



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
BIOLOGÍA AMBIENTAL

EL FLUJO SEDIMENTARIO DE FITOPLANCTON
EN UN LAGO TROPICAL PROFUNDO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

BIÓLOGA LILIA VELASCO BAZÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JAVIER ALCO CER DURAND FES Iztacala

COMITÉ TUTOR: DRA. MARGARITA ERNA CABALLERO MIRANDA Instituto de Geofísica
DRA. GLORIA VILA CLARA FATJO FES Iztacala



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 03 de junio de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **VELASCO BAZÁN LILIA**, con número de cuenta 302293131, con la tesis titulada "**El flujo sedimentario de fitoplancton en un lago tropical profundo.**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JAVIER ALCOCER DURAND**:

Presidente: DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
Vocal: DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ
Secretario: DRA. MARGARITA ERNA CABALLERO MIRANDA
Suplente: DR. ENRIQUE ARTURO CANTORAL URIZA
Suplente: DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de agosto de 2013.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARÍZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y a la UNAM en sí misma por la formación de excelencia que he recibido en sus aulas y laboratorios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para realización de estudios de posgrado (Número de registro 231697).

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECyT) por el apoyo económico recibido para estudios de posgrado.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, UNAM (proyecto PAPIIT IN221009 y IN210806), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyectos CONACyT-41667 y CONACyT-49923) y al Programa de Apoyo a los Profesores de Carrera para la Formación de Grupos de Investigación (PAPCA 2007-2008 y 2009-2010) de la FES Iztacala, UNAM por el financiamiento a los proyectos de los cuales esta tesis forma parte.

A mi tutor, Dr. Javier Alcocer Durand, por su apoyo en la realización y culminación de este proyecto.

A los miembros del Comité Tutor: Dra. Margarita Erna Caballero Miranda y Dra. Gloria Vilaclara Fatjo por su guía y aportes durante el desarrollo del presente trabajo.

Agradecimientos



A la M. en C. Guadalupe Oliva por su orientación en la identificación de especies.

Al M. en C. Rafael Emiliano Quintanar Zúñiga (Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Unidad de Biología y Prototipos de la FES Iztacala, UNAM) por su apoyo en observación y medición de muestras en microscopio electrónico.

A Sergio Castillo (Laboratorio de Biogeoquímica, Instituto de Ciencias del mar y Limnología, UNAM) responsable del análisis de nutrimentos.

Al Dr. Luis A. Oseguera y al M. en C. Armando Rodríguez por su apoyo en la colecta de muestras.

A los miembros del jurado para el examen de grado: Dr. Alfonso Lugo Vázquez, Dr. Javier Carmona Jiménez, Dra. Margarita Erna Caballero Miranda, Dr. Enrique Arturo Cantoral Uriza y Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia por sus correcciones, comentarios, aportaciones y por ampliar mi visión desde el punto de vista en sus áreas de especialización.

Agradecimientos



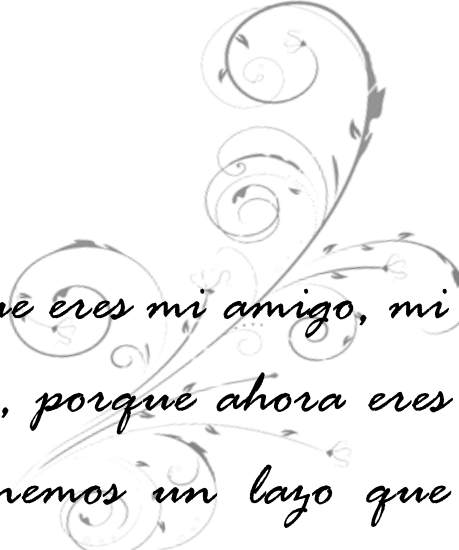
A mi esposo Gilberto por creer siempre en mí, en mis proyectos y en mis sueños, por brindarme motivación y apoyarme incondicionalmente para lograrlos.

A mis padres por su amor, apoyo y confianza incondicionales.


A mis hermanas Roxana y Gabriela por motivarme siempre a cerrar ciclos e iniciar nuevos proyectos, por ayudarme a crecer y madurar como persona.

A todos ustedes, quienes forman parte importante de este logro, gracias por estar conmigo. Gracias por creer en mí y en lo que puedo llegar a lograr.

Dedicatoria



A Gilberto, porque eres mi amigo, mi cómplice, mi amor, porque ahora eres parte de mi y tenemos un lazo que nunca nos separará.



A Itaii, porque no sólo has cambiado mi vida sino le has dado razón de ser, todo es maravilloso con respecto a ti, eres el nuevo motor de mi vida. Te amo pequeña mía.



*Hay una fuerza motriz más
poderosa que el vapor, la electricidad
y la energía atómica: la voluntad.*

ÍNDICE

	Pág.
Resumen	1
Abstract	3
Introducción	4
Hipótesis	10
Objetivo	11
<i>Objetivos particulares</i>	11
Materiales y métodos	12
<i>Área de estudio</i>	12
<i>Muestreo</i>	14
<i>Parámetros ambientales</i>	15
<i>Flujos de Cl a</i>	17
<i>Identificación y cuantificación de fitoplancton en trampas</i>	18
<i>Cálculo de biovolúmenes</i>	19
<i>Densidad celular en trampas</i>	20
<i>Cálculo de flujos de fitoplancton y frústulos</i>	21
<i>Cálculo de flujos de CB y SiB</i>	21
<i>Correlaciones estadísticas</i>	23
Resultados	24
a. Parámetros ambientales	24
<i>Z_{mix}, Z_{eu}, T°, OD</i>	24
<i>Nutrimientos</i>	27
<i>Limitación de crecimiento por N, P y Si y sus relaciones molares ..</i>	30
<i>Cl a en columna de agua</i>	32
b. Registro de trampas	34
<i>Composición en trampas</i>	34

<i>Riqueza de especies del nano y microfitoplancton en trampas ...</i>	34
<i>Abundancia y densidad fitoplanctónica en trampas</i>	37
c. Flujos sedimentarios	41
<i>I. Flujos de Cl a</i>	41
<i>II. Flujos de células con contenido celular</i>	42
<i>III. Flujos de frústulos</i>	44
<i>IV. Flujos de CB</i>	46
<i>V. Flujos de SiB</i>	48
d. Correlaciones estadísticas	50
Discusión	52
Conclusiones	63
Literatura citada	65
Anexos	80

LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
1.	Localización geográfica del Lago Alchichica y fotografía panorámica.	13
2.	Profundidad de la capa de mezcla y de la zona fótica durante tres años en el lago Alchichica.	24
3.	Temperatura promedio (\pm d.e.) en la capa de mezcla a lo largo de tres años en el lago Alchichica.	25
4.	Cantidad promedio de oxígeno disuelto (\pm d.e.) en la capa de mezcla y el porcentaje promedio de saturación a lo largo de tres años en el lago Alchichica.	26
5.	Concentración promedio de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) (\pm d.e.) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y la concentración limitante para el crecimiento del fitoplancton ($100 \mu\text{g L}^{-1}$) según Reynolds (2006).	27
6.	Concentración promedio de fósforo reactivo soluble (PRS) (\pm d.e.) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y la concentración limitante para el crecimiento de diatomeas ($3 \mu\text{g L}^{-1}$) según Reynolds (2006).	29
7.	Concentración promedio de sílice reactivo soluble (SiRS) (\pm d.e.) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y la concentración limitante para el crecimiento de diatomeas ($109 \mu\text{g L}^{-1}$) según Reynolds (2006).	30
8.	Concentración promedio de clorofila <i>a</i> (Cl <i>a</i>) (\pm d.e.) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica.	33
9.	Riqueza de especies del nano y micro fito y ticoplancton sedimentadas a lo largo tres años en el lago Alchichica y anomalías de la riqueza de especies del nano y micro fito y ticoplancton sedimentadas a lo largo de tres años en el lago Alchichica	36
10.	Densidad de células de fito y ticoplancton sedimentadas a lo largo de tres años en el lago Alchichica y contribución relativa de cada especie a la densidad mensual de células de fito y ticoplancton sedimentadas.	38
11.	Aporte porcentual de frústulos vacíos y frústulos con contenido celular (fito y ticoplancton) a la densidad total de frústulos sedimentados a lo largo de tres años en el lago Alchichica.	39
12.	Flujos de Cl <i>a</i> durante tres años en el lago Alchichica.	41

13.	Flujos de células durante tres años el lago Alchichica y contribución relativa de cada especie a los flujos mensuales de células.	43
14.	Flujos de frústulos (de diatomeas con contenido celular y vacíos) durante tres años en el lago Alchichica y contribución relativa de cada especie a los flujos mensuales de frústulos.	45
15.	Contribución relativa de diatomeas con contenido celular y frústulos vacíos a los flujos de frústulos durante tres años en el lago Alchichica.	46
16.	Flujos de CB durante tres años en el lago Alchichica y contribución relativa de cada especie a los flujos mensuales de CB.	47
17.	Flujos de SiB durante tres años en el lago Alchichica y contribución relativa de cada especie a los flujos mensuales de SiB.	49
18.	Contribución relativa de diatomeas y frústulos vacíos al flujo de SiB durante tres años en el lago Alchichica.	50

LISTA DE TABLAS

Tabla		Pág.
1.	Especies de fitoplancton reportadas previamente para el Lago Alchichica y registro de fito y ticoplancton en las trampas de sedimentación.	35
2.	Flujos sedimentarios de diatomeas registrados para lagos oligotróficos.	61

ANEXOS

Anexo

- I. Principales resultados de flujos totales.
- II. Principales resultados de flujos de células por año.
- III. Principales resultados de flujos de frústulos por año.
- IV. Principales resultados de flujos de CB por año.
- V. Principales resultados de flujos de SiB por año.
- VI. Proporción de NID:PRS en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y las proporciones limitantes sugeridas por Redfield (1958) y otros autores para distintos grupos de fitoplancton. Clorofitas, Interlandi *et al.* (1999). Cianoprocariotas, Smith *et al.* (1995). Diatomeas, Interlandi *et al.* (1999).
- VII. Proporción de SiRS:PRS en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y las proporciones limitantes para diatomeas sugeridas por Redfield (1958) e Interlandi *et al.* (1999).
- VIII. Proporción de SiRS:NID en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y las proporciones limitantes para diatomeas sugeridas por Redfield (1958) e Interlandi *et al.* 1999.
- IX. Diagrama de dispersión 3D de las relaciones atómicas de los nutrientes potencialmente limitantes para el crecimiento de diatomeas (SiRS:NID:PRS) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica.

FOTOGRAFÍAS

- A *Cyclotella alchichicana* Oliva, Lugo, Alcocer & Cantoral
- B *Chaetoceros elmorei* Boyer
- C *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad

RESUMEN

El flujo sedimentario del fitoplancton se relaciona estrechamente con la producción de carbono biogénico. Una vez que dicho carbono se genera en un cuerpo acuático a partir de la actividad fotosintética, éste puede ser consumido por niveles tróficos superiores, ser remineralizado en el circuito microbiano dentro de la zona fótica, o ser exportado bajo la termoclina a los sedimentos. En ambientes oligotróficos, donde las células de fitoplancton responsables de la producción primaria son generalmente de talla menor a 2 μm , el proceso de sedimentación es poco importante, ya que el fitoplancton es principalmente reciclado en la capa de mezcla. Sin embargo, en el lago oligotrófico tropical Alchichica, la biomasa fitoplanctónica está dominada por organismos de talla grande ($> 2 \mu\text{m}$ y en su mayoría $> 35 \mu\text{m}$) que de tener una baja presión de depredación, presumiblemente el destino final del carbono biogénico será su exportación debajo de la termoclina y su eventual secuestro en los sedimentos.

Con el objetivo de estimar la magnitud y dinámica de la sedimentación de fitoplancton, así como el carbono y sílice particulados asociados, se colocaron en Alchichica trampas de sedimentación durante tres años. Cada mes se midieron parámetros ambientales y nutrimentos y se cuantificaron los flujos de células fitoplanctónicas con contenido celular y frústulos vacíos; además, se estimaron los flujos de carbono (CB) y sílice (SiB) biogénicos.

Se observaron 18 especies fitoplanctónicas en las trampas, 11 ticoplanctónicas y 7 fitoplanctónicas. El ticoplancton contribuyó con muy bajo porcentaje al flujo total de CB y SiB (3% y 1% respectivamente), por lo que se considera de importancia menor. Los flujos de células con contenido celular y frústulos fueron dominados por las diatomeas *Cyclotella alchichicana* y *C. choctawhatcheeana* en los primeros dos años; posteriormente, se sumó a las dos anteriores *Chaetoceros elmorei*. Los flujos máximos estuvieron asociados al florecimiento invernal de diatomeas durante la circulación y, en menor medida, al de la cianoprocarionta *Nodularia spumigena* durante la estratificación temprana.

Los flujos sedimentarios estimados en el presente estudio son mayores a los de otros lagos de condición trófica similar (oligotróficos) e incluso mayor. Los flujos de CB y SiB fueron máximos



tras los florecimientos de diatomeas, principalmente de *C. alchichicana*. Estos resultados ponen de manifiesto la relevancia de la talla del fitoplancton para el proceso de exportación, más que el estado trófico por sí mismo.

ABSTRACT

The sedimentary flux of phytoplankton is closely related to biogenic carbon production. Once carbon is generated in a water body through the photosynthetic activity, this can be ingested by higher trophic levels, may be remineralized in the microbial loop within the euphotic zone or exported below the thermocline towards the sediments. In most oligotrophic waters the size of the dominant phytoplankton is generally less than 2 μm , as a consequence, it is mostly recycled in the mixing layer. However, the phytoplankton biomass of tropical, oligotrophic Lake Alchichica is dominated by large organism (> 2 μm and mostly > 35 μm) if they suffer a low herbivory pressure, the fate of the biogenic carbon should be its exportation below the thermocline into the sediments, and eventually its sequestration.

The aim of the present study was to estimate the magnitude and dynamics of the phytoplankton sedimentation rate, as well as the associated particulate carbon and silica, in Lake Alchichica along a three-year period. Environmental parameters and phytoplankton, biogenic carbon (BC) and biogenic silica (BSi) fluxes were measured on a monthly basis.

Eighteen phytoplankton species were identified in the sediment traps, eleven tytoplanktonic and seven planktonic. Tytoplankton contribution to the total flux of BC and BSi was very poor (3% and 1%, respectively). Phytoplankton cells and empty frustules fluxes were dominated by the diatoms *Cyclotella alchichicana* and *C. choctawhatcheana* in the first two years; on the third year, the diatom *Chaetoceros elmorei* appeared along with *C. alchichicana* and *C. choctawhatcheana*. Highest fluxes were associated with the winter diatom bloom that takes place during the circulation period, and to a lesser extent, to the cyanoprokaryota *Nodularia spumigena* bloom during the early stratification.

The fluxes found in this study are higher than those reported from other lakes with similar (oligotrophic) or even higher trophic status. The BC and BSi fluxes were highest after the diatom bloom and composed mainly by *C. alchichicana*. Our results highlight the relevance of the phytoplankton size and composition rather than the trophic status for the export process.

INTRODUCCIÓN

El fitoplancton es el principal grupo de productores primarios responsable de la fijación de carbono en los cuerpos acuáticos; se trata de un grupo polifilético de microorganismos autótrofos que viven suspendidos en las aguas superficiales y/o aquellos que cumplen una parte significativa de sus ciclos de vida en tales aguas (Reynolds 2006). Existen especies que pueden ser colectadas en la columna de agua, pero que no poseen las adaptaciones que les permitan mantenerse en este ambiente ya que son especies bentónicas que han sido arrastradas por las corrientes; a este grupo se le conoce como ticoplancton (Reynolds 2006).

El estado trófico de un lago, interpretado a través de la disponibilidad de nutrimentos y biomasa fitoplanctónica, se considera una de las características responsables de la composición y la distribución de tallas de la comunidad fitoplanctónica (Talling y Lemoalle 1998). En ambientes oligotróficos y estratificados, el fitoplancton de talla pequeña (picofitoplancton $\leq 2 \mu\text{m}$, *sensu* Sieburth *et al.* 1978) representa la mayor contribución a la biomasa y producción primaria de los cuerpos acuáticos, tanto marinos como epicontinentales (Stocker y Antia 1986, Thingstad y Sakshaug 1990). Por otro lado, en ambientes con altas concentraciones de nutrimentos –tales como las aguas costeras, frentes y zonas de afloramiento–, la talla grande (nano y microfitoplancton $> 2 \mu\text{m}$) es la responsable principal de la biomasa autótrófica (Eppley y Peterson 1979, Malone 1980, Kalff y Watson 1986, Munawar y Munawar 1986, Petrova 1986).

La producción de carbono biogénico (CB) en los ecosistemas pelágicos refleja eventos ya sean estacionales, como los florecimientos o blooms –eventos de multiplicación y acumulación de la población algal que representan un aumento significativo en la biomasa de una o pocas especies en un breve periodo (Hallegraeff 1992), dados por la alta disponibilidad de nutrimentos durante la etapa de mezcla en un cuerpo acuático (primaveral en la zona templada e invernal en la tropical, Lewis 1996)– o bien, eventos episódicos de corta duración que generan mezclas más restringidas (p. ej., erosión del tope o techo del metalimnion o atelomixis; Barbosa y Padisák 2002, Gunkel y Casallas 2002).

Una vez que el CB se fija en un cuerpo acuático a partir de la actividad fotosintética, éste puede ser remineralizado en el circuito microbiano dentro de la zona fótica o ser exportado, ya sea por



trasferencia a la red trófica debido al consumo de herbívoros y otros compartimientos tróficos, o bien ser exportado mediante el flujo descendente (Legendre y Rassoulzadegan 1996).

La biomasa sedimentada limita el suministro de materia orgánica disponible para la regeneración de los nutrimentos en la columna de agua, que es la fuente principal de elementos para los productores primarios en muchos sistemas acuáticos (Bloesch *et al.* 1977, Caraco *et al.* 1992, Poister *et al.* 1994). El fitoplancton, al exportarse por debajo de la termoclina, transporta los nutrimentos y el CB que forman parte de su biomasa hacia el hipolimnion, removiéndolos de la capa fótica, lo que hace que disminuya la producción primaria en el epilimnion hasta que se rompa la estratificación térmica u ocurra algún otro proceso que mezcle todo el lago (Reynolds 1984).

Sin embargo, existen diferencias en la re-solubilización de los elementos; así, el fósforo (P) es disuelto más rápidamente que el nitrógeno (N) y el carbono (C), y éstos últimos más rápidamente que el sílice (Si); además, el Si –a diferencia del N y P– no se disuelve durante el paso por el intestino del zooplancton, por lo que al ser excretado –junto con otras partículas– se acelera su hundimiento, lo que implica un tiempo muy corto en la permanencia del Si en el epilimnion, lo que lleva también a que el Si soluble se pierda rápidamente tras la sedimentación masiva de un florecimiento, por lo que las concentraciones elevadas de Si en el epilimnion sólo se encontrarán cuando se presenten aportes alóctonos o bien tras la mezcla con las aguas profundas enriquecidas en Si (Lampert y Sommer 2007).

Un aspecto importante en la comprensión del papel de la sedimentación de fitoplancton en los ciclos biogeoquímicos es el coeficiente de exportación, esto es, la cantidad de partículas de origen fitoplanctónico que llega al sedimento en relación con la cantidad de partículas generadas a través de la fotosíntesis (Poister y Armstrong 2003). A este respecto, algunos modelos que consideran la sedimentación del fitoplancton, calculan el coeficiente de exportación basados en la producción primaria y la profundidad (Suess 1980, Pace *et al.* 1987). El supuesto de que la sedimentación se lleva una proporción fija de la producción primaria es apoyado por investigaciones en cuerpos de agua de distintos estados tróficos que han empleado trampas de sedimentación, tanto en sistemas marinos como epicontinentales (Baines

y Pace 1994, Tartari y Biasci 1997, Heiskanen y Tallberg 1999). Sin embargo, otros estudios indican que la sedimentación no es una proporción constante de la producción primaria y que deben considerarse tanto la naturaleza de las partículas originadas en el fitoplancton como las condiciones de la columna de agua (Boyd y Newton 1995, Larocque *et al.* 1996, Poister y Armstrong 2003). Así, Poister *et al.* (1994) afirman que, tras encontrar cambios estacionales opuestos entre la tasa de producción primaria y la pérdida por sedimentación, la composición específica del fitoplancton en cada temporada tiene un impacto significativo en el ciclo de los nutrientes en los sistemas acuáticos, siendo el más relevante la pérdida de Si por la sedimentación de florecimientos de diatomeas.

La composición de la comunidad fitoplanctónica puede afectar en forma importante los ciclos biogeoquímicos de algunos elementos tales como el C, N, P y Si, ya que los principales grupos funcionales del fitoplancton tienen diferentes necesidades y modos de adquisición de éstos (Falkowski *et al.* 2004). Por ejemplo, las diatomeas poseen valvas de sílice que las hacen pesadas, y por ende, tienen mayores tasas de sedimentación que otros grupos de fitoplancton, lo que conlleva una mayor retención de carbono en aguas profundas (Smetacek 1999); adicionalmente, la construcción de frústulos implica una alta demanda de Si en la zona productiva de la columna de agua (Ragueneau *et al.* 2000) y finalmente, el Si llega al fondo por sedimentación.

La desoxigenación del hipolimnion se encuentra asociada con la cantidad de materia orgánica fitoplanctónica que llega a éste; así, la fracción de talla grande del fitoplancton que es exportada rápidamente aumenta la cantidad de materia orgánica a reciclar (remineralizar) en el fondo donde consume oxígeno durante el proceso (Goedkoop y Johnson 1996). Lo anterior puede generar anoxia hipolimnética (Poister y Armstrong 2003) que derivaría en una acumulación, a largo plazo, de la materia que no alcanza a remineralizarse (secuestro) ya sea por su abundancia o bien como sustancias refractarias, es decir, que son químicamente resistentes a la descomposición (Lampert y Sommer 2007). El proceso desde la fijación de CO₂ atmosférico hasta su secuestro temporal o permanente se ha nombrado bomba biológica y, a través de dicho proceso, se ha propuesto explicar las variaciones de CO₂ atmosférico mediante cambios en los flujos de carbono en los sistemas acuáticos (Honjo 1997).

Procesos de exportación

Dentro de los mecanismos reconocidos para la exportación del carbono biogénico particulado (CBP) están la sedimentación de células grandes de fitoplancton no consumidas, agregados celulares (Silver y Alldredge 1981, Kjørboe y Hansen 1993, Passow *et al.* 1994) y la sedimentación de fragmentos fecales (fecal-pellets) de rápido hundimiento (Schrader 1971, Turner 2002).

En general, el camino o ruta que sigue el CB dentro del cuerpo acuático depende fundamentalmente de la estructura de tallas de los productores primarios. Se asume que existe un control hidrodinámico sobre las fracciones del fitoplancton a través de una sedimentación diferencial de tallas; así, las células de talla grande se sedimentan más fácilmente que las de talla pequeña (Frenette *et al.* 1996), lo que significa que las células grandes del fitoplancton no alcanzan a remineralizarse en la zona fótica y las tallas pequeñas raramente se exportan al fondo (Legendre 1999).

El estado fisiológico del fitoplancton es otra característica de la que dependen los flujos de sedimentación. Las células que no asimilan eficazmente los nutrientes se sedimentan más rápidamente que las que lo hacen activamente (Bienfang *et al.* 1982, Sommer 1984, Culver y Smith 1989), ya que las células muertas o moribundas sedimentan a una velocidad mayor que las vivas principalmente cuando cuentan con cubiertas formadas por sílice (como las diatomeas) ya que dicha cubierta aumenta su densidad (Smayda 1970, Reynolds 1973, Sommer 1984, Honjo 1997).

La velocidad de hundimiento del fitoplancton puede reducirse por adaptaciones de las células; de esta manera, la forma de las células ayuda a aumentar la flotabilidad mientras más se desvía de la esfericidad (McNown y Malaika 1950). Por otro lado, la acumulación de lípidos (Walsby y Reynolds 1980), la regulación iónica (Lund 1959, Kahn y Swift 1978), la secreción de mucílago (Walsby y Reynolds 1980) y la formación de vesículas de gas (Walsby 1972) o la combinación de algunos de éstos en la formación de colonias (Reynolds 1984), son considerados mecanismos para disminuir la densidad y aumentar la flotabilidad, por lo que la sedimentación se genera

cuando se reduce la eficiencia de estos mecanismos para mantener a los organismos en suspensión.

La composición del fitoplancton también puede influir en la sedimentación. En particular, las diatomeas tienen una densidad mayor que otros grupos fitoplanctónicos y pueden contribuir de manera desproporcionada a la sedimentación, es decir, que el porcentaje de diatomeas de la columna de agua que sedimentan sea mayor al de cualquier otro grupo fitoplanctónico (Reynolds y Wiseman 1982, Wassman *et al.* 1996, Tallberg y Heiskanen 1998, Scharek *et al.* 1999). Así, las poblaciones de diatomeas con florecimientos durante la época de mezcla son eliminadas por su sedimentación masiva ya que no pueden ser consumidas en su totalidad, debido a su gran abundancia en relación con la del mesozooplancton (Legendre y Rassoulzadegan 1996). Por lo anterior, se ha observado –especialmente en las diatomeas– que la sedimentación es un proceso específico de cada especie (Bienfang y Harrison 1984, Sancetta y Calvert 1988, Passow 1991).

La presión de depredación (herbivoría) puede llegar a ser una característica determinante para la sedimentación del fitoplancton (Noji 1991, Andreassen *et al.* 1994). Generalmente, los herbívoros afectan negativamente la abundancia del fitoplancton, dado que la mayoría de las especies del zooplancton son capaces de consumir organismos presa en el extremo inferior del espectro de tamaño (Burns 1968) que corresponden al pico y nanofitoplancton (*sensu* Sieburth *et al.* 1978). En general, después de un florecimiento, es común que el nanofitoplancton se sedimente en forma masiva, ya que no puede ser consumido en su totalidad debido a su gran abundancia en relación con la del mesozooplancton. Sin embargo, cuando no hay florecimientos, la presión de depredación del mesozooplancton sobre el nanofitoplancton es muy importante e impide su exportación a través de su ingesta. Por otro lado, el microzooplancton consume el picofitoplancton individual, que tiene una velocidad de sedimentación comparativamente menor, por lo que su ingesta y remineralización se presenta principalmente en la zona fótica (Legendre y Rassoulzadegan 1996).

Conjuntamente, los flujos elevados de fitoplancton se han asociado a la pérdida de la estabilidad de la columna de agua, principalmente tras el establecimiento de la estratificación:



aumento de turbulencia (Reynolds 1976a), cambios en las concentraciones de nutrientes (Lund 1971, Bienfang *et al.* 1982), alteraciones en la salinidad y temperatura (Reynolds 1976b, Skjoldal y Wassmann 1986, Wassmann *et al.* 1990) y modificación de la intensidad de luz de la que dispone el fitoplancton (Bienfang *et al.* 1983).

El conocimiento de la dinámica de sedimentación de poblaciones de especies fitoplanctónicas puede contribuir a una mejor comprensión de los ciclos biogeoquímicos de los elementos en los ecosistemas acuáticos, ya que la sedimentación del fitoplancton tiene un impacto importante en el ciclo global del carbono debido a la exportación de carbono fotosintético desde la superficie hacia el fondo (Falkowski *et al.* 1998, Arrigo *et al.* 1999) y, por otro lado, la sedimentación masiva de diatomeas domina el ciclo biogeoquímico del Si (Tréguer *et al.* 1995, Honjo 1997).

Teniendo en cuenta el importante papel desempeñado por los flujos de sedimentación, existe la necesidad de caracterizar y explicar la variabilidad en la fracción de la producción primaria que se exporta en la columna de agua, principalmente en sistemas tropicales en donde los estudios son más escasos en comparación con sistemas templados.

Las características específicas del lago Alchichica, Puebla, lo hacen un sitio interesante de estudiar ya que son opuestas a lo conocido comúnmente para ambientes oligotróficos. Es decir, el lago Alchichica, a diferencia de otros sistemas acuáticos oligotróficos, está dominado por nano- y microfitoplancton (2–200 μm) que, debido a su mayor peso y a una menor presión de depredación por parte del zooplancton, debe estar siendo exportado hacia el fondo principalmente; y por otro lado, 21 de las 32 especies fitoplanctónicas descritas para Alchichica son de talla mayor a 2 μm , dentro de las cuales 13 son diatomeas, a pesar de que en dicho lago prevalecen concentraciones bajas de sílice ($< 10 \mu\text{mol L}^{-1}$) en comparación con otros lagos, principalmente de ambientes volcánicos (Armienta *et al.* 2008).

HIPOTESIS

H₀ 1: Debido a la dominancia de nano y microfitoplancton en el lago Alchichica, los flujos sedimentarios en este lago serán mayores a los de otros cuerpos acuáticos oligotróficos en donde predomina el picofitoplancton.

H₀ 2: Durante los dos florecimientos del lago (invernal de diatomeas y primaveral de cianoprocariontas) se genera la mayor producción de biomasa fitoplanctónica, por ende, los flujos mayores estarán asociados a dichos eventos.

H₀ 3: Las diatomeas, en particular la especie *C. alchichicana*, será el grupo fitoplanctónico mejor representado en las trampas de sedimentación, debido a que contribuye con la mayor biomasa al fitoplancton de Alchichica. Debido a su gran tamaño y peso, *C. alchichicana* dominará los flujos de CB y SiB.

H₀ 4: Puesto que se ha encontrado (Adame *et al.* 2008) que la producción de biomasa fitoplanctónica, particularmente durante el florecimiento de diatomeas, muestra una ciclicidad bienal (mayores en los años pares y menores en los nones), se espera que dicha relación se vea reflejada en flujos sedimentarios de fitoplancton.

OBJETIVO

Estimar la magnitud y dinámica del proceso de exportación (pérdida) por sedimentación del fitoplancton y el carbono y sílice biogénicos particulados asociados, así como las posibles relaciones con las condiciones ambientales de la capa de mezcla en un lago tropical, oligotrófico y profundo (Alchichica).

OBJETIVOS PARTICULARES

- a) Identificar las especies principales de fitoplancton que se sedimentan en el Lago Alchichica.
- b) Cuantificar la magnitud de los flujos de células y su conversión a tasas de exportación de CB.
- c) Cuantificar la magnitud de los flujos de diatomeas (con contenido celular y frústulos vacíos) y su conversión a tasas de exportación de SiB.
- d) Reconocer la dinámica temporal intra e interanual (junio de 2006 a junio 2009) de la exportación de fitoplancton, así como de CB y SiB.
- e) Identificar la relación entre los flujos medidos (fitoplancton, CB y SiB) con las principales variables ambientales de la capa de mezcla.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El lago Alchichica es el mayor de los seis lagos cráter que se localizan en la cuenca endorreica Oriental (4,982 km²), en el extremo SE del Altiplano Mexicano (19° 24.7' N, 97° 24.0' O), entre los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Filonov *et al.* 2006) (fig. 1). El clima en la región es templado seco debido a que se encuentra a una altitud elevada (> 2,000 m s.n.m.), con una temperatura ambiental media de 12.9°C (Alcocer *et al.* 2000) y precipitación media anual menor de 500 mm (Adame *et al.* 2008). En la región se presentan dos épocas climáticas bien definidas: una de lluvias con temperaturas promedio más elevadas (14.5-15.4°C) y otra de secas con temperaturas promedio más bajas (9.2-13.0°C). La evapotranspiración es alta (1,690 mm).

El lago Alchichica es uno de los cuerpos de agua más profundos de México con una profundidad máxima de 62 m y media de 40.9 m. Su forma es aproximadamente circular (diámetro de 1,733 m), con un área de 2.3 km² y perímetro de 5.1 km (Filonov *et al.* 2006). El aporte de agua principal es a través del manto freático y en cantidad menor por lluvia. Este lago presenta aguas hiposalinas ($\approx 8.5 \text{ g L}^{-1}$) y de pH básico (≈ 9), siendo los iones dominantes el sodio y el cloruro, aunque también son importantes los bicarbonatos, carbonatos, sulfatos y magnesio (Vilaclara *et al.* 1993).

Se trata de un lago monomíctico cálido, con periodo de circulación invernal y estratificación el resto del año (Alcocer *et al.* 2000, Lugo 2000). El periodo de mezcla se presenta de finales de diciembre o inicios de enero a fines de marzo o principios de abril. La zona fótica varía de 13 m durante la mezcla hasta 38 m durante la estratificación (Adame *et al.* 2008). La estratificación se subdivide en tres periodos (Adame *et al.* 2008): temprana (de finales de marzo a mayo), cuando el perfil de temperatura comienza a mostrar una termoclina superficial; bien establecida (de junio a principios de septiembre), cuando la termoclina ya se encuentra desarrollada, y tardía, cuando la termoclina se adelgaza y profundiza (de fines de septiembre a diciembre). El periodo de estratificación se caracteriza por el desarrollo de un hipolimnion anóxico (Alcocer *et al.* 2008).

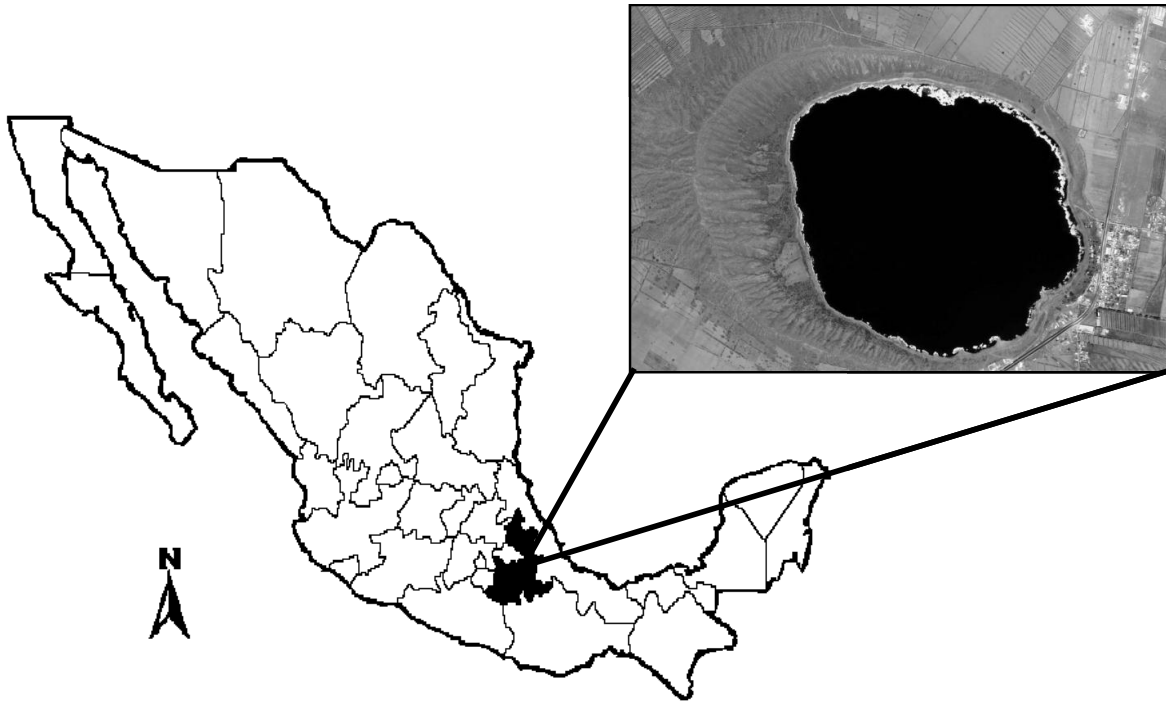


Fig. 1. Lago Alchichica. Arriba. Localización geográfica (Fotografía satelital de Google Earth). Abajo. Fotografía panorámica.

Alchichica es un lago oligotrófico de acuerdo con el criterio de Margalef (1983), indicado por una concentración de clorofila *a* (Cl *a*) en la columna de agua generalmente inferior a $5 \mu\text{g L}^{-1}$ durante la mayor parte del año; además, las concentraciones de nutrientes (N y P) en la capa de mezcla son bajas ($< 4 \mu\text{mol L}^{-1}$ y $< 1 \mu\text{mol L}^{-1}$ de NID y PSR respectivamente) confirmando las condiciones oligotróficas del lago (Ramírez 2009).

El fitoplancton de Alchichica está constituido por 32 especies de pico, nano y microfitoplancton, entre las que se encuentran 14 diatomeas, 12 cianoprocariontas, 4 clorofitas y 2 criptofitas (Oliva *et al.* 2001, Rosiles 2005).

Alrededor del mes de enero se desarrolla un florecimiento de diatomeas –del micro y nanofitoplancton– en los que se ha identificado la presencia de la diatomea endémica *C. alchichicana* Oliva, Lugo, Alcocer y Cantoral-Uriza (35-63 μm de diámetro, Oliva *et al.* 2006), de *C. choctawhatcheeana* Prasad (5-12 μm de diámetro, Oliva *et al.* 2008) y de *Chaetoceros elmorei* Boyer (5.5-10.9 μm de diámetro, Oliva 2001), cuya presencia está favorecida por la turbulencia y nutrimentos durante el periodo de circulación, que las mantiene distribuidas en toda la columna de agua (Alcocer *et al.* 2008). Alrededor del mes de mayo, durante la estratificación temprana, se presenta otro florecimiento, en este caso de la cianoprocarionta fijadora de nitrógeno *Nodularia spumigena* Mertens (7-12 x 2.7-3.6 μm , Oliva *et al.* 2009).

En lo referente al zooplancton, se han identificado 40 taxa de ciliados (Macek *et al.* 2008), entre los más destacados se encuentran *Rhabdostyla* sp. que domina en la superficie del lago, *Halteria grandinella* Müller y Dujardin y *Belonophrya pelagica* André que son dominantes en el epilimnion, *Euplotes* cf. *daidaleos* Diller y Kounaris y *Pelagothrix* sp. que son importantes alrededor de la oxiclina y se encuentran asociados a *Phialina* sp., en el hipolimnion dominan *Cyclidium glaucoma* y *Uronema nigricans* y dos ciliados anaerobios (*Isocyclidium globosum* Esteban, Finlay y Embley y *Caenomorpha* sp.). Se encuentran también dos especies de rotíferos (*Brachionus* grupo *plicatilis* y *Hexarthra jenkiniae* Beauchamp), así como una sola especie de copépodo (*Leptodiaptomus garciai* Osorio-Tafall) cuya dinámica temporal varía durante el año, siendo más abundante después de los florecimientos (Lugo *et al.* 1999, Montiel-Martínez *et al.* 2008).

Muestreo

Se colocó un anclaje en la parte central y más profunda del lago. Se empleó una estación de trampas de sedimentación (KC-Denmark sediment trap station) constituida de dos cilindros de

acrílico de diámetro interno = 74 mm, altura = 450 mm, volumen = 1.9 L y una proporción altura-diámetro mayor a 6, recomendada para evitar la resuspensión en cuerpos acuáticos de corriente baja (Bloesch y Burns 1980, Bloesch 1994, Callieri 1997, Weyhenmeyer 1997, Punning *et al.* 2003). La estación estaba aproximadamente a tres metros del fondo (59 m) para evitar la captura del sedimento que pudiera resuspenderse, permaneciendo siempre en la misma posición.

El muestreo abarcó de mayo de 2006 a junio de 2009 con colectas aproximadamente mensuales (36 muestreos). Cada mes, al momento de ser puesto el anclaje, los cilindros se llenaron con agua procedente de la misma profundidad (59 m) previamente filtrada a través de una malla de 100 μm , para eliminar la materia particulada.

Una vez recuperadas las trampas, el agua y el material capturado se homogenizó y filtró a través de una malla de 100 μm para eliminar restos de meso y macrozooplancton (Karl *et al.* 1991, Pilskaln 2004). El contenido –agua y material atrapado– de cada trampa se colocó en un recipiente de plástico de 0.5 L previamente lavado con HCl al 2% y enjuagado tres veces con agua desionizada para evitar que las muestras se contaminaran por actividad bacteriana o de otros microorganismos de agua de lavados previos (Karl *et al.* 1991). Las muestras se fijaron con solución de lugol (Thronsen 1978, Hötzel y Croome 1999) para realizar la identificación, conteos y medición de las células fitoplanctónicas. El contenido de otra trampa se vertió en una botella de plástico de 2 L y se almacenó en frío y oscuridad hasta realizar los análisis de concentración de Cl α .

Parámetros ambientales

Para determinar los perfiles verticales de temperatura (T°) y oxígeno disuelto (OD) se utilizó una sonda multiparámetro de calidad de agua (Hydrolab DS4/SVR4) con registros a cada metro. Para delimitar el epi, meta e hipolimnion así como la capa de mezcla (Z_{mix}) se utilizaron los perfiles de T° y OD. La Z_{mix} abarca desde la superficie del lago hasta la profundidad donde la T° ya no sea más homogénea (variación $< 1\text{ }^\circ\text{C m}^{-1}$) y OD sea uniforme (variación $< 1\text{ mg L}^{-2}\text{ m}^{-1}$) y

que resulta equivalente a toda la columna de agua durante la época de circulación y al epilimnion durante la estratificación.

Para los perfiles de radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) se utilizó un perfilador de fluorescencia natural (Biospherical PNF-300); la zona eufótica (Z_{eu}) se definió desde la superficie hasta la profundidad donde se alcanza el 1% del PAR incidente en la superficie (SPAR por sus siglas en inglés).

Se hicieron colectas de agua con una botella muestreadora a diez profundidades a lo largo de la columna (2, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50 y 60 m). Se analizaron las concentraciones de nutrientes y de Cl α . El análisis de los nutrientes disueltos incluyó nitrógeno inorgánico disuelto ($NID = NO_3^- + NO_2^- + NH_4^+$), fósforo soluble reactivo (PSR) y sílice soluble reactivo (SiSR) y siguió los métodos estándar (Strickland y Parsons 1972) adaptados (Kirkwood 1994) a un autoanalizador de flujo segmentado de cinco canales (SKALAR San Plus System). La evaluación de la concentración de Cl α se realizó por fluorimetría (Arar y Collins 1997); para ello, se filtraron 50 mL de cada muestra a través de un filtro GF/F de 13 mm de diámetro; posteriormente se extrajo la Cl α de éstos con 10 mL de acetona al 90% en oscuridad y se mantuvieron en refrigeración durante un período mínimo de 12 y no mayor a 24 hr. Posteriormente, la Cl α extraída se evaluó en un fluorómetro digital (Turner Designs 10-AU). Las lecturas se transformaron a $\mu\text{g Cl } \alpha \text{ L}^{-1}$ utilizando la siguiente ecuación del Método 445.0 de la EPA (US Environmental Protection Agency) (Arar y Collins 1997) (Ec. 1):

$$C_{S,u} = \frac{C_{E,u} * \text{Volumen extraído (L)} * (\text{FD})}{\text{Volumen muestreado (L)}} \quad (\text{Ec. 1})$$

donde, $C_{S,u}$ es la concentración de Cl α ($\mu\text{g L}^{-1}$) en toda la muestra, $C_{E,u}$ es la concentración de Cl α ($\mu\text{g L}^{-1}$) no corregida en la solución extraída y analizada, volumen extraído es el volumen (L) de la extracción preparada antes de ser diluida, FD es el factor de dilución y volumen muestreado es el volumen (L) en la muestra de agua.

Se compararon las concentraciones de NID, PSR y SiSR en la Z_{mix} con las concentraciones de los nutrientes necesarias para satisfacer la demanda y para mantener la tasa de crecimiento del fitoplancton (concentraciones limitantes) propuestas por Reynolds (2006) con el fin de identificar los periodos de limitación por algún nutriente. Por otro lado, se analizaron las desviaciones de las relaciones estequiométricas (relaciones molares en $\mu\text{mol L}^{-1}$) utilizadas más comúnmente (Redfield 1958, Brzezinski 1985) y de diferentes propuestas para los diferentes grupos de fitoplancton (Smith *et al.* 1995, Interlandi *et al.* 1999) que indican la limitación potencial para su crecimiento por N, P o Si.

Para el caso de las diatomeas, que pueden estar limitadas por cualquiera de los tres elementos (Si, N y P), la evaluación de la limitación estequiométrica se calculó utilizando dos relaciones para cada nutriente (cocientes para diatomeas de Interlandi *et al.* 1999), para predecir: i) limitación por N cuando $N:P < 9$ y $N:Si < 3$, ii) limitación por P cuando $N:P > 9$ y $Si:P > 40$ y iii) limitación por Si cuando $N:Si > 3$ y $Si:P < 40$; un enfoque similar fue utilizado por Xu *et al.* (2008) con el fin de evaluar la limitación de nutrientes en el estuario del Río Perla en Hong Kong.

Flujos de Cl α

La concentración de Cl α en las trampas de sedimentación fue medida por el mismo método de fluorimetría que la Cl α de columna de agua (Ec. 1; método 445.0 de la EPA, Arar y Collins 1997), filtrando 5mL del contenido de las trampas a través de filtros GF/F Whatman de 13 mm de diámetro. El pigmento se extrajo durante 18 horas con 10 mL de acetona al 90% en oscuridad y refrigeración, posteriormente, la Cl α extraída se midió en un fluorómetro digital (Turner Designs 10-AU). La concentración de Cl α fue utilizada para obtener los flujos de este pigmento de acuerdo con la ecuación de Reynolds *et al.* (1982), modificada para incluir el factor tiempo (Ec. 2):

$$F_{Cl a} = \frac{[Cl a] * V_t}{V_f * t * A_t} \quad (\text{Ec. 2})$$

donde $F_{Cl a}$ es el flujo de $Cl a$ por metro cuadrado por día ($\mu\text{g } Cl a \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), $[Cl a]$ es la concentración de $Cl a$ (μg), V_t es el volumen de la trampa (mL), V_f es el volumen filtrado al que se le cuantificó la concentración de $Cl a$ (mL), t es el tiempo que se mantuvo expuesta la trampa expresado en días y A_t el área de la trampa (m^2).

Identificación y cuantificación de fitoplancton en trampas

Se cuantificó únicamente el fitoplancton de talla grande ($> 2\mu\text{m}$, correspondiente al nano y microfitoplancton *sensu* Sieburth *et al.* 1978) debido a la limitación impuesta por la resolución del microscopio utilizado para la identificación taxonómica de los organismos, por lo que las especies picofitoplanctónicas ($\leq 2\mu\text{m}$) no fueron registradas. Las especies más pequeñas generalmente son recicladas en la capa de mezcla por lo que se considera que lo anterior no imprimió sesgo alguno en los resultados obtenidos.

El conteo se realizó con el método de concentración por sedimentación de Ütermohl (1958) siguiendo transectos en un microscopio invertido Leika DMIL, con un objetivo 40x C Plan y oculares 10x (total de 400x). Para ello se utilizaron cámaras de sedimentación de 10 y 25 mL, dejando sedimentar 24 horas por cada 5 mL de muestra, con lo que se asegura la sedimentación de todas las especies fitoplanctónicas. Se revisó una cámara por muestra en la que se contaron al menos 400 células del organismo más abundante, ya que, de acuerdo con el criterio de Lund *et al.* (1958) y Venrick (1978), esto brinda una precisión de $\pm 10\%$ considerando que los organismos se distribuyen al azar.

Al contarse las células fitoplanctónicas se distinguieron dos grupos. En el primero de ellos se tomaron en cuenta células vivas (*sensu* Smayda 1978) con presencia de contenido celular y cloroplastos intactos, además de células con algún contenido celular sin cloroplastos intactos, en las que no se podía diferenciar si se trataba de células vivas, en descomposición o latentes

pero que claramente debían ser consideradas por su aporte de carbono. En este primer grupo tuvieron cabida células de cianoprocariontes, clorofitas y diatomeas. El segundo grupo incluyó frústulos vacíos e intactos, frústulos rotos o erosionados y valvas individuales intactas y erosionadas (dos valvas equivalen a un frústulo); no obstante, fragmentos de valvas no fueron considerados con el fin de evitar contabilizar un mismo individuo en más de una ocasión. Este segundo grupo solamente abarcó especies de diatomeas.

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

Cálculo de biovolúmenes

Utilizando la reglilla del ocular del microscopio se midieron las dimensiones celulares requeridas para el cálculo del biovolumen (V) de al menos 25 células de cada especie fitoplanctónica para evitar sesgos en los resultados, ya que con este número la desviación estándar es menor al 10% de la media de la talla por especie (Smayda 1978, Hillebrand *et al.* 1999).

Posteriormente, se hizo la transformación a micrómetros, de acuerdo con la escala utilizada y los aumentos en el microscopio. Se procedió al cálculo de V 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 V calculado para diatomeas de las que se identificaron sólo por una valva fue considerado por separado, sin embargo la estimación fue la misma, se utilizó la aproximación a una forma geométrica.

El cálculo de V de las células catalogadas como del primer grupo (ver identificación y cuantificación) permitió realizar una conversión a contenido de CB (Smayda 1978, Hansen 1992, Snoeijs 1994). Ya que Conley *et al.* (1989) consideran que gran parte de la variación de contenido de Si celular se da en relación al tamaño de la célula, el V de las diatomeas del primer

grupo así como el de los frústulos del segundo grupo fueron considerados para la estimación del SiB (Romero *et al.* 2002) sin tomar en cuenta el espesor de las valvas.

El aporte de CB y SiB de cada célula fue utilizado para estimar los flujos de los mismos elementos con una resolución taxonómica, considerada como la mejor estimación indirecta (Smayda 1978).

Densidad celular en trampas

La concentración celular (céls mL⁻¹) fue obtenida para cada especie según Villafañe y Reid (1995) (Ec. 3):

$$C_{sp} = \frac{N}{V_b} \quad (\text{Ec. 3})$$

donde C_{sp} es la concentración de células de una especie por mL, N es el número de células contadas en el volumen barrido de la cámara (V_b). Para obtener V_b se utilizó la siguiente ecuación (Ec. 4):

$$V_b = \frac{A_b * V_m}{A_T} \quad (\text{Ec. 4})$$

donde A_b es el área barrida; V_m es el volumen de la muestra y A_T es el área total de la cámara de conteo.

Cálculo de flujos de fitoplancton y frústulos

Los flujos de fitoplancton y frústulos (céls m⁻² d⁻¹) fueron calculados según la fórmula de Reynolds *et al.* (1982), modificada para incluir el factor tiempo (Ec. 5):

$$F_{sp} = \frac{C_{sp} * V_t}{t * A_t} \quad (\text{Ec. 5})$$

donde F_{sp} es el flujo de células por metro cuadrado por día, C_{sp} es la cantidad de células de una especie por mL colectado en la trampa calculada con la Ec. 3 (céls mL⁻¹), V_t es el volumen de la trampa (mL), t es el tiempo que se mantuvo expuesta la trampa expresado en días y A_t es el área de la trampa (m²).

Cálculo de flujos de CB y SiB

En especies marinas se ha observado que las diatomeas tienen menor cantidad de carbono por volumen en comparación del conjunto de los demás grupos de fitoplancton (Strathmann 1967, Eppley *et al.* 1970); por ello, lo ideal sería emplear un trabajo con esta consideración para el fitoplancton epicontinental, sin embargo, al parecer no hay estudios específicos dedicados de forma simultánea a expresar el contenido de carbono de especies fitoplanctónicas epicontinentales y las posibles diferencias al respecto entre los distintos grupos. Ya que se ha demostrado que la relación CB:V del fitoplancton epicontinental difiere significativamente de la misma relación para fitoplancton marino (Rocha y Duncan 1985) y en ausencia de publicaciones que establezcan las diferencias de contenido de carbono entre los distintos grupos, lo más conveniente es utilizar las constantes proporcionadas para el cálculo de CB de especies fitoplanctónicas epicontinentales de Rocha y Duncan (1985) a través de la siguiente ecuación (Ec. 6):

$$CB = 0.1204 V^{1.051} \quad (\text{Ec. 6})$$

donde CB es la cantidad de carbono por célula (pg), V es el biovolumen celular (μ^3) y 0.1204 y 1.051 son constantes para el fitoplancton de agua epicontinental (Rocha y Duncan 1985). Estos valores de contenido de CB fueron utilizados para calcular los flujos de CB al ser multiplicados por los flujos celulares de cada especie (resultados de la Ec. 5).

De acuerdo con Conley *et al.* (1989), las diatomeas epicontinentales tienen un orden de magnitud de sílice mayor por unidad de V que las especies marinas, por lo que utilizan una ecuación diferente para estimar el SiB de las diatomeas en cada ambiente. Así, la estimación de SiB se realizó según Conley *et al.* (1989) con la ecuación para diatomeas epicontinentales siguiente (Ec. 7):

$$\log_{10} (\text{SiB}) = 1.03 \log_{10} V - 2.45 \quad (\text{Ec. 7})$$

donde SiB es la cantidad de sílice por célula (μmol), V es el biovolumen celular (μm^3) y 1.03 y 2.45 son constantes para diatomeas epicontinentales (Conley *et al.* 1989). Estos valores fueron transformados a μg y utilizados para calcular los flujos de SiB al multiplicarse por los flujos celulares de cada especie (resultados de la Ec. 5).

Con el objetivo de no sobreestimar el aporte de SiB por parte de la diatomea *C. elmorei* que pertenece a un género predominantemente marino y poco silicificado, para esta especie se utilizó la ecuación de Conley *et al.* (1989) para especies marinas (Ec. 8):

$$\log_{10} (\text{SiB}) = 0.91 \log_{10} V - 3.16 \quad (\text{Ec. 8})$$

donde SiB es la cantidad de sílice por célula (μmol), V es el biovolumen celular (μm^3) y 0.91 y 3.16 son constantes para diatomeas marinas (Conley *et al.* 1989). Estos valores fueron transformados a μg y utilizados para calcular los flujos de SiB con la ecuación de flujos de Reynolds *et al.* (1982) modificada para incluir el factor tiempo (Ec. 5).

Correlaciones estadísticas

Para detectar alguna posible relación entre las variables ambientales Z_{mix} , Z_{eu} , T° , OD y la concentración de nutrientes (N, P y Si) y de Cl a en la capa de mezcla, con respecto a los flujos de células, frústulos, CB y SiB así como de Cl a calculados a partir de material capturado en las trampas de sedimentación, y dado que estas variables no suponen un comportamiento de distribución normal se aplicó el análisis no paramétrico de correlación de Spearman confrontando todas las variables en el programa Statistica Versión 8 (StatSoft Inc. 2007) con nivel de significancia de 5% ($p < 0.05$).

RESULTADOS

a. Parámetros ambientales

Z_{mix} , Z_{eu} , T° , OD

La profundidad de la Z_{mix} al inicio de la estratificación temprana fue de 6 a 9 m, profundizándose suave y gradualmente hasta que, en la etapa de circulación, abarcó toda la columna de agua (62 m) (fig. 2). El promedio general fue de 25 ± 18 m.

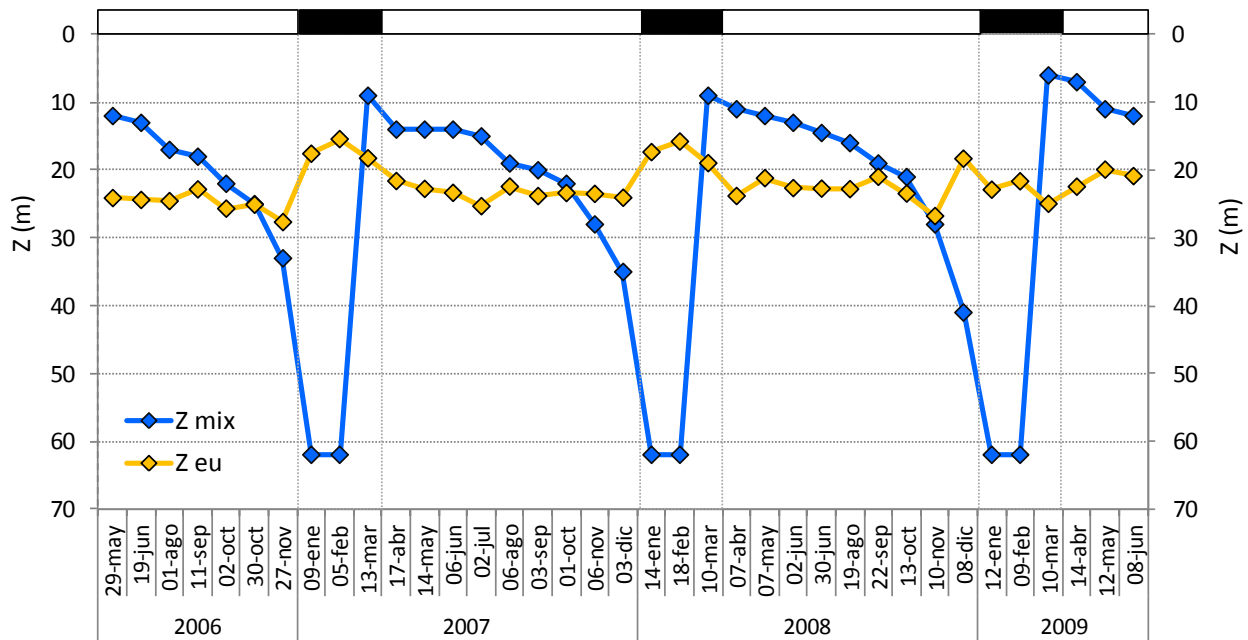


Fig. 2. Profundidad de la capa de mezcla (Z_{mix}) y de la zona fótica (Z_{eu}) durante tres años en el lago Alchichica.

La profundidad de la Z_{eu} en la época de mezcla fue reducida (fase de aguas turbias), con un rango de 15 a 20 m; en la estratificación correspondiente a la fase de aguas claras, la Z_{eu} profundiza progresivamente hasta alcanzar entre 25 y 28 m. En todos los casos, la Z_{eu} disminuyó a finales de año (diciembre) debido a la cercanía del próximo periodo de circulación y la ampliación de la Z_{mix} (fig.3). El promedio general fue de 22 ± 3 m.

Las temperaturas más bajas de la Z_{mix} se presentaron durante los periodos de circulación, siendo de $14.9 \pm 0.07^\circ\text{C}$, $14.9 \pm 0.05^\circ\text{C}$ y $14.8 \pm 0.06^\circ\text{C}$ en 2007, 2008 y 2009, respectivamente. En el periodo de estratificación, la temperatura promedio de la capa de mezcla se eleva, siendo máxima durante la estratificación bien establecida con $19.3 \pm 0.35^\circ\text{C}$, $19.8 \pm 0.44^\circ\text{C}$ y $19.2 \pm 0.47^\circ\text{C}$ en 2006, 2007 y 2008, respectivamente (fig. 3). El promedio general fue de $17.5 \pm 1.8^\circ\text{C}$.

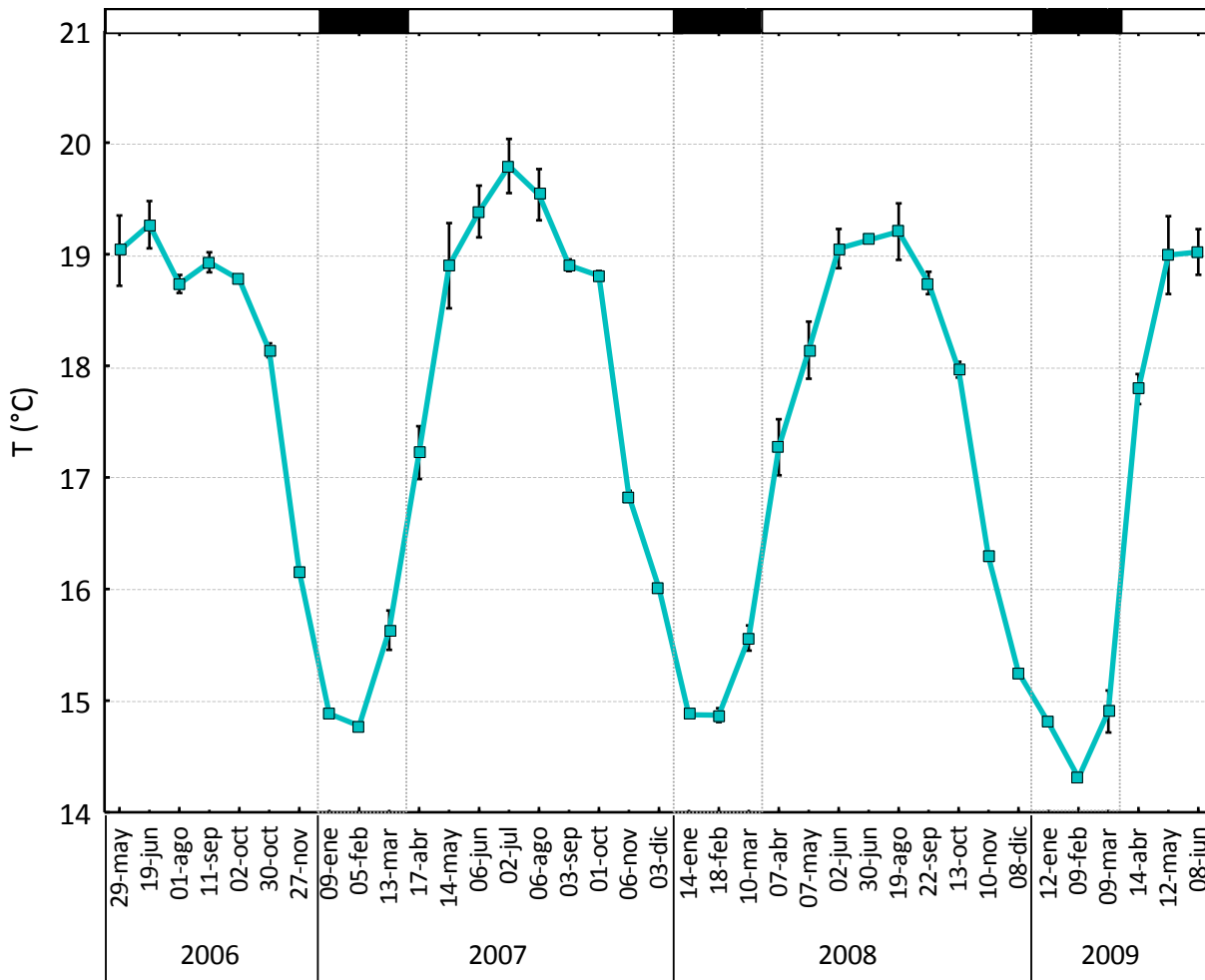


Fig. 3. Temperatura promedio (\pm d.e.) en la capa de mezcla a lo largo de tres años en el lago Alchichica.

La concentración de OD más baja se registró al inicio del período de circulación (3.8 a 4.5 mg L^{-1}), debido a que en el inicio de la circulación se mezcla el epilimnion bien oxigenado con el hipolimnion anóxico.

En todos los años, la mayor concentración de OD con valores de sobresaturación se presentó en la estratificación temprana ($7.9 \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$ - 118%, $7.3 \pm 0.3 \text{ mg L}^{-1}$ - 108%, $7.2 \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$ - 100% y $7.3 \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$ - 101% en 2006, 2007, 2008 y 2009, respectivamente) para posteriormente mantenerse alrededor de la saturación el resto del periodo de estratificación (fig. 4). El promedio general fue de $6.4 \pm 0.9 \text{ mg L}^{-1}$.

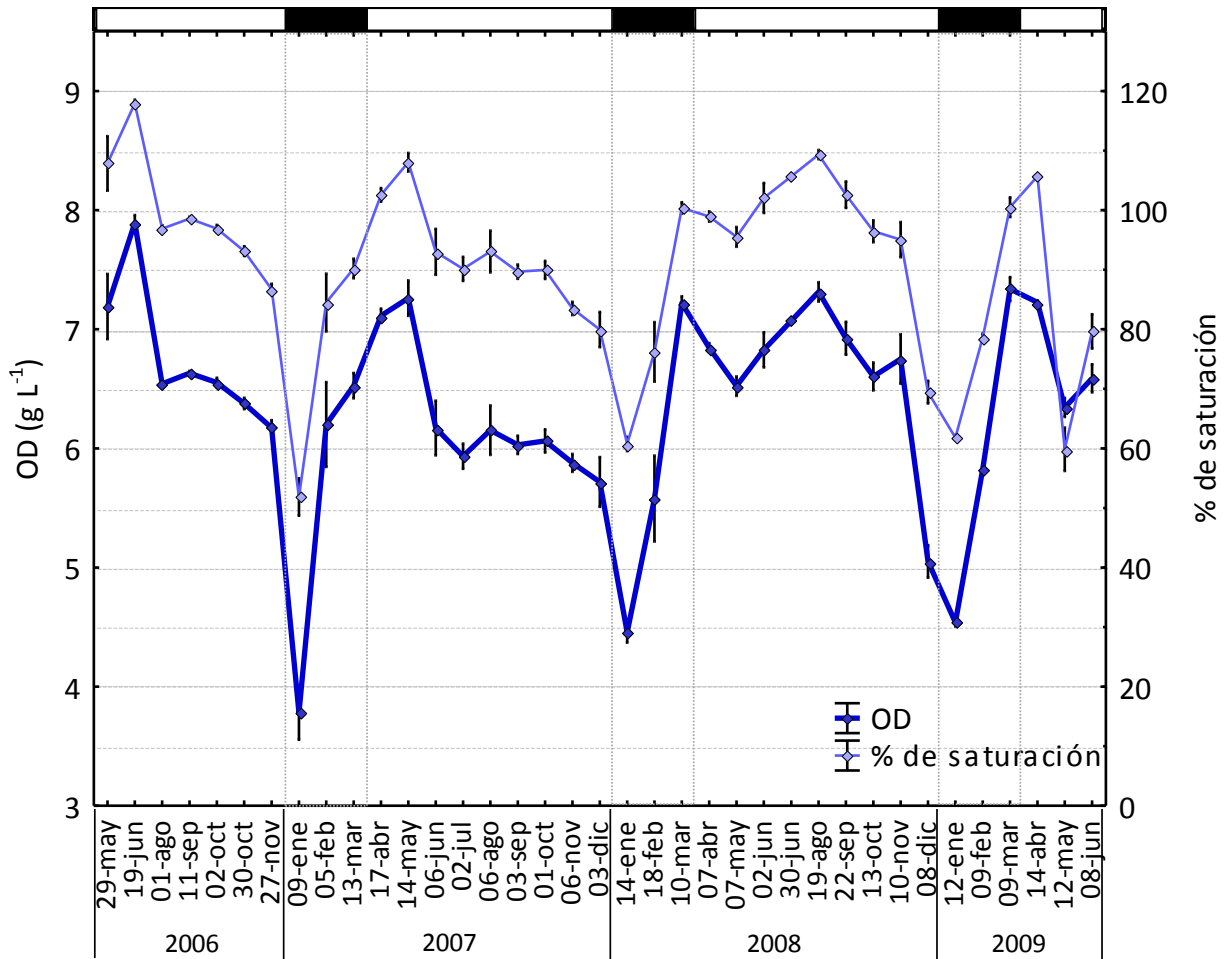


Fig. 4. Cantidad promedio de oxígeno disuelto (\pm d.e.) en la capa de mezcla y el porcentaje promedio de saturación a lo largo de tres años en el lago Alchichica.

Nutrientes

Las concentraciones máximas de NID se observaron al inicio de la etapa de circulación en todos los años con 63.0 ± 12.4 , 34.2 ± 6.8 y 68.3 ± 7.2 $\mu\text{g L}^{-1}$ en 2007, 2008 y 2009, respectivamente (fig. 5).

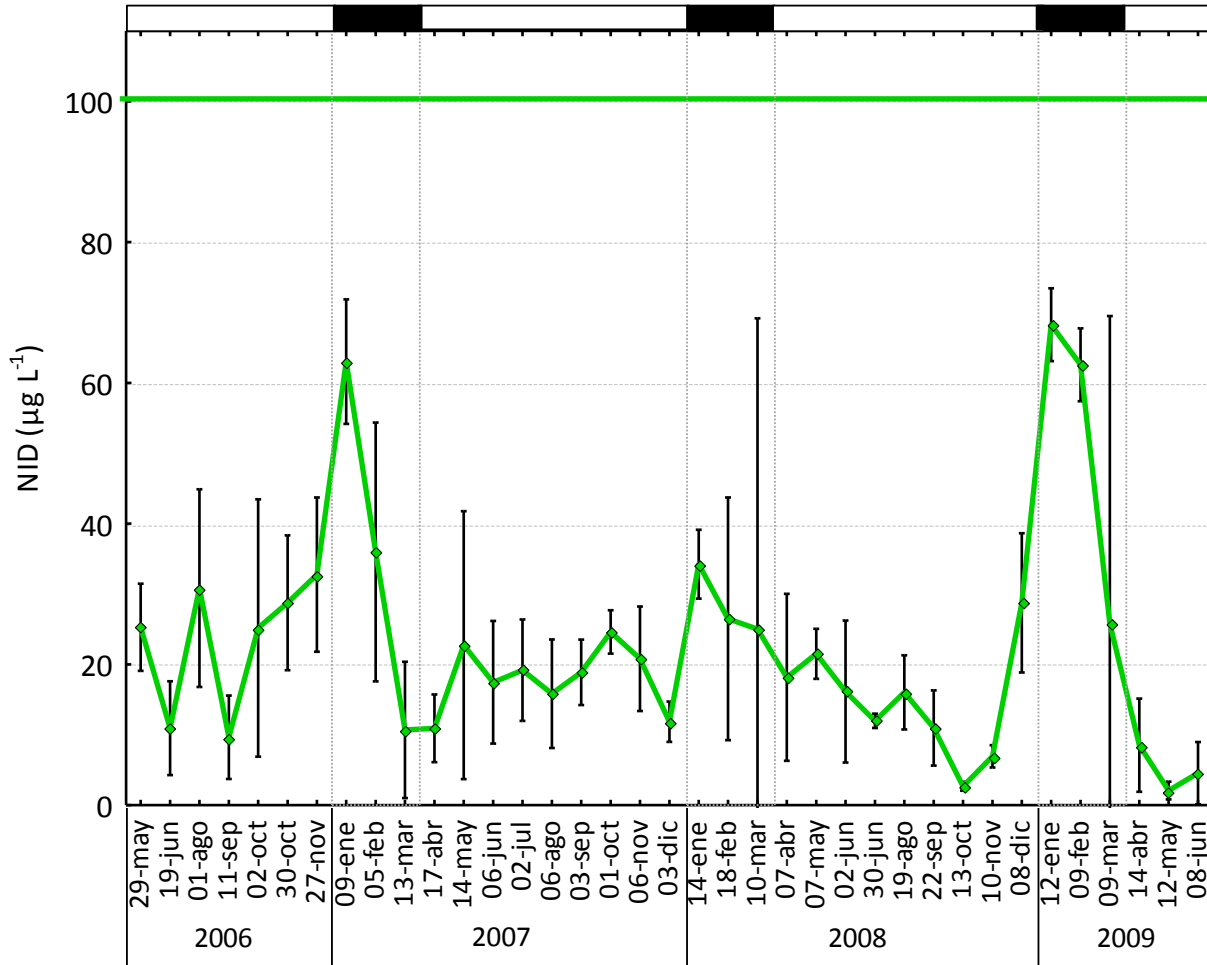


Fig. 5. Concentración promedio de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) (\pm d.e.) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y la concentración limitante para el crecimiento del fitoplancton ($100 \mu\text{g L}^{-1}$) según Reynolds (2006).

Después de los picos máximos, al inicio de la estratificación temprana, la concentración de NID disminuyó de forma drástica en 2007 y 2009, alcanzando las concentraciones menores de dichos años ($10.7 \pm 3.9 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2007 y $2.1 \pm 0.5 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2009), siendo la concentración de NID de 2009 la menor registrada durante el presente trabajo. Durante la estratificación de 2006, el promedio de NID en Z_{mix} fue de $24.1 \pm 17.8 \mu\text{g L}^{-1}$. A lo largo la estratificación bien establecida de 2007, el NID aumentó, manteniéndose por debajo de $24.6 \mu\text{g L}^{-1}$ el resto de la estratificación. A diferencia de los otros años, en 2008 la disminución en la concentración de NID en la Z_{mix} fue progresiva después de la circulación, alcanzando el valor mínimo al final de la estratificación bien establecida ($2.7 \pm 0.5 \mu\text{g L}^{-1}$).

Las concentraciones de PSR aumentaron progresivamente cada año. En general, las concentraciones de PSR fueron máximas al final de las etapas de circulación (fig. 6). Así, en 2007, el PSR alcanzó $15.2 \pm 3.0 \mu\text{g L}^{-1}$, $16.8 \pm 1.4 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2008 y $26.7 \pm 4.8 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2009. Por otro lado, las concentraciones menores de PSR fueron registradas durante la estratificación bien establecida en 2006 y 2007 (3.5 ± 0.8 y $6.2 \pm 1.2 \mu\text{g L}^{-1}$ respectivamente) y de $9.1 \pm 1.9 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2008. En 2009, la concentración mínima de PSR registrada fue de $13.5 \pm 3.5 \mu\text{g L}^{-1}$ al iniciar la estratificación bien establecida.

Las concentraciones máximas de SiSR se registraron en la estratificación temprana en 2007 ($313.0 \pm 20.0 \mu\text{g L}^{-1}$) y 2009 ($388.5 \pm 75.0 \mu\text{g L}^{-1}$) mientras que para 2006 y 2008 se encontraron en la estratificación bien establecida ($315.8 \pm 77.6 \mu\text{g L}^{-1}$ y $260.2 \pm 236.2 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente). Las concentraciones de SRSi más bajas se presentaron durante la época de mezcla con $46.1 \pm 12.0 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2007, $32.2 \pm 3.7 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2008 y $40.3 \pm 0.5 \mu\text{g L}^{-1}$ en 2009 (fig. 7).

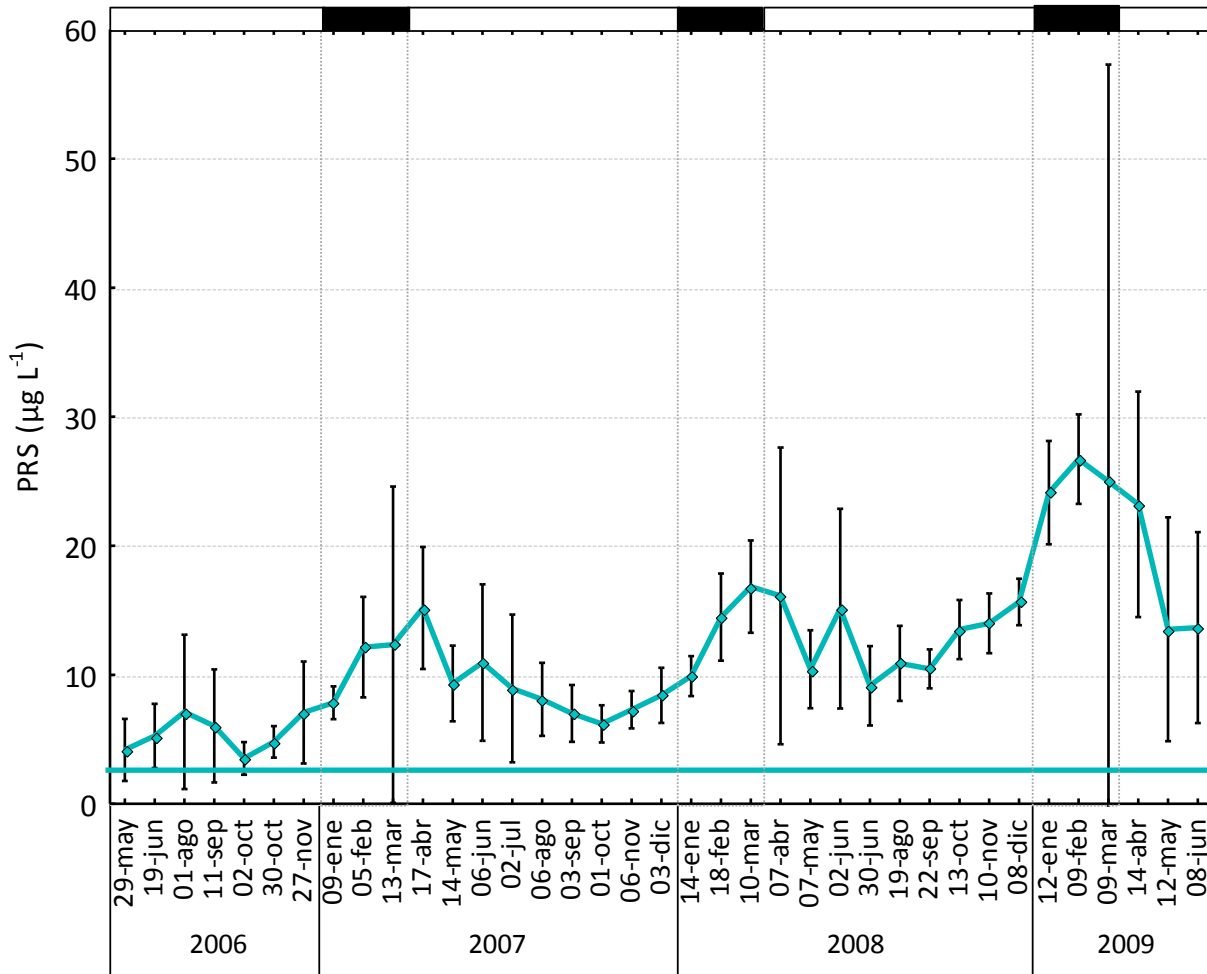


Fig. 6. Concentración promedio de fósforo reactivo soluble (PRS) (\pm d.e.) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y la concentración limitante para el crecimiento de diatomeas ($3 \mu\text{g L}^{-1}$) según Reynolds (2006).

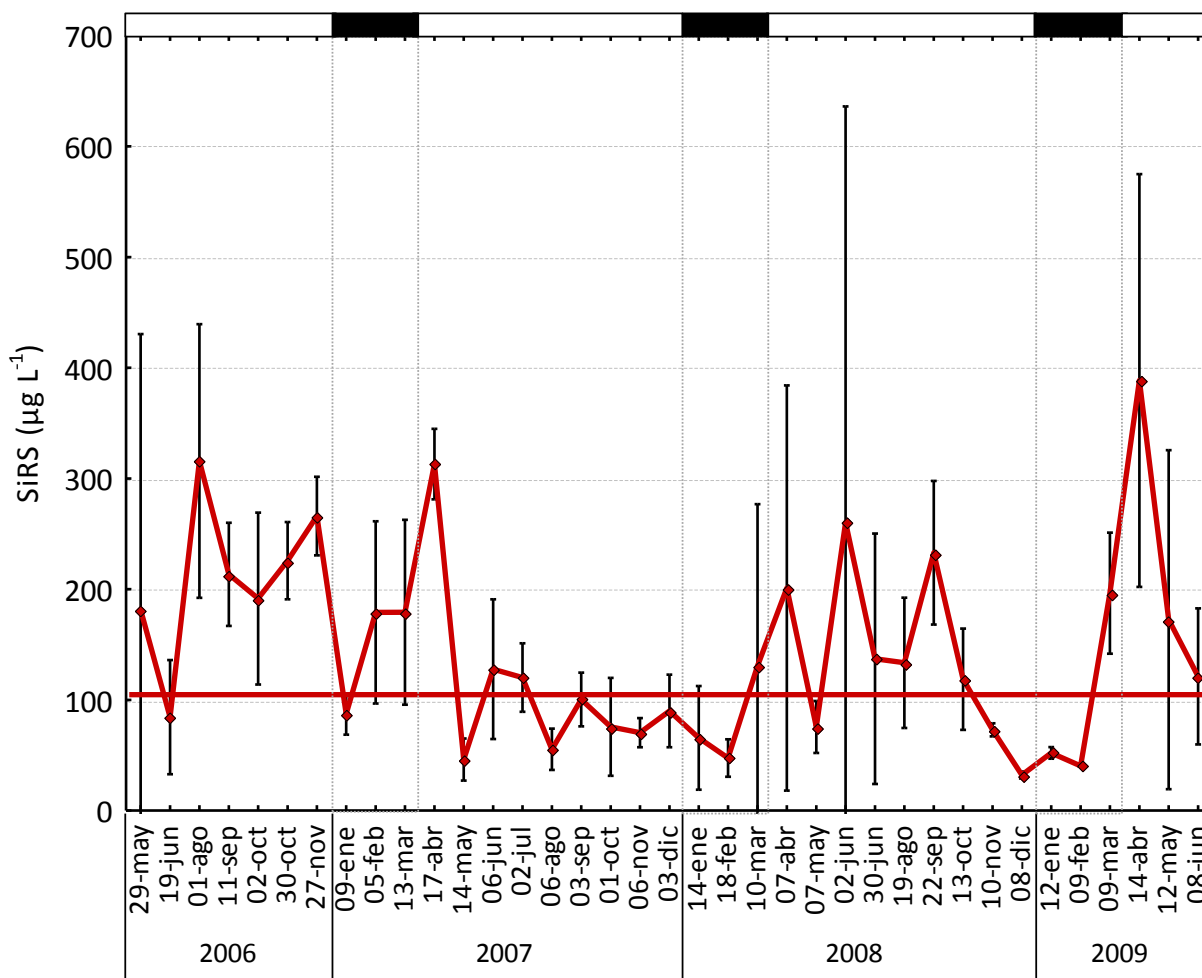


Fig. 7. Concentración promedio de sílice reactivo soluble (SiRS) (\pm d.e.) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y la concentración limitante para el crecimiento de diatomeas ($109 \mu\text{g L}^{-1}$) según Reynolds (2006).

Limitación de crecimiento por N, P y Si y sus relaciones molares

De acuerdo con el criterio de Reynolds (2006), quien considera que concentraciones de NID $< 7 \mu\text{mol L}^{-1}$ ($\approx 100 \mu\text{g L}^{-1}$) limitan la producción fitoplanctónica, el crecimiento fitoplanctónico estuvo limitada por nitrógeno en todo el periodo de muestreo. Acorde con el mismo Reynolds (2006), las concentraciones de PSR estuvieron siempre por encima de lo que se considera limitante para el crecimiento fitoplanctónico ($< 0.1 \mu\text{mol L}^{-1}$ ó $\approx 3 \mu\text{g L}^{-1}$). Finalmente, durante los tres años se encontraron distintos momentos con limitación por Si según el mismo autor

(< 3.9 $\mu\text{mol L}^{-1}$ ó $\approx 109 \mu\text{g L}^{-1}$). En 2006, sólo junio estuvo limitado por Si, en 2007 en enero durante la circulación, en mayo en estratificación temprana y desde el final de la estratificación bien establecida hasta la circulación del 2008. En el 2008 se encontró la misma limitación en el mes de mayo durante la estratificación temprana y al final de la estratificación bien establecida. En la circulación de 2009 también se encontró al Si como limitante (fig. 7).

Por otro lado, la relación atómica Si:N:P de Redfield-Brzezinski (16:16:1, Redfield 1958, Brzezinski 1985) obtenida para diatomeas marinas en un ecosistema saturado de nutrientes se ha empleado como un indicador de la limitación potencial de los elementos para el crecimiento del fitoplancton. Algunos autores han buscado las relaciones ideales entre los elementos para distintos grupos de fitoplancton epicontinentales; así, algunas de las relaciones NID:PSR ideales propuestas (anexo VI) son 14:1 para clorofitas (Interlandi *et al.* 1999), 10:1 para cianoprocariotas (Smith *et al.* 1995) y 9:1 para diatomeas (Interlandi *et al.* 1999). Para el caso de las diatomeas que demandan Si, los cocientes ideales propuestos entre SiSR:PSR (anexo VII) y SiSR:NID (anexo VIII) son 40:1 y 3:1, respectivamente (Interlandi *et al.* 1999). De acuerdo con las relaciones estequiométricas mencionadas anteriormente, las clorofitas se encontraron limitadas por P únicamente en octubre de 2006 y enero de 2007 mientras que por N los 34 meses restantes ($\approx 95\%$) (anexo VIII). Por otra parte, las cianoprocariotas estuvieron limitadas por P en mayo y los tres últimos meses de 2006 y enero de 2007 y limitadas por N los 31 meses restantes ($\approx 86\%$) (anexo VIII). Sin embargo, al considerar las concentraciones absolutas de ambos nutrientes, la limitación predominante durante los tres años fue por nitrógeno (fig. 5).

Cuando se observan las relaciones estequiométricas limitantes por pares cuando existen tres elementos potencialmente limitantes (anexos VI, VII y VIII) es difícil dilucidar cuál es el elemento limitante más importante. De acuerdo con las relaciones estequiométricas de los tres elementos limitantes para diatomeas (anexo IX), 2006 se encontró limitado principalmente por N en junio y septiembre, y por P el resto del año. El año 2007 se encontró limitado por N de marzo a julio a excepción de mayo donde hubo limitación por Si, y nuevamente en diciembre. En general el Si limitó el crecimiento fitoplanctónico en circulación y en estratificación tardía. En 2008 se encontró limitación por Si en circulación y estratificación temprana a excepción de abril cuando hubo mayor limitación por N; el resto de la estratificación estuvo limitada por N hasta diciembre

cuando resultó limitante el Si. Finalmente, durante la circulación de 2009 se encontró limitada por Si y la estratificación por N.

Considerando tanto la concentración absoluta de los nutrientes como la relación molar de los mismos, en ningún mes se observó limitación por P para el crecimiento de las diatomeas. Los siete meses muestreados de 2006 estuvieron limitados por N. El año 2007 predominó la limitación por Si, durante la circulación, en mayo y de agosto a noviembre. En 2008 hubo limitación por Si de enero a marzo y en mayo y diciembre siendo limitante el N durante la estratificación. En 2009, en enero y febrero (circulación) el Si fue limitante mientras que en el resto de los meses lo fue el N.

Cl α en columna de agua

Las concentraciones de Cl α en la Z_{mix} variaron desde $0.1 \mu\text{g L}^{-1}$ hasta $12.3 \mu\text{g L}^{-1}$ con media de $2.1 \pm 2.8 \mu\text{g L}^{-1}$ (fig. 8).

Las concentraciones de Cl α más elevadas se encontraron durante la circulación de 2007 ($6.6 \pm 4.8 \mu\text{g L}^{-1}$), 2008 ($10.6 \pm 0.7 \mu\text{g L}^{-1}$) y 2009 ($3.5 \pm 0.5 \mu\text{g L}^{-1}$), así como durante la estratificación temprana de los mismos años con $2.6 \pm 3.5 \mu\text{g L}^{-1}$, $3.3 \pm 0.7 \mu\text{g L}^{-1}$ y $12.3 \pm 2.9 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente.

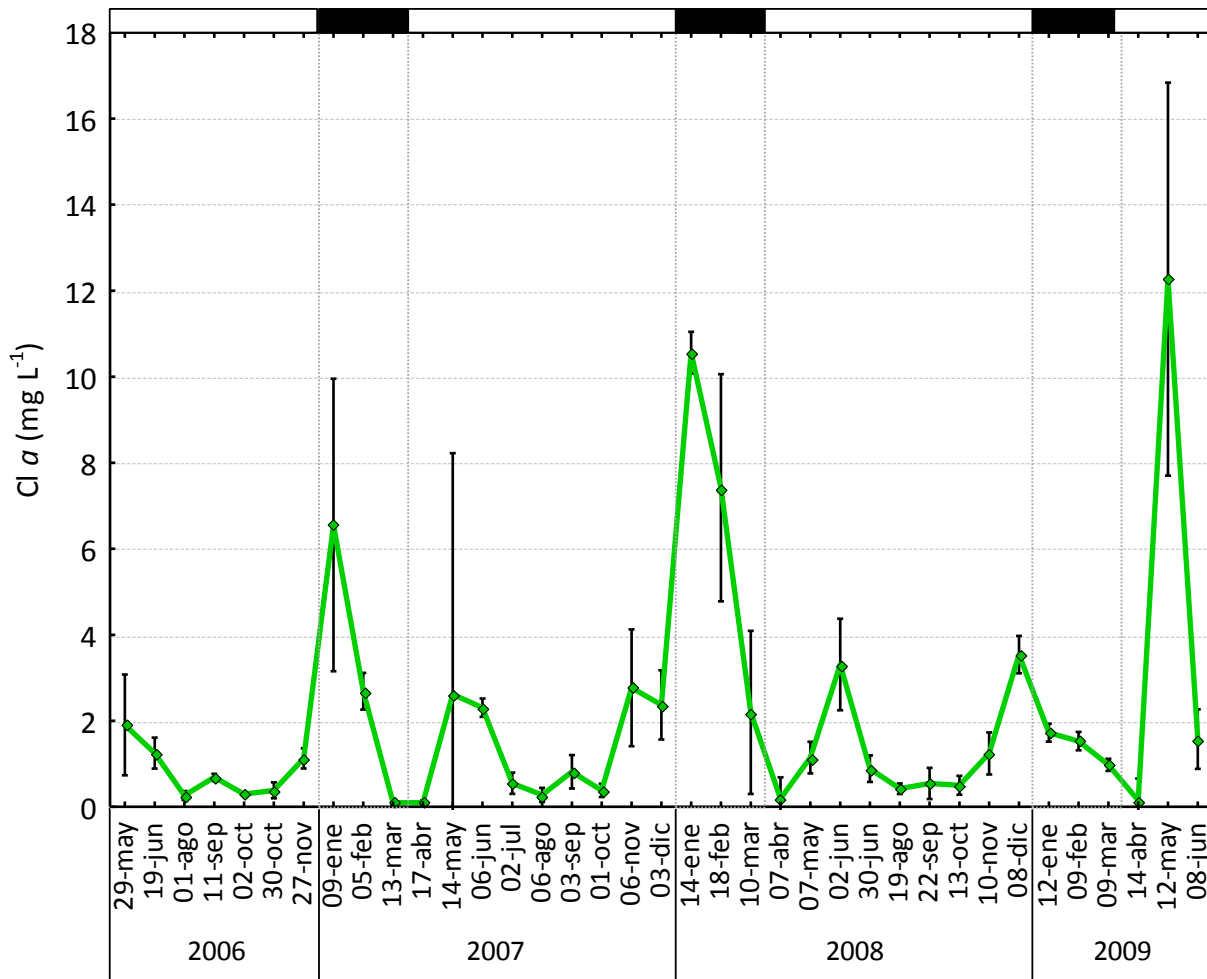


Fig. 8. Concentración promedio de clorofila *a* (Cl *a*) (\pm d.e.) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica.

b. Registro de trampas

Composición en trampas

Se identificaron un total de 18 taxa ($> 2 \mu\text{m}$) (Tabla 1), de las cuales siete especies son estrictamente fitoplanctónicas y las once restantes corresponden a diatomeas pennadas, –de hábitos bentónicos–, por lo que se consideraron ticoplancton. Dentro de las especies verdaderamente fitoplanctónicas se reconocieron tres clorofitas (*Monoraphidium minutum*, *Oocystis parva* y *O. submarina*), tres diatomeas (*Chaetoceros elmorei*, *Cyclotella alchichicana* y *C. choctawhatcheeana*) y una cianoprocariota (*Nodularia spumigena*).

La diatomea colonial *C. elmorei* sólo fue registrada en las trampas a partir de la estratificación bien establecida del 2008. El resto de las especies fitoplanctónicas se encontraron en los 3 años. En cuanto a las especies de ticoplancton, su presencia en las trampas fue constante, a excepción de *Cocconeis placentula*, que no se encontró en 2006.

Riqueza de especies del nano y microfitoplancton en trampas

La riqueza del nano y microfitoplancton fluctuó entre 1 (marzo 2008) y 14 (agosto 2008) especies, con un promedio de 7 ± 3 especies. En general, se observó la menor riqueza en la época de circulación y un número creciente de especies registradas hacia la estratificación bien establecida, volviendo a disminuir en la estratificación tardía (fig. 9).

Tabla 1. Especies de fitoplancton reportadas previamente (Oliva *et al.*, 2001; Rosiles, 2005) para el Lago Alchichica y registro de fito (F) y ticoplancton (T) en las trampas de sedimentación (junio de 2006 a junio 2009).

Filo Cyanobacteria				
Clase	Orden	Especie	Trampas	
Chroobacteria	Chroococcales	<i>Chroococcus dispersus</i> Keissler	F	
		<i>Cyanodictyon cf. planctonicum</i> Meyer	F	
		<i>Epigloesphaera cf. glebulenta</i> Komárcová-Legnerová	F	
		<i>Eucapsis cf. starmachii</i> Kómarek et Hindák	F	
		<i>Gomphosphaeria cf. lacustris</i> Chodat	F	
		<i>Lemmermanniella cf. flexa</i> Hindák	F	
		<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann	F	
		<i>Synechococcus nidulans</i> Pringsheim	F	
Hormogoneae	Oscillatoriales	<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau	F	
		<i>Pseudobaena</i> sp. Lauterborn	F	
	Nostocales	<i>Oscillatoria</i> sp. Vaucher	F	
		<i>Nodularia spumigena</i> Mertens	F	✓
Filo Chlorophyta				
Clase	Orden	Especie	Trampas	
Chlorophyceae	Chlorococcales	<i>Monoraphidium dybowskii</i> Hindák	F	
		<i>Monoraphidium minutum</i> Komárcová-Legnerová	F	✓
		<i>Oocystis parva</i> West & G.S.	F	✓
		<i>Oocystis submarina</i> Lagerheim	F	✓
Filo Bacillariophyta				
Clase	Orden	Especie	Trampas	
Coscinodiscophyceae	Chaetocerotales	<i>Chaetoceros elmorei</i> Boyer	F	✓
	Thalassiosirales	<i>Cyclotella alchichicana</i> Oliva, Lugo, Alcocer & Cantoral	F	✓
		<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad	F	✓
Bacillariophyceae	Achnanthes	<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	T	✓
	Bacillariales	<i>Nitzschia</i> sp. Hass	T	✓
	Cymbellales	<i>Cymbella mexicana</i> Ehrenberg	T	✓
		<i>Gomphonema olivaceum</i> Desmazieres	T	✓
	Naviculales	<i>Anomoeoneis</i> sp. Pfitzer	T	✓
		<i>Diploneis pseudovalis</i> Hust	T	✓
		<i>Navicula</i> sp. Bory	T	✓
		<i>Pinnularia</i> sp. Ehrenberg	T	✓
	Rhopalodiales	<i>Epithemia argus</i> Kützing	T	✓
	Surirellales	<i>Surirella striatula</i> Turpin	T	✓
Thalassiophysales	<i>Amphora</i> sp. Ehrenberg ex Kützing	T	✓	
Filo Ochrophyta				
Clase	Orden	Especie	Trampas	
Chrysophyceae	Chromulinales	<i>Ochromonas</i> sp. Vysotskii	F	
	Cryptomonadales	<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenberg	F	
Total en trampas			18: 7F/11T	

Las mayores anomalías (alteraciones drásticas respecto al promedio) están dadas a finales del periodo de circulación, cuando el número de especies es mucho menor al promedio, debido a la sedimentación de una o dos especies de diatomeas tras su florecimiento. Es apreciable que durante la estratificación del 2007 la riqueza se mantuvo muy próxima al promedio de los tres años, es decir, la riqueza de especies nano y micro de fito y ticoplancton fue constante (fig. 9).

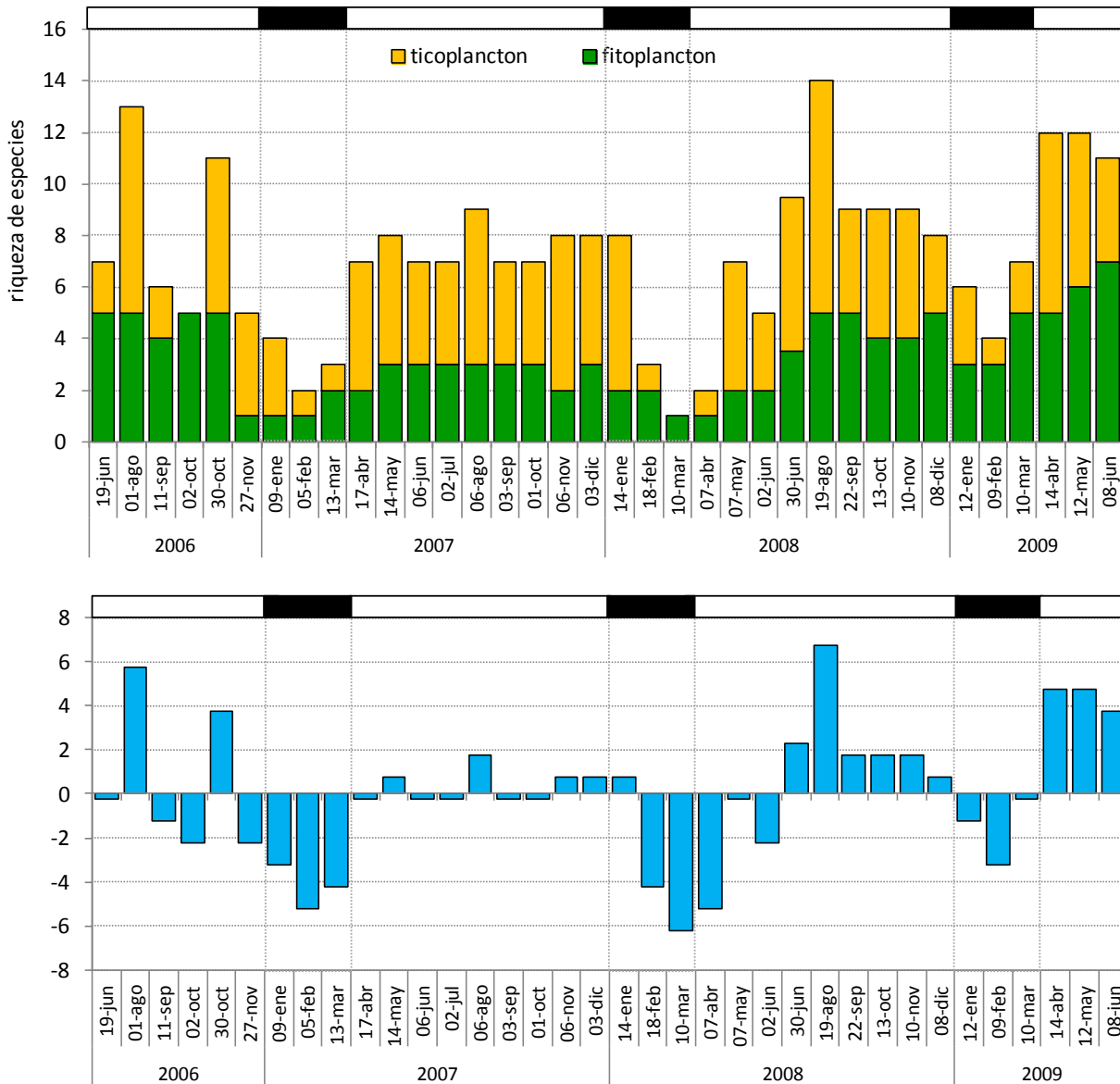


Fig. 9. Arriba. Riqueza de especies del nano y micro fito y ticoplancton sedimentadas a lo largo tres años en el lago Alchichica. Abajo. Anomalías de la riqueza de especies del nano y micro fito y ticoplancton sedimentadas a lo largo de tres años en el lago Alchichica.

La riqueza de especies promedio de cada año fue de 8 ± 3 especies en 2006, 6 ± 2 especies en 2007, 7 ± 4 especies en 2008 y 9 ± 3 especies en 2009. En general, se observó una menor presencia de especies fitoplanctónicas a partir de la circulación de 2007 hasta la estratificación temprana de 2008.

Abundancia y densidad fitoplanctónica en trampas

Anualmente, la abundancia de células se incrementa notablemente durante el periodo de circulación del lago con una dominancia de diatomeas centrales (fig. 10 arriba). Al considerar todo el periodo de muestreo, se presentó una tendencia al aumento en la abundancia de células sedimentadas hasta finales de la estratificación temprana de 2009, cuando se alcanzaron las cifras más elevadas. Este cambio coincide con la aparición e incremento de células de *C. elmorei*, así como la disminución de la dominancia de *C. alchichicana* (fig. 10 abajo).

El aporte mayor en la abundancia de fitoplancton durante la segunda mitad de 2006 estuvo dado por *C. alchichicana* (36%) y *Oocystis submarina* (26%), seguido de *N. spumigena* y *C. choctawhatcheeana* (11% cada una). En 2007 la aportación de *C. alchichicana* fue del 77% y *C. choctawhatcheeana* alcanzó el 10%. Para 2008 disminuye a 14% la abundancia de *C. alchichicana* mientras que *C. choctawhatcheeana* aumentó su aporte a 46% y *C. elmorei* alcanzó el 19%. Por último, en 2009, *C. choctawhatcheeana* registró la mayor abundancia (42%) y también fueron importantes los aportes de *N. spumigena* (29%) y *C. elmorei* (20%), mientras que *C. alchichicana* sólo contribuyó con un 2%. Las cantidades altas de células registradas desde la estratificación bien establecida de 2008 se atribuyen principalmente a la contribución de las diatomeas planctónicas pequeñas *C. choctawhatcheeana* y *C. elmorei* que, junto con *N. spumigena*, fueron las especies mejor representadas.

El fitoplancton dominó sobre el ticoplancton contribuyendo con un 91% en 2007 y 96% en 2008; la misma dominancia se apreció tanto en los meses de estratificación registrados de 2006 (93%) como los meses de circulación de 2009 (99%). Adicionalmente, se registraron frústulos vacíos de diatomeas centrales con abundancia variable. Los frústulos vacíos tuvieron una menor

contribución durante 2008 (7 %) que durante 2007 (42 %), asociado al incremento de número de células de *C. elmorei*.

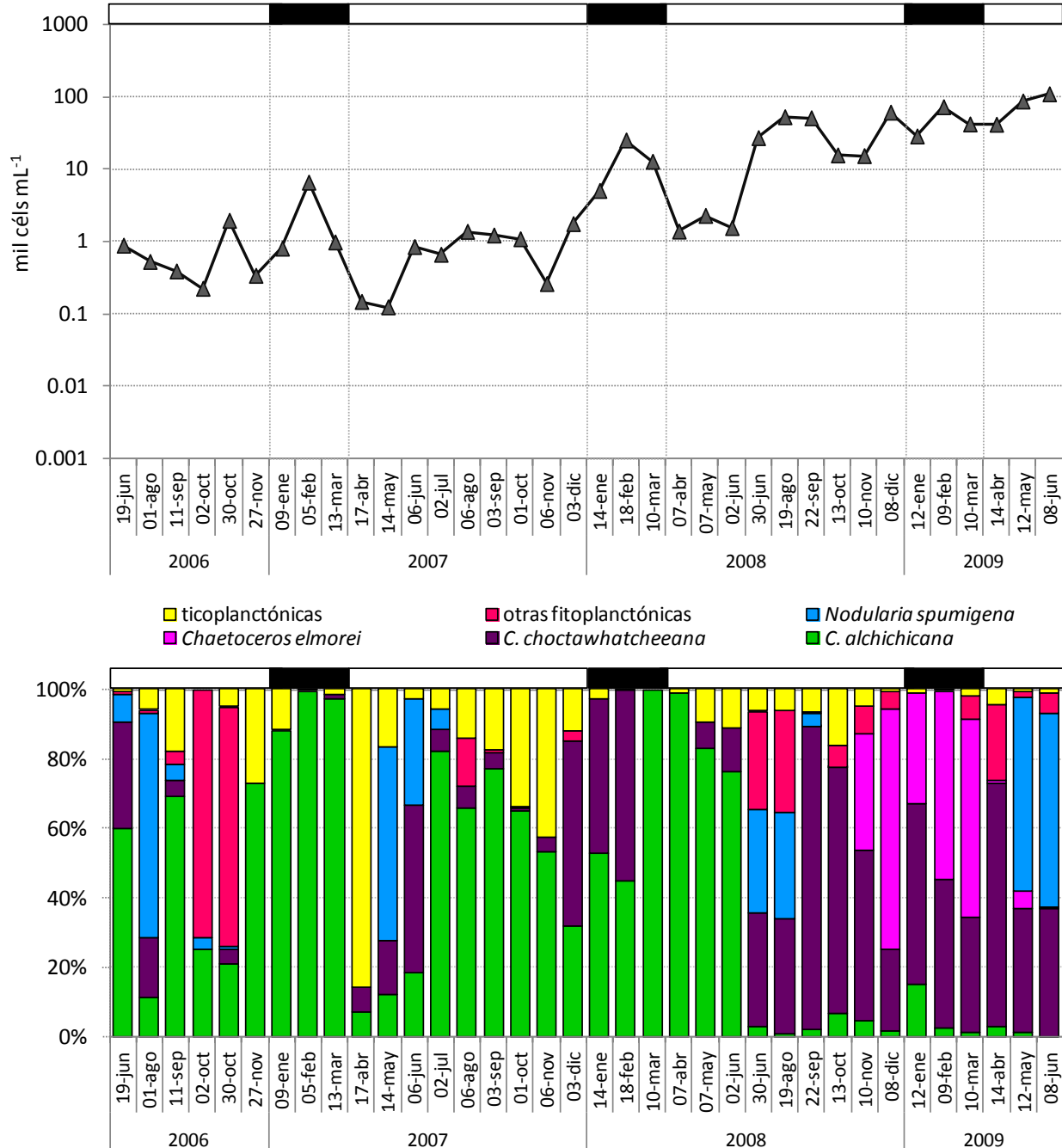


Fig. 10. Arriba. Densidad de células de fito y ticoplancton sedimentados a lo largo de tres años en el lago Alchichica. Abajo. Contribución relativa de cada especie a la densidad mensual de células de fito y ticoplancton sedimentadas.

La densidad de fito y ticoplancton varió de 124 céls mL^{-1} hasta $11 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$ ($2 \pm 3 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$) en los tres años (fig. 10 arriba), mientras que los frústulos variaron desde $166 \text{ frústulos mL}^{-1}$ hasta $0.5 \times 10^4 \text{ frústulos mL}^{-1}$ ($0.1 \pm 0.1 \times 10^4 \text{ frústulos mL}^{-1}$), lo cual representó un porcentaje global de 93% de células con contenido (14 a 100%) frente a 7% de frústulos vacíos (0 a 86%) (fig. 11).

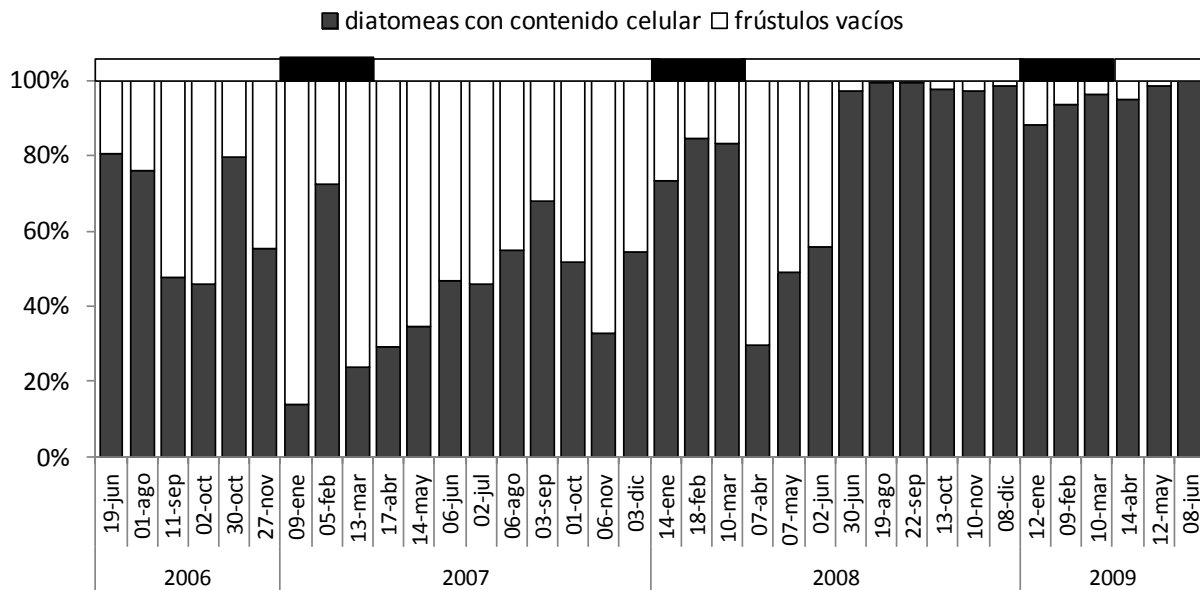


Fig. 11. Aporte porcentual de frústulos vacíos y frústulos con contenido celular (fito y ticoplancton) a la densidad total de frústulos sedimentados a lo largo de tres años en el lago Alchichica.

La densidad de células con contenido en 2006 varió de 224 céls mL^{-1} a $0.2 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$ ($717 \pm 642 \text{ céls mL}^{-1}$), en 2007 de 124 céls mL^{-1} a $0.7 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$ ($0.1 \pm 0.2 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$), en 2008 de $0.1 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$ a $6 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$ ($2 \pm 2 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$) y finalmente, en 2009 de $3 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$ a $11 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$ ($6 \pm 3 \times 10^4 \text{ céls mL}^{-1}$).

En 2006 se observaron dos máximos (valores superiores a la media anual), el primero de ellos en estratificación bien establecida, con el aporte mayor por parte de *C. alchichicana* (60%) y *C. choctawhatcheana* (31%), y el segundo en estratificación tardía por *O. submarina* (51%) y *C.*

alchichicana (21%). Hay que recordar que el muestreo en 2006 dio inicio en junio, por lo que no se registró el florecimiento invernal de diatomeas ni el primaveral de cianoprocarotas.

En 2007 se presentaron tres máximos, el primero de ellos en circulación compuesto únicamente por *C. alchichicana* (100%), el segundo de ellos en estratificación bien establecida cuando disminuye la densidad de *C. alchichicana* (66%) y aumenta la densidad de *M. minutum* (14%), el tercer máximo se presentó en la estratificación tardía con la principal participación de *C. choctawhatcheeana* (53%) y *C. alchichicana* (32%).

En 2008 se observaron tres máximos, el primero de ellos fue en circulación con mayor densidad de *C. choctawhatcheeana* (55%) y *C. alchichicana* (45%). Durante la estratificación bien establecida se mantuvo un segundo pico por tres meses con cambios en dominancia de especies. Así, en el primer mes *C. alchichicana* es más abundante (39%) junto a *C. choctawhatcheeana* (23%) que aumenta su densidad en los siguientes dos meses (33% y 87%); en el segundo mes también son importantes *N. spumigena* (31%) y *O. submarina* (29%). El tercer máximo de 2008 se dio en la cercanía del periodo de circulación de 2009 y estuvo compuesto por *C. elmorei* (69%) y *C. choctawhatcheeana* (24%).

Finalmente, en 2009 se observó un máximo en circulación compuesto por *C. elmorei* (54%) y *C. choctawhatcheeana* (43%) y en la estratificación se mantuvo un pico por dos meses de *N. spumigena* (56% los dos meses) y *C. choctawhatcheeana* (36% y 37%). Hay que recordar que el muestreo en 2009 terminó en junio, por lo que no se registró el máximo profundo de clorofila (MPC) de la estratificación bien establecida-tardía.

Anualmente variaron las especies principales en cuanto densidad, en 2006 *C. alchichicana* y *O. submarina* alcanzaron juntas el 62% (37 y 26%, respectivamente); en 2007 únicamente *C. alchichicana* contribuyó con el 77%; en 2008 fueron más importantes *C. choctawhatcheeana*, *C. elmorei* y *C. alchichicana* con 44, 17 y 13%, respectivamente; finalmente, en 2009, *C. choctawhatcheeana*, *N. spumigena* y *C. elmorei* aportaron el 42, 29 y 20%, respectivamente. Sin embargo, a pesar de que *C. alchichicana* figura entre las especies más importantes de 2006, 2007 y 2008, debido al alto número de células que se registró a finales de 2008 y principios de 2009, ésta especie no figura en el aporte total de los tres años, ya que en cuanto a densidad

celular, únicamente 3 de las 18 especies registradas contribuyeron con más del 81% del total de los tres años: *C. choctawhatcheana* con el 42%, *N. spumigena* con el 20% y *C. elmorei* con el 19%.

c. Flujos sedimentarios

I. Flujos de *Cl a*

El flujo promedio de *Cl a* fue de $3.1 \pm 3.3 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y fluctuó entre 0.2 y $14.4 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los flujos máximos de *Cl a* se observaron en circulación (fig. 12).

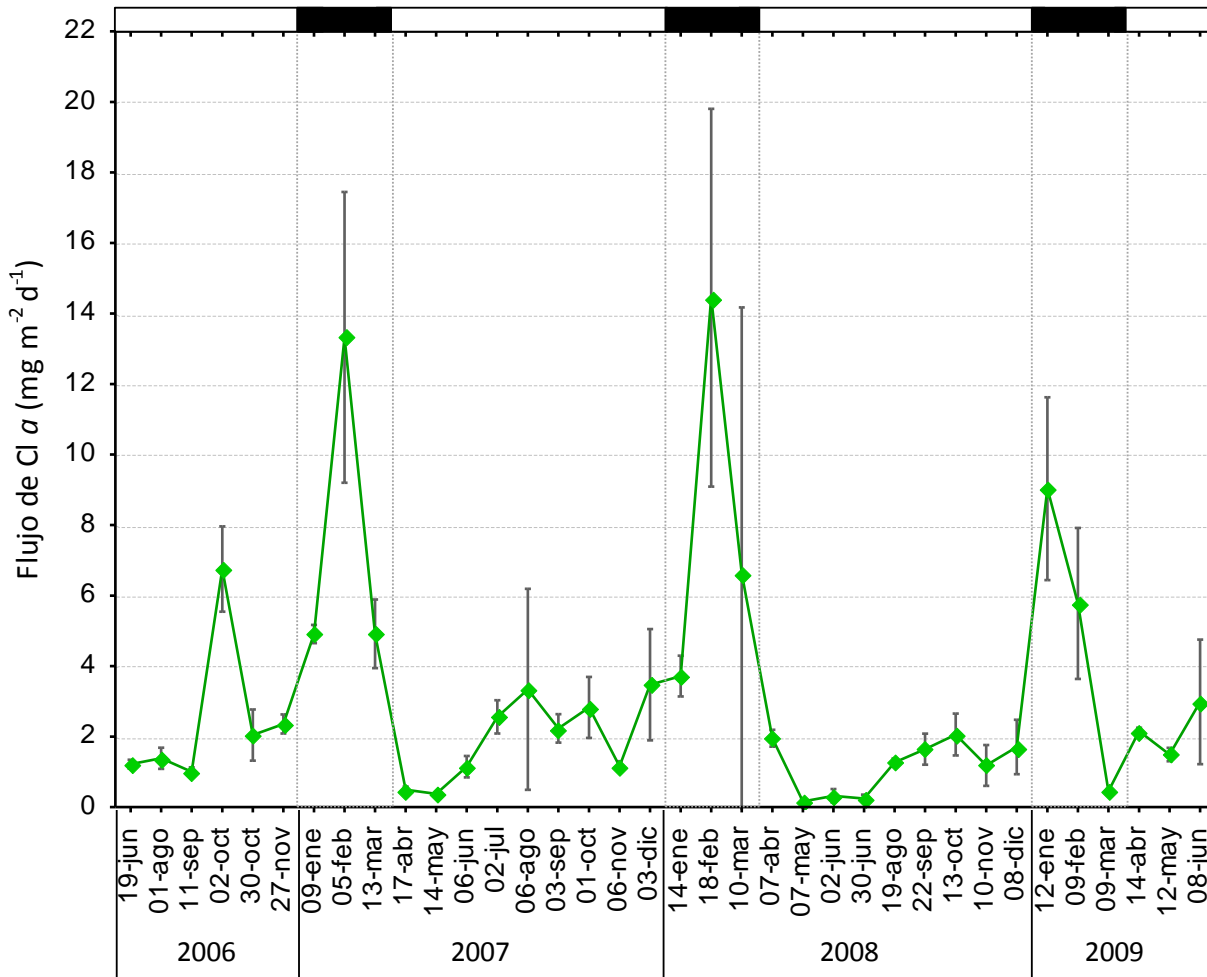


Fig. 12. Flujos de *Cl a* durante tres años en el lago Alchichica.

En febrero de 2007 el flujo máximo de Cl *a* fue de $13.3 \pm 1.7 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, en febrero de 2008 de $14.4 \pm 2.2 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y en enero de 2009 fue de $9.0 \pm 1.0 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Adicionalmente, se observaron picos menores en octubre de 2006 con $6.8 \pm 0.5 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, agosto de 2007 con $3.3 \pm 1.1 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y octubre de 2008 con $2.1 \pm 0.2 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Finalmente, se observó un pico en junio de 2009 con $3.0 \pm 0.7 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

II. Flujos de células con contenido celular

Los flujos de las células con contenido variaron ampliamente a lo largo de los tres años entre 2 y $1,878 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($281 \pm 452 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (anexo I).

Anualmente, se presentaron flujos mayores en la época de circulación y en estratificación bien establecida (fig. 13 arriba).

Se presentaron diferencias notables entre los distintos ciclos anuales tanto en la magnitud de los flujos como en la composición de las especies dominantes (fig. 13 abajo y anexo II).

En 2006 solamente se registraron los periodos de estratificación bien establecida y tardía, donde los flujos variaron desde 4 hasta $32 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($12 \pm 11 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

En 2007, los flujos fueron de 2 a $113 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($21 \pm 30 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) con un máximo en circulación y otro más en estratificación bien establecida dominado por *C. alchichicana*.

En 2008 los flujos fluctuaron de 23 hasta $1,010 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($317 \pm 297 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) con un máximo en circulación y dos picos más en la estratificación tardía, conformados principalmente por *C. choctawhatcheeana* el primero, y el segundo con mayor parte de *C. elmorei*.

En 2009 únicamente se muestrearon las etapas de circulación y estratificación temprana, donde los flujos variaron entre 276 y $1,878 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($997 \pm 604 \times 10^6 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) con un máximo en la circulación donde dominaron *C. choctawhatcheeana* y *C. elmorei* y en la estratificación temprana con contribución mayor de *N. spumigena* y aporte importante de *C. choctawhatcheeana*. Los flujos mayores de células alcanzados a estimar en 2009 durante la

época de estratificación ($1,878 \text{ céls m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) son mayores a cualquier máximo registrado en otras etapas de estratificación de los años anteriores.

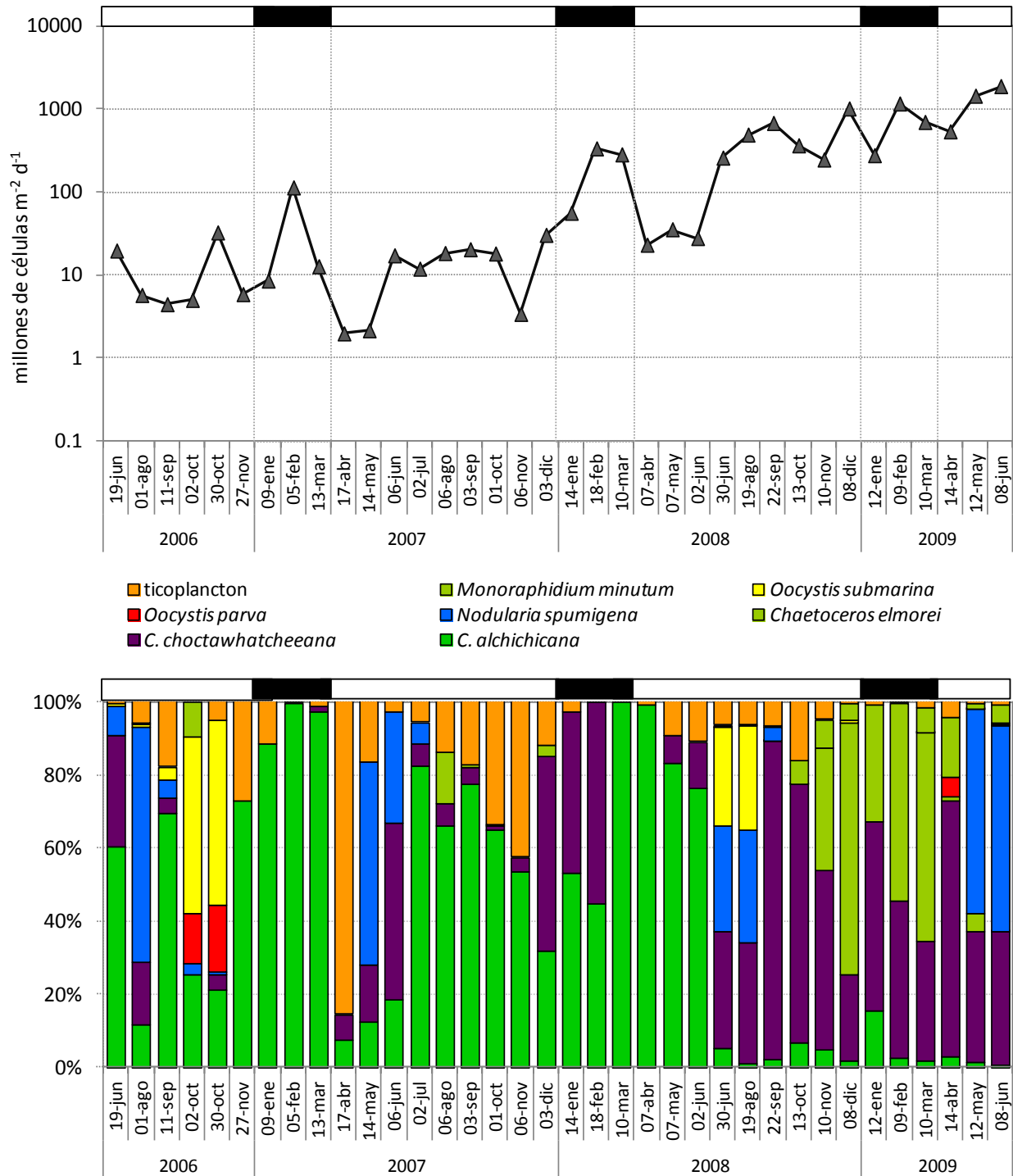


Fig. 13. Arriba. Flujos de células durante tres años el lago Alchichica. Abajo. Contribución relativa de cada especie a los flujos mensuales de células.

Los máximos registrados en las épocas de circulación aumentaron en magnitud año tras año, así, en 2007 fue de 245×10^6 céls $m^{-2} d^{-1}$ y en 2008 fue de 333×10^6 céls $m^{-2} d^{-1}$, ambos compuestos por *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheana*; y en 2009, el pico fue de 1,160 céls $m^{-2} d^{-1}$ integrado por *C. elmorei* y *C. choctawhatcheana*.

III. Flujos de frústulos

La mayoría de trabajos respecto al flujo de diatomeas utilizan como medida el número de valvas, sin importar si se trata de diatomeas con o sin contenido celular. Ya que para este trabajo se contabilizaron las diatomeas con contenido celular y los frústulos sin contenido celular por separado con el objetivo de realizar el cálculo del flujo de Si, de aquí en adelante se denominan frústulos tanto las diatomeas (con contenido celular) como los frústulos vacíos.

Así, los flujos de frústulos en todo el periodo de estudio variaron desde 4 hasta $1,240 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$ ($226 \pm 307 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$, ver anexo I). Los flujos máximos ocurrieron en la época de circulación, sin embargo, la magnitud de los mismos aumentó progresivamente con los años, equivalente a 156, 394 y $1,240 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$, en 2007, 2008 y 2009, respectivamente (fig. 14 arriba).

C. alchichicana fue la diatomea que mayor aporte realizó (80%) a los flujos de frústulos hasta finalizar la estratificación temprana de 2008, a partir de dicha fecha *C. choctawhatcheana* (61%) y *C. elmorei* (32%) fueron más importantes (fig. 14 abajo y anexo III).

La magnitud de los flujos de frústulos varió ampliamente entre años. En 2006 los flujos fueron de 4 a 23×10^6 frústulos $m^{-2} d^{-1}$ ($12 \pm 7 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$) sólo en estratificación bien establecida y tardía, en 2007 de 5 hasta 156×10^6 frústulos $m^{-2} d^{-1}$ ($42 \pm 40 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$), en 2008 de 50 hasta 972×10^6 frústulos $m^{-2} d^{-1}$ ($295 \pm 278 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$) y finalmente, de circulación a finalizar la estratificación temprana en 2009, variaron de 313 a $1,240 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$ ($673 \pm 318 \times 10^6$ frústulos $m^{-2} d^{-1}$).

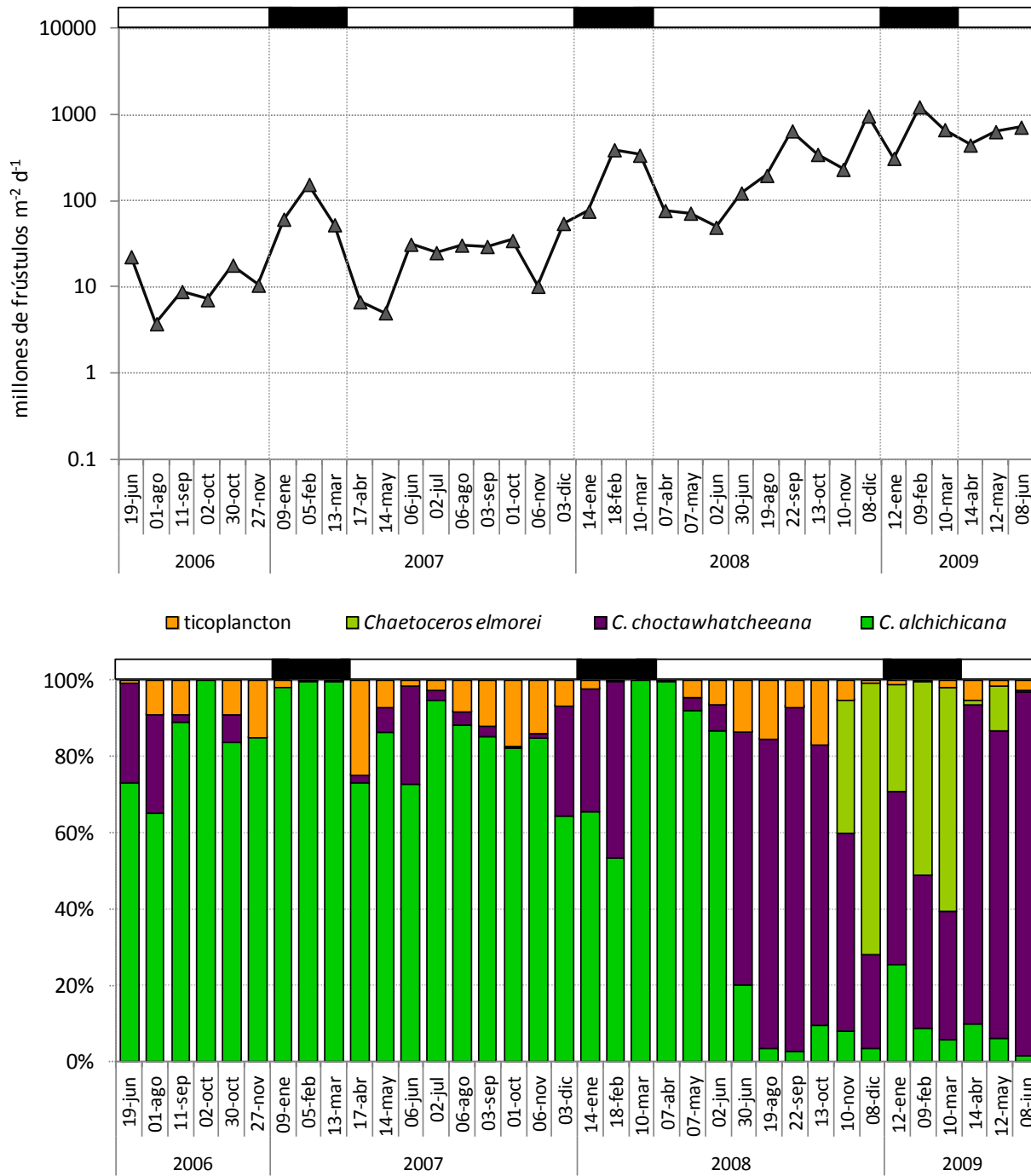


Fig. 14. Arriba. Flujos de frústulos (de diatomeas con contenido celular y vacíos) durante tres años en el lago Alchichica. Abajo. Contribución relativa de cada especie a los flujos mensuales de frústulos.

La contribución de los frústulos vacíos varió entre 6% y 99% (fig. 15), siendo más importantes durante los periodos de estratificación, principalmente en los años 2006 y 2007 y hasta la estratificación bien establecida en 2008, después de ello, la contribución de los frústulos vacíos disminuye notablemente hasta el final del muestreo en 2009.

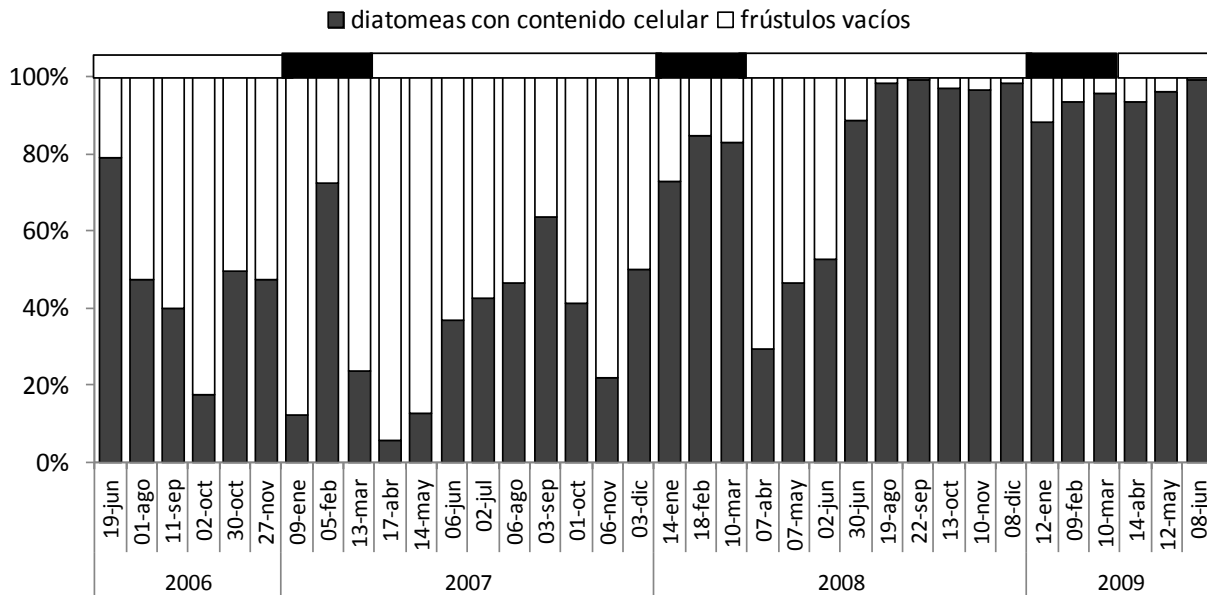
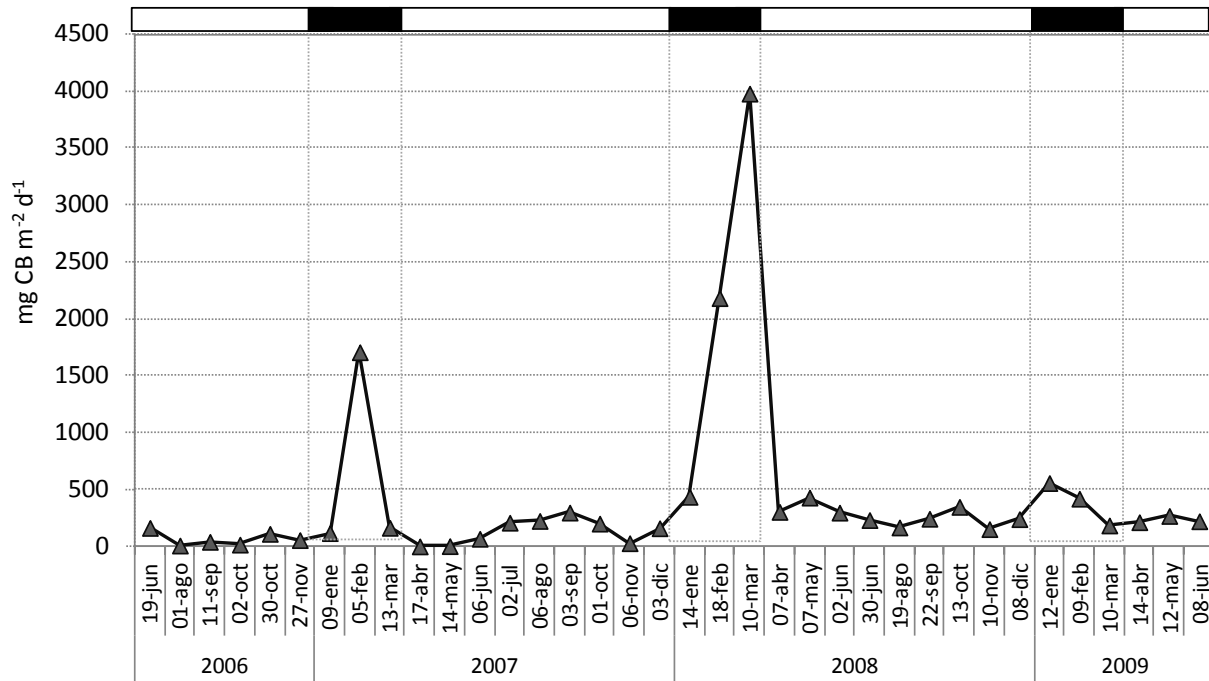


Fig. 15. Contribución relativa de diatomeas con contenido celular y frústulos vacíos a los flujos de frústulos durante tres años en el lago Alchichica.

IV. Flujos de CB

Los flujos de CB variaron desde 3 hasta 3,979 mg CB m⁻² d⁻¹ (403 ± 749 mg CB m⁻² d⁻¹, ver anexo I) con máximos en época de circulación (fig. 16 arriba), siendo mayor el pico de 2008 –equivalente a 3,979 mg CB m⁻² d⁻¹– respecto a los de 2007 y 2009 –de 1,708 y 559 mg CB m⁻² d⁻¹, respectivamente– constituidos hasta en 100% por *C. alchichicana* (fig. 16 abajo y anexo IV). Los flujos de CB registrados en estratificación bien establecida y tardía del 2006 fueron de 10 a 165 mg CB m⁻² d⁻¹ (68 ± 60 mg CB m⁻² d⁻¹), en 2007 variaron entre 3 y 1,708 mg CB m⁻² d⁻¹ (267 ± 463 mg CB m⁻² d⁻¹), en 2008 fueron de 155 a 3,979 mg CB m⁻² d⁻¹ (753 ± 1,156 mg CB m⁻² d⁻¹) y

en 2009, únicamente en circulación y estratificación temprana fueron de 187 a 559 mg CB m⁻² d⁻¹ (313 ± 147 mg CB m⁻² d⁻¹).



■ ticoplanctónicas ■ otras fitoplanctónicas ■ *Oocystis submarina* ■ *Nodularia spumigena*
■ *Chaetoceros elmorei* ■ *C. choctawhatcheana* ■ *C. alchichicana*

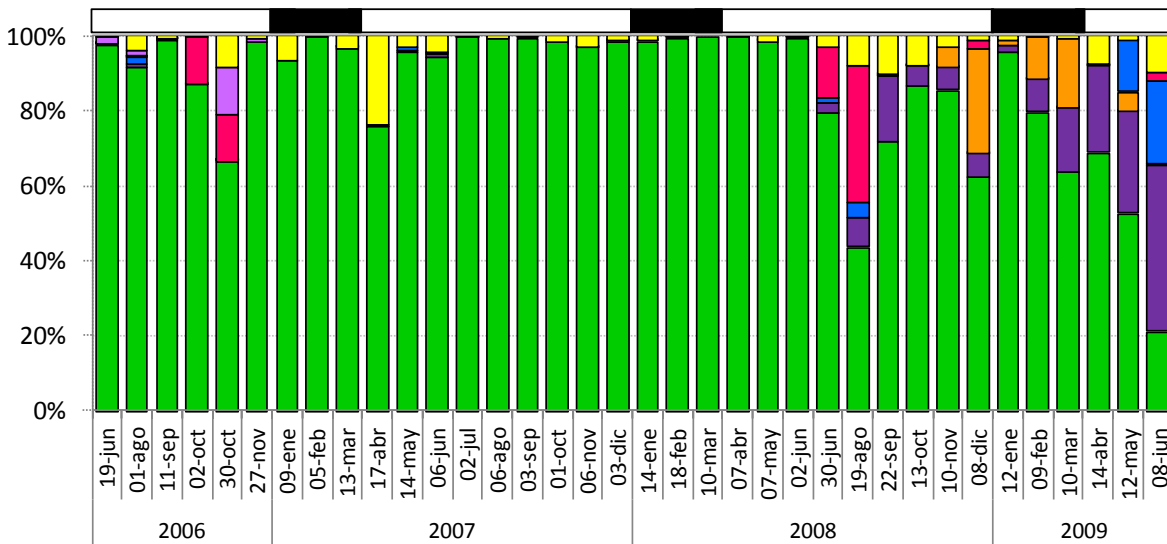


Fig. 16. Arriba. Flujos de CB durante tres años en el lago Alchichica. Abajo. Contribución relativa de cada especie a los flujos mensuales de CB.

El flujo anual de CB por parte del fitoplancton fue de 92 g CB m⁻² año⁻¹ en 2007 y 250 g CB m⁻² año⁻¹ en 2008, que al ser extrapolados al área total del lago (2.3 km²), la sedimentación total de CB rebasa las 112 toneladas de CB en 2007 y más de 574 toneladas de CB en 2008 (*i.e.*, 212 tons CB año⁻¹ y 579 tons CB año⁻¹, respectivamente).

V. Flujos de SiB

Los flujos de SiB variaron entre 24 y 3,144 mg SiB m⁻² d⁻¹ (460 ± 613 mg SiB m⁻² d⁻¹, ver anexo I) mostrando grandes picos en la época de circulación (fig. 17 arriba). Al igual que los resultados de CB, el pico de 2008 –equivalente a 3,144 mg SiB m⁻² d⁻¹– fue mayor a los de 2007 y 2009 –de 1,545 y 914 mg SiB m⁻² d⁻¹, respectivamente–. El comportamiento del flujo de SiB fue similar al de CB, e igualmente fue regido principalmente por los aportes de *C. alchichicana* (97%) (fig. 17 abajo y anexo V). Cabe resaltar que el pico en la circulación de 2009 es registrado en enero para CB y en febrero para SiB, ello está relacionado con la cantidad de frústulos vacíos de *C. alchichicana* que se depositaron en febrero.

En general, el aporte de frústulos vacíos al flujo de SiB fue importante en la estratificación temprana y tardía (fig. 18), es decir, cuando se presentaron los flujos de menor magnitud. En 2006, los flujos fueron de 24 a 151 mg SiB m⁻² d⁻¹ (86 ± 47 mg SiB m⁻² d⁻¹), en 2007 de 50 a 1,545 mg SiB m⁻² d⁻¹ (399 ± 395 mg SiB m⁻² d⁻¹), en 2008 desde 98 hasta 3,144 mg SiB m⁻² d⁻¹ (714 ± 922 mg SiB m⁻² d⁻¹) y en 2009 variaron de 147 a 914 mg SiB m⁻² d⁻¹ (445 ± 288 mg SiB m⁻² d⁻¹).

El flujo anual de SiB asociado a las diatomeas fue de 146 g SiB m⁻² año⁻¹ en 2007 y 241 g SiB m⁻² año⁻¹ en 2008, que al ser extrapolado al área total del lago (2.3 km²) la sedimentación total de SiB rebasa las 337 toneladas de SiB en 2007 y más de 553 toneladas de SiB en 2008 (*i.e.*, 337 tons SiB año⁻¹ y 553 tons SiB año⁻¹, respectivamente).

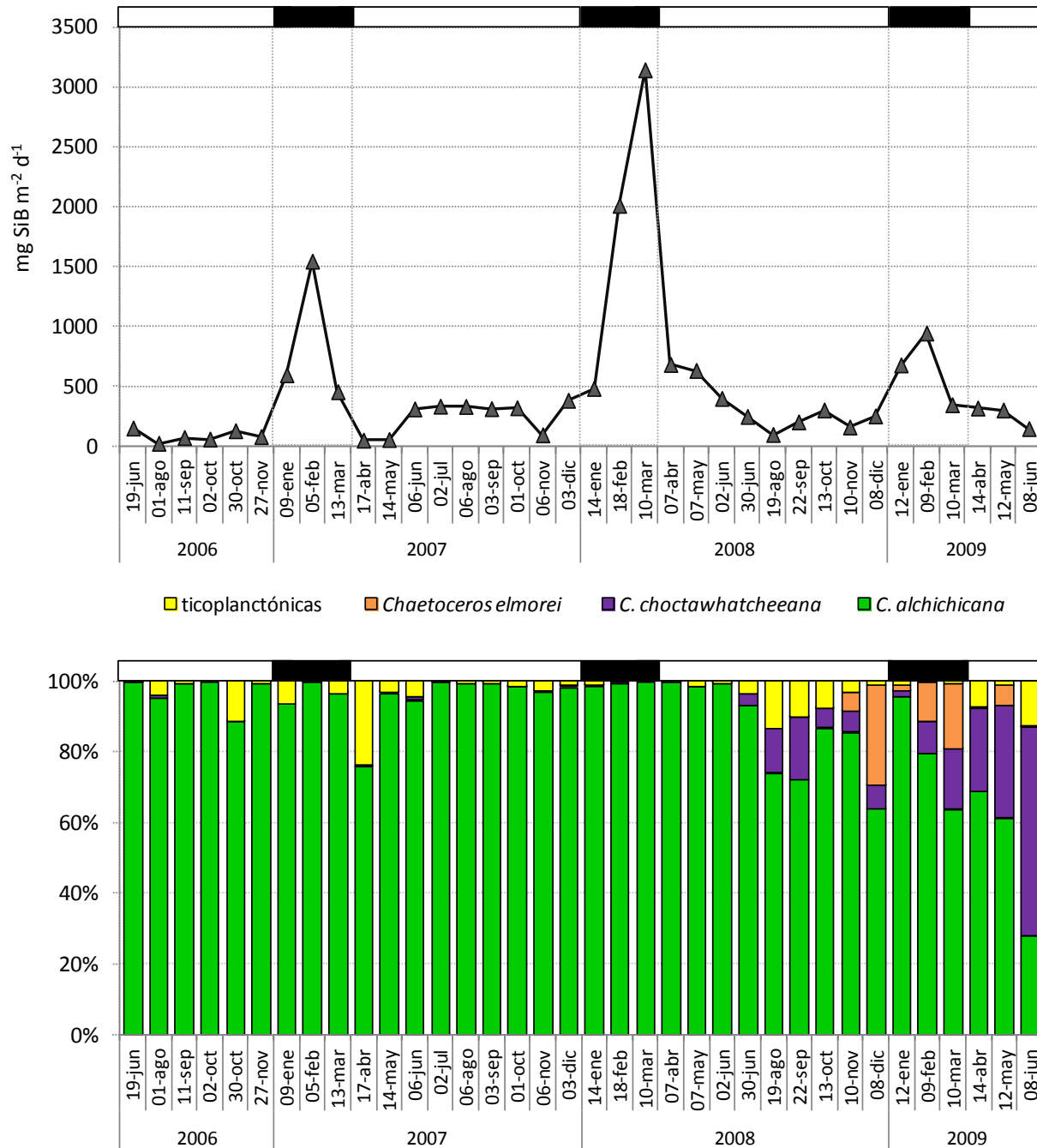


Fig. 17. Arriba. Flujos de SiB durante tres años en el lago Alchichica. Abajo. Contribución relativa de cada especie a los flujos mensuales de SiB.

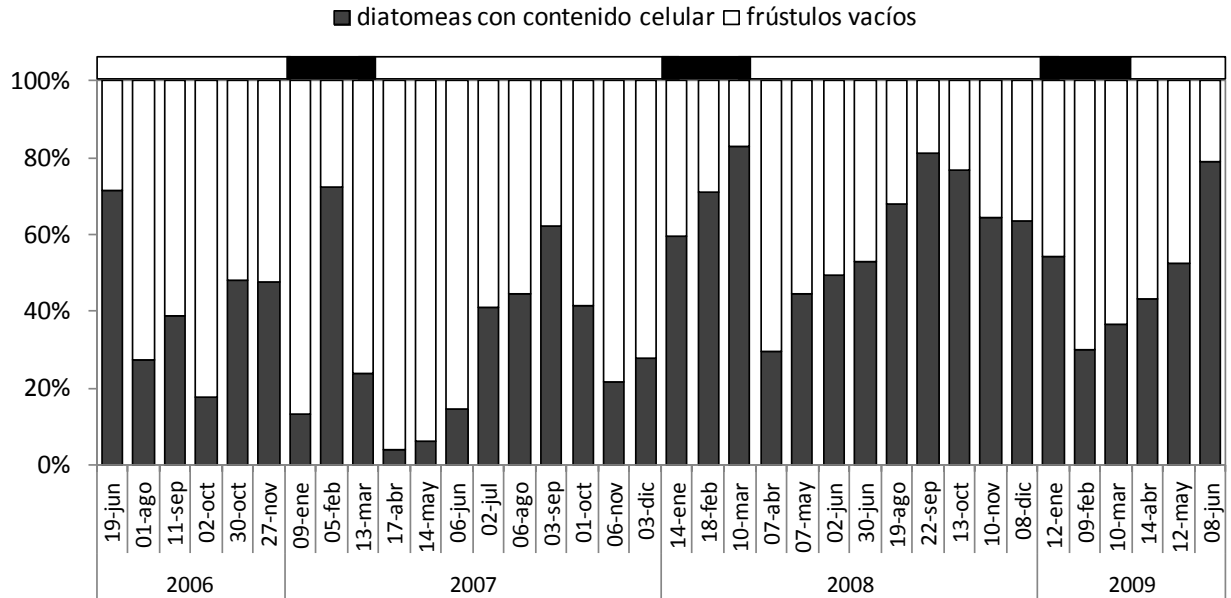


Fig. 18. Contribución relativa de diatomeas y frústulos vacíos al flujo de SiB durante tres años en el lago Alchichica.

d. Correlaciones estadísticas

Los parámetros ambientales $-Z_{mix}$, Z_{eu} , T° y OD no presentaron correlaciones significativas con ninguno de los flujos estimados.

Las concentraciones de nutrientes estuvieron significativamente correlacionadas con los flujos según la correlación no paramétrica de Spearman ($r-S$). Una correlación positiva fue observada entre la concentración de NID y los flujos de SiB ($r-S = 0.34$; $p < 0.05$) y entre PSR y los flujos totales de células, de diatomeas y de CB ($r-S = 0.53, 0.62$ y 0.37 , respectivamente; $p < 0.05$) y se observó una correlación inversa entre la concentración de SRSi y los flujos totales de CB y SiB ($r-S = -0.36$ y -0.42 respectivamente; $p < 0.05$).

La concentración de Cl α en la capa de mezcla estuvo positivamente correlacionada con todos los flujos: totales, de células, frústulos, CB y SiB ($r-S = 0.33, 0.40, 0.44$ y 0.56 respectivamente; $p < 0.05$). Además, el promedio de la concentración de Cl α en la capa de mezcla estuvo

positivamente correlacionada con el flujo diario del mismo pigmento en las trampas de sedimentación ($r-S = 0.51, p < 0.05$).

Adicionalmente, los flujos de Cl *a* y de CB y SiB mostraron una correlación significativa y positiva entre ellos ($r-S = 0.39$ y 0.50 respectivamente; $p < 0.05$).

DISCUSIÓN

El fitoplancton de Alchichica está constituido por pocas especies, entre las cuales destacan tanto las especies halotolerantes –como *M. minutum*– como las típicas de ambientes alcalino-sódicos –como *C. choctawhatcheana*, *C. elmorei* y *N. spumigena*–; estas especies son registradas frecuentemente en lagos salinos de tipo alcalino-sódicos tales como los lagos Pirámide, Walker y Devil (Galat *et al.* 1981, Hammer *et al.* 1983, Leland y Berkas 1998). En estos lagos también existe una baja riqueza de especies de fitoplancton explicado por su salinidad así como por su naturaleza alcalino-sódica (Williams *et al.* 1990).

Las especies registradas en las trampas de sedimentación corresponden a las que están presentes en la columna de agua del lago Alchichica (Oliva *et al.* 2001, Rosiles 2005). Las especies consideradas en este trabajo como ticoplancton han sido, asimismo, identificadas dentro de la flora bentónica litoral del lago (Oliva com. pers.).

Las especies ticoplanctónicas no mostraron ningún patrón estacional definido, más aún, sus flujos fueron relativamente constantes y reducidos, incluso durante el periodo de aguas claras. En general, el ticoplancton estuvo integrado por células con contenido celular pero con los cloroplastos dañados (probablemente células en descomposición); por lo anterior, su presencia en las trampas de sedimentación se atribuye más bien a su arrastre por corrientes de agua o debido a su incorporación a la columna de agua por aumento de la turbulencia como ha sido encontrado para otros lagos (p. ej., Webster 1990).

A pesar de que la riqueza de especies del ticoplancton (11 especies) fue mayor a la del fitoplancton (7 especies), su aporte a los flujos totales tanto como células (y frústulos) como en biomasa (CB y SiB) apenas alcanzó el 3% y 1%, respectivamente. Por lo anterior, el ticoplancton no resultó de importancia en los flujos estimados para Alchichica.

El efecto de resuspensión como factor para explicar el aumento de la riqueza de especies en trampas de sedimentación en el lago Alchichica puede ser descartado. La teoría de la dinámica de lagos mencionada por Håkanson y Jansson (2002) indica que si la relación dinámica del lago

(cociente entre la raíz cuadrada de la superficie en km^2 y la profundidad media del cuerpo de agua en m) oscila entre 0.1 y 1.1, se considera que la resuspensión es relativamente poco importante en el transporte de sedimentos. Para el caso del lago Alchichica, la relación dinámica ($\sqrt{2.3 \text{ km}^2} / 40.9 \text{ m}$) equivale a 0.4 por lo que se puede considerar que no hay efecto de resuspensión.

En general, las especies que son dominantes o abundantes en el fitoplancton suelen estar bien representadas en las trampas de sedimentación (Reynolds *et al.* 1982). No obstante, para el caso de Alchichica, aunque las pequeñas clorofitas individuales son las más importantes en cuanto a su contribución en abundancia y las clorofitas coloniales en cuanto a la biomasa del fitoplancton (Oliva *et al.* 2001), este grupo no fue el mejor representado en las trampas. Lo anterior podría ser consecuencia de que las especies de clorofitas son consumidas por el zooplancton dominante de Alchichica, es decir, por el copépodo calanoide *Leptodiptomus garciai* (Lugo 2000). En su estudio sobre la relación de microcrustáceos y fitoplancton en La Preciosa, un lago con algunas especies en común con Alchichica, Martínez (2010) encontró que *O. parva* y *O. submarina* disminuían significativamente en presencia del copépodo *Leptodiptomus cf. sicilis*, posiblemente porque a pesar de la presencia de mucílago, el tamaño de los individuos se encuentra en el intervalo de tamaño de partícula consumible por los copépodos.

Aunado a lo anterior, aún si las clorofitas coloniales no son consumidas por el zooplancton, éstas pueden mantenerse en suspensión en la Z_{mix} debido a su talla reducida así como por la presencia de mucílago que aumenta su flotabilidad (Walsby y Reynolds 1980). Por otro lado, se ha propuesto que en el lago Alchichica, las células pequeñas al morir son colonizadas por bacterias que hacen del detrito un alimento potencial para los copépodos (Lugo 2000), por lo que rápidamente se integran a la red trófica planctónica en lugar de sedimentarse, hecho que es común en ambientes oligotróficos (Frenette *et al.* 1996). En resumen, el destino del carbono orgánico de las clorofitas integrantes del fitoplancton de talla pequeña es su recirculación en la Z_{mix} (Legendre y Rassoulzadegan 1996).

Generalmente, la reducida cantidad o ausencia de cianoprocariontes fijadoras de nitrógeno en las trampas de sedimentación es imputable en gran medida a la capacidad de flotación dada por la presencia de mucílago y la formación de vesículas de gas –aerotopos- (Fogg *et al.* 1973) y al arrastre de las cadenas a las orillas del cuerpo acuático (Webster 1990, Tallberg y Heiskanen 1998). Adicionalmente, se presentan tasas de remineralización altas en la capa fótica (Sellner 1992).

En Alchichica los florecimientos de *N. spumigena* tienen un bajo registro en las trampas de sedimentación y no se ven reflejados el flujos de Cl α y ni de CB. El flujo de esta especie aumenta de manera progresiva año tras año (3.7, 5.3, 151.1 y 1,054.3 x 10⁶ cél m⁻² d⁻¹ en 2006, 2007, 2008 y 2009, respectivamente), lo que concuerda con el incremento en la concentración de Cl α en la Z_{mix} durante la estratificación temprana (1.9, 2.6, 3.3 y 12.3 mg de Cl α L⁻¹ en 2006, 2007, 2008 y 2009, respectivamente). En el muestreo realizado tras el florecimiento de *N. spumigena* en 2009, se registró un incremento importante en la sedimentación de células de la cianoprocarionte y paralelamente se registró un importante aumento de Cl α en la columna de agua; dicha producción en la capa de mezcla podría estar asociada a la baja concentración de NID y la disponibilidad de PSR, así, por tratarse de una especie fijadora de N₂ en condiciones no limitantes de P (> 3 mg L⁻¹, Reynolds 2006) tuvo un crecimiento exponencial.

La presencia de cadenas de *N. spumigena* en las trampas de sedimentación tras su florecimiento sugiere que el pastoreo por parte del zooplancton no juega un papel relevante y que es más bien la senescencia del florecimiento lo que favorece su transporte al fondo (Gabrielson y Hamel 1985).

Autores como Rother y Fay (1977) y Huber (1984) han atribuido la presencia de *N. spumigena* en trampas a la vasta disponibilidad de P en condiciones limitantes de N, ya que es cuando ocurren cambios en la relación celular C:N que llevan a la producción de acinetos después de los florecimientos y dichos acinetos se hunden más rápidamente en comparación con las células vegetativas ya que aumentan la densidad citoplasmática (Rother y Fay 1977, Sellner 1992). Sin embargo, en las muestras de las trampas de sedimentación de Alchichica no se observaron acinetos.

Otros autores (p. ej., Ibelings 1996) consideran a la fotoinhibición como responsable de la captura de *N. spumigena* en las trampas, tomando en cuenta que dada una abundante energía solar incidente en la Z_{eu} el proceso fotosintético se ve tan favorecido que genera un exceso tal de gas que origina que revienten los aerotopos que las mantienen a flote, dando lugar a la sedimentación de las células vegetativas. Incluso, la atenuación de la luz por el propio desarrollo de biomasa durante un florecimiento (Tilzer 1983, Reynolds 2006, Lampert y Sommer 2007) puede propiciar la sedimentación cuando la disminución del campo lumínico restringe el desarrollo de la misma especie en florecimiento impidiendo la fotosíntesis porque la Z_{mix} es mayor a la Z_{eu} . Sin embargo, durante la estratificación temprana de Alchichica, que es cuando se desarrolla el florecimiento de *N. spumigena*, Z_{mix} es menor a la Z_{eu} lo cual descarta esta posibilidad, ya que la turbulencia de la Z_{mix} mantiene a todas las cianoprocariontas en la capa lumínica.

El caso de las diatomeas es diferente al de las clorofitas y al de las cianoprocariontas, ya que se trata de un grupo con valvas silíceas pesadas que aumentan su densidad y por tanto las hacen más propensas a sedimentarse con respecto a otros grupos fitoplanctónicos (Smetacek 1985, Sommer 1988), por lo que pueden contribuir de manera desproporcionada al flujo de Cl *a* y CB (Reynolds y Wisseman 1982, Wassman *et al.* 1996, Tallberg y Heiskanen 1998). Adicionalmente, al comparar las abundancias del fitoplancton en la columna de agua con las abundancias en las trampas de sedimentación, las diatomeas se encuentran normalmente sobrerrepresentadas en las trampas, es decir, se contabilizan en mayor proporción que en la columna de agua debido a que las valvas de sílice presentan mayor conservación (Reynolds *et al.* 1982). Numerosos estudios realizados con trampas de sedimentación indican que el proceso de sedimentación de diatomeas puede ser muy alto (p. ej., Tallberg y Heiskanen 1998, Garg y Bhaskar 2000, Romero *et al.* 2002, Ryves *et al.* 2003) e independientemente de la estación y el año, las diatomeas son las que contribuyen en su mayoría al flujo de CB y, por razones obvias, al de ópalo (sílice) biogénico.

En general, el número de especies en las trampas de sedimentación disminuye durante la circulación, cuando se dan los florecimientos de diatomeas. Es común que, independientemente

de la diversidad fitoplanctónica presente en el cuerpo acuático a lo largo de un ciclo anual, tan solo una o dos especies de diatomeas sean las dominantes en los estudios de flujos sedimentarios (p. ej., *Asterionella formosa* y *Melosira italica* subsp. *subartica* en Reynolds *et al.* 1982, *Skeletonema costatum* y *Thalassiosira* sp. en Riebesell 1989; *Chaetoceros* sp. y *Thalassiosira levanderi* en Passow *et al.* 1994, *Fragilariopsis* sp., *Thalassiosira* sp. y *Chaetoceros* sp. en Andreassen y Wassman 1998, *Mastogloia woodiana* y *Hemjaulus hauckii* en Scharek *et al.* 1999). Lo anterior dado por la sedimentación masiva de los florecimientos fitoplanctónicos que son generados por tan solo una o pocas especies de diatomeas.

En Alchichica tres especies de diatomeas constituyeron la fracción más importante de fitoplancton que se incorpora al sedimento con 73% de los flujos totales de células y 98% de CB, además de que *C. alchichicana* es responsable del 93% de los flujos totales de CB y 97% de los flujos de SiB, por lo que se puede decir que esta especie controla los flujos de fitoplancton y de sus constituyentes biogénicos asociados (nutrimentos).

Entre el 60 y 70% de los flujos totales anuales de biomasa en Alchichica se sedimentaron durante e inmediatamente después de la circulación, concentrándose en la siguiente colecta tras un pico máximo de concentración de $Cl\ a$ en la columna de agua asociado al florecimiento invernal de diatomeas, lo que coincide con otros estudios donde; en general, se ha observado que un gran porcentaje del flujo anual del material biogénico se sedimenta de forma masiva en un corto periodo de tiempo inmediatamente después del florecimiento de diatomeas (Smetacek 1980, Jewson *et al.* 1981, Reynolds *et al.* 1982, Wassmann 1983, Riebesell 1989). Tras el agotamiento de los nutrimentos en la Z_{mix} , el florecimiento de fitoplancton declina y el fitoplancton de la zona fótica se sedimenta (Smetacek 1985). Trabajos previos en el lago Alchichica muestran un patrón similar para los flujos de seston y $Cl\ a$ (Oseguera *et al.* 2010) y materia particulada (Oseguera *et al.* 2011).

En general, cualquier factor que aumente la velocidad de sedimentación del fitoplancton disminuirá la disponibilidad de nutrimentos para los productores primarios en la Z_{eu} ya que disminuye la cantidad de materia susceptible de ser regenerada en la columna de agua (Shafer y Armstrong 1994). La pérdida de nutrimentos es evidente con la sedimentación de diatomeas de

un florecimiento, porque es cuando se sedimenta la mayor cantidad de biomasa y, consecuentemente, esta sedimentación masiva puede limitar la disponibilidad de nutrientes epilimnéticos para el fitoplancton durante el periodo de estratificación (Poister y Armstrong 2003).

Las concentraciones de $Cl\ a$ en la Z_{mix} en Alchichica son generalmente bajas, lo que corresponde a condiciones oligotróficas, no obstante, los picos puntuales con concentraciones más elevadas registrados ($10.6 \pm 0.7\ \mu\text{g L}^{-1}$ en el florecimiento invernal del 2008 y $12.3 \pm 2.9\ \mu\text{g L}^{-1}$ en el florecimiento primaveral de 2009) podrían indicar condiciones mesotróficas temporales que decrecen rápidamente con los florecimientos.

Se ha documentado que la sedimentación tras los florecimientos fitoplanctónicos se lleva a cabo en forma de agregados con velocidades alrededor de 50 a 200 m por día, lo cual es un proceso muy eficaz para el transporte de materia orgánica relativamente fresca hacia el sedimento (Shanks y Trent 1980, Silver y Alldredge 1981, Alldredge y Gotschalk 1989, Kjørboe y Hansen 1993, Passow *et al.* 1994). En el material sedimentado del lago Alchichica no se observaron agregados celulares evidentes, lo cual puede ser resultado de su naturaleza frágil y consecuentemente de su desintegración en las trampas, en la columna de agua y/o durante la manipulación de las muestras (Sommer 1984).

La gran cantidad de células sedimentadas en forma viable (es decir, con plastos intactos) y bien silicificadas durante la circulación puede ser interpretada como indicador de un rápido proceso de sedimentación (Bauerfeind *et al.* 1994). Lo anterior parecería contradictorio con el hecho bien documentado de que células senescentes tienen tasas de sedimentación mayores que las células fisiológicamente activas (Eppley *et al.* 1967, Smayda 1970, Reynolds 1973, Sommer 1984). Este hecho se ha corroborado con experimentos en laboratorio donde las tasas medias de hundimiento de cultivos en fase estacionaria de cada especie son significativamente mayores que las tasas de hundimiento de cultivos en crecimiento exponencial (Titman y Kilham 1976). Por otro lado, es reconocido (p. ej., Scharek *et al.* 1999) que la sedimentación masiva asociada a los florecimientos de diatomeas consiste mayormente de frústulos bien silicificados e intactos tal y como fue el caso para el lago Alchichica.

Es importante hacer notar que en el material de las trampas de sedimentación no se observaron fragmentos fecales de zooplancton que en otros estudios (p. ej., Schrader 1971, Turner 2002) han sido reportados como causa del aumento de la sedimentación. Probablemente esto se deba a que los restos fecales entran a formar parte del circuito microbiano, o bien que existe coprofagia, lo que mantendría esta materia dentro de la zona productiva del lago (Turner y Ferrante 1979, Turner 2002).

La baja frecuencia de valvas de diatomeas altamente fragmentadas así como la abundancia de cadenas de diatomeas en el caso de *C. elmorei* en las muestras de las trampas de Alchichica, durante los períodos de florecimiento, apoyan el hecho de que el pastoreo del zooplancton juega un papel relativamente menor en la dinámica de la sedimentación de las especies de diatomeas.

Durante la estratificación, en las trampas de sedimentación hay un aporte mayor de frústulos vacíos, así como la presencia de fragmentos de valvas, lo que indica que el material particulado pudo haberse hundido más despacio o pudo mantenerse en suspensión en el metalimnion antes de sedimentarse por completo, lo cual lo mantendría expuesto a la degradación por mayor tiempo. Aunque son los menos, los frústulos vacíos depositados durante la circulación invernal podrían provenir del MPC que se desarrolla particularmente durante la estratificación bien establecida en la base del metalimnion que se incorpora a la Z_{mix} al aproximarse la circulación.

Los flujos de diatomeas difirieron en su composición: *C. alchichicana* fue dominante durante las circulaciones de 2007 y 2008 mientras que *C. elmorei* lo fue para 2009. Dicho cambio podría atribuirse, por un lado, a variaciones en la disponibilidad de los nutrientes (N y P) en condiciones limitantes de Si –una mayor limitación por N, así como una mayor disponibilidad de P en 2009 respecto a los años anteriores– y, por el otro, en el uso diferencial que hace cada especie de los nutrientes.

Aunque no se cuenta con datos experimentales sobre el asimilación de nutrientes por *C. alchichicana*, se dispone de la información de su congénere *Cyclotella quillensis* con la que

comparte la morfología de la valva (tamaño y densidad, así como estrías marginales, misma morfología del área central de las valvas y la estructura y número de las fultoportulas centrales en el interior de la célula) (Oliva *et al.* 2006). En general, se ha observado que *C. quillensis* no coexiste regularmente con *C. elmorei* en lagos potencialmente habitables por las dos especies (Fritz *et al.* 1993). *Cyclotella quillensis* crece eficientemente en ambientes con relación N:P baja tanto en cultivos como en lagos salinos (Saros y Fritz 2000), mientras que *Chaetoceros* tiene mayor habilidad competitiva para obtener N en experimentos con salinidad de 8 g L⁻¹ (Saros y Fritz 2002).

Por lo anterior, en condiciones de limitación de N en una salinidad ($\approx 8 \text{ g L}^{-1}$) similar a la de Alchichica, *C. elmorei* dominaría sobre *C. quillensis* siempre y cuando haya P disponible. Así, si *C. alchichicana* se comporta de la misma forma que su congénere *C. quillensis* con la que es morfológicamente similar, la limitación por N respecto al P y Si a partir de la estratificación bien establecida de 2008 habría beneficiado el crecimiento de *C. elmorei* sobre *C. alchichicana*.

Algunas especies de *Cyclotella* han sido reportadas como más eficientes para la utilización de Si que otros géneros de diatomeas frente a una escasa capacidad para utilizar P, por lo que se desarrollan mejor en una baja relación Si:P (Titman y Kilham 1976). Adicionalmente, se ha documentado que algunas especies de *Cyclotella* frecuentemente son más abundantes en relaciones N:P bajas y tienen un óptimo de P mayor que *Chaetoceros* (Saros 1999). Para el caso de Alchichica, estas condiciones –baja proporción de Si y N frente al P– se presentaron durante la circulación de 2009 lo que podría haber beneficiado a *C. choctawhatcheana* y con lo cual se favoreció su abundancia y disminuyó la de *C. elmorei*.

Las células del fitoplancton como las diatomeas de gran tamaño, tienen una superficie inferior a la proporción de volumen, lo que conduce a la exigencia de un hábitat más rico en nutrientes. En contraste, el fitoplancton de células pequeñas con una mayor relación superficie/volumen les permite una explotación más eficiente de los nutrientes en baja concentración (Chisholm 1992). Por lo anterior, *C. alchichicana* probablemente podrá dominar en un régimen que ofrezca condiciones de alto contenido de nutrientes y turbulencia, mientras que *C. choctawhatcheana* en presencia de Si podría aprovechar los pulsos de N derivados de la

degradación de *N. spumigena* y por ello *C. choctawhatcheeana* fue registrada mayormente en las trampas de sedimentación en el periodo de estratificación tras el florecimiento de *N. spumigena*.

De acuerdo con Kohly (1998), las especies de diatomeas que se conservan en los sedimentos están bien silicificadas y tienen un mayor potencial de fosilización, sin embargo, no necesariamente reflejan la composición típica de los florecimientos. En Alchichica, la asociación en la superficie de los sedimentos del fondo está dominada por *C. alchichicana* (> 80%, datos no presentados), en cambio no se ve representada la especie *C. elmorei* que ha sido reportada por Oliva *et al.* (2001) como importante por su contribución en biomasa del fitoplancton. Por lo anterior, *C. elmorei* podría ser un ejemplo de especie de diatomea que sufre disolución de valvas en la columna de agua e interface sedimento-agua, por lo que a pesar de tener una alta densidad en la columna de agua e incluso en las trampas de sedimentación, tendrá una tasa baja de acumulación en el sedimento. Por otra parte, la conservación en el sedimento de *C. alchichicana* es evidencia de la fuerte silicificación de esta especie, ya que la disolución de sus frústulos toma más tiempo.

A pesar de tan solo contar con el registro de tres florecimientos invernales de diatomeas (2007-2009), los resultados de este trabajo parecen apoyar la hipótesis planteada por Adame *et al.* (2008) respecto a la presencia de una ciclicidad bienal en Alchichica, donde tras un florecimiento intenso de *C. alchichicana* (años pares) y su consecuente sedimentación masiva, la demora de la disolución (aparentemente de 2 ciclos anuales, Oseguera *et al.* 2011) y reincorporación de los nutrimentos, origina un florecimiento menos intenso (años impares) y con menor sedimentación en el siguiente año, permitiendo que para el año sucesivo se presente nuevamente un florecimiento intenso.

A pesar de la existencia de múltiples estudios de tasas de sedimentación de células fitoplanctónicas o sólo de diatomeas y del CB y SiB asociados, tanto en ambientes marinos como epicontinentales, resulta complicado obtener valores de comparación, ya sea porque: a) sólo se proporcionan los valores mínimos y máximos de flujos diarios, b) se brindan por cada una de las especies, c) se limitan a una etapa del ciclo del cuerpo de agua, d) o porque las unidades de

estimación son diferentes. Para el caso particular de los flujos de CB y SiB influye también el método utilizado para estimar el contenido de C y Si en las células, ya que, por ejemplo, puede estimarse el contenido de Si contenido en cada célula (como se realizó en este trabajo), o medirse el SiO₂ o SiB particulado directamente en una muestra. De los valores con los que se pueden comparar, es claro que los flujos en Alchichica son mayores a los reportados para otros lagos profundos (> 50 m) de estado trófico similar (oligotróficos) como se aprecia a continuación (Tabla 2).

Tabla 2. Flujos sedimentarios de diatomeas registrados para lagos oligotróficos. (ND = no determinado)

Lago	Flujos			Referencia
	Frústulos	Si	C	
Alchichica, México	15.3 – 107.0 x 10 ⁹ frústulos m ⁻² año ⁻¹	146 – 241 g SiB m ⁻² año ⁻¹	92 – 250 g CB m ⁻² año ⁻¹	Este trabajo
Sihailongwan, China	3.46 x 10 ⁹ frústulos m ⁻² año ⁻¹	21 g SiO _{2 bio} m ⁻² año ⁻¹	ND	Chu <i>et al.</i> 2005
Baikal, Rusia	8.25 x 10 ⁹ frústulos m ⁻² año ⁻¹	ND	ND	Ryves <i>et al.</i> 2003
Malawi, República de Malawi, África	ND	1.7 – 2.9 g SiO _{2 bio} m ⁻² año ⁻¹	0.3 – 0.9 g COP m ⁻² año ⁻¹	Pilskaln 2004

El flujo de sedimentación de frústulos en Alchichica es mayor a los reportados para otros cuerpos de agua epicontinentales oligotróficos, como el lago Sihailongwan (Chu *et al.* 2005) y el lago Baikal (Ryves *et al.* 2003), e incluso mesotróficos, como el lago Constanza (7 x 10⁹ frústulos m⁻² año⁻¹, Sommer 1984). Igualmente, el flujo de Si estimado en este trabajo también es mayor al registrado en otros lagos oligotróficos, como el lago Malawi (Pilskaln 2004) y el lago Sihailongwan (Chu *et al.* 2005). Finalmente, el flujo de C estimado en este trabajo resultó igualmente mayor al reportado para el lago Malawi (Pilskaln 2004).

Por último, es probable que la exportación CB total en el lago sea mayor a lo estimado, ya que en el presente estudio sólo se consideró al nano y microfitorplancton reconocible como fuente de carbono, por lo que habría que sumar también los flujos de picoplancton, zooplancton y fitoplancton en forma de detritus, entre otras fuentes adicionales. Sin embargo, los resultados

presentados al respecto refuerzan la conclusión de Cole *et al.* (2007) referente de que a pesar de la reducida área que implican los sistemas epicontinentales, éstos representan un componente activo del ciclo global del C que pueden afectar el equilibrio regional de C y, por ende, merecen mayor atención.

CONCLUSIONES

Se acepta la primera hipótesis que menciona que “debido a la dominancia de nano y microfitoplancton en el lago Alchichica, los flujos sedimentarios en este lago serán mayores a los de otros cuerpos acuáticos oligotróficos dominados por picofitoplancton”. Los flujos de células fitoplanctónicas fueron de 2 a 1,878 $\text{cél} \times 10^6 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($281 \pm 452 \text{ cél} \times 10^6 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), que equivalen a flujos de CB que fluctuaron entre 2.8 y 3,979 $\text{mg CB m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($403 \pm 749 \text{ mg CB m}^{-2}$), por lo que el aporte del nano y microfitoplancton corresponde a 92 y 250 $\text{g CB m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 2007 y 2008 respectivamente, que implican una sedimentación de 212 y 579 tons CB año^{-1} en 2007 y 2008, respectivamente. Los flujos de frústulos fueron de 4 a 1,240 $\text{frústulos} \times 10^6 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($226 \pm 308 \text{ frústulos} \times 10^6 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que equivalen a flujos de SiB que fluctuaron entre 24 a 3,144 $\text{mg SiB m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($463 \pm 613 \text{ mg SiB m}^{-2}$), con lo que el aporte de frústulos corresponde a 146 y 241 $\text{g SiB m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 2007 y 2008 respectivamente, que implican una sedimentación de 337 y 556 tons SiB año^{-1} en 2007 y 2008, respectivamente. Los flujos sedimentarios de células, frústulos, CB y SiB calculados para el lago Alchichica son mayores a los reportados para otros lagos oligotróficos profundos.

Se acepta la segunda hipótesis que menciona que “durante los dos florecimientos del lago (invernal de diatomeas y primaveral de cianoprocarotas) se genera la mayor producción de biomasa fitoplanctónica, por ende, los flujos mayores estarán asociados a dichos eventos.” Sin embargo, la sedimentación del florecimiento primaveral de cianoprocarotas es de menor importancia, muy probablemente porque la biomasa en su mayor parte es transportada por el viento hacia la orilla del lago y no sedimenta en la zona profunda. Los flujos de sedimentación de células y frústulos presentaron un comportamiento estacional asociado a la hidrodinámica del lago, encontrándose los mayores valores relacionados con los florecimientos, sin embargo mostraron variación en composición y magnitud (aumento progresivo con los años), por otro lado los flujos de CB y SiB máximos estuvieron relacionados con los florecimientos invernales.

Se acepta la tercera hipótesis que indica que “las diatomeas, en particular la especie *C. alchichicana*, serán el grupo fitoplanctónico mejor representado en las trampas de sedimentación debido a que contribuye con la mayor biomasa al fitoplancton de Alchichica.

Debido a su gran talla y peso *C. alchichicana* dominará los flujos de CB y SiB.” Las diatomeas planctónicas conforman el 73% de los flujos de células a lo largo de los tres años y la diatomea *C. alchichicana*, por sí misma, es responsable del 93% del flujo total de CB y 97% de flujo de SiB, atribuible en gran medida a su talla.

Finalmente, se acepta la cuarta hipótesis que indica que “puesto que se ha encontrado que la producción de biomasa fitoplanctónica, particularmente durante el florecimiento de diatomeas, muestra una ciclicidad bienal (mayor en los años pares con respecto a los años nones, Adame *et al.* 2008), se espera que dicha relación se vea reflejada en flujos sedimentarios de fitoplancton.” A pesar del cambio en composición específica de los flujos celulares hacia el final del muestreo, los patrones de flujo anual de CB y SiB presentan una alternancia en cuanto a magnitud, asociada a los florecimientos invernales, lo cual corresponde al patrón bienal propuesto por Adame *et al.* (2008).

En resumen, independientemente del estado trófico del lago, el tamaño del fitoplancton es un aspecto relevante para la estimación de diversos flujos fitoplanctónicos (células, frústulos, CB y SiB). Los resultados de este trabajo muestran que las diatomeas son el principal vector en el transporte vertical de CB y SiB hacia el fondo del lago Alchichica, principalmente la diatomea endémica *C. alchichicana*.

LITERATURA CITADA

- Adame, M. F., J. Alcocer y E. Escobar. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* 53: 22-31.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M. R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 27: 3166-3169.
- Alcocer, J., E. Escobar y L. A. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico bentónico: respuesta de la zona béntica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18: 115-122.
- Allredge, A. L. y C. C. Gotschalk. 1989. Direct observations of the mass flocculation of marine diatoms: characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 36: 159-171.
- Andreassen, I. J. y P. Wassmann. 1998. Vertical flux of phytoplankton and particulate biogenic matter in the marginal ice zone of Barents Sea in May 1993. *Marine Ecology Progress Series* 170: 1-14.
- Andreassen, I. J., P. Wassmann y T. N. Ratkova. 1994. Seasonal variation of vertical flux of phytoplankton and biogenic matter at Nordvestbanken, north Norwegian shelf in 1994. *Sarsia* 84: 227-238.
- Arar, E. J. y G. B. Collins. 1997. *In Vitro* Determination of Chlorophyll *a* and pheophytin *a* in Marine and Freshwater Algae by Fluorescence. Method 445.0. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati, Ohio. 22 pp.
- Armienta, M. A., G. Vilaclara, S. de la Cruz-Reyna, S. Ramos, N. Cenicerros, O. Cruz, A. Aguayo y F. Arcega-Cabrera. 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 178: 249-258.
- Arrigo, K. R., D. H. Robinson, D. L. Worthen, R. B. Dunbar, G. R. DiTullio, M. VanWoert y M. P. Lizotte. 1999. Phytoplankton Community Structure and the Drawdown of Nutrients and CO₂ in the Southern Ocean. *Science* 283: 365-367.

- Baines, S. B. y M. L. Pace. 1994. Relationships between suspended particulate matter and sinking flux along a trophic gradient and implications for the fate of planktonic primary production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 25-36.
- Barbosa, F. A. R. y J. Padisák. 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verhandlungen internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 28: 1385-1395.
- Bauerfeind, E., B. von Bodungen, K. Arndt y W. Koeve. 1994. Particle flux and composition of sedimenting matter in the Greenland Sea. *Journal of Marine Systems* 5: 411-423.
- Bienfang, P. K. Y P. J. Harrison. 1984. Sinking-rate response of natural assemblages of temperate and subtropical phytoplankton to nutrient depletion. *Marine Biology* 83: 293-300.
- Bienfang, P. K., P. J. Harrison y L. M. Quarmby. 1982. Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. *Marine Biology* 67: 295-302.
- Bienfang, P. K., J. P. Szyper y E. Laws. 1983. Sinking rate and pigment responses to light-limitation of a marine diatom: implications to dynamics of chlorophyll maximum layers. *Oceanologica Acta* 6: 55-62.
- Bloesch, J. 1994. A review of methods used to measure sediment resuspension. *Hydrobiologia* 284: 13-18.
- Bloesch, J. y N. M. Burns. 1980. A critical review of sedimentation trap technique. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie-Swiss Journal of Hydrology* 42: 15-55.
- Bloesch, J., P. Stadelmann y H. Bührer. 1977. Primary Production, mineralization, and sedimentation in the euphotic zone of two Swiss lakes. *Limnology and Oceanography* 22: 511-526.
- Boyd, P. y P. Newton. 1995. Evidence of the potential influence of planktonic community structure on the interannual variability of particulate organic carbon flux. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42: 619-639.
- Brzezinski, M. A. 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology* 21: 347-357.
- Burns, C. 1968. The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography* 13: 675-678.

- Callieri, C. 1997. Sedimentation and aggregate dynamics in lake Maggiore, a large deep lake in Northern Italy. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia* 56: 37-50.
- Caraco, N. F., J. J. Cole y G. E. Likens. 1992. New and recycled primary production in an oligotrophic lake: Insights for summer phosphorus dynamics. *Limnology and Oceanography* 37: 590-602.
- Cole, J. J., Y. T. Prairie, N. F. Caraco, W. H. McDowell, L. J. Tranvik, R. G. Striegl, C. M. Duarte, P. Kortelainen, J. A. Downing, J. J. Middelburg y J. Melack. 2007. Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget. *Ecosystems* 10: 172-185.
- Conley, D. J., S. S. Kilham y E. Theriot. 1989. Differences in Silica Content Between Marine and Freshwater Diatoms. *Limnology and Oceanography* 34: 205-213.
- Culver, M. E. y W. O. Jr. Smith. 1989. Effects of environmental variation in sinking rates of marine phytoplankton. *Journal of Phycology* 25: 262-270.
- Chisholm, S. W. 1992. Phytoplankton size. pp. 213-237. *En: Falkoswki, P. G. y E. D. Woodhead (eds.). Primary production and biogeochemical cycles in the sea. Plenum Press. Nueva York.*
- Chu, G., J. Liu, G. Schettler, L. Li, Q. Sun, Z. Gu, H. Lu, Q. Liu y T. Liu. 2005. Sediment fluxes and varve formation in Sihailongwan, a maar lake from northeastern China. *Journal of Paleolimnology* 34: 311-324.
- Eppley, R. y B. Peterson. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282: 677-680.
- Eppley, R. W., R. W. Holmes y J. D. H. Strickland. 1967. Sinking rate of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1: 191-208.
- Eppley, R. W., F. M. H. Reid y J. D. H. Strickland. 1970. Part III. Estimates of Phytoplankton Crop Size, Growth Rate, and Primary Production. pp. 33-42. *En: Strickland, J. D. H. (ed.). Bulletin-Scripps Institution of Oceanography. Technical Series, Vol. 17. The Ecology of the Plankton Off La Jolla, California, in the Period April Through September, 1967. University of California Press. California.*

- Falkowski, P. G., R. T. Barber y V. Smetacek. 1998. Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production. *Science* 281: 200-106.
- Falkowski, P. G., M. E. Katz, A. H. Knoll, A. Quigg y J. A. Raven. 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science* 305: 354-360.
- Filonov, A., I. Tereshchenko y J. Alcocer. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33. L07404, DOI: 10.1029/2006GL025901.
- Fogg, G. E., W. D. P. Stewart, P. Fay y A. E. Walsby. 1973. The Blue-Green Algae. Academic Press. Londres. 459 pp.
- Frenette, J. J., S. Demers, L. Legendre y M. Boulé. 1996. Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in a oligotrophic multibasin lake system. *Journal of Plankton Research* 18: 45-61.
- Fritz, S. C., S. Juggins y R. W. Battarbee. 1993. Diatom assemblages and ionic characterization of lakes of the Northern Great Plains, North America: a tool for reconstructing past salinity and climate fluctuations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1844-1856.
- Gabrielson, J. O. y K. S. Hamel. 1985. Decomposition of the cyanobacterium *Nodularia spumigena*. *Botanica Marina* 28: 23-27.
- 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.
- Garg, A. y P. V. Bhaskar. 2000. Fluxes of diatoms in the Dona Paula Bay, west cost of India. *Journal of Plankton Research* 22: 2125-2136.
- Goedkoop, W. y R. K. Johnson. 1996. Pelagic-benthic coupling. Profundal benthic community response to spring diatom deposition in mesotrophic Lake Erken. *Limnology and Oceanography* 341: 636-647.
- Gunkel, G. y J. Casallas. 2002. Limnology of an equatorial high mountain lake-Lago San Pablo, Ecuador: the significance of deep diurnal mixing for lake productivity. *Limnologica* 32: 33-43.
- Håkanson, L. y M. Jansson. 2002. Principles of Lake Sedimentology. Blackburn Press. Caldwell, Nueva York. 316 pp.

- Hallegraeff, G. 1992. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32: 79-99.
- Hammer, U. T., J. Shames y R. C. Haynes. 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia* 105: 1-26.
- Hansen, G. 1992. Biomasseberegninger. pp. 20-34. En: Thomsen, H. A. (ed.). Plankton i de indre danske farvande. Havforskning fra Miljøstyrelsen, Miljøministeriet.
- Heiskanen, A. y P. Tallberg. 1999. Sedimentation and particulate nutrient dynamics along a coastal gradient from a fjord-like bay to the open sea. *Hydrobiologia* 393: 127-140.
- Hillebrand, H., C. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollinger y T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.
- Honjo, S. 1997. The Rain of Ocean Particles and Earth's Carbon Cycle. *Oceanus* 40: 4-7.
- Hötzel, G. y R. Croome. 1999. A phytoplankton methods manual for Australian Freshwaters. Land and Water Resources Research and Development Corporation. Canberra, Australia. 58 pp.
- Huber, A. L. 1984. *Nodularia* (Cyanobacteriaceae) akinetes in the Sediments of the Peel-Harvey Estuary, Western Australia: Potential Inoculum Source for *Nodularia* Blooms. *Applied and Environmental Microbiology* 47: 234-238.
- Ibelings, B. W. 1996. Changes in photosynthesis in response to combined irradiance and temperature stress in cyanobacterial surface waterblooms. *Journal of Phycology* 32: 549-557.
- Interlandi, S. J., S. S. Kilham y E. C. Theriot. 1999. Responses of phytoplankton to varied resource availability in large lakes of the Greater Yellowstone Ecosystem. *Limnology and Oceanography* 44: 668-682.
- Jewson, D. H., B. H. Rippey y W. K. Gilmore. 1981. Loss rates from sedimentation, parasitism, and grazing during the growth, nutrient limitation, and dormancy of a diatom crop. *Limnology and Oceanography* 26: 1045-1056.
- Kahn, N. y E. Swift. 1978. Positive buoyancy through ionic control in the non-motile marine dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca* Murray ex Schuett. *Limnology and Oceanography* 23: 649-658.

- Kalff, J. y Watson. 1986. Phytoplankton and its dynamics in two tropical lakes: tropical and temperature zone comparison. pp. 161-176. *En: Munawar, M. y J. F. Talling (eds.). Seasonality of freshwater phytoplankton.* Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. Holanda.
- Karl, D. M., D. V. Hebel y C. Winn. 1991. Procedures for particulate carbon, nitrogen, phosphorus and total mass analysis used in the US-JGOFS Hawaii ocean time-series program. pp. 71-77. *En: Hurd, D. C. y D. W. Spencer (eds.). Marine particles: Analysis and characterization.* Geophysical Monograph 63. American Geophysical Union. Washington.
- Kjørboe, T. y J. L. S. Hansen. 1993. Phytoplankton aggregate formation: observation of patterns and mechanism of cell sticking and the significance of exopolymeric material. *Journal of Plankton Research 15*: 993-1018.
- Kirkwood, D. S. 1994. SAN plus segmented flow analyzer and its applications. Seawater Analysis. Skalar Co. Amsterdam. 51 pp.
- Kohly, A. 1998. Diatom flux and species composition in the Greenland Sea and the Norwegian Sea in 1991-1992. *Marine Geology 145*: 293-312.
- Lampert, W. y U. Sommer. 2007. Ecosystem perspectives. pp. 234-283. *En: Lampert, W. y U. Sommer. Limnoecology. The Ecology of Lakes and Streams.* 2a ed. Oxford University Press. Oxford.
- Larocque, I., A. Muzumder, M. Prouix, D. R. S. Lean y F. R. Pick. 1996. Sedimentation of algae: relationships with biomass and size distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53*: 1133-1142.
- Legendre, L. 1999. Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Japan Journal of Limnology 60*: 1-10.
- Legendre, L. y F. Rassoulzadegan. 1996. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: Hydrodynamic control. *Marine Ecology Progress Series 145*: 179-193.
- Leland, H. V. y W. R. Berkas. 1998. Temporal variation in plankton assemblages and physicochemistry of Devils Lake, North Dakota. *Hydrobiologia 377*: 57-71.
- Lewis Jr., W. M. 1996. Tropical lakes: how latitude makes the difference. pp. 43-64. *En: Schiemer, F. y K. T. Boland (eds.). Perspectives in Tropical Limnology.* SPB Academic Publishing. Amsterdam.

- Lugo, A. 2000. Variación espacial y temporal de estructura de la comunidad planctónica del Lago Alchichica, Puebla con algunos aspectos de interacciones tróficas. Tesis doctoral. Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 98 pp.
- Lugo, A., M. E. González, M. R. Sánchez y J. Alcocer. 1999. Distribution of *Leptodiatomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoidea) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical* 17: 145-152.
- Lund, J. W. 1959. Buoyancy in relation to the ecology of the freshwater phytoplankton. *British Phycological Bulletin* 1: 1-17.
- Lund, J. W. 1971. An artificial alteration of the seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira Italica* subs. *subartica* in an English lake. *Journal of Ecology* 59: 521-533.
- Lund, J. W. G., C. Kipling y E. D. LeCren. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11: 143-70.
- Macek, M., D. Peštová y M. E. Martínez Pérez. 2008. Seasonal and spatial dynamics of a ciliate assemblage in a warm-monomictic Lake Alchichica (Puebla, Mexico). *Hidrobiológica* 18: 25-35.
- Malone, T. C. 1980. Algal size. pp. 433-463. En: Morris, I. (ed.). *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Blackwell Scientific Publications. Londres.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 1010 pp.
- Martínez, M. 2010. Efecto de cladóceros y copépodos sobre el fitoplancton del lago La Preciosa, Puebla. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 74 pp.
- McNown, J. S. y J. Malaika. 1950. Effect of particle shape on settling velocity at low Reynolds numbers. *Transactions of the American Geophysical Union* 31: 74-82.
- Montiel-Martínez A., J. Ciro-Pérez, E. Ortega-Mayagoitia y M. Elías-Gutiérrez. 2008. Morphological, ecological, reproductive and molecular evidence for *Leptodiatomus garciai* (Osorio-Tafall 1942) as a valid endemic species. *Journal of Plankton Research* 30: 1079-1093.

- Munawar, M. y F. Munawar. 1986. The seasonality of phytoplankton in the North American Great Lakes, a comparative synthesis. pp. 85-115. En: Munawar, M. y J. F. Talling (eds.). Seasonality of freshwater phytoplankton. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. Holanda.
- Noji, T. 1991. The influence of macrozooplankton on vertical particulate flux. *Sarsia* 76: 1-9.
- Oliva, M. G. 2001. Estudio de la variación vertical y temporal de las comunidades fitoplanctónicas durante el florecimiento de cianofíceas en el Lago cráter Alchichica, Puebla. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 133 pp.
- Oliva, M. G., J. Alcocer, A. Lugo, L. Peralta y M. R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer y E. A. Cantoral-Uriza. 2006. *Cyclotella alchichicana* sp. nov. from a saline Mexican lake. *Diatom Research* 21: 81-89.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer y E. A. Cantoral-Uriza. 2008. Morphological study of *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad (Stephanodiscaceae) from a saline mexican lake. *Saline Systems* 4. 17. DOI: 10.1186/1746-1448-4-17.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y L. A. Oseguera. 2009. Planktonic Bloom-Forming *Nodularia* in the Saline Lake Alchichica, México. pp. 121-126. En: Oren, A., W. Wurtsbaugh, D. Naftz y P. Palacios (eds.). International Society for Salt Lake Research (ISSLR) 10th International Conference and 2008 FRIENDS of Great Salt Lake Issues Forum. Saline Lakes Around the World: Unique Systems with Unique Values. Natural Resources and Environmental Issues Volume XV 2009. Utah.
- Oseguera, L. A., J. Alcocer y E. Escobar. 2010. Seston flux in a tropical saline lake. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 30: 1477-1481.
- Oseguera, L. A., J. Alcocer y G. Vilaclara. 2011. 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 Processes and Landforms* 36: 419-426.
- Pace, M. L., G. A. Knauer, D. M. Karl y J. H. Martin. 1987. Primary production, new production and vertical flux in the eastern Pacific Ocean. *Nature* 325: 803-804.

- Passow, U. 1991. Species-specific sedimentation and sinking velocities of diatoms. *Marine Biology* 108: 449-455.
- Passow, U., A. L. Alldredge y B. E. Logan. 1994. The role of particulate carbohydrate exudates in the flocculation of diatom blooms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 41: 335-357.
- Petrova, A. 1986. Seasonality of *Melosira*-plankton of the great northern lakes. pp. 65-73. En: Munawar, M. y J. F. Talling (eds.). Seasonality of freshwater phytoplankton. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht, Holanda.
- Pilskaln, C. H. 2004. Seasonal and interannual particle export in an African rift valley lake: A 5 year record from Lake Malawi, Southern East Africa. *Limnology and Oceanography* 49: 964-977.
- Poister, D. y D. E. Armstrong. 2003. Seasonal sedimentation trends in a mesotrophic lake: Influence of diatoms and implications for phosphorus dynamics. *Biogeochemistry* 65: 1-13.
- Poister, D., D. E. Armstrong y J. P. Hurley. 1994. A six year record of nutrient element sedimentation and recycling in three north temperate lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 2457-2466.
- Prescott, G. W. 1970. The Freshwater Algae. M. C. Brown Company Publishers. Iowa. 348 pp.
- Punning, J. M., J. Terassma, T. Koff y Alliksaar. 2003. Seasonal fluxes of particulate matter in a small closed lake in Northern Estonia. *Water, air, and soil pollution* 149: 77-92.
- Ramírez, O. M. A. 2009. Estudio del efecto de la adición de nutrimentos y determinación del nutriente limitante (N y/o P) sobre la asociación fitoplanctónica del lago profundo hiposalino (Lago Alchichica, Puebla) utilizando modelos experimentales de micro y mesocosmos. Tesis doctoral. Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, 63 pp.
- Ragueneau, O., P. Tréguer, A. Leynaert, R. F. Anderson, M. A. Brzezinski, D. J. DeMaster, R. C. Dugdale, J. Dymond, G. Fischer, R. Francois, C. Heinze, E. Maier-Reimer, V. Martin-Jézéquel, D. M. Nelson, B. Quéguiner. 2000. A review of the Si cycle in the modern ocean: recent progress and missing gaps in the application of biogenic opal as a paleoproductivity proxy. *Global and Planetary Change* 26: 317-365.

- Rendfield, A. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46: 205-221.
- Reynolds, C. S. 1973. The seasonal periodicity of planktonic diatoms in a shallow, eutrophic lake. *Freshwater Biology* 3: 89-110.
- Reynolds, C. S. 1976a. Sinking movements of phytoplankton indicated by a simple trapping method. II. Vertical activity ranges in a stratified lake. *European Journal of Phycology* 11: 293-303.
- Reynolds, C. S. 1976b. Succession and vertical distribution of phytoplankton in response to thermal stratification in a lowland mere, with special reference to nutrient availability. *Journal of Ecology* 64: 529-550.
- Reynolds, C. S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. Cambridge. 384 pp.
- Reynolds, C. S. 2006. Ecology of phytoplankton. Cambridge University Press. Cambridge. 535 pp.
- Reynolds, C. S. y S. W. Wiseman. 1982. Sinking losses of phytoplankton in closed limnetic systems. *Journal of Plankton Research* 4: 489-523.
- Reynolds, C. S., H. R., Morison y C. Butterwick. 1982. The sedimentary flux of phytoplankton in the south basin of Windermere. *Limnology and Oceanography* 27: 1162-1175.
- Riebesell, U. 1989. Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom winter/spring bloom. *Marine Ecology Progress Series* 54: 109-119.
- Rocha, O. y A. Duncan. 1985. The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies. *Journal of Plankton Research* 7: 279-294.
- Romero, O. E., C. B. Lange y G. Wefer. 2002. Interannual variability (1988-1991) of siliceous phytoplankton fluxes off northwest Africa. *Journal of Plankton Research* 24: 1035-1046.
- Rosiles, G. 2005. Estudio comparativo del picofitoplancton y fitoplancton de talla mayor en el Lago Alchichica. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 103 pp.

- Rother, J. A. y P. Fay. 1977. Sporulation and the development of planktonic blue-green algae in two Salopian meres. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 196: 317-332.
- Ryves, D. B., D. H. Jewson, M. Sturm, R. W. Battarbee, R. J. Flower, A. W. Mackay y N. G. Grain. 2003. Quantitative and qualitative relationships between planktonic diatom communities and diatom assemblages in sedimenting material and surface sediments in Lake Baikal, Siberia. *Limnology and Oceanography* 48: 1643-1661.
- Sancetta, C. y S. E. Calvert. 1988. The annual cycle of sedimentation in Sanich inlet, British Columbia: implication for the interpretation of diatom fossil assemblage. *Deep-Sea Research* 35: 71-90.
- Saros, J. E. 1999. The role of ionic concentration and composition in determining diatom distributions in saline lakes. Tesis doctoral. Lehigh University, Bethlehem, Filadelfia. 104 pp.
- Saros, J. E. y S. C. Fritz. 2000. Changes in the growth rates of saline-lake diatoms in response to variation in salinity, brine type and nitrogen form. *Journal of Plankton Research* 22: 1071-1083.
- Saros, J. E. y S. C. Fritz. 2002. Resource competition among saline-lake diatoms under varying N/P ratio, salinity and anion composition. *Freshwater Biology* 47: 87-95.
- Scharek, R., L. M. Tupas y D. M. Karl. 1999. Diatom fluxes to the deep sea in the oligotrophic North Pacific gyre at Station ALOHA. *Marine Ecology Progress Series* 182: 55-67.
- Schrader, H. J. 1971. Fecal Pellets: Role in Sedimentation of Pelagic Diatoms. *Science* 174: 55-57.
- Sellner, K. G. 1992. Trophodynamics of marine cyanobacteria blooms. pp. 75-94. *En: Carpenter, E. J., D. G. Capone y J. G. Rueter (eds.). Marine pelagic cyanobacteria: Trochodesmium and other diazotrophs. Kluwer Academic Publishers. Holanda.*
- Shafer, M. M. y D. E. Armstrong. 1994. Mass fluxes and recycling of phosphorus in Lake Michigan: Role of major particle phases in regulating the annual cycle. pp. 285-322. *En: Baker, R. A. (ed.). Environmental Chemistry of Lakes and Reservoirs. Advances in Chemistry, Vol. 237. American Chemical Society. Washington, DC.*
- Shanks, A. L. y J. D. Trent. 1980. Marine snow: sinking rates and potential role in vertical flux. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 27: 137-144.

- Sieburth, J. McN., V. S. Smetacek y J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23: 1256-1263.
- Silver, M. y A. Alldredge. 1981. Bathypelagic marine snow: deep-sea algal and detrital community. *Journal of Marine Research* 39: 501-530.
- Skjoldal, H. R. y P. Wassmann. 1986. Sedimentation of particulate organic matter and silicium during spring and summer in Lindåspollene, Western Norway. *Marine Ecology Progress Series* 30: 49-63.
- Smayda, T. J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 8: 353-414.
- Smayda, T. J. 1978. From phytoplankton to biomass. pp. 273-279. *En: Sournia, A. (ed.). Phytoplankton Manual. Monographs on Oceanographic Methodology* 6. UNESCO, Paris.
- Smetacek, V. S. 1980. Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in western Kiel Bight. *Ophelia. Supplement* 1: 65-76.
- Smetacek, V. S. 1985. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology* 84: 239-251.
- Smetacek, V. S. 1999. Diatoms and the ocean carbon cycle. *Protist* 150: 25-32.
- Smith, V. H., V. J. Bierman, B. L. Jones y K. E. Havens. 1995. Historical trends in the lake Okeechobee ecosystem IV. Nitrogen:phosphorus ratios, cyanobacterial dominance, and nitrogen fixation potential. *Archiv für Hydrobiologie. Monographische Beitrage* 107: 71-88.
- Snoeijs, P. 1994. Distribution of epiphytic diatom species composition, diversity and biomass on different macroalgal hosts along seasonal and salinity gradients in the Baltic Sea. *Diatom Research* 9: 189-211.
- Sommer, U. 1984. Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance. *Journal of Plankton Research* 6: 1-14.
- Sommer, U. 1988. Growth and survival strategies of planktonic diatoms. pp. 227-260. *En: Sandgren, C.D. (ed.). Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Nueva York.*

- Stocker, J. C. y N. J. Antia. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 2472-2503.
- Strathmann, R. R. 1967. Estimating the organic content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnology and Oceanography* 12: 411-418.
- Strickland, J. D. H. y T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada* 167: 1-311.
- Suess, E. 1980. Particulate organic carbon flux in the oceans-surface productivity and oxygen utilization. *Nature* 288: 260-263.
- Sun, J. y D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.
- Tallberg, P. y A. S., Heiskanen. 1998. Species-specific phytoplankton sedimentation in relation to primary production along an inshore-offshore gradient in the Baltic Sea. *Journal of Plankton Research* 20: 2053-2070.
- Talling, J. F. y J. Lemoalle. 1998. Ecological dynamics of tropical inland waters. Cambridge University Press, Cambridge. 441 pp.
- Tartari, G. y G. Biasci. 1997. Trophic status and lake sedimentation fluxes. *Water, air and Soil Pollution* 99: 523-531.
- Thingstad, T. F. y E. Sakshaug. 1990. Control of phytoplankton growth in nutrient recycling ecosystems. Theory and terminology. *Marine Ecology Progress Series* 63: 261-272.
- Thronsen, J. 1978. Preservation and storage. pp. 69-74. En: Sournia, A. (ed.). *Phytoplankton Manual*. Monographs on Oceanographic Methodology 6. UNESCO. Paris.
- Tilzer, M. M. 1983. The importance of fractional light absorption by photosynthetic pigments for phytoplankton productivity in Lake Constance. *Limnology and Oceanography* 28: 833-846.
- Titman, D. y P. Kilham. 1976. Sinking in freshwater phytoplankton: some ecological implications of cell nutrient status and physical mixing processes. *Limnology and Oceanography* 21: 409-417.
- Tréguer, P., D. M. Nelson, A. J. Van Bennekom, D. J. DeMaster, A. Leynaert y B. Quéguiner. 1995. The silica balance in the world ocean: A reestimate. *Science* 268: 375-379.

- Turner, J. T. 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology* 27: 57-102.
- Turner, J. T. y J. G. Ferrante. 1979. Zooplankton fecal pellets in aquatic ecosystems. *BioScience* 29: 670-677.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkomung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung der Limnologie* 9: 1-38.
- Venrick, E. L. 1978. How many cells to count? pp. 167-180. *En: Sournia, A. (ed.). Phytoplankton Manual. Monographs on Oceanographic Methodology* 6. UNESCO. Paris.
- Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla state, Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 25: 435-440.
- Villafañe, V. E. y F. M. H. Reid. 1995. Métodos de microscopia para la cuantificación del fitoplancton. pp. 169-185. *En: Alveal, K., M. E. Ferrario, E. C. Oliveira y E. Sar (eds.). Manual de Métodos Ficológicos. Universidad de Concepción. Concepción, Chile.*
- Walsby, A. E. 1972. Structure and function of gas vacuoles. *Bacteriological Reviews* 36: 1-32.
- Walsby, A. E. y C. S. Reynolds. 1980. Sinking and floating. pp. 371-412. *En: Morris, I. (ed). The physiological ecology of phytoplankton. Blackwell Scientific Publications. California.*
- Wassmann, P. 1983. Sedimentation of organic matter and inorganic particulate material in Lindåspollene, a stratified, landlocked fjord in western Norway. *Marine Ecology Progress Series* 13: 237-248.
- Wassmann, P., M. Vernet, B. G. Mitchell y F. Rey. 1990. Mass sedimentation of *Phaeocystis pouchetii* in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series* 66: 183-195.
- Wassman, P., J. K. Egge, M. Reigstad y D. L. Aksnes. 1996. Influence of dissolved silicate on vertical flux of particulate biogenic matter. *Marine Pollution Bulletin* 33: 10-21.
- Webster, I. T. 1990. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes. *Limnology and Oceanography* 35: 989-1001.
- Wehr, J. D. y R. G. Sheath (eds.). 2003. Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification. Academic Press. San Diego, California. 918 pp.

- Weyhenmeyer, G. A. 1997. Quantification of resuspended particles in sedimentation traps. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 26: 271-276.
- Williams, W. D., A. J. Boulton y R. G. Tafee. 1990. Salinity as determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257-266.
- 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.

ANEXOS

ANEXO I. Contribución de los principales grupos y especies del lago Alchichica a los flujos totales.

Flujo de células (cél x 10 ⁶ m ⁻² d ⁻¹)	280.9 ± 451.5 2.0 - 1878.1	70.0%	diatomeas planctónicas	19.6%	<i>C. elmorei</i>
				9.4%	<i>C. alchichicana</i>
		21.0%	cianoprocarioras	41.1%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		6.2%	clorofitas		
		2.8%	diatomeas ticoplanctónicas		
Flujo de frústulos (frústulos x 10 ⁶ m ⁻² d ⁻¹)	226.3 ± 307.5 3.8 - 1240.2	96.6%	diatomeas planctónicas	24.3%	<i>C. elmorei</i>
				21.1%	<i>C. alchichicana</i>
				51.0%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		3.4%	diatomeas ticoplanctónicas		
Flujo de CB (mg CB m ⁻² d ⁻¹)	403.4 ± 748.5 2.8 - 3979.0	97.1%	diatomeas planctónicas	1.2%	<i>C. elmorei</i>
				92.9%	<i>C. alchichicana</i>
				3.0%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		0.7%	cianoprocarioras		
		1.0%	clorofitas		
		1.2%	diatomeas ticoplanctónicas		
Flujo de SiB (mg SiB m ⁻² d ⁻¹)	462.9 ± 612.9 24.1 - 3143.8	99.3%	diatomeas planctónicas	0.8%	<i>C. elmorei</i>
				96.6%	<i>C. alchichicana</i>
				1.9%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		0.7%	diatomeas ticoplanctónicas		

ANEXO II. Contribución de los principales grupos y especies al flujo total de células (cél x 10⁶ m⁻² d⁻¹) del lago Alchichica.

2006 (junio a diciembre)	12.1 ± 11.5 4.4 - 32.4		0.0%	<i>C. elmorei</i>
		49.7%	diatomeas planctónicas	38.1% <i>C. alchichicana</i>
				11.6% <i>C. choctawhatcheeana</i>
		8.1%	cianoprocariotas	
		36.0%	clorofitas	
		6.2%	diatomeas ticoplanctónicas	
2007	21.5 ± 30.0 2.0 - 113.0		0.0%	<i>C. elmorei</i>
		87.2%	diatomeas planctónicas	76.3% <i>C. alchichicana</i>
				10.9% <i>C. choctawhatcheeana</i>
		2.8%	cianoprocariotas	
		1.4%	clorofitas	
		8.6%	diatomeas ticoplanctónicas	
2008	316.5 ± 296.7 23.0 - 1010.1		20.5%	<i>C. elmorei</i>
		80.5%	diatomeas planctónicas	16.1% <i>C. alchichicana</i>
				43.8% <i>C. choctawhatcheeana</i>
		6.6%	cianoprocariotas	
		8.2%	clorofitas	
		4.7%	diatomeas ticoplanctónicas	
2009 (enero a junio)	997.1 ± 603.8 276.4 - 1878.1		20.1%	<i>C. elmorei</i>
		62.9%	diatomeas planctónicas	1.9% <i>C. alchichicana</i>
				40.9% <i>C. choctawhatcheeana</i>
		31.0%	cianoprocariotas	
		4.9%	clorofitas	
		1.2%	diatomeas ticoplanctónicas	

ANEXO III. Contribución de los principales grupos y especies al flujo total de frústulos (frústulos x 10⁶ m⁻² d⁻¹) del lago Alchichica.

2006 (junio a diciembre)	11.8 ± 7.1 3.8 - 22.6	93.7%	diatomeas planctónicas	0.0%	<i>C. elmorei</i>
				81.8%	<i>C. alchichicana</i>
				11.9%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		6.3%	diatomeas ticoplanctónicas		
2007	41.6 ± 40.5 5.0 - 156.0	95.6%	diatomeas planctónicas	0.0%	<i>C. elmorei</i>
				89.9%	<i>C. alchichicana</i>
				5.6%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		4.4%	diatomeas ticoplanctónicas		
2008	295.0 ± 277.8 49.7 - 972.3	94.9%	diatomeas planctónicas	22.0%	<i>C. elmorei</i>
				25.5%	<i>C. alchichicana</i>
				47.1%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		5.1%	diatomeas ticoplanctónicas		
2009 (enero a junio)	672.5 ± 318.1 313.2 - 1240.2	98.2%	diatomeas planctónicas	29.7%	<i>C. elmorei</i>
				7.8%	<i>C. alchichicana</i>
				60.7%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		1.8%	diatomeas ticoplanctónicas		

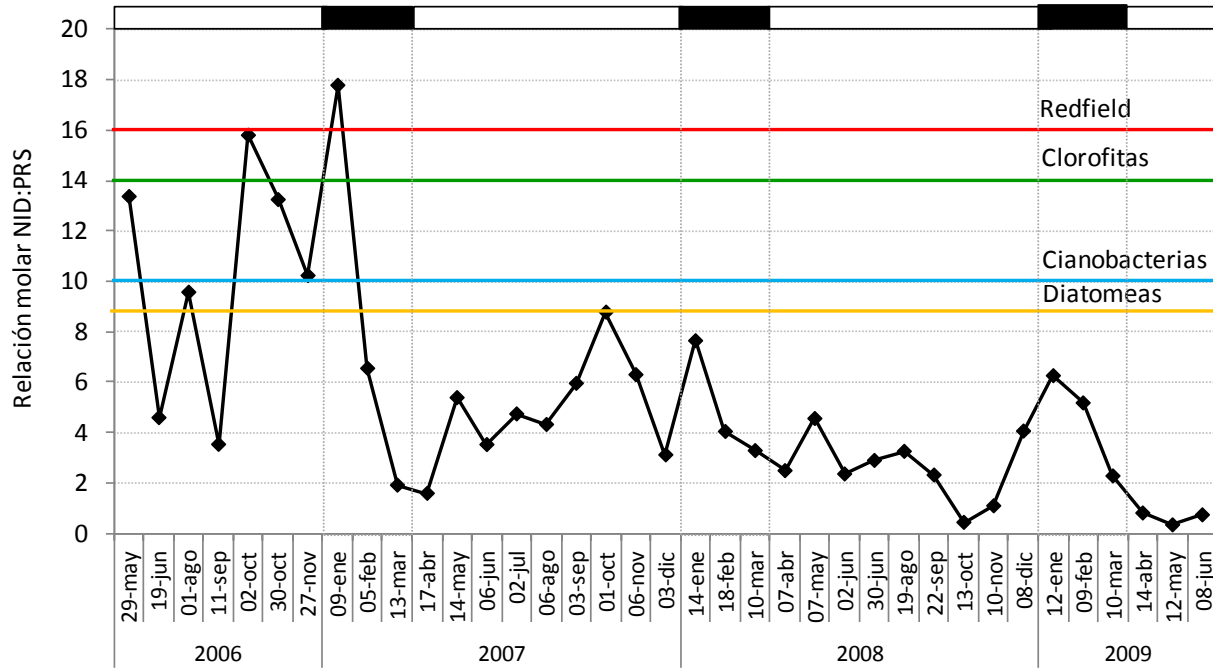
ANEXO IV. Contribución de los principales grupos y especies al flujo total de CB ($\text{mg CB m}^{-2} \text{d}^{-1}$) del lago Alchichica.

2006 (junio a diciembre)	68.1 ± 60.0 10.3 - 165.3	91.7%	diatomeas planctónicas	91.6%	<i>C. alchichicana</i>
		0.0%		0.1%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		0.1%	cianoprocariotas		
		5.3%	clorofitas		
		2.9%	diatomeas ticoplanctónicas		
2007	267.1 ± 463.4 2.8 - 1708.1	99.2%	diatomeas planctónicas	99.1%	<i>C. alchichicana</i>
		0.0%		0.1%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		0.0%	cianoprocariotas		
		0.0%	clorofitas		
		0.8%	diatomeas ticoplanctónicas		
2008	752.8 ± 1156.4 154.6 - 3979.0	97.7%	diatomeas planctónicas	95.5%	<i>C. alchichicana</i>
		0.8%		1.4%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		0.1%	cianoprocariotas		
		1.1%	clorofitas		
		1.0%	diatomeas ticoplanctónicas		
2009 (enero a junio)	312.9 ± 146.8 186.7 - 559.2	91.7%	diatomeas planctónicas	70.1%	<i>C. alchichicana</i>
		5.5%		16.1%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		4.7%	cianoprocariotas		
		1.1%	clorofitas		
		2.5%	diatomeas ticoplanctónicas		

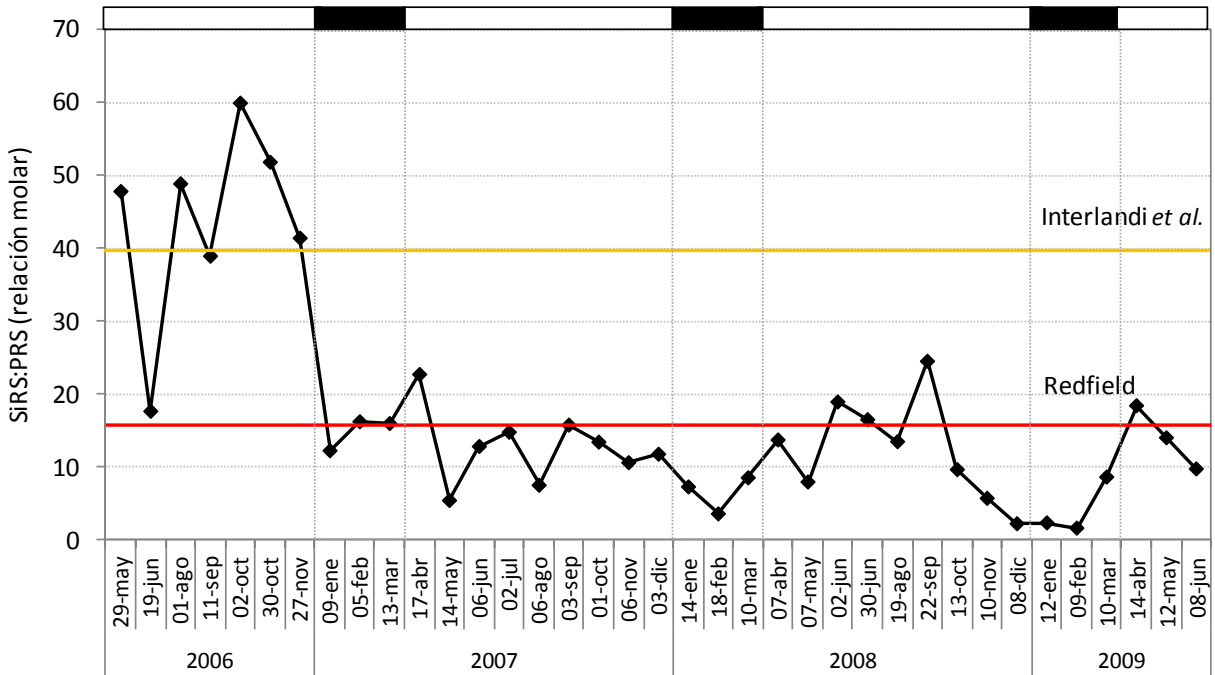
ANEXO V. Contribución de los principales grupos y especies al flujo total de SiB ($\text{mg SiB m}^{-2} \text{d}^{-1}$) del lago Alchichica.

2006 (junio a diciembre)	86.0 ± 46.7 24.1 - 151.3	98.5%	diatomeas planctónicas	0.0%	<i>C. elmorei</i>
				98.4%	<i>C. alchichicana</i>
				0.1%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		1.5%	diatomeas ticoplanctónicas		
2007	399.3 ± 395.3 50.0 - 1545.5	99.6%	diatomeas planctónicas	0.0%	<i>C. elmorei</i>
				99.6%	<i>C. alchichicana</i>
				0.0%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		0.4%	diatomeas ticoplanctónicas		
2008	718.1 ± 919.3 97.9 - 3143.8	99.3%	diatomeas planctónicas	0.6%	<i>C. elmorei</i>
				97.6%	<i>C. alchichicana</i>
				1.0%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		0.7%	diatomeas ticoplanctónicas		
2009 (enero a junio)	456.3 ± 296.4 147.0 - 945.2	98.8%	diatomeas planctónicas	2.7%	<i>C. elmorei</i>
				88.2%	<i>C. alchichicana</i>
				7.9%	<i>C. choctawhatcheeana</i>
		1.2%	diatomeas ticoplanctónicas		

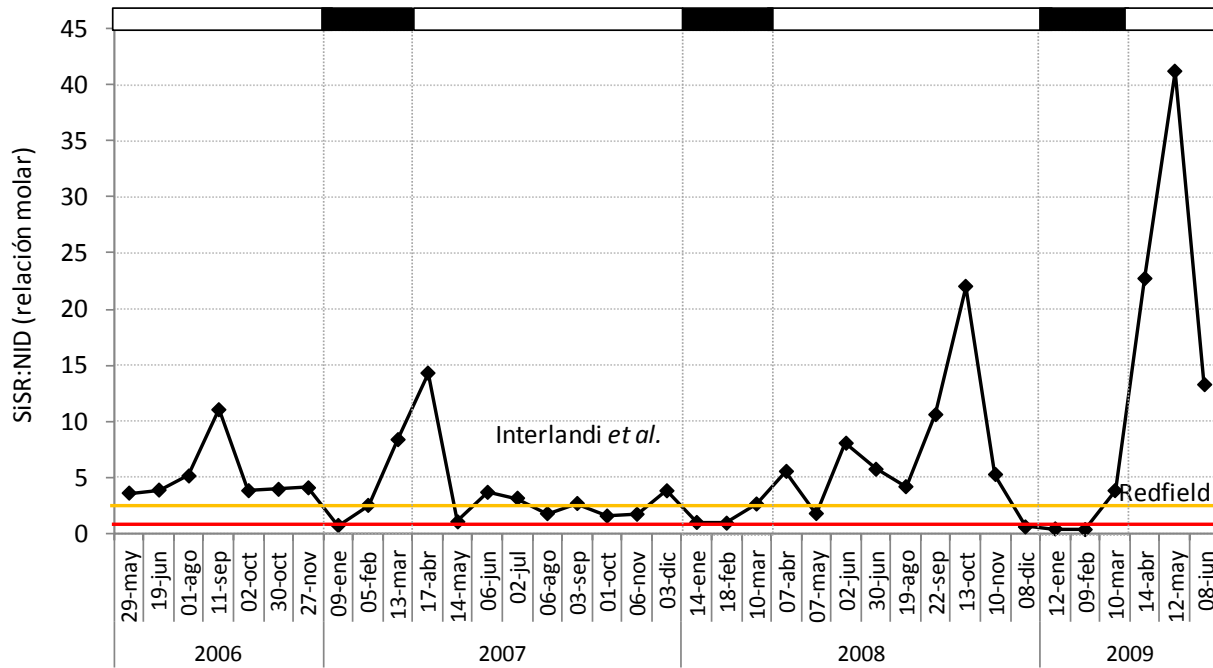
Anexo VI. Proporción de NID:PRS en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y las proporciones limitantes sugeridas por Redfield (1958) y otros autores para distintos grupos de fitoplancton. Clorofitas, Interlandi *et al.* 1999. Cianobacterias, Smith *et al.* 1995. Diatomeas, Interlandi *et al.* 1999.



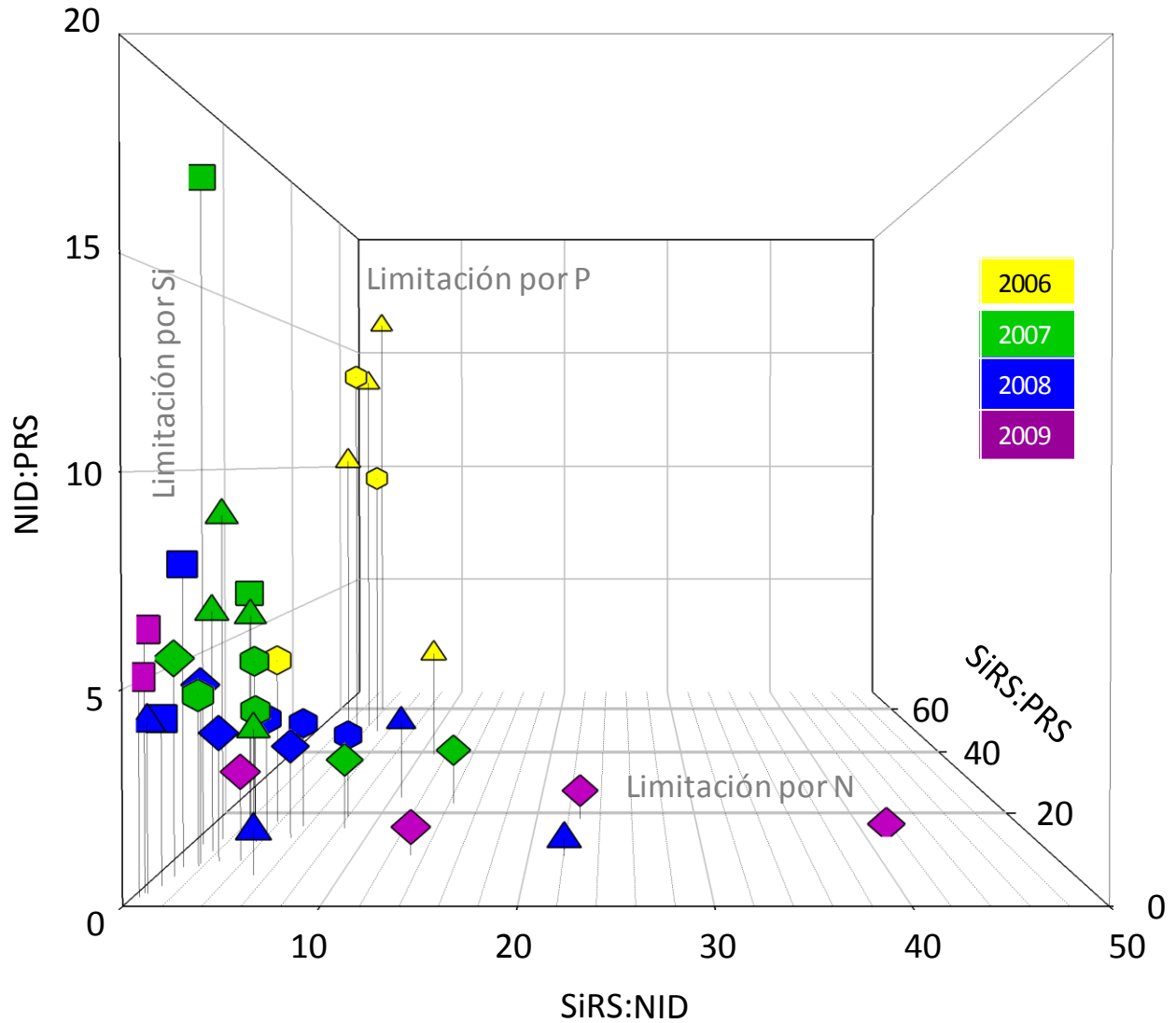
Anexo VII. Proporción de SiRS:PRS en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y las proporciones limitantes para diatomeas sugeridas por Redfield (1958) e Interlandi *et al.* (1999).



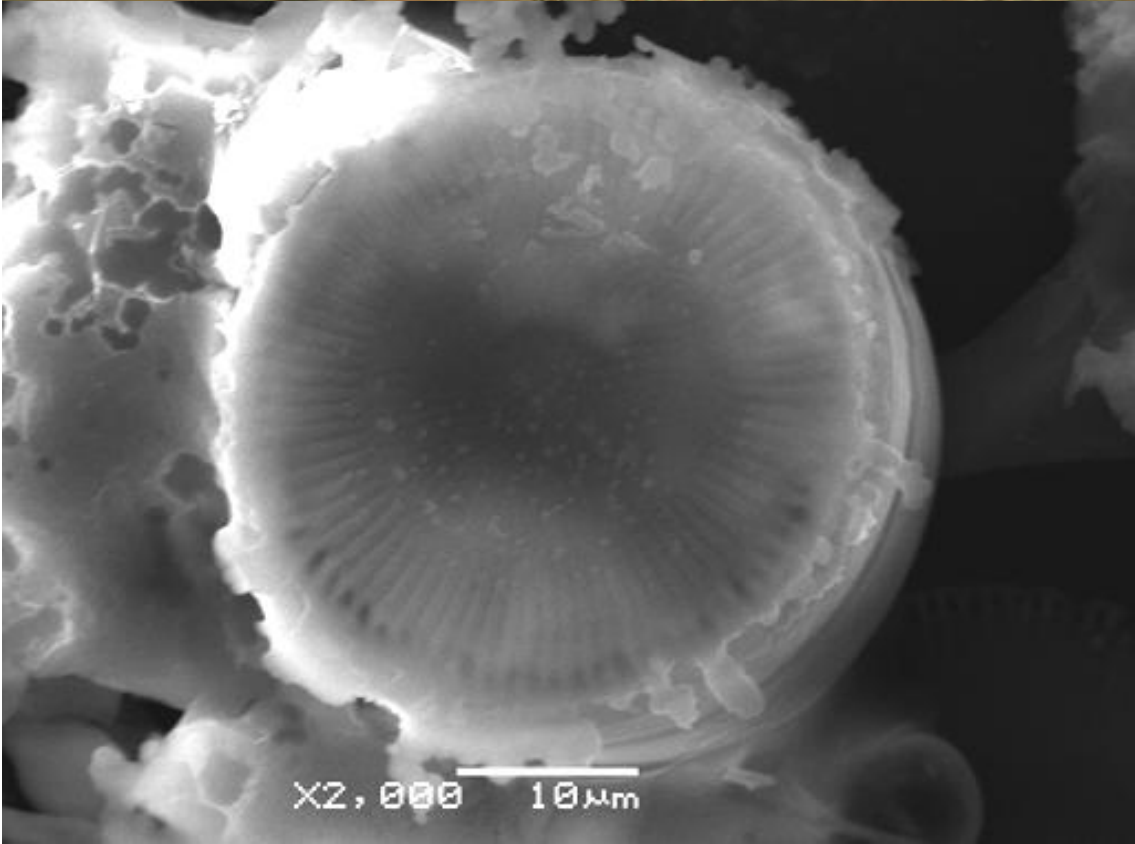
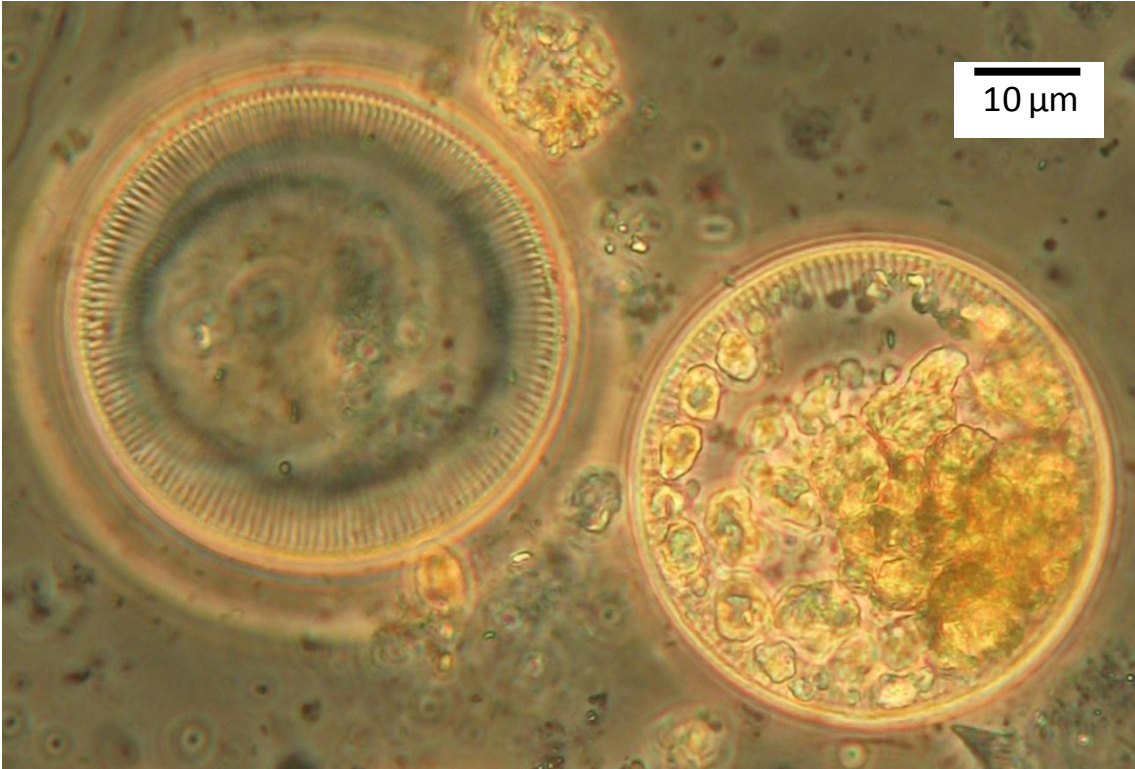
Anexo VIII. Proporción de SiRS:NID en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica y las proporciones limitantes para diatomeas sugeridas por Redfield (1958) e Interlandi *et al.* 1999.



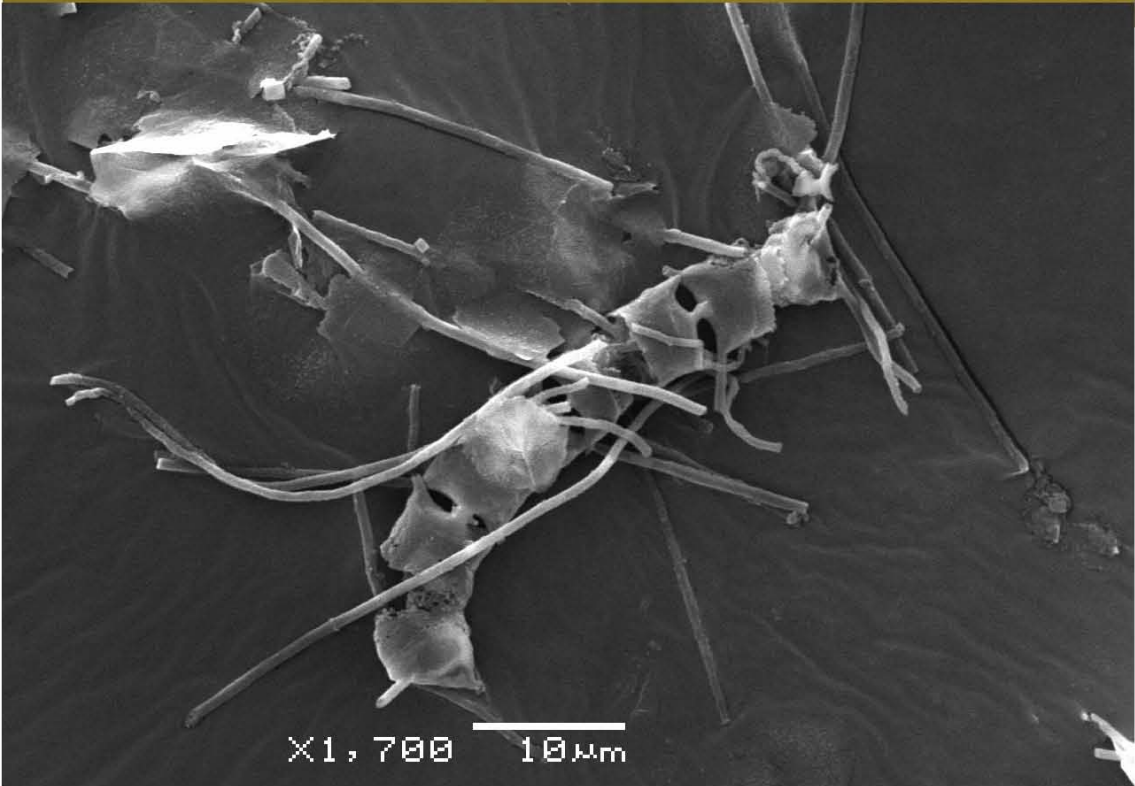
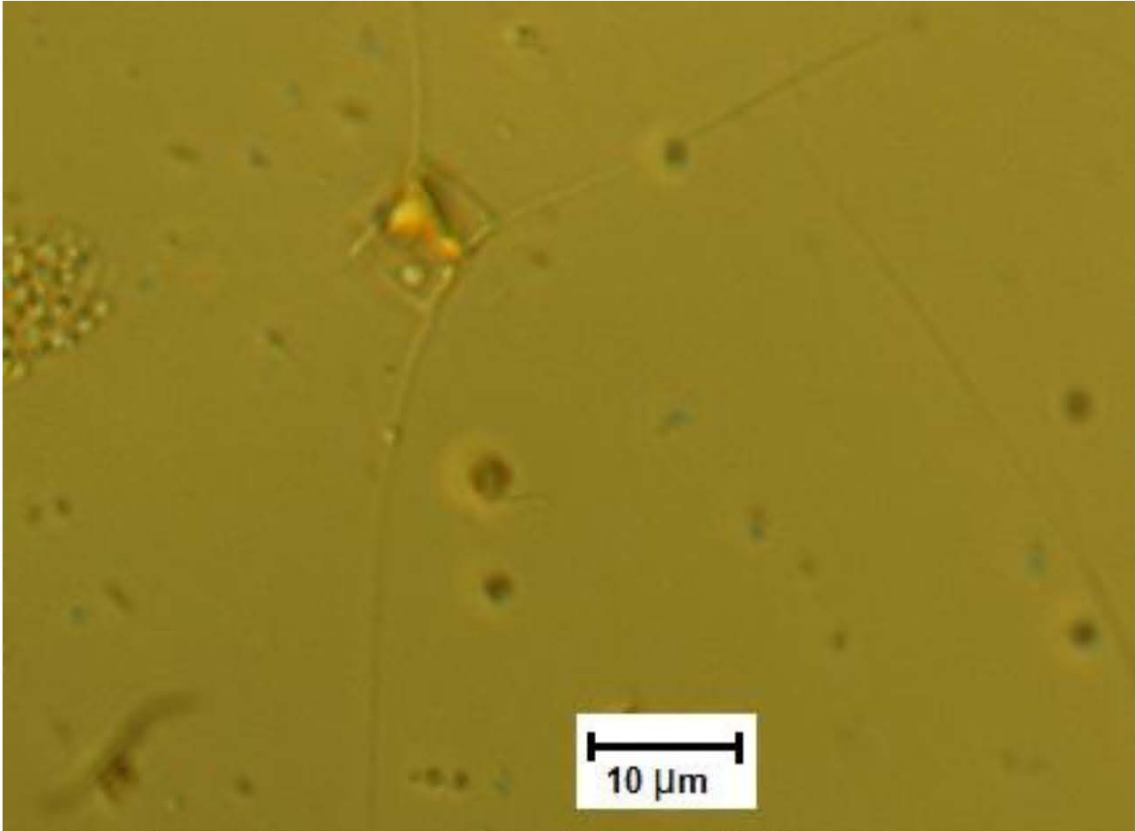
Anexo IX. Diagrama de dispersión 3d de las relaciones atómicas de los nutrientes potencialmente limitantes para el crecimiento de diatomeas (SiRS:NID:PRS) en la capa de mezcla durante tres años en el lago Alchichica. □ Circulación ◇ Estratificación temprana ○ Estratificación bien establecida △ Estratificación tardía.



Fotografía A. *Cyclotella alchichicana* Oliva, Lugo, Alcocer & Cantoral



Fotografía B. *Chaetoceros elmorei* Boyer



Fotografía C. *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad

