyen una vía de exportación de la materia orgánica particulada, simplemente por la tendencia de las células a sedimentar, lo que es más acusado cuanto mayor es su tamaño. Este proceso de sedimentación no sólo contribuye al secuestro de carbono, sino también de SiB (sílice biogénico u ópalo) mediante la exportación de los frústulos, particularmente importante para el crecimiento de las diatomeas, ya que en una mezcla de plancton donde se hunden más rápido las diatomeas que otras algas, la pérdida de Si de la zona productiva será proporcionalmente superior a la pérdida de otros nutrientes (Sommer, 1988).

## Conclusiones

Las algas que se sedimentaron en el Lago Alchichica durante el 2007 estuvieron constituidas por un reducido número de especies, dieciocho (13 diatomeas, 4 clorofitas y una cianofita), de las cuales sólo siete son estrictamente fitoplanctónicas y el resto ticoplanctónicas. De las 18 especies registradas, las diatomeas *Cyclotella alchichicana* y *C. choctawhatcheeana* contribuyeron con el 87.6% del flujo celular total anual al fondo, constituyendo las especies más importantes que llevaron a cabo la exportación de carbono biogénico y frústulos (lo cual implica una exportación efectiva de sílice biogénico) en el Lago Alchichica. Ambas especies se encontraron presentes a lo largo de todo el ciclo anual.

Los flujos de algas variaron entre  $3.0 \times 10^5$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (mayo en MED) y  $2.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (junio en SUP), con un promedio de  $3.1 \times 10^7 \pm 6.0 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , y los flujos de fitoplancton fluctuaron entre  $2.3 \times 10^5$  (mayo en MED) y  $2.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  (junio en SUP), con un promedio de  $2.9 \times 10^7 \pm 6.0 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ , cuestión que evidencia el dominio del fitoplancton en los flujos de CB. Estos valores resultaron mayores a los de otros sistemas acuáticos oligotróficos.

Los flujos del fitoplancton de Alchichica, calculados mediante los flujos de carbono biogénico ( $264.9 \pm 464$  mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ; 2.2 a 1707.9 mg CB  $m^{-2} d^{-1}$ ) y frústulos de diatomeas ( $6.2 \times 10^7 \pm 7 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ;  $5.9 \times 10^6$  a  $2.7 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) fueron mayores a los de otros ambientes oligotróficos, debido probablemente a que, en éste lago, la mayor parte de la producción primaria se exporta a causa de la talla ( $>2 \mu m$ ).

Los flujos de carbono y sílice biogénicos fueron regidos por la diatomea *C. alchichicana* con una contribución de  $\approx 100\%$  del flujo anual, y cuya exportación se manifestó masivamente durante la circulación del lago (53.8% del total anual fue recuperado tan sólo en un mes, febrero).

Los flujos de sedimentación presentaron un comportamiento estacional asociado a la hidrodinámica del lago, encontrándose los mayores valores relacionados con los florecimientos algales. Así, a principio de año, el agua más fría y rica en nutrientes junto con una menor

radiación solar y gran turbulencia favorecieron el florecimiento invernal de diatomeas, y durante éste periodo de circulación del lago se presentó un máximo de sedimentación en MED ( $1.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) y más reducido en FON ( $1.1 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ). Cuando comenzó a estabilizarse la columna de agua, con una mayor temperatura y radiación solar junto con la disminución de los nutrientes, particularmente nitrógeno en referencia al fósforo, se favoreció el desarrollo de un florecimiento de cianobacterias fijadoras de nitrógeno; cuando la termoclina ya se encontraba desarrollada (junio) se presentó un segundo pico de sedimentación cuyo máximo se localizó en SUP ( $2.9 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) y decreció conforme aumentó la profundidad, dejando de ser significativo en el fondo ( $1.3 \times 10^8$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  en MED y  $1.6 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$  en FON). Por último, a finales de año, durante la estratificación tardía, la termoclina se adelgazó y profundizó, dando lugar al incremento de la capa de mezcla, lo cual liberó nutrientes y comenzó un nuevo florecimiento invernal, durante éste periodo se presentó un tercer pico en MED ( $5.9 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ) y FON ( $2.7 \times 10^7$  céls  $m^{-2} d^{-1}$ ).

A pesar de que la cianofita *Nodularia spumigena* desarrolló un florecimiento importante durante la estratificación temprana presentó una exportación al fondo relativamente baja y reducida en extensión temporal; su baja presencia en las trampas de fondo se debe a que ésta cianofita presenta mecanismos efectivos de flotación –aerotopos- que le permiten permanecer cerca de la superficie y ser principalmente transportada por el viento y depositada en las orillas del lago, en lugar de ser exportada al fondo.

Se estima que el flujo de carbono biogénico anual en el lago Alchichica rebasó las doscientas toneladas (*i. e.*, 210 t CB año<sup>-1</sup>) en 2007.

## Literatura citada

- Adame, M. F., J. Alcocer y E. Escobar. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* 53: 22-31.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M. R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 27: 3166-3169.
- Alcocer, J., D. P. López-Anaya y L. A. Oseguera. 2007. Dinámica del carbono orgánico particulado en un lago tropical profundo. En: Gaxiola, G. y B. de la Torre (eds.). Carbono en ecosistemas acuáticos de México. Instituto Nacional de Ecología. México, pp. 239-247.
- Alcocer, J., E. Escobar y L. A. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico bentónico: respuesta de la zona béntica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18: 115-122.
- Bienfang, P. K., P. J. Harrison y L. M. Quarmby. 1982. Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. *Marine Biology* 67: 295-302.
- Bienfang, P. K., J. P. Szyper y E. Laws. 1983. Sinking rate and pigment responses to light-limitation of a marine diatom: implications to dynamics of chlorophyll maximum layers. *Oceanologica Acta* 6: 55-62.
- Bienfang, P. K. y P. J. Harrison. 1984. Sinking-rate response of natural assemblages of temperate and subtropical phytoplankton to nutrient depletion. *Marine Biology* 83: 293-300.
- Bloesch, J. 1994. A review of methods used to measure sediment resuspension. *Hydrobiologia* 284: 13-18.
- Bloesch, J. y N. M. Burns. 1980. A critical review of sedimentation trap technique. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie-Swiss Journal of Hydrology* 42: 15-55.
- Caballero, M., G. Vilaclara, A. Rodríguez y D. Juárez. 2003. Short-term climatic change in lake sediments from lake Alchichica, Oriental, Mexico. *Geofísica Internacional* 42: 529-537.
- Callieri, C. 1997. Sedimentation and aggregate dynamics in lake Maggiore, a large deep lake in Northern Italy. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia* 56: 37-50.

- Chu, G., J. Liu, G. Schettler, L. Li, Q. Sun, Z. Gu, H. Lu, Q. Liu y T. Liu. 2005. Sediment fluxes and varve formation in Sihailongwan, a maar lake from northeastern China. *Journal of Paleolimnology* 34: 311-324.
- Culver, M. E. y W. O. Jr. Smith. 1989. Effects of environmental variation in sinking rates of marine phytoplankton. *Journal of Phycology* 25: 262-270.
- Eppley, R. W., R. W. Holmes y J. D. H. Strickland. 1967. Sinking rate of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1: 191-208.
- Eppley, R. y B. Peterson. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282: 677-680.
- Filonov, A., I. Tereshchenko y J. Alcocer. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33. L07404, DOI: 10.1029/2006GL025901.
- Fogg, G. E., W. D. Stewart, P. E. Fay y A. E. Walsby. 1973. *The Blue-green Algae*. Academic Press, Londres. 459 pp.
- Frenette, J. J., S. Demers, L. Legendre y M. Boulé. 1996. Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in a oligotrophic multibasin lake system. *Journal of Plankton Research* 18: 45-61.
- Froneman, P.; Pakhomov, E. y M. Balari. 2004. Size-fractionated phytoplankton biomass, production and biogenic carbon flux in the eastern Atlantic sector of the Southern Ocean in late austral summer 1997-1998. *Deep Sea research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51(22-24): 2715-2729.
- García de León, L. A. 1988. Generalidades del análisis de cúmulos y del análisis de componentes principales. Divulgación Geográfica. Instituto de Geografía, UNAM. D.F., México. 29 pp.
- Garg, A. Y P. V. Bhaskar. 2000. Fluxes of diatoms in the Dona Paula Bay, west coast of India. *Journal of Plankton Research* 22: 2125-2136.
- Goedkoop, W. y R. K. Jonson. 1996. Pelagic-benthic coupling. Profundal benthic community response to spring diatom deposition in mesotrophic Lake Erken. *Limnology and Oceanography* 34: 636-647.
- González, P., S. Hermosillo, E. Chinchilla, L. García y C. Verduzco. 2004. Valoración cuantitativa para evaluar mapas conceptuales. En: Cañas, A. J., J. D. Novak y F. M. González (eds.).

Concept Maps: Theory, Methodology, Technology. First International Conference on Concept Mapping. Pamplona, España. Disponible en: <http://cmc.ihmc.us/CMC2004Programa.html>

- Hansen, G. 1992. Biomasseberegninger. *En*: Thomsen, H. A. (ed.). Plankton i de indre danske farvande. Havforskning fra Miljøstyrelsen, Miljøministeriet, pp. 20-34.
- Hillebrand, H., C. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollinger y T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.
- Hötzel, G. y R. Croome. 1999. A phytoplankton methods manual for Australian Freshwaters. *Land and Water Resources Research and Development Corporation*. Canberra, Australia. 58 pp.
- Hsiao, S. 1987. Sedimentation in Arctic Canada: Species composition and biomass of phytoplankton contributed to the marine sediments in Frobisher Bay. *Polar Biology* 7: 245-251.
- Kalff, J. y Watson. 1986. Phytoplankton and its dynamics in two tropical lakes: tropical and temperature zone comparison. *En*: Munawar, M. y J. F. Talling (eds.). Seasonality of freshwater phytoplankton. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. The Netherlands, pp. 161-176.
- Karl, D. M., D. V. Hebel y C. Winn. 1991. Procedures for particulate carbon, nitrogen, phosphorus and total mass analysis used in the US-JGOFS Hawaii ocean time-series program. *En*: Hurd, D. C. y D. W. Spencer (Eds.). Marine particles: Analysis and characterization. Geophysical Monograph 63. American Geophysical Union. Washington, pp. 71-77.
- Kato, M., Y. Tanimura, K. Matzuoka y H. Fukusawa. 2003. Planktonic diatoms from sediment traps in Omura Bay, western Japan with implications for ecological and taphonomic studies of coastal marine environments. *Quaternary International* 105: 25-31.
- Kjørboe, T., J. L. S. Hansen, A. L. Alldredge, G. A. Jackson, U. Passow, H. G. Dam, D. T. Drapeau, A. Waite y C. M. García. 1996. Sedimentation of phytoplankton during a diatom bloom: rates and mechanisms. *Journal of Marine Research* 54: 1123-1148.

- Knoechel, R. y J. Kalff. 1975. Algal sedimentation: the cause of diatom blue-green succession. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung fuer theoretische und angewandte Limnologie* 19: 745-754.
- Lange, C. B., U. F. Treppke y G. Fischer. 1994. Seasonal diatoms fluxes in the Guinea Basin and their relationships to trade winds, hydrography and upwelling events. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 41: 859-878.
- Lange, C. B., O. E. Romero, G. Wefer y A. J. Gabric. 1998. Offshore influence of coastal upwelling off Mauritania, NW Africa, as recorded by diatoms in sediment traps at 2195 m water depth. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 45: 985-1013.
- Landry, M., L. Hass y V. Fagerness. 1984. Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kaneohe Bay, Hawaii. *Marine Ecology Progress Series* 16: 127-133.
- Legendre L. y F. Rassoulzadegan. 1996. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: Hydrodynamic control. *Marine Ecology Progress Series* 145: 179-193.
- Legendre, L. 1999. Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Japan Journal of Limnology* 60: 1-10.
- Lehtimäki, J. 2000. Characterization of cyanobacterial strains originating from the Baltic Sea with emphasis on *Nodularia* and its toxin, nodularin. Academic Dissertation in Microbiology. University of Helsinki. Helsinki, Finlandia. 79 pp.
- Leventer, A. 1991. Sediment trap diatom assemblages from the northern Antarctic Peninsula Region. *Deep Sea Research Parte A: Oceanographic Research Papers* 38: 1127-1143.
- López-Anaya D. P., J. Alcocer, L. A. Oseguera y G. Vilaclara. 2009. Seston dynamics in a saline Mexican lake. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 30. En prensa.
- Lugo, A. 2000. Variación espacial y temporal de estructura de la comunidad planctónica del Lago Alchichica, Puebla con algunos aspectos de interacciones tróficas. Tesis profesional doctoral (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 98 pp.
- Lugo, A., M. E. González, M. R. Sánchez y J. Alcocer. 1999. Distribution of *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoidea) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical* 17: 145-152.

- Lund, J. W. G. 1971. An Artificial Alteration of the Seasonal Cycle of the Plankton Diatom *Melosira Italica* Subsp. *Subarctica* in an English Lake. *The Journal of Ecology* 59: 521-533.
- Lund, J. W. G., C. Kipling y E. D. LeCren. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11: 143-70.
- Malone, T. C. 1980. Algal size. *En: Morris, I. (ed.). The Physiological Ecology of Phytoplankton.* Blackwell Scientific Publications, Londres, pp. 433-463.
- Margalef, R. 1961. Velocidad de sedimentación de organismos pasivos de fitoplancton. *Investigación Pesquera Tomo XVIII : 3-8.*
- Margalef, R. 1983. Limnología. Ediciones Omega. Barcelona, España. 1010 pp.
- Miyaguchi, H., T. Fujiki, T. Kikuchi, V. S. Kuwahara y T. Toda. 2006. Relationship between the bloom of *Noctiluca scintillans* and environmental factors in the coastal waters of Sagami Bay, Japan. *Journal of Plankton Research* 28: 313-324.
- Munawar, M. y F. Munawar. 1986. The seasonality of phytoplankton in the North American Great Lakes, a comparative synthesis. *En: Munawar, M. y J. F. Talling (eds.). Seasonality of freshwater phytoplankton.* Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. The Netherlands, pp. 85-115.
- Negendank, J. F. W. y B. Zolitschka. 1993. Paleolimnology of European Maar Lakes. Springer Verlag, Berlin, pp. 513.
- Oliva, M. G. 2001. Estudio de la variación vertical y temporal de las comunidades fitoplanctónicas durante el florecimiento de cianofíceas en el Lago cráter Alchichica, Puebla. Tesis Profesional de maestría (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 133 pp.
- Oliva, M. G., J. Alcocer, A. Lugo, L. Peralta y M. R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y L. A. Oseguera. 2009. Planktonic Bloom-Forming *Nodularia* in the Saline Lake Alchichica, México. *En: Oren, A., W. Wurtsbaugh, D. Naftz y P. Palacios (eds.). International Society for Salt Lake Research (ISSLR) 10th International Conference and 2008 FRIENDS of Great Salt Lake Issues Forum. Saline Lakes Around the World: Unique Systems with Unique Values. Natural Resources and Environmental Issues Volume XV 2009. Utah, pp. 121-126.*



- Oseguera, L. A., J. Alcocer y E. Escobar. 2009. Seston flux in a tropical saline lake. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 30. En prensa.
- Oseguera, L. A. Variación temporal y espacial del flujo de materia particulada total en un lago monomórfico cálido. Tesis profesional doctoral. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal. En proceso.
- Passow, U. 1991. Species-specific sedimentation and sinking velocities of diatoms. *Marine Biology* 108: 449-455.
- Petrova, A. 1986. Seasonality of Melosira-plankton of the great northern lakes. En: Munawar, M. y J. F. Talling (eds.). Seasonality of freshwater phytoplankton. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. The Netherlands, pp. 65-73.
- Pilskaln, C. H. 2004. Seasonal and interannual particle export in an African rift valley lake: A 5 year record from Lake Malawi, Southern East Africa. *Limnology and Oceanography* 49: 964-977.
- Poister, D. y D. Armstrong. 2003. Seasonal sedimentation trends in a mesotrophic lake: Influence of diatoms and implications for phosphorus dynamics. *Biogeochemistry* 65:1-13.
- Prescott, G. W. 1970. The Freshwater Algae. M. C. Brown Company Publishers. Iowa, EUA. 348 pp.
- Punning, J. M., J. Terassma, T. Koff y Alliksaar. 2003. Seasonal fluxes of particulate matter in a small closed lake in Northern Estonia. *Water, air, and soil pollution* 149: 77-92.
- Reynolds, C. S. 1973. The seasonal periodicity of planktonic diatoms in a shallow, eutrophic lake. *Freshwater Biology* 3: 89-110.
- Reynolds, C. S. 1976a. Sinking movements of phytoplankton indicated by a simple trapping method. I. A *Fragilaria* population. *European Journal of Phycology* 11: 279-291.
- Reynolds, C. S. 1976b. Sinking movements of phytoplankton indicated by a simple trapping method. II. Vertical activity ranges in a stratified lake. *European Journal of Phycology* 11: 293-303.
- Reynolds, C. S. 1976c. Succession and vertical distribution of phytoplankton in response to thermal stratification in a lowland mere, with special reference to nutrient availability. *Journal of Ecology* 64: 529-550.

- Reynolds, C. S., H. R. Morison y C. Butterwick. 1982. The sedimentary flux of phytoplankton in the south basin of Windermere. *Limnology and Oceanography* 27: 1162-1175.
- Reynolds, C. S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. En: Sandgren C. D. (Ed.). Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. Cambridge, pp. 388-433
- Reynolds, C. S. 1997. Vegetation Processes in the pelagic: a model for Ecosystem Theory. Ecology Institute. Oldendorf, Alemania. 371 pp.
- Riebesell, U. 1989. Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom winter/spring bloom. *Marine Ecology Progress Series* 54: 109-119.
- Rocha, O. y A. Duncan. 1985. The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies. *Journal of Plankton Research* 7: 279-294.
- Romero, O. E.; C. B. Lange y G. Wefer. 2002. Interannual variability (1988-1991) of siliceous phytoplankton fluxes off northwest Africa. *Journal of Plankton Research* 24: 1035-1046.
- Rosiles, G. 2005. Estudio comparativo del picofitoplancton y fitoplancton de talla mayor en el Lago Alchichica. Tesis de profesional de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 103 pp.
- Ryves, D. B., S. Juggins, S. C. Fritz y R. W. Battarbee. 2001. Experimental diatom dissolution and the quantification of microfossil preservation in sediments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 172: 99-113.
- Ryves, D. B., D. H. Jewson, M. Sturm, R. W. Battarbee, R. J. Flower, A. W. Mackay y N. G. Grain. 2003. Quantitative and qualitative relationships between planktonic diatom communities and diatom assemblages in sedimenting material and surface sediments in Lake Baikal, Siberia. *Limnology and Oceanography* 48: 1643-1661.
- Sánchez, M. 2001. Variación de la clorofila "a" fitoplanctónica y sus mecanismos de control en un Lago atalashalino tropical. Tesis de profesional de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, pp. 66.
- Schernewski, G., V. Podsetchine y T. Huttula. 2005. Effects of the flow field on small scale phytoplankton patchiness. *Nordic Hydrology* 36: 85-98.

- Segura-Puertas, L. y U. Ordóñez-López. 1994. Análisis de la Comunidad de Medusas (Cnidaria) de la Región Oriental del Banco de Campeche y el Caribe Mexicano. *Caribbean Journal of Science* 30: 104-115.
- Silver, M. y A. Alldredge. 1981. Bathypelagic marine snow: deep-sea algal and detrital community. *Journal of Marine Research* 39: 501-530.
- Smayda, T. J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 8: 353-414.
- Smayda, T. J. 1978. From phytoplankton to biomass. En: Sournia, A. (ed.). *Phytoplankton Manual. Monographs on Oceanographic Methodology* 6. UNESCO, Paris, pp. 273–279.
- Smetacek, V. S. 1985. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology* 84: 239-251.
- Snoeijs, P. 1994. Distribution of epiphytic diatom species composition, diversity and biomass on different macroalgal hosts along seasonal and salinity gradients in the Baltic Sea. *Diatom Research* 9: 189-211.
- Sommer, U. 1984. Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance. *Journal of Plankton Research* 6: 1-14.
- Sommer, U. 1988. Growth and survival strategies of planktonic diatoms. En: Sandgren, C. D. (ed.). *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, EUA, pp. 227-260.
- Sokal, R. y F. Rohlf. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. 3a ed. W. H. Freeman and Company. Nueva York, EUA. 859 pp.
- Stocker, J. C. y N. J. Antia. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 2472-2503.
- Sun, J. y D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.
- Tallberg, P. y A.-S., Heiskanen. 1998. Species-specific phytoplankton sedimentation in relation to primary production along an inshore-offshore gradient in the Baltic Sea. *Journal of Plankton Research* 20: 2053-2070.
- Thingstad, T. F. y E. Sakshaug. 1990. Control of phytoplankton growth in nutrient recycling ecosystems. Theory and terminology. *Marine Ecology Progress Series* 63: 261-272.

- Thronsdén, J. 1978. Preservation and storage. *En*: Sournia, A. (ed.). *Phytoplankton Manual*.  
Monographs on Oceanographic Methodology 6. UNESCO, Paris, pp. 69-74.
- Titman, D. y P. Kilham. 1976. Sinking in freshwater phytoplankton: some ecological implications  
of cell nutrient status and physical mixing processes. *Limnology and Oceanography* 21:  
409-417.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkomung der quantitativen Phytoplankton-Methodik.  
*Verhandlungen der Internationalen Vereinigung der Limnologie* 9: 1-38.
- Venrick, E. L. 1978. How many cells to count? *En*: Sournia, A. (ed.). *Phytoplankton Manual*.  
Monographs on Oceanographic Methodology 6. UNESCO, Paris, pp. 167–180.
- Vilaclara, G, M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of  
crater-lakes basic chemistry in Puebla state, Mexico. *Verhandlungen Internationale  
Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 25: 435-440.
- Villafañe, V. E. y F. M. H. Reid. 1995. Métodos de microscopia para la cuantificación del  
fitoplancton. *En*: Alveal, K., M. E. Ferrario, E. C. Oliveira y E. Sar (eds.). *Manual de  
Métodos Ficológicos*. Universidad de Concepción. Concepción, Chile, pp.169-185.
- Walsby, A E. y C. S. Reynolds. 1980. Sinking and floating. *En*: Morris, I. (ed). *The physiological  
ecology of phytoplankton*. Blackwell Scientific Publications. California, EUA, pp. 371-412.
- Wehr, J. D. y R. G. Sheath (eds.). 2003. *Freshwater Algae of North America. Ecology and  
Classification*. Academic Press. San Diego, California. 918 pp.
- Weyenmeyer, G. A. 1997. Quantification of resuspended particles in sedimentation traps.  
*Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*  
26: 271-276.