



**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y
LIMNOLOGÍA**



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y BIOMASA
EN UN LAGO MONOMÍCTICO CÁLIDO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)

P R E S E N T A:

BIÓLOGO ARMANDO RODRÍGUEZ ROCHA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JAVIER ALCO CER DURAND

COMITÉ TUTORAL:

DRA. ROSA LUZ TAVERA SIERRA

DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ

DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ

DRA. MARÍA ESTHER MEAVE DEL CASTILLO

TLALNEPLANTLA DE BAZ

ENERO 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*PARA TODOS USTEDES QUE YA NO ESTAN,
PERO QUE SIMPRE RECUERDO*

AGRADECIMIENTOS

ANTES QUE NADA DESEO AGRADECER PROFUNDAMENTE A LA UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, A ÉL POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA Y SOBRE TODO A LA FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA POR SIMPLEMENTE FORJARME Y ENSEÑARME TOD LO QUE HASTA AHORA SÉ.

CON ADMIRACIÓN Y RESPETO A MÍ DIRECTOR DE TESIS, EL DOCTOR JAVIER ALCOCER DURAND POR HABERME APOYADO TANTO SIN MERECEERLO Y SER SIMPLEMENTE UN EJEMPLO A SEGUIR.

MENCIÓN APARTE MERECEN EL DOCTOR ALFONSO LUGO VÁZQUEZ Y LA DOCTORA MARÍA GUADALUPE OLIVA MARTÍNEZ POR ENSEÑARME Y RESOLVERME TANTAS PREGUNTAS.

A LAS DOCTORAS ROSA LUZ TAVERA SIERRA Y MARÍA ESTHER MEAVE DEL CASTILLO, ASÍ COMO AL DOCTOR JAVIER CARMONA JIMÉNEZ, MIEMBROS DE MÍ COMITÉ TUTORAL POR LAS APORTACIONES BRINDADAS PARA LA REALIZACIÓN DEL PRESENTE TRABAJO.

A ÉL PROYECTO DE INVESTIGACIÓN EN LIMNOLOGÍA TROPICAL, POR SOPORTARME TANTO TIEMPO Y ENSEÑARME TODO LO QUE HASTA AHORA SÉ DE LIMNOLOGÍA, A LOS PROFESORES QUE AHÍ SE ENCUENTRAN ENSEÑANDO A ALUMNOS COMO YO QUE AÚN CONOCEN POCO.

DIVERSOS PROYECTOS FINANCIARON LA PRESENTE INVESTIGACIÓN, AL CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT), PROYECTOS 4166 Y 49923, DIRECCIÓN GENERAL DE ASUNTOS DEL PERSONAL ACADÉMICO DE LA UNAM (DGAPA), PAPIIT PROYECTOS IN210803-6 Y IN221009 Y PROGRAMA DE APOYO A PROFESORES DE CARRERA PARA LA FORMACIÓN DE GRUPOS DE INVESTIGACIÓN, FES IZTACALA, UNAM (PAPCA) PROYECTOS 2008-2009 Y 2009-2010.

AL CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) Y AL PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA DE LA UNAM Y AL PROYECTO CONACYT 103332 POR LAS BECAS OTORGADAS PARA LA REALIZACIÓN DE MIS ESTUDIOS DE POSGRADO.

DEDICATORIA

CON ADMIRACION, RESPETO Y CARIÑO A MI MADRE LUCIA ROCHA CONCHA Y MI PADRE JUSTO PASTOR OLIVARES QUE SIN LA AYUDA DE ELLOS, NO SERIA NADIE Y AÚN NO LOGRARA NADA.

A MIS HERMANA PAULINA, PAOLA Y ANA QUIENES SON UN MOTIVO IMPORTANTE QUE ME IMPULSA A SEGUIR ADELANTE Y NO CAER EN EL INTENTO.

A PAPÁ JORGE Y MAMÁ MARÍA DE LA LUZ POR DEMOSTRARME QUE TODO SE PUEDE Y QUE NUNCA HAY QUE DEJAR LAS COSAS A MEDIAS.

A MIS TÍAS, A TÍOS A MIS PRIMOS Y PRIMAS QUE NO MENCIONO POR QUE OCUPAN MUCHO ESPACIO PERO SON MI FAMILIA Y ESO VA A SEGUIR SIEMPRE.

A ÉL AMOR DE MI VIDA, PERLA YADIRA GARCÍA POR ESTAR CONMIGO EN LAS MALAS Y PEORES, POR SER QUIEN ERES, POR BRINDARME CARIÑO, CALOR, PACIENCIA Y DEMOSTRARME TODOS LOS DÍAS QUE TANGO A ALGUIEN ESPECIAL A MI LADO.

A TODOS LOS QUE DE CIERTA FORMA ESTÁN CONMIGO ESPECIALMENTE A MARIÓ AYALA, DAVID ROMERO, MAURICIO ALVAREZ, MARTIN GONZÁLEZ, XAVIER ROJAS, OSVALDO HÉRNADEZ, LEÓN FELIPE ALVAREZ.

A TODOS LOS PILTEÑOS ESPECIALMENTE A LOUIS OSEGUERA Y LAURA PERALTA POR TANTAS PLATICAS, VIAJES, MUESTREO Y SIMPLEMENTE ESTAR CONMIGO COMO PROFESORES Y AMIGOS.

A OMAR, MIRIAM, NORMA, MELISSA, BETTY, FERNANDO, CARMEN, DAVID, VANIA, ABI, AIDE, ANDREA, ALICIA VALENTIN, SONIA, RÚBEN, SALVADOR Y A TODA LA GENTE QUE NO RECUERDO EN ESTE MOMENTO, PERO QUE ESTÁN PRESENTES CONMIGO, MUCHAS PERO MUCHAS GRACIAS POR COMPARTIR UN FRAGMENTO DE SU TIEMPO Y VIDA A MI LADO Y DEMOSTRARME QUE VALE LA PENA TENER AMIGOS.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

		pp
1. Resumen		A
2. Introducción		1
3. Antecedentes		4
4. Justificación		5
5. Objetivos y metas		5
6. Área de estudio		6
7. Materiales y métodos		7
	A) Trabajo de campo	7
	B) Trabajo de laboratorio	8
8 Resultados		13
	Temperatura	13
	Oxígeno disuelto	16
	Capa de mezcla (Z_{MIX})	18
	Zona eufótica (Z_{EU})	19
	Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID)	21
	Nitrógeno como Amonio ($N-NH_4^+$)	22
	Nitrógeno como Nitratos ($N-NO_3^-$)	24
	Nitrógeno como Nitritos ($N-NO_2^-$)	25
	Fósforo Soluble Reactivo (PSR)	27
	Sílice Soluble Reactivo (SiSR)	28
	Coefficiente de Redfield	31
	Clorofila “a”	32
	Fluorescencia natural <i>in vivo</i>	32
	Clorofila “a” extraída	34

	Relación entre la clorofila medida por fluorescencia natural <i>in vivo</i> y por extracción	37
	Establecimiento y desarrollo del máximo profundo de clorofila (DCM)	38
	Fitoplancton	41
	Riqueza específica	42
	Densidad y distribución fitoplanctónica	43
	Biomasa fitoplanctónica	49
	Sucesión de especies	53
	Análisis de correlación	56
9. Discusión		60
10. Conclusiones		67
11. Bibliografía		70

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		pp.
1	Área de estudio.	6
2	Variación anual de la temperatura en el lago Alchichica durante el 2004.	15
3	Dinámica temporal del epi, meta e hipolimnion en el lago Alchichica durante el 2004.	16
4	Variación anual del porcentaje de saturación de oxígeno disuelto en el lago Alchichica durante el 2004.	18
5	Dinámica temporal de la variación de la profundidad de la capa de mezcla en el lago Alchichica durante el 2004.	19
6	Variación anual de la zona eufótica en el lago Alchichica durante 2004.	20
7	Variación anual del nitrógeno inorgánico disuelto en el lago Alchichica.	22

8	Variación anual del nitrógeno como amonio en el lago Alchichica durante el 2004.	23
9	Variación anual del nitrógeno como nitratos en el lago Alchichica durante el 2004.	25
10	Variación anual de nitrógeno como nitritos en el lago Alchichica durante el 2004.	26
11	Variación anual de fósforo reactivo soluble en el lago Alchichica durante el 2004.	28
12	Variación anual del sílice soluble reactivo en el lago Alchichica durante el 2004.	29
13	Nutrimiento limitante en la capa de mezcla en el lago Alchichica durante 2004.	31
14	Perfiles de temperatura y clorofila “a” en el lago Alchichica durante 2004.	33
15	Variación anual de la clorofila “a” en el lago Alchichica durante el 2004	35
16	Clorofila “a” cuantificada mediante perfilador de fluorescencia natural y por extracción.	36
17	Regresión entre la concentración de clorofila “a” por perfilador de fluorescencia natural y extracción con acetona.	37
18	Comparación de la concentración de la clorofila “a” integrada por unidad de área en la columna de agua y en el DCM del Lago Alchichica, durante 2004.	39
19	Diagrama bivariado de frecuencia <i>versus</i> abundancia de las especies de fitoplancton presentes en el lago Alchichica.	42
20	Densidad de las especies fitoplanctónicas del lago Alchichica.	45
21	Densidad de las especies fitoplanctónicas del lago Alchichica.	46
22	Distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica del lago Alchichica	51
23a	Sucesión de especies fitoplanctónicas en Alchichica con base en su	54

	densidad integrada por unidad de área.	
23b	Sucesión de especies fitoplanctónicas en Alchichica con base en su densidad integrada por unidad de área.	54
24a	Sucesión de especies fitoplanctónicas en Alchichica con base en su biomasa integrada por unidad de área.	55
24b	Sucesión de especies fitoplanctónicas en Alchichica con base en su biomasa integrada por unidad de área.	55

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla		pp
1	Valores promedio de los nutrimentos en el lago Alchichica durante 2004.	30
2	Valores mensuales y promedios (mensuales y anuales) de las características del DCM.	40
3	Listado sistemático de las especies determinadas para el lago Alchichica durante 2004.	41
4	Variación de la riqueza específica en el lago Alchichica durante 2004.	43
5	Densidad fitoplanctónica en el lago Alchichica durante 2004.	47
6	Promedio de la densidad y distribución fitoplanctónica específica en el lago Alchichica.	48
7	Promedio de la biomasa fitoplanctónica en el lago Alchichica.	50
8	Valores promedio de la biomasa específica fitoplanctónica en el lago Alchichica.	52
9	Matriz de correlación durante la mezcla en el lago Alchichica.	56
10	Matriz de correlación realizada en el epilimnion durante la estratificación del lago Alchichica.	57

11	Matriz de correlación realizada en el metalimnion durante la estratificación del lago Alchichica.	58
12	Matriz de correlación realizada en el hipolimnion durante la estratificación del lago Alchichica.	59

1. Resumen

Se estudió la dinámica vertical y temporal de la biomasa fitoplanctónica en el lago Alchichica a lo largo de un ciclo anual (enero-diciembre de 2004). Se midieron perfiles verticales de temperatura, oxígeno disuelto y clorofila “a” en la zona más profunda del lago (62 m). Asimismo se tomaron muestras para evaluar la concentración de nutrientes (nitrógeno como amonio, nitratos, y nitritos, fósforo soluble reactivo y sílice soluble reactivo). Se tomaron muestras de agua en 10 profundidades diferentes a lo largo de la columna de agua para la identificación, cuantificación y cálculo de biomasa del fitoplancton. Para cuantificar el fitoplancton se utilizó la técnica de Utermöhl y para estimar la biomasa el cálculo del biovolumen. El lago presentó dos periodos bien definidos hidrodinámicamente: mezcla y estratificación. Los nutrientes fueron elevados y homogéneamente distribuidos durante la circulación para posteriormente agotarse durante la estratificación en el epilimnion bien oxigenado y acumularse en el hipolimnion anóxico, particularmente cerca del fondo. Se identificaron 13 especies de fitoplancton de las cuales *Monoraphidium minutum*, *Nodularia spumigena* y *Synechocystis aquatilis* fueron dominantes numéricamente mientras que *Cyclotella alchichicana* fue la única que dominó en biomasa. Durante la circulación y en respuesta a la disponibilidad de nutrientes y turbulencia se presentó un florecimiento de diatomeas, compuesto por *C. alchichicana* y *Cyclotella choctawhatcheeana*, distribuido en forma más o menos homogénea a lo largo de la columna de agua. Durante la estratificación temprana, cuando aumentó la temperatura y la insolación y disminuyeron los nutrientes, particularmente el nitrógeno, se desarrolló un florecimiento de la cianobacteria *N. spumigena* que se acumuló en el epilimnion. Posteriormente, durante la estratificación bien establecida y tardía, al disminuir los nutrientes de la capa de mezcla el fitoplancton se ubicó en el metalimnion formando un máximo profundo de clorofila (DCM); el DCM estuvo dominado en biomasa principalmente por *C. alchichicana*. El DCM resultó particularmente intenso en septiembre.

2. Introducción

En el fitoplancton coexisten poblaciones de diversas especies a pesar de sus diferentes necesidades fisiológicas y de las variaciones con respecto a los límites de tolerancia a las diversas variables ambientales físicas y químicas (Reynolds, 1984). El crecimiento del fitoplancton y la tasa de fotosíntesis están directamente relacionados con la intensidad de la luz. No obstante, la respuesta a la intensidad de la luz es variable según la especie y en muchas de ellas se da un grado considerable de adaptación a los cambios en esta intensidad (Wetzel y Likens, 1979). La intensidad de la luz estimula el crecimiento del fitoplancton en diferentes profundidades de la columna de agua, recociéndose tres zonas de crecimiento con base al gradiente lumínico: zona de fotoinhibición, zona de producción máxima y zona de declive progresivo de producción con la profundidad (Horne, 1994; Payne, 1986). La fotoinhibición se presenta en las capas de aguas superiores de casi todos los cuerpos acuáticos y se da cuándo el fitoplancton no puede fotosintetizar bajo altas tasas de radiación solar. Por debajo de esta zona se encuentra la zona de producción máxima, la cual se caracteriza por presentar una alta producción debido a que se encuentran las condiciones de luz necesarias para que se lleve a cabo la fotosíntesis máxima. Finalmente, por debajo de la zona de producción máxima se encuentra la zona de declive progresivo, que es aquella zona en la cual las condiciones de luz van disminuyendo hasta que son tan reducidas como para que se pueda realizar la fotosíntesis.

Dentro de los patrones de distribución vertical del fitoplancton resulta de particular interés el agregado de diferentes grupos algales en la zona de producción máxima que se presenta durante la época de estratificación de los cuerpos acuáticos y que se le conoce bajo el nombre de máximo profundo de clorofila (DCM por sus siglas en inglés) (Grigorszky *et al.*, 2003). El DCM se ha descrito en muchos ecosistemas acuáticos tanto epicontinentales como marinos. El DCM está constituido por un conjunto de especies de fitoplancton con diferentes velocidades de crecimiento, requerimientos de luz, nutrientes y velocidad de sedimentación (Huisman *et al.*, 2006).

Para Grigorszky *et al.* (2003) son varios los procesos que intervienen en la formación del DCM, entre estos se pueden mencionar la velocidad de sedimentación, la presión de consumo, las adaptaciones fisiológicas en relación a la producción de clorofila y

la velocidad de reproducción que es considerada una adaptación fisiológica del fitoplancton a las bajas concentraciones de luz.

En muchos estudios el DCM está relacionado con la ausencia de uno o más de los nutrientes inorgánicos mayores (p.ej., N, P, Si) en la columna de agua –limitación de la producción por nutrientes- y coincide con la profundidad a la que se encuentra la nutriclina (Holm-Hansen y Hewes, 2004), en donde las especies se encuentran limitadas por luz pero no por nutrientes. Otros mecanismos que han sido propuestos para explicar la formación del DCM incluyen un decremento en la velocidad de sedimentación –ya que la densidad del agua se incrementa por la presencia de la termoclina- en forma adicional a los mecanismos de agregación y desarrollo del fitoplancton (Lisote y Priscu, 1994).

Para explicar la formación del DCM, Signoret *et al.* (2006) han propuesto varias posibilidades entre las que resaltan:

1. una mayor densidad de células fitoplanctónicas derivada de patrones de comportamiento y adaptación a profundidades vinculadas con la nutriclina;
2. elevadas tasas de crecimiento ante condiciones favorables a la división celular;
3. una mayor cantidad de biomasa por hundimiento de los organismos por procesos físicos de acumulación;
4. mayor proporción de clorofila “a” en relación con la biomasa, derivada de una mayor eficiencia enzimática bajo determinada cantidad de radiación solar.

Desde los años 1950’s se propusieron una variedad de explicaciones acerca de la formación y permanencia del DCM (Cullen, 1982). Los siguientes autores referidos en Barbiero y Tuchman (2001) proponen distintos mecanismos relacionados con el DCM. Rile (1949) combina fotosíntesis, respiración, presión de consumo y velocidad de sedimentación en un modelo matemático que describe la estructura vertical de la biomasa fitoplanctónica. El modelo predice el máximo profundo del fitoplancton y la profundidad de compensación diaria (con base en la reproducción y el balance de respiración). Steel y Yentsch (1960) sugieren que la reducción de la velocidad de sedimentación está en función de la oscuridad y la riqueza de nutrientes. Lerman *et al.* (1974) mencionan que la velocidad de sedimentación decrece con la profundidad, la disolución y la sedimentación de partículas. Steele (1964) postula diferencias cualitativas y mecanismos fisiológicos para la creación del DCM, además sugiere que la velocidad de sedimentación está ligada o es un factor

importante en los océanos oligotróficos, donde el fitoplancton es móvil y se encuentra expuesto a grandes fluctuaciones, a las velocidades de sedimentación y a las condiciones limitadas de nutrientes.

Con respecto a las velocidades de sedimentación del fitoplancton Cullen (1982) y Titman y Kilhum (1976) mencionan que la formación del DCM en cuerpos de agua estratificados es debida a la sedimentación pasiva o activa de las algas que se localizan en la zona fótica (epilimnion y tope del metalimnion).

La sedimentación pasiva se da cuando las algas tienden progresivamente a acumularse a una profundidad donde las células igualan la densidad del agua o donde la densidad del agua sea mayor. Esta sedimentación finaliza cuando existe un balance con la densidad del agua o cuando los organismos no pueden penetrar en capas más profundas debido a la barrera física que representa la diferencia de densidades entre la base del metalimnion y el tope del hipolimnion; finalmente, en ambos casos, las algas se acumulan hasta que se presenta un rompimiento de las capas de agua como ocurre durante la mezcla.

Este mecanismo de formación solo aplica para plancton que no puede regular su posición en la columna de agua como las diatomeas (Burnett, *et al.*, 2006; Camacho, 2006; Blokker *et al.*, 1998; Kiefer y Kremer, 1981; Saggio y Imberger, 2001). Un factor importante que se debe considerar durante la sedimentación pasiva de los organismos es la velocidad de crecimiento de la población, la turbulencia del lago, el estado nutricional de los individuos y la disponibilidad de nutrientes (Wetzel, 2001). Con respecto a este último factor abiótico se da la sedimentación activa ya que el fitoplancton es “forzado” a penetrar en capas profundas del cuerpo de agua, en donde existe una mayor disponibilidad de nutrientes con respecto a capas más superficiales en donde existe la ausencia de uno o más nutrientes (Beckmann y Hense, 2004); la migración se detiene justamente en donde se presenta la nutriclina, en el metalimnion (Longhurst y Harrison, 1988; Cullen, 1982; Lorenzo *et al.*, 2004; Fennel y Boss, 2003).

Existen muchos trabajos que relacionan la ausencia de un elemento importante (nitrógeno o fósforo) en el epilimnion o en las capas más superficiales de la columna de agua, con el incremento de la velocidad de sedimentación, hacia capas más profundas (meta e hipolimnion), debido principalmente a que los organismos tratan de encontrar las condiciones óptimas nutrimentales para su permanencia y desarrollo, condiciones que

generalmente se localizan por debajo de la termoclina, ocasionando una acumulación de estos organismos en donde existe un gradiente importante de nutrientes.

Sea cual sea el origen del DCM, es inevitable observar que propicia un impacto substancial en la productividad de los lagos y da un uso potencial de energía y materiales de transferencia de un lugar concentrado a uno menos concentrado (Barbiero y Tuchman, 2001). El DCM es una característica permanente en grandes regiones de los océanos tropicales y subtropicales. Se desarrolla comúnmente en las regiones templadas y en los polos, donde los nutrientes son consumidos en la capa superficial durante el verano. Asimismo se caracteriza por presentarse en cuerpos de agua estratificados y cuando ocurren las transiciones de épocas del año donde se dan cambios en las condiciones de luz y nutrientes (Huisman *et al.*, 2006).

3. Antecedentes

Para el caso particular de Alchichica, un lago oligotrófico tropical, Oliva *et al.* (2001) estudiaron la dinámica espacial y temporal del fitoplancton y encuentran que está constituido por un número reducido de especies, 19, principalmente diatomeas y clorofitas; asimismo reportan la presencia de las cianobacterias *Synechocystis aquatilis* (Sauv. 1892) y *Nodularia spumigena* (Mertens ex. Bornet and Flahaul 1886).

Posteriormente, tanto Alcocer y Lugo (2003) como Adame *et al.* (2008) mencionan que hay 3 épocas en las que pueden encontrarse elevadas densidades y biomasa de fitoplancton: 1) en invierno, durante la circulación, cuando florecen las diatomeas; 2) a mediados o finales de primavera, durante la estratificación temprana, en la capa superficial asociado a un florecimiento de cianobacterias filamentosas; y 3) durante la estratificación donde se desarrolla el DCM.

Adicionalmente, Adame *et al.* (2008) mencionan que en el lago Alchichica la biomasa fitoplanctónica está dominada por especies de talla grande ($> 2 \mu\text{m}$).

4. Justificación

El estudio de las comunidades fitoplanctónicas es de suma importancia debido a que representa la base de la red trófica al ser los principales productores primarios en los cuerpos acuáticos; por lo tanto, el estudio de su dinámica espacial y temporal refleja el esquema del funcionamiento del lago. Desafortunadamente, en general aún existe un gran desconocimiento de la dinámica de las comunidades acuáticas de los lagos tropicales, los cuales muestran grandes diferencias con los lagos templados que han sido objeto de mucho más estudio (Lewis, 1986a).

5. Objetivos y metas

A pesar de los numerosos trabajos que se han realizado sobre el lago Alchichica y entre los cuales se ha estudiado el fitoplancton, este es el primer estudio cuyo objetivo es reconocer la distribución vertical y la dinámica temporal de la composición, estructura y biomasa (i.e., concentración de clorofila “a” como una aproximación de la biomasa fitoplanctónica) del fitoplancton, así como los factores que la determinan, con especial énfasis en el desarrollo, establecimiento y desaparición del DCM, así como de la composición y estructura del ensamble que lo integra.

Para cumplir con el objetivo anterior se plantearon las siguientes metas:

1. Determinar y cuantificar las especies de fitoplancton, así como su variación en la vertical y su dinámica temporal.
2. Evaluar la concentración en la vertical y la dinámica temporal de la biomasa fitoplanctónica calculada como biovolumen así como clorofila “a”.
3. Evaluar las siguientes variables ambientales en la columna de agua: temperatura, oxígeno disuelto y radiación fotosintéticamente activa (PAR) con el fin de determinar la dinámica de la zona eufótica y la capa de mezcla del lago.
4. Reconocer el patrón de distribución vertical y temporal de los siguientes nutrientes: nitrógeno como amonio (N-NH_4^+), nitrógeno como nitratos (N-NO_3),

nitrógeno como nitritos (N-NO₂), fósforo soluble reactivo (PSR) y sílice soluble reactivo (SiSR).

5. Correlacionar en lo posible la dinámica del ensamble fitoplanctónico con la variación fisicoquímica del lago.

6. Área de estudio

Alchichica es un lago tropical, monomítico cálido (Alcocer *et al.*, 2000), que se encuentra a los 19° 24' N, 97° 24' O y 2,350 msnm en la Cuenca Oriental, en los límites de los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz, (Fig. 1). Presenta una forma semicircular con una profundidad máxima de 62 m y media de 40.9 m; el volumen de agua que almacena es de 94,214,080 m³ (Fig. 1) (Filonov *et al.*, 2006). Posee un perímetro de 5.06 km, con un área de 2.3 km². Alchichica es uno de los lagos naturales más profundos que se conocen en México (Escobar y Alcocer, 1983). La composición geológica de la cuenca incluye materiales como tezontle, pómez, material andesítico, depósitos cineríticos y piroclásticos, así como basalto (Reyes, 1979).

El clima característico de la región es árido con una evaporación anual de 1,690 mm y una precipitación menor de los 500 mm (Adame *et al.*, 2008). Los rangos de temperatura que se presentan en el área de estudio oscilan entre los -5.5 a 30 °C con un valor promedio de 12.9 °C (García, 1988).

El abastecimiento principal de la cuenca es el agua subterránea y de manera secundaria la lluvia. La conductividad eléctrica específica varía entre 12,676 y 13,727 μS cm⁻¹, valores propios de agua mineralizada (Lugo *et al.*, 1999). Es un lago hiposalino (8.5 g l⁻¹) y básico (pH 8.7-9.2), siendo los iones dominantes el sodio y el cloruro, aunque también son importantes los bicarbonatos y los carbonatos; la alcalinidad total es de 37 meq l⁻¹ (Oliva *et al.*, 2001; Alcocer *et al.*, 2000; Vilaclara *et al.*, 1993).

El lago presenta dos épocas bien delimitadas hidrodinámicamente: la de mezcla que se inicia a fines de diciembre o inicios de enero y persiste hasta marzo o abril (durante la estación fría y seca) y la de estratificación que se extiende al resto del año (de abril a diciembre) durante la estación caliente-lluviosa. Desde este momento y hasta fines de diciembre la columna de agua se encuentra dividida en tres zonas: epilimnion, metalimnion

e hipolimnion. Se reconocen tres periodos a lo largo de la estratificación: a) estratificación temprana (abril a junio) cuando el perfil de temperatura comienza a mostrar una termoclina superficial, b) la estratificación bien establecida (julio a septiembre), cuando la termoclina se encuentra bien desarrollada y c) la estratificación tardía, cuando la termoclina se vuelve angosta y se profundiza (octubre a diciembre) (Alcocer *et al.*, 2000).

Las concentraciones de clorofila “a” son generalmente bajas ($< 5 \mu\text{L}^{-1}$ en promedio) caracterizando al lago como oligotrófico (Adame *et al.*, 2008).



Figura 1. Área de estudio (Tomado de Google Earth).

7

7. Materiales y métodos

A) Trabajo de campo

Para determinar las características ambientales de la zona limnética durante el periodo de estudio (enero a diciembre de 2004) se realizaron perfiles verticales de oxígeno disuelto (exactitud $\pm 0.2 \text{ mg}^{-1}$), cada metro, con la ayuda de un equipo multiparamétrico de monitoreo de calidad de agua marca Hydrolab modelo DS4 acoplado a un sistema de almacenamiento de datos marca Hydrolab modelo SVR4. La distribución de la clorofila “a” (fluorescencia natural *in vivo*), la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y la temperatura en el perfil vertical se obtuvieron con una resolución temporal de un segundo, con ayuda de un perfilador de fluorescencia natural marca Biospherical modelo PNF-300.

Con los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto se calcularon el grosor de la capa de mezcla (Z_{MIX}) y con los de PAR la zona eufótica (Z_{EU}). Con los perfiles de fluorescencia natural se determinó la distribución vertical a escala fina de la biomasa fitoplanctónica y a través de su integración por unidad de área se reconoció la variación en la magnitud de ésta.

Para la identificación y cuantificación del fitoplancton en el perfil vertical, se tomó un total de 10 muestras en la parte más profunda del lago (62 m) (Fig. 1) con ayuda de una botella muestreadora marca UWITEC de 5 litros de capacidad. La determinación de las profundidades a las cuales se tomaron las muestras de fitoplancton estuvo en función de las clinas de temperatura, fluorescencia natural de la clorofila “a” y oxígeno disuelto con el fin de representar la heterogeneidad de la columna de agua. Del agua recolectada se obtuvieron alícuotas (500 ml) en botellas de plástico que fueron fijadas con aceto-lugol hasta obtener una tonalidad ámbar o café (Moreno, 2003).

A las mismas profundidades se tomaron 30 ml de muestra para la cuantificación de nutrimentos: nitrógeno como amonio ($N-NH_4^+$), nitrógeno como nitratos ($N-NO_3$), nitrógeno como nitritos ($N-NO_2$), fósforo soluble reactivo (PSR) y sílice soluble reactivo (SiSR). Las muestras fueron filtradas a través de filtros de membrana de $0.45 \mu m$ de apertura de poro y conservándolos en congelación hasta su análisis posterior en laboratorio.

B) Trabajo de laboratorio

La identificación del fitoplancton se realizó con un microscopio Carl Zeiss con óptica de contraste de fases. La selección del sistema de clasificación taxonómica se realizó de acuerdo a las obras de Komárek (2005), Round *et al.* (1990), Håkansson (2002) y Comas (1996).

En lo que respecta a la cuantificación del fitoplancton solo se consideraron a los organismos de talla grande ($> 2\mu m$, 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 ($\leq 2\mu m$) no fueron registradas. Para la cuantificación se utilizó el método de Utermöhl mediante cámaras de sedimentación con volúmenes de 50 a 100 ml, dependiendo de la concentración de organismos según fuera el caso, por un lapso mayor de 72 horas (Moreno,

2003; Wetzel y Likens, 1979). La cuantificación de las muestras se realizó con un microscopio Leica DMIL con aumentos de 10X a 63X con óptica de contraste de fases. Se contaron únicamente las células con contenido celular, considerando el número de campos, hasta totalizar 400 células, filamentos o colonias del organismo más abundante, según el caso, con este criterio el intervalo de confianza para el valor medio es de $\pm 10\%$ (Wetzel y Likens, 1979). El aumento para llevar a cabo la cuantificación se eligió de acuerdo al tamaño de las células. En caso de no haber contado con el número mínimo de células requeridas, se contó toda la cámara. El número de células por mililitro, se obtuvo con la fórmula indicada por APHA *et al.* (1985):

$$\text{No. de organismos/ml} = \frac{C \times A_t}{A_f \times F \times V}$$

donde:

C = Número de organismos contados

A_t = Área total del fondo de la cámara (mm²)

A_f = Área de un campo (mm²)

F = Número de campos contados

V = Volumen de la muestra (ml)

En lo concerniente a la determinación del biovolumen, se utilizó la reglilla del ocular del microscopio. Se midieron las dimensiones celulares requeridas de al menos 25 células de las especies fitoplanctónicas presentes por cada muestra revisada con el fin de 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 asimismo realizar una conversión a contenido de carbono biogénico (CB) (Smayda, 1978; Hansen, 1992; Snoeijs, 1994), lo cual facilita

estimar los concentración 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:

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

de donde:

CB = cantidad de carbono por célula (pg)

V= volumen celular (μm^3)

0.1204 y 1.051 son constantes para el fitoplancton de agua dulce.

En lo concerniente a la cuantificación de la concentración de la clorofila “a” mediante el uso del perfilador de fluorescencia, los registros obtenidos en campo se calcularon con base en la formula de Chamberlain *et al.* (1990). Por otro lado, la extracción de clorofila “a” se realizó mediante el método EPA 445.0 (Arar y Collins, 1997), utilizando un filtro de fibra de vidrio Whatman tipo GF/F de apertura de poro nominal 0.7 μm y acetona al 90% como solvente de extracción. La concentración de clorofila “a” se leyó en un fluorómetro digital marca Turner Designs modelo 10-AU. La cantidad de muestra de donde se extrajo la concentración de clorofila “a” varió entre meses de muestreo.

El cálculo de la concentración de clorofila “a” se realizó con la ecuación de Arar y Collins (1997):

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

donde:

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

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

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

FD = Factor de dilución

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

Los nutrientes fueron analizados con la colaboración del Hidrobiólogo Sergio Castillo en un autoanalyzer de flujo segmentado (FSA) Marca Skalar Sanplus System, el cual permitió manejar un gran número de muestras y tratar cada una de ellas de la misma manera dentro de condiciones de operación estrictamente prescritas y controladas. Las condiciones en las cuales se trataron las muestras, así como las técnicas seguidas en laboratorio se describen en el trabajo de Sánchez (2006).

Para realizar el cálculo del coeficiente de Redfield y sus gráficos resultantes se siguieron las recomendaciones de Xu *et al.* (2008), utilizando los valores promedio por profundidad del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en la capa de mezcla. Los gráficos de la relación Si:P así como N:P indican cual nutriente es potencialmente limitante para el crecimiento fitoplanctónico; los datos graficados en el cuadrante superior e inferior izquierdo indican una limitación por nitrógeno, el cuadrante superior derecho indica una limitación por fósforo y la limitación por sílice se observa en el cuadrante inferior izquierdo. El cuadrante con más datos indica la mayor frecuencia de un nutriente de ser limitante.

La dinámica vertical y temporal de temperatura, oxígeno disuelto y nutrientes se representó a través de diagramas profundidad-tiempo, los cuales son los más utilizados en estudios limnológicos por que permiten apreciar mejor el comportamiento de las variables de estudio. Para lo anterior se utilizó el programa Surfer versión 8, aplicando el método de interpolación de Kriging con base en días julianos, esto es, con base en un calendario de 365 días, por lo que se asignó el número real al día de muestreo. Adicionalmente, se hicieron gráficas de temperatura y clorofila “a” utilizando el programa Sigma Plot versión 10.0.

Para las gráficas de radiación fotosintéticamente activa (PAR) se tomaron en cuenta las siguientes consideraciones:

1. Se eliminaron todos los registros con valores de -999 ya que son indicativos de contraste fuera del intervalo de medición del equipo, ya sea al inicio o al final del perfil.
2. Se eliminaron los seis metros superficiales de registros debido a que la radiación solar se refleja (“backscatter”) o dispersa debido a la presencia de olas y partículas.

De esta forma, la radiación solar roja que se refleja o dispersa en las capas superficiales es igual a la luz roja proveniente de la fluorescencia de la clorofila “a”, por lo que la concentración de esta última es sobreestimada. Los algoritmos de la fluorescencia natural empleados por el software del equipo para el cálculo de la concentración de clorofila “a” asumen que todo el flujo de luz roja que se dirige hacia arriba proviene de la fluorescencia de la clorofila “a”. Cerca de la superficie del agua (los primeros 6 m en aguas transparentes), este supuesto no es correcto debido a la dispersión (“backscatter”) de la longitud de onda roja (Kiefer *et al.*, 1989).

3. Se eliminaron los valores de concentración de clorofila “a” en la porción inferior de la columna de agua cuando los valores correspondientes de PAR a esa profundidad eran inferiores a $0.1 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. (valor por debajo de la capacidad de fotosintetizar de la clorofila “a”), el algoritmo de cálculo de la clorofila “a” que utiliza el PNF-300 hace que los valores se disparen (“blow up”).
4. Es importante aclarar que el PNF-300 mide la fluorescencia natural de la clorofila “a” y estos registros solo son posibles hasta la profundidad a la que llega la radiación solar (i.e., Z_{EU}). Por lo anterior, la integración de la concentración de clorofila por unidad de área se realizó hasta una profundidad de 40 m en promedio y no hasta los 62 m que es la profundidad máxima del lago.
5. El valor superficial (SPAR) teórico de la PAR se calculó con base a una línea de tendencia exponencial en hoja cálculo Excel versión 1993. El valor de la PAR en superficie es necesario para obtener el 1% de la PAR superficial, valor que delimita la base de la zona fótica.

Se elaboró una gráfica bivariada de frecuencia de aparición versus abundancia de cada especie, con la cual se clasificaron las especies como: dominantes (alta frecuencia y abundancia), temporales (baja frecuencia y alta abundancia), constantes (alta frecuencia y baja abundancia) y raras (baja frecuencia y abundancia). Para realizar esta gráfica se homogenizaron los datos de la abundancia del fitoplancton transformándolos mediante la fórmula $\log_{10}(n + 1)$.

Se llevó a cabo un análisis de U de Mann-Whitney para determinar si existían diferencias significativas de las variables ambientales, la abundancia y biomasa fitoplanctónica en las diferentes épocas y estratos del lago Alchichica. La asociación entre la abundancia y biomasa fitoplanctónica con las variables ambientales se realizó mediante un análisis de correlación, utilizando el programa estadístico SPSS v. 13.0 y Spearman como coeficiente de correlación.

8. Resultados

Temperatura

Alchichica exhibe un régimen térmico correspondiente al monomítico cálido, con un periodo de circulación o mezcla que abarcó los meses de enero a marzo/abril y otro de estratificación que va de marzo/abril a diciembre. La temperatura promedio anual fue de $15.6 \pm 1.68^{\circ}\text{C}$; la temperatura máxima se determinó en el mes de agosto en superficie con 20.34°C , mientras que la mínima se cuantificó en febrero a partir de los 47 m de profundidad con 14.31°C .

La época de circulación se caracterizó por mostrar una temperatura homogénea en la vertical ($14.71 \pm 0.66^{\circ}\text{C}$). A finales de marzo y principios de abril se empieza a distinguir una estratificación incipiente (temprana) en el lago, durante la cual la temperatura promedio fue de $15.86 \pm 1.82^{\circ}\text{C}$. En los meses de julio a septiembre se observó el periodo de estratificación bien establecida. Durante estos meses la temperatura promedio fue de $16.4 \pm 2.07^{\circ}\text{C}$. De septiembre a diciembre se observó la estratificación tardía con una temperatura casi homogénea en la vertical ($15.67 \pm 1.12^{\circ}\text{C}$) debido a que la termoclina se angosta y profundiza hasta casi desaparecer (Figs. 2, 3 y 15); a pesar de lo anterior el lago permaneció estratificado. El análisis de Mann-Whitney mostró diferencias significativas ($U= 582, p= 0$) entre los valores de temperatura de la época de mezcla y estratificación.

Epilimnion

El epilimnion se presentó desde finales de marzo y hasta diciembre. La temperatura promedio anual fue de $18.16 \pm 1.35^{\circ}\text{C}$. Se observaron variaciones en su grosor y temperatura a lo largo del año. Durante la estratificación temprana, la base del epilimnion se encontró a los 5 metros de profundidad y mostró una temperatura promedio de $19.04 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$. Durante la estratificación bien establecida la base del epilimnion se profundizó gradualmente hasta alcanzar los 20 m de profundidad y se determinó una temperatura promedio de $19 \pm 0.44^{\circ}\text{C}$. Para la estratificación tardía la base del epilimnion alcanzó los 42 m de profundidad y una temperatura promedio de $16.3 \pm 1.9^{\circ}\text{C}$ (Figs. 2, 3 y 15).

Metalimnion

La profundidad y grosor del metalimnion variaron a lo largo del año. Durante la estratificación temprana el tope del metalimnion se encontró entre los 5 y 11 m de profundidad mientras que la base se observó entre los 28 y 30 m. En cuanto a la estratificación bien establecida el tope del metalimnion se cuantificó entre los 17 y poco más de 20 m de profundidad mientras que la base se profundiza hasta los 36 m. Para la parte restante del año (estratificación tardía) el metalimnion se adelgaza ubicándose el tope entre los 25 y 42 m y la base desde los 32 hasta los 44 m de profundidad.

La temperatura del metalimnion osciló entre los 14.6°C como mínimo y 19.3°C como máximo, el promedio se determinó en $16.42 \pm 1.33^{\circ}\text{C}$. En la estratificación temprana el metalimnion presentó una temperatura de $16.57 \pm 1.31^{\circ}\text{C}$, en la estratificación establecida la temperatura fue de $16.54 \pm 1.41^{\circ}\text{C}$ y finalmente en la estratificación tardía la temperatura del metalimnion fue de $15.37 \pm 0.66^{\circ}\text{C}$ (Figs. 2, 3 y 15).

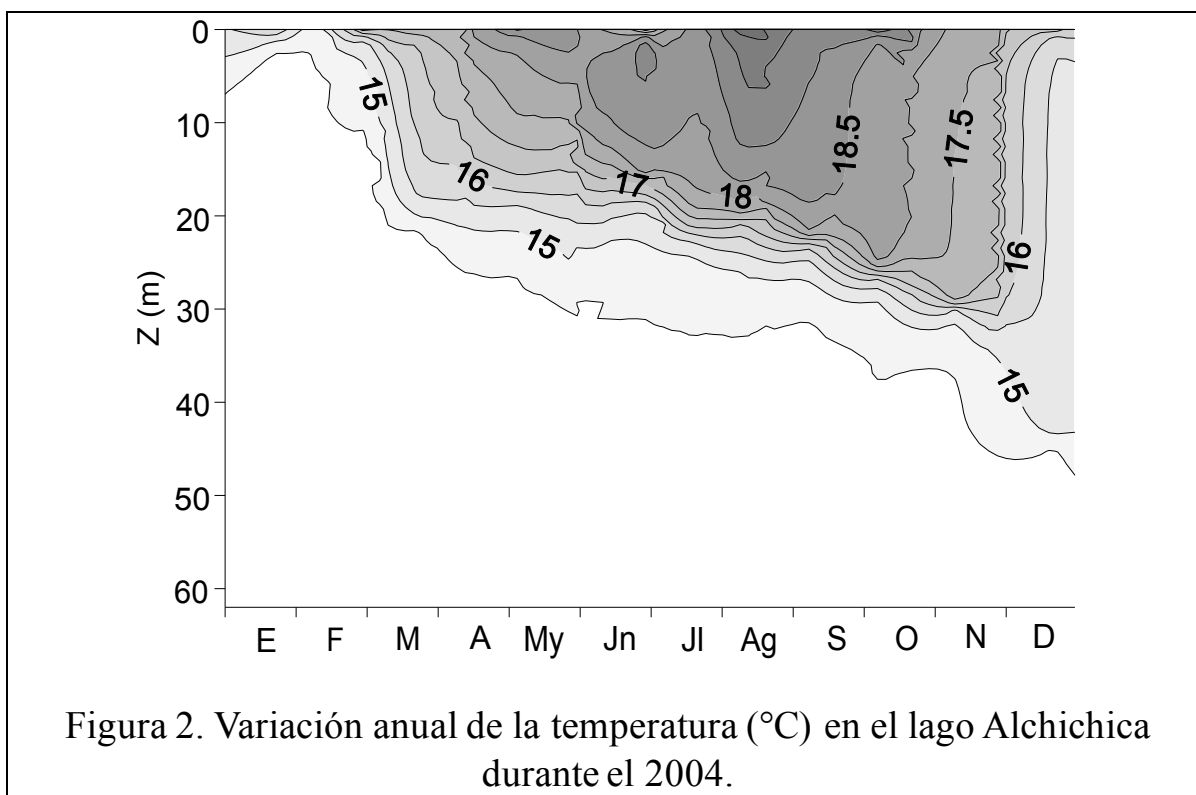
Hipolimnion

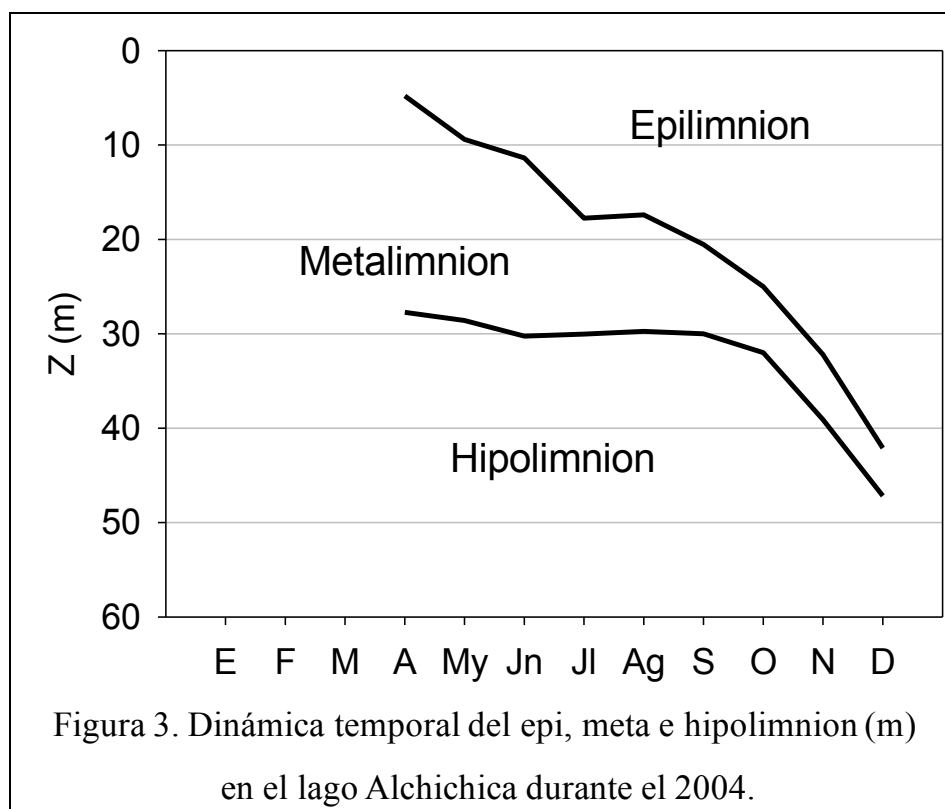
Durante la estratificación temprana el tope del hipolimnion se encontró entre los 28 y 30 m de profundidad, para la estratificación bien establecida el tope del hipolimnion alcanzó los 30 metros y durante la estratificación tardía hasta los 47 m de profundidad.

La temperatura promedio anual del hipolimnion fue de $14.47 \pm 0.09^\circ\text{C}$. Durante la estratificación temprana el hipolimnion mostró valores de $14.45 \pm 0.82^\circ\text{C}$, en la estratificación bien establecida se cuantificaron valores de $14.49 \pm 0.103^\circ\text{C}$ y para la estratificación tardía la temperatura se encontró en $14.49 \pm 0.07^\circ\text{C}$. Con base en estos resultados promedio, se puede mencionar que la temperatura del hipolimnion permanece prácticamente homogénea a lo largo de todo el año (Figs. 2, 3 y 15).

Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de temperatura del epilimnion y el metalimnion ($U= 158, p= 0$), el epilimnion y el hipolimnion ($U= 630, p= 0$) así como el metalimnion y el hipolimnion ($U= 500, p= 0$).

15





Oxígeno disuelto

La concentración de oxígeno disuelto encontrada durante el periodo de estudio varió en un intervalo amplio, desde valores debajo del límite de detección ($< 1 \text{ mg OD L}^{-1}$, 0%sat) hasta de sobresaturación ($10.04 \text{ mg OD L}^{-1}$, máximo 149.5%sat), siendo el promedio anual $4.57 \pm 2.5 \text{ mg OD L}^{-1}$ ($64.6 \pm 36.1\%$ sat). Se presentaron condiciones de anoxia en el hipolimnion en el periodo de junio a diciembre y de sobresaturación en los primeros 10 m del epilimnion de marzo a agosto.

En el periodo de circulación se cuantificaron concentraciones elevadas y más o menos homogéneas en la columna de agua ($77 \pm 16.4\%$ sat). Al finalizar el periodo de circulación, durante la estratificación la concentración promedio de la saturación de oxígeno disuelto disminuye ligeramente ($61.8 \pm 39.4 \%$ sat) (Fig. 4). El análisis de Mann-Whitney mostró diferencias significativas ($U= 820$, $p= 0$) entre los valores de oxígeno disuelto de la época de mezcla y estratificación.

Epilimnion

El valor promedio de la concentración de oxígeno disuelto determinada en el epilimnion fue de $93.4 \pm 14.9\%$ sat. Durante la estratificación temprana el porcentaje de saturación de oxígeno fue el más elevado del ciclo de estudio, alcanzando los $110.24 \pm 12.8\%$ sat, esta concentración de oxígeno disminuye gradualmente conforme el epilimnion se profundiza, para la estratificación bien establecida se cuantificó $100 \pm 5.6\%$ sat de oxígeno disuelto y para la estratificación tardía solo se presentó $85 \pm 13\%$ sat de oxígeno disuelto (Fig. 4).

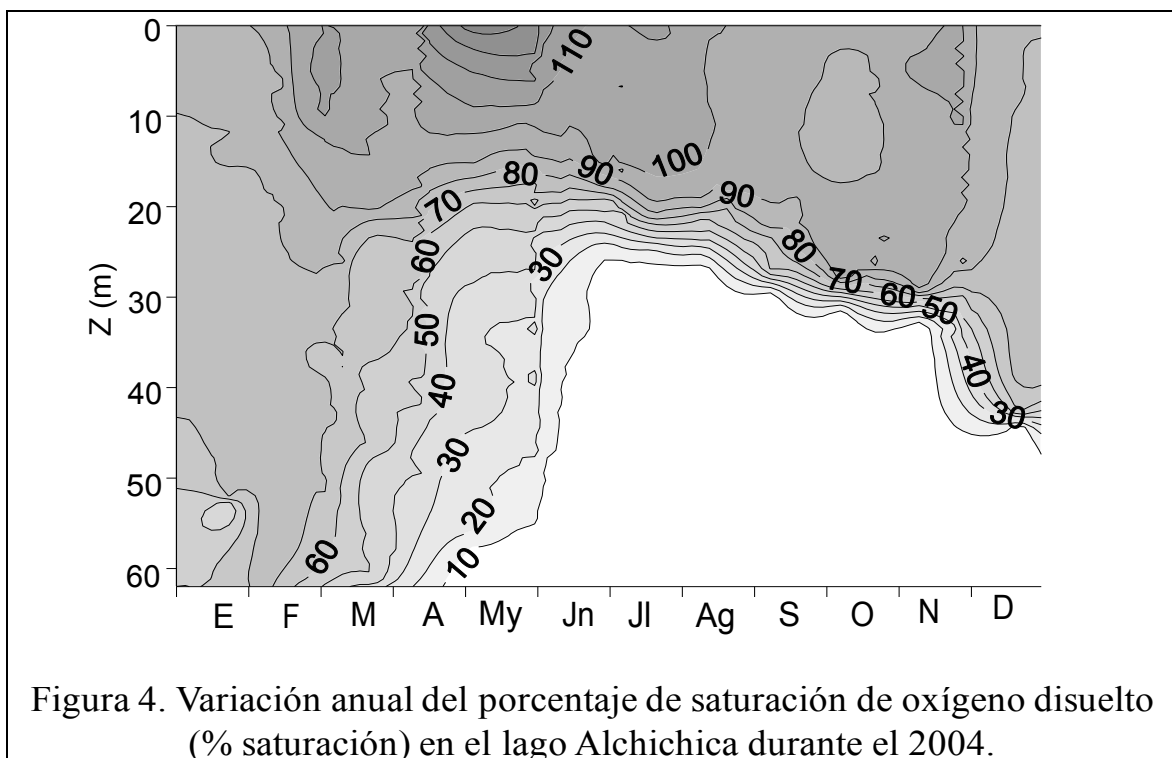
Metalimnion

En cuanto al metalimnion, se cuantificó un valor promedio de $54 \pm 38\%$ sat de oxígeno disuelto. El valor de este parámetro presentó un comportamiento similar que el epilimnion, donde el valor promedio máximo ($69.51 \pm 31.7\%$ sat) se determinó en la estratificación temprana y conforme avanza el año su valor promedio decrece, presentándose $43 \pm 37.2\%$ sat durante la estratificación bien establecida y $26.52 \pm 36.7\%$ sat para la estratificación tardía (Fig. 4).

Hipolimnion

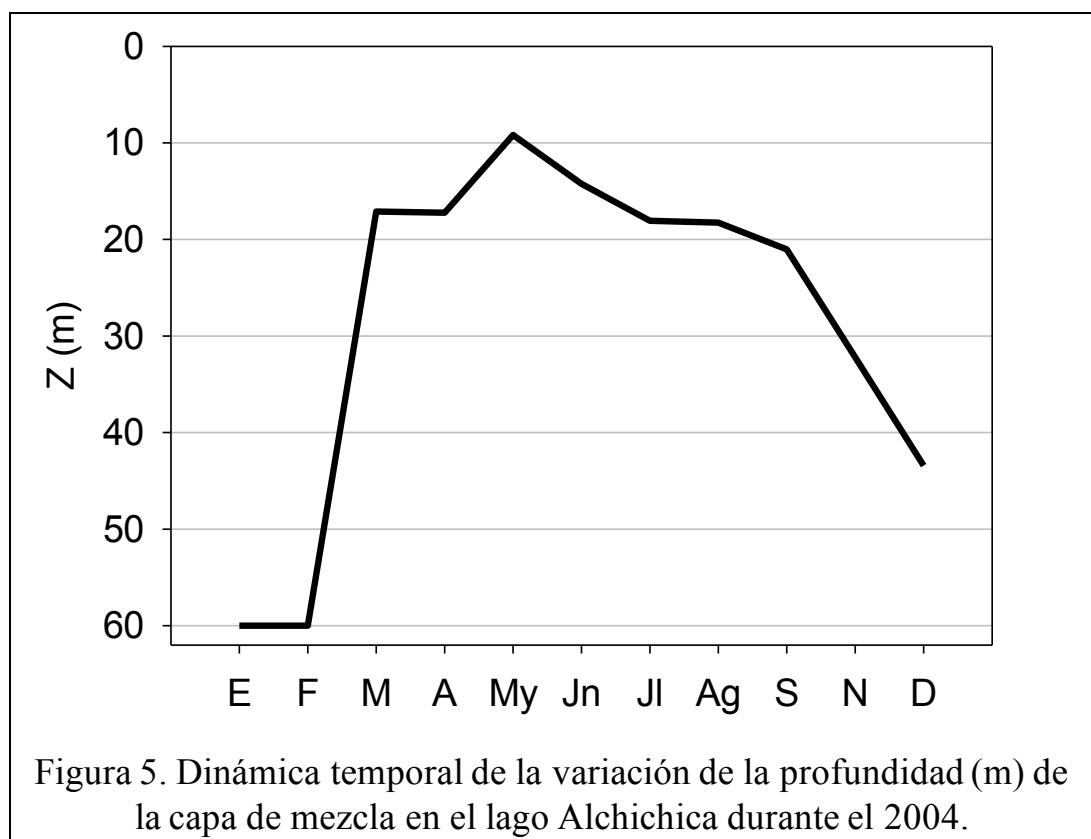
Para el hipolimnion tal y como se esperaba, se determinaron las concentraciones más bajas del porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, cuantificándose un valor promedio de $19.74 \pm 22.45\%$ sat. En la estratificación temprana se presentó el mayor valor promedio de oxígeno disuelto ($32 \pm 21.4\%$ sat) y conforme avanza la estratificación el contenido de oxígeno disuelto disminuye, presentándose 0% sat durante la estratificación bien establecida y $2.06 \pm 0.22\%$ sat para la estratificación tardía (Fig. 4).

Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de oxígeno disuelto del epilimnion y el metalimnion ($U= 164, p= 0$), el epilimnion y el hipolimnion ($U= 520, p= 0$) así como el metalimnion y el hipolimnion ($U= 127, p= 0$).



Capa de mezcla (Z_{MIX})

La capa de mezcla (Z_{MIX}) varió entre los 5 m y los 62 m (Fig. 5), es decir, abarcando toda la columna de agua cuando el lago se encontró circulando; el promedio anual fue de 30.98 ± 21.6 m. De enero y hasta principios de marzo la Z_{MIX} alcanzó su máximo grosor (62 m de profundidad). En cuanto el lago comenzó a estratificarse, el epilimnion se constituyó en la Z_{MIX} la cual disminuyó bruscamente hasta alcanzar a principios de abril su menor grosor (5 m) de todo el ciclo. A partir de esta fecha la Z_{MIX} comenzó a profundizarse hasta el mes de diciembre donde la capa alcanzó una profundidad considerable (43 m), justo antes de la mezcla.



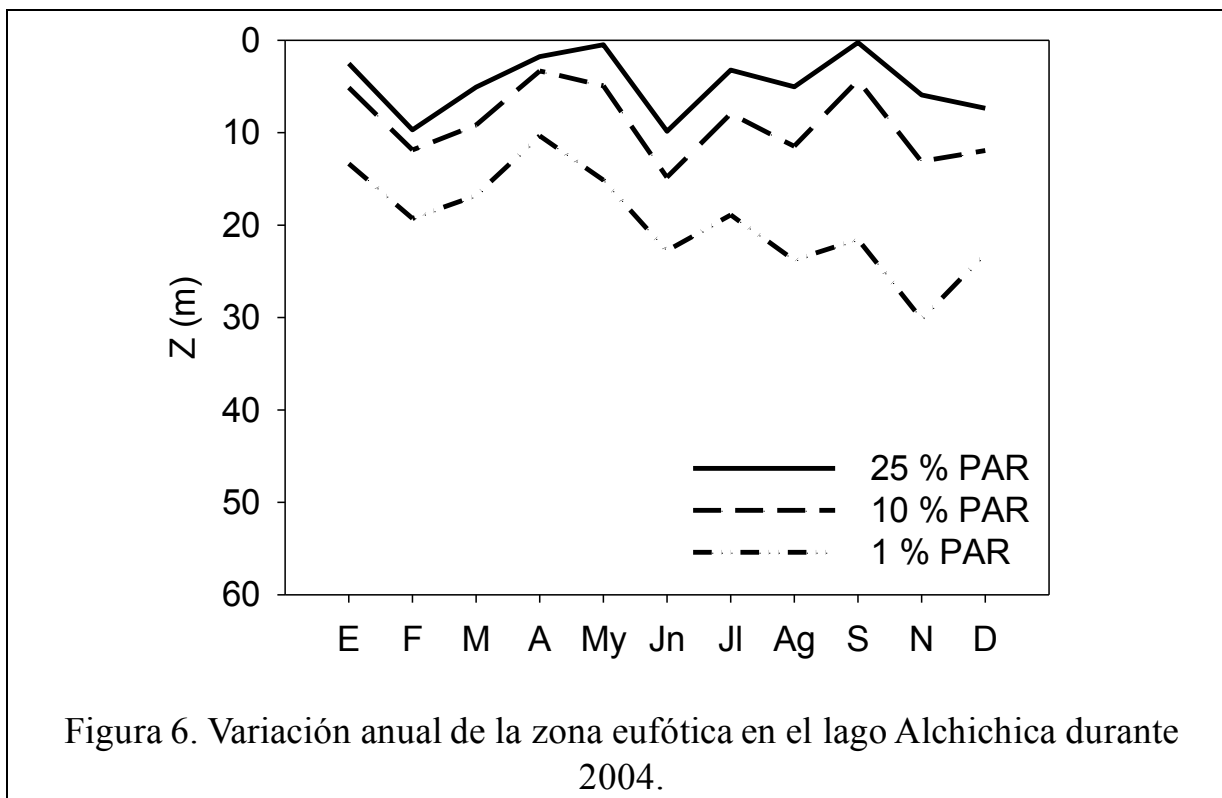
Zona eufótica (Z_{EU})

La capa eufótica ($Z_{EU} = 1\%$ del PAR superficial) alcanzó hasta un máximo de 30 m de profundidad en el mes de noviembre, mientras que en abril se cuantificó el valor mínimo (10.33 m), siendo el promedio anual de 13.63 ± 5.4 m. Durante la época de circulación la Z_{EU} fue de 19.3 m como máximo cuantificándose un promedio de 11.41 ± 3.6 m. Para la estratificación temprana la Z_{EU} penetró hasta los 23 m de profundidad con un promedio de 12.06 ± 4.56 , cabe mencionar que a comienzos de esta época del año (abril) se registró la Z_{EU} con 10 m de profundidad, asociada a la presencia de un florecimiento de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia spumigena* la cual por encontrarse flotando cerca de la superficie, disminuye la penetración de la radiación solar.

Con respecto a la estratificación bien establecida la Z_{EU} llegó hasta los 24 m de profundidad con un valor promedio de 13.66 ± 4.73 . La mayor profundidad a la que la luz penetró se determinó durante la estratificación tardía, ya que se registró la Z_{EU} a los 30.15 m de profundidad con un valor promedio de 16.66 ± 6.53 m.

Con base en la Z_{EU} se reconocieron dos fases en el lago Alchichica: fase de aguas claras y fase de aguas turbias. La fase de aguas turbias se generó por un aumento de la biomasa fitoplanctónica (turbidez biogénica) asociada a un incremento en la producción primaria. En el presente estudio la fase de aguas turbias se registró desde principios de la circulación (enero) hasta mediados de la estratificación (mayo) temprana, cuando se presentan los dos florecimientos fitoplanctónicos, el de diatomeas invernal y el de la cianobacteria durante la primavera.

Durante la fase de aguas claras, la zona eufótica aumentó debido a la disminución de la biomasa fitoplanctónica. La fase de aguas claras abarcó de finales de la estratificación temprana (junio) hasta el final de la estratificación bien establecida; en diciembre la Z_{EU} comienza a disminuir nuevamente por el incremento del crecimiento fitoplanctónico asociado al aumento de la capa de mezcla por la cercanía de la mezcla (Figs. 6 y 16).



Nutrientes

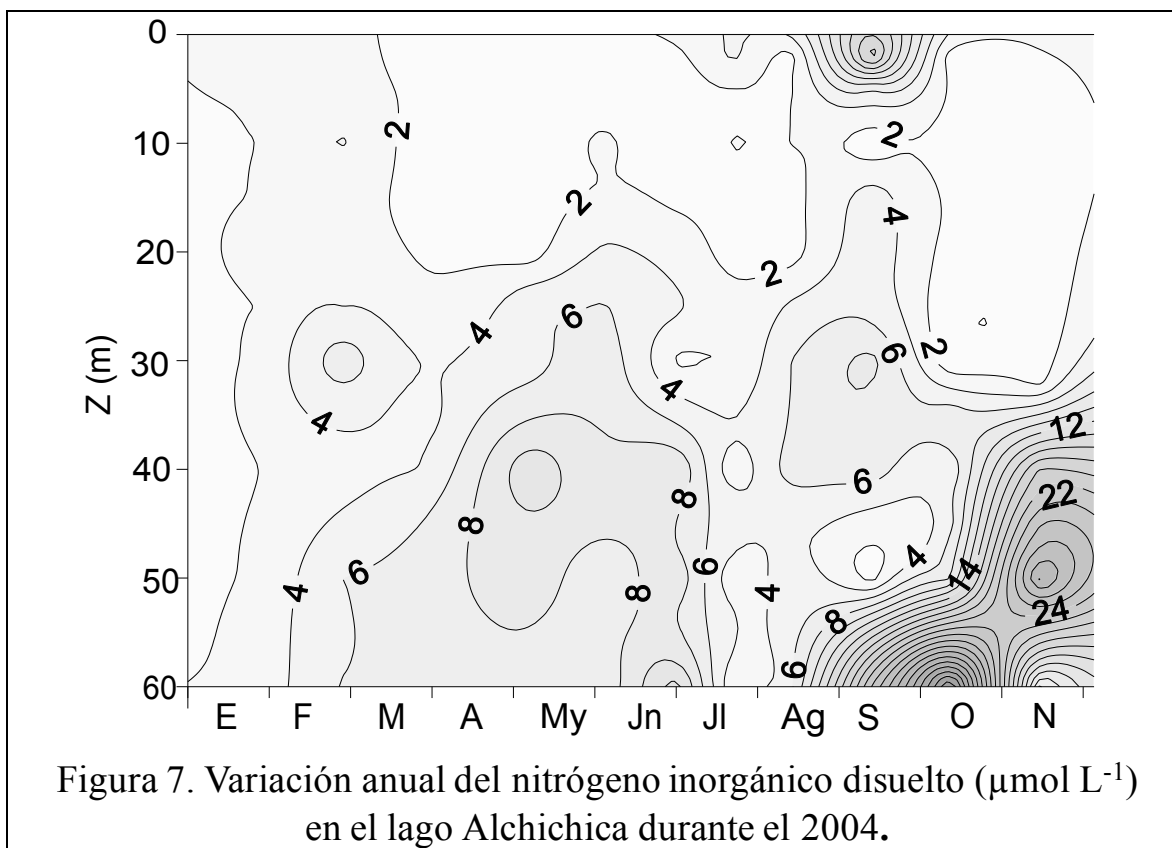
Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID: $N-NO_2^- + N-NO_3^- + N-NH_4^+$)

La concentración de NID en el lago Alchichica fue de entre 0.41 y $46.81 \mu\text{mol L}^{-1}$ ambos valores registrados en el mes de octubre en la capa de mezcla y el hipolimnion, respectivamente; el promedio anual fue de $4.93 \pm 6.62 \mu\text{mol L}^{-1}$.

Para la época de circulación los valores de NID oscilaron entre los $3.22 \pm 1.71 \mu\text{mol L}^{-1}$ distribuidos de manera homogénea en la columna de agua. Al finalizar este periodo e iniciar la época de estratificación el valor promedio de este nutriente se incrementa hasta los $5.6 \pm 7.62 \mu\text{mol L}^{-1}$. El incremento de este nutriente se da de forma gradual conforme finaliza el año, ya que durante la estratificación temprana se registraron valores de $4.45 \pm 3.71 \mu\text{mol L}^{-1}$, incrementándose ligeramente para la estratificación establecida hasta los $4.8 \pm 5.41 \mu\text{mol L}^{-1}$ y aún más para la estratificación tardía hasta alcanzar el valor máximo ($8.41 \pm 12.8 \mu\text{mol L}^{-1}$) de la estratificación.

El comportamiento que presentó este nutrimento en la vertical fue conforme aumentaba la profundidad (Fig. 7), ya que en el epilimnion se determinaron valores promedio de $2.83 \pm 4.53 \mu\text{mol L}^{-1}$, aumentando significativamente para el metalimnion hasta los $4.90 \pm 4.95 \mu\text{mol L}^{-1}$ y aún más para el hipolimnion ($10.8 \pm 11.14 \mu\text{mol L}^{-1}$) en donde se registró el valor máximo.

A lo largo del periodo de estratificación, la concentración de NID se incrementó, particularmente en el hipolimnion (Fig. 7 y Tabla 1). Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de nitrógeno inorgánico disuelto del epilimnion y el hipolimnion ($U= 640, p= 0$) así como el metalimnion y el hipolimnion ($U= 106, p= 0$).



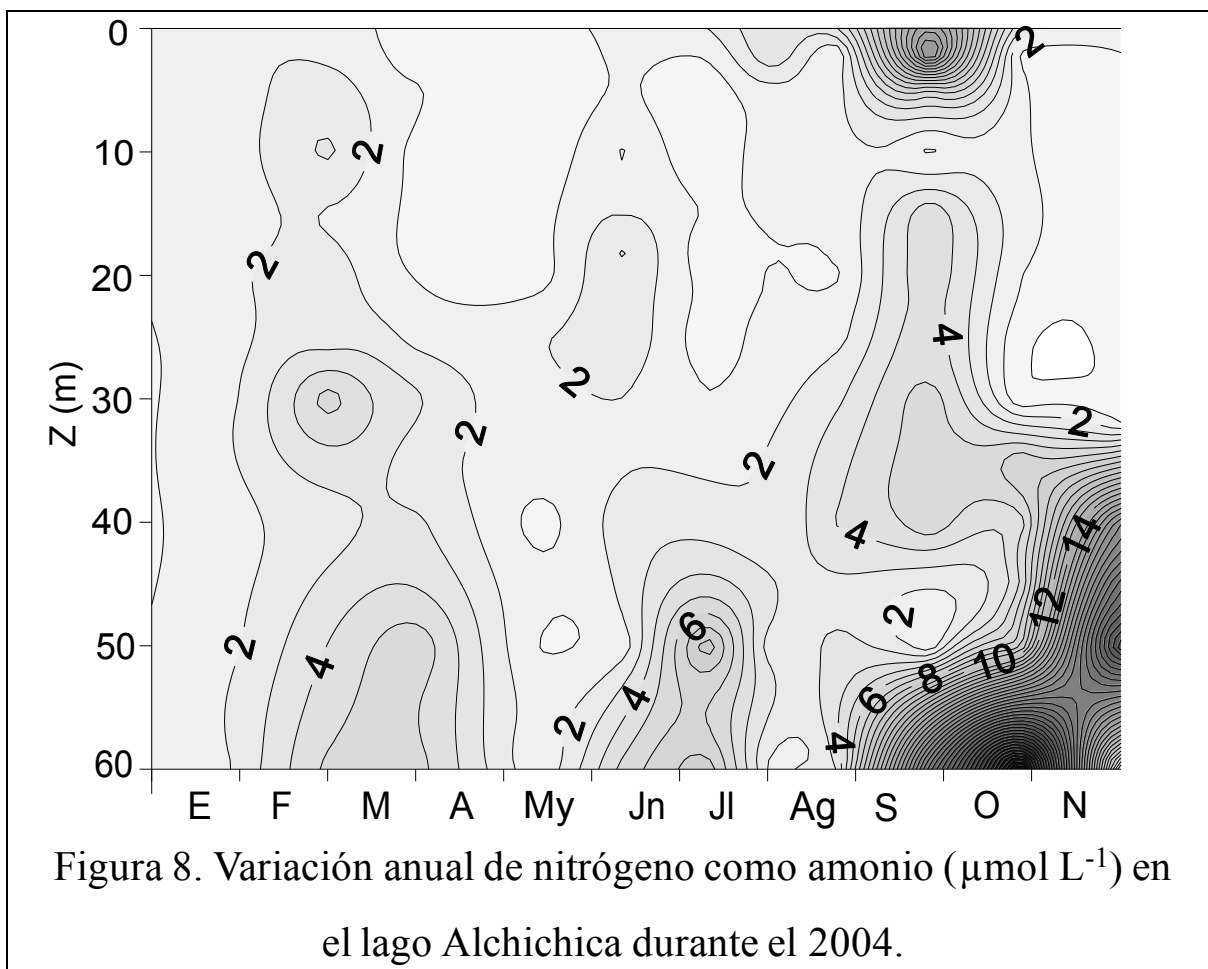
Nitrógeno como Amonio (N-NH₄⁺)

La concentración de nitrógeno como amonio (N-NH₄⁺) en el lago Alchichica osciló entre 0.05 (abril) y 46.45 (octubre) $\mu\text{mol L}^{-1}$, siendo el promedio anual de $3.68 \pm 6.54 \mu\text{mol L}^{-1}$.

Durante la época de circulación se determinaron valores de $2.38 \pm 1.48 \mu\text{mol L}^{-1}$ de nitrógeno como amonio, distribuidos de manera homogénea a lo largo de la columna de agua. Al finalizar el periodo de circulación la concentración promedio de este nutrimento se incrementa, alcanzado $4.16 \pm 7.6 \mu\text{mol L}^{-1}$ durante la estratificación de lago. De manera general se puede mencionar que al finalizar el año el valor de este nutrimento se incrementa, ya que durante la estratificación temprana se cuantificaron valores de $1.83 \pm 2.07 \mu\text{mol L}^{-1}$, $3.94 \pm 5.34 \mu\text{mol L}^{-1}$ para la estratificación establecida y $8 \pm 12.81 \mu\text{mol L}^{-1}$ para la estratificación tardía.

Durante el periodo de estratificación, los valores de este nutrimento se incrementan conforme a la profundidad; en el epilimnion se cuantificó un valor promedio bajo ($2.83 \pm 4.5 \mu\text{mol L}^{-1}$), incrementándose en el metalimnion ($4.90 \pm 4.95 \mu\text{mol L}^{-1}$) para posteriormente presentarse la concentración máxima de este nutrimento ($10.8 \pm 11.14 \mu\text{mol L}^{-1}$) en el hipolimnion. Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de nitrógeno como amonio, del epilimnion y el hipolimnion ($U= 154, p= 0$) así como el metalimnion y el hipolimnion ($U= 147, p= 0.002$).

A lo largo de la estratificación la concentración de este nutrimento fue aumentando conforme a la columna de agua, ya que en el hipolimnion se alcanzaron máximos valores durante la estratificación tardía (Fig. 8, Tabla 1).



24

Nitrógeno como Nitratos (N-NO_3^-)

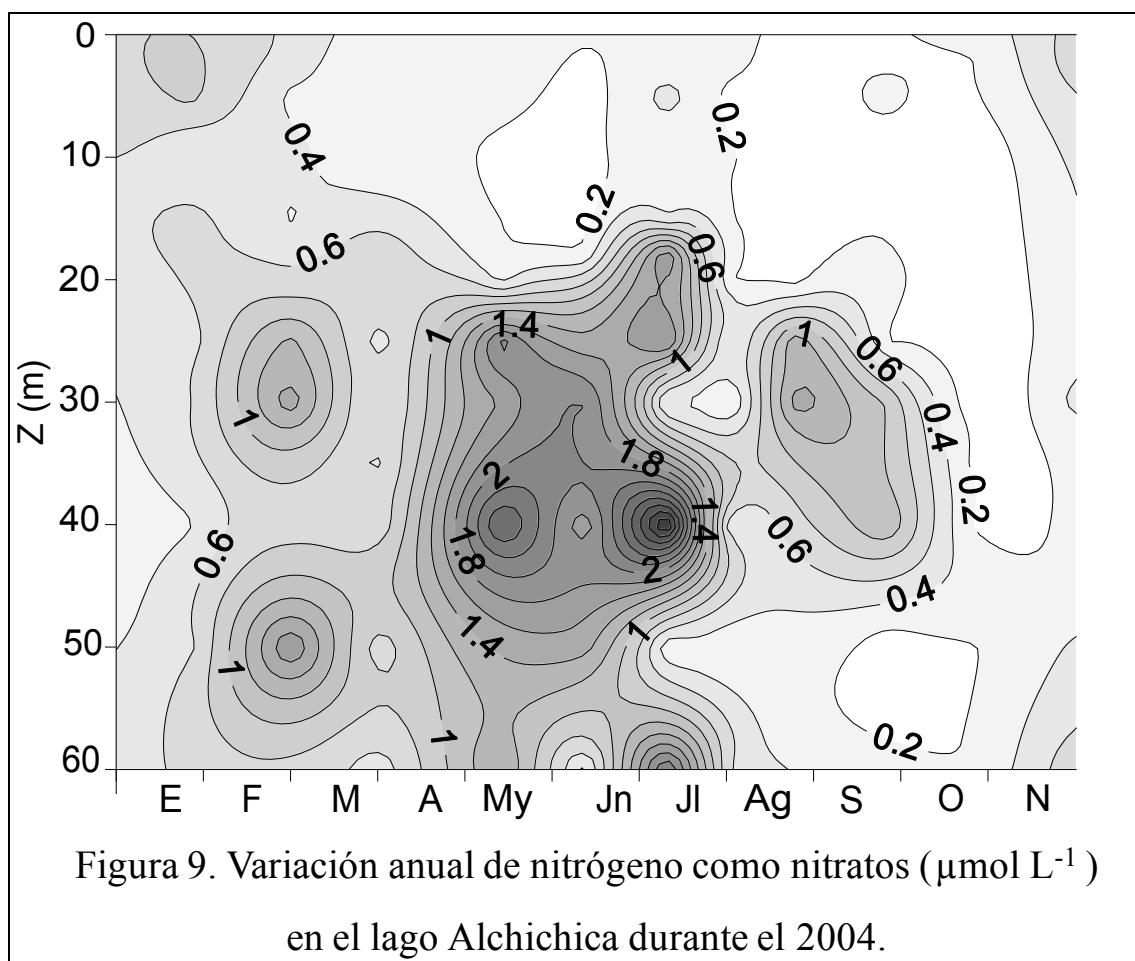
Los valores de nitrógeno como nitratos (N-NO_3^-) en el lago Alchichica oscilaron entre los 0.03 (epilimnion del mes de octubre) y 3.5 (hipolimnion del mes de junio) $\mu\text{mol L}^{-1}$; el promedio anual fue de $0.61 \pm 0.61 \mu\text{mol L}^{-1}$.

En la época de circulación la concentración de nitratos fue de $0.65 \pm 0.34 \mu\text{mol L}^{-1}$, distribuidos de manera homogénea a lo largo de la columna de agua.

Durante la estratificación del lago se cuantificó un valor promedio ($0.6 \pm 0.7 \mu\text{mol L}^{-1}$) ligeramente inferior a la circulación. El análisis de Mann-Whitney mostró diferencias significativas ($U= 688, p= 0.001$) entre los valores de nitrógeno como nitratos de la época de mezcla y estratificación.

La concentración de este nutrimento de a lo largo del año fue disminuyendo de forma gradual, ya que durante la estratificación temprana se cuantificaron valores de $1 \pm 0.92 \mu\text{mol L}^{-1}$, disminuyendo de forma considerable para la estratificación establecida ($0.4 \pm 0.37 \mu\text{mol L}^{-1}$) y aún más para la estratificación tardía ($0.3 \pm 0.2 \mu\text{mol L}^{-1}$).

Así mismo durante la estratificación se observó un incremento de este nutrimento de manera vertical, ya que en epilimnion se cuantificó un valor promedio de $0.24 \pm 0.14 \mu\text{mol L}^{-1}$, incrementándose ligeramente en el metalimnion ($0.78 \pm 0.71 \mu\text{mol L}^{-1}$) para presentarse el máximo ($0.93 \pm 0.93 \mu\text{mol L}^{-1}$) en el hipolimnion (Fig. 9 y Tabla 1). Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de nitrógeno como nitratos, del epilimnion y el hipolimnion ($U= 179, p= 0$).

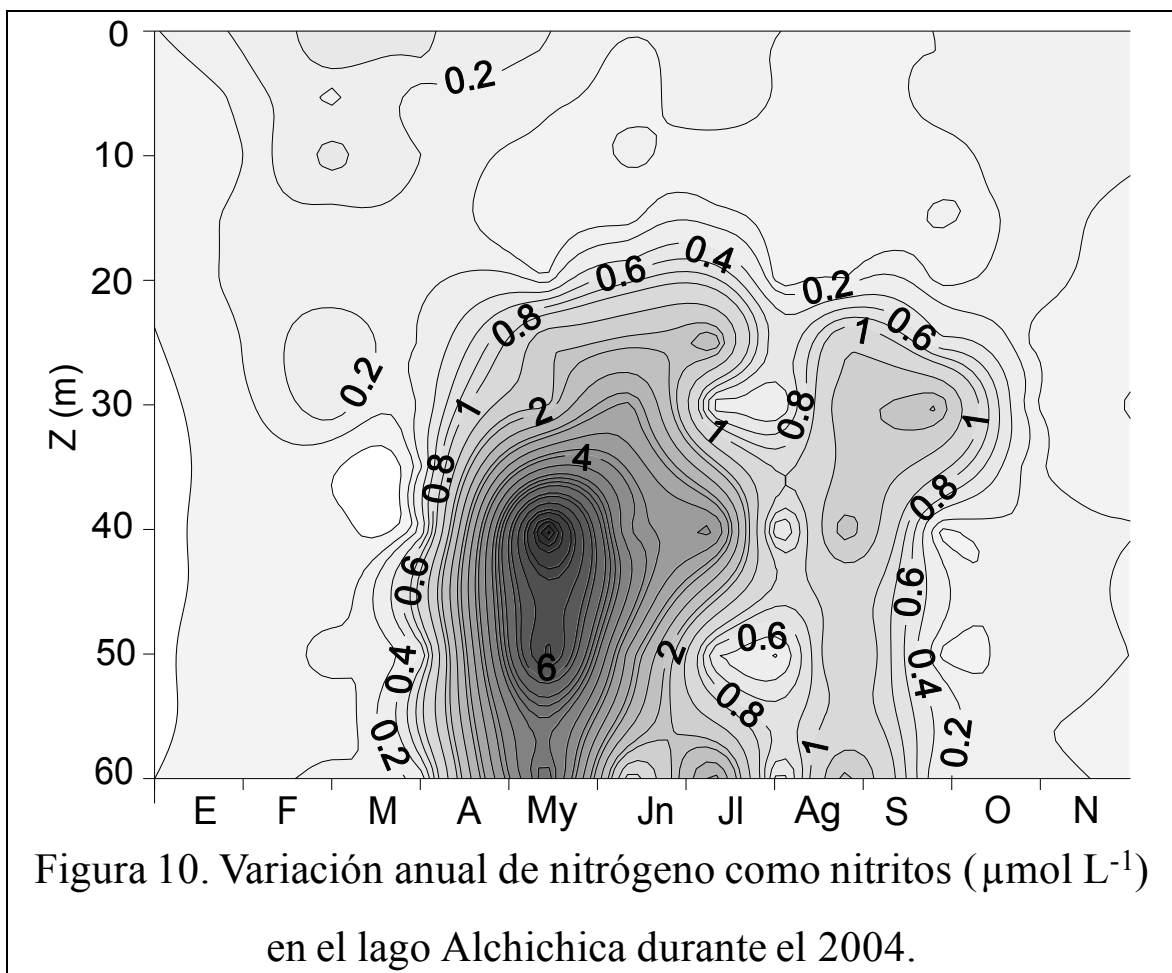


Nitrógeno como Nitritos (N-NO₂⁻)

La concentración de nitrógeno como nitritos (N-NO₂⁻) determinada en el lago Alchichica se encontró entre 0.03 (julio) y 8.20 (abril) $\mu\text{mol L}^{-1}$. Por su parte el promedio anual se cuantificó en $0.64 \pm 1.33 \mu\text{mol L}^{-1}$.

El valor promedio de este nutriente durante la época de circulación fue de $0.19 \pm 0.13 \mu\text{mol L}^{-1}$, los cuales se distribuyeron de manera homogénea en la columna de agua. El valor promedio de este nutriente se incrementó de manera significativa durante la estratificación ($0.81 \pm 1.53 \mu\text{mol L}^{-1}$). Durante la estratificación la concentración de este nutriente va disminuyendo de forma gradual conforme se acerca el final del año, cuantificándose valores de $1.63 \pm 2.2 \mu\text{mol L}^{-1}$ para la estratificación temprana disminuyendo de forma significativa para la estratificación establecida ($0.46 \pm 0.68 \mu\text{mol L}^{-1}$) y aún más para la estratificación tardía ($0.12 \pm 0.035 \mu\text{mol L}^{-1}$).

Durante esta época del año la concentración de este nutriente en la vertical mostró un aumento conforme se profundizaban las capas de agua, ya que para el epilimnion se cuantificó un valor de $0.10 \pm 0.034 \mu\text{mol L}^{-1}$, mientras que en el metalimnion se registró $0.77 \pm 0.9 \mu\text{mol L}^{-1}$ y $2.03 \pm 2.44 \mu\text{mol L}^{-1}$ para el hipolimnion, siendo éste último valor el máximo de este nutriente (Fig. 10 y Tabla 1). Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de nitrógeno como nitritos del epilimnion y el metalimnion ($U= 150, p= 0$), el epilimnion y el hipolimnion ($U= 124, p= 0$) así como el metalimnion y el hipolimnion ($U= 123, p= 0$).



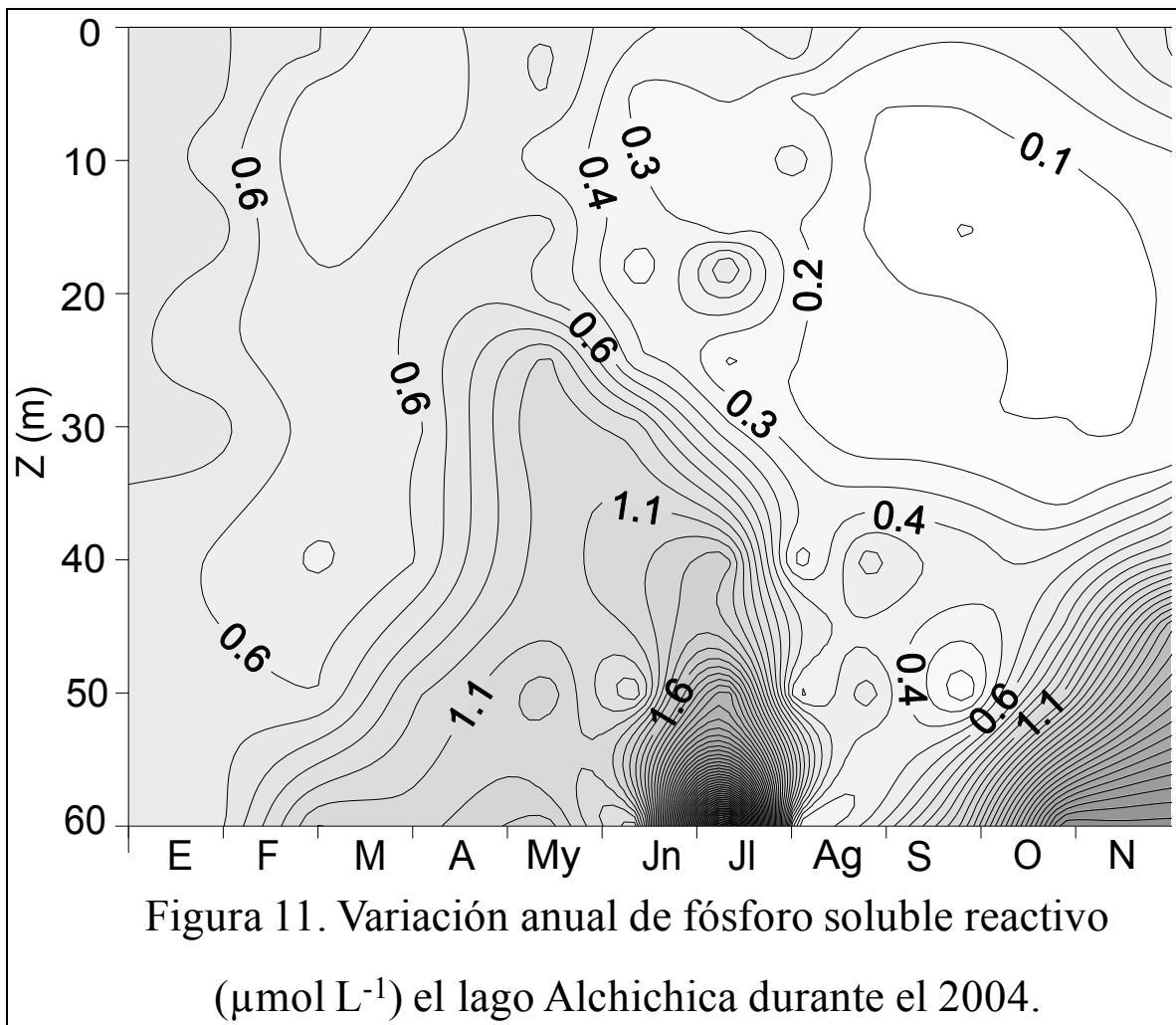
27

Fósforo Soluble Reactivo (PSR)

El lago Alchichica presentó valores de PSR de 0.07 a $6.40 \mu\text{mol L}^{-1}$, el mínimo valor anual se cuantificó en el mes de octubre y el máximo en el mes de junio, ambas concentraciones de PSR se determinaron en la época de estratificación establecida, siendo el promedio anual de $0.63 \pm 0.78 \mu\text{mol L}^{-1}$.

Para la época de circulación, el lago mostró un valor promedio de $0.64 \pm 0.19 \mu\text{mol L}^{-1}$, distribuidos de manera homogénea en la columna de agua. Este valor promedio fue similar al determinado para la época de estratificación ($0.63 \pm 0.9 \mu\text{mol L}^{-1}$). Sin embargo el análisis de Mann-Whitney mostró diferencias significativas ($U= 735$, $p= 0.002$) entre los valores de este parámetro durante la época de mezcla y estratificación.

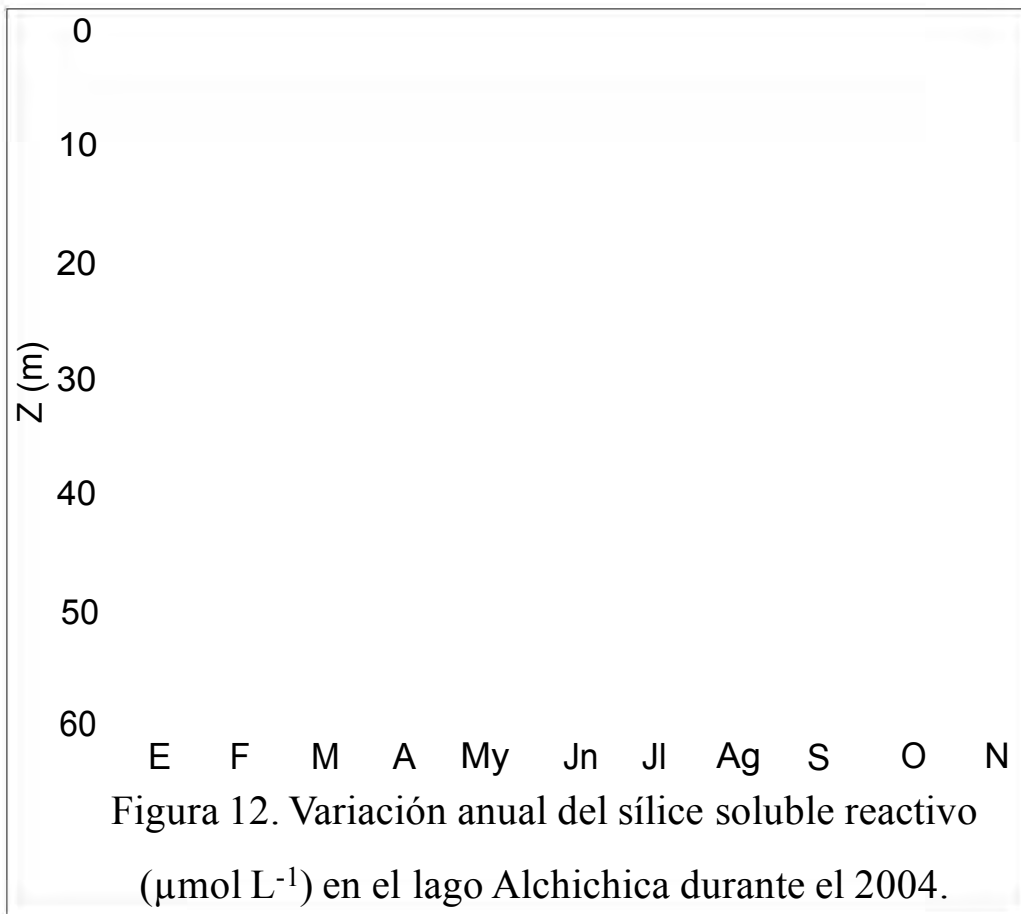
Durante la estratificación la distribución de este nutriente se observa de manera irregular, ya que durante la estratificación temprana se cuantificaron valores de $0.9 \pm 1.13 \mu\text{mol L}^{-1}$, disminuyendo fuertemente en la estratificación establecida ($0.27 \pm 0.25 \mu\text{mol L}^{-1}$) para incrementarse otra vez en la estratificación tardía ($0.78 \pm 1 \mu\text{mol L}^{-1}$). Así mismo durante este periodo se observó un incremento en la concentración de este nutriente en la vertical, ya que para el epilimnion se registró una concentración de $0.24 \pm 0.18 \mu\text{mol L}^{-1}$, $0.48 \pm 0.42 \mu\text{mol L}^{-1}$ para el metalimnion y $1.44 \pm 1.43 \mu\text{mol L}^{-1}$ para el hipolimnion, en donde se registró la mayor concentración de este nutriente en la estratificación (Fig. 11 y Tabla 1). Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de fósforo reactivo soluble del epilimnion y el hipolimnion ($U= 69, p= 0$) así como el metalimnion y el hipolimnion ($U= 93, p= 0$).



Sílice Soluble Reactivo (SiSR)

La concentración de SiSR en el lago Alchichica osciló entre 0.56 y 34.95 $\mu\text{mol L}^{-1}$, el valor mínimo registrado se localizó en el mes de abril, durante la estratificación temprana y el valor máximo se determinó en el mes de noviembre durante la estratificación tardía. Por su parte el promedio anual de SiSR en el lago fue de $6.16 \pm 5.81 \mu\text{mol L}^{-1}$. Durante la circulación se determinó un valor de $4 \pm 3.57 \mu\text{mol L}^{-1}$, con una distribución vertical homogénea, mientras que durante la estratificación, se cuantificó un valor promedio de SiSR de $7 \pm 6.3 \mu\text{mol L}^{-1}$. El análisis de Mann-Whitney mostró diferencias significativas ($U= 711, p= 0.001$) entre los valores de este parámetro durante la época de mezcla y estratificación.

Durante la estratificación la concentración de este nutriente se incrementa conforme se acerca el final de año ya que en la estratificación temprana se cuantificó un valor promedio de $5.1 \pm 5 \mu\text{mol L}^{-1}$, este valor se incrementó ligeramente para la estratificación establecida hasta alcanzar $5.91 \pm 3 \mu\text{mol L}^{-1}$ y aún más durante la estratificación tardía ($11.41 \pm 9.16 \mu\text{mol L}^{-1}$) en donde se presentó el máximo valor de este nutriente. En esta misma época del año se observó un incremento en la concentración de este nutriente en la vertical, ya que se registró un valor promedio de $5 \pm 2.74 \mu\text{mol L}^{-1}$, para el epilimnion, $6.67 \pm 5.2 \mu\text{mol L}^{-1}$ durante el metalimnion y $11.83 \pm 8.81 \mu\text{mol L}^{-1}$ en el hipolimnion, siendo el máximo de SiSR registrado en la estratificación (Fig. 12 y Tabla 1). Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de sílice reactivo soluble del epilimnion y el hipolimnion ($U= 172, p= 0$) así como el metalimnion y el hipolimnion ($U= 117, p= 0$).

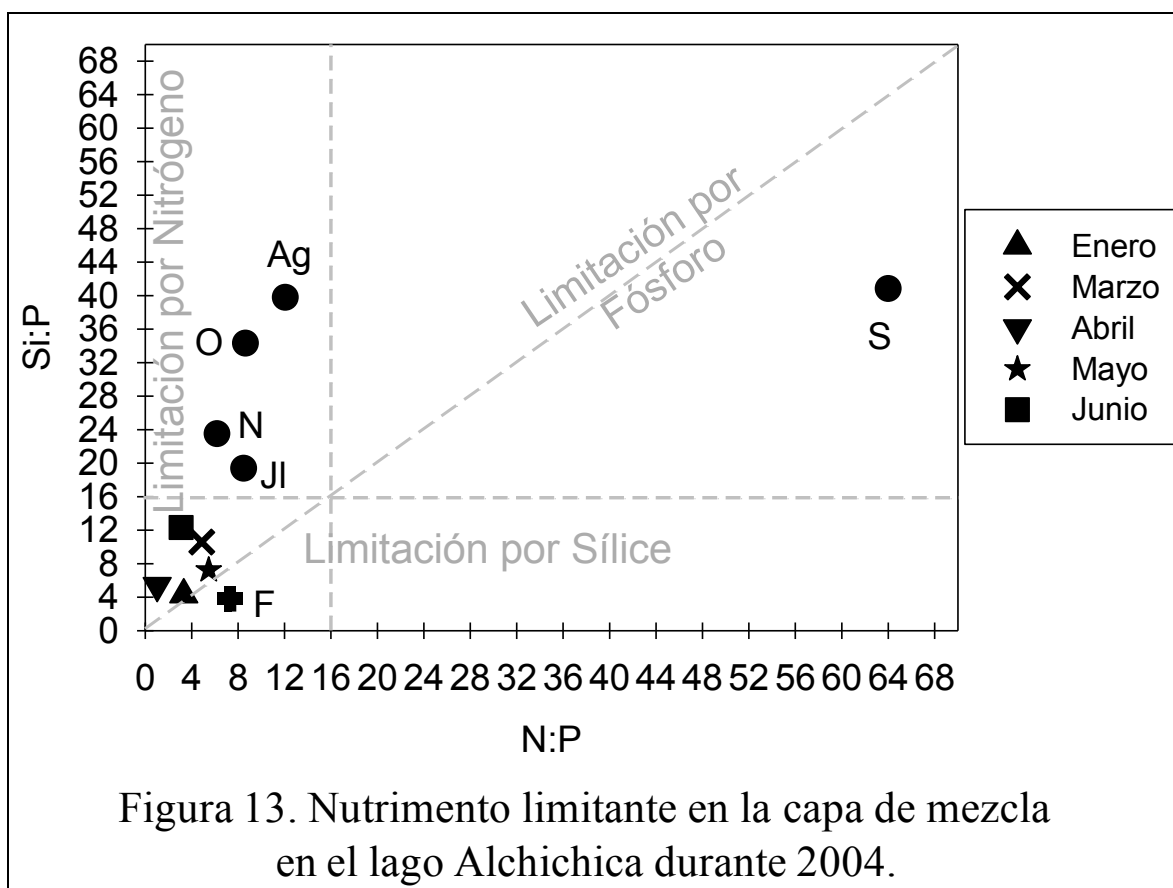


		N-NID ($\mu\text{mo L}^{-1}$)		N-NH ₄ ⁺ ($\mu\text{mo L}^{-1}$)		N-NO ₃ ⁻ ($\mu\text{mo L}^{-1}$)		N-NO ₂ ⁻ ($\mu\text{mo L}^{-1}$)		PSR ($\mu\text{mo L}^{-1}$)		SiSR ($\mu\text{mo L}^{-1}$)	
	Circulación	3.22 ± 1.71		2.38 ± 1.5		0.65 ± 0.34		0.20 ± 0.13		0.64 ± 0.2		4 ± 3.6	
	Estratificación	5.6 ± 7.61		4.16 ± 7.6		0.6 ± 0.7		0.81 ± 1.53		0.63 ± 0.9		7 ± 6.3	
Promedios anuales	Total	4.93 ± 6.62		3.7 ± 6.55		0.61 ± 0.61		0.64 ± 1.33		0.63 ± 0.78		6.16 ± 5.81	
	Epilimnion	2.83 ± 4.53		2.5 ± 5		0.24 ± 0.14		0.10 ± 0.03		0.24 ± 0.18		5 ± 2.74	
	Metalimnion	4.90 ± 4.95		3.35 ± 5		0.93 ± 0.93		0.77 ± 0.90		0.5 ± 0.42		5.67 ± 5.2	
	Hipolimnion	10.80 ± 11.14	Promedio temporal	7.84 ± 11.95	Promedio temporal	0.93 ± 0.93	Promedio temporal	2.03 ± 2.44	Promedio temporal	1.44 ± 1.43	Promedio temporal	11.83 ± 8.81	Promedio temporal
Estratificación temprana	Epilimnion	1.15 ± 0.67		0.77 ± 0.74		0.26 ± 0.11		0.12 ± 0.04		0.38 ± 0.15		3.06 ± 0.75	
	Metalimnion	3.28 ± 2.22	4.45 ± 3.71	1.36 ± 0.95	1.83 ± 2.07	1 ± 0.81	1 ± 0.92	1 ± 1.04	1.63 ± 2.2	0.56 ± 0.31	0.91 ± 1.13	3.23 ± 2.27	5.1 ± 5.02
	Hipolimnion	9.08 ± 2.24		3.45 ± 3.06		1.66 ± 1.02		4 ± 2.6		1.82 ± 1.78		9.6 ± 7.12	
Estratificación establecida	Epilimnion	3.88 ± 4.8		3.61 ± 4.78		0.2 ± 0.05		0.08 ± 0.03		0.18 ± 0.11		5.42 ± 1.5	
	Metalimnion	4.61 ± 2.62	4.8 ± 5.41	3.07 ± 2	4 ± 5.34	0.74 ± 0.56	0.4 ± 0.38	0.80 ± 0.80	0.5 ± 0.68	0.2 ± 0.13	0.27 ± 0.25	4.73 ± 2.71	5.91 ± 3
	Hipolimnion	6 ± 8.15		5.4 ± 8.27		0.4 ± 0.2		0.80 ± 0.85		0.52 ± 0.36		7.95 ± 4.4	
Estratificación tardía	Epilimnion	2.73 ± 5.53		2.33 ± 5.54		0.3 ± 0.21		0.12 ± 0.02		0.23 ± 0.23		5.65 ± 4.02	
	Metalimnion	10.74 ± 10.15	8.41 ± 12.81	10.37 ± 10.18	8 ± 12.81	0.22 ± 0.08	0.3 ± 0.2	0.15 ± 0.05	0.12 ± 0.03	0.8 ± 0.77	0.8 ± 1	15.5 ± 4.62	11.41 ± 9.2
	Hipolimnion	23.12 ± 20		22.60 ± 20.90		0.4 ± 0.25		0.12 ± 0.05		2.41 ± 1		24.62 ± 8	

Tabla 1. Valores promedio de los nutrimentos en el lago Alchichica durante 2004.

Coefficiente de Redfield

De manera general, se puede decir que el nutriente limitante para el crecimiento de la biomasa fitoplanctónica fue el nitrógeno, ya que al graficar los valores de las relaciones de nutrientes (Fig. 13) se observa que la mayor parte del año en el lago este nutriente no está disponible en la proporción requerida ($\text{Si:N:P} = 16:16:1$). Durante la mezcla del lago la proporción de los nutrientes estuvo cercana a la de Redfield. La limitación por nitrógeno se presentó durante la estratificación, salvo en el mes de septiembre cuando se encontró un déficit importante de fósforo (Fig. 13).



Clorofila “a”

Fluorescencia natural *in vivo*

Los valores de clorofila “a” se encontraron desde $0.05 \mu\text{g L}^{-1}$ hasta $10.5 \mu\text{g L}^{-1}$, siendo el promedio anual de $0.81 \pm 1.02 \mu\text{g L}^{-1}$. Durante la época de circulación se cuantificó el promedio de clorofila “a” más elevado de todo el año ($1.12 \pm 0.41 \mu\text{g L}^{-1}$), mientras que en el resto del año fue menor. En la estratificación temprana fue $0.70 \pm 0.84 \mu\text{g L}^{-1}$, en la estratificación bien establecida de $0.84 \pm 1.52 \mu\text{g L}^{-1}$ y en la estratificación tardía de $0.63 \pm 0.66 \mu\text{g L}^{-1}$. La distribución de la clorofila en la columna de agua fue un tanto irregular conforme finalizaba el año, ya que en el epilimnion se registraron valores de $0.62 \pm 0.72 \mu\text{g L}^{-1}$, $1.45 \pm 1.81 \mu\text{g L}^{-1}$ para el metalimnion, siendo este último valor el máximo registrado y $0.5 \pm 0.27 \mu\text{g L}^{-1}$ para el hipolimnion.

El promedio mensual máximo se encontró en el mes de septiembre ($1.55 \pm 2.4 \mu\text{g L}^{-1}$), durante la estratificación bien establecida, y el promedio mensual mínimo se registró en el mes de julio ($0.38 \pm 0.17 \mu\text{g L}^{-1}$).

En general, se puede mencionar que se determinaron tres patrones diferentes de distribución de la clorofila “a” a lo largo de la columna de agua. El primer patrón correspondió a la época de circulación cuando la biomasa fitoplanctónica fue alta y se distribuyó de manera homogénea a lo largo de la columna de agua y estuvo asociada al florecimiento invernal de diatomeas. El segundo tipo se observó a principios de la estratificación temprana, en donde se encontraron las concentraciones más altas de clorofila “a” cercanas a la superficie disminuyendo rápidamente hacia el fondo lo cual respondió al florecimiento de cianobacterias. El tercer tipo es la presencia de un máximo profundo de clorofila (DCM) que comenzó a mediados de la estratificación temprana (mayo) y que terminó a mediados de la estratificación tardía (noviembre) (Figs. 14 y 16).

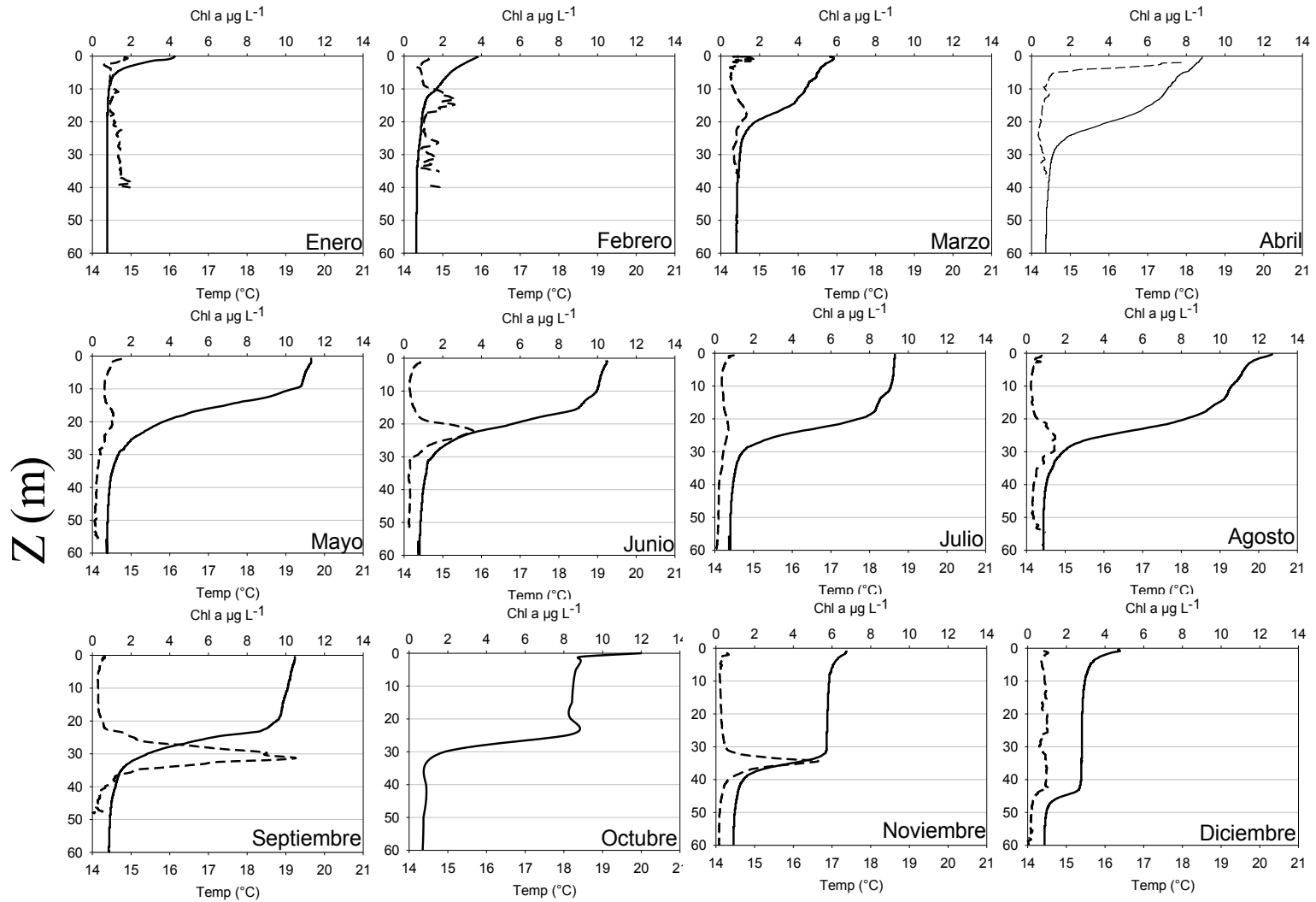


Figura 14. Perfiles de temperatura (barra completa) y clorofila “a” (barra punteada) en el lago Alchichica durante 2004.

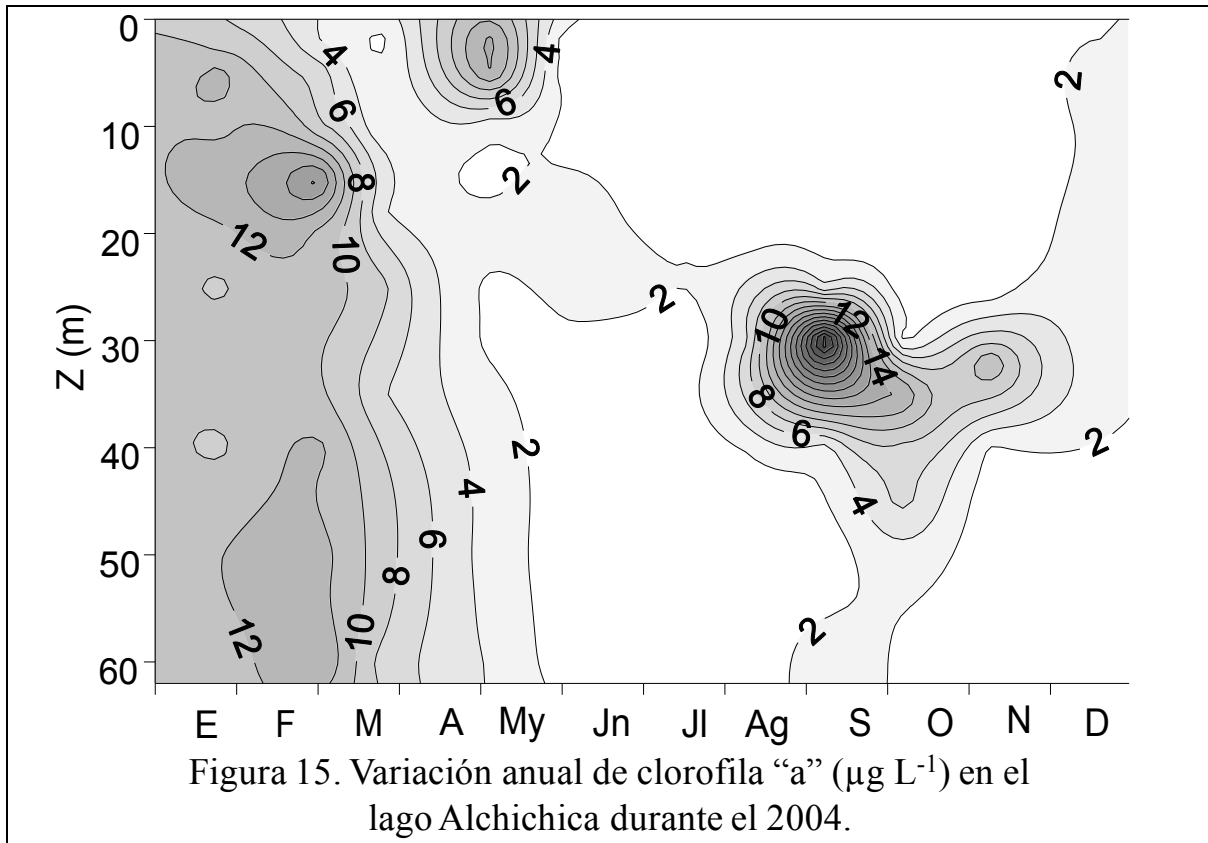
Clorofila “a” extraída

Los valores de clorofila “a” que se obtuvieron a partir de extracción (i.e., método EPA 445.0, Arar y Collins, 1997) mostraron valores en un rango de 0.04 a 35 $\mu\text{g L}^{-1}$, con un promedio anual de $4.27 \pm 5.21 \mu\text{g L}^{-1}$.

El promedio máximo mensual se encontró en el mes de febrero ($11.11 \pm 4.02 \mu\text{g L}^{-1}$) durante la circulación y el promedio mínimo se registró en el mes de julio ($0.76 \pm 0.45 \mu\text{g L}^{-1}$).

Los valores máximos ($9.28 \pm 3.88 \mu\text{g L}^{-1}$) de clorofila “a” encontrados durante el ciclo de estudio correspondieron a la época de circulación. Posterior a la circulación, los valores de clorofila “a” disminuyeron a promedios de $2.64 \pm 3.32 \mu\text{g L}^{-1}$ durante la estratificación temprana, $2.42 \pm 6.2 \mu\text{g L}^{-1}$ para la época de estratificación bien establecida y $2.72 \pm 3.43 \mu\text{g L}^{-1}$ para la estratificación tardía. Se encontraron diferencias significativas ($U= 238, p= 0$) entre los valores de clorofila determinada durante la circulación y la estratificación. La distribución de la clorofila durante la estratificación fue de manera irregular, ya que en el epilimnion se cuantificaron valores de $2.31 \pm 3.65 \mu\text{g L}^{-1}$, $3.52 \pm 7.04 \mu\text{g L}^{-1}$ para el metalimnion, siendo este valor el máximo registrado y 2.3 ± 2.88 para el hipolimnion. Se determinaron diferencias significativas mediante el análisis Mann-Whitney entre los valores de clorofila “a” del epilimnion y el metalimnion ($U= 229, p= 0.003$), el epilimnion y el hipolimnion ($U= 528, p= 0$) así como el metalimnion y el hipolimnion ($U= 264, p= 0$).

Los tres patrones de distribución de clorofila “a” revelados a través de la clorofila “a” extraída fueron, como era de esperarse, los mismos que se mencionaron en los perfiles de fluorescencia *in vivo* (Figs. 15 y 16).



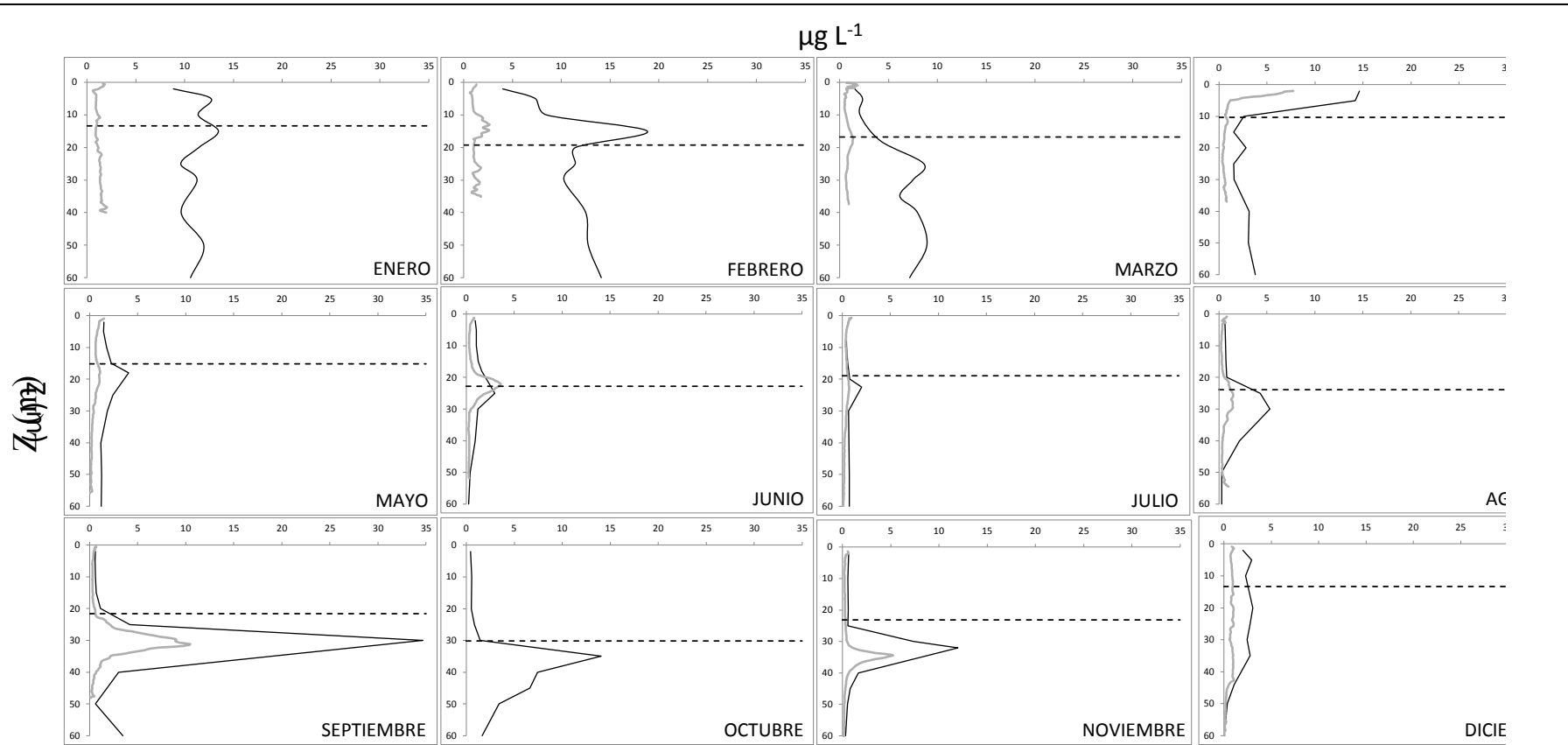
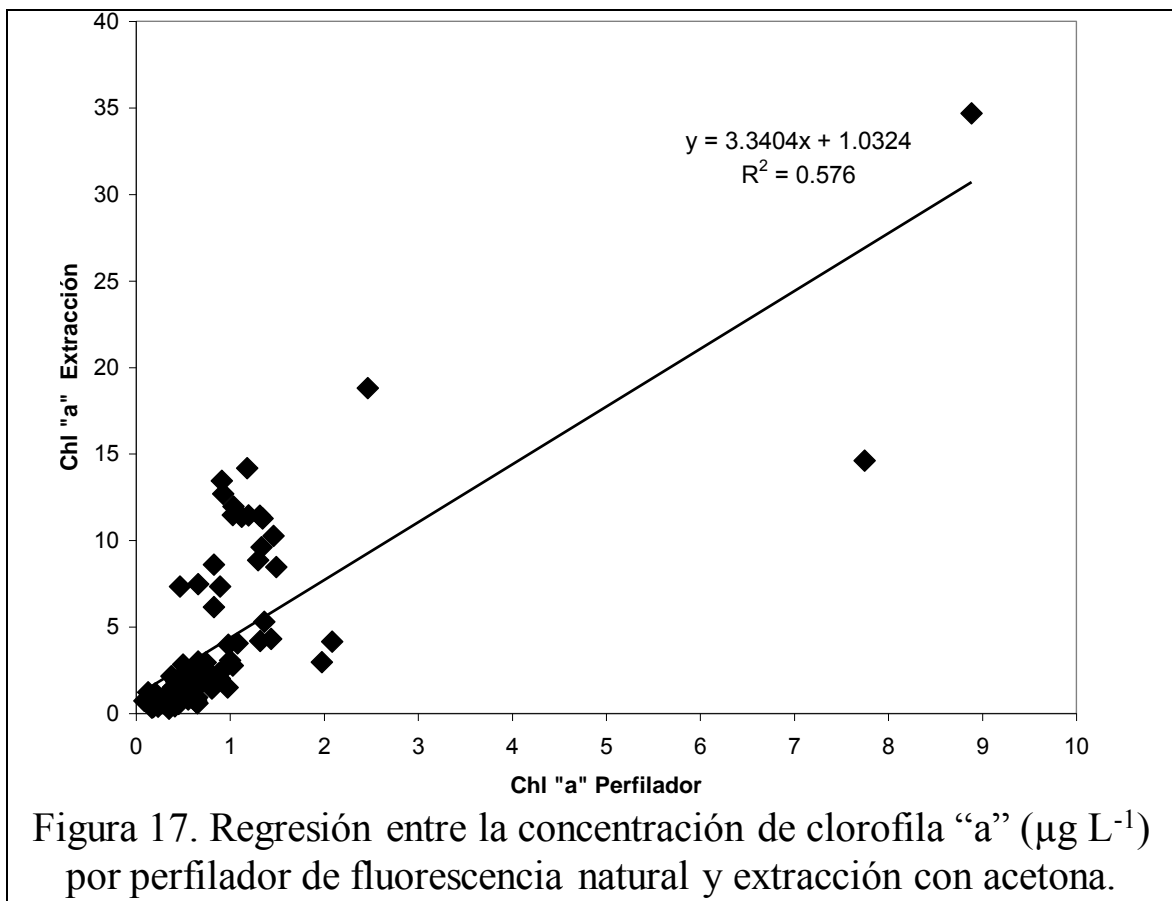


Figura 16. Clorofila “a” ($\mu\text{g L}^{-1}$) cuantificada mediante perfilador de fluorescencia natural (barra gris) y por extracción (barra negra). (La zona eufótica se indica con la línea punteada).

Relación entre clorofila medida por fluorescencia natural *in vivo* y por extracción

La determinación de la clorofila “a” por fluorescencia natural mostró un valor en promedio cuatro veces menor que la clorofila cuantificada por extracción con acetona (Fig. 17). A pesar de lo anterior, una regresión entre las concentraciones obtenidas a través de ambos métodos (Fig. 17) mostró una relación significativa ($r= 0.56$).

No obstante que la concentración de clorofila “a” por perfilador está subvaluada, esta metodología permitió obtener mediciones con gran detalle, tanto espacial como temporalmente de la biomasa fitoplanctónica, además de poder obtener información de manera rápida y fácil. Con base en lo anterior y con el objetivo de la presente investigación de reconocer la dinámica de la biomasa fitoplanctónica, este método resultó de gran valía, ya que permitió reconocer con gran detalle la distribución de la biomasa fitoplanctónica, lo cual no hubiera podido hacerse empleándose otro método.



39

Establecimiento y desarrollo del máximo profundo de clorofila (DCM)

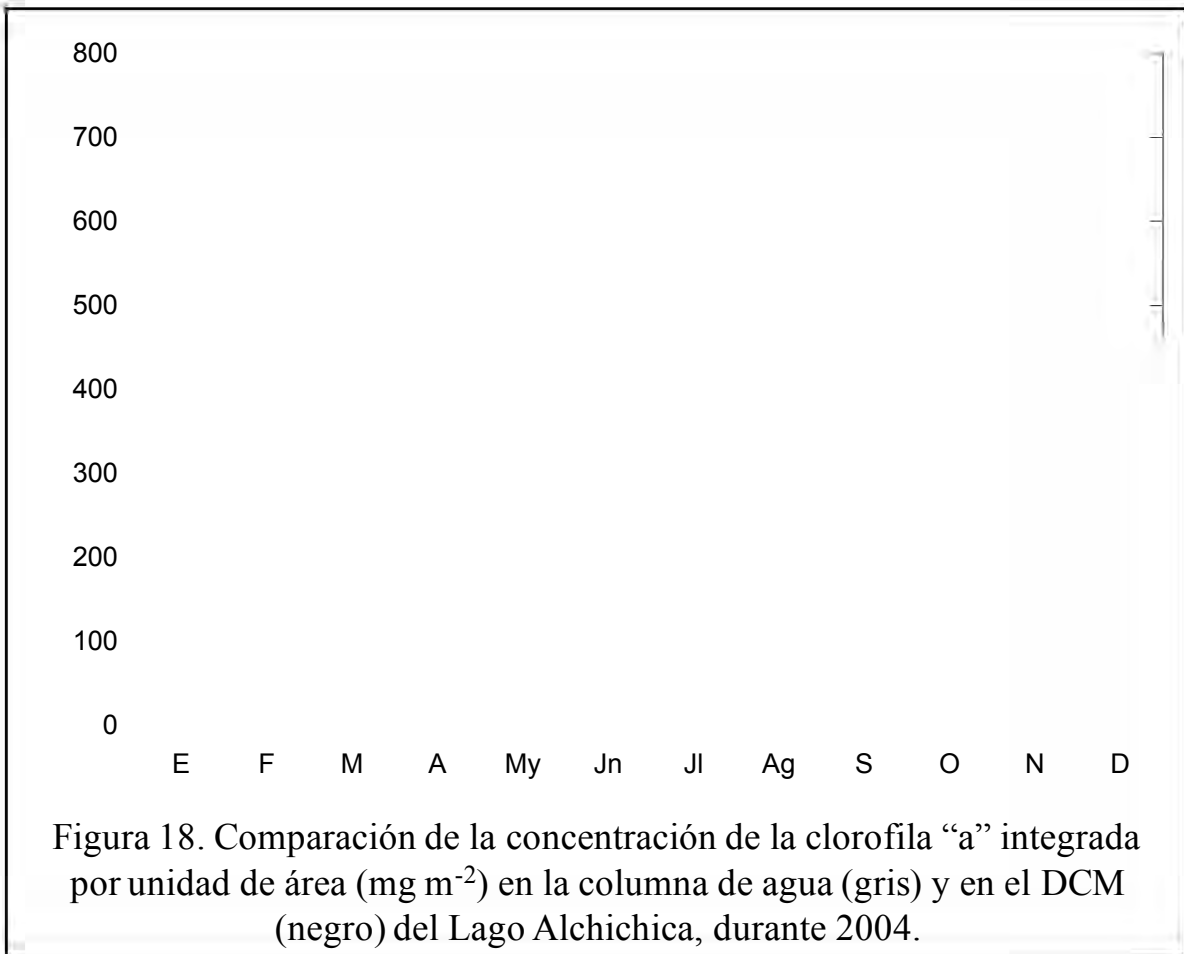
Con base en los valores de clorofila por extracción y perfilador se puede mencionar que el DCM se formó en la estratificación temprana (mayo) y culminó en la estratificación tardía (noviembre). En mayo el DCM se encontró entre los 15 y 25 m de profundidad cuantificándose concentraciones de clorofila de hasta $4 \mu\text{g L}^{-1}$. Para junio el DCM se ubicó en el metalimnion entre los 18 y 30 m de profundidad con una concentración de clorofila de hasta $3 \mu\text{g L}^{-1}$. Durante los meses que corresponden al periodo de estratificación bien establecida (julio-septiembre) el DCM estuvo entre los 20 y 40 metros de profundidad con valores de hasta $34.7 \mu\text{g Clor-a L}^{-1}$, siendo este último valor correspondiente al mes de septiembre el más alto observado. Con respecto a la estratificación tardía el DCM se presentó en los meses de octubre y noviembre entre los 30 y 50 m de profundidad y con una concentración de clorofila de 12 a $14 \mu\text{g L}^{-1}$ (Figs. 14, 15 y 16).

Al comparar la concentración de clorofila “a” que corresponde al DCM con la concentración de clorofila “a” en la columna de agua, se encontró que en promedio el DCM contribuye con el $47.11 \pm 30\%$ de la clorofila presente en la columna de agua. En los meses de mayo y junio correspondientes a la época de estratificación temprana, el DCM representó el $21.2 \pm 15.9\%$ de la clorofila presente en la columna de agua. En la estratificación bien establecida el porcentaje con el que contribuye el DCM es del $59 \pm 33.5\%$ de la clorofila de toda la columna. Es importante mencionar que durante el mes de septiembre el DCM aporta el 80% de la clorofila cuantificada en la columna de agua. Con respecto a la estratificación tardía, el DCM aporta el 63.14% de la clorofila presente en la columna de agua (Fig. 18).

Cuando estuvo presente, el DCM se ubicó entre los 5.17 y 0.004 % del PAR superficial (SPAR), con una profundidad que osciló entre los 15 y 50 m. En promedio, el DCM se ubicó a los $0.7 \pm 1.17\%$ del SPAR y con una profundidad de 29.31 ± 8.9 m.

El tope del DCM se encontró en promedio a los $1.55 \pm 1.8\%$ del SPAR a una profundidad promedio de 23.3 ± 5.82 m, mientras que el pico máximo del DCM se encontró en promedio a los $0.42 \pm 0.26\%$ de SPAR y a una profundidad de 27.5 ± 6 m. La base del DCM se encontró al $0.09 \pm 0.09\%$ del SPAR a una profundidad promedio de 37.14 ± 9.06 m (Fig. 16 y Tabla 2). La localización exacta del DCM en la columna de agua, los valores del porcentaje del SPAR así como los valores promedio mensual y anual, se presentan en la Tabla 2.

Es importante resaltar que los picos máximos del DCM de los meses de mayo, julio, agosto, septiembre y octubre se encontraron ubicados en profundidades en las que la iluminación estuvo por debajo del 1 % del SPAR.



	Tope			Pico máximo			Base			Promedios mensuales			Ancho (m)	% de Aporte total de clorofila
	Z (m)	Chl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$)	% PAR	Z (m)	Chl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$)	% PAR	Z (m)	Chl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$)	% PAR	Z (m)	Chl-a ($\mu\text{g L}^{-1}$)	% PAR		
Mayo	15	2.25	1.07	18	4.04	0.45	25	2.4	0.09	19.33 ± 5.13	2.90 ± 1	0.53 ± 0.5	10	32.4
Junio	18	1.62	5.17	25	3	0.6	30	1.21	0.27	24.33 ± 6.02	1.93 ± 0.91	2.01 ± 2.73	12	10
Julio	20	0.77	0.8	22.5	2.01	0.45	30	0.66	0.01	24.16 ± 5.20	1.15 ± 0.75	0.44 ± 0.35	10	20.7
Agosto	25	4.31	0.74	30	5.31	0.2	40	2.15	0.04	31.66 ± 7.63	4 ± 1.61	0.32 ± 0.37	15	74.2
Septiembre	25	4.16	0.5	30	34.7	0.05	40	3.01	0.004	31.66 ± 7.63	13.95 ± 18	0.18 ± 0.26	15	82.3
Octubre	30	1.45		35	14.03		50	3.4		38.33 ± 10.40	6.17 ± 7		20	49
Noviembre	30	7.33	1.05	32	12	0.8	45	0.82	0.03	35.66 ± 8.14	6.70 ± 6	0.61 ± 0.52	15	63.15
Promedios	23.3 ± 5.82	3.13 ± 2.3	1.55 ± 1.8	27.5 ± 6	10.71 ± 11.5	0.42 ± 0.26	37.14 ± 9.06	1.9 ± 1	0.09 ± 0.09					
Promedios anuales	29.31 ± 8.9	5.25 ± 7.8	0.7 ± 1.17											

Tabla 2. Valores mensuales y promedios (mensuales y anuales) de las características del DCM.

Fitoplancton

Se determinaron un total de 11 géneros y 13 especies (Tabla 3). Las clases Bacillariophyceae y Cyanophyceae fueron las mejores representadas con 5 especies cada una, mientras que la clase Chlorophyceae presentó 3 especies.

De acuerdo a su frecuencia de aparición y su abundancia (Fig. 19), *Cyclotella alchichicana* (Oliva, Lugo, Alcocer y Cantoral 2006), *C. choctawhatcheeana* (Prasad 1990), *Oocystis submarina* (Lagerheim 1886), *Oocystis parva* (West y West 1898), *Synechocystis aquatilis* y *Monoraphidium minutum* ((Näg.) Kom-Legn. 1969) se clasificaron como especies dominantes, mientras que *Nodularia spumigena* quedó como especie temporal. El resto de las especies, por su baja frecuencia y abundancia, se catalogaron como raras.

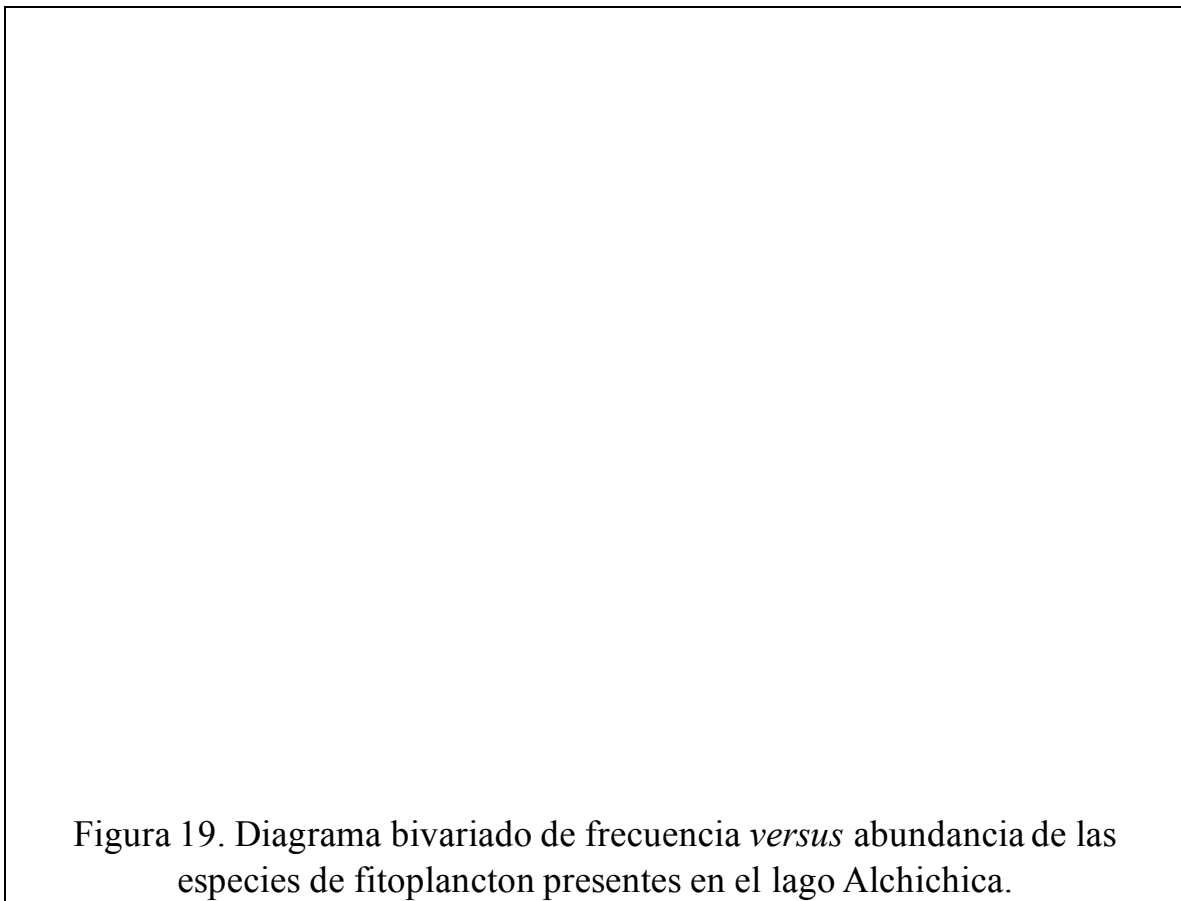
Con base en esta categorización, solo las seis especies dominantes y la temporal fueron consideradas en los cálculos de densidad y biomasa.

Clase	Orden	Familia	Especie	
Bacillariophyceae	Centrales	Thalassiosiraceae	<i>Cyclotella alchichicana</i> Oliva, Lugo, Alcocer y Cantoral 2006	
			<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad 1990	
		Chaetoceracee	<i>Chaetoceros elmorei</i> Boyer 1914	
	Pennales	Naviculaceae	<i>Diploneis pseudovalis</i> Hustedt 1930	
		Epithemiaceae	<i>Epithemia argus</i> (Ehrenberg) Kützing 1844	
Chlorophyceae	Chroococcales	Oocystaceae	<i>Oocystis parva</i> West y West 1898	
			<i>Oocystis submarina</i> Lagerheim 1886	
		Chlorellaceae	<i>Monoraphidium minutum</i> (Näg.) Kom-Legn. 1969	
Cyanoprokaryotes	Synechococcineae	Synechococcales	<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann 1898	
			<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv. 1892	
	Oscillatoriiineae	Croococcales	Chroococcaceae	<i>Chroococcus dispersus</i> (Kiessl.) Lemmermann 1904
	Nostocineae	Nostocales	Nostocaceae	<i>Nodularia spumigena</i> Mertens ex. Bornet and Flahaul 1886
				<i>Pseudanabaena</i> sp. Lauterbon 1915

Tabla 3. Listado sistemático de las especies determinadas para el lago Alchichica durante 2004.

Riqueza específica

Como se mencionó anteriormente, la riqueza específica estuvo conformada por 13 taxa, de las cuales solo 7 se presentaron durante la circulación; en la estratificación se observaron todas las especies registradas en el ciclo de estudio. Durante la estratificación bien establecida se registró la mayor concentración de especies (12) mientras que en la estratificación temprana y tardía se registraron concentraciones similares de taxa (9 y 8 respectivamente). Por su parte, en epilimnion y metalimnion se cuantificaron las mayores riquezas (10 y 9 respectivamente) (Tabla 4).



		Numero de especies*
		Total
		13
		Circulación
		7
		Estratificación
		13
Anual		Epilimnion
		10
		Metalimnion
	9	
	Hipolimnion	
	4	
Estratificación temprana	9*	Epilimnion
		5
		Metalimnion
	7	
	Hipolimnion	
	3	
Estratificación establecida	12*	Epilimnion
		6
		Metalimnion
	5	
	Hipolimnion	
	7	
Estratificación tardía	8*	Epilimnion
		6
		Metalimnion
	8	
	Hipolimnion	
	7	

Tabla 4. Variación de la riqueza específica en el lago Alchichica durante 2004.

Densidad y distribución fitoplanctónica

La densidad fitoplanctónica osciló entre 1 y 9,463 cél mL⁻¹, la menor densidad se registró en el hipolimnion de julio y la máxima en el epilimnion de agosto, ambas concentraciones se determinaron durante la estratificación bien establecida. El promedio anual de la densidad fitoplanctónica fue de 106.81 ± 572.01 cél mL⁻¹.

En el periodo de circulación el promedio de la densidad del fitoplancton fue de 203.5 ± 782.81 cél mL⁻¹ con una distribución aproximadamente homogénea en la columna de agua.

Durante la estratificación el valor promedio de la densidad fitoplanctónica disminuye en comparación con la circulación, cuantificándose 72.2 ± 470.2 cél mL⁻¹. Para la estratificación temprana se registraron valores de 47.14 ± 282.17 cél mL⁻¹, valores bajo en comparación a la estratificación establecida, en donde se cuantificaron 121.83 ± 786.9 cél mL⁻¹, sin embargo la abundancia fitoplanctónica disminuyó durante la estratificación tardía hasta 66.23 ± 237.26 cél mL⁻¹.

La mayor concentración fitoplanctónica en el epilimnion se encontró durante la estratificación bien establecida; decrece durante la estratificación temprana y aún más para la estratificación tardía. El mismo comportamiento se presentó para el metalimnion, en donde los máximos valores se registraron en la estratificación bien establecida, decrecen en la estratificación temprana y más durante la estratificación tardía. Para el hipolimnion la mayor densidad de fitoplancton se registró en la estratificación bien establecida, disminuyendo estos valores para la estratificación tardía y aún más para la estratificación temprana (Figs. 20 y 21 y Tabla 5).

La especie más abundante a lo largo del año de estudio fue *Synechocystis aquatilis* ya que presentó un promedio de $561.54 \pm 1,407.08$ cél mL⁻¹ mientras que la especie que menor densidad presentó fue *Cyclotella choctawhatcheana* con 21.74 ± 57.75 cél mL⁻¹.

Durante la circulación *Monoraphidium minutum* fue la especie dominante conjuntamente con *Oocystis parva* ya que presentaron valores promedios más altos que las especies restantes; la distribución de los organismos fue aproximadamente homogénea en toda la columna de agua.

Para la estratificación, las especies dominantes fueron *Synechocystis aquatilis* y *Nodularia spumigena*, donde está última especie presentó un florecimiento importante durante los meses de abril a agosto. Este florecimiento abarcó hasta el metalimnion de los meses de abril y mayo así como el epilimnion de junio a agosto. Para el hipolimnion *S. aquatilis* y *O. parva* fueron las especies dominantes. Cabe resaltar que durante todos los meses que abarcó el periodo de estratificación se cuantificó una mayor abundancia de *C. alchichicana* en el metalimnion, esta concentración celular alcanzó su máximo valor a los 30 metros del mes de septiembre.

En lo concerniente a la estratificación temprana, *N. spumigena* y *S. aquatilis* fueron las especies dominantes, esta última especie continuó dominando conjuntamente con *C. alchichicana* durante la estratificación establecida, mientras que en el caso de la estratificación tardía las especies dominantes fueron *S. aquatilis* y *O. parva*. (Figs. 20 y 21 y Tabla 6).

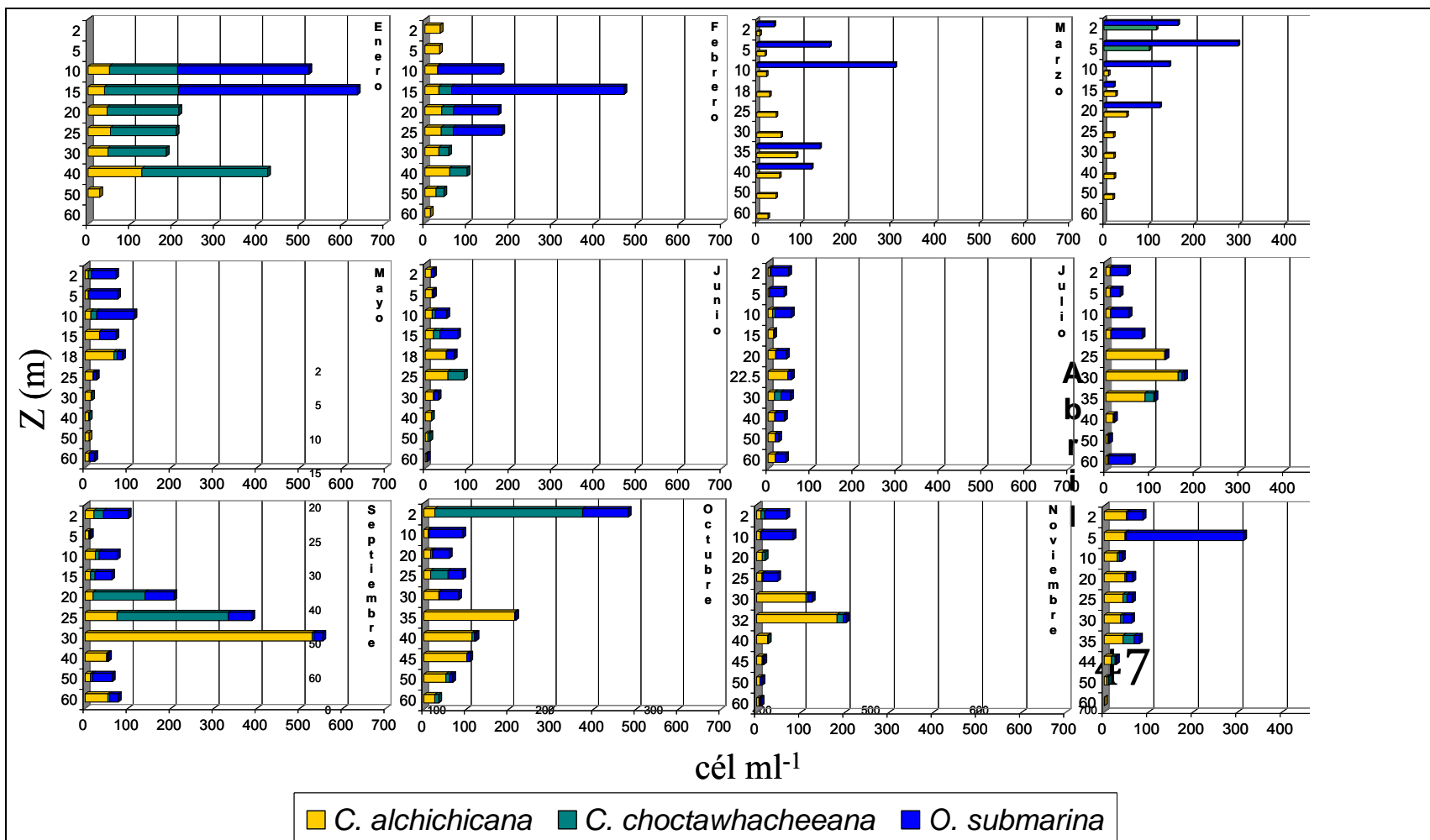


Figura 20. Densidad (cél mL⁻¹) de las especies fitoplanctónicas del lago Alchichica.

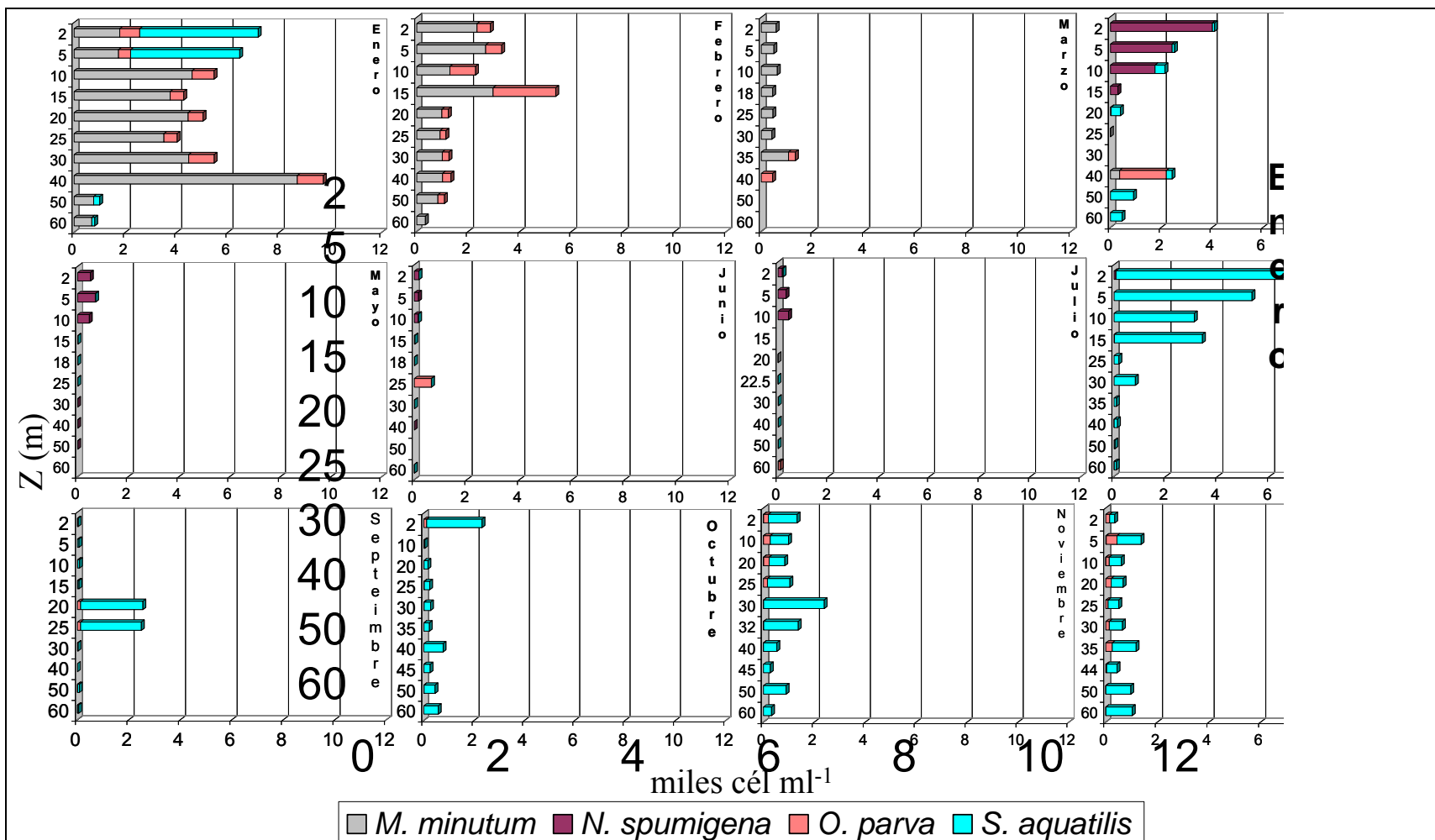


Figura 21. Densidad (cél mL⁻¹) de las especies fitoplanctónicas del lago Alchichica.

		cél mL⁻¹	
	Circulación	203.5 ± 782.81	
	Estratificación	72.2 ± 470.2	
Promedios anuales	Total	106.81 ± 572.0	
	Epilimnion	239.25 ± 751.62	
	Metalimnion	110.93 ± 374.72	
	Hipolimnion	47.40 ± 395.91	Promedio temporal
Estratificación temprana	Epilimnion	101.38 ± 494.40	47.14 ± 282.17
	Metalimnion	33.31 ± 161.73	
	Hipolimnion	26 ± 170.26	
Estratificación establecida	Epilimnion	157.77 ± 917.25	121.83 ± 786.9
	Metalimnion	54.51 ± 267.05	
	Hipolimnion	67 ± 630.4	
Estratificación tardía	Epilimnion	79.43 ± 274.92	66.23 ± 237.26
	Metalimnion	32 ± 101.37	
	Hipolimnion	52.27 ± 182.7	

Tabla 5. Densidad fitoplanctónica (cél mL⁻¹) en el lago Alchichica durante 2004. (Promedio ± desviación estándar).

ARMANDO RODRÍGUEZ ROCHA

		<i>C. alchichicana</i>		<i>C. choctawhacheana</i>		<i>O. submarina</i>			
Promedios anuales	Total	35.6 ± 57.82		21.74 ± 57.75		42.9 ± 79			
	Circulación	37.05 ± 25.63		42.08 ± 76.01		78.74 ± 128.86			
	Estratificación	35.07 ± 65.23		14.96 ± 48.9		31.34 ± 50			
	Epilimnion	24.7 ± 33.05		23.50 ± 62		50.15 ± 64.31			
	Metalimnion	57.08 ± 109.4		16.5 ± 53.6		30.16 ± 39.2			
	Hipolimnion	34.70 ± 49.6	Promedio temporal	2.72 ± 4.2	Promedio temporal	7.41 ± 13	Promedio temporal		
Estratificación temprana	Epilimnion	0	13.13 ± 10.52	108.01 ± 11	21.6 ± 45.7	230 ± 94	75 ± 102.71		
	Metalimnion	16.6 ± 8.40		0		72.42 ± 72.06			
	Hipolimnion	16.24 ± 11		0		0			
Estratificación establecida	Epilimnion	12.85 ± 5.72	38.7 ± 75.6	26.6 ± 76.5	17.01 ± 56.9	41.53 ± 27.06	25.5 ± 25.8		
	Metalimnion	74.55 ± 128.3		23 ± 63.7		25 ± 23.32			
	Hipolimnion	42.8 ± 55		3.31 ± 5		9.62 ± 14.30			
Estratificación tardía	Epilimnion	46.8 ± 36.3	35.15 ± 43	6.6 ± 6.4	5.48 ± 5.8	38 ± 68.22	27.14 ± 59		
	Metalimnion	18 ± 6.3		3.71 ± 3.74		1.55 ± 1.43			
	Hipolimnion	4.83 ± 3.03		1.9 ± 2.31		1.53 7 ± 20.3			
		<i>M. minutum</i>		<i>N. spumigena</i>		<i>O. parva</i>		<i>S. aquatilis</i>	
Promedios anuales	Total	442.96 ± 1218.59		97.22 ± 461.23		150.72 ± 318.88		561.54 ± 1407.08	
	Circulación	1756.48 ± 1926		0		411.03 ± 510.41		307.67 ± 1125.03	
	Estratificación	5.12 ± 37.72		129.63 ± 529.34		62 ± 136.15		646.16 ± 1485.22	
	Epilimnion	1.45 ± 3.68		239.25 ± 751.62		73.3 ± 99		999.6 ± 1,839	
	Metalimnion	0.5 ± 1		111.4 ± 374.6		46.22 ± 110.3		237.8 ± 520.5	
	Hipolimnion	12.36 ± 63.12	Promedio temporal	0.43 ± 1.38	Promedio temporal	53.80 ± 182	Promedio temporal	501.41 ± 1,349.33	Promedio temporal
Estratificación temprana	Epilimnion	0	36 ± 113.09	3217.4 ± 1,119.7	850.5 ± 1,409.6	88.8 ± 10.01	280.3 ± 290.7	0	184 ± 581.7
	Metalimnion	0.4 ± .75		517.6 ± 834.33		251.7 ± 218.31		0	
	Hipolimnion	89.45 ± 179		0		397.5 ± 387.3		460 ± 919.74	
Estratificación establecida	Epilimnion	0.41 ± 1.05	0.9 ± 2.53	120.8 ± 195.25	52.70 ± 140.66	17.32 ± 33.4	11.3 ± 25.9	1203.47 ± 2,369.36	682.4 ± 1,776.17
	Metalimnion	0.5 ± 1.10		30.72 ± 114.70		14.02 ± 29.12		267.3 ± 611.7	
	Hipolimnion	1.5 ± 3.73		0.6 ± 2		3.17 ± 4.6		459 ± 1,520	
Estratificación tardía	Epilimnion	3.30 ± 5.55	2.47 ± 4.80	0	0	159.01 ± 113.06	113.30 ± 118.01	822 ± 546.70	768.6 ± 493.66
	Metalimnion	0.73 ± 0.66		0		13 ± 18.7		397.42 ± 126.20	
	Hipolimnion	0.6 ± 1.2		0		1.23 ± 2.5		798.42 ± 325.2	

Tabla 6. Promedio de la densidad (cél mL⁻¹) y distribución fitoplanctónica específica en el lago Alchichica.

Biomasa fitoplanctónica

La biomasa fitoplanctónica calculada para el lago Alchichica osciló ampliamente entre los 1.20×10^{-7} y $6.3 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$, el valor mínimo se determinó a los 30 m de profundidad del mes de mayo, mientras la máxima concentración ocurrió a los 30 m en el mes de septiembre, ambos valores se presentaron durante la estratificación bien establecida. El valor promedio anual fue de $0.07 \pm 0.33 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$.

Durante la circulación el valor promedio de la biomasa fitoplanctónica fue de $0.08 \pm 0.36 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$ C_{BIO} distribuida en la columna de agua de manera aproximadamente homogénea.

El valor promedio de la biomasa fitoplanctónica durante la estratificación fue de $0.07 \pm 0.20 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$. Este valor promedio se mantuvo casi constante, ya que durante la estratificación temprana, bien establecida y tardía se registraron valores promedio prácticamente iguales ($0.07 \pm 0.18 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$; $0.08 \pm 0.41 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$ y $0.07 \pm 0.27 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$). La mayor concentración de la biomasa durante la estratificación se dio en el metalimnion ($0.12 \pm 0.56 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$) ya que en el epi e hipolimnion los valores promedios fueron similares entre ellos (0.06 ± 0.21 y $0.07 \pm 0.33 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$ respectivamente) y de aproximadamente la mitad en comparación con el metalimnion. (Fig. 22 y Tablas 7 y 8). Lo anterior destaca la relevancia de la contribución del DCM a la biomasa fitoplanctónica del lago.

La especie que más biomasa aportó durante todo el periodo de estudio fue *C. alchichicana* con un promedio de $0.5 \pm 0.75 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$. Por otro lado, la especie que menos contribuyó con biomasa fue *S. aquatilis* ya que en promedio presentó un valor de $8 \times 10^{-5} \pm 2 \times 10^{-4} \text{ g}/\text{m}^3$ de C_{BIO} .

Cyclotella alchichicana fue la especie dominante durante la circulación ($0.48 \pm 0.31 \text{ g}/\text{m}^3$ de C_{BIO}) y la estratificación ($0.5 \pm 0.84 \text{ g}/\text{m}^3$ de C_{BIO}), así como en el epi, meta e hipolimnion. Las mayores biomásas que esta especie presentó se determinaron en el meta e hipolimnion. Además, esta misma especie contribuyó de manera importante a la biomasa cuantificada durante la estratificación temprana ($0.35 \pm 0.31 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$), bien establecida ($0.47 \pm 1.2 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$) y tardía ($0.64 \pm 0.78 \text{ g } C_{\text{BIO}}/\text{m}^3$), siendo estas dos últimas épocas de estratificación donde se observó con mayor claridad el dominio en biomasa de esta especie.

Aunque *C. alchichicana* es la responsable en mayor medida de la totalidad de la biomasa del sistema (93 % aproximadamente), también se presentaron otras especies como *O. parva* que contribuyó con un 2 % a la biomasa fitoplanctónica durante la circulación y *N. spumigena* con un 22.35 % a la biomasa fitoplanctónica durante la estratificación temprana.

Cabe resaltar que las especies que fueron dominantes numéricamente (*S. aquatilis*, *M. minutum* y *O. submarina*) aportaron poca o casi nula biomasa al ecosistema y viceversa (Fig. 22 y Tablas 7 y 8).

		g C_{BIO}/m⁻³	
Promedios anuales	Circulación	0.08 ± 0.36	Promedio temporal
	Estratificación	0.07 ± 0.20	
	Total	0.076 ± 0.33	
	Epilimnion	0.06 ± 0.21	
	Metalimnion	0.12 ± 0.56	
Estratificación temprana	Hipolimnion	0.07 ± 0.33	0.07 ± 0.18
	Epilimnion	0.07 ± 0.15	
	Metalimnion	0.09 ± 0.24	
Estratificación establecida	Hipolimnion	0.03 ± 0.09	0.08 ± 0.41
	Epilimnion	0.02 ± 0.07	
	Metalimnion	0.22 ± 0.69	
Estratificación tardía	Hipolimnion	0.06 ± 0.28	0.07 ± 0.27
	Epilimnion	0.08 ± 0.30	
	Metalimnion	0.04 ± 0.13	
	Hipolimnion	0.13 ± 0.53	

Tabla 7. Promedios de la biomasa (g C_{BIO} m⁻³) fitoplanctónica en el lago Alchichica.

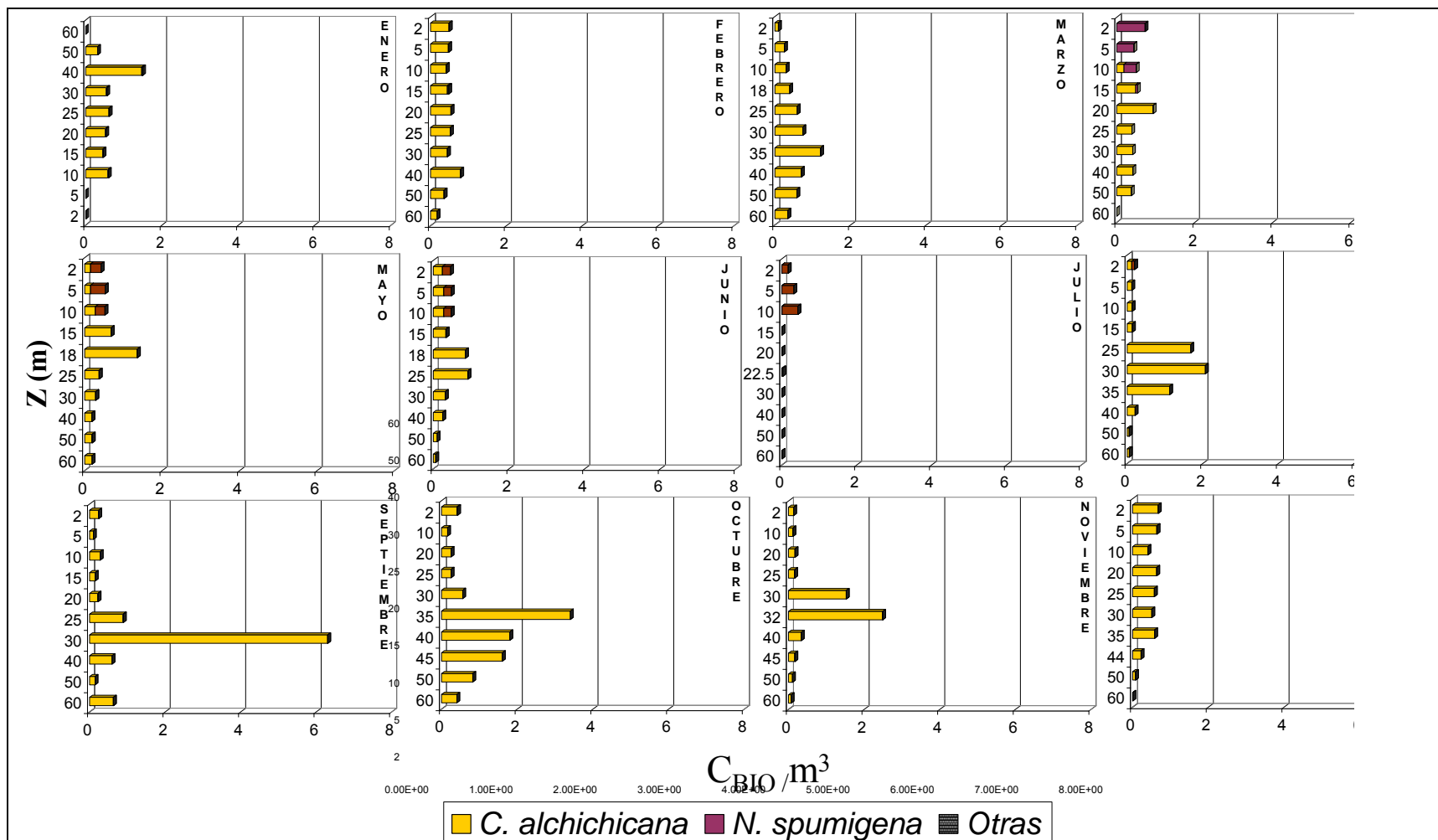


Figura 22. Distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica (C_{BIO}/m^3) del lago Alchichica.

		<i>C. alchichicana</i>		<i>C. choctawhacheeana</i>		<i>O. submarina</i>			
Promedios anuales	Total	0.5 ± 0.75		0.001 ± 0.002		3E-4 ± 6E-4			
	Circulación	0.48 ± 0.31		0.002 ± 0.003		3E-4 ± 9E-4			
	Estratificación	0.5 ± 0.84		7E-7 ± 2E-3		3E-4 ± 6E-4			
	Epilimnion	0.33 ± 0.46		0.001 ± 0.003		5E-4 ± 8E-4			
	Metalimnion	0.56 ± 0.53		0.001 ± 0.002		2E-4 ± 4E-4			
	Hipolimnion	0.50 ± 0.75	Promedio temporal	1E-4 ± 1E-4	Promedio temporal	8.9E-5 ± 0.1.6E-4	Promedio temporal		
Estratificación temprana	Epilimnion	0.16 ± 0.12	0.35 ± 0.31	0.001 ± 0.002	0.0005 ± 0.001	0.003 ± 0.001	8E-4 ± 0.001		
	Metalimnion	0.6 ± 0.35		0.003 ± 0.0005		5E-4 ± 8E-4			
	Hipolimnion	0.23 ± 0.13		4E-5 ± 7E-5		0			
Estratificación establecida	Epilimnion	0.12 ± 0.09	0.47 ± 1.20	0.0005 ± 0.001	0.0006 ± 0.002	5E-4 ± 4E-4	2E-4 ± 3E-4		
	Metalimnion	1.6 ± 2.25		0.002 ± 0.004		2E-4 ± 2E-4			
	Hipolimnion	0.44 ± 0.64		0.0001 ± 0.0002		1.1E-3 ± 1.8E-4			
Estratificación tardía	Epilimnion	0.57 ± 0.6	0.64 ± 0.78	0.001 ± 0.04	0.0009 ± 0.003	5E-4 ± 8E-4	3E-4 ± 7E-4		
	Metalimnion	0.32 ± 0.17		0.0001 ± 0.0002		1.8E-5 ± 1.7E-5			
	Hipolimnion	0.92 ± 1.15		0.0002 ± 0.0002		1.9E-5 ± 2.5E-5			
		<i>M. minutum</i>		<i>N. spumigena</i>		<i>O. parva</i>		<i>S. aquatilis</i>	
Promedios anuales	Total	3E-4 ± 1E-3		0.03 ± 0.10		0.001 ± 0.004		8E-5 ± 2E-4	
	Circulación	1E-3 ± 1E-3		0		0.005 ± 0.007		5E-5 ± 2E-4	
	Estratificación	3E-6 ± 2E-5		0.045 ± 0.12		6E-4 ± 1E-3		1E-4 ± 2E-4	
	Epilimnion	1.2E-06 ± 3.2E-06		0.001 ± 0.003		0.001 ± 0.001		1E-4 ± 2E-4	
	Metalimnion	3.7E-07 ± 7.4E-07		0.03 ± 0.08		4E-4 ± 7E-4		5.4E-5 ± 1.1E-4	
	Hipolimnion	8E-7 ± 4E-5	Promedio temporal	0.0006 ± 0.001	Promedio temporal	3E-4 ± 1E-3	Promedio temporal	7.5E-5 ± 1.9E-4	Promedio temporal
Estratificación temprana	Epilimnion	0	2E-5 ± 7E-5	0.34 ± 0.2	0.10 ± 0.18	5E-4 ± 5.6E-5	0.001 ± 0.001	0	3E-4 ± 9E-5
	Metalimnion	2.4E-07 ± 4.8E-07		0.5 ± 0.10		0.001 ± 0.001		0	
	Hipolimnion	5E-5 ± 1E-4		0		2.2E-3 ± 2.1E-3		7.3E-5 ± 1.4E-4	
Estratificación establecida	Epilimnion	3.17E-07 ± 8.25E-07	6.6E-07 ± 2.04E-06	0.07 ± 0.14	0.04 ± 0.1	2E-4 ± 4E-4	0.0001 ± 0.0003	2E-4 ± 3E-4	1E-4 ± 2E-4
	Metalimnion	3.4E-07 ± 8.5E-07		0		2E-4 ± 5E-4		6.6E-5 ± 1.2E-4	
	Hipolimnion	1.1E-06 ± 3E-06		0		3.4E-5 ± 4.6E-5		6.7E-5 ± 2.2E-4	
Estratificación tardía	Epilimnion	3E-06 ± 4.9E-06	2.24E-06 ± 4.26E-06	0	0	0.002 ± 0.002	0.001 ± 0.001	0.0001 ± 8.8E-5	1E-4 ± 8E-5
	Metalimnion	6.9E-07 ± 6.3E-07		0		2E-4 ± 3E-4		6.1E-5 ± 2E-5	
	Hipolimnion	5.1E-07 ± 1E-06		0		0.2.0E-5 ± 4E-5		1.2E-4 ± 4.6E-5	

Tabla 8. Valores promedio (g C_{BIO}/m⁻³) de la biomasa específica fitoplanctónica en el lago Alchichica.

Sucesión de especies

La integración de la abundancia fitoplanctónica de la columna de agua por unidad de área mostró la siguiente sucesión de especies a lo largo del ciclo anual: *M. minutum* (Chlorophyceae) → *N. spumigena* (Cyanophyceae) → *S. aquatilis* (Cyanophyceae).

Durante la época de mezcla (enero-marzo) la especie dominante fue *M. minutum* con más del 70% de la abundancia total; durante la estratificación temprana (abril-junio) y comienzos de la estratificación bien establecida (julio), la especie dominante fue *N. spumigena* con abundancias > 80%. Para los meses restantes de la estratificación bien establecida (agosto-septiembre) y los meses que conforman la estratificación tardía (octubre-diciembre), la especie dominante fue *S. aquatilis* con abundancias > 65%; en especial durante el mes de agosto *S. aquatilis* llegó a representar poco más del 98% de la abundancia total (Figs. 23a y 23b).

En el caso de la biomasa integrada en columna de agua por unidad de área, la sucesión de especies que se presenta es: *C. alchichicana* (Bacillariophyceae) → *N. spumigena* (Cyanophyceae) → *C. alchichicana* (Bacillariophyceae). Durante la mezcla (enero-marzo) *C. alchichicana* fue la especie que mayor cantidad de biomasa fitoplanctónica aportó con > 95%). Durante la estratificación temprana (abril-junio) y aún a comienzos de la estratificación bien establecida (julio) la especie que más biomasa aportó fue *N. spumigena* con valores > 40 %, siendo los meses de abril (98.51%) y julio (97.85%) en donde su aporte en biomasa fue mayor. Durante los meses restantes de la estratificación bien establecida (agosto-septiembre) y la estratificación tardía (octubre-diciembre), *C. alchichicana* nuevamente fue la especie que mayor cantidad de biomasa aportó en el sistema, llegando a generar el 99.14% de la biomasa total durante el mes de noviembre (Figs. 24a y 24b).

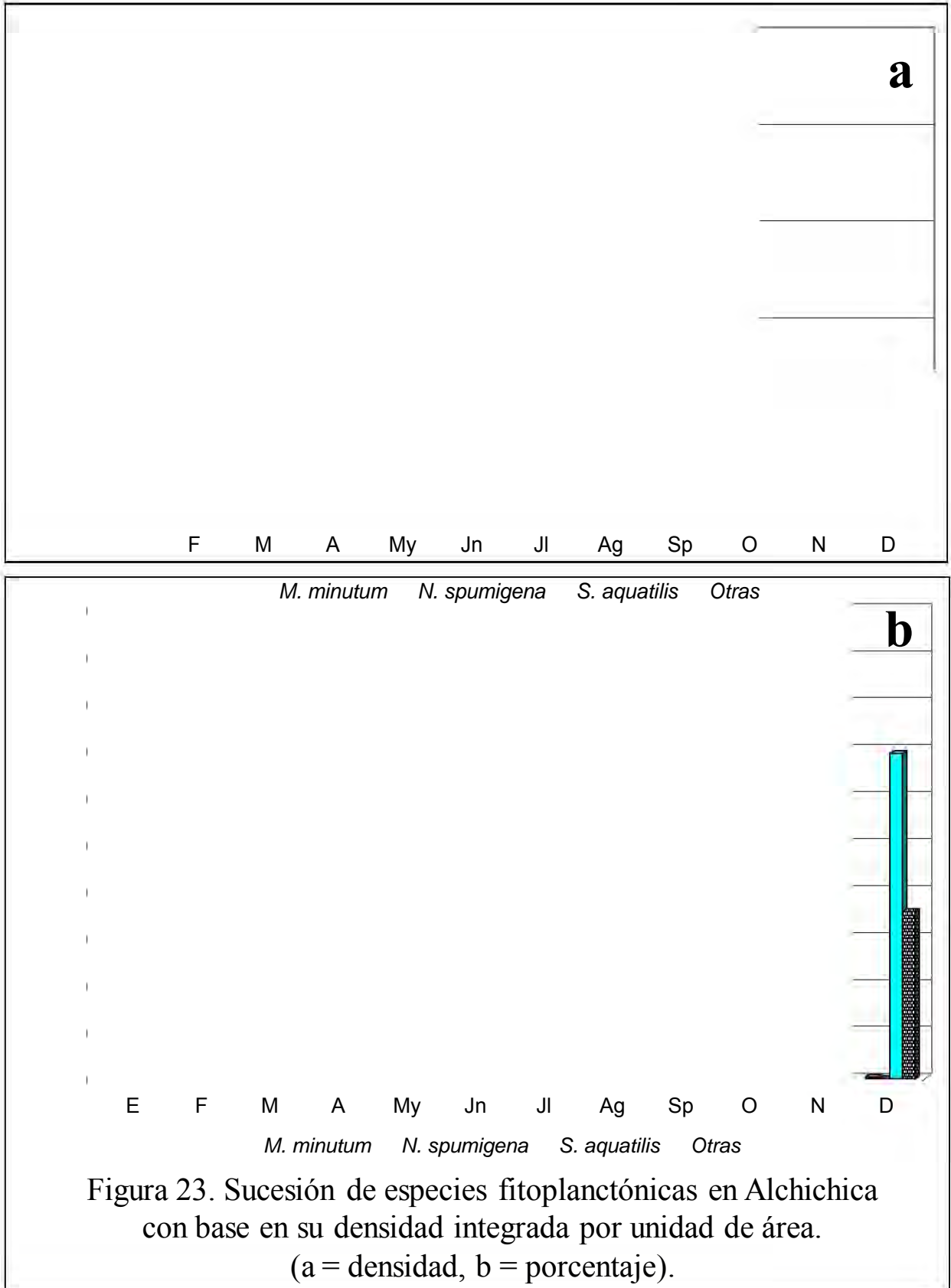


Figura 23. Sucesión de especies fitoplanctónicas en Alchichica con base en su densidad integrada por unidad de área.

(a = densidad, b = porcentaje).

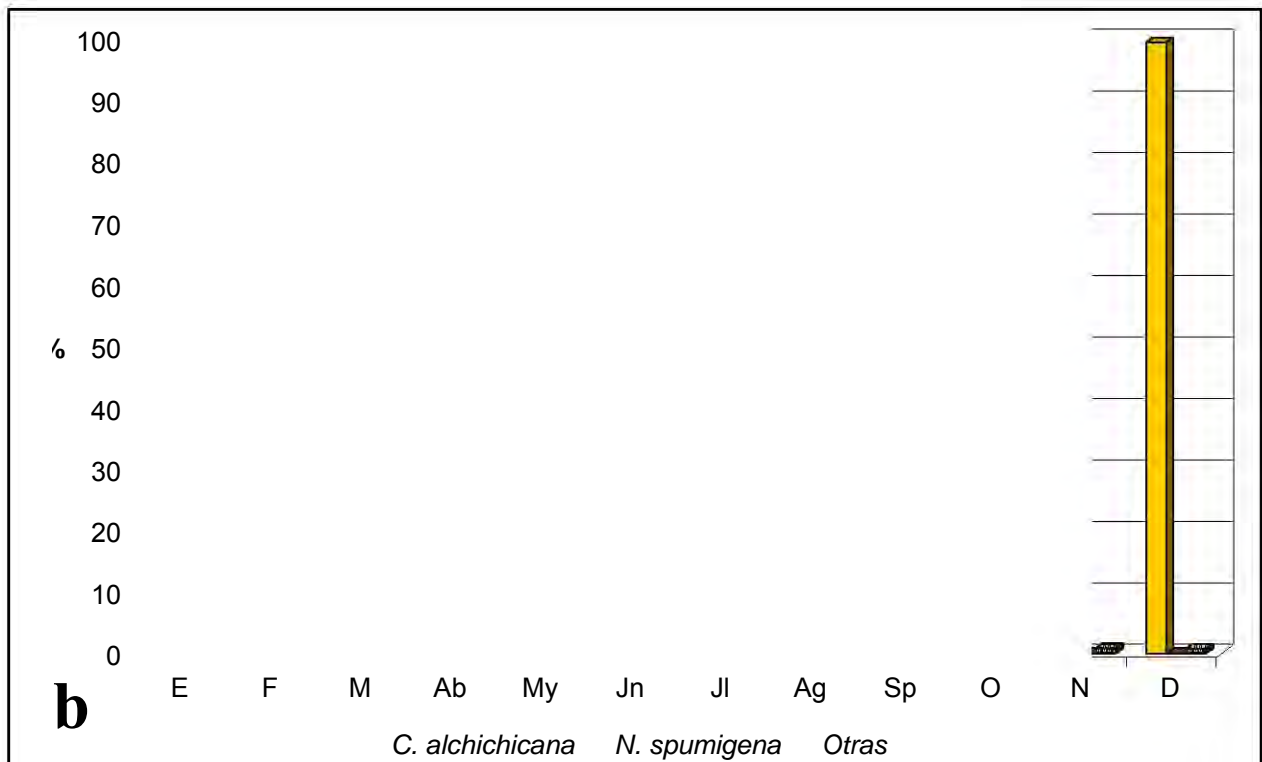
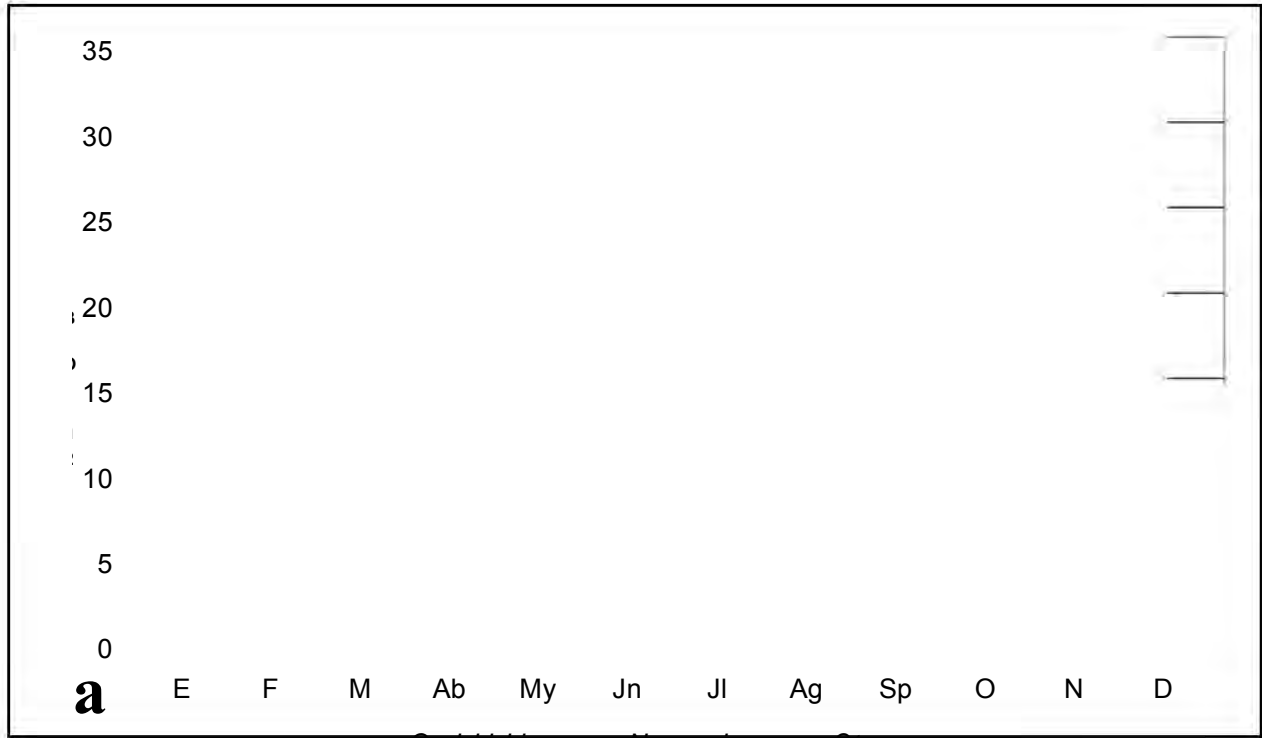


Figura 24. Sucesión de especies fitoplanctónicas en Alchichica con base en su biomasa integrada por unidad de área.
(a = biomasa, b = porcentaje).

Análisis de correlación

Los resultados del análisis de correlación de la temporada de mezcla (Tabla 9) mostraron que existen pocas afinidades de algún parámetro fisicoquímico en particular con respecto a la abundancia o biomasa fitoplanctónica. De las pocas correlaciones encontradas se pueden mencionar las siguientes:

- a) *C. alchichicana* presentó una correlación negativa con la temperatura ($r = -0.545$, $P = 0.01$ para la abundancia y $r = -0.534$, $P = 0.01$ para los valores de biomasa)
- b) *C. choctawhatcheeana* se correlacionó tanto en abundancia y biomasa con la temperatura ($r = 0.500$; $P = 0.01$, para ambos casos) y negativamente con el nitrógeno como nitritos ($r = 0.530$; $P = 0.01$, para ambos casos)
- c) *M. minutum* se correlacionó en abundancia y biomasa con el nitrógeno como nitritos ($r = 0.528$, $P = 0.01$; $r = 0.534$, $P = 0.01$, respectivamente).
- d) La abundancia y biomasa de *C. alchichicana* ($r = 0.559$, $P = 0.01$ para ambos casos), *C. choctawhatcheeana* ($r = 0.529$, $P = 0.01$ para ambos casos) y *M. minutum* ($r = 0.520$, $P = 0.01$ abundancia y $r = 0.500$, $P = 0.01$ para biomasa) presentaron una correlación positiva con la concentración de clorofila determinada mediante el perfilador de fluorescencia natural.
- e) La abundancia ($r = 0.696$, $P = 0.01$) y biomasa ($r = 0.701$, $P = 0.01$) de *C. alchichicana* se correlacionaron positivamente con la clorofila medida por extracción.

		Clorofila "a"			
		Temperatura	N-Nitritos	Perfilador	Extracción
Abundancia	<i>C. alchichicana</i>	-0.540(**)		.559(**)	.696(**)
	<i>C. choctawhatcheeana</i>	-.500(**)	.530(**)	.529(**)	
	<i>M. minutum</i>		.528(**)	.520(**)	
Biomasa	<i>C. alchichicana</i>	-0.523(**)		.559(**)	.701(**)
	<i>C. choctawhatcheeana</i>	-.500(**)	.530(**)	.529(**)	
	<i>M. minutum</i>		.534(**)	.500(**)	

** Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed)

Tabla 9. Matriz de correlación realizada durante la mezcla en el lago Alchichica.

Durante la estratificación, específicamente en el epilimnion (Tabla 10) se encontraron correlaciones positivas y negativas, entre las cuales destacan:

- a) Se encontraron correlaciones inversas entre la temperatura, la abundancia y biomasa de *C. alchichicana* ($r = -0.552$, $P = 0.01$; $r = -0.502$, $P = 0.01$, respectivamente) *C. choctawhatcheeana* ($r = -0.339$, $P = 0.05$; $r = -0.382$, $P = 0.05$, respectivamente) y *O. submarina* ($r = -0.720$, $P = 0.01$; $r = -0.748$, $P = 0.01$, respectivamente).
- b) *N. spumigena* se correlaciono proporcionalmente en abundancia ($r = 0.423$, $P = 0.01$ y biomasa ($r = 0.414$, $P = 0.01$) con los valores de temperatura.
- c) La abundancia y biomasa de *C. alchichicana* ($r = -0.557$, $P = 0.01$; $r = -0.622$, $P = 0.01$ respectivamente) y *C. choctawhatcheeana* ($r = -0.479$, $P = 0.01$; $r = -0.487$, $P = 0.01$ respectivamente) se correlacionaron inversamente con los valores de la luz fotosintéticamente activa (PAR)
- d) La abundancia y biomasa de *C. alchichicana* ($r = 0.717$, $P = 0.01$ y $r = 0.449$, $P = 0.01$, respectivamente) y *N. spumigena* ($r = 0.368$, $P = 0.05$ y $r = 0.355$, $P = 0.05$, respectivamente) se correlaciono positivamente con la clorofila “a” medida por extracción.

		Temperatura	OD	NID	PSR	PAR	Clorofila “a”	
							Perfilador	Extracción
Abundancia	<i>C. alchichicana</i>	-.552(**)				-.557(**)	.446(**)	.717(**)
	<i>C. choctawhatcheeana</i>	-.339(*)				-.479(**)		
	<i>O. submarina</i>	-.720(**)						
	<i>N. spumigena</i>	.423(**)	.765(**)	-.443(**)	.744(**)			.368(*)
	<i>M. minutum</i>							
	<i>S. aquatilis</i>				-.528(**)			
Biomasa	<i>C. alchichicana</i>	-.502(**)				-.622(**)	.480(**)	.449(**)
	<i>C. choctawhatcheeana</i>	-.382(*)				-.487(**)		
	<i>O. submarina</i>	-.748(**)						
	<i>N. spumigena</i>	.414(*)		-.552(**)	.732(**)			.355(*)
	<i>M. minutum</i>							
	<i>S. aquatilis</i>				-.526(**)			
** Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed).								
* Correlation is significant at the 0.05 level (1-tailed).								

Tabla 10. Matriz de correlación realizada en el epilimnion durante la estratificación del lago Alchichica.

Con respecto al metalimnion (Tabla 11) se presentaron las siguientes correlaciones:

- a) La abundancia y biomasa de *O. submarina* presentó una correlación positiva con la temperatura ($r = 0.615, P = 0.01$; $r = 0.591, P = 0.01$ respectivamente), DIN ($r = 0.617, P = 0.01$; $r = 0.559, P = 0.01$ respectivamente) y nitratos ($r = 0.618, P = 0.01$; $r = 0.608, P = 0.01$ respectivamente).
- b) *N. spumigena* se correlaciono proporcionalmente en sus valores de abundancia y biomasa con la temperatura ($r = 0.559, P = 0.01$; $r = 0.578, P = 0.01$ respectivamente) y el oxígeno disuelto ($r = 0.770, P = 0.01$; $r = 0.772, P = 0.01$ respectivamente).
- c) La abundancia y biomasa de *S. aquatilis* se correlaciono inversamente con los valores de oxígeno disuelto ($r = -0.606, P = 0.01$ para ambos casos) y fósforo reactivo soluble ($r = -0.569, P = 0.01$ para ambos casos).
- d) La clorofila “a” medida por perfilador ($r = 0.559, P = 0.01$; $r = 0.615, P = 0.01$ respectivamente) y extracción ($r = 0.589, P = 0.01$; $r = 0.629, P = 0.01$ respectivamente) se correlacionaron con la abundancia y biomasa de *C. alchichicana*.

		Temperatura	OD	NID	N-Nitratos	N-Nitritos	PSR	PAR	Clorofila “a”	
									Perfilador	Extracción
Abundancia	<i>C. alchichicana</i>								.599(**)	.589(**)
	<i>O. sumbarina</i>	.615(**)	.634(**)	.617(**)	.618(**)	.546(**)				
	<i>N. spumigena</i>	.559(**)	.770(**)							
	<i>S. aquatilis</i>		-.606(**)				-.569(**)			
Biomasa	<i>C. alchichicana</i>								.615(**)	.629(**)
	<i>O. sumbarina</i>	.591(**)		.559(**)	.608(**)			.561(**)		
	<i>N. spumigena</i>	.578(**)	.772(**)							
	<i>S. aquatilis</i>		-.606(**)				-.569(**)			

** Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed)

Tabla 11. Matriz de correlación realizada en el metalimnion durante la estratificación del lago Alchichica.

En lo concerniente al hipolimnion (Tabla 12), se presentaron las siguientes correlaciones:

- a) La abundancia y biomasa de *O. submarina* se correlaciono positivamente con la concentración de oxígeno disuelto ($r = 0.573, P = 0.01$ y $r = 0.561, P = 0.01$, respectivamente) y nitrógeno inorgánico disuelto ($r = 0.485, P = 0.01$ y $r = 0.486, P = 0.01$) y de forma negativa con el fósforo reactivo soluble ($r = -0.563, P = 0.01$ y $r = 0.570, P = 0.01$).
- b) *C. choctawhatcheeana* se correlaciono proporcionalmente en sus valores de abundancia y biomasa con el amonio ($r = 0.536, P = 0.01$ y $r = 0.529, P = 0.01$), nitratos ($r = 0.532, P = 0.01$ y $r = 0.512, P = 0.01$) y sílice soluble disuelto ($r = 0.521, P = 0.01$ y $r = 0.544, P = 0.01$).
- c) La concentración de clorofila “a” medida por perfilador y extracción se explica debido a la abundancia ($r = 0.541, P = 0.01$ y $r = 0.920, P = 0.01$ respectivamente) y biomasa ($r = 0.536, P = 0.01$ y $r = 0.7689, P = 0.01$) de *C. alchichicana*.

		OD	NID	Amonio	N-Nitratos	N-Nitritos	PSR	SiSR	Clorofila “a”	
									Perfilador	Extracción
Abundancia	<i>C. alchichicana</i>								.541(**)	.920(**)
	<i>C. choctawhatcheeana</i>			.536(**)	.532(**)			.521(**)		
	<i>O. sumbarina</i>	.573(**)	.485(**)			.541(**)	-.536(**)			
Biomasa	<i>C. alchichicana</i>								.536(**)	.768(**)
	<i>C. choctawhatcheeana</i>			.529(**)	.512(**)			.544(**)		
	<i>O. sumbarina</i>	.561(**)	.486(**)				-.570(**)	:		
** Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed)										

Tabla 12. Matriz de correlación realizada en el hipolimnion durante la estratificación del lago Alchichica.

9. Discusión

El ensamble fitoplanctónico determinado en el lago Alchichica corresponde a una mezcla de especies de aguas salinas y dulceacuícolas. Williams (1998) menciona que la biota de lagos hiposalinos –tal como sería el caso de Alchichica- generalmente incluye especies dulceacuícolas halotolerantes. Algunas de las especies abundantes como *M. minutum*, *S. aquatilis* son habitantes cosmopolitas típicos de sistemas dulceacuícolas que pueden tolerar concentraciones moderadas de salinidad (Kozak, 2005), así como ambientes alcalinos (Comas, 1996). Por otro lado, otras como *N. spumigena*, *C. elmorei*, *C. choctawhatcheeana* y *O. submarina* se desarrollan en condiciones extremas de salinidad y alcalinidad, tales como las que se presentan en los lagos Pirámide y Walker (Galat *et al.*, 1981; Hammer *et al.*, 1983; Batterbee *et al.*, 1984; Leland y Berkas, 1998).

La salinidad (concentración y composición iónica) seguramente es un factor importante que tiene influencia para explicar la baja riqueza de especies fitoplanctónicas (13) descrita en la presente investigación. Trabajos anteriores (Arredondo *et al.*, 1984; Oliva *et al.*, 2001) confirman esta apreciación. La baja riqueza taxonómica es comparable a la encontrada para otros lagos con características similares (salinos y profundos), como el lago Pirámide, Nevada (Galat *et al.*, 1981), el Gran Lago Salado, Utah (Rushforth y Felix, 1982 y Rushforth, 1987 in Stephens, 1990), el East Devil Lake, Dakota (Leland y Berkas, 1998) o el lago Burdur, Turquía (Girgin, *et al.*, 2004) en donde se han registrado entre 10 y 42 especies de fitoplancton.

De la misma forma, la composición de las especies determinadas en el lago Alchichica es similar a la reportada por Galat *et al.* (1981) para el lago Pirámide, en donde las especies de la clase Bacillariophyceae (31) son las mejor representadas mientras que las Cyanophyceae y Chlorophyceae fueron las que menor número de especies presentaron (5 y 6, respectivamente). Rushforth y Felix (1982) identificaron 14 especies de diatomeas y 3 especies de cianobacterias y clorofitas en el Gran Lago Salado, comportamiento totalmente diferente a lo reportado para el lago oligotrófico y profundo Burdur, Turquía, en donde se determinaron 2 especies de diatomeas, 8 de cianobacterias y 7 de clorofitas.

Además de los factores químicos, la dominancia (en abundancia y biomasa) de las especies puede estar determinada por factores físicos como la luz (Garnier *et al.*, 1995;

Moline, 1998; Dussenberry *et al.*, 1999), la temperatura y la mezcla en la columna de agua (Gervais *et al.*, 1997; Zahary *et al.*, 1998; Berman y Shteinman, 1998; Goaricke y Welschmeyer, 1998). Siendo esta última época del año (mezcla) en donde existe mayor turbulencia, disponibilidad de nutrimentos a lo largo de la columna de agua, bajas temperaturas y radiación solar, factores que se combinan para favorecer el desarrollo de las diatomeas *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheeana* que resultan en su florecimiento. Lo anterior es mostrado por la correlación negativa encontrada entre la temperatura y la densidad-biomasa de *C. alchichicana* ($r = -0.523$, $P = 0.01$ y $r = -0.540$, $P = 0.01$ respectivamente) y *C. choctawhatcheeana* ($r = -0.500$, $P = 0.01$ para ambas variables). Kozak (2005) y Milius *et al.* (2005) mencionan que muchas especies del género *Cyclotella* se encuentran poco relacionadas con las altas temperaturas. La dominancia en abundancias numéricas por parte de *M. minutum* es debida a las elevadas concentraciones de nutrimentos presentes en la mezcla además Reynolds (1988) menciona a esta especie como estrategia “r”, el cual es tolerante a un amplio rango de luminosidades y temperaturas.

Diferentes grupos fitoplanctónicos requieren para su crecimiento de diferentes valores de temperatura del agua; si bien el agua fría es necesaria para el crecimiento de las crisofitas y diatomeas, las aguas más cálidas favorecen el crecimiento de las cianobacterias (Milius *et al.*, 2005). El aumento de temperatura y radiación solar asociados a la entrada de la primavera conllevan a la disminución de la turbulencia resultado de los inicios de la estratificación. Los nutrimentos asimismo, han disminuido por el intenso consumo que se presentó por el florecimiento de las diatomeas dejando, además, un desbalance entre ellos que indica que el nutrimento limitante es el nitrógeno.

Las condiciones anteriores favorecen a las cianobacterias fijadoras de nitrógeno, en este caso *Nodularia spumigena*, la cual desarrolla un florecimiento siendo la especie dominante en abundancia y biomasa durante los meses de abril a julio. Durante este periodo (estratificación temprana-comienzo de la estratificación bien establecida) se reconoció una correlación positiva entre la abundancia y biomasa de *N. spumigena* con la clorofila “a” ($r = 0.368$, $P = 0.01$ y $r = 0.355$, $P = 0.01$ respectivamente) y la temperatura ($r = 0.423$, $P = 0.01$ y $r = 0.414$, $P = 0.01$ respectivamente) y negativa con el NID ($r = -0.443$, $P = 0.05$ y $r = -0.552$, $P = 0.05$ respectivamente).

Los florecimientos de *N. spumigena* al inicio de la estratificación es común en los lagos tropicales (Talling y Lemoalle, 1998), así como de otros lagos salinos, alcalinos y profundos como Atexcac, Puebla (Macek *et al.*, 1994; Tavera y Komárek, 1996), el Gran Lago Salado, Utah (Felix y Rushforth, 1979), el lago Pirámide, Nevada (Galat *et al.*, 1981) y en el lago Walker, Nevada (Cooper y Koch, 1984).

Alcocer *et al.* (2008), Oliva *et al.* (2009) y Lugo *et al.* (1999) reportan condiciones similares a las determinadas en el presente trabajo (incremento en la temperatura y luz al inicio de la estabilización de la columna de agua y agotamiento de nitrógeno) que en su conjunto favorecen la proliferación de *Nodularia*. Horne. (1979) menciona que los florecimientos de cianobacterias fijadoras de nitrógeno se generan en el epilimnion, en donde las temperaturas del agua son más elevadas y existe una baja concentración de nitrógeno inorgánico. Hamel y Huber (1995) mencionan a la salinidad, la temperatura y disponibilidad de luz como factores importantes para que se presenten este tipo de florecimientos. Estas condiciones ambientales son utilizadas por esta especie mediante estructuras fisiológicas, como vacuolas de gas que le permite mantenerse cerca de la superficie y heterocistos para la fijación de nitrógeno atmosférico (Horne y Galat, 1985; Kononen *et al.*, 1996).

En los meses posteriores al florecimiento de *N. spumigena*, de agosto en adelante, durante la estratificación bien establecida-tardía, la especie numéricamente dominante fue la cianobacteria *S. aquatilis*. La dominancia por parte de cianobacterias es común en cuerpos de agua oligotróficos y estratificados, tanto templados como tropicales (Elliott, Reynolds e Irish, 2000; Mischke y Nixdorf, 2003; Morabito *et al.*, 2003). Este tipo de cianobacterias se ven favorecidas por las condiciones elevadas de radiación solar (Smith, 1986; Havens *et al.*, 1998), temperatura (Shapiro, 1990), estratificación de la columna de agua (Reynolds, 2006) y viento en calma (Reynolds, 1984; Pearl, 1988 y Pizzolon, 1996). En el caso específico de *Synechocystis*, ésta se asocia además con altos valores de pH y una baja proporción N:P (Odebrecht *et al.*, 2002 en González *et al.*, 2004). Resultados similares fueron obtenidos para el lago Stechlin, Alemania (Pasidák, 1998), en donde se observó una dominancia de cianobacterias asociada con la baja disponibilidad de nitrógeno y altos valores de luz.

A pesar de ser la especie numéricamente dominante, *S. aquatilis* contribuye con una proporción de biomasa mínima comparada con *C. alchichicana*, especie dominante en el metalimnion y que conforma el DCM. El PAR ($r = -0.557$, $P = 0.05$ para la abundancia y $r = -0.622$, $P = 0.05$ para la biomasa) y la temperatura del agua ($r = -0.479$, $P = 0.05$ para la abundancia y $r = -0.487$, $P = 0.05$ para la biomasa) se correlacionaron negativamente con *C. alchichicana* ya que la ubicación del DCM se estableció bajo condiciones de PAR reducidas ($\leq 1\%$ PAR superficial).

Padisák *et al.* (1998) reportan resultados similares a los de Alchichica donde las mayores abundancias de *Cyclotella tripartita* y *C. pseudocomensis* (durante el año 1994) y *Cyclotella sp.* (durante el año de 1995) se presentaron en condiciones de agua fría, con una baja concentración de luz y buena disponibilidad de nutrimentos. Estas condiciones se registraron durante el periodo de circulación así como en el metalimnion durante la estratificación. Por lo anterior, las diatomeas se desarrollaron abundantemente en el DCM en donde dominan en biomasa en comparación con la zona de mezcla donde se presenta una mayor abundancia de cianobacterias. Gasol *et al.* (1992) y Miracle *et al.* (1992) mencionan que el DCM está formado típicamente por una o pocas especies de fitoplancton cuya densidad poblacional es extremadamente grande en comparación con la abundancia del fitoplancton presente en el epilimnion, tal cual se encontró en Alchichica a lo largo de la estratificación bien establecida y tardía.

Como se mencionó anteriormente en la introducción de este trabajo, la formación del DCM en cuerpos de agua estratificados (como ocurre en el lago Alchichica) es debida a la sedimentación pasiva o activa de las algas que se localizan en la zona fótica (epilimnion y tope del metalimnion) (Cullen, 1982; Titman y Kilhum, 1976).

Esta explicación establece que los lagos presentan una oligotrofia en el epilimnion pero no en sus aguas más profundas. La estratificación bien establecida produce una organización vertical del plancton, de tal manera que en el epilimnion no se produce el reciclaje completo de los nutrimentos, sino que se acumulan por sedimentación en el hipolimnion, anóxico en su parte profunda y en cuya interfase óxico-anóxica, a la que no llega la luz, se sitúa el máximo profundo de clorofila (Steele y Yentsch, 1960; Titman y Kilhum, 1976; Cottingham *et al.*, 1998; Vrede *et al.*, 1999; Moratana *et al.*, 2003). Es común encontrar el DCM en lagos estratificados, en donde existen un epilimnion con bajas

concentraciones de nutrientes y alta iluminación, pero un metalimnion con mejores concentraciones nutrimentales, las cuales utilizan de mejor manera ciertas especies; sin embargo, en esta profundidad se presenta una limitación de luz, la cual implica una restricción para el desarrollo de los organismos (Wolin y Stoermer, 2005; Chong, 2009).

En el DCM del lago Alchichica se localizó la mayor concentración de la biomasa fitoplanctónica (> 90% en los meses de agosto a diciembre) ya que en la base del metalimnion se encuentran concentraciones de nutrientes mayores (con respecto a el epilimnion), provenientes del hipolimnion a través de difusión y ondas internas, condiciones que utiliza *C. alchichicana* para proliferar.

Sin importar que proceso intervenga en la formación del DCM, es innegable que genera que las especies predominantes se adapten, creando nuevos hábitats libres de depredación y competidores (Moll y Stoermer, 1982; Camacho *et al.*, 2001). El DCM juega un papel importante en la ecología de la comunidad acuática. Por ejemplo, en los cuerpos de agua oligotróficos constituye una porción significativa de la clorofila total presente en la columna de agua (Lorenzo *et al.*, 2004), también contribuye de manera importante en la transferencia de energía de las capas superficiales hacia capas más profundas, suministrando alimentos a organismos pelágicos (Fennel y Boss, 2003; Huisman *et al.*, 2002). El fitoplancton que constituye por sedimentación el DCM es la mayor vía de transferencia de carbono (Marti y Oldham, 2004; además, los microorganismos que se localizan en el DCM son una fuente importante para el reciclaje de materia orgánica (Chapin *et al.*, 2004).

A pesar del conocimiento que se tiene sobre el máximo profundo de clorofila en lagos templados y en el océano (Steele, 1964; Cahet *et al.*, 1972; Fee, 1976; Pick *et al.*, 1984), pocos son los trabajos que se han hecho sobre el DCM de lagos tropicales. Moll y Storener (1982) y Barbiero y Tuchman (2001) mencionan que el DCM del lago Superior (Estados Unidos/Canadá) está formado exclusivamente por especies del género *Cyclotella* (*C. comta*, *C. delicatula* y *C. comensis*) que se ubican en las capas profundas del lago debido a la ausencia de fósforo en capas superficiales. Fahnenstiel y Glime (1983) indican que el origen del DCM se encuentra determinado por el estado trófico de este lago. Jackson *et al.* (1990) mencionan que el DCM del lago Sproat, Canadá, también se forma debido a la ausencia de fósforo en el epilimnion y está conformado por 2 especies de diatomeas

(*Cyclotella* sp. y *Rhizosolenia eriensis*). Barbiero y McNair (1996) encuentran que la acumulación de *Cyclotella bodanica* es la responsable de la formación del DCM del lago Samish (EEUU) y que dicha acumulación es debida a la sedimentación de los organismos hacia la nutriclina. Wolin y Stoermer (2005) determinan que el DCM del lago Michigan (Estados Unidos) está conformado por *Cyclotella comensis*, debido a que esta especie no se adapta a las bajas concentraciones de nitrógeno y fósforo que se presentan en el epilimnion y explota de mejor forma los nutrientes presentes en el metalimnion.

La concentración de clorofila “a” determinada en el DCM de Alchichica mediante el método de extracción (1.15 a 13.95 $\mu\text{g L}^{-1}$; promedio $5.25 \pm 7.8 \mu\text{g L}^{-1}$) fue elevada en comparación a la determinada por Kiefer *et al.* (1979) (entre 5 y 7 $\mu\text{g L}^{-1}$) y Abbott *et al.* (1984) (entre 6 y 8 $\mu\text{g L}^{-1}$) para el lago Tahoe, así como la cuantificada por Fahnenstiel y Scavia (1987) (entre 6 y 8 $\mu\text{g L}^{-1}$) para el lago Michigan. Para el lago Samish, Barbiero y McNair (1996) reportan como máximo 16 $\mu\text{g L}^{-1}$ de clorofila en el DCM del mes de julio.

La concentración de clorofila “a” hipolimnética se encontró relacionada positivamente con la abundancia y biomasa de *C. alchichicana* ($r = 0.920$, $P = 0.05$ y $r = 0.768$, $P = 0.05$ respectivamente). Esta correlación seguramente se debe al hecho de que *C. alchichica* que conforma el DCM se “exporta” por debajo de la termoclina hasta el sedimento. Seguramente, una cantidad importante de esta biomasa fitoplanctónica no puede ser consumida y es exportada y posteriormente degradada, con lo cual contribuye a generar las condiciones anóxicas que prevalecen en el hipolimnion del lago Alchichica durante la mayor parte de la época de estratificación (Oseguera *et al.*, 2010a, b). La magnitud y composición de los flujos de seston definen las condiciones aerobias o anaerobias del hipolimnion. López Anaya (2007) menciona que *C. alchichicana* por ser una diatomea grande y pesada posee una velocidad de sedimentación alta y que se deposita rápidamente en el sedimento. La predominancia de frústulos así como el pronto desarrollo de un hipolimnion anóxico proporciona evidencia a favor de esta hipótesis (Oseguera *et al.*, 2010a, b).

De acuerdo a Lewis (1986b), aunque la sucesión de especies en los lagos tropicales es similar a la de los lagos templados (diatomeas \rightarrow cryptofitas \rightarrow clorofitas \rightarrow cianobacterias), en los lagos tropicales esta puede recomenzar varias veces al año debido a la presencia de mezclas parciales (atelmixis) por la entrada de nutrientes a la capa de

mezcla. Para el caso de Alchichica, donde no hay evidencia de que se presente atelomixis, la sucesión es diferente tanto en densidad [Chlorophyceae (*M. minutum*) → Cyanophyceae (*N. spumigena*) → Cyanophyceae (*S. aquatilis*)] como en biomasa [Bacillariophyceae (*C. alchichicana*) → Cyanophyceae (*N. spumigena*) → Bacillariophyceae (*C. alchichicana*)].

10. Conclusiones

Se confirmó que el lago Alchichica exhibe un régimen térmico correspondiente al monomítico cálido, con un periodo de circulación o mezcla que abarcó los meses de enero a marzo/abril y otro de estratificación que va de marzo/abril a diciembre. Este régimen de circulación regula en gran medida la dinámica de la comunidad fitoplanctónica.

La concentración de oxígeno disuelto encontrada durante el periodo de estudio varió en un intervalo amplio, desde valores por debajo del límite detección ($< 1 \text{ mg OD L}^{-1}$, 0%sat) hasta de sobresaturación. Se presentaron condiciones de anoxia en el hipolimnion en el periodo de junio a diciembre y de sobresaturación en los primeros 10 m del epilimnion de marzo a agosto.

La capa eufótica ($Z_{EU} = 1\%$ del PAR superficial) alcanzó hasta un máximo de 30 m de profundidad en el mes de noviembre, mientras que en abril se cuantificó el valor mínimo (10 m). Durante la estratificación la penetración de la luz en la columna de agua fue aumentando conforme avanzó el año, ya que durante la estratificación temprana se registró la menor penetración de la luz (asociada al florecimiento de *Nodularia spumigena*) con respecto a la estratificación bien establecida y tardía.

La capa de mezcla (Z_{MIX}) varió ampliamente durante la época de estudio. De enero y hasta principios de marzo la Z_{MIX} alcanzó su máximo grosor. En cuanto el lago comenzó a estratificarse, la Z_{MIX} disminuyó bruscamente hasta alcanzar a principios de abril su menor grosor de todo el ciclo. A partir de esta fecha la Z_{MIX} comenzó a profundizarse hasta el mes de diciembre donde la capa alcanzó una profundidad considerable, justo antes de la mezcla.

El comportamiento que presentaron los nutrientes (NID, N-NH₄, N-NO₃⁻, N-NO₂⁻, PSR y SiSR) fue similar entre ellos, ya que en la mezcla los nutrientes fueron elevados y distribuidos casi homogéneamente en la columna de agua, mientras que durante la estratificación, a principios de esta época la concentración de nutrientes fue baja,

ligeramente mayor durante la estratificación bien establecida e incrementándose durante la estratificación tardía, de la misma manera la concentración de los nutrientes aumenta con la profundidad, ya que en el epilimnion se registraron valores bajos de nutrientes, ligeramente más elevados en el metalimnion y presentándose las máximas concentraciones en el hipolimnion.

El fitoplancton del lago Alchichica estuvo integrado por un total de 13 taxa ubicados en 3 clases: Bacillariophyceae (5 especies), Cyanophyceae (5 especies) y Chlorophyceae (3 especies). Con base en su elevada abundancia y frecuencia de aparición *Cyclotella alchichicana*, *C. choctawhatcheana* y *Synechocystis aquatilis* fueron clasificadas como “dominantes”; por su elevada abundancia y baja frecuencia, *Nodularia spumigena* fue catalogada como “temporal”; finalmente, las restantes 9 especies fueron ubicadas “raras” por sus bajas abundancias y frecuencias de aparición.

La sucesión y dominancia de especies dada por la abundancia estuvo conformada de la siguiente manera: *M. minutum* (Chlorophyceae) → *N. spumigena* (Cyanophyceae) → *S. aquatilis* (Cyanophyceae). Durante la época de circulación *M. minutum* fue la especie dominante (> 70% de la abundancia total), durante la estratificación temprana (abril-junio) y comienzos de la estratificación bien establecida (julio) la especie dominante fue *N. spumigena*, con abundancias > 80%, para los meses restantes de la estratificación bien establecida (agosto-septiembre) y los meses que conforman la estratificación tardía (octubre-diciembre), la especie dominante fue *S. aquatilis* con abundancias > 65%.

La sucesión y dominancia de especie dada por la biomasa fitoplanctónica estuvo conformada de la siguiente manera: *C. alchichicana* (Bacillariophyceae) → *N. spumigena* (Cyanophyceae) → *C. alchichicana* (Bacillariophyceae). Durante la mezcla (enero-marzo) *C. alchichicana* fue la especie que mayor cantidad de biomasa fitoplanctónica aportó con > 95%. Durante la estratificación temprana (abril-junio) y aún a comienzos de la estratificación bien establecida (julio) la especie que más biomasa aportó fue *N. spumigena* con valores > 40%, siendo los meses de abril (98.51%) y julio (97.85%) en donde su aporte en biomasa fue mayor. Durante los meses restantes de la estratificación bien establecida

(agosto-septiembre) y la estratificación tardía (octubre-diciembre), *C. alchichicana* nuevamente fue la especie que mayor cantidad de biomasa aportó en el sistema, llegando a generar el 99.14% de la biomasa total durante el mes de noviembre.

Se determinaron tres patrones diferentes de distribución de la clorofila “a” a lo largo de la columna de agua. El primer patrón correspondió a la época de circulación (promedio $9.28 \pm 3.88 \mu\text{g L}^{-1}$) cuando la biomasa fitoplanctónica fue alta, asociada al florecimiento invernal de diatomeas y distribuida de manera homogénea a lo largo de la columna de agua. El segundo patrón se observó a principios de la estratificación temprana, en donde se encontraron las concentraciones más altas de clorofila “a” (promedio $2.64 \pm 3.32 \mu\text{g L}^{-1}$) cercanas a la superficie disminuyendo rápidamente hacia el fondo lo cual respondió al florecimiento de cianobacterias. El tercer tipo es la presencia de un máximo profundo de clorofila (DCM) que comenzó a mediados de la estratificación temprana (mayo) y que terminó a mediados de la estratificación tardía (noviembre) (promedio $5.25 \pm 7.8 \mu\text{g L}^{-1}$).

11. Bibliografía

Adame, F., J. Alcocer y E. Escobar, 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of and oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* 53: 22-31.

Abbott, M. R., L. D. Kenneth, T. M. Powell, P. J. Richerson, R. C. Richards y C. R. Goldman, 1984. Mixing and the Dynamics of the Deep Chlorophyll Maximum in Lake Tahoe. *Limnology and Oceanography* 29(4): 826-878.

Alcocer, J., E. Escobar y A. L. Oseguera, 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.

Alcocer, J. y A. Lugo, 2003. Effects of El Niño on the dynamics of Lake Alchichica, Central México. *Geofísica Internacional* 42: 523-528.

Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M. R. Sánchez y G. Vilaclara, 2000. Water column stratification and its implications in the warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, México. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 5: 3166-3169.

A. P. H. A., A. W. W. A y W. P. F. C., 1985. American Public Health Association, American Water Workers Association, Water Pollution Control Federation. 1985. Standard methods for the Examination of Water and Wastewater. 16^a Ed., Washington, D. C. USA. 1268 p.

Arar, E. J. y G. B. Collins, 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.

Arredondo, J., O. Vera y A. Ortiz, 1984. Análisis de componente principal y cluster de datos limnológicos en el lago de Alchichica, Puebla. *Biótica* 9: 23-29.

Barbiero, P. y L. Tuchman, 2001. Results from the U. S. EPA's biological open waters surveillance program of the Laurentian Great Lakes II: Deep chlorophyll maxima. *Journal Great Lakes Research* 27: 155-166.

Barbiero, R. P. y C. M. McNair, 1996. The dynamics of vertical chlorophyll distribution in an oligomesotrophic lake. *Journal Great Lakes Research* 18:225–237.

Battarbee, R. W., C. M. Keister y J. P. Bradbury, 1984. Difrustular morphology and taxonomic relationships of *Cyclotella quillensis* Bailey. In Mann, D. G. (ed.), *Proceedings of the 7th. International Diatom Symposium*, Koenigstein: 173-184.

Beckmann, A. y I. Hense, 2004. Torn between extremes: the ups and downs of phytoplankton. *Ocean Dynamics* 54 (6): 581-592.

Berman, T. y B. Shteinman, 1998. Phytoplankton development and turbulent mixing in Lake Kinneret (1992-1996). *Journal Plankton Research* 20: 709-726.

Bienfang, P. K., 1980. Phytoplankton sinking rates in oligotrophic waters of Hawaii, USA. *Marine Biology* 61:69-77.

Blokker, P., S. Schouten, H. Van Denende, J. W. De Leeuw, P. G., Hatcher y J. S. S. Damste, 1998. Chemical structure of algaeans from the fresh water algae *Tetraedron minimum*, *Scenedesmus communis* and *Pediastrum boryanum*. *Organic Geochemistry* 29:1453-1468.

Bormans, M., P. W. Ford y L. Fabbro, 2005. Spatial and temporal variability in cyanobacterial populations controlled by physical processes. *Journal of Plankton Research* 27(1): 61-70.

Burnett, L., D. Moorhead, I. Hawes y C. Howard-Williams, 2006. Environmental Factors Associated with Deep Chlorophyll Maxima in Dry Valley Lakes, South Victoria Land, Antarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38(2): 179–189.

Camacho, A., 2006. On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in Spanish stratified lakes. *Limnética* 25: 453-478.

Camacho, A., J. Erez, A. Chicote, M. Florín, M. M. Squires, C. Lehmann y R. Backofen, 2001. Microbial microstratification, inorganic carbon photoassimilation and dark carbon fixation at the chemocline of the meromictic Lake Cadagno (Switzerland) and its relevance to the food web. *Aquatic Sciences* 63 (1): 91-106.

Cahet, G., M. Fialam, G. Jacquets y M. Panousme, 1972. Production primaire au niveau de la thermocline en zone nérétique de Méditerranée Nord-Occidentale. *Marine Biology* 14: 32-40.

Chamberlain, W. S., C. R. Booth, D. A. Kieffer, J. H. Morrow y R. C. Murphy, 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis and chlorophyll in the sea. *Deep Sea Research* 37(6): 951-973.

Chapin, B. R. K., F. Denoyelles y D. W. Graham, 2004. A deep maximum of green sulphur bacteria (*Chlorochromatium aggregatum*) in a strongly stratified reservoir, *Freshwater Biology* 49(10): 1337-1354.

Chong L., 2009. Modelling Deep Chlorophyll Maxima in Oligotrophic Lakes. <http://www.envbop.govt.nz/TechReports/TechReports-000000-ModellingDeepChlorophyllMaximaOligotrophicLakes.pdf+modelling+deep+chlorophyll+maxima+in&hl=es&gl=mx&pid=bl&srcid=ADGEEShhvdnssWhF0hp2KgL5QMQAQyN8PpkVA9K2LAJz5gC-LfjoCIbLvKBh4QWfU7d2hVNHATtdrGEL1CLnqdzOcYy5jzBnbedRFPrBGNxRuB6EMBq7N4aufcph4BAISLh3ysv5JTJ1&sig=AHIEtbRAxXXUvaZ1ou5JTkIwNrmAbH3trw>

Comas, G., 1996. Las Chlorooccales dulceacuícolas de Cuba. *Bibliotheca Phycologica*. Band 99. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.

Cooper, J. J. y D. L. Koch, 1984. Limnology of the desertic terminal lake, Walker Lake, Nevada, USA. *Hydrobiologia* 118: 275–292.

Cottingham, K. L., S. R. Carpenter y A. L. Amand, 1998. Responses of epilimnetic phytoplankton to experimental nutrient enrichment in three small seepage lakes. *Journal of Plankton Research* 20:1889–1902.

Cullen, J. J., 1982. The Deep Chlorophyll Maxima: Comparing Vertical Profiles of Chlorophyll a. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39(5): 791-803.

Dusenberry, J. A., R. J. Olson y S. W. Chisholm, 1999. Frequency distributions of phytoplankton single-cell fluorescence and vertical mixing in the surface ocean. *Limnology and Oceanography* 44: 431-435.

Elliott J. A., C. S. Reynolds y A. E. Irish, 2000. The diversity and succession of phytoplankton communities in disturbance-free environments, using the model, PROTECH. *Archiv für Hydrobiologie* 149: 241–258.

Escobar, E. y J. Alcocer, 1983. Limnological characterization of Alchichica lake, México. *Memorias del XXII SIL International Congress*. Francia.

Fahnenstiel, G. L. y J. M. Glime, 1983. Subsurface chlorophyll maximum and associated *Cyclotella* pulse in Lake Superior. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 68:605–618.

Fahnenstiel, G. L. y Scavia, D., 1987. Dynamics of Lake Michigan phytoplankton: The deep chlorophyll layer. *Journal of Great Lakes Research* 13(3): 285-295.

Fee, E. J., 1976. The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario: Implications for primary production estimates. *Limnology and Oceanography* 21: 767–782.

Felix, E. A. y S. R. Rushforth, 1979. The algal flora of the Great Salt Lake, Utah. *Nova Hedwigia* 31: 163–195.

Fennel, K. y E. Boss, 2003. Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model. *Limnology and Oceanography* 48(4): 1521-1534.

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.

Galat, D. L., E. L. Lider, S. Vigg y S. R. Robertson, 1981. Limnology of a large, deep, North American terminal lake, Pyramid Lake, Nevada, U.S.A. *Hydrobiologia* 82: 281-317.

García, E., 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. E. García, México.

Garnier, J. G. y M. Coste, 1995. Seasonal succession of diatoms and Chlorophyceae in the drainage network of the Seine river: observations and modeling. *Limnology and Oceanography* 40: 750-765.

Gasol, J. M., R. Guerrero y C. Pedrós-Alió, 1992. Spatial and temporal dynamics of a metalimnetic *Cyptomonas* peak. *Journal of Plankton Research* 14: 1565-1580.

Gervais, F., D. Opitz y H. Behrendt, 1997. Influence of small-scale turbulence and large-scale mixing on phytoplankton primary production. *Hydrobiologia* 342/343: 95-105.

Girgin, S., N. Kazanci y M. Dgel, 2004. On the Limnology of Deep and Saline Lake Burdur in Turkey. *Acta hydrochimica et Hydrobiologica* 3: 189-200.

Goericke, R. y N. A. Welschmeyer, 1998. Response of Sargasso Sea phytoplankton biomass, growth rates and primary production to seasonally varying physical forcing. *Journal Plankton Research*. 20: 2223-2249.

Grigorszky, I., J. Padisák, G. Borics, C. Schitthen y G. Borbély, 2003. Deep chlorophyll maximum by *Ceratium hirudinella* (O: F. Müller) Bergh in a shallow oxbow in Hungary. *Hydrobiologia* 506-509: 209-212.

Gonzáles, J. E., M. Ortaz, C. Peñaherrera, L. M. Matos, 2004. Fitoplancton de un embalse tropical hipereutrífico (Paocachinche, Venezuela): abundancia, biomasa y producción primaria. *Interciencia* 24 (10): 548-555.

Håkansson, H., 2002. A compilation and Evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae*. *Diatom Research* 17: 1-139.

Hamel, K. S. y A. L. Huber, 1985. Relationship of cellular phosphorus in the cyanobacterium *Nodularia* to phosphorus availability in the Peel-Harvey estuarine system. *Hydrobiologia* 124: 57-63.

Hammer, U. T., J. Shames y R. C. Haynes, 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia* 105: 1-126.

Hansen, G., 1992. Biomasseberegninger. *En*: Thomsen, H. A. (ed.). *Plankton i de indre danske farvande*. Havforskning fra Miljøstyrelsen, Miljøministeriet.

Havens, K. E., E. J. Philips, M. F. Cichra. y B. L. Li, 1998. Light availability as a possible regulator of cyanobacteria species composition in a shallow subtropical lake. *Freshwater Biology* 39: 547-556.

Hillebrand, H., C. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollinger y T. Zohary, 1999. Biovolumen calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.

Holm-Hansen, O. y D. Hewes, 2004. Deep chlorophyll-a maxima (DCMs) in Antarctic waters. *Polar Biology* 27: 699-710.

Horne, A., 1994. *Limnology*. Ed. McGraw Hill. U.S.A. 578 p.

Horne, J. A. y D. L. Galat, 1985. Nitrogen fixation in an oligotrophic, saline desert lake: Pyramid Lake, Nevada. *Limnology and Oceanography* 30(6): 1229-1239.

Horne, A. J., 1979. Management of lakes containing N-fixing bluegreen algae. *Archiv für Hydrobiologie* 13: 133–144.

Huisman, J., N. Nga, M. Karl y B. Sommeijer, 2006. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature* 439: 322-325.

Huisman, J., M. Arrayas, U. Ebert y B. Sommeijer, 2002. ¿How do sinking phytoplankton species manage to persist?. *The American Naturalist* 59(3): 245-253.

Jackson, L. J., G. J. Stockner y J. P. Harrison, 1990. Contribution of *Rhizosolenia* *eriensis* and *Cyclotella* spp. to the Deep Chlorophyll Maximum of Sproat Lake, British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(1): 128–135.

Kiefer, D. A., W. S. Chamberlin y C. R. Booth, 1989. Natural fluorescence of chlorophyll a: relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific gyre. *Limnology and Oceanography* 34: 868-881.

Kiefer, D. A. y J. N. Kremer, 1981. Origins of vertical patterns of phytoplankton and nutrients in the temperate open oceans: A stratigraphic hypothesis. *Deep Sea Research* 28: 1087-1105.

Kiefer, D. A., O. Holm-Hansen, R. C. Goldman, R. Richards, T. Berman, 1979. Phytoplankton in lake Tahoe: Deep-Living populations. *Limnology and Oceanography* 17(3): 418-422.

Kononen, K., J. Kuparinen, K. Mäkelä, J. Laanemets, J. Pavelson y S. Nömmann, 1996. Initiation of cyanobacterial blooms in a frontal region at the entrance to the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Limnology and Oceanography* 41: 98-112

Komárek, J., 2005. The modern classification of Cyanoprokaryotes (Cyanobacteria). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 34(Supplement 3): 5-17.

Kozak, A., 2005. Seasonal Changes Occurring Over Four Years in a Reservoir's. Phytoplankton Composition. *Polish Journal of Environmental Studies* 14(4): 451-465.

Leland, H. V. y W. R. Berkas, 1998. Temporal variation in plankton assemblages and physicochemistry of Devils Lake, North Dakota. *Hydrobiologia* 377: 5771.

Lewis, W. M. Jr., 1986a. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *In*: Schiemer, F. y T. Boland (Eds.) *Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing.

Lewis, W. M. Jr., 1986b. Phytoplankton succession in Lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia* 138: 189-203.

Lisote, P. y C. Priscu, 1994. Natural fluorescencia and quantum yields in vertically stationary phytoplankton from perennially ice-covered lakes. *Limnology and Oceanography* 39: 1399-1410.

Longhurst, A. R. y W. G. Harrison, 1988. Vertical nitrogen flux from the oceanic photic zone by diel migrant zooplankton and nekton. *Deep Sea Research* 35: 881-889.

López Anaya, D. P., 2007. Carbono particulado y masa total del seston en el lago Alchichica, Puebla, México. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 56 p.

Lorenzo, L. M., F. G. Figueiras, G. H. Tilstone, B. Arbones y I. Miron, 2004. Photosynthesis and light regime in the Azores Front region during summer: Are light-saturated computations of primary production sufficient. *Deep Sea Research* 51(9): 1229-1244.

Lugo, A., M. E. González, M. R. Sánchez y J. Alcocer, 1999. Distribution of *Leptodiatomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoidea) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical (suplemento)* 17: 145-152.

Macek, M., G. Vilaclara y A. Lugo, 1994. Changes in protozoan assemblages structure and activity in a stratified tropical lake. *Marine Microbial Food Webs* 8: 235-249.

Marti, C. y C. E. Oldham, 2004. Interplay of physical and degradation processes controlling vertical flux of particles in a stratified lake, Tesis de Doctorado. University of Western Australia.

Milius, A., R. Laugaste, T. Möls, M. Haldna y K. Kangur, 2005. Water level and water temperature as factors determining phytoplankton biomass and nutrient content in Lake Peipsi. *Estonian Journal of Ecology* 54: 5-17.

Miracle, M. R., E. Vicente y C. Pedrós-Alió, 1992. Biological studies of Spanish meromictic and stratified lakes. *Limnetica* 8: 59-77.

Mischke, U. y B. Nixdorf, 2003. Equilibrium phase conditions in shallow German lakes: how cyanobacteria species establish a steady state in late summer. *Hydrobiologia* 502: 123-132.

Moline, M. A., 1998. Photoadaptive response during the development of a coastal Antarctic diatom bloom and relationship to water column stability. *Limnology and Oceanography* 43: 146-153.

Moll, R. A. y E. F. Stoermer, 1982. A hypothesis relating trophic status and subsurface chlorophyll maxima of lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 94: 425-440.

Morabito G., A. Oggioni y P. Panzani, 2003. Phytoplankton assemblage at equilibrium in large and deep subalpine lakes: a case study from Lago Maggiore (N Italy). *Hydrobiologia* 502: 37-48.

Morata, S. M., A. Camacho, M. R. Miracle y E. Vicente, 2003. Asociaciones fitoplanctónicas y su periodicidad en un lago marcadamente estratificado. *Limnética* 22(3-4): 35-52.

Moreno, J. L., 2003. Fitoplancton. In De la Lanza, E. G. y P. Hernández (eds), Manual para la colecta, el manejo y las observaciones de campo para bioindicadores de la calidad del agua. AGT Editor. México. 123-139 pp.

Oliva, M. G., 2001. Estudio de la variación vertical y temporal de las comunidades fitoplanctónicas durante el florecimiento de cianobacterias en el lago cráter Alchichica, Puebla. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 133 p.

Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta & L.A. Oseguera. 2009. Planktonic bloom-forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, Mexico. pp. 121-126. In Oren, A., Naftz, D.L. y Wurtsbaugh, W.A. (eds.), Saline lakes around the world: unique systems with unique values. Natural Resources and Environmental Issues XV. The S.J. and Jessie E. Quinney Natural Resources Research Library, published in conjunction with the Utah State University College of Natural Resources. 269 pp.

Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer y L. Peralta, 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.

Oseguera, A. L., J. Alcocer y E. Escobar, 2010a. Seston flux in a tropical saline lake. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 30(10): 1477-1481

Oseguera, L. A., J. Alcocer y G. Vilaclara, 2010b Relative importance of dust inputs and aquatic biological production as sources of lake sediments in an oligotrophic lake in a semi-arid area. *Earth Surface Process and Landforms*. 1-8. DOI: 10.1002/esp.2062

Payne, A. I., 1986. *The Ecology of Tropical Lakes and Rivers*. Wiley. Chichester. 301 p.

Padisák, J., Lothar Krienitz, Wolfram Scheffler, Rainer Koscehl, Jorgen Kristiansen e István Grigorszky, 1998. Phytoplankton succession in the oligotrophic Lake Stechlin (Germany) in 1994 and 1995. *Hydrobiologia* 369/370: 179-197.

Paerl, H. W., 1988. Nuisances phytoplankton blooms in coastal, estuarine and inland waters. *Limnology and Oceanography* 33: 823-847.

Pick, F. R., C. Nalewajko, y R. S. Leand, 1984. The origin of a metalimnetic chrysophyte peak. *Limnology and Oceanography* 29: 125-134.

Pizzolon, L., 1996. Importancia de las cianobacterias como factor de toxicidad en las aguas continentales. *Interciencia* 21: 239-245.

Reyes, C. M., 1979. *Geología de la Cuenca de Oriental*. Estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. Colección Científica Prehistoria 71. Inst Nal. Antrop. Hist. de México.

Reynolds, C. S., 2006. *The Ecology of Phytoplankton (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. Cambridge University Press. London.

Reynolds, C. S., 1988. Functional morphology and adaptive strategies of freshwater phytoplankton. *In* Sandgren C. D. (ed), *Growth and survival strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 388-433.

Reynolds, C. S., 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. London. 384 p.

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.

Round, F. E., R. Crawford y D. Mann, 1990. *The Diatoms biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press. USA. 758 p.

Rushforth, S. R. & E. A. Felix, 1982. Biotic adjustments to changing salinities in the Great Salt Lake, Utah, USA. *Microbial Ecology* 8: 157-161.

Sánchez, S., 2006. Dinámica vertical y temporal de los nutrientes (N, P, Si) en un lago monocíclico cálido tropical: Alchichica, Puebla, México. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 105 p.

Saggio, A. y J. Imberger, 2001. Mixing and Turbulent Fluxes in the metalimnion of a Stratified Lake. *Limnology and Oceanography* 46(2): 392-409.

Shapiro J., 1990. Currents beliefs regarding dominance by blue-greens: the case of the importance of CO₂ and pH. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 24: 38–54.

Signoret, M., J. Aldeco y M. T. Barreiro, 2006. Variabilidad de perfiles de clorofila a obtenidos por fluorescencia natural en el oeste y centro del golfo de México en junio de 1999. *Hidrobiologica* 16: 221-232.

Smayda, T. J., 1978. From phytoplankton to biomass. *In* Sournia, A. (ed.). *Phytoplankton Manual. Monographs on Oceanographic Methodology* 6. UNESCO, Paris, pp. 273–279.

Smith V., 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 43:148–153.

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.

Sun, J. y D. Liu, 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.

Steele, J. H., 1964. A study of production in the Gulf of Mexico. *Journal of Marine Research* 22: 211–222.

Steele, J. H. y C. S. Yentsch, 1960. The vertical distribution of chlorophyll. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 39: 217–226.

Stephens, W. D., 1990. Changes in lake levels, salinity and the biological community of Great Salt Lake (Utah, USA), 1847-1987. *Hydrobiologia* 197: 139-146.

Talling, J. F. y J. Lemoalle, 1998. *Ecological dynamics of tropical inland waters*. Cambridge. 441 p.

Tavera, R. y J. Komárek, 1996. Cyanoprokaryotes in the volcanic lake Alchichica, Puebla State, Mexico. *Algological Studies* 83:511–538.

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(3): 409-418.

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.

Vrede, K., T. Vrede, A. Isaksson y A. Karlsson, 1999. Effects of nutrients (phosphorous, nitrogen, and carbon) and zooplanktonon bacterioplankton a seasonal study. *Limnology and Oceanography* 44: 1616–1624.

Wetzel, R. G., 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. Third Edition. Academic Press, USA. 700 p.

Wetzel, R. y G. Likens, 1979. *Limnological Analyses*. Sauders. Philadelphia. 357 p.

Williams, W. D., 1998. Salinity as determinant of the structure of biological communities in salt lakes. *Hydrobiologia* 381: 191 201.

Wolin, J. A. y E. F. Stoermer, 2005. Response of a Lake Michigan coastal lake to anthropogenic catchment disturbance. *Journal of Paleolimnology* 33:73-94.

Xu, J., A.Y. T. Ho, K. Yin, X. Yuan, D. M. Anderson, J. H. W. Lee y P. J. Harrison, 2008. Temporal and spatial variations in nutrient stoichiometry and regulation of phytoplankton biomass in Hong Kong waters: Influence of the Pearl River outflow and sewage inputs. *Marine Pollution Bulletin* 57: 335-348

Zahary, T., U. Pollinger, O. Hadas y K. D. Hambright, 1998. Bloom dynamics and sedimentation of *Peridinium gatunense* in Lake Kinneret. *Limnology and Oceanography* 43: 175-186.