



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Universidad Nacional Autónoma de México



**FLUJO DE CARBONO PARTICULADO EN UN LAGO OLIGOTRÓFICO TROPICAL**

**T E S I S**

**Que para obtener el grado académico de Maestra en Ciencias del Mar y Limnología**

**(Limnología)**

**PRESENTA**

**Biól. Brenda Hernández Hernández**

**Director de tesis:**

**Dr. Javier Alcocer Durand**

**Comité tutorial:**

**Dr. Felipe García Oliva**

**Dr. Alfonso Lugo Vázquez**

**Dra. Margarita Caballero Miranda**

**Dra. María Luisa Machaín Castillo**

**Enero 2011**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

*A mis dos amorcitos por ser mi ilusión, mi pasión y mi delirio.  
Los amo.*

## **Agradecimientos**

Las siguientes proyectos financiaron la presente investigación: proyectos 41667 y 49923 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), proyectos IN210806-3 y IN221009 de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM (DGAPA) PAPIIT y proyectos 2008-2009 y 2009-2010 del Programa de Apoyo a los Profesores de Carrera para la Formación de Grupos de Investigación, FES Iztacala, UNAM (PAPCA).

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Programa de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM por la beca otorgada para la realización de mis estudios de posgrado.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM por el apoyo otorgado para la realización de las diversas actividades académicas realizadas en mi maestría.

Al doctor Javier Alcocer Durand, por guiarme este maravilloso proyecto y compartir parte de su tiempo en mi formación como maestra.

Al comité académico, Dr. Felipe García Oliva, Dr. Alfonso Lugo Vázquez, Dra. Margarita Caballero Miranda y Dra. Ma. Luisa Machaín Castillo por sus acertados comentarios y contribuciones realizadas a mi proyecto de tesis.

Asimismo agradezco al M. en C. Luis Alberto Oseguera Pérez por su apoyo en el campo y logística y al Biól. Armando Rodríguez Rocha por su apoyo en la toma de muestras en campo.

Al M. en C. Luis Alberto Oseguera Pérez a quien admiro infinitamente y quien ha logrado marcarme profesional y personalmente, gracias Luisito.

A la mujer más admirable y fascinante que conozco, mi mejor amiga, mi mamá. Por enseñarme las dualidades y espiritualidades de la vida, por enseñarme a vivir.

A mi papá, por compartir ese silencio que solo nosotros podremos descifrar.

A mi hermanito, ese ser tan transparente, mi cómplice, por ser tú.

A mi esposo, mi vida, mi destino, mi churri, lo que yo simplemente soñé.

Al amor de mi vida, lo más grande que jamás pensé conocer. Las alas que impulsan mi vuelo, mi hermoso compañero, mi bebé:

*Tú circulaste por mí, hiciste un camino divino*

*Abriste un túnel, destapaste mi destino*

*Tú me has dado el soplo de la creación,*

*Eres energía, luz del sol*

*Tú me has deletreado la palabra amor*

*A e m e o e r e c e i t e o .*

*Andrea Echeverri*

## Índice

	<b>pp</b>
Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	8
Objetivo general	10
Objetivos particulares	10
Hipótesis	11
Área de estudio	12
Metodología	14
Resultados	19
Discusión	35
Conclusiones	43
Anexos	45
Bibliografía	46

## Resumen

En los cuerpos acuáticos el carbono que no es fijado en la zona eufótica es transportado a capas más profundas a través de diversos mecanismos (p.ej., heces fecales, agregados macroscópicos). Para estimar los flujos de carbono total particulado (CTP) así como de sus fracciones orgánica (COP) e inorgánica (CIP) en el lago Alchichica se llevó a cabo su medición directa a través de trampas de sedimento a lo largo de dos ciclos anuales. Los flujos de carbono particulado determinados en Alchichica ( $264 \pm 32 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) fueron mayores a los reportados para otros lagos de estado trófico similar (oligotróficos) y aún mayor; lo anterior es consecuencia de que el fitoplancton que predomina en el lago es de talla grande. Los flujos de carbono particulado más elevados estuvieron asociados a la sedimentación de los florecimientos de diatomeas ( $353 \pm 52 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) que se presenta durante el periodo de circulación del lago (ENE-MAR) y posteriormente, al de cianobacterias ( $253 \pm 27 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) que se desarrolla durante la estratificación temprana (ABR-JUN). Los flujos de carbono total y carbono orgánico particulado fueron más elevados durante el primer ciclo anual (JUL 2007 a JUN 2008 =  $299 \pm 36 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) que durante el segundo (JUL 2008 a JUN 2009 =  $228 \pm 29 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Lo anterior fue un reflejo de la bienalidad encontrada en Alchichica con respecto a la producción de biomasa fitoplanctónica resultante de que en los años pares el florecimiento de diatomeas es más intenso y de mayor duración que en los años impares. La similitud de la dinámica temporal de los flujos de materia total particulada, carbono particulado y clorofila “a”, así como las correlaciones significativas ( $p < 0.0001$ ) entre los flujos indican que la composición del material total particulado es de origen biogénico, constituido en esencia por fitoplancton. Lo anterior se corroboró a través del análisis microscópico de los componentes del material particulado recolectado en las trampas de fondo, el cual mostró ser de origen autóctono –fitoplancton– e integrado mayoritariamente (70-95%) por diatomeas y sus frústulos vacíos.

## Introducción

En el ciclo del carbono, los productores primarios son los encargados de tomar el carbono inorgánico de la atmósfera ( $\text{CO}_2$ ) y convertirlo en orgánico (carbohidratos) (Libes, 1992). Posteriormente, los productores primarios son consumidos por heterótrofos, transfiriendo así una parte de este carbono al resto de la red trófica, mientras que otra parte es oxidada y eventualmente retorna a la atmósfera.

El carbono que no es oxidado en la zona eufótica –que es donde se fija– de los ecosistemas acuáticos, es transportado a capas más profundas. Este proceso involucra diversos mecanismos tales como su transferencia a través de heces fecales (“fecal pellets”) y agregados macroscópicos ( $> 500 \mu\text{m}$  conocido como nieve marina/lacustre), compuestos de restos de materia orgánica e inorgánica (Honjo, 1982; Billett *et al.*, 1983; Simon *et al.*, 2002). Asimismo, algunos organismos planctónicos que poseen cubiertas constituidas por aragonita y calcita como los cocolitofóridos, foraminíferos planctónicos y pterópodos, sedimentan con rapidez cuando el organismo muere (Honjo, 1997). De esta manera, el carbono orgánico quedará “secuestrado” en los sedimentos por un largo tiempo. Este transporte y/o secuestro de carbono orgánico particulado (COP) es llamado “bomba biológica”. La bomba biológica es el proceso por el cual el  $\text{CO}_2$  atmosférico es fijado a través de la fotosíntesis y posteriormente transportado (exportación) al interior del sistema acuático y como consecuencia, el carbono se almacenará (secuestro) temporal o permanente en el sedimento (Karl *et al.*, 2010). Actualmente las investigaciones enfocadas a explicar las variaciones en el  $\text{CO}_2$  atmosférico global lo relacionan con los flujos de carbono en los sistemas acuáticos (Honjo, 1997; Mercado, 2002).

El sistema de la bomba biológica puede ser dividido en cuatro componentes interrelacionados: producción, exportación, flujo hacia el fondo y sedimentación de la materia orgánica particulada (MOP) (Lutz *et al.*, 2007). Durante la producción, el fitoplancton incorpora carbono inorgánico y nutrientes disueltos como MOP, una parte

de esta MOP se recicla en las capas superficiales donde los nutrientes regenerados sirven para mantener la producción primaria (i.e., “producción reciclada”). La fracción restante de la MOP es exportada debajo de las capas superficiales y fluye hacia capas más profundas donde es consumida y regenerada por heterótrofos. Una fracción menor de MOP alcanza el fondo y es mineralizada manteniendo así la actividad biológica bentónica. Al circular el cuerpo acuático, estos nutrientes remineralizados son conducidos nuevamente a la zona eufótica y dan por resultado un incremento en la producción (i.e., “producción nueva”). El flujo que llega a capas profundas y no es remineralizado se sedimenta en el fondo (Eppley & Peterson, 1979; Lutz *et al.*, 2007). Así, la productividad primaria, el flujo de carbono de capas superficiales a profundas y el destino del carbono son componentes importantes dentro del ciclo del carbono (Honda *et al.*, 2002).

De acuerdo con Honjo (1997), para ambientes marinos se han podido ubicar “regiones biogeoquímicas” en donde la “bomba biológica” opera de diferente manera: los “océanos carbonatados” y los “océanos silíceos”. Los primeros presentan una predominancia de partículas carbonatadas en sedimentación sobre las silíceas, generando una mayor exportación de carbono inorgánico que orgánico. Por otro lado, en los océanos silíceos estas proporciones se invierten.

Aunque los océanos silíceos constituyen menos del 20% del océano mundial, presentan un flujo de carbono mayor que el de los carbonatados como consecuencia en la diferencia de los mecanismos de sus “bombas biológicas” (Honjo, 1997). La base de la productividad primaria en los océanos carbonatados son los cocolitofóridos, organismos con un exoesqueleto compuesto por placas (cocolitos) de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ). Cuando una molécula de  $\text{CaCO}_3$  se genera para la formación de las placas de estos organismos, una molécula de  $\text{CO}_2$  es liberada como parte de la reacción ( $\text{Ca}^{2+} + 2 \text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$ ), así no habrá flujo de carbono inorgánico que esté siendo

exportado (Libes, 1992; Honjo, 1997). Además, la secreción de  $\text{CaCO}_3$  para la formación de placas por parte de los organismos tiene como consecuencia una reducción en la alcalinidad del agua, por lo tanto las capas superiores no serán capaces de absorber  $\text{CO}_2$  atmosférico.

La eficiencia de la bomba biológica puede ser medida como la fracción de la productividad primaria que se exporta fuera de la zona fótica; la parte que llega al fondo está controlada por diversos procesos que, en ocasiones, se interrelacionan. Entre estos procesos se pueden citar la agregación y/o disgregación de compuestos orgánicos, la actividad microbiana, el “ramoneo” y la producción de heces fecales del zooplancton, así como la interacción entre los agregados y los minerales suspendidos conocidos como lastre –“ballasts”– (silicatos, carbonatos y polvo) (De La Rocha y Pasow, 2007). El lastre puede llegar a ser un constituyente principal (>50%) de las partículas en sedimentación (Honjo, 1980 en: Armstrong *et al.*, 2002).

Recientemente se ha propuesto que la temperatura superficial del mar puede ser el principal factor que determine la proporción de productividad primaria neta que se exporta de la superficie a capas más profundas (Lutz *et al.*, 2007). La hipótesis sugiere que la tasa de reciclamiento de la materia orgánica es influenciada por la temperatura superficial del océano. Específicamente, las bajas temperaturas limitan más la actividad de organismos descomponedores heterótrofos que la de autótrofos productores, esto es, a temperaturas más bajas una gran proporción de la producción primaria no es mineralizada y, por tanto, está disponible para su exportación.

La estimación de los flujos verticales de materia total particulada (MTP) incluido el carbono total particulado (CTP) se basa en la medición directa de las muestras que se recolectan a través del uso de trampas de sedimento (Bloesch y Uehlinger, 1986; Honjo, 1997).

Los componentes de la MTP se pueden clasificar a partir de criterios de talla o por su composición química (Lenz, 1977). La clasificación más comúnmente empleada es la que diferencia a la fracción orgánica (MOP) de la inorgánica (MIP) (Lenz, 1977; Margalef, 1983; Cole, 1994).

Se ha observado que la fracción que más contribuye a la MTP es la MOP (Simon *et al.* 2002); que en los lagos puede seguir varias rutas o caminos (Legendre, 1999): 1) su transferencia dentro de las redes alimenticias, 2) su exportación hacia el fondo o consumo por parte de herbívoros y eventualmente su exportación al fondo en forma de heces fecales y cadáveres y 3) el reciclamiento de MOP a través del circuito microbiano lo que pone los nutrientes a disposición en la zona eufótica.

Cerca de la mitad de la producción fitoplanctónica anual de ambientes marinos y epicontinentales se “pierde” por sedimentación (Bloesch y Uehlinger, 1990). La pérdida de COP está asociado a procesos de sedimentación, depredación y disolución, así como con procesos físicos (p.ej., circulación) que determinan la acumulación, disponibilidad y destino del COP (Einsele *et al.*, 2001).

El flujo del COP de capas superiores a más profundas es influenciada por las características de las partículas tales como su forma, densidad y tamaño (Peinert *et al.*, 1989; Callieri, 1997; Legendre 1999). Se ha sugerido (Smetacek, 1985; Lignell *et al.*, 1993) que la baja herbivoría y la elevada productividad primaria incrementan las velocidades de sedimentación en las comunidades planctónicas una vez que los nutrientes se encuentran en cantidades limitantes. La relación entre la superficie y el volumen decrece al aumentar el tamaño de la partícula; en consecuencia, las partículas más grandes sedimentan más rápido que las pequeñas con la misma composición, eliminando el alimento de la capa fótica y acelerando el consumo de oxígeno por parte de los descomponedores en las capas profundas, lo cual promueve la anoxia (Hill, 1998; Legendre, 1999, Devol y Hartnett, 2001). Este agotamiento de oxígeno en el fondo de los

lagos da por resultado la liberación de los nutrientes atrapados en el sedimento debido a las reacciones anaeróbicas que se llevan a cabo; si estos nutrientes se difunden hacia la capa eufótica se podrían desarrollar florecimientos algales (Carpenter *et al.*, 1999 En: Yoshimizu *et al.*, 2001).

Otro factor que influye en los flujos de COP es la hidrodinámica de cada lago debido a que la formación de la termoclina funciona como barrera física que retrasa la exportación de partículas al fondo (Stemmann *et al.*, 2002).

Asimismo, el zooplancton promueve el flujo vertical del COP (Bloesch y Bürgi, 1989; Andreassen *et al.*, 1996; Lavaniegos, 2007) principalmente a través de sus heces fecales, pero también al liberar huevos, mudas, cadáveres así como el detrito resultado de la degradación de estos productos. Sin embargo, también puede reducir los flujos de COP como se explica a continuación (Elser, 1995; Sarnelle, 1999). Si las excretas del zooplancton sedimentan a una velocidad mayor que el fitoplancton, el zooplancton promoverá el flujo vertical mientras que si la velocidad de sedimentación de éstas es menor, estarán más expuestas a la mineralización y degradación en el epilimnion reduciendo el flujo vertical de COP (Yoshimizu *et al.*, 2001).

El espectro de tallas del zooplancton determina el tamaño de partículas ingeridas; por ejemplo, los copépodos a pesar de su gran abundancia tienen un papel secundario en el flujo de COP ya que la mayor parte del carbono contenido en sus excretas y heces fecales se mineralizan en la columna de agua debido a que como son pequeñas y ligeras, tienen bajas tasas de sedimentación y son rápidamente colonizadas por bacterias (Frangoulis *et al.* 2005; Lavaniegos 2007).

La MTP puede tener un origen autóctono y/o alóctono. El primero se origina en el propio cuerpo de agua y puede estar constituido por restos de fitoplancton, restos de plantas acuáticas, restos de tejido animal, heces de animales, comunidades microbianas y los diversos componentes orgánicos secretados y excretados por la fauna (Wetzel, 1981;

Margalef, 1983; Cole, 1994). La MTP alóctona es aquella “importada” de la cuenca de captación, como por ejemplo restos de vegetación terrestre, ceniza volcánica y descargas de materia suspendida de industrias relacionadas con actividad antropogénica (Lenz, 1977; Cole, 1994).

Tanto la cantidad de MTP -en términos de carbono fitoplanctónico- como su calidad (i.e., digestibilidad o toxicidad) son importantes en el ciclo de carbono, lo cual a su vez afecta la estructura de la red trófica, así como la transferencia en cuanto a la eficiencia de la energía en los niveles tróficos más elevados (Hessen, 2006; Hessen *et al.*, 2003).

Entender los flujos de MOP y en particular del COP es de suma importancia para entender los ciclos biogeoquímicos en los sistemas acuáticos continentales. Del mismo modo, conocer la cantidad y calidad del COP es primordial para los organismos heterotróficos que se encuentran en la zona afótica (Smetacek *et al.* 1978).

## Antecedentes

Actualmente se llevan a cabo gran cantidad de estudios para evaluar los flujos de COP en el océano, abordándolos desde un punto de vista biogeoquímico y teniendo como objetivo principal el medir el flujo de carbono entre la atmósfera y el océano, cuantificar las tasas de conversión de carbono inorgánico a orgánico y finalmente la sedimentación que llega al piso oceánico (Takahashi *et al.*, 2000). Hasta hace poco tiempo se consideraba que el papel de las aguas continentales en el ciclo del carbono era de importancia menor. Sin embargo, Cole *et al.* (2007) mostraron que a pesar de su pequeña área en relación al océano, los ecosistemas acuáticos continentales pueden tener un efecto importante en los balances de carbono a escala regional.

Ahora bien, este tipo de estudios en ambientes acuáticos epicontinentales son escasos y los que existen se han desarrollado en latitudes templadas principalmente. Por ejemplo, Patten *et al.* (1966) midieron flujos de MTP en un intervalo de 3.5 a 240.1 mg cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para la parte baja del río York, en los Estados Unidos; los flujos se incrementan con la profundidad lo cual fue atribuido principalmente a la resuspensión del fondo. Callieri (1997) registra para MTP un intervalo de 250 a 2,900 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para el lago oligo-mesotrófico Maggiore, Italia, con un predominio de la fracción inorgánica (170-2,300 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) sobre la orgánica (35-390 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) como consecuencia de una mayor velocidad de sedimentación de la primera, dando como resultado una mayor abundancia de la fracción inorgánica en las trampas. Punning *et al.* (2003) mencionan para el lago mesotrófico Jussi, Estonia, un rango de MTP de 20 a 1,250 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>; asocian la variación temporal con las épocas de estratificación y mezcla, siendo mayor en ésta última.

En regiones tropicales, Pilskaln (2004) reporta una variación de flujos de MTP de 50 a 400 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para el lago meromictico Malawi, África. Presenta los valores máximos en la temporada seca y de fuertes vientos cuando se reportan los valores de

productividad fitoplanctónica más elevados. Mientras que para la temporada de lluvias y de vientos débiles, las variaciones fueron tres órdenes de magnitud menores a las de la temporada seca.

Para el caso del lago Alchichica, Alcocer *et al.* (2007) midieron la fracción orgánica de la masa particulada –seston– como una aproximación al COP. Sin embargo y a diferencia de lo esperado (i.e., mayores concentraciones de COP durante los florecimientos fitoplanctónicos de invierno y primavera), no encontraron un patrón temporal en la concentración de COP. Los autores atribuyeron esta discrepancia al hecho de que fuera el detrito de fuentes alóctonas y no el fitoplancton la fuente principal de COP para el lago. Sin embargo, la respuesta a este aparente dilema se reveló recientemente, cuando Oseguera *et al.* (2010) encontraron que la dinámica de la biomasa fitoplanctónica expresada como clorofila “a” (Clor-a) en Alchichica, explicaba las variaciones temporales y verticales de los flujos de seston, en donde los mayores flujos se asociaron a los florecimientos de fitoplancton. La metodología empleada por Alcocer *et al.* (2007) para la estimación de la fracción “inorgánica” del seston no permite distinguir entre la contribución del sílice biogénico (frústulos de diatomeas) del material litogénico. Los frústulos de diatomeas hacen la contribución más importante, mientras que la segunda, la fracción verdaderamente inorgánica, tiene un aporte menor.

Adame *et al.* (2008) encontraron que Alchichica, a pesar de ser un lago oligotrófico, está dominado por fitoplancton de talla grande ( $> 2 \mu\text{m}$ ). Lo anterior resulta de particular relevancia debido a que el fitoplancton de talla grande, como se mencionó anteriormente, será fundamentalmente exportado hacia el fondo en lugar de ser reciclado en la zona eufótica como sucede en la mayoría de los ecosistemas acuáticos oligotróficos donde lo “normal” es la predominancia del fitoplancton de talla pequeña (Adame *et al.*, 2008). Lo anterior hace suponer que en Alchichica se presentará flujos de carbono particulado mayores que en otros lagos de estado trófico similar.

### **Objetivo general**

El objetivo de la presente investigación fue cuantificar la dinámica tanto vertical como temporal de los flujos de carbono particulado en Alchichica, Puebla, un lago oligotrófico tropical.

### **Objetivos particulares**

-Cuantificar la dinámica vertical y temporal de los flujos del carbono total particulado, carbono orgánico particulado y carbono inorgánico particulado en el lago Alchichica.

-Cuantificar la dinámica vertical y temporal de los flujos asociados a la materia total particulada, biomasa fitoplanctónica medida como clorofila “a” y constituyentes principales de la materia particulada sedimentada en el lago Alchichica.

## Hipótesis

Si bien la presente investigación se planeó con un carácter fundamentalmente exploratorio, se plantearon las siguientes hipótesis.

H<sub>1</sub>: De acuerdo a lo encontrado en estudios previos (p.ej., Adame *et al.*, 2008) y como se mencionó anteriormente, Alchichica es un lago que a pesar de su condición oligotrófica presenta una predominancia de fitoplancton de talla grande, principalmente de diatomeas. Lo anterior hace esperar que los flujos de carbono particulado serán más elevados de lo encontrado para otros lagos de condiciones tróficas similares (oligotróficos) en donde predomina el fitoplancton de talla pequeña.

H<sub>2</sub>: Alchichica presenta dos florecimientos fitoplanctónicos anuales, uno de diatomeas y otro de cianobacterias (p.ej., Oliva *et al.*, 2001). Durante los florecimientos fitoplanctónicos es cuando se produce la mayor cantidad de biomasa fitoplanctónica y por ende, los flujos de carbono particulado más elevados estarán asociados a estos florecimientos.

H<sub>3</sub>: Las cianobacterias poseen vacuolas y otros mecanismos que aumentan su flotabilidad por lo cual son menos susceptibles a la sedimentación en comparación con las diatomeas. Con base en lo anterior, los flujos de carbono particulado asociados al florecimiento de diatomeas serán mayores que los de las cianobacterias las cuales tenderán a ser transportadas por el viento hacia la orilla en lugar de sedimentarse al fondo. Por lo anterior, la contribución relativa al flujo de carbono particulado de las cianobacterias será menor al de las diatomeas.

## Área de estudio

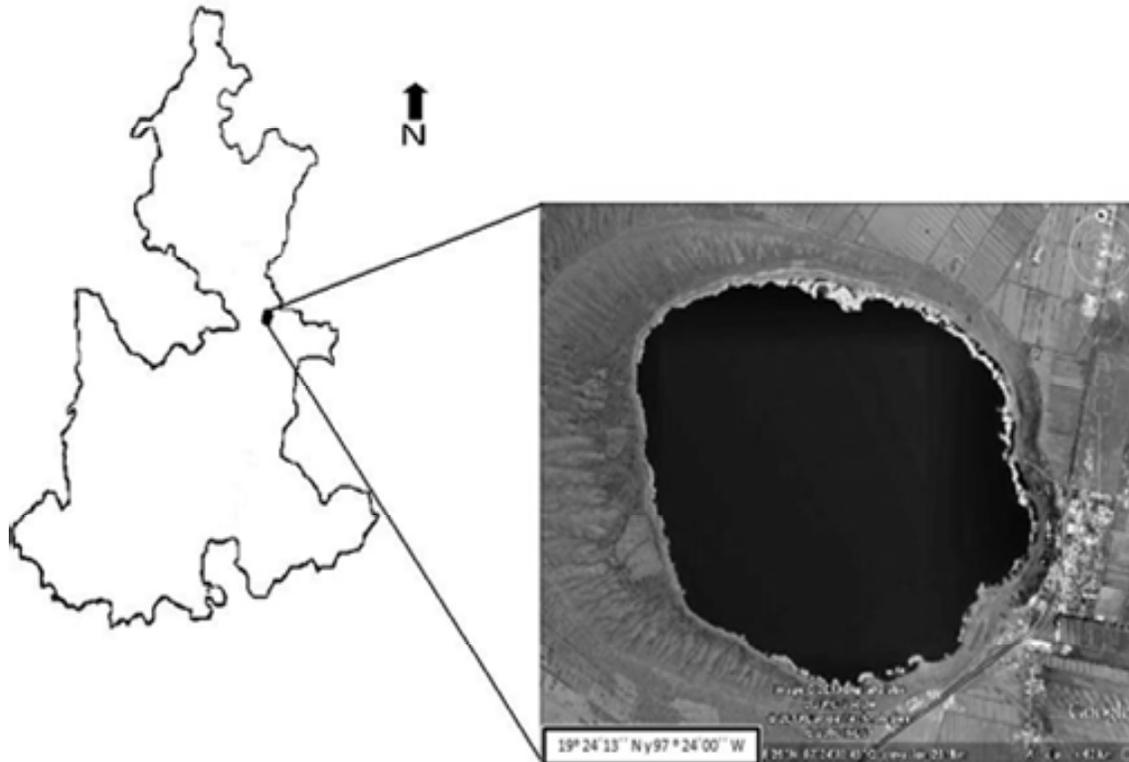
Alchichica (19°24'13" N y 97°24'00" W) es un lago cráter localizado en la cuenca Oriental al SE del Eje Neovolcánico Transversal Mexicano entre los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Su profundidad máxima es de 62 m y la profundidad media de 40.9 m (Filonov *et al.*, 2006), lo cual lo convierte en uno de los lagos naturales más profundos de México. Su formación data de hace aproximadamente un millón de años, en el Cuaternario, y se generó por una explosión freático-magmática (Gasca, 1981).

La forma de este lago es casi circular con un perímetro de 5.1 km, un diámetro de aproximadamente 1.7 km y un área de 2.3 km<sup>2</sup> (Filonov *et al.*, 2006). Alchichica posee un pH básico (8.9 a 9.1), aguas hiposalinas (promedio de 8.5 g l<sup>-1</sup>) con dominancia de sodio, magnesio, cloruros y bicarbonatos. Su aporte hídrico es básicamente por el manto freático y en menor medida por la precipitación pluvial directa (Vilaclara *et al.*, 1993).

Como consecuencia de su elevada altitud (2,300 m s.n.m.), el clima que presenta la zona es templado-seco. La característica climática “seca” es consecuencia de la sombra orográfica generada por la sierra madre Oriental. Presenta una temperatura ambiental media de 12.9°C (Alcocer *et al.*, 2000), una tasa de evaporación anual de 1,690 mm y un régimen de precipitación anual menor a 500 mm (Adame *et al.*, 2008). Se pueden reconocer dos épocas climáticas definidas, un verano cálido y lluvioso (14.5-15.4°C) y un invierno seco y frío (9.2-13°C) (Alcocer *et al.*, 2000).

Alchichica es un lago tropical monomíctico cálido; circula entre enero y marzo (ENE a MAR) aproximadamente y se estratifica el resto del año (Alcocer *et al.*, 2000). Su estado trófico es la oligotrofia; presenta dos florecimientos de fitoplancton, el primero de diatomeas durante la época de circulación invernal cuando se registran los valores más elevados de clorofila “a” (Clor-a) durante el año (Lugo *et al.*, 2000) y el segundo de la

cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia spumigena*, en la temporada de estratificación temprana (Oliva *et al.*, 2001).



**Figura 1.** Ubicación del lago Alchichica en el estado de Puebla

## Metodología

### ★Trabajo de campo

Se realizaron muestreos mensuales desde julio de 2007 hasta junio de 2009 colocando un anclaje ubicado aproximadamente en la parte central y más profunda del lago. El anclaje estuvo constituido por tres estaciones con cuatro trampas de sedimento cada una, ubicadas a diferente profundidad. Durante la estratificación, las estaciones se ubicaron en la base del epilimnion (SUP), justo por debajo del metalimnion (MED) y en la base del hipolimnion (FON), tres metros por arriba del fondo (i.e., 59 m). Durante la circulación las estaciones se colocaron equidistantes manteniendo la del fondo a la misma profundidad. Cada estación de trampas de sedimento estuvo constituida por 4 tubos de acrílico (D = 80/74 mm, L = 450 mm, V = 1.9 L) con una proporción L: D de 6, la cual garantizó que el material atrapado no se haya resuspendido (Callieri, 1997; Punning *et al.*, 2003; Weyhenmeyer, 1997).

Las trampas se llenaron con agua previamente filtrada (malla de 100  $\mu\text{m}$ ) de la profundidad donde se colocaron. Del agua filtrada de cada estación se midió la concentración de seston en cada una de las profundidades y se le restó al total del material capturado con la finalidad de obtener el total de materia particulada sedimentada (Callieri *et al.*, 1986).

Una vez recuperadas las trampas, se homogenizaron y filtraron a través de una malla de 100  $\mu\text{m}$  para eliminar al zooplancton grande (“swimmers”) y otros organismos (Karl, 1991; Lee *et al.*, 1988). Las muestras se mantuvieron en oscuridad y a una temperatura de 4°C en una hielera durante su transporte al laboratorio y fueron procesadas dentro de las siguientes 24 horas.

★Trabajo de laboratorio

-Materia Total Particulada

Los recipientes donde se transportaron las muestras fueron previamente lavados con detergente Extran al 2% y a continuación con HCl al 10% para eliminar toda la materia orgánica que pudiera haber quedado en éstas. Posteriormente, se enjuagaron tres veces con agua desionizada para eliminar el exceso de HCl (Karl, 1991; Lind, 1985). Los equipos de filtración (Millipore® de vidrio para filtros de 47 mm) tuvieron el mismo tratamiento.

La distinción práctica entre materia “particulada” y “disuelta” se basa en la apertura de poro de los filtros que se utilizan en los estudios y el tipo de análisis que se llevará a cabo (Karl *et al.*, 1991). Por definición, la materia particulada (MP) se compone de partículas con un diámetro igual o mayor a 0.2, 0.45, 0.7 ó 1.2  $\mu\text{m}$ , de acuerdo al autor, mientras que la materia disuelta (MD) es aquella materia que puede pasar por filtros con esa apertura de poro (Cole, 1994).

Para la evaluación de la MTP se emplearon filtros marca Whatman® tipo GF/F de 47 mm de diámetro (0.7  $\mu\text{m}$  de apertura nominal de poro) calcinados en una mufla marca Thermolyne® modelo 48000 durante 4 horas a una temperatura de 550°C para eliminar el carbono presente. Los filtros fueron pesados a temperatura ambiente con una balanza analítica marca Mettler Toledo® y almacenados en un desecador (Karl *et al.*, 1991).

Se realizaron filtraciones de tres réplicas por profundidad; la filtración se llevó a cabo con ayuda de una bomba de vacío, no excediendo las 0.3 atm de presión para evitar la pérdida del material. Se filtró un volumen variable de muestra dependiendo de la concentración de MTP observado tanto en campo como en laboratorio (200 mL SUP y 100 mL MED y FON)

Posteriormente, los filtros con las muestras retenidas se secaron en un horno Lab-Line Instruments® modelo 3512 a una temperatura de 60°C por 48 hrs. A continuación, los filtros secos se pesaron en la misma balanza analítica.

Para calcular el flujo de MTP (FMTP) se utilizó la siguiente ecuación (Karl *et al.*, 1991):

Ecuación 1

$$FMTP = \frac{[(PF_a - PF_f) - \text{Blanco}] V_t}{V_f A_t T}$$

Donde:

PF<sub>a</sub> = Peso del filtro después del filtrado de la muestra.

PF<sub>f</sub> = Peso del filtro antes del filtrado de la muestra.

V<sub>t</sub> = Volumen de la trampa.

V<sub>f</sub> = Volumen filtrado.

A<sub>t</sub> = Área de la boca de la trampa.

T = Días de exposición de las trampas.

-Carbono Total Particulado

Se filtraron tres réplicas (10-20 mL) con ayuda de un equipo de filtración marca Millipore® a través de filtros Whatman tipo GF/F de 13 mm de diámetro (0.7 µm de apertura nominal de poro) previamente calcinados en una mufla a 550°C para eliminar todo el carbono que pudiera estar presente. Los filtros con la muestra retenida se secaron en el horno a una temperatura de 60°C por cuatro días. Posteriormente fueron analizados con la ayuda de un analizador elemental marca Carblo Erba® modelo NC2100 en el Center for Marine Sciences de la University of North Carolina Wilmington.

#### -Carbono Orgánico Particulado y Carbono Inorgánico Particulado

Se filtraron tres réplicas (10-20 mL) de manera similar al procedimiento realizado para el CTP. Para la obtención de carbono orgánico, se acidificaron las muestras con HCl al 10% para eliminar la fracción inorgánica de carbono. Después de esto se secaron en el horno a 60°C durante cuatro días y se analizaron en el mismo equipo mencionado. La fracción inorgánica (CIP) se obtuvo de la diferencia entre el CTP y COP.

#### -Clorofila “a”

Para determinar la concentración de Clor-a sedimentada se filtraron tres submuestras para cada profundidad. Se filtró 5 ml de muestra a través de filtros Whatman tipo GF/F de 13 mm de diámetro (0.7  $\mu\text{m}$  de apertura nominal de poro). Todos los filtros se almacenaron en seco dentro de un frasco con sílica-gel y se mantuvieron en congelación y oscuridad hasta su posterior análisis.

Para determinar la concentración de Clor-a se adicionaron a la muestra 5ml de acetona al 90% como solvente de extracción, debido a la eficiencia que se ha observado en estudios previos (Arar y Collins, 1997). En forma adicional a la acetona, se facilitó la extracción de la clorofila con la ayuda de un macerador de tejidos el cual rompe mecánicamente las células. Una vez terminado el proceso de maceración, se enjuagó el macerador con 5 ml más de acetona al 90%. Las muestras maceradas y con acetona se colocaron en tubos de centrifuga de 15 ml previamente etiquetados y cubiertos con cinta de aislar negra, los cuales se mantuvieron por 20 horas en refrigeración a 4°C y en oscuridad para llevar a cabo la extracción del pigmento.

Posteriormente, las muestras se centrifugaron a 17,000 r.p.m. durante 15 minutos y previo al análisis, se dejaron en reposo hasta alcanzar la temperatura ambiente. Se decantó el sobrenadante y se tomó la lectura de la fluorescencia de éste último con ayuda de un fluorómetro Turner Designs® modelo 10-AU, previamente calibrado (Arar y

Collins, 1997). Algunas muestras tuvieron que ser diluidas con acetona para poder leerlas dentro del intervalo de detección bajo (mayor sensibilidad). Las lecturas se transformaron a  $\mu\text{g Clor-a l}^{-1}$  utilizando el algoritmo de la Ecuación 2, que se indica en el Método 445.0 de la EPA (US Environmental Protection Agency) (Arar y Collins, 1997).

Ecuación 2

$$C_{s, u} = \frac{C_{E, u} (\text{Volumen extraído}) (l) (FD)}{\text{Volumen muestreado} (l)}$$

Donde:

$C_{s, u}$  = concentración de Clor-a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )

$C_{E, u}$  = concentración de Clor-a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) no corregida en la solución extraída y analizada

Volumen extraído = volumen (l) de la extracción preparado antes de ser diluida,

FD = factor de dilución

Volumen muestreado = volumen (l) de toda la muestra de agua.

-Identificación de los componentes de la materia total particulada

La muestra de la cuarta trampa se fijó en dos botellas (600 ml cada una) una con acetato de Lugol y la otra con formol al 10% con la finalidad de identificar los componentes del material sedimentando en las trampas. Las observaciones se realizaron con ayuda de un microscopio óptico invertido marca LEICA® modelo DM IRB utilizando la técnica de Utermöhl a distintos aumentos (20x y 40x).

## Resultados

### -Flujos de carbono total particulado (CTP), carbono orgánico particulado (COP) y carbono inorgánico particulado (CIP)

La variación de los flujos de carbono total particulado (FCTP) fue de 76 a 635 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> con un promedio de 299 ± 36 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para el primer año (JUL-07 a JUN-08) y de 228 ± 29 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para el segundo ciclo anual (JUL-08 a JUN-09). El primer año presentó flujos significativamente mayores al segundo ( $p < 0.05$ ) (Tabla 1).

Los flujos de carbono orgánico particulado (FCOP) presentaron rangos de 57 a 621 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. De igual manera que con los FCTP, los FCOP del primer año (JUL-07 a JUN-08) fueron significativamente mayores ( $p < 0.05$ ) respecto a los del segundo (JUL-08 a JUN-09), con un promedio de 267 ± 24 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> y 199 ± 21 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, respectivamente (Tabla 1).

El flujo anual de carbono inorgánico particulado (FCIP) varió de 0 a 102 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para los dos años con un promedio de 33 ± 20 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para el primer año (JUL-07 a JUN-08) y de 33 ± 20 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para el segundo ciclo anual (JUL-08 A JUN-09) (Tabla 1). Los FCIP no presentaron diferencia significativa ( $p > 0.05$ ) entre los ciclos anuales.

La dinámica temporal de los flujos de CTP, COP y MTP fue similar por lo que a continuación se hará una descripción común a los tres. La dinámica de los FCIP se hará por separado.

	JUL-07 a JUN-08 (mg m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	JUL-08 a JUN-09 (mg m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	<i>p</i>
<b>FCTP</b>			
SUP	291 ± 41	163 ± 25	<0.0001
MED	275 ± 32	229 ± 34	0.006
FON	332 ± 34	291 ± 30	0.002
<b>FCOP</b>			
SUP	259 ± 25	136 ± 22	<0.05
MED	241 ± 25	193 ± 19	0.002
FON	302 ± 21	269 ± 22	0.005
<b>FCIP</b>			
SUP	33 ± 24	29 ± 15	>0.05
MED	35 ± 21	40 ± 23	>0.05
FON	32 ± 17	29 ± 22	>0.05
<b>FMTP</b>			
SUP	1, 244 ± 198	929 ± 137	0.012
MED	1, 329 ± 188	1, 114 ± 193	0.024
FON	1, 953 ± 189	1, 578 ± 172	0.008
<b>FClor-a</b>			
SUP	2.27 ± 0.69	1.18 ± 0.23	0.002
MED	3.51 ± 0.36	1.94 ± 0.29	<0.0001
FON	3.76 ± 0.46	2.54 ± 0.32	0.002

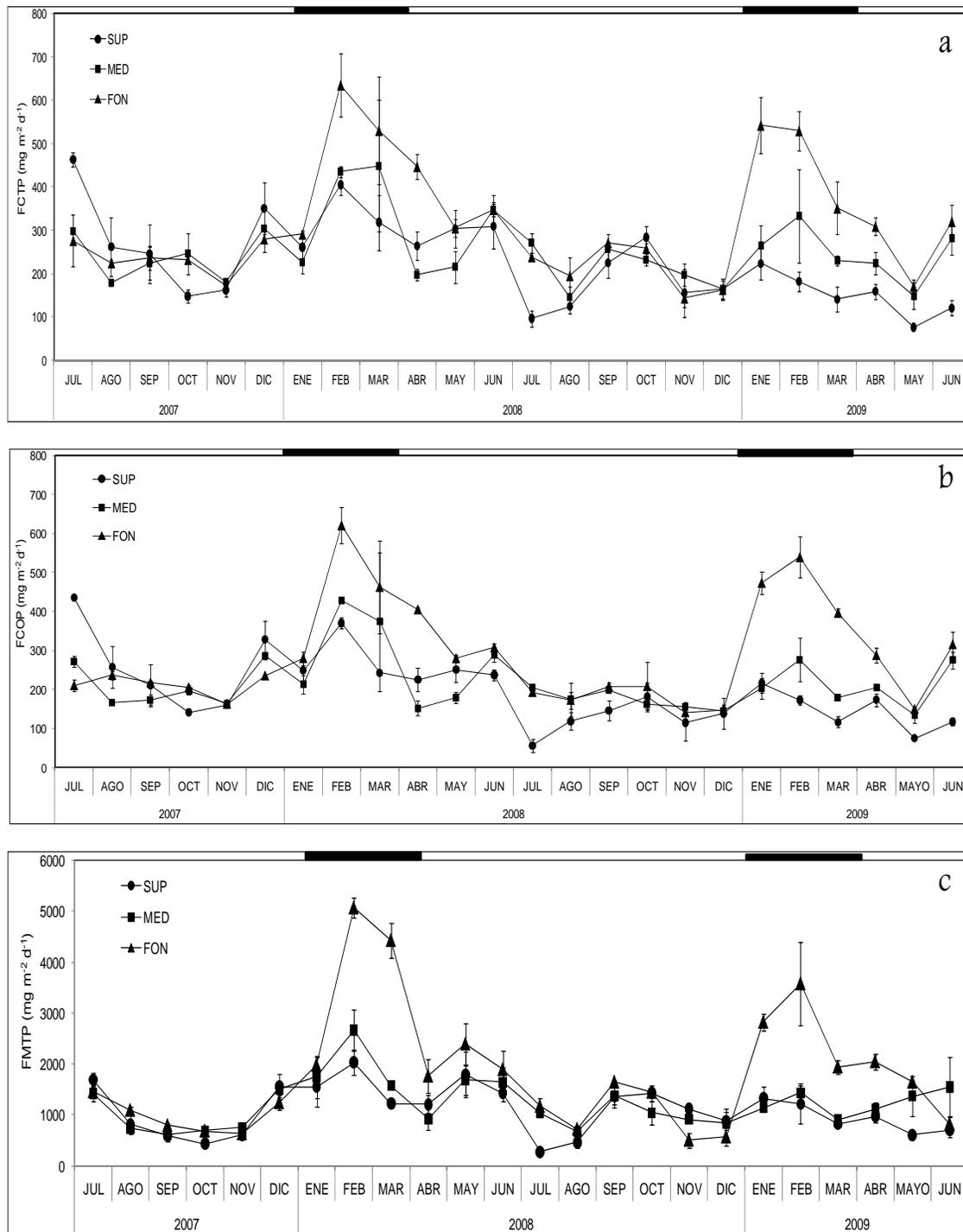
**Tabla 1.** Promedio ± D.E. (mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) de los flujos anuales de carbono total particulado (FCTP), carbono orgánico particulado (FCOP), carbono inorgánico particulado (FCIP), materia total particulada (FMTP) y clorofila “a” (FClor-a) en las trampas de superficie (SUP), media agua (MED) y fondo (FON). Análisis de prueba de *t* de los diferentes flujos en la columna de agua y entre ambos años. Los valores de *p* en negritas indican diferencia significativa (*p* < 0.05).

La magnitud de los flujos respondieron a las dos grandes épocas de la hidrodinámica del lago: la circulación que se lleva a cabo de ENE a MAR y la estratificación presente durante el resto del ciclo anual. La temporada de estratificación se dividió en temprana (ABR a JUN), bien establecida (JUL a SEP) y tardía (OCT a DIC). Los valores más elevados de los flujos de MTP, CTP y COP se presentaron en el período de mezcla (Tabla 2 y Fig. 2).

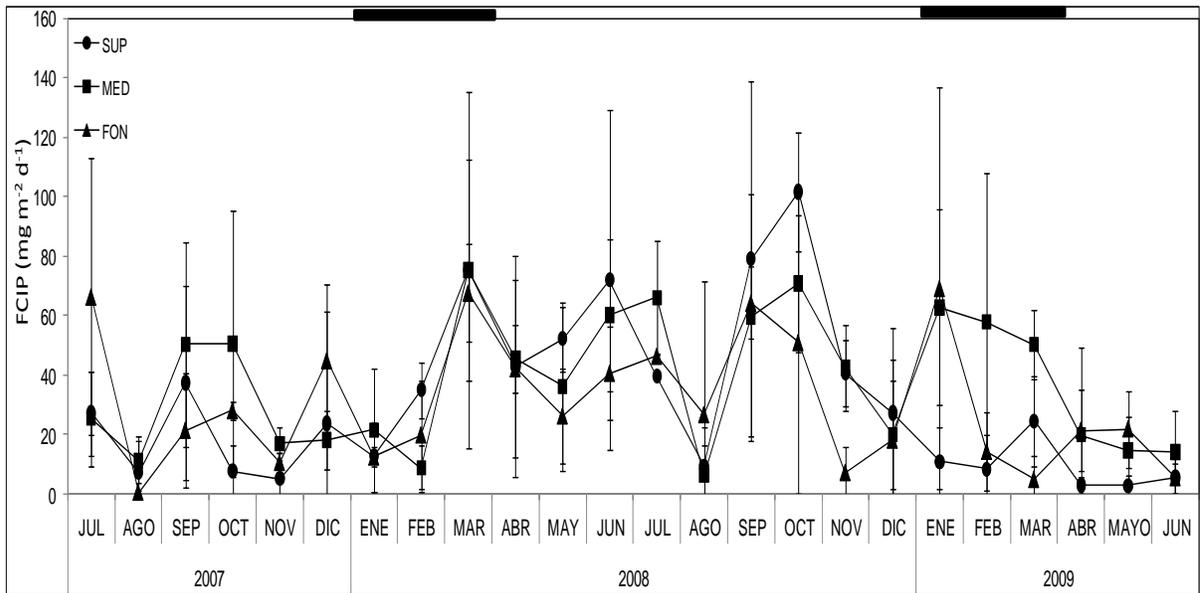
Gráficamente se observaron cuatro picos principales durante los dos ciclos anuales y para las tres profundidades (Fig. 2). Los dos picos mayores se presentaron durante las épocas de circulación (ENE a MAR) y los dos picos menores durante la estratificación temprana (MAY a JUN) de ambos años. A diferencia de lo anterior, no se reconoció ningún patrón temporal para los FCIP (Fig. 3).

	Estratificación 2007		Mezcla 2008		Estratificación 2008		Mezcla 2009	Estratificación 2009	Promedio Global
	Nivel Establicida	Tanja	Mezcla 2008	Temporana	Nivel Establicida	Tanja	2009	Temporana	
FCTP ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	268 ± 33	251 ± 22	395 ± 57	304 ± 31	208 ± 23	196 ± 25	311 ± 47	201 ± 23	264 ± 32
FCOP ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	242 ± 19	209 ± 11	360 ± 48	258 ± 17	163 ± 18	155 ± 26	286 ± 25	193 ± 15	233 ± 22
FMTP ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	1,025 ± 111	899 ± 100	2,476 ± 238	1,635 ± 238	968 ± 101	971 ± 142	1,687 ± 233	1202 ± 193	1,338 ± 179
FClor-a ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	2.78 ± 0.39	2.18 ± 0.48	6.99 ± 1.04	0.75 ± 0.11	1.07 ± 0.17	1.72 ± 0.20	3.01 ± 0.51	1.75 ± 0.24	2.53 ± 0.39

**Tabla 2.** Promedio ± D.E. ( $\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) de los flujos de carbono total particulado (FCTP) y carbono orgánico particulado (FCOP), materia total particulada (FMTP) y clorofila “a” (FClor-a) en la temporada de mezcla y estratificación en el lago Alchichica



**Figura 2.** Flujos de (a) Carbono Total Particulado (FCTP), (b) Carbono Orgánico Particulado (FCOP) y (c) Materia Total Particulada (FMTP) en el lago Alchichica durante 2007-2009. Las barras negras en la parte superior indican la temporada de circulación del lago y las blancas las de estratificación.



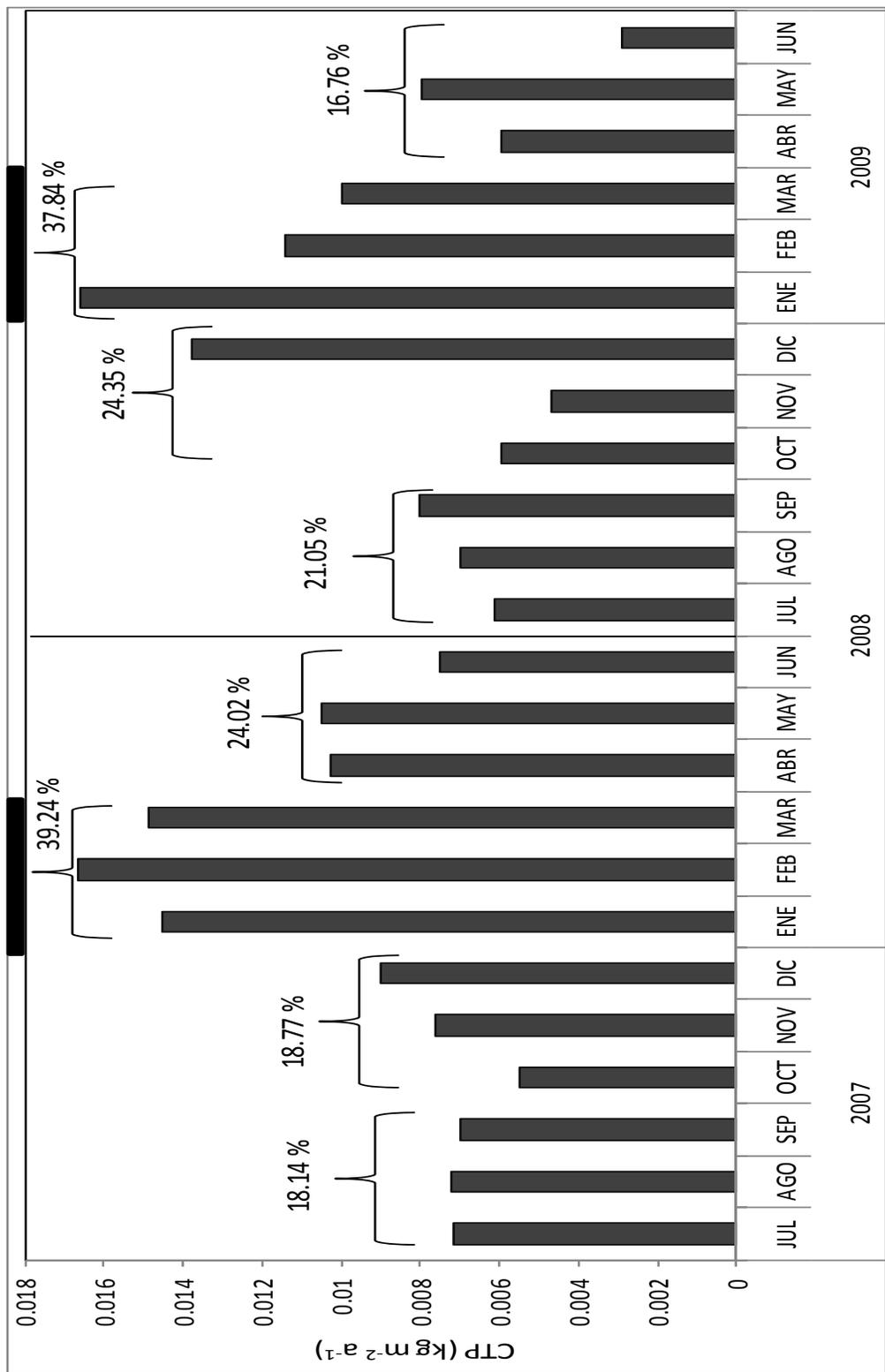
**Figura 3.** Flujos de Carbono Inorgánico Particulado (FCIP) en el lago Alchichica. Las barras negras superiores indican la temporada de circulación del lago y las blancas las de estratificación.

El flujo de las trampas de FON refleja la cantidad de carbono particulado que es exportada hacia los sedimentos y que potencialmente puede ser secuestrado en éstos. La cantidad de carbono que fue exportado al fondo varió a lo largo del ciclo anual y entre los dos ciclos anuales de muestreo (Fig. 4). El CTP que se exportó al fondo durante el primero año fue significativamente mayor ( $0.22 \pm 0.002 \text{ kg m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) al del segundo ( $0.19 \pm 0.002 \text{ kg m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) ( $p < 0.0001$ ).

Para el primer año (JUL-07 a JUN-08), durante la temporada de mezcla se exportó el 39% del total anual de CTP al fondo, 24% en la estratificación temprana, mientras que para la estratificación bien establecida y tardía se exportó el 18% y el 19%, respectivamente (Fig. 4). Para el segundo año (JUL-08 a JUN-09) se exportó al fondo el 38% de CTP durante la temporada de mezcla, mientras que para la estratificación temprana, bien establecida y tardía se exportaron el 17%, 21% y 24%, respectivamente. El elevado porcentaje de exportación durante la breve temporada de circulación (3 meses) respecto al resto del año (9 meses), es consecuencia de la sedimentación masiva del florecimiento de diatomeas que se desarrolla en esta época del año.

#### **-Flujos de materia total particulada (MTP)**

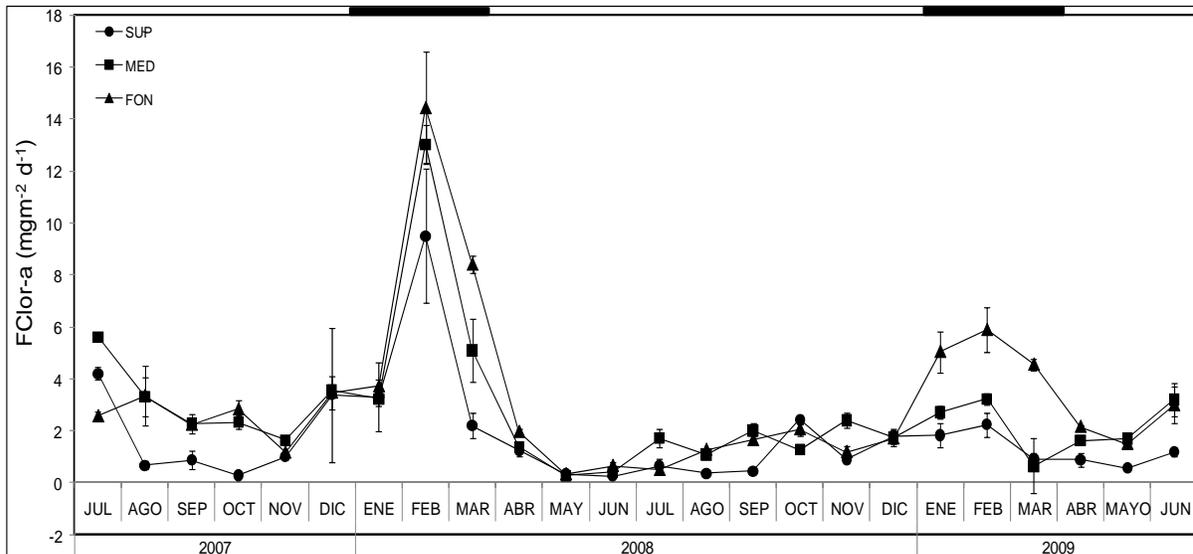
Los FMTP variaron de 274 a 5,071  $\text{mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Los FMTP del primer año (JUL-07 a JUN-08) fueron significativamente mayores ( $p < 0.05$ ) respecto a los del segundo (JUL-08 a JUN-09) (Tabla 1) con un promedio de  $1,509 \pm 192 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  para el primer año y de  $1,207 \pm 167 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  para el segundo.



**Figura 4.** Flujo de Carbono Total Particulado (CTP) ( $\text{kg m}^{-2} \text{a}^{-1}$ ) en el lago Alchichica. Las barras negras superiores indican las temporadas de circulación del lago y las blancas las de estratificación. La línea vertical separa los dos ciclos anuales.

### -Flujos de clorofila "a" (FClor-a)

Los FClor-a variaron de 0.26 a 14.45 mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. El primer año (JUL-07 a JUN-08) fue significativamente mayor ( $p < 0.05$ ) al segundo (JUL-08 a JUN-09) con un promedio de  $3.18 \pm 0.50$  mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> y  $1.89 \pm 0.28$  mg m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, respectivamente (Tabla 1). La dinámica de los FClor-a corresponde con los FCTP, FCOP y FMTP presentándose los valores más elevados durante la temporada de mezcla (Tabla 2, Fig. 5).



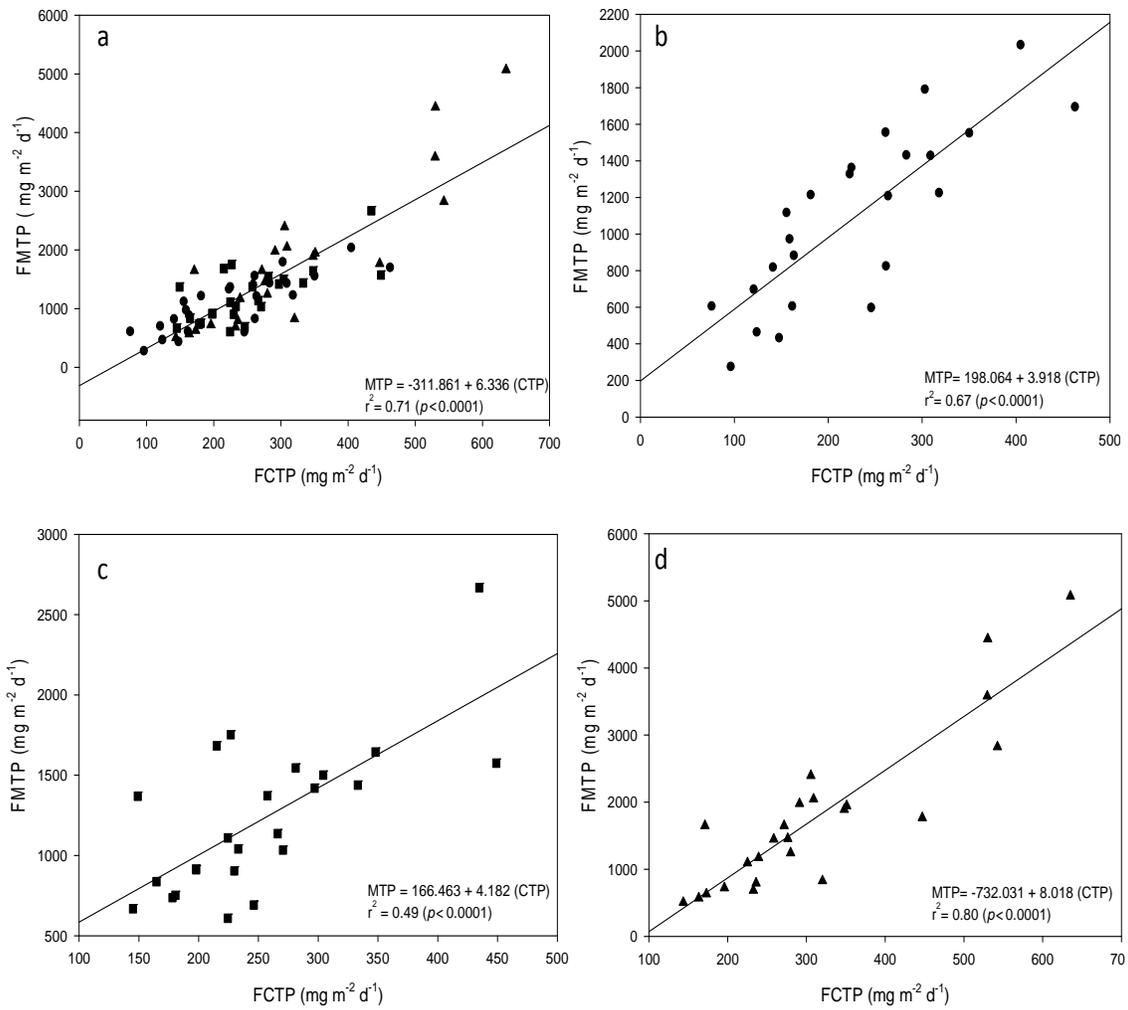
**Figura 5.** Flujos de clorofila "a" (FClor-a) en el lago Alchichica. Las barras negras superiores indican los periodos de circulación del lago y las blancas los de estratificación.

### -Relación entre flujos

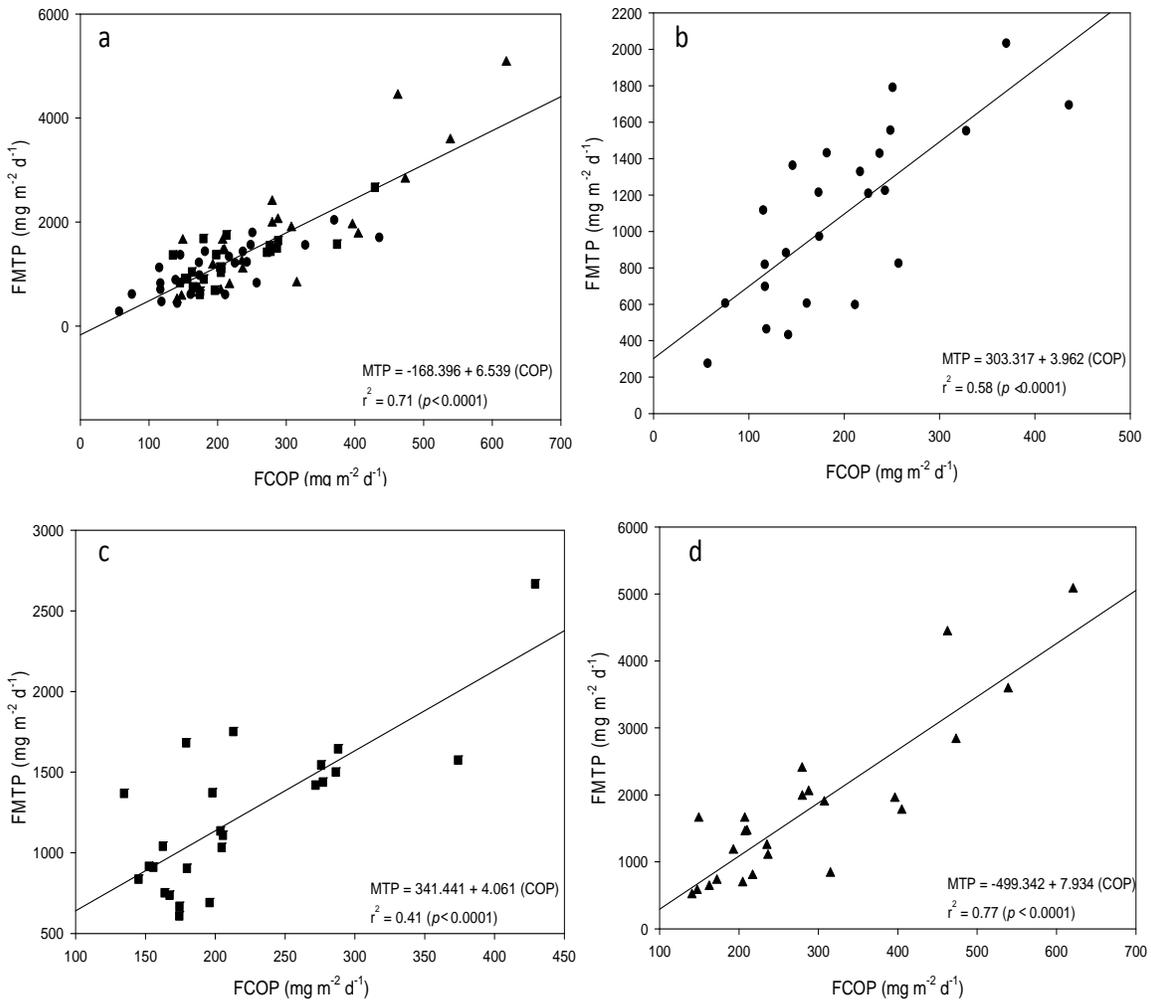
Los flujos mensuales de MTP, CTP, COP y Clor-a presentaron regresiones lineares significativas entre ellos. Las regresiones lineares fueron mayores en las trampas de FON con respecto a las de SUP y MED entre los diferentes flujos (Tabla 3 y Figs. 6, 7, 8 y 9).

	$r^2$	$p$
<b>FMTP/FCTP</b>	0.71	<0.0001
SUP	0.67	<0.0001
MED	0.49	<0.0001
FON	0.80	<0.0001
<b>FMTP/FCOP</b>	0.71	<0.0001
SUP	0.58	<0.0001
MED	0.60	<0.0001
FON	0.77	<0.0001
<b>FMTP/FClor~a</b>	0.52	<0.0001
SUP	0.39	<0.0001
MED	0.44	<0.0001
FON	0.66	<0.0001
<b>FCOP/FClor~a</b>	0.57	<0.0001
SUP	0.44	<0.0001
MED	0.59	<0.0001
FON	0.65	<0.0001

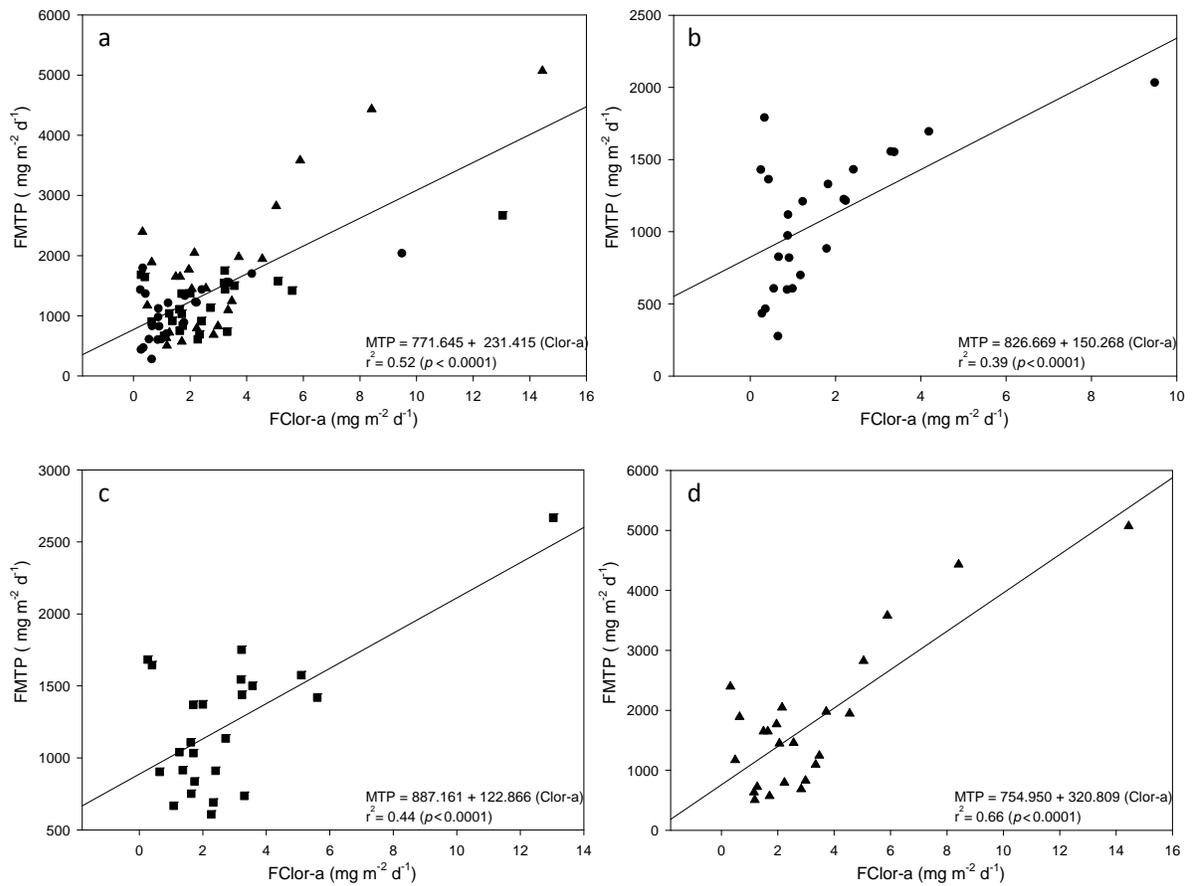
**Tabla 3.** Análisis de regresión lineal de la columna de agua y en la vertical entre los diferentes flujos medidos en el lago Alchichica. FCTP = flujo de carbono total particulado, FCOP = flujo de carbono orgánico particulado, FMTP = flujo de materia total particulada, FClor-a = flujo de clorofila “a”, SUP = superficie, MED = media agua y FON = fondo.



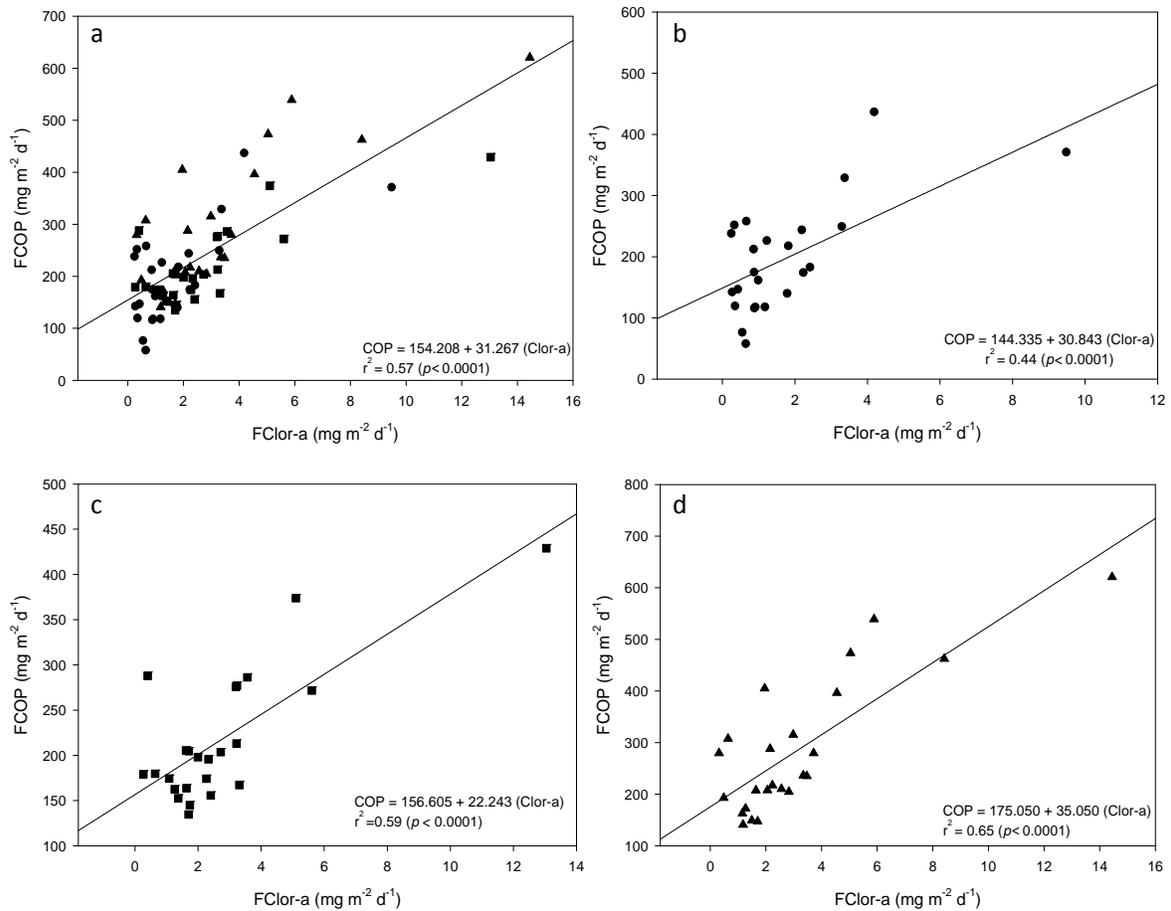
**Figura 6.** Regresiones lineares entre los flujos de MTP y CTP. a) para las tres profundidades (● = SUP, ■ = MED y ▼ = FON), b) profundidad SUP, c) profundidad MED y d) profundidad FON.



**Figura 7.** Regresiones lineares entre los flujos de MTP y COP. a) para las tres profundidades (● = SUP, ■ = MED y ▼ = FON), b) profundidad SUP, c) profundidad MED y d) profundidad FON.



**Figura 8.** Regresiones lineares entre los flujos de Clor-a y MTP. a) para las tres profundidades (● = SUP, ■ = MED y ▼ = FON), b) profundidad SUP, c) profundidad MED y d) profundidad FON.



**Figura 9.** Regresiones lineales entre los flujos de Clor-a y COP. a) para las tres profundidades (● = SUP, ■ = MED y ▼ = FON), b) profundidad SUP, c) profundidad MED y d) profundidad FON.

### **-Identificación de los constituyentes de la MTP**

Con el fin de reconocer los constituyentes del material particulado que alcanza el fondo del lago Alchichica, se observaron al microscopio el contenido de las trampas de FON a lo largo de los dos ciclos anuales (Fig. 10).

La composición entre ambos años fue similar. Durante las temporadas de mezcla (enero-marzo) la contribución de las diatomeas y sus frústulos fue mayor al 60% (Fig. 10). En la estratificación temprana (abril-junio) y tardía (octubre-diciembre) la dominancia fue más diversa con dominancia de diatomeas y sus frústulos (> 50%) seguidos de material alóctono ( $\approx$  20%) y materia orgánica no identificada (M.O.N.I.) ( $\approx$  30%). El material alóctono estuvo integrado por filamentos vegetales probablemente procedentes de la vegetación litoral, polen de pino y restos de cristales (< 5%) (Anexo 1).

Finalmente, en la estratificación bien establecida (julio-septiembre) dominaron los frústulos de diatomeas y material de origen alóctono. Asimismo, se registró la presencia de la cianobacteria *N. spumigena* posterior a su florecimiento. Como se esperaba, el bajo porcentaje aportado por *N. spumigena* (0-30%) en los meses en que estuvo presente, es seguramente consecuencia de su gran flotabilidad (i.e., presencia de aerotopos) por lo cual, en vez de sedimentarse, son más bien transportadas masivamente por el viento hacia las orillas.

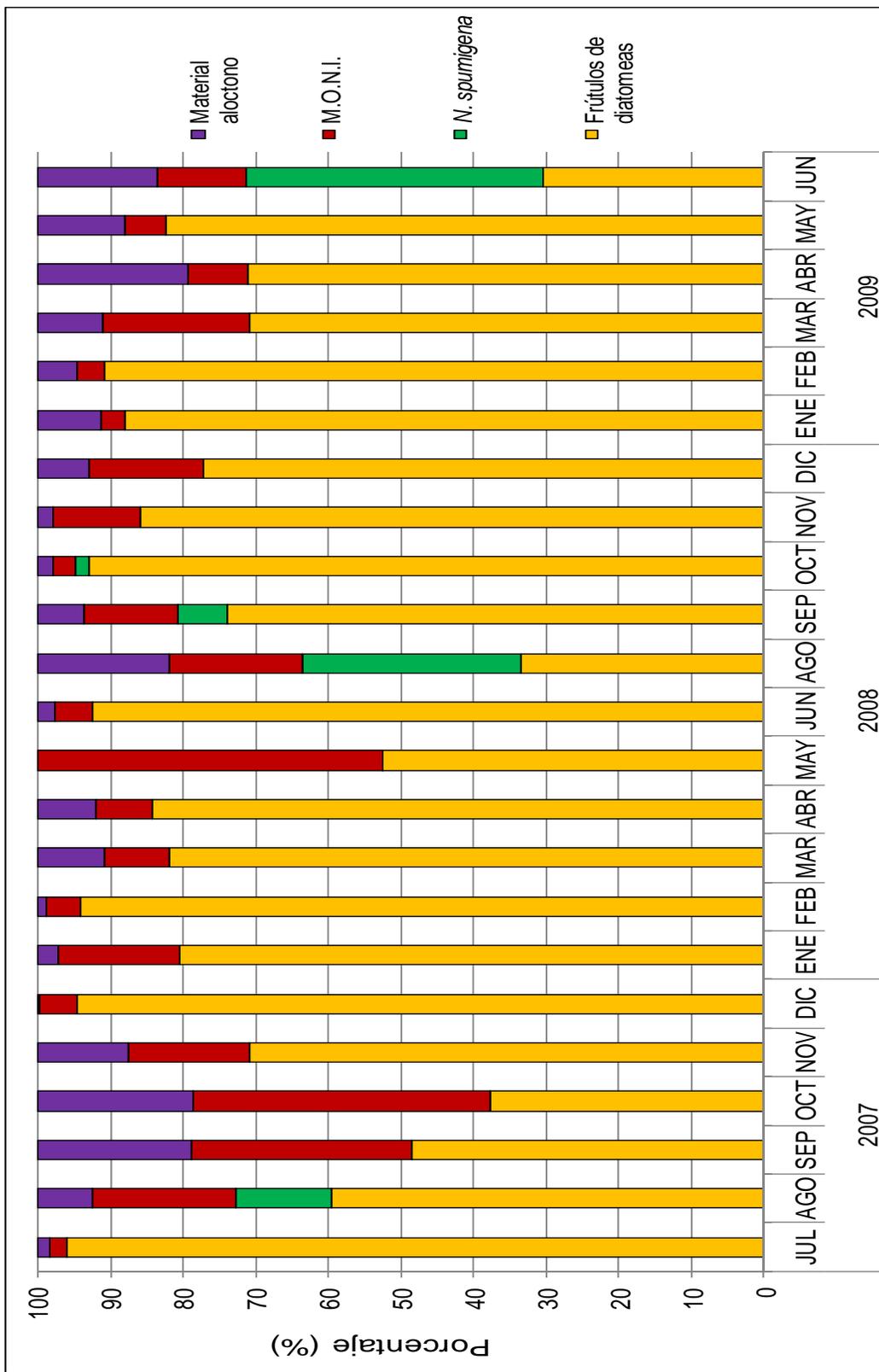


Figura 10. Composición del material particulado recolectado en las trampas de fondo (FON) expresado en porcentaje relativo.

## Discusión

Los flujos de CTP, COP así como de MTP calculados para el lago Alchichica son mayores a los reportados para otros lagos de igual o incluso mayor nivel trófico (Tablas 4, 5 y 6). Para demostrar la importancia de la talla del fitoplancton en la magnitud de los flujos de COP a continuación se hará una comparación entre los lagos Alchichica y Mergozzo. Esta comparación natural permite demostrar que la talla del fitoplancton resulta de gran relevancia para las tasas de exportación de COP.

Ambos lagos son oligotróficos y de dimensiones similares (Mergozzo:  $Z_{MAX}= 73$  m y área =  $1.82$  km<sup>2</sup>; Alchichica:  $Z_{MAX}= 62$  m y área =  $2.3$  km<sup>2</sup>), pero difieren en la talla del fitoplancton dominante, la pequeña ( $< 2$   $\mu$ m) en Mergozzo y la grande en Alchichica ( $> 2$   $\mu$ m). Los FCOP máximos medidos en Mergozzo son aproximadamente la mitad de los de Alchichica (Fig. 11). Incluso Callieri *et al.* (1991) explican estos valores que consideran “elevados” como el resultado de que el fitoplancton forma agregados ( $> 10$   $\mu$ m) lo cual incrementa la tasa de exportación de COP.

Con base en los flujos evaluados en Alchichica, se acepta la primera hipótesis, donde se planteaba que como consecuencia de la predominancia de fitoplancton de talla grande en el lago, los flujos de carbono particulado serían mayores a los encontrados en otros lagos de nivel trófico similar (oligotrófico) en donde predomina el fitoplancton de talla pequeña. Este hallazgo pone de manifiesto la relevancia de considerar la talla del fitoplancton dominante cuando se trata de evaluar el papel de los cuerpos acuáticos epicontinentales y probablemente marinos como sumideros de carbono.

Por otro lado, los flujos de CTP, COP y MTP mostraron una dinámica temporal vinculada al desarrollo de los florecimientos fitoplanctónicos que se presentan regularmente en Alchichica, los cuales son regulados a su vez por la hidrodinámica (i.e.,

monomixis cálida) del lago. Los flujos más elevados se encontraron durante la temporada de mezcla y estuvieron asociados al florecimiento de diatomeas (Tabla 2, Fig. 2). Adicionalmente, a lo largo de la estratificación bien establecida (JUL-SEP 07 y 08) también se registraron incrementos –aunque de menor magnitud que los anteriores- en los flujos de CTP, COP y MTP (Tabla 2, Fig. 2). En este caso, los picos estuvieron asociados a los florecimientos de la cianobacteria *N. spumigena*.

La dinámica temporal de los flujos en el lago Alchichica es similar a la reportada para el lago monomítico Kinneret (Yacobi y Ostrovsky, 2008) el cual presentó los valores más elevados en la temporada de mezcla (Diciembre-Febrero) reflejando el florecimiento invernal de diatomeas el cual es dominado por *Aulecoseira granulata*.

Diversos autores (p.ej., Viner-Mozzini *et al.*, 2003) asocian el incremento en los flujos de MTP a los florecimientos de fitoplancton de tamaño grande. Sin embargo y en contraparte, otros autores (p.ej., Wassmann, 1983; Eckert *et al.*, 2003) lo atribuyen a la resuspensión de sedimento generada en el fondo en la temporada de mezcla.

En la circulación del lago Alchichica los nutrientes almacenados en el hipolimnion durante la estratificación previa se liberan a la columna de agua promoviendo así el florecimiento de diatomeas, compuesto principalmente de *Cyclotella alchichicana*. Durante el establecimiento de la estratificación (estratificación temprana) aumentan la estabilidad del lago, la temperatura del agua y la insolación y disminuyen los nutrientes particularmente el nitrógeno, conjunto de condiciones que favorecen el florecimiento de las cianobacterias, en especial las fijadoras de nitrógeno (Horne y Galat, 1985) que en este caso están representadas por *Nodularia spumigena*.

Adicionalmente, la elevada profundidad del lago (profundidad media de 40.9 m), lo escarpado de su morfometría, su tamaño reducido (diámetro de 1.8 km), así como la ausencia de afluentes hace difícil que se presente resuspensión del sedimento profundo, lo

que limita la posibilidad de que el incremento de los FMTP sean causados por resuspensión de sedimentos. Observaciones al microscopio del MTP confirmaron la presencia predominante de fitoplancton y la prácticamente ausencia (< 1%) de material litogénico.

Con base en lo anterior, se acepta la segunda hipótesis en la cual se planteaba que los flujos de carbono particulado más elevados estarían asociados a los florecimientos de diatomeas y de cianobacterias. Estos hallazgos confirman la relevancia de los florecimientos fitoplanctónicos, particularmente los de diatomeas, como los eventos principales que promueven la exportación de carbono en los cuerpos acuáticos epicontinentales.

Es importante hacer notar que los flujos de CTP COP y MTP fueron mayores durante el primer ciclo anual (07-08) con respecto al segundo (08-09). De acuerdo con Adame *et al.* (2008), Alchichica presenta un ciclo bienal en la concentración de la biomasa fitoplanctónica (expresada como clorofila "a"). Esta bienalidad es particularmente evidente en el florecimiento de diatomeas. La dinámica de los flujos de biomasa fitoplanctónica expresada como Clor-a (Tabla 2, Fig. 4) muestra claramente la diferencia de la intensidad de los flujos derivados de los florecimientos de diatomeas. Los años pares presentan un florecimiento de diatomeas más intenso y largo, en comparación con florecimientos menos intensos y de menor duración en los años impares. Los mismos autores indican que esta bienalidad muy probablemente es consecuencia de las concentraciones de silicatos acumulados en el hipolimnion durante la estratificación tardía del año previo a la temporada de mezcla (mayores previo a los años pares y menores previo a los años impares). La concentración de sílice -así como la relación N:Si-disponible durante el periodo de circulación parecen regular la intensidad y duración del

floreCIMIENTO de diatomeas, lo que explica los flujos mayores durante la circulación de 2008 y los menores durante la circulación de 2009.

A diferencia de los flujos asociados a los florecimientos de diatomeas (ENE a MAR) en donde los valores más elevados se determinaron en las trampas de FON, los flujos asociados a los florecimientos de cianobacterias (JUL a SEP) fueron más elevados en las trampas de SUP y MED.

Diferentes autores (p.ej., Kiorboe *et al.*, 1996; Kato *et al.*, 2003) han descrito altas tasas de sedimentación de diatomeas asociadas a su florecimiento debido al bajo consumo por parte del zooplancton producto de su gran tamaño y/o la gran cantidad de biomasa, así como a la disminución de nutrientes en el cuerpo de agua. En conclusión, las diatomeas usualmente son las que más frecuentemente sedimentan en forma masiva.

En contraparte, la gran flotabilidad de *Nodularia spumigena* causa que la mayoría de la biomasa generada durante el florecimiento sea transportada a la orilla del lago en lugar de sedimentarse al fondo del lago; de ahí que los flujos aumenten en las trampas de SUP y MED pero no en las de fondo.

En el lago Pirámide, Horne y Galat (1985) encontraron que pequeños cambios en la velocidad y dirección del viento controlan la distribución heterogénea de la biomasa de *N. spumigena*, observando su acumulación en la parte sur del lago probablemente consecuencia de la dominancia de vientos provenientes del norte. Este comportamiento de acumulación de grandes masas de cianobacterias en la orilla de Alchichica se ha registrado en diversas ocasiones. Observaciones al microscopio de los componentes de las trampas de sedimento ratificaron la presencia de *N. spumigena* en las trampas de SUP y MED (mayor cantidad en SUP que en MED) y su escasa presencia en FON.

Con base en lo anterior, se acepta la tercera hipótesis en la que se planteaba que la contribución relativa al flujo de carbono particulado de las cianobacterias sería menor al

de las diatomeas. Las observaciones de esta investigación sustentan que la mayor parte del carbono particulado procedente del florecimiento de cianobacterias no alcanza el fondo por lo que debe estar siendo transportado horizontalmente a la orilla del lago. Lo anterior aporta evidencia de la relevancia de considerar no sólo la talla sino la especie/grupo de fitoplancton dominante para la ponderación de su contribución a la exportación y captura potencial de carbono particulado.

A lo largo de la mayor parte del tiempo, los flujos mayores de carbono particulado se registraron en las trampas de FON (Fig. 2). Esto se ha reportado por diversos autores (p.ej., Chambers y Eadie, 1981; Eadie *et al.*, 1984; Bloesch, 1995) quienes lo atribuyen a la resuspensión generada en el fondo, lo cual no es el caso de Alchichica, tal y como se mencionó anteriormente. En Alchichica la explicación de este comportamiento reside muy probablemente en las siguientes razones:

- a) Los flujos más importantes se presentan durante la circulación cuando no existe la barrera física que representa la termoclina y el fitoplancton está distribuido en forma más o menos homogénea a lo largo de la columna de agua. Lo anterior facilita que los organismos sedimenten al fondo.
- b) El fitoplancton dominante a lo largo del ciclo anual son las diatomeas que por su mayor peso y gran talla favorece que sean exportadas por debajo de la termoclina sin alcanzar a ser consumidas o degradadas en la columna de agua y sedimenten al fondo. Los frústulos de diatomeas poseen sílice embebido en una matriz orgánica de tres capas (polisacárido-lípido-proteína) que genera que presenten menores tasas de degradación en comparación con la materia orgánica fresca (Müller *et al.*, 2005), incrementándose cuando la degradación bacteriana remueve estas capas protectoras (Patrick & Holding, 1985; Bidle y Azam, 1999; Passow *et al.*, 2003). Los frústulos

silicificados de las diatomeas permite así que haya un mayor FCOP hacia capas profundas.

- c) Durante gran parte de la estratificación bien establecida y tardía el fitoplancton no se encuentra ubicado en el epilimnion sino en el metalimnion formando el máximo profundo de clorofila (DCM). Por su ubicación a media agua, peso y talla, el fitoplancton es más fácilmente exportable y se sedimenta al fondo más fácilmente. Diversos autores (p.ej., Brooks y Torke, 1977; Coon et al., 1987; Queimaliños et al., 1999) han reportado un incremento en la concentración de Clor-a por debajo del metalimnion, atribuido al desarrollo de un DCM como consecuencia de las tasas de sedimentación diferenciales del fitoplancton en aguas oligotróficas, baja presión de herbivoría por parte del zooplancton y bajas tasas de pérdida biológica (Abott et al., 1984). Este seguramente es el caso de Alchichica en el que se presenta un DCM durante buena parte de la estratificación (particularmente bien establecida y tardía) y los flujos de Clor-a (Fig. 4) son mayores en MED y FON.

Como se puede observar en las figuras 2 y 4, los flujos de MTP, CTP, COP y Clor-a siguen una dinámica temporal y vertical muy parecida. Lo anterior se corrobora a través de las correlaciones significativa ( $p < 0.0001$ ) entre sí y sugieren que el FMTP tiene una composición eminentemente de origen biogénico, constituido en esencia por fitoplancton y sus restos lo cual se ve reflejado en forma de carbono orgánico particulado. A través del análisis microscópico de los constituyentes de la MTP de las trampas de fondo se corroboró que el mayor aporte fue de origen autóctono –fitoplancton- constituido principalmente por diatomeas y sus frústulos (70-95%) y, en menor medida ( $\approx 5$  a 30%), por material de origen alóctono. Lo anterior, demuestra que el principal aporte de CTP en el lago tiene un origen autóctono.

Lago	Región	Nivel Trófico	Flujo de MTP (mg m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	Referencia
Lago Maggiore (Italia)	Templado	Oligotrófico	250 - 2, 900	Callieri (1997)
Lago Mergozzo (Italia)	Templado	Oligotrófico	250 - 1, 200	Callieri <i>et al.</i> (1991)
Michigan (E.U.A.),	Templado	Oligotrófico	70 - 3, 740	Baines <i>et al.</i> (1994)
Jussi (Estonia)	Templado	Mesotrófico	20 - 1, 250	Punning <i>et al.</i> (2003)
Malawi (África)	Tropical	Oligotrófico	50 - 400	Pilskaln (2004)
Alchichica	Tropical	Oligotrófico	274 - 5, 071	Este estudio

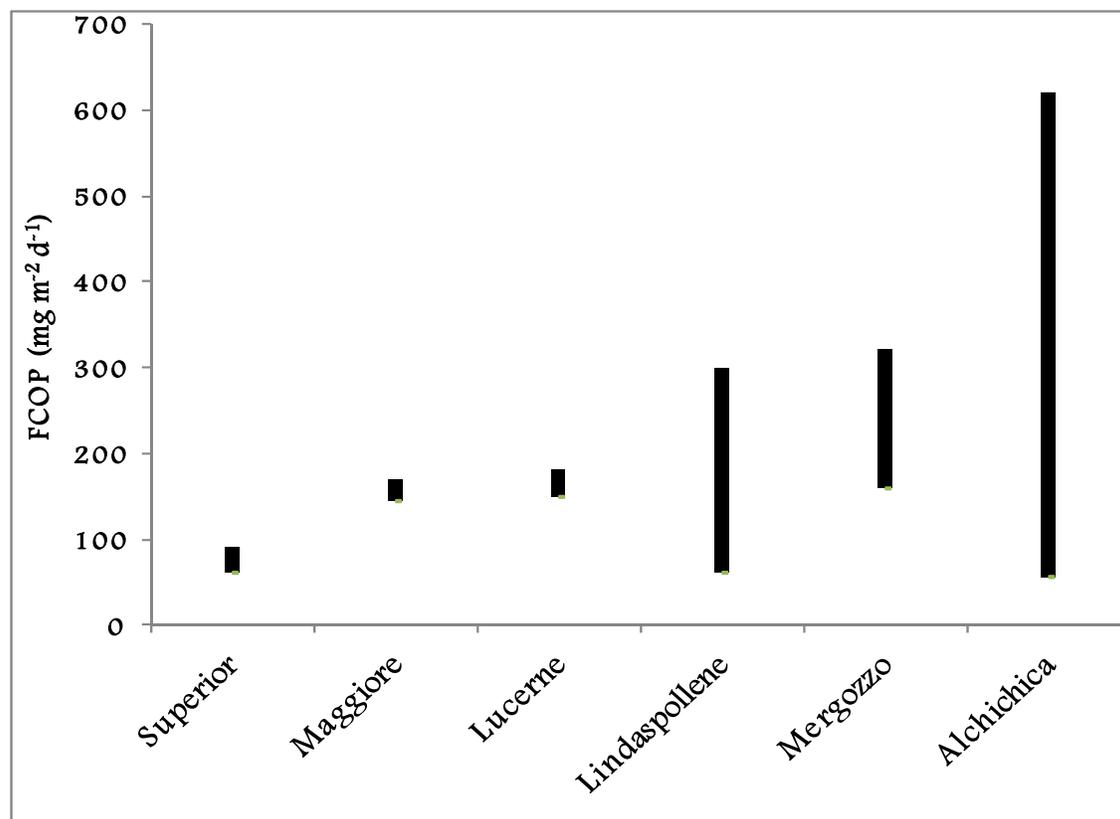
**Tabla 4.** Flujo de materia total particulada (FMTP) de diversos lagos.

Lago	Región	Nivel Trófico	Flujo de CTP (mg m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	Referencia
Lago Haruna (Japón)	Templado	Oligotrófico	Promedio 370	Ogura (1985)
Biwa (Japón)	Templada	Eutrófico	66.2 - 510	Yoshimizu <i>et al.</i> (2001)
Alchichica	Tropical	Oligotrófico	76 - 635	Este estudio

**Tabla 5.** Flujo de carbono total particulad (FCTP) de diversos lagos.

Lago	Región	Nivel trófico	Flujo de COP (mg m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	Referencia
Lindaspollene (Noruega)	Templado	Eutrófico	62 - 300	Wassmann (1983)
Lucerne (Suiza)	Templado	Eutrófico	150 - 180	Bloesch <i>et al.</i> (1977)
Mergozzo (Italia)	Templado	Oligotrófico	160 - 320	Callieri <i>et al.</i> (1991)
Lago Superior (E.U.A.)	Templado	Oligotrófico	60 - 90	Cotner <i>et al.</i> (2004)
Maggiore (Italia)	Templado	Oligotrófico	145 - 170	Callieri (1997)
Alchichica	Tropical	Oligotrófico	57 - 621	Este estudio

**Tabla 6.** Flujo de carbono orgánico particulado (FCOP) de diversos lagos.



**Figura 11.** Flujo de carbono orgánico particulado (FCOP) en diversos lagos

## Conclusiones

1. Los flujos de carbono particulado determinados en Alchichica ( $76\text{--}635\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ; promedio de  $264 \pm 32\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ) fueron mayores a los reportados para otros lagos de estado trófico similar (oligotróficos) e incluso de mayor nivel de trofia, lo anterior como consecuencia de que el fitoplancton que predomina en el lago es de talla grande (p.ej., *Cyclotella alchichicana*  $> 35\text{ }\mu\text{m}$ ).
2. Los flujos de carbono particulado más elevados estuvieron asociados a la sedimentación de los florecimientos de diatomeas ( $182\text{--}543\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ;  $353 \pm 52\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ) que se presenta durante el periodo de circulación del lago (ENE-MAR) y posteriormente, al de cianobacterias ( $76\text{--}405\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ; promedio de  $253 \pm 27\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ) que se desarrolla durante la estratificación temprana (ABR-JUN). Los flujos fueron de menor magnitud a lo largo de la estratificación bien establecida ( $57\text{--}436\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ; promedio de  $235 \pm 28\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ) y tardía ( $115\text{--}328\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ; promedio de  $213 \pm 23\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ).
3. Los flujos de carbono total y orgánico particulado fueron más elevados durante el primer ciclo anual (JUL 2007 a JUN 2008 =  $299 \pm 36\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ) que durante el segundo (JUL 2008 a JUN 2009 =  $228 \pm 29\text{ mg m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ). Lo anterior fue un reflejo la bienalidad encontrada en Alchichica con respecto a la producción de biomasa fitoplanctónica resultante de que en los años pares el florecimiento de diatomeas es más intenso y de mayor duración que en los años impares.
4. La contribución relativa al flujo de carbono total y carbono orgánico particulado del florecimiento de la cianobacteria *Nodularia spumigena* (27.4% y 23.3% de la exportación total anual del primer y segundo ciclo anual, respectivamente) fue menor

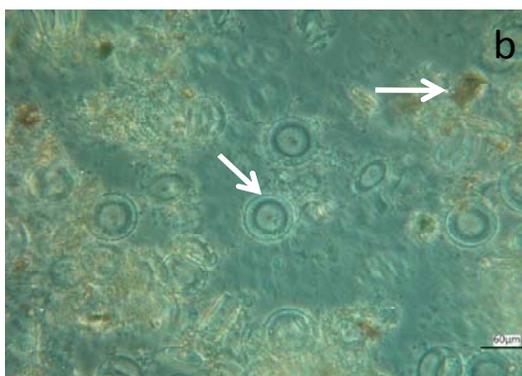
al de las diatomeas (37.6% y 43.6% de la exportación total anual del primer y segundo ciclo anual, respectivamente). La mayor parte del carbono particulado procedente del florecimiento de *N. spumigena* no alcanza el fondo por lo que debe estar siendo transportado horizontalmente a la orilla del lago. El análisis microscópico del material sedimentado corroboró la escasa presencia de *N. spumigena* en las trampas de fondo. Por lo tanto, en este tipo de estudios es importante considerar tanto el tamaño, como la composición de los productores primarios.

5. La similitud de la dinámica temporal de los flujos de materia total particulada, carbono particulado y clorofila “a”, así como las correlaciones significativas ( $p < 0.0001$ ) entre sus flujos sugieren que la composición del material total particulado es eminentemente de origen biogénico, constituido en esencia por fitoplancton lo cual se ve reflejado como carbono orgánico particulado. Microscópicamente, de los componentes del material particulado recolectado en las trampas de fondo es de origen autóctono –fitoplancton- e integrado mayoritariamente (70-95%) por diatomeas y sus frústulos vacíos.

**Anexo 1.** Componentes de la materia total particulada del lago Alchichica. Muestras procedentes de FON durante la época de estratificación (a-d) y de mezcla (e y f). a: Frústulo de *Cyclotella alchichicana*, b: Frústulo de *Cyclotella alchichicana* y materia orgánica no identificada (M.O.N.I.), c: Filamentos de *Nodularia spumigena* y frústulo de *Cyclotella alchichicana*, d: *Cyclotella alchichicana* y diatomea pennada (no identificada), e y f: *Cyclotella alchichicana*.



JUL-07



JUL-07



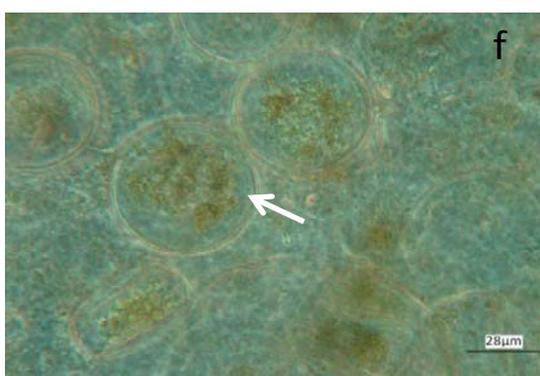
AGO-08



NOV-08



FEB-08



FEB-08

## Bibliografía

- Abott M.R., Denman K.L., Powell T.M., Richerson P.J., Richards R.C. & Goldman C.H. (1984) Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in lake Tahoe. *Limnology and Oceanography* **29** (4): 862-878.
- Adame M.F., Alcocer J. & Escobar E. (2008) Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* **53**: 22-31.
- Alcocer J., Lugo A., Escobar E., Sánchez M.R. & Vilaclara G. (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., López D. & Oseguera L. (2007). Dinámica del carbono particulado en un lago tropical profundo. En: *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México* (Comps. B. Hernández de la Torre & G. Gaxiola), pp. 239-247. Instituto Nacional de Ecología y CICESE, México.
- Alcocer J., Escobar E. & Oseguera L. (2008) Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* **18** (1): 115-122.
- Andreassen I., Nöthig E-M. & Wassmann P. (1996) Vertical particle flux on the shelf of northern Spitsbergen, Norway. *Marine Ecological Progress Series* **137**: 215-228.
- Arar J. & Collins B. (1997) Method 445.0. In Vitro determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence. *U.S. Environmental Protection Agency*, Cincinnati.
- Armstrong R.A., Lee C., Hedges J.I., Honjo S. & Wakeham S.G. (2002) A new, mechanistic model for organic carbon fluxes in the ocean based on the

- quantitative association of POC with ballast minerals. *Deep-Sea Research II*, **49**: 219-236.
- Bidle K.D. & Azam F. (1999) Accelerated dissolution of diatom silica by marine bacterial assemblages. *Nature* **397**: 508-512.
- Billett D.S.M., Lampitt R.S., Rice A.L. & Mantoura R.F.C. (1983) Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature, Lond.*, **302**: 520-522.
- Bloesch J. (1995) Mechanisms, measurement and importance of sediment resuspension in lakes. *Marine and Freshwater Research* **46**(1): 295-304.
- Bloesch J. & Bürgi H-R. (1989) Changes in phytoplankton and zooplankton biomass and composition reflected by sedimentation. *Limnology and Oceanography* **34**(6): 1048-1061.
- Bloesch J., & Uehlinger U. (1986) Horizontal sedimentation differences in a eutrophic Swiss lake. *Limnology and Oceanography* **31**: 1049-1109.
- Bloesch J., & Uehlinger U. (1990) Epilimnetic carbon flux and turnover of different particle size classes in oligo-mesotrophic Lake Lucerne, Switzerland. *Arch. Hydrobiol.* **118**: 403-419.
- Brooks A.S. & Torke B.G. (1977) Vertical and seasonal distribution of chlorophyll A in lake Michigan. *Journal of Fish Research Board of Canada* **34**(12): 2280-2287.
- Callieri C., R. Bertoni & Contesini M. (1986) Settling rates of particulate matter in lago di Mergozzo (Northern, Italy). *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia*, **44**: 147-164.
- Callieri C., R. Bertoni, C. De Marco & Contesini M. (1991) Settling flux and sinking velocity of Seston in Lago Di Mergozzo (Northern Italy) and influence of microbial activity on the decomposition of entrapped organic material. *Hydrobiologia*, **213**: 155-165.

- 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.
- Chambers R.L. & Eadie B.J. (1981) Nepheloid and suspended particulate matter in south-eastern Lake Michigan. *Sedimentology*, **28**: 439-447.
- Cloern J. E., Cole B. & Wienke S.M. (1987) Big Soda Lake (Nevada). Vertical fluxes of particulate matter: Seasonality and variations across the chemocline. *Limnology and Oceanography*, **32** (4): 815-824.
- Cole G. (1994) *Textbook of limnology*. Waveland Press, Inc., U.S.A.
- Cole J.J., Prairie Y.T., Caraco N.F., McDowell W.H., Tranvik L.J., Striegl R.G., Duarte C.M., Kortelainen P., Downing J.A., Middelburg J.J. & Melack J. (2007) Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget. *Ecosystems*, DOI: 10.1007/s10021-006-9013-8.
- Coon T.G., Lopez M.M., Richerson P.J., Powell T.M. & Goldman C.R. (1987) Summer dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe. *Journal of Plankton Research* **9**(2): 327-344.
- Cotner J.B., Biddanda B.A., Makino W., & Stets E. (2004) Organic carbon biogeochemistry of Lake Superior. *Aquatic Ecosystem Health and Management* **7**(4): 451-464.
- De La Rocha C. & Pasow U. (2007) Factors influencing the sinking of POC and the efficiency of the biological carbon pump. *Deep-Sea Research II* **54**: 639-658.
- Eadie B.J., Chambers R.L., Gardner W.S. & Bell G. L. (1984) Sediment trap studies in lake Michigan: resuspension and chemical fluxes in the southern basin. *Journal of Great Lakes Research* **10**(3): 307-321.
- Eckert W., Didenko J., Uri F. & Eldar D. (2003) Spatial and temporal variability of particulate phosphorus fractions in seston and sediments of Lake Kinneret under changing loading scenario. *Hydrobiologia* **494**: 223-229.

- Einsele G., Yan J. & Hinderer M. (2001) Atmospheric carbon burial in modern lake basins and its significance for the global carbon budget. *Global and Planetary Change* **30**: 167-195.
- Elser J.J., Foster D.K. & Hecky R.E. (1995) Effects of zooplankton on sedimentation in pelagic ecosystems: theory and test in two lakes of the Canadian shield. *Biogeochemistry* **30**: 143-170.
- Eppley R., & Peterson B. (1979) Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* **282**: 677– 680.
- Frangoulis C., Christou E.D. & Hecq J.H. (2005) Comparison of marine copepod outfluxes: nature, rate, fate and role in the carbon and nitrogen cycles. *Adv. Mar. Biol.* **47**: 253-309.
- García E. (1988) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. E. García. Instituto de Geografía, UNAM. 217 pp.
- Gasca A. (1981) Algunas notas de la génesis de los lagos cráter de la Cuenca Oriental, Puebla-Tlaxcala-Veracruz. Colección Científica Prehistoria 98. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 55 pp.
- Filonov A. E. & Alcocer J. (2002) Internal waves in a tropical crater-lake: Alchichica, Central Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **28**: 1857-1860.
- Filonov A. E., Tereshchenko I. & Alcocer J. (2006) Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters*, **33**: 1-4.
- Hessen D., Andersen T., Brettum P. & Faafeng B. (2003) Phytoplankton contribution to sestonic mass and elemental ratios in lakes: implications for zooplankton nutrition. *Limnology and Oceanography*, **48**: 1289-1296.

- Hessen D. (2006) Determinants of seston C: P-ratio in lakes. *Freshwater Biology*, **51**: 1560-1569.
- Hill P.S. (1998) Controls on Floc Size in the Sea. *Oceanography*, **11**(2):13-18.
- Honda M.C., Imai K., Nojiri Y., Hoshi F., Sugawara T. & Kusakabe M. (2002) The biological pump in the northwestern North Pacific based on fluxes and major components of particulate matter obtained by sediment-trap experiments (1997-2000). *Deep-Sea Research II*, **49**: 5595-5625.
- Honjo S., Manganini S.J. & Cole J.J. (1982) Sedimentation of biogenic matter in the deep ocean. *Deep-Sea Research*, **29**: 609-625.
- Honjo S. (1997) The Rain of Ocean Particles and Earth's Carbon Cycle. *Oceanus*.
- Horne A.J. & Galat D.L. (1985) Nitrogen Fixation in an Oligotrophic, Saline Desert Lake: Pyramid Lake, Nevada. *Limnology and Oceanography*, **30**(6): 1229-1239.
- Karl D. (1991) *Marine Particles: Analysis and Characterization*. American Geophysical Union, Washington DC.
- Karl D. & Biological Pump Working Group. (2010) [www.msrc.sunysb.edu/octet/biological\\_pump.html](http://www.msrc.sunysb.edu/octet/biological_pump.html)
- Karl D.M., Hebel D.V. & Winn C. (1991) Procedures for particulate carbon, nitrogen, phosphorus and total mass analysis used in the US-JGOFS Hawaii ocean time-series program. 71-77 pp En: *Marine particles: Analysis and characterization* (Eds.) Hurd DC y Spencer DW. Geophysical Monograph 63. American Geophysical Union, Washington.
- Kato M., Tanimura Y., Matzuoka K. & Fukusawa H. (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.

- Kiorboe T., Hansen J., Alldredge A., Jackson G., Passow U., Dam H., Drapeau D., Waite A. & García C. (1996) Sedimentation of phytoplankton during a diatom bloom: rates and mechanisms. *Journal of Marine Research*, **54**: 1123-1148.
- Lavaniegos B.E. (2007) El papel del zooplancton en la transferencia del carbono en el océano. En: *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México* (Comps. B. Hernández de la Torre & G. Gaxiola), pp. 637-647. Instituto Nacional de Ecología y CICESE, México.
- Lee C., Wakeham S. & Hedges J. (1988) The measurement of Oceanic Particle Flux- Are “swimmers” a problem? *Oceanography*, **2**: 34-36.
- Legendre L. (1999) Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Japanese Journal of Limnology*, **60**: 1-10.
- Lenz J. (1977) Seston and its main components. En: *Microbial ecology of a brackish water environment, Ecological Studies 25* (Ed. G. Rheinheimer), pp. 37-61. Springer-Verlag, Berlin.
- Libes S.M. (1992) *An introduction to marine biogeochemistry*. John Wiley & Sons, Inc. 683 pp.
- Lignell R., Heiskanen A.S., Kuosa H., Gundersen K., Kuuppo-Leinikki P., Pajuniemi R. & Uitto A. (1993) Fate of phytoplankton spring bloom: sedimentation and carbon flow in the planktonic food web in the Northern Baltic. *Marine Ecology Progress Series*, **94**: 239-252.
- Lind O. (1985) *Handbook of common methods in limnology*. Kendall/Hunt, U.S.A.
- Lugo A., Alcocer J., Sánchez M.R., Escobar E. & Macek M. (2000) Temporal and spatial variation of bacterioplankton abundance in a tropical, warm-monomictic, saline lake: Alchichica, Puebla, Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **27**: 2968-2971.

- Lutz M.J., Caldeira K., Dunbar R.B. & Behrenfeld M.J. (2007) Seasonal rhythms of net primary production and particulate organic carbon flux to depth describe the efficiency of biological pump in the global ocean. *Journal of Geophysical Research*, **112**: C10011.
- Margalef R. (1983) *Limnología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Mercado J. (2002) Ecofisiología y bomba biológica en el océano. *Interciencia* **27** (10): 537-543.
- Meyers P.A. & Eadie B.J. (1993) Sources, degradation and recycling of organic matter associated with sinking particles in Lake Michigan. *Organic Geochemistry* **20**(1): 47-56.
- Oliva M.G., Alcocer J., Lugo A., Peralta L., & Sánchez M.R. (2001) Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* **466**: 299-306.
- Oseguera L., Alcocer J. & Escobar E. (2010) Seston flux in a tropical saline lake. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* **30** (10): 1477-1481.
- Pasow U., Engel A. & Ploug H. (2003) The role of aggregation for the dissolution of diatom frustules. *Federation of European Microbiological Societies-Microbiology Ecology* **46**: 247- 255.
- Patrick S. & Holding A.J. (1985) The effect of bacteria on the solubilization of silica in diatom frustules. *Journal of Applied Bacteriology* **59**: 7-16.
- Patten B., Young D. & Roberts M. Jr. (1966) Vertical distribution and sinking characteristics of seston in the Lower York River, Virginia. *Chesapeake Science* **7**(1): 20-29.
- Feinert R., Von Bodungen B. & Smetacek V.S. (1989) Food webs structure and loss rate. En: Berger W.H., Smetacek V.S. & Wefer, G. (editores) Productivity of the ocean: present and past: 35-48. John Wiley & Sons Limited, Chichester, New York.

- Pilskałn 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.
- Punning J.M., Terassma J., Koff T. & Alliksaar T. (2003) Seasonal fluxes of particulate matter in a small closed lake in Northern Estonia. *Water, air, and soil pollution* **149**: 77-92.
- Queimaliños C.P., Modenutti B.E. & Balseiro E.G. (1999) Symbiotic association of the ciliate *Ophrydium naumanni* with *Chlorella* causing a deep chlorophyll *a* maximum in an oligotrophic South Andes lake. *Journal of Plankton Research* **21**(1): 167-178.
- Sarnelle O. (1999) Zooplankton effects on vertical particulate flux: Testable models and experimental results. *Limnology and Oceanography* **44**(2): 357-370.
- Simon M., Graossart H.P., Schweitzer B. & Ploug H. (2002) Microbial ecology of aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, **28**: 175-211.
- Smetacek V.S., Von Brockel K., Zeitzschel B. & Zenk W. (1978) Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. *Marine Biology*, **47**: 211-226.
- Smetacek V.S. (1985) Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology*, **84**: 1723-1759
- Stemmann L., Gorsky G., Marty J.C., Ficheral M. & Miquel J.C. (2002) Four-year study of large-particle vertical distribution (0-1000 m) in the NW Mediterranean in relation to hydrology, phytoplankton, and vertical flux. *Deep-Sea Research II*, **49**: 2143-2162.
- Takahashi K., Fujitani N., Yanada M. & Maita Y. (2000) Long-term biogenic particle fluxes in the Bering Sea and the central subarctic Pacific Ocean, 1990-1995. *Deep Sea Research*, **47**: 1723-1759.

- Vilaclara G., Chávez M., Lugo A., González H. & Gaytán M. (1993) Comparative description of crater-lake basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **25**: 435-440.
- Viner-Mozzini Y., Zohary T. & Gasith A. (2003) Dinoflagellate bloom development and collapse in Lake Kinneret: a sediment trap study. *Journal of Plankton Research*, **25**: 591-602.
- Yacobi Y.Z. & Ostrovsky I. (2008) Downward flux of organic matter and pigments in Lake Kinneret (Israel): relationship between phytoplankton and the material collected in sediment traps. *Journal of Plankton Research* **30**(10): 1189-1202.
- Yoshimizu C., Yoshida T., Nakanishi M. & Urabe J. (2001) Effects of zooplankton on the sinking flux of organic carbon in Lake Biwa. *Limnology*, **2**:37-43.
- Wassmann P. (1983) Sedimentation of organic and inorganic particulate material in Lindåspollene, a stratified, land-locked fjord in western Norway. *Marine Ecology-Progress Series* **13**: 237-248.
- Wetzel R. (1981) *Limnología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Weyhenmeyer G.A., Hakanson L. & Meili M. (1997) A validated model for daily variations in the flux, origin distribution of settling particles within lakes. *Limnology and Oceanography*, **42**: 1517-1529.