



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
(LIMNOLOGÍA)

"VARIACIÓN A LARGO PLAZO DE LA CONCENTRACIÓN Y DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LA CLOROFILA A FITOPLANCTÓNICA EN EL LAGO ALCHICHICA PUEBLA".

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRA EN CIENCIAS

**PRESENTA:**

**CIRCE GUADALUPE GONZÁLEZ CONTRERAS**

**TUTOR:**

**DR. JAVIER ALCOGER DURAND**

JEFE DEL PILT, FES IZTACALA, UNAM

**JURADO:**

DRA. GLORIA VILA CLARA FATJÓ

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ

FES IZTACALA, UNAM

DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA

FES IZTACALA, UNAM

DRA. MARTHA SIGNORET POILLON †

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D. F. NOVIEMBRE 2013



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.

*"Es fácil ironizar sobre la pretensión de dar por bien conocido el plancton de una localidad después del estudio de un ciclo anual. Es preciso continuar el estudio por muchos años o indefinidamente con el objetivo de encontrar regularidades de tipo superior... dentro de las cuales se pueden situar las variaciones interanuales."*

*Margalef (1969)*

## **AGRADECIMIENTOS**

---

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por todo lo que me ha enseñado durante mi formación académica, entre tantas cosas que aprendí, una de las más importantes fue el razonar y cuestionar cada cosa que leo, veo o escucho.

Quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Javier Alcocer Durand por todas sus enseñanzas y su gran habilidad para transmitir el conocimiento; por ser un gran investigador, un gran asesor y un gran ser humano, y porque él es el responsable de que hoy me apasione la Limnología.

A los miembros de mi jurado: la Dra. Gloria Vilaclara Fatjó, la Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia, el Dr. Javier Carmona Jiménez y el Dr. Alfonso Lugo Vázquez quienes me guiaron en este proceso y contribuyeron con sus conocimientos, observaciones y charlas.

De manera muy especial quiero agradecer a la Dra. Martha Signoret Poillon† quien fue miembro de mi comité, pero que desgraciadamente no pudo ver la conclusión de este trabajo pues se nos adelantó en el camino; gracias por todos sus conocimientos y contribuciones a este trabajo, así como por cuestionarme y ponerme a pensar cada que la visitaba en su laboratorio, ya que todo eso mejoró la calidad de esta tesis.

Al Dr. Luis Oseguera Pérez por su paciencia, su amistad y por compartir incondicionalmente todos sus conocimientos conmigo, sin los cuales, el manejo de tantos datos hubiera sido un caos.

A la Dra. Elva Escobar por haberme permitido trabajar en su laboratorio.

A Benjamin Quiroz por su ayuda en la elaboración del análisis de series de tiempo.

Al Programa de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y al CONACYT por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al proyecto PAPIIT IN215512 por la beca complementaria para concluir con mis estudios de maestría.

Por el apoyo financiero para la realización de la presente investigación a la FES Iztacala, UNAM (PAPCA 2013-2014), a la DGAPA, UNAM (PAPIIT IN215512) y al CONACYT (103332).

Por el apoyo logístico en campo y en laboratorio a Luis A. Oseguera Pérez, Laura Peralta Soriano, Armando Rodríguez Rocha, León Felipe Álvarez Sánchez, José David Pineda Rojas, Vilma S. Ardiles Gloria y Vania Jonathan Jair Pérez Rodríguez.

## DEDICATORIA

---

*A mi mamá por su amor, cariño, confianza, por siempre estar ahí para escucharme, cuidarme y ayudarme en todo lo que necesito.*

*A mi papá por alentarme desde chiquita a esforzarme al máximo en todas las cosas que hago, por inculcarme el amor por la ciencia y enseñarme que el conocimiento es una de las mejores herramientas del ser humano.*

*A mi hermano por ser mi compañero, amigo, cómplice, confidente y compartir alegrías, tristezas, juegos, pláticas y aventuras desde que era un bebé.*

*A Joaquín por haberse convertido en parte de mi vida, por su amor incondicional, por su gran calidad humana, su confianza, su ternura, su sentido del humor y por hacerme tan feliz.*

*A mis amigos por su gran amistad y por todas las aventuras y risas que hemos compartido, las cuales, siempre me ponen de buen humor.*

*A todos mis familiares: abuelitos, primos y tíos por su cariño.*

	Pág.
<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>2</b>
<b>1.1 Antecedentes</b>	<b>5</b>
<b>1.2 Justificación</b>	<b>7</b>
<b>1.3 Hipótesis</b>	<b>7</b>
<b>1.4 Objetivo General</b>	<b>8</b>
<b>1.5 Objetivos Específicos</b>	<b>8</b>
<b>2. ÁREA DE ESTUDIO</b>	<b>9</b>
<b>3. METODOLOGÍA</b>	<b>11</b>
<b>3.1 Perfilador de fluorescencia natural PNF-300</b>	<b>11</b>
3.1.1 Radiación fotosintéticamente activa	12
3.1.2 Radiación emergente	13
3.1.3 Fluorescencia natural	14
3.1.4 Clorofila <i>a</i>	15
<b>3.2 Radiación fotosintéticamente activa y zona eufótica</b>	<b>16</b>
<b>3.3 Temperatura</b>	<b>16</b>
3.3.1 Termoclina	17
<b>3.4 Fluorescencia natural de la clorofila <i>a</i></b>	<b>18</b>
<b>3.5 Clorofila <i>a</i></b>	<b>19</b>
3.5.1 Máximo profundo de clorofila	20
<b>4. RESULTADOS</b>	<b>22</b>
<b>4.1 Zona eufótica</b>	<b>22</b>
4.1.1 Dinámica estacional	22
4.1.2 Dinámica interanual	22
<b>4.2 Temperatura</b>	<b>23</b>
4.2.1 Dinámica estacional	23
4.2.2 Dinámica interanual	24

4.2.3 Termoclina	26
<b>4.3 Capa de mezcla</b>	<b>27</b>
4.3.1 Dinámica estacional	27
4.3.2 Dinámica interanual	28
<b>4.4 Clorofila <i>a</i></b>	<b>30</b>
4.4.1 Dinámica estacional	30
4.4.2 Dinámica interanual	31
4.4.3 Máximo profundo de clorofila	37
<b>5. DISCUSIÓN</b>	<b>42</b>
<b>6. CONCLUSIONES</b>	<b>52</b>
<b>7. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>53</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

---

FIGURA	Pág.
Fig. 1. Localización del Lago Alchichica dentro de la República Mexicana.	9
Fig. 2. Año tipo de la $Z_{EU}$ en el Lago Alchichica para el periodo entre 1999 y 2010.	22
Fig. 3. Variación de la $Z_{EU}$ en el Lago Alchichica durante el periodo de muestreo.	23
Fig. 4. Año tipo de la dinámica térmica del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010. A. Diagrama profundidad-tiempo de isotermas. B. Perfiles de temperatura promedio a lo largo del ciclo anual.	24
Fig. 5. Variación de la temperatura de la capa superficial y de la capa de fondo del Lago Alchichica.	25
Fig. 6. Dinámica intranual de la termoclina planar durante el periodo entre 1999 y 2010 en el Lago Alchichica.	27
Fig. 7. A. Año tipo de la capa de mezcla en el Lago Alchichica durante el periodo entre 1999 y 2010. B. Duración del periodo de mezcla.	29
Fig. 8. Año tipo de la dinámica de la concentración de Chl- <i>a</i> del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010. A. Diagrama profundidad-tiempo de la concentración de Chl- <i>a</i> . B. Perfiles de concentración de Chl- <i>a</i> a lo largo del ciclo anual.	30
Fig. 9. Año tipo de la concentración de Chl- <i>a</i> integrada por área del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010.	31
Fig. 10 A. Diagramas profundidad-tiempo de concentración de Chl- <i>a</i> del Lago Alchichica para los años 1999, 2000, 2001 y 2002.	32
Fig. 10 B. Diagramas profundidad-tiempo de concentración de Chl- <i>a</i> del Lago Alchichica para los años 2003, 2004, 2005 y 2006.	33
Fig. 10 C. Diagramas profundidad-tiempo de concentración de Chl- <i>a</i> del Lago Alchichica para los años 2007, 2008, 2009 y 2010.	34
Fig. 11. Variación de la Chl- <i>a</i> integrada en la columna de agua del Lago Alchichica a lo largo del periodo de estudio.	35

Fig. 12. Integración anual de la concentración de Chl- <i>a</i> de toda la columna de agua del Lago Alchichica.	36
Fig. 13. Función de autocorrelación de la serie temporal de concentración de Chl- <i>a</i> durante el periodo 1999 - 2010 en el Lago Alchichica.	37
Fig. 14. Variación de la presencia del DCM en el metalimnion del Lago Alchichica.	38
Fig. 15. Integración de la concentración de Chl- <i>a</i> en el DCM y en el resto de la columna de agua del Lago Alchichica.	38
Fig. 16. Contribución anual de Chl- <i>a</i> generada por parte del DCM, por el florecimiento invernal de diatomeas y del resto del periodo anual a la Chl- <i>a</i> total anual del Lago Alchichica.	39
Fig. 17. Ubicación del DCM planar respecto al metalimnion en el Lago Alchichica.	40
Fig. 18. Correlación entre la ubicación del DCM planar y de la termoclina planar del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010.	40
Fig. 19. Ubicación del DCM planar respecto al porcentaje de PAR en el Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010.	41
Fig. 20. Diagrama en que se representa la división de nichos durante los florecimientos del Lago Alchichica a partir de las condiciones en las que se desarrollan.	48

## RESUMEN

---

La variación temporal de la biomasa del fitoplancton ha sido ampliamente estudiada en los lagos templados; sin embargo, los estudios en los sistemas acuáticos tropicales son escasos y más aún, las investigaciones a largo plazo. Con el fin de reconocer los patrones temporales y en la vertical de la concentración y distribución de la clorofila *a* fitoplanctónica en el lago tropical Alchichica, Puebla, se estudiaron doce años (1999-2010) de registros de clorofila *a* obtenidos con una frecuencia aproximadamente mensual mediante un perfilador de fluorescencia natural PNF-300 (Biospherical). Se encontró un claro patrón intranual en la concentración y distribución de la clorofila *a*: a) una elevada concentración de clorofila *a* durante la época de circulación con una distribución bastante homogénea a lo largo de la columna de agua, b) una elevada concentración de clorofila *a* en la capa superficial del lago (0 a 10 m) al inicio del periodo de estratificación y c) una elevada concentración de clorofila *a* entre el piso del metalimnion y el techo del hipolimnion durante la estratificación, asociada al desarrollo de un máximo profundo de clorofila. Dicho patrón está claramente relacionado con el patrón térmico de monomixis cálida del lago. Por el contrario, no se encontraron patrones ni tendencias a largo plazo, es decir, el lago se comporta de una manera regular año con año sin presentar diferencias interanuales importantes en el periodo estudiado.

## 1. INTRODUCCIÓN

---

La clorofila *a* (Chl-*a*) se ha utilizado ampliamente como un indicador de biomasa en las estimaciones de productividad y biomasa fitoplanctónica (Reynolds, 1984). La fluorescencia de la Chl-*a* *in vivo* ha sido muy usada para estimar la concentración de la Chl-*a* fitoplanctónica en ambientes marinos y en aguas epicontinentales, así como para conocer el ritmo de crecimiento algal en experimentos de laboratorio. Las mediciones de fluorescencia *in vivo* permiten una determinación rápida de las concentraciones de Chl-*a* sin realizar la extracción en disolventes orgánicos necesaria para los análisis mediante espectrofotómetro o mediante análisis fluorométricos *in vitro* (Strickland y Parsons, 1972).

Algunas de las principales variables físicas cuyos cambios afectan la dinámica lacustre, por lo tanto, también la fitoplanctónica son la temperatura y la luz (Pollinger, 1986). Por un lado, la luz es uno de los recursos principales para el fitoplancton y muestra una gran variabilidad espacial y temporal. Los niveles de luz experimentados por el fitoplancton pueden variar desde la completa oscuridad en la zona afótica, hasta una irradianza mayor a los  $1,500 \mu\text{mol fotón m}^2 \text{ s}^{-1}$  en la superficie. Se ha observado una variedad de respuestas ante la fluctuación de la luz, tales como que la tasa fotosintética aumenta, disminuye o incluso no cambia en comparación a cuando no existe dicha fluctuación (Litchman, 2000); se ha visto que diversos regímenes en la variación temporal de la luz pueden estimular a diferentes especies o a diferentes grupos taxonómicos, produciendo cambios en la composición de la comunidad fitoplanctónica (Litchman, 1998). Una vez que la luz penetra en el agua, es refractada, dispersada, transmitida o absorbida y sólo cerca de la mitad del amplio espectro de la luz que se transmite bajo el agua puede utilizarse para realizar fotosíntesis. Esta fracción útil para la fotosíntesis se conoce con el término de radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus iniciales en inglés) y abarca un espectro que va aproximadamente de los 400 a los 700 nm. Con base en la PAR, se define la zona eufótica ( $Z_{EU}$ ) como aquella zona que se encuentra desde la superficie del cuerpo de agua hasta la profundidad en la cual la PAR es aproximadamente el 1% de la que hay en la superficie (SPAR). En la zona afótica, la PAR es menor al 1% de la que hay en superficie y, por ende, en ella ya no se espera que se lleve a cabo la fotosíntesis (Horne y Goldman, 1994).

Por el otro lado, la temperatura influye relevantemente en el patrón de circulación de los ecosistemas acuáticos y éste, a su vez, en la dinámica fitoplanctónica. El establecimiento de la estratificación térmica provoca la diferenciación física de las capas de agua, cada una de las cuales tiene cierto movimiento, temperatura, densidad y salinidad; estas capas están separadas por discontinuidades abruptas, por lo que poseen gradientes de luz y de presión hidrostática. El gradiente vertical de factores que tienen influencia sobre el crecimiento fitoplanctónico produce un espectro vertical de microhábitats, cada uno de los cuales ofrece condiciones únicas de crecimiento para el mismo (Reynolds, 1984). Lo anterior permite al fitoplancton mantener una distribución vertical diferencial. En ocasiones, los productores primarios pueden alcanzar su concentración máxima no cerca de la superficie sino a profundidades considerables (Fee, 1976; Moll y Stoermer, 1982; Margalef, 1983). En contraste, la mezcla vertical distribuye el fitoplancton a lo largo de la columna de agua y transporta nutrientes desde las capas más profundas y enriquecidas en éstos hasta las capas someras y carentes de los mismos (Tilzer y Goldman, 1978). Los máximos que pueden aparecer durante la estratificación no se encuentran en la circulación debido a que la turbulencia generada por la mezcla del agua evita la acumulación de fotótrofos en cierta profundidad (Reynolds, 1994).

En un cuerpo acuático estratificado, la zona que está en contacto con la atmósfera y que frecuentemente es turbulenta, se conoce como epilimnion; la zona profunda, el hipolimnion, casi no es turbulento y se encuentra separado del contacto con la atmósfera; finalmente, la zona de transición entre el epilimnion y el hipolimnion es el metalimnion, éste se caracteriza por la presencia de un gradiente de temperatura al que se llama termoclina. La formación del metalimnion y las restricciones que esta capa impone para la circulación de nutrientes y de gases, hacen de la estratificación el evento físico más importante para la biota, por ende, para el fitoplancton (Kalff, 2002).

Las oscilaciones en los factores mencionados pueden reconocerse a diferentes escalas de tiempo: anuales, estacionales o diarias; aunque también existen variaciones en una escala más pequeña, de horas o minutos, que aunque son más frecuentes son de menor magnitud. La variabilidad ambiental afecta el fitoplancton, aunque dichos efectos dependen de la escala de tiempo. Las variaciones a largo plazo, las cuales pueden estar determinadas por el clima, logran provocar cambios en la biomasa fitoplanctónica, la cual es capaz de reflejarse en la concentración de Chl-*a*. En general, las oscilaciones anuales son

capaces de producir cambios estacionales en la composición de las comunidades, los cuales, hasta cierto punto, pueden repetirse en años sucesivos. A una escala menor, las fluctuaciones diarias en el ambiente físico (e.g., estructura térmica o radiación) afectan a las poblaciones ya existentes; las variaciones aún menores provocan cambios en la tasa y dirección del transporte de células, dichas oscilaciones ocurren en cuestión de metros y minutos. La relevancia de las escalas de tiempo mencionadas depende del objetivo de estudio, sin embargo, es importante tomar en cuenta que éstas interactúan inevitablemente y que nunca son mutuamente independientes (Reynolds, 1984).

La atención dada por la comunidad científica a los sistemas acuáticos tropicales es escasa (Descy y Sarmiento, 2008), pues la Limnología ha sido una ciencia predominantemente de latitudes más elevadas (Lewis, 1987). El estudio de cuerpos acuáticos tropicales no sería importante si pudieran ser entendidos con base en los principios que aplican en los sistemas templados; es cierto que algunos de ellos aplican tanto para los tropicales como para los templados, pero también existen muchos que son totalmente diferentes (Lewis, 1987).

La variación temporal de la biomasa fitoplanctónica ha sido ampliamente estudiada en los lagos templados; dicha variación está relacionada con los cambios climáticos estacionales, los cuales a su vez afectan la disponibilidad de factores importantes, como la luz, en la columna de agua. Los lagos tropicales también experimentan cambios climáticos estacionales que inducen a cambios fisicoquímicos, pero éstos difieren en amplitud y periodicidad al compararlos con los ocurridos en los lagos templados. Se ha observado que la variación temporal de la biomasa fitoplanctónica en los lagos tropicales puede ser muy drástica, a pesar de la reducida amplitud de los cambios climáticos estacionales (Lewis, 1978a).

La comparación entre lagos templados y tropicales tiene un gran potencial para demostrar el funcionamiento de los lagos en general (Lewis, 1996). Hecky (2000) y Lewis (2000) mencionaban que era muy probable que la presión antropogénica sobre los sistemas acuáticos tropicales incrementara con el crecimiento económico. Desafortunadamente hoy eso se ha convertido en una realidad, por ello actualmente la propuesta de Lewis (1996) acerca de la necesidad de proteger y usar la aguas epicontinentales de la mejor forma tiene que ser atendida y para hacerlo es de suma importancia entender estos ecosistemas a través de su estudio.

## 1.1 Antecedentes

Son pocos los estudios que versan sobre la variación temporal de la concentración y distribución fitoplanctónica en los lagos tropicales. Entre ellos, Lewis (1978b) analizó el fitoplancton en el Lago Lanao, Filipinas y encontró que durante la etapa de estratificación hay una segregación vertical de especies en la que las especies con capacidad de regular su flotación, así como aquellas que pueden moverse, se encuentran por encima de las que no tienen alguna de estas dos capacidades.

En otra investigación en el mismo Lago Lanao, Lewis (1978a) dio seguimiento a la dinámica y a la sucesión fitoplanctónica. Encontró que la variación de la biomasa fitoplanctónica está más relacionada con los factores que afectan el crecimiento de la biomasa (luz y nutrientes) que con los que afectan la pérdida de biomasa (tasas de pastoreo y de hundimiento); sin embargo, estos últimos influyeron en la sucesión del fitoplancton. Además, observó diferencias entre la dinámica fitoplanctónica del Lago Lanao y los lagos templados, puesto que la biomasa en el Lago Lanao varió menos de un orden de magnitud en un año mientras que en los lagos templados la variación es mucho mayor.

Pollingher (1986) encontró cuatro estadios en la sucesión fitoplanctónica del lago subtropical Kinneret en Israel, el cual, al igual que el Lago Alchichica, es un lago monomítico cálido. Durante los meses de invierno y primavera se presentaron la mayor diversidad y abundancia fitoplanctónica debido a florecimientos de dinoflagelados: la mayor diversidad fitoplanctónica se desarrolló durante el invierno, en la etapa de mezcla, y la mayor abundancia durante los meses de marzo - abril o mayo. Además, observó que el incremento en la concentración de nutrientes aumentó la diversidad y la abundancia fitoplanctónica pero no provocó cambios en la sucesión. Por otro lado, una disminución en la presión de pastoreo por parte del zooplancton facilitó el desarrollo de máximos de nanofitoplancton.

Lewis (1986) encontró para el Lago Valencia, Venezuela, un patrón en la dinámica anual de la biomasa fitoplanctónica. Durante la mezcla, el agua estuvo enriquecida en nutrientes, sin embargo la carencia de luz fue tal (el 1% de PAR rara vez se encontró por debajo de los 6 m), que el desarrollo de biomasa fitoplanctónica fue reducido. La mezcla fue interrumpida en breves periodos, lo que provocó un rápido crecimiento

fitoplanctónico en la superficie que prontamente fue extinguido por la mezcla. Sin embargo, cuando inició la época de estratificación y aumentó con ello la penetración de la luz, se produjo un crecimiento durante un largo periodo generando grandes máximos de biomasa. Posteriormente, conforme se agotaron los nutrientes a lo largo del periodo de estratificación, la biomasa disminuyó nuevamente.

Berman *et al.* (1995) hicieron un estudio a largo plazo (1972 a 1993) de la Chl-*a*, la producción primaria y la biomasa fitoplanctónica en el Lago Kinneret. Encontraron que en cuanto a la variación estacional se refiere, se presentó un máximo anual fitoplanctónico durante abril y mayo (inicio del periodo de estratificación) que se repitió cada año. Sin embargo, no encontraron tendencias en la variación interanual a largo plazo a pesar de que se observó un incremento en la concentración del fósforo reactivo soluble (SRP) en el hipolimnion a lo largo de los 22 años. Lo anterior fue atribuido a que el elevado pH, la elevada alcalinidad de carbonatos y la alta concentración de calcio en la zona fototrófica actuaron como un “buffer” ya que el ortofosfato forma complejos con el calcio que se sedimentan, manteniendo con esto niveles bajos de fósforo reactivo soluble en la zona productiva, lo cual limitó el crecimiento fitoplanctónico.

En lo que se refiere al Lago Alchichica, Oliva *et al.* (2001) encontraron que la hidrodinámica regular (i.e., periodos de circulación y estratificación) ejerció gran influencia sobre la dinámica temporal del fitoplancton. De enero a marzo, cuando la columna de agua está mezclada, los nutrientes almacenados en el hipolimnion se distribuyeron en toda la columna de agua favoreciendo un florecimiento de diatomeas. A finales de marzo, cuando la concentración de nutrientes disminuyó, la densidad total de fitoplancton también lo hizo hasta alcanzar sus valores más bajos alrededor de abril. A finales de abril o en mayo, las condiciones de escasez de nitrógeno y la aún presencia de fósforo, favorecieron un florecimiento de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Nodularia spumigena* que alcanzó densidades muy altas para posteriormente disminuir. Aproximadamente de junio a noviembre el fitoplancton fue escaso en la capa de mezcla, pero se formó un máximo profundo de clorofila (“deep chlorophyll maximum” DCM) en el metalimnion compuesto en gran parte por la diatomea *Cyclotella alchichicana*.

En cuanto a la biomasa fitoplanctónica de Alchichica, Adame *et al.* (2008) encontraron un patrón bienal en la concentración de Chl-*a* durante el florecimiento

invernal de diatomeas con concentraciones mayores en los años pares y menores en los nones.

## 1.2 Justificación

Como se puede observar, el único trabajo sobre el comportamiento a largo plazo de la biomasa fitoplanctónica en el Lago Alchichica menciona la presencia de un patrón bienal en la concentración de Chl-*a*, sin embargo este trabajo sólo toma en cuenta cuatro años de muestreo por lo que realizar un estudio que considere una serie de tiempo mayor es de gran utilidad. Debido a lo anterior, este trabajo incluye doce años de muestreo (1999-2010) con la finalidad de comprobar la presencia de este patrón interanual bienal en la concentración de la Chl-*a*, asimismo trata de averiguar si existen patrones intranuales. Lo anterior permitirá conocer si hay un patrón o tendencia dominante de distribución y concentración de la Chl-*a*.

## 1.3 Hipótesis

La radiación está relacionada con la temperatura del agua. Los cambios estacionales en la temperatura del agua están asociados con la mezcla y estratificación estacional de los lagos. Los lagos tropicales suficientemente profundos para estratificarse tienden a mezclarse predeciblemente en un tiempo particular del año y permanecen estratificados el resto del año. La época de mezcla coincide con el invierno hemisférico, que a su vez coincide con el mínimo de radiación, causa principal de la estacionalidad. El patrón térmico de un lago determina, en gran medida, la dinámica lacustre; consecuentemente, la dinámica de la Chl-*a* estará asociada a los periodos de circulación y estratificación. El Lago Alchichica muestra un patrón térmico correspondiente a la monomixis cálida, con el periodo de circulación vinculado al invierno hemisférico. Por lo anterior, se espera que la dinámica estacional de la concentración y distribución vertical de la Chl-*a* siga un patrón regular y predecible asociado a la regularidad de la hidrodinámica del lago y que éste se repita año tras año. Dicho patrón podría estar sujeto a variaciones interanuales;

específicamente, se espera encontrar un bienalidad, con base en lo encontrado por Adame *et al.* (2008).

#### 1.4 Objetivo general

- Reconocer los patrones del comportamiento temporal, en escalas inter e intranuales, de la concentración y distribución en el perfil vertical de la Chl-*a* en el Lago Alchichica, Puebla para poder modelar o pronosticar las tendencias del lago.

#### 1.5 Objetivos específicos

- Reconocer los patrones intranuales e interanuales de la dinámica de la zona eufótica ( $Z_{EU}$ ) y de la capa de mezcla ( $Z_{MIX}$ ) en el Lago Alchichica.
- Reconocer los patrones intranuales e interanuales de la dinámica de la concentración de la Chl-*a*.
- Reconocer los patrones intranuales e interanuales de la dinámica de la distribución vertical (a lo largo de la columna de agua) de la Chl-*a*.
- Asociar los patrones intranuales e interanuales de la Chl-*a* reconocidos con la hidrodinámica del lago (épocas de circulación y estratificación), así como con el comportamiento de la  $Z_{EU}$  y la  $Z_{MIX}$ .

## 2. ÁREA DE ESTUDIO

El Lago Alchichica es un lago cráter tropical ( $19^{\circ} 24.7' N$  y  $97^{\circ} 24.0' O$ ) localizado en la cuenca endorreica Oriental, en el extremo oriental del altiplano (2,350 m.s.n.m.) mexicano. Su forma es casi circular (Fig. 1) con un diámetro de 1.8 km, un área de 2.3 km<sup>2</sup>, una profundidad máxima de 62 m y profundidad promedio de 40.9 m. Tiene un volumen de 94,214,080 m<sup>3</sup> de agua salina ( $8.5 \pm 0.2 \text{ g L}^{-1}$ ) y con pH básico ( $9.0 \pm 0.1$ ) cuyos iones predominantes son los de sodio, magnesio, cloro y bicarbonato (Vilaclara *et al.*, 1993; Filonov *et al.*, 2006). Es un lago oligotrófico, cuya capa de mezcla tiene una concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) que va de 9.8 a 53.2  $\mu\text{g L}^{-1}$ , de fósforo reactivo soluble (SRP) de 3.1 a 18.6  $\mu\text{g L}^{-1}$  y de clorofila *a* (Chl-*a*) que va de 0.2 a 2.2  $\mu\text{g L}^{-1}$  (Ramírez-Olvera *et al.*, 2009). El principal aporte de agua es del manto freático y secundariamente de la lluvia (Oliva *et al.*, 2001).

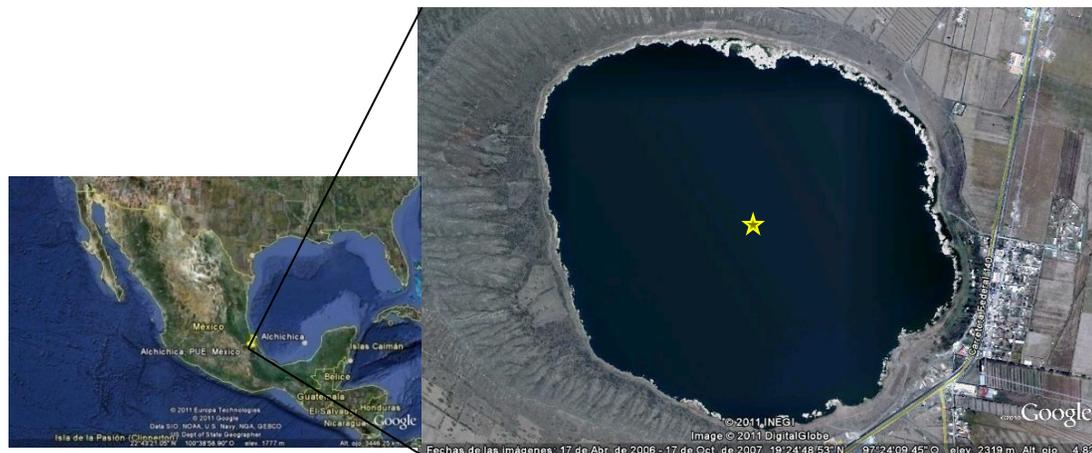


Fig. 1. Localización del Lago Alchichica dentro de la República Mexicana, la estación de muestreo se indica con el símbolo ☆.

Su régimen térmico corresponde al de un lago monomítico cálido. La mezcla de toda la columna de agua (época de mezcla o circulación) se presenta desde finales de diciembre o principios de enero hasta finales de marzo o principios abril, durante la estación fría y seca; permanece estratificado el resto del año durante la época lluviosa y

cálida (Alcocer *et al.*, 2000). Durante el periodo de circulación, la concentración de oxígeno disuelto (OD) es elevada (6 - 8.1 mg L<sup>-1</sup>) a lo largo de la columna de agua. En cuanto se estratifica, aparecen condiciones anóxicas cerca del fondo que se incrementan hasta ocupar todo el hipolimnion, aproximadamente de julio a diciembre (Oliva *et al.*, 2001). La temperatura ambiental anual varía de -5.5 a 30 °C con un valor medio de 14.4 °C (García, 1988). La precipitación anual es menor a los 500 mm, mientras que la tasa de evaporación anual es de 1,690 mm (Adame, 2008).

### 3. METODOLOGÍA

---

Se analizaron muestreos mensuales realizados entre enero de 1999 y noviembre de 2010. En cada muestreo se hicieron registros verticales mediante el uso de un perfilador de fluorescencia natural Biospherical PNF-300. Se capturaron un total de 702 perfiles de radiación fotosintéticamente activa (PAR), de temperatura y de fluorescencia natural de la clorofila *a* (Chl-*a*). Seguidamente a la depuración de datos que se describe a continuación, se seleccionaron los perfiles representativos de cada fecha de muestreo, es decir, aquéllos que contaron con la mayor cantidad de registros y que presentaron la menor cantidad de datos inexactos.

#### 3.1 Perfilador de fluorescencia natural PNF-300

La Chl-*a* es el pigmento fotosintético primario de los organismos que realizan fotosíntesis. Este pigmento tiene dos bandas de absorción *in vitro*: una en la zona roja del espectro de la luz (660-665 nm) y otra en una longitud de onda inferior (próxima a los 430 nm) (Wetzel, 1981). Los pigmentos fotosintéticos (principalmente clorofila *a*, *b* y carotenoides) absorben la luz del sol, una vez que la energía solar es absorbida, sigue tres rutas, la primera es que parte de esta energía se transfiere y es atrapada por el centro de reacción y usada para hacer trabajo químicamente útil, otra parte de esta energía se disipa en forma de energía calorífica y una tercer parte se reemite como energía luminosa de menor energía a la que se llama fluorescencia (González-Moreno *et al.*, 2008).

La fluorescencia natural es la fluorescencia que presenta la Chl-*a* del fitoplancton cuando es estimulada por la luz solar disponible en el medio. La fluorescencia natural de la Chl-*a* se define como el flujo total de luz emitida por la Chl-*a* en una suspensión de fitoplancton, en una unidad de volumen bajo condiciones ambientales de luz. Por lo tanto, un fluorómetro natural mide la fluorescencia emitida por la Chl-*a* bajo las condiciones ambientales de luz. Diversas investigaciones han mostrado que la fluorescencia natural está relacionada con la tasa de fotosíntesis y la concentración de clorofila (Chamberlin *et al.*, 1990). Es cierto que hay algunas limitaciones cuando se utiliza la fluorescencia natural

de la Chl-*a* en el cálculo de la concentración de Chl-*a*. Una de ellas es que existe una subestimación de la misma, sobre todo cuando la concentración de Chl-*a* es mayor a los 3 mg m<sup>-3</sup> (Chamberlain, 1990); sin embargo, para el propósito de este trabajo esta limitación no es trascendente puesto que: a) el lago es oligotrófico y, como se mencionó, la concentración de Chl-*a* en la capa de mezcla es de 0.2 a 2.2 µg L<sup>-1</sup> (Ramírez-Olvera *et al.*, 2009); y b) el objetivo es buscar patrones y tendencias por medio de la comparación de los doce años y no describir como tal la magnitud de la concentración.

A diferencia de los fluorómetros de luz estroboscópica, un fluorómetro natural mide la fluorescencia emitida bajo las condiciones ambientales de luz, las cuales intervienen en la fotosíntesis *in situ* (Chamberlin *et al.*, 1990). El software del PNF-300 calcula la concentración de Chl-*a* a partir de la medición simultánea de la irradianza incidente (*downwelling irradiance*) -la cual es necesaria para llevar a cabo la fotosíntesis- y de la radianza roja emergente (*upwelling radiance*), resultado de la fluorescencia de la Chl-*a*.

### 3.1.1 Radiación fotosintéticamente activa

El PNF-300 mide la PAR (400 a los 700 nm) usando sensores con un receptor cuántico plano, el cual responde de manera igual a todas las longitudes de onda. En este instrumento se usan dos geometrías de irradianza: un colector esférico para medir la irradianza escalar y un colector plano para medir la irradianza que viene de la superficie. El PNF-300 utiliza el colector esférico para medir la irradianza escalar,  $E_0$ , sobre la PAR, en unidades de  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (un Einstenio, denotado con la letra "E" es un mol de cuantos o de fotones), éste es, un colector en forma de esfera parecido a una bola de ping-pong para conseguir una respuesta direccional constante en un ángulo sólido de  $4\pi$  estereorradianes (un estereorradián "sr" es una unidad de ángulo sólido que describe la porción externa de una esfera, donde la esfera completa tiene  $4\pi$  sr de ángulo sólido, un hemisferio tiene  $2\pi$  sr y la mitad de un hemisferio tiene  $\pi$  sr). Parte de la razón por la que el PNF-300 usa el colector escalar es que muchos sistemas fotosintéticos son colectores escalares, es decir, responden a los fotones independientemente de la distribución de la radianza del campo de luz. La radianza escalar sobre la PAR se define como:

$$E_o(PAR) = \int_{400}^{700} \int_{4\pi} L(\theta, \phi) d\omega d\lambda$$

Donde:

$L$  = Radianza

$\omega$  = Respuesta del ángulo sólido del colector ( $4\pi$ )

$\theta$  = Ángulo cenit del flujo radiante

$\phi$  = Ángulo acimutal del flujo radiante

$\lambda$  = Longitud de onda

### 3.1.2 Radiación emergente

Un fluorómetro natural es un sensor óptico cuyo espectro de respuesta está diseñado para medir radianza emergente  $Lu(chl)$  ( $\text{nE m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{str}^{-1}$ ) específicamente sobre el espectro de emisión de la Chl-*a*. Si  $V$ (volts) es el voltaje de respuesta del sensor  $R(\lambda)$  (volts por  $\text{nE m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{str}^{-1}$ ) a una radianza con la emisión característica de la clorofila,  $L_c(l)$  ( $\text{nE m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{str}^{-1}$ ), entonces la siguiente ecuación puede usarse para conocer la radianza de la fluorescencia de la clorofila

$$Lu(chl) = \frac{V \int_{\lambda=400}^{700} L_c(\lambda) d\lambda}{\int_{\lambda=400}^{700} R(\lambda) L_c(\lambda) d\lambda}$$

Generalmente se asume que el espectro de emisión de la Chl-*a* alcanza su máximo a los 683 nm *in vivo* y es importante distinguir entre las mediciones de  $Lu(683)$  y  $Lu(chl)$ .  $Lu(683)$  se refiere usualmente a una medida de la radianza emergente centrada espectralmente a 683 nm utilizando un sensor con una respuesta espectral de 10 nm de amplitud. Un detector de fluorescencia natural  $Lu(chl)$  tiene una respuesta más amplia que 10 nm y sigue muy de cerca el espectro de emisión de la clorofila. Para un sensor  $Lu(chl)$ , las unidades de calibración son referenciadas específicamente a la clorofila. Asumiendo que la fuente es una emisión de clorofila, se debe considerar que tanto la longitud de onda de la fuente como la del sensor se requieren para obtener una interpretación correcta de

los datos. El PNF-300 utiliza el detector  $Lu(chl)$  y debido a que este detector colecta la luz desde un cono sólido con el detector posicionado en el ápice, la unidad geométrica que describe el volumen captado es el estereorradián, el PNF-300 tiene un campo de captación (la mitad del ángulo) de 0.1745 str, esto es, de  $10^\circ$ .

En la práctica, la conversión del voltaje de salida del sensor a  $Lu(chl)$  se realiza utilizando las constantes de calibración certificadas en cada instrumento. Estas unidades toman en cuenta el espectro de la fuente y el de respuesta. La siguiente ecuación muestra esta relación

$$L_u(chl) = \frac{(V - b)}{m}$$

Donde:

$V$  = respuesta del sensor en volts

$b$  (volts) = el valor de compensación que se encuentra en el certificado de calibración

$m$  = el factor de escala (volts por  $nE\ m^{-2}\ sec^{-1}\ str^{-1}$ ) como lo dice el certificado de calibración

### 3.1.3 Fluorescencia natural

Para calcular la concentración de Chl- $a$ , un número de variables intermedias son calculadas de las medidas reales de radianza e irradianza. El volumen del flujo de fluorescencia de la fluorescencia natural ( $F_f$ ), que es la medida de la luz por unidad de volumen asumiendo que la fuente es la fluorescencia de la Chl- $a$ , puede calcularse a partir de las mediciones de  $Lu(chl)$  y conociendo la tasa de atenuación de la luz en el agua.

$$F_f = 4\pi(k(PAR) + a(chl))L_u(chl)$$

Donde:

$4\pi$  = Constante geométrica con unidades de estereoradianes

$k(PAR)$  = Coeficiente de atenuación difusa de la PAR. En los cálculos automáticos realizados por el software del PNF-300, este coeficiente se calcula a partir de las

mediciones de irradianza.  $k(PAR)$  contribuye en la atenuación de la irradianza por excitación como una función de la profundidad debajo del sensor. Debido a que el software calcula  $k(PAR)$  como una función de la profundidad del perfil de irradianza es importante bajar y subir el equipo a un ritmo constante y no detenerlo en ningún punto.

$a(chl)$  = Coeficiente de absorción total del agua y constituyentes, medido a lo largo del espectro de emisión de la clorofila

$L_u(Chl)$  = Radiación emergente en el espectro de la Chl-*a*

### 3.1.4 Clorofila *a*

La concentración de la Chl-*a* ( $\text{mg m}^{-3}$ ) puede ser calculada a partir del flujo de fluorescencia natural  $F_f$  y de la irradianza incidente.

$$Chl - a = \left( \frac{F_f}{\alpha_c(PAR) \cdot \phi_f \cdot E_o(PAR)} \right)$$

Donde:

$F_f$  = Volumen del flujo de fluorescencia natural

Hay dos asunciones ópticas usadas:

1)  $\alpha_c(PAR)$  = Coeficiente de absorción específico de la Chl-*a* (absorción normalizada a la concentración de Chl-*a*), el cual en el software del PNF-300 se asume como una constante con valor de  $0.04 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$

2)  $\phi_f$  = quantum yield of fluorescence o producción cuántica de la fluorescencia el cual también se asume como una constante con valor de 0.045 mE emitidos por mE absorbidos.

$E_o(PAR)$  = Radiación escalar de la PAR

### 3.2 Radiación fotosintéticamente activa y zona eufótica

Se eliminaron los registros de PAR de los primeros 5 m porque en esta zona se presenta dispersión elevada que se expresa en los perfiles mediante valores de PAR que aumentan y disminuyen azarosamente en intervalos de profundidad muy cortos. Lo anterior es de relevancia porque para el cálculo de la zona eufótica se emplea como referencia la SPAR (o sea, la PAR que llega a la superficie del agua, esto es, a 0 m). Consecuentemente, para estimar los primeros 5 metros de PAR se realizó una extrapolación de los registros por debajo de los 5 m con tendencia exponencial. La razón de que la extrapolación fuera de tipo exponencial se debe a que la luz se extingue de manera exponencial conforme aumenta la profundidad. Mediante la ecuación de esta curva se obtuvo la PAR en superficie y con base en ella fue posible obtener el 1% de la PAR superficial para delimitar la zona eufótica. También se eliminaron los registros de PAR en la porción inferior de la columna de agua con valores menores a  $0.1 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . La eliminación de estos valores no tuvo implicaciones serias ya que debajo de este valor de PAR teóricamente no es posible llevar a cabo la fotosíntesis. El algoritmo de cálculo de la concentración de Chl-*a* que utiliza el PNF-300 considera a los valores de PAR; cuando éstos valores son menores a  $0.1 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , el valor se “dispara”, esto es, la concentración de Chl-*a* calculada aumenta y disminuye sin patrón alguno por lo cual, una vez más, se eliminaron estos registros inexactos.

Por último, para reconocer la tendencia general de la dinámica intranual de la zona eufótica ( $Z_{EU}$ ) se construyó un año tipo promediando todos los registros de cada mes, esto es, todos los de enero, todos los de febrero y así sucesivamente.

### 3.3 Temperatura

Los perfiles de temperatura se estandarizaron para que todos contemplaran registros desde los 0 m y hasta los 50 m de profundidad. Adicionalmente, en cada perfil se promedió la temperatura de los primeros 5 m (“superficie”) así como la de los últimos 5 m (“fondo”) para hacer una comparación de la tendencia de la temperatura a lo largo de los doce años entre la capa “más superficial” y la “más profunda”, respectivamente.

Para reconocer la dinámica intranual de la temperatura, se construyó un año tipo con los perfiles promedio de temperatura para cada uno de los meses, de la misma forma que se hizo para la  $Z_{EU}$ .

### 3.3.1 Termoclina

La termoclina es la zona donde la temperatura cambia drásticamente conforme aumenta la profundidad (Horne y Goldman, 1994; Kalff, 2002). Sin embargo, Birge (1897) utilizó el término de termoclina para denominar al metalimnion, pues termoclina significa gradiente de temperatura, el cual precisamente, se encuentra en el metalimnion. El término de Birge restringía la termoclina a la región donde la temperatura tenía un cambio de al menos  $1\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ . Esta definición es inapropiada para lagos tropicales en los cuales la diferencia de temperatura entre el epilimnion y el hipolimnion es reducida -de  $1.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  para lagos ecuatoriales y de  $5\text{ o }6\text{ }^{\circ}\text{C}$  para lagos cercanos al margen tropical (Lewis, 1996)- por lo que no se alcanza un gradiente de  $1\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$  aun tratándose de lagos con una estratificación estable. En ellos, algunas veces la termoclina se ha definido como el intervalo de profundidad en el que el gradiente de temperatura es mayor que  $0.1\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$  ó  $0.2\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$  (Kalff, 2002).

Con el objetivo de definir con exactitud el gradiente de temperatura aplicable para establecer una termoclina funcional en el Lago Alchichica, se tomó un criterio gráfico en los perfiles de temperatura en el que se delimitó la termoclina a partir de los dos puntos con los mayores cambios de pendiente (puntos de inflexión de la curva) y se midió el gradiente de temperatura en ese intervalo. El menor gradiente encontrado en los perfiles, especialmente en diciembre (al final del periodo de estratificación), fue de  $0.12\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ , por lo que en este trabajo se propone que para el Lago Alchichica la termoclina puede definirse como el intervalo de profundidad en el cual el gradiente de temperatura es igual o mayor a  $0.12\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ .

Aunque este valor parezca muy pequeño, en lagos tropicales funciona bien debido a que aunque la diferencia de temperatura entre el epilimnion e hipolimnion de este tipo de lagos es más pequeña que la de los lagos templados, la respuesta en el cambio de la densidad del agua a temperaturas más altas es mayor por lo que se genera una

estratificación con diferencias pequeñas de temperatura. Por esta razón, los lagos tropicales de moderada a gran profundidad presentan estratificación (Lewis, 1996).

En el presente estudio se consideró que el lago estuvo estratificado cuando, además de encontrar el gradiente de temperatura igual o mayor a  $0.12\text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ , se pudo distinguir claramente un epilimnion, un metalimnion y un hipolimnion; las etapas en que no fue posible distinguir estas tres zonas, lo cual ocurrió al finalizar la época de circulación y empezar la de estratificación y al finalizar la estratificación y comenzar la circulación, fueron consideradas como fases de transición entre la circulación y la estratificación y posteriormente entre la estratificación y la circulación. Sin embargo en esta última etapa de transición fue más fácil distinguir entre la estratificación y la circulación gracias a que para determinar con precisión si el lago estaba circulando, o sea que la capa de mezcla abarcó toda la columna de agua, se utilizó además de la temperatura el oxígeno disuelto. El lago se consideró en circulación cuando el perfil de temperatura fue más o menos homogéneo en la vertical y el de oxígeno disuelto no mostró una capa de anoxia en el fondo. Una columna homoterma no siempre es indicadora de que el lago esté circulando, sólo denota que existen condiciones propicias para circular (sin diferencias de densidad en la vertical). Sin embargo, es necesario que el viento ejerza su influencia para poner en movimiento toda la masa de agua y que se produzca la mezcla.

Finalmente, se determinó la termoclina planar, esto es, el plano imaginario que divide al lago en dos porciones localizado entre las dos profundidades entre las que se presenta el mayor gradiente de temperatura (Hutchinson, 1957).

### **3.4 Fluorescencia Natural de la Chl-*a***

Al igual que para la PAR, se omitieron los registros de fluorescencia natural de los cinco metros superficiales ya que la evaluación de la fluorescencia natural de la clorofila se hace con base en el espectro de emisión de la Chl-*a* (683 nm). Este intervalo coincide con el de la luz roja que también está presente en la radiación solar, la cual, al reflejarse y dispersarse por la presencia de olas y partículas en la superficie del lago se suma a la de clorofila, provocando que los valores resulten erráticos y fluctuantes. Los algoritmos empleados por el software del equipo para calcular la concentración de Chl-*a* a partir de la fluorescencia

natural, interpretan que todo el flujo de luz roja que se dirige hacia arriba (“upwelling radiance”) proviene de la fluorescencia de la Chl-*a* sin distinguir de aquella que proviene de la radiación solar y que al reflejarse o dispersarse en los primeros metros se dirige hacia arriba. Cerca de la superficie del agua (los primeros 5 m en aguas transparentes), esta interpretación es incorrecta debido a la dispersión de la longitud de onda roja (Kiefer *et al.*, 1989).

Con el fin de ratificar que estas lecturas eran incorrectamente altas como se asumió, se compararon con mediciones de concentración de Chl-*a* de los primeros cinco metros por la técnica de fluorometría *in vitro* mediante extracción directa de la clorofila en acetona que se han llevado a cabo, método EPA 445.0 (Arar y Collins, 1997). Los resultados mostraron que, salvo en algunos breves periodos durante los florecimientos de diatomeas y cianobacterias, la presencia de fitoplancton en la capa superior mencionada es muy escasa.

Además, se eliminaron los registros de la porción inferior de la columna de agua correspondientes a los valores de PAR eliminados, pues como se mencionó, los valores de Chl-*a* se disparan en esta zona; también se eliminaron los registros de -999, los cuales indicaron que los valores se encontraban por debajo del límite de detección del equipo.

### **3.5 Clorofila *a***

Se realizaron diagramas profundidad-tiempo de concentración de Chl-*a* para cada año de muestreo con la finalidad de reconocer la distribución temporal y vertical de Chl-*a*. Para cada perfil, se integró por unidad de área la concentración de Chl-*a* en la vertical. Asimismo, en los perfiles en que se encontró un máximo profundo de clorofila (DCM), se hicieron integraciones por unidad de área de la concentración de Chl-*a* en el DCM con el fin de comparar la contribución de la Chl-*a* de éste en relación con el total de la columna de agua. También se llevó a cabo la integración de la clorofila total por cada año para conocer la variación interanual de la cantidad de Chl-*a*.

Las integraciones en la vertical se realizaron a partir de los 5 m de profundidad debido a las razones expuestas anteriormente y hasta los 50 m de profundidad debido a que por debajo de esta profundidad ya no hay luz y por ende no es posible obtener registros de fluorescencia natural y consecuentemente de Chl-*a*. Se consideró que lo

anterior no tuvo implicaciones importantes que pudieran invalidar las conclusiones de este trabajo ya que, por un lado, la  $Z_{EU}$  máxima (aprox. 34 m) y la profundidad máxima del piso de la termoclina (aprox. 47 m) se encontraron por arriba de los 50 m. Y, por otro lado, mediciones de la concentración de Chl-*a* por la técnica de fluorometría *in vitro* mediante extracción directa de la clorofila en acetona método EPA 445.0 (Arar y Collins, 1997) han mostrado que este pigmento se encuentra en concentraciones despreciables por debajo de los 50 m.

Con la finalidad de comprobar la existencia de algún patrón interanual se realizó un análisis de series de tiempo mediante la función de autocorrelación (FAC), la cual es una herramienta utilizada para caracterizar la estructuración temporal de un sistema (Turchin, 2003) mediante el programa MATLAB.

### 3.5.1 Máximo profundo de clorofila

Un DCM puede definirse como el intervalo de profundidad en el que se encuentra la concentración máxima de clorofila, el cual se localiza usualmente en el metalimnion o cercano al techo del hipolimnion, lejos de la superficie (Camacho, 2006). Sin embargo, algunas veces no forma un pico muy agudo dentro de un intervalo estrecho de profundidad, sino que se distribuye en una capa más amplia, cuando esto ocurre el término de capa profunda de clorofila (“deep chlorophyll layer” DCL) parece ser más apropiado (Pilati y Wurtsbaugh, 2003). Por lo regular, un DCM está formado por sólo una o algunas pocas especies fitoplanctónicas, cuyas densidades poblacionales son extremadamente altas en comparación con su abundancia epilimnética (Gasol *et al.*, 1992; Miracle *et al.*, 1992).

Existen muchos estudios acerca de los DCM oceánicos y en lagos templados (p ej., Cullen y Eppley, 1981; Cullen, 1982; Abbott *et al.*, 1984; Signoret *et al.*, 1998; Pilati y Wurtsbaugh, 2003; Signoret *et al.*, 2006; Pinel-Alloul *et al.*, 2008). A pesar de lo anterior, en la mayoría de éstos no se menciona el criterio mediante el cual se delimitan dichos máximos. En aquellos casos en los que sí lo hacen, el criterio difiere; algunos trabajos consideran como DCM a la porción del perfil mayor a la media de la concentración de Chl-*a* de todo el perfil (Cullen y Eppley, 1981); otros toman al DCM como aquellos segmentos

del perfil que igualen o superen el valor de la media más una desviación estándar (Signoret *et al.*, 1998); otros más lo consideran como la porción del perfil cuya concentración de Chl-*a* es igual o mayor a la media más dos veces la desviación estándar de la concentración de Chl-*a* en todo el perfil -toda la columna de agua en estaciones oceanográficas someras, o hasta el 1% de la PAR en estaciones oceanográficas profundas- (Signoret *et al.*, 2006). Sin embargo, ninguno de estos autores explican el razonamiento detrás de la selección del método empleado para delimitar el DCM.

Los métodos estadísticos que consideran la media de la concentración de Chl-*a* en la columna de agua  $\pm$  una o dos desviaciones estándar generan una subestimación del grosor del DCM definido por el criterio gráfico utilizado -más no mencionado comúnmente (p.ej., Camacho, 2006) en los estudios. Por lo anterior, en este trabajo se aplicó el criterio gráfico, el cual considera -de manera análoga a la delimitación de la termoclina- al DCM como la porción comprendida entre los puntos (puntos de inflexión de la curva) donde la pendiente de la gráfica de concentración de Chl-*a* tiene su mayor cambio.

Además de delimitar el DCM, se ubicó la profundidad con el registro de la máxima concentración de Chl-*a* en cada perfil -de manera análoga a la termoclina planar- al que se denominó en este estudio como DCM planar y se graficó junto con la  $Z_{EU}$ , el metalimnion y la termoclina planar con el objetivo de conocer la posición de este máximo de concentración respecto a estos tres parámetros.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Zona eufótica

#### 4.1.1 Dinámica intranual

El año tipo de la zona eufótica ( $Z_{EU}$ ) mostró dos épocas (Fig. 2). En la primera, de enero a marzo durante la fase de circulación del lago, la  $Z_{EU}$  fue menor ( $18.0 \pm 0.9$  m). La segunda se presentó durante la época de estratificación del lago, esto es, de abril a diciembre; en ella la  $Z_{EU}$  fue más profunda ( $23.2 \pm 1.5$  m). En el mes de mayo se apreció una ligera disminución ( $21.4 \pm 2.5$  m), para luego volver a aumentar. En la mayoría de los casos la  $Z_{EU}$  alcanzó su profundidad menor en febrero ( $17.0 \pm 1.6$  m) y su profundidad máxima en noviembre ( $26.3 \pm 3.8$  m).

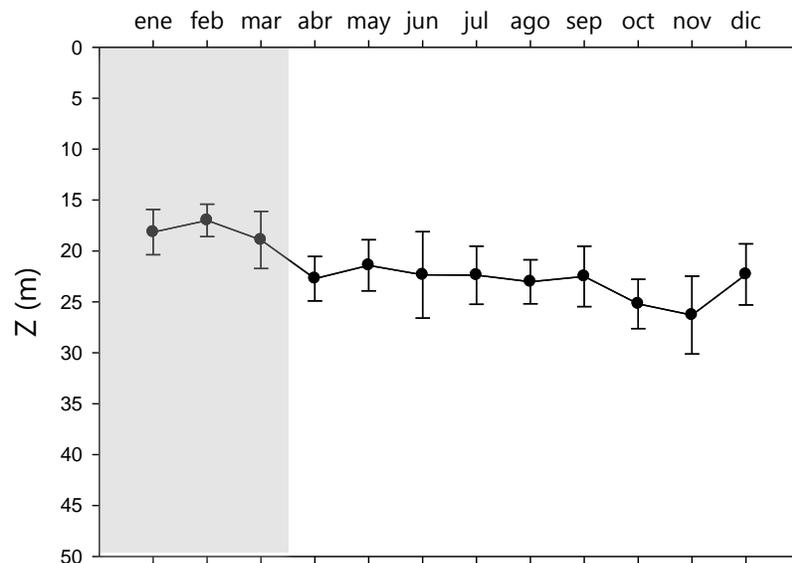


Fig. 2. Año tipo de la  $Z_{EU}$  en el Lago Alchichica para el periodo entre 1999 y 2010. En gris se denota la época de aguas turbias y en blanco la de aguas claras.

#### 4.1.2 Dinámica interanual

Durante el periodo de estudio, la profundidad de la  $Z_{EU}$  varió de 14.8 m durante marzo de 2004 hasta 33.6 m en noviembre de 1999 con un promedio de  $21.9 \pm 2.7$  m (Fig. 3). En todos

los años -con excepción de 2000, 2002 y 2006-, entre abril y junio se presentó una pequeña disminución en la  $Z_{EU}$ . El promedio anual de  $Z_{EU}$  no varió a lo largo del tiempo. La profundidad anual máxima que la  $Z_{EU}$  alcanzó en cada año tuvo una tendencia a disminuir en la segunda mitad del periodo de estudio (2005-2010) (Fig. 3).

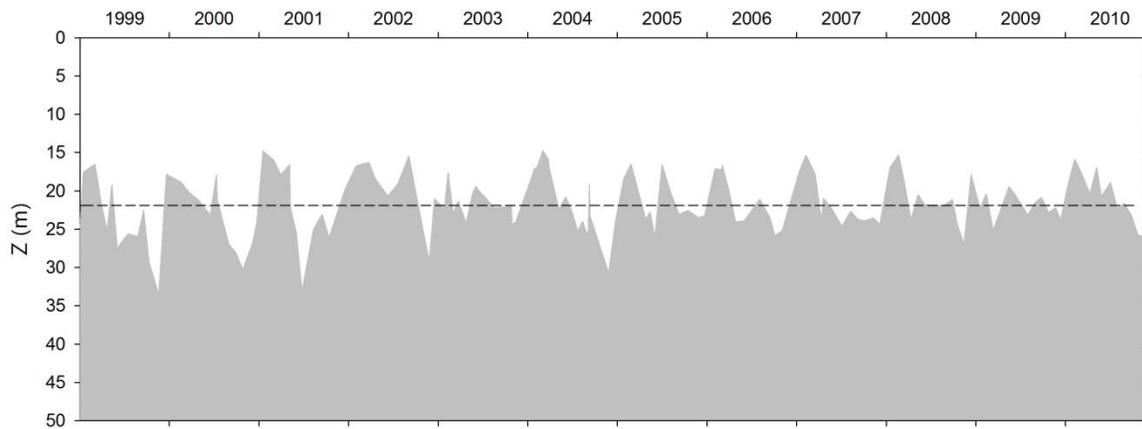


Fig. 3. Variación de la  $Z_{EU}$  en el Lago Alchichica durante el periodo de muestreo. El blanco representa la  $Z_{EU}$  y la línea punteada la profundidad promedio de los muestreos comprendidos entre 1999 y 2010 de la  $Z_{EU}$ .

## 4.2 Temperatura

### 4.2.1 Dinámica intranual

Este estudio confirmó que Alchichica es un lago monomítico cálido (Fig. 4A). La época de circulación se asoció al invierno hemisférico y se presentó, en la mayoría de los casos, de enero a marzo.

Entre los meses de abril y mayo se observó una época de transición en la que la temperatura del lago comenzó a aumentar pero en la mayoría de los perfiles se encontró una estratificación incipiente pues fue difícil definir claramente el epilimnion.

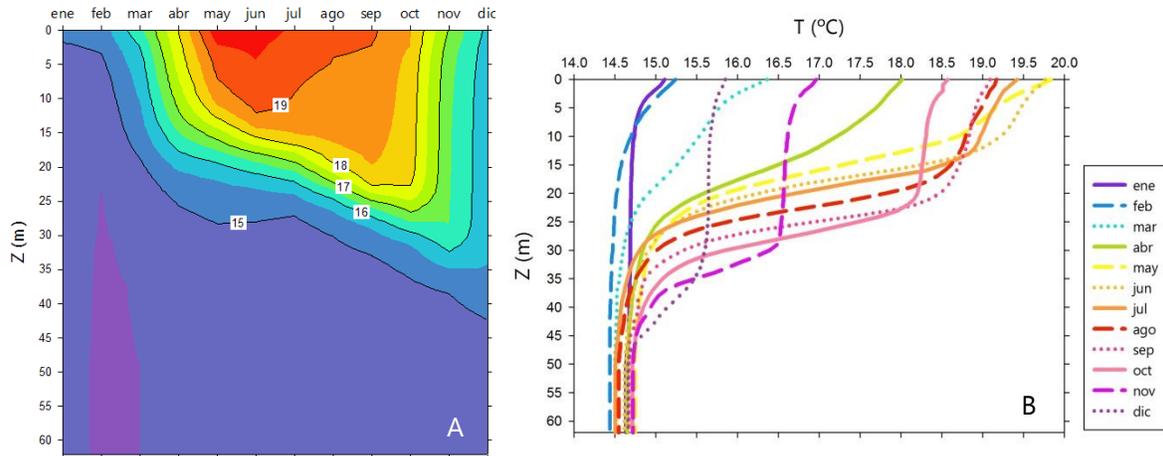


Fig. 4. Año tipo de la dinámica térmica del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010. A. Diagrama profundidad tiempo de isotermas (°C). B. Perfiles de temperatura promedio a lo largo del ciclo anual.

De junio a diciembre, se observó una clara estratificación, en la que se distinguieron las tres capas mencionadas. Al principio, en junio, el techo de la termoclina se localizó a los 11 m y la termoclina tuvo un grosor de 16 m, a lo largo del tiempo se hizo más profunda y angosta, pues en diciembre el techo se encontró a los 32 m y el espesor de la termoclina fue de 15 m. Como producto de lo anterior, el epilimnion pasó de tener un espesor de 11 m en junio a tener 32 m en diciembre; el metalimnion pasó de tener 16 m en junio a 15 m en diciembre y el hipolimnion pasó de tener 35 m en junio a 15 m en diciembre (Fig. 4B).

En un ciclo anual, el intervalo de variación de temperatura del “fondo” (45-50 m) en promedio fue reducido, el menor registro fue de  $14.43 \pm 0.28^{\circ}\text{C}$  durante febrero y el mayor de  $14.75 \pm 0.25^{\circ}\text{C}$  durante mayo. Por el contrario, la capa “superficial” del lago (0-5 m) presentó una variación mayor, desde  $14.95 \pm 0.44^{\circ}\text{C}$  en enero hasta  $19.60 \pm 0.87^{\circ}\text{C}$  en junio (Fig. 4B).

#### 4.2.2 Dinámica interanual

En todos los años, de enero a marzo el perfil de temperatura fue homotermo; sin embargo, en enero de 2001 y 2010 el lago aún no circulaba, como lo mostraron los perfiles de

oxígeno disuelto con una capa profunda anóxica. En general, en todos los años se encontró una estratificación incipiente en abril y mayo. Para junio y hasta noviembre, se presentó una clara estratificación en la cual la termoclina al principio fue somera y se fue haciendo más profunda a lo largo del tiempo. En diciembre de todos los años se observó que el lago aún estaba estratificado, excepto en 1999, 2003 y 2008 en los que se encontró la columna totalmente oxigenada.

En resumen, la época de mezcla se presentó por lo general desde enero hasta marzo; posteriormente y hasta que inició junio, se observó una etapa de transición en la que el lago comenzó a estratificarse; a partir de junio y hasta el mes de noviembre, se notó claramente la estratificación; posteriormente, durante diciembre y en ocasiones a principios de enero, se presentó otra fase de transición en la que el lago pasó de la estratificación hacia el inicio de un proceso de mezcla nuevamente.

Al comparar los doce años de registros se observó que la temperatura siguió el mismo patrón intranual; sin embargo, en el año 2000 se encontró una ligera disminución en la temperatura de fondo, pues ésta siempre estuvo por debajo de la media (Fig.5).

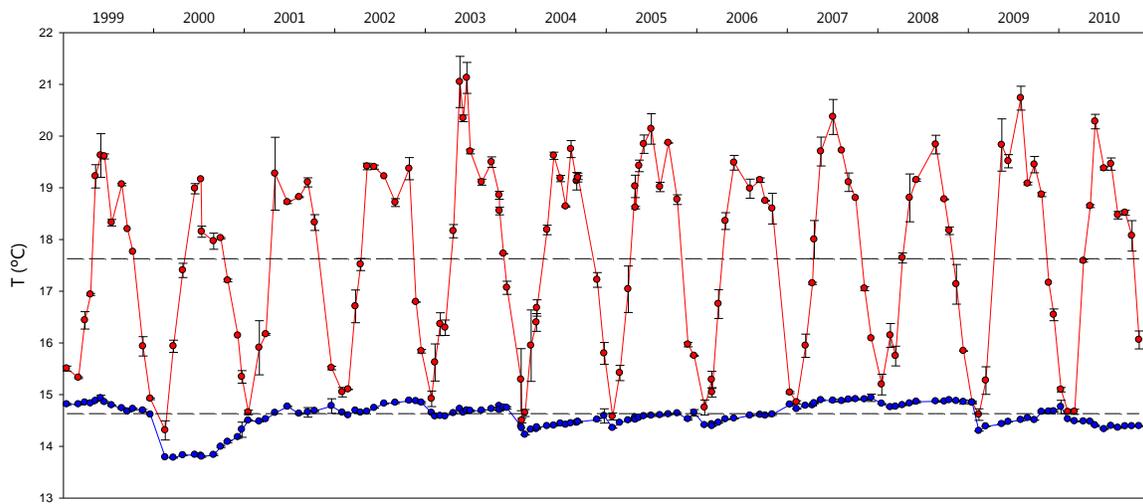


Fig. 5. Variación de la temperatura de la capa superficial (0-5 m, línea roja) y de la capa de fondo (45-50 m, línea azul) del Lago Alchichica. Las dos líneas punteadas representan el promedio de las temperaturas de superficie y de fondo.

### 4.2.3 Termoclina

La termoclina mostró gran dinamismo a lo largo de la estratificación. Comenzó en junio con su techo a una profundidad de 12.5 m, un espesor de 11.4 m y con un gradiente promedio de temperatura de  $0.28 \pm 0.04 \text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ; en julio el techo se encontró a 14.7 m, con un espesor de 10.7 m y un gradiente de temperatura de  $0.32 \pm 0.06 \text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ; en agosto estuvo a 18.4 m, su espesor fue de 9.4 m y el gradiente fue de  $0.32 \pm 0.07 \text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ; posteriormente en septiembre se localizó a 21.3 m, tuvo un espesor de 9.4 m y un gradiente de  $0.31 \pm 0.04 \text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ; en octubre se encontró a 22.8 m, con un espesor de 10.3 m y un gradiente de  $0.29 \pm 0.03 \text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ; en noviembre se localizó a 29.0 m, tuvo un espesor de 8.1 m y un gradiente de  $0.25 \pm 0.08 \text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ; finalmente, en diciembre se encontró a 34.7 m, tuvo un espesor de 13.3 m y un gradiente de  $0.16 \pm 0.03 \text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$  (Fig. 4B). Cabe recordar que el gradiente de temperatura utilizado para definir la termoclina fue a partir de  $0.12 \text{ }^{\circ}\text{C m}^{-1}$  debido a que en diciembre de varios años se presentó este gradiente. Es importante mencionar que cuando la termoclina se encuentra a menor profundidad el gradiente térmico debe ser mayor para que la fuerza del viento no la “rompa”; sin embargo, para fin de año cuando la termoclina se ubica a mayor profundidad, un gradiente térmico más pequeño puede evitar la mezcla debido a que el viento va perdiendo “fuerza” a medida que aumenta la profundidad (Kalf, 2002).

La termoclina planar se localizó a 16.8 m en abril, después alcanzó su menor profundidad durante mayo (15.8 m), posteriormente se fue haciendo más profunda hasta que en diciembre se encontró a 40.7 m (Fig. 6).

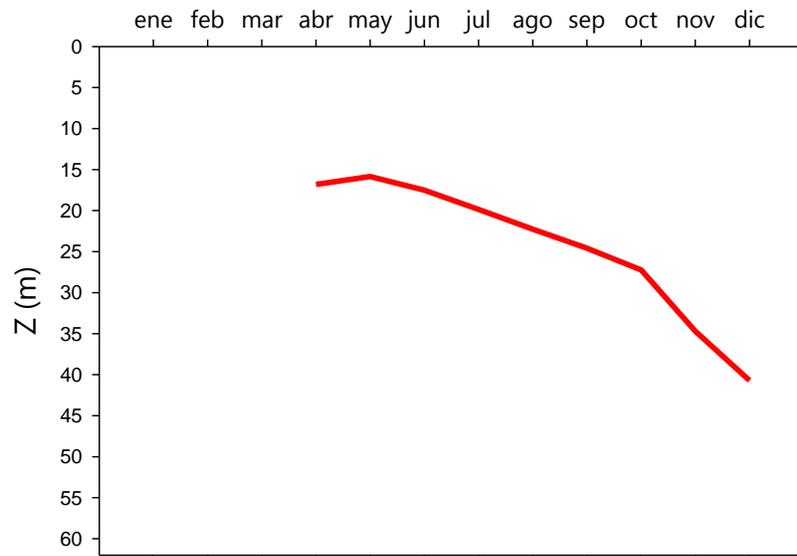


Fig. 6. Dinámica intranual de la termoclina planar durante el periodo entre 1999 y 2010 en el Lago Alchichica.

### 4.3 Capa de mezcla

#### 4.3.1 Dinámica intranual

La capa de mezcla ( $Z_{MIX}$ ) ocupó -generalmente- toda la columna de agua durante los meses de enero, febrero y marzo; posteriormente, durante la transición de mezcla a estratificación, la  $Z_{MIX}$  disminuyó para abarcar su menor profundidad (9.6 m) en abril y posteriormente se fue haciendo más profunda a lo largo de la estratificación, hasta alcanzar 32.6 m en diciembre durante la etapa de transición entre la estratificación y la mezcla (Fig. 7A).

Cabe mencionar que en lagos tropicales como el Lanao (Lewis, 1973), el Valencia (Lewis, 1986) y el Zirahuén (Tavera y Martínez-Almeida, 2005), se ha mencionado la presencia del fenómeno de atelomixis, término acuñado por Lewis (1973), quien lo definió como “una mezcla vertical en los lagos estratificados durante la cual masas de agua de propiedades químicas diferentes son homogenizadas sin la anulación del hipolimnion”; sin embargo, en el Lago Alchichica, no se presentó el fenómeno de atelomixis, pues se

observó un claro hundimiento progresivo de la capa de mezcla a lo largo del periodo de estratificación del lago.

#### 4.3.2 Dinámica interanual

El proceso de mezcla del Lago Alchichica es regular y se asocia, como se mencionó, con el invierno hemisférico. Sin embargo, se encontraron diferencias en su duración así como en los momentos de inicio y terminación. El periodo de mezcla varió de un mes en 2001 hasta 4 meses en 2009, con un promedio de  $2.4 \pm 0.8$  meses. En 2000, 2004 y 2009 la mezcla de toda la columna de agua se dio a finales de diciembre del año anterior mientras que en 2001 y 2010 inició hasta febrero. En el resto del periodo (1999, 2002, 2003, 2005, 2006, 2007 y 2008), la circulación empezó en enero (Fig. 7B). Por otro lado, de 1999 a 2006 la mezcla terminó en marzo, mientras que de 2007 a 2010 acabó en abril.

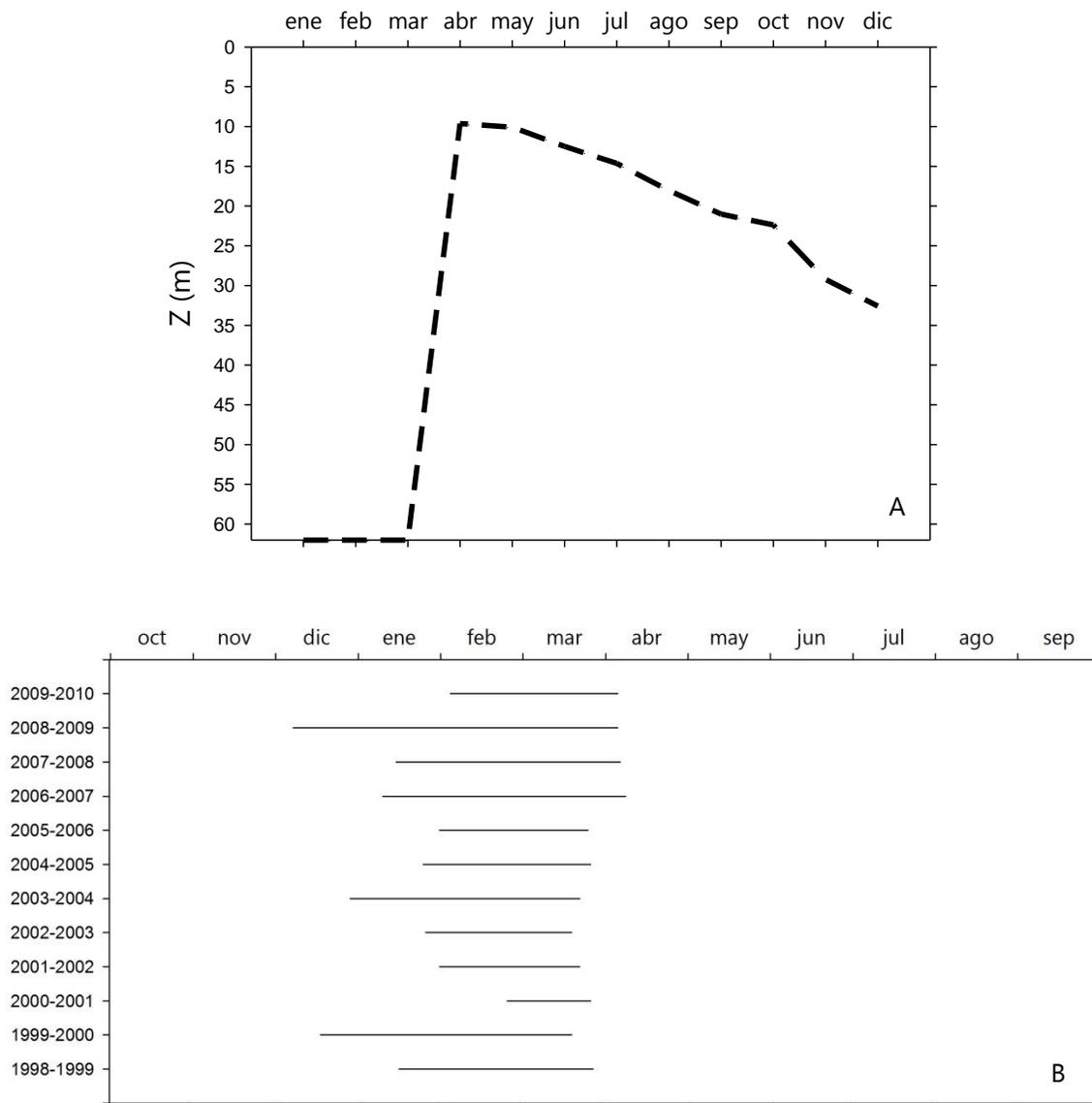


Fig. 7. A. Año tipo de la capa de mezcla en el Lago Alchichica durante el periodo entre 1999 y 2010. B. Duración del periodo de mezcla, las líneas negras representan el tiempo en el que se presentó el periodo de mezcla.

## 4.4 Clorofila *a*

### 4.4.1 Dinámica intranual

Al construir el diagrama profundidad-tiempo de la concentración de clorofila *a* (Chl-*a*) para el año tipo (1999-2010) se distinguió claramente un patrón de concentración y distribución vertical de la Chl-*a*, dentro del cual se reconocieron tres fases: 1) Durante los meses de enero, febrero y marzo la Chl-*a* fue elevada y se distribuyó homogéneamente a lo largo de toda la columna de agua. 2) Desde finales de abril y hasta principios de junio se observó una concentración alta de Chl-*a* en la capa superficial (aprox. 0-10 m). 3) De agosto y hasta principios de diciembre se desarrolló un máximo profundo de clorofila (DCM) en el metalimnion que alcanzó las concentraciones más elevadas de septiembre a noviembre (Fig. 8).

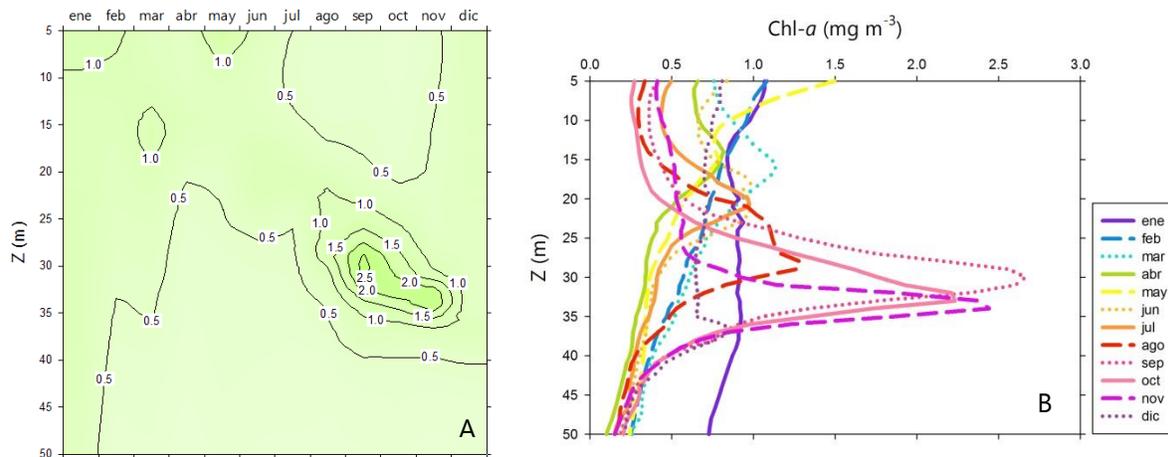


Fig. 8. Año tipo de la dinámica de la concentración de Chl-*a* del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010. A. Diagrama profundidad tiempo de la concentración de Chl-*a* (mg m<sup>-3</sup>). B. Perfiles de concentración de Chl-*a* a lo largo del ciclo anual.

El año tipo de la concentración de Chl-*a* integrada por unidad de área mostró un promedio de  $28.29 \pm 11.54$  mg m<sup>-2</sup>. Los meses con la mayor concentración de Chl-*a* fueron enero que corresponde a la época de mezcla y septiembre a la de estratificación, ambos meses alcanzaron casi la misma concentración promedio de Chl-*a* con  $39.93 \pm 15.17$  mg m<sup>-2</sup> en enero y  $37.01 \pm 14.88$  mg m<sup>-2</sup> en septiembre (Fig. 9).

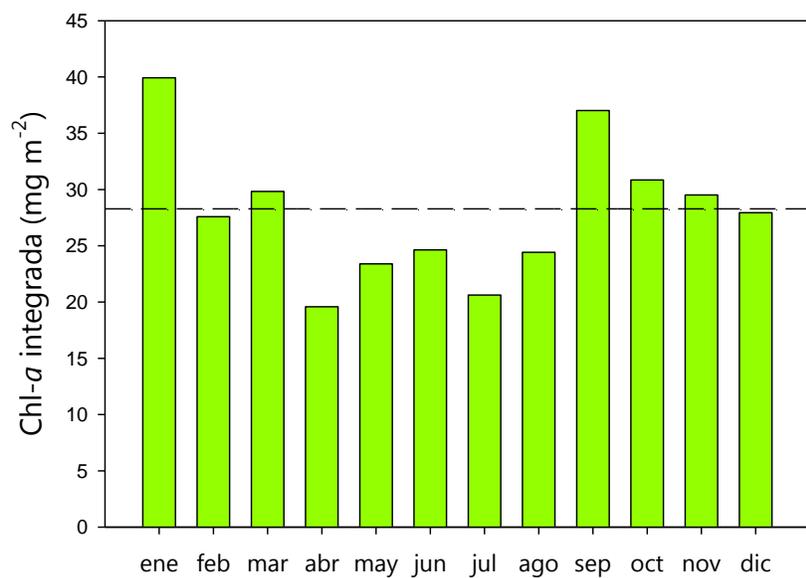


Fig. 9. Año tipo de la concentración de Chl-*a* integrada por área del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010. La línea punteada señala la concentración promedio.

#### 4.4.2 Dinámica interanual

Se observaron diferencias en la dinámica vertical de la distribución de Chl-*a* en los doce años de estudio. En los años 2000, 2002, 2006 y 2007 no se registró una alta concentración de Chl-*a* en los metros superficiales durante los meses de mayo y/o junio. Por otro lado, los años 2003 y 2004 fueron los únicos cuya concentración de Chl-*a* en el DCM estuvo por encima de la media del DCM ( $2.85 \pm 2.27 \text{ mg m}^{-3}$ ), con  $5.25 \pm 2.3 \text{ mg m}^{-3}$  y  $4.96 \pm 3.24 \text{ mg m}^{-3}$ , respectivamente (Fig. 10).

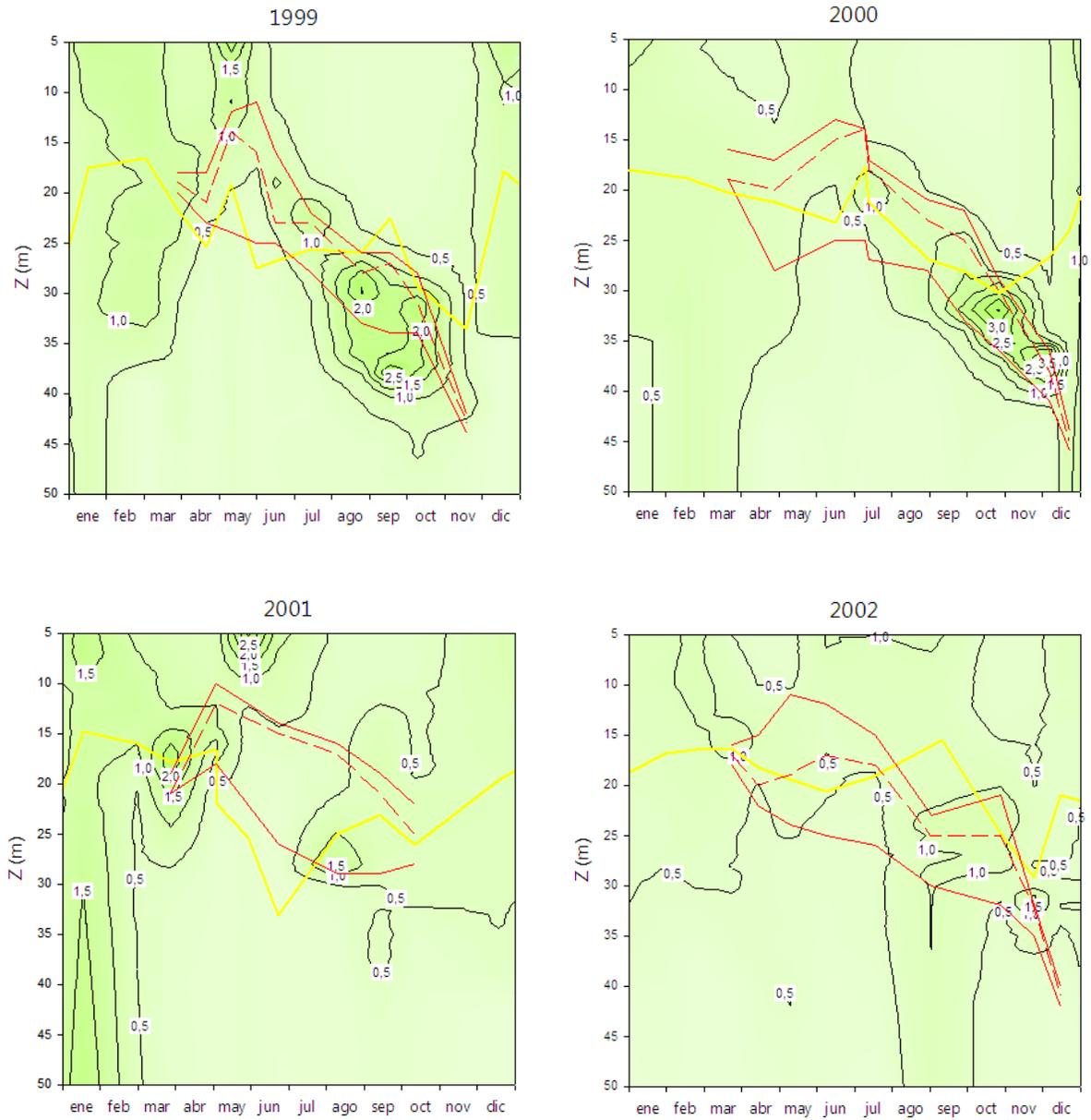


Fig. 10 A. Diagramas profundidad-tiempo de concentración de Chl-*a* del Lago Alchichica para los años 1999, 2000, 2001 y 2002. Las unidades de concentración de Chl-*a* son  $\text{mg m}^{-3}$ . Las líneas rojas continuas muestran el techo y piso de la termoclina, la línea roja punteada muestra la termoclina planar y la amarilla el límite de la  $Z_{EU}$ .

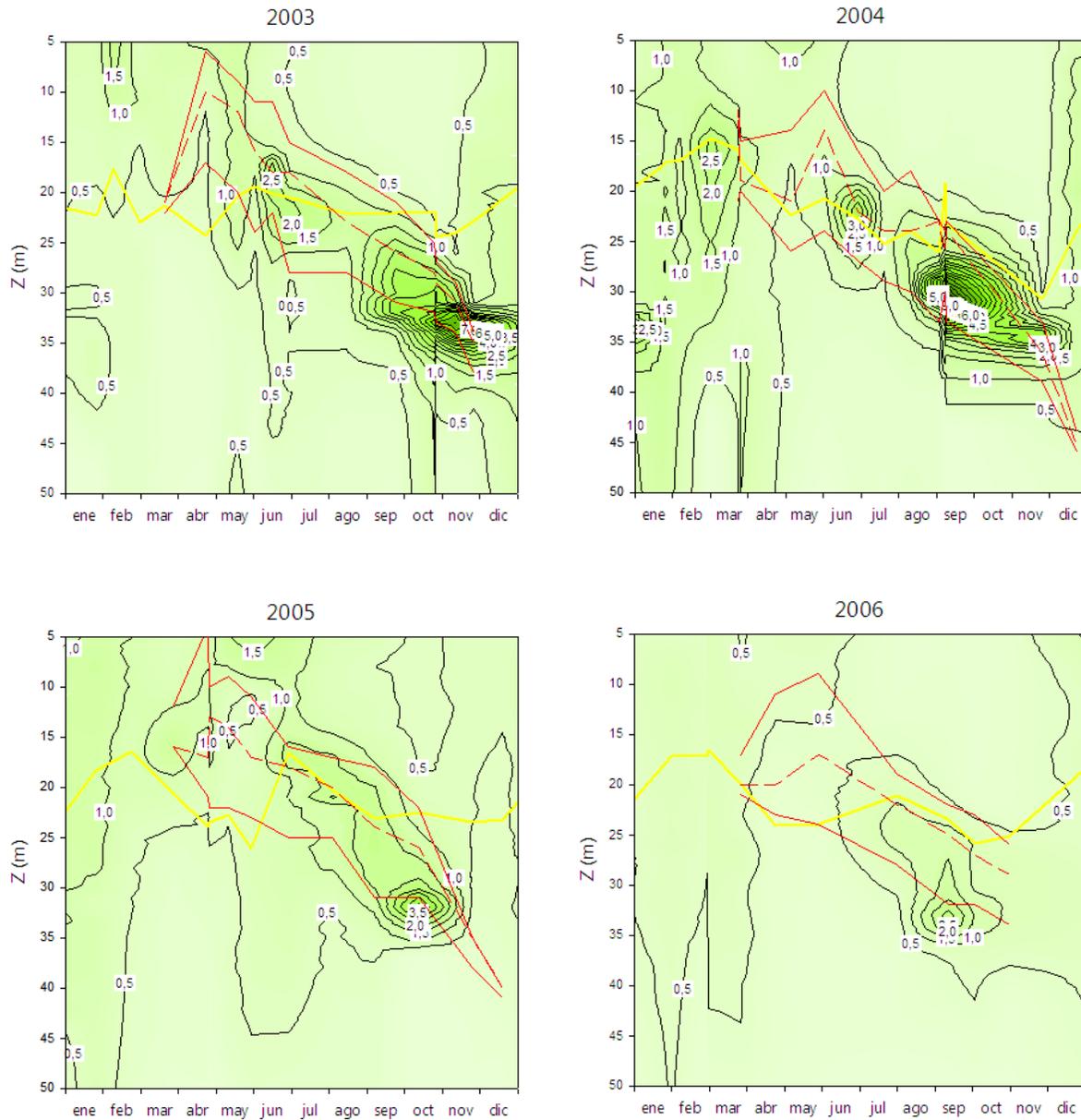


Fig. 10 B. Diagramas profundidad-tiempo de concentración de Chl-*a* del Lago Alchichica para los años 2003, 2004, 2005 y 2006. Las unidades de concentración de Chl-*a* son  $\text{mg m}^{-3}$ . Las líneas rojas continuas muestran el techo y piso de la termoclina, la línea roja punteada muestra la termoclina planar y la amarilla el límite de la  $Z_{EU}$ .

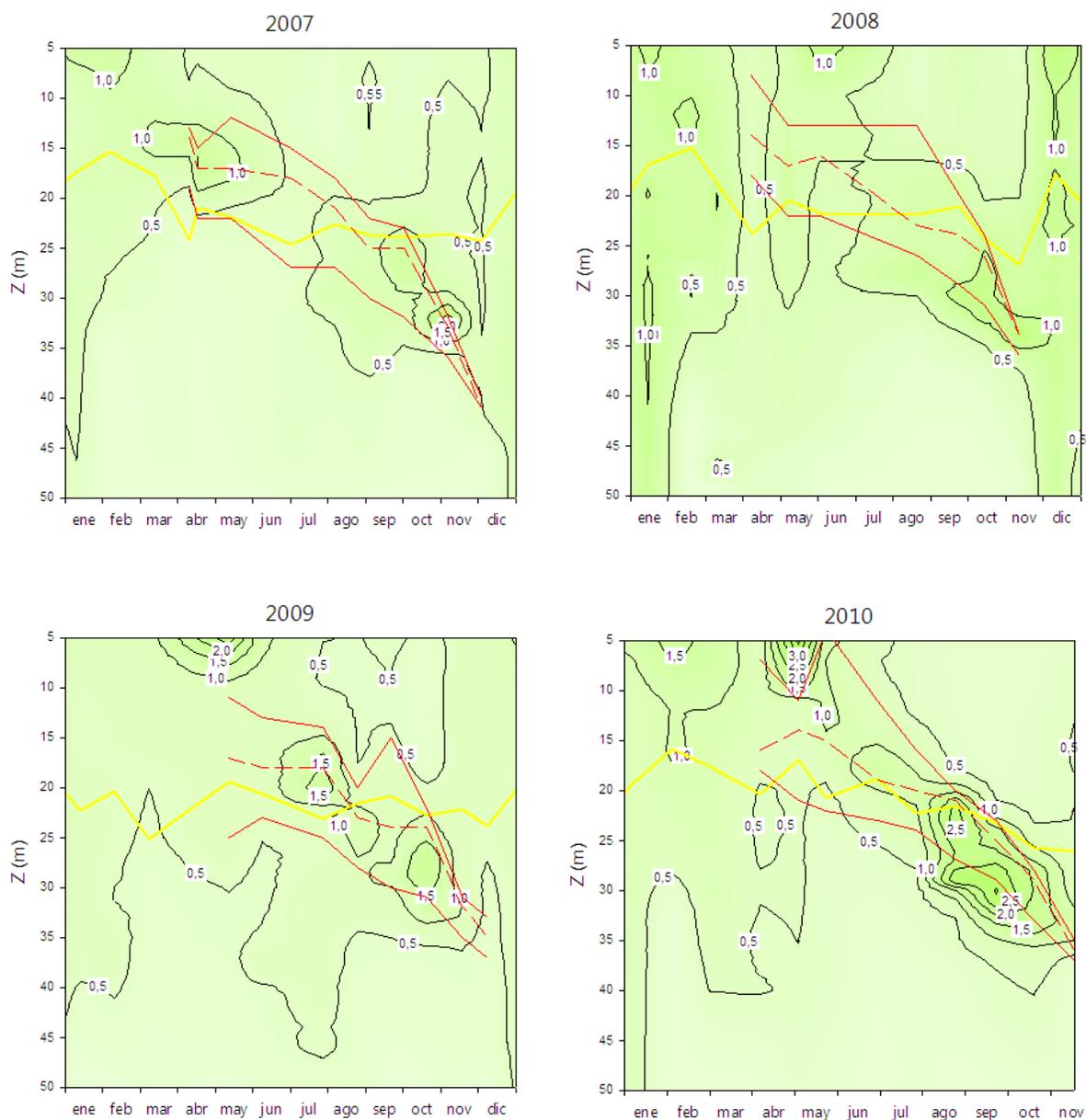


Fig. 10 C. Diagramas profundidad-tiempo de concentración de Chl-*a* del Lago Alchichica los años 2007, 2008, 2009 y 2010. Las unidades de concentración de Chl-*a* son  $\text{mg m}^{-3}$ . Las líneas rojas continuas muestran el techo y piso de la termoclina, la línea roja punteada muestra la termoclina planar y la amarilla el límite de la  $Z_{EU}$ .

La concentración de Chl-*a* en el periodo comprendido de enero a marzo (florecimiento invernal de diatomeas) fue similar al periodo de septiembre a noviembre (DCM intenso) en la mayoría de los años; sin embargo, en 2001 y 2008 la concentración de Chl-*a* en la mezcla fue mayor, mientras que en 2002, 2003 y 2009 fue menor (Fig. 11).

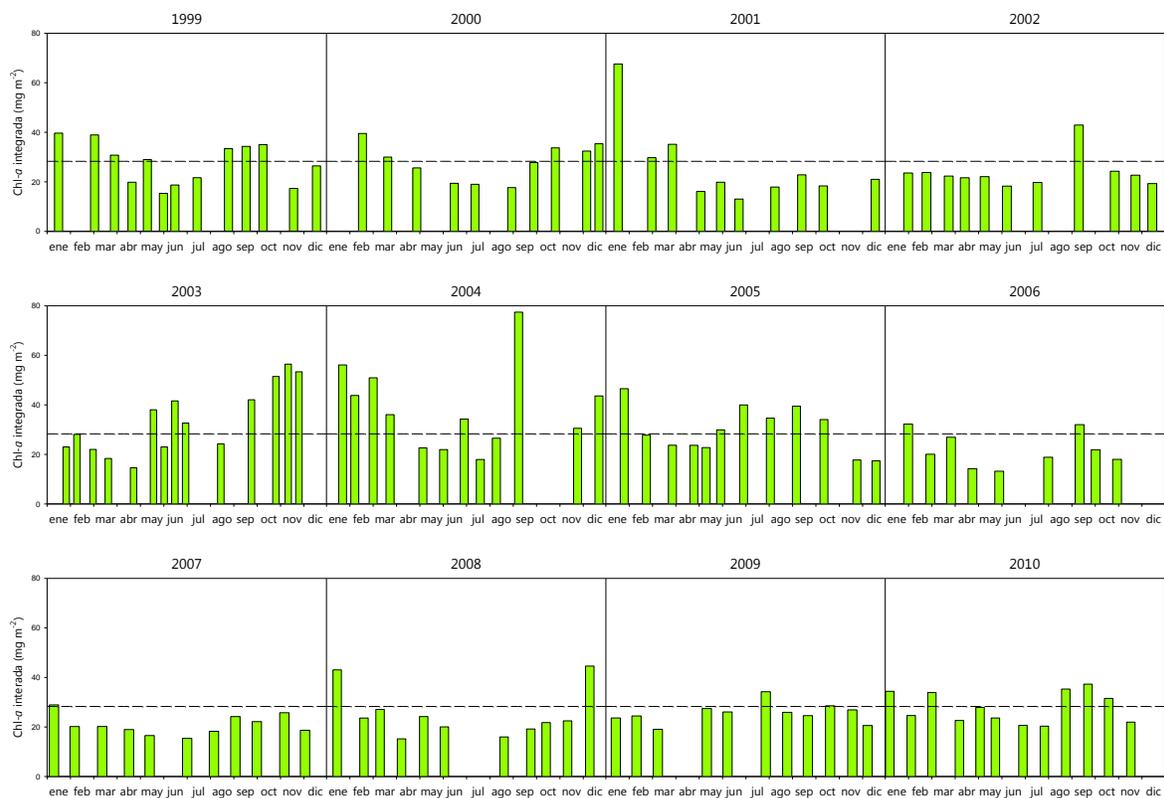


Fig. 11. Variación de la Chl-*a* integrada en la columna de agua del Lago Alchichica a lo largo del periodo de estudio. La línea negra punteada representa el promedio general.

Al integrar la concentración de Chl-*a* total para cada año se encontró que los años 1999, 2003, 2004 y 2005 fueron los que tuvieron una concentración de Chl-*a* por encima de la media, con 9,502, 9,822, 12,969 y 9,983 mg m<sup>-2</sup>, respectivamente; mientras que 2006 fue el año con la concentración de Chl-*a* más baja (5,808 mg m<sup>-2</sup>), valor menor a la mitad de la máxima registrada durante el 2004 (Fig. 12).

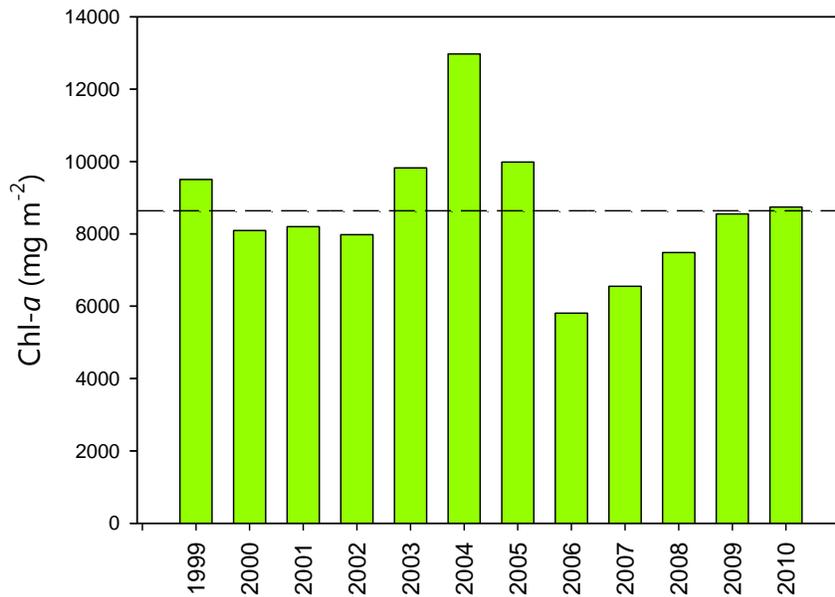


Fig. 12. Integración anual de la concentración de Chl-*a* de toda la columna de agua del Lago Alchichica. La línea negra punteada indica la concentración promedio general.

El análisis de series de tiempo (Fig. 13) mostró una periodicidad para valores de  $\tau = 12$  meses, lo que equivale a un año del periodo estudiado. Este valor sugiere la existencia de ciclos anuales en la concentración de Chl-*a*.

Como se observa, tanto las gráficas de Chl-*a* (Figs. 11 y 12) como el análisis de series de tiempo (Fig. 13) mostraron que no hay patrones interanuales ni tendencias a largo plazo en la concentración ni en la distribución de Chl-*a*; el único patrón que se observó tanto en las gráficas como en el análisis de series de tiempo fue el intranual, descrito en la sección anterior.

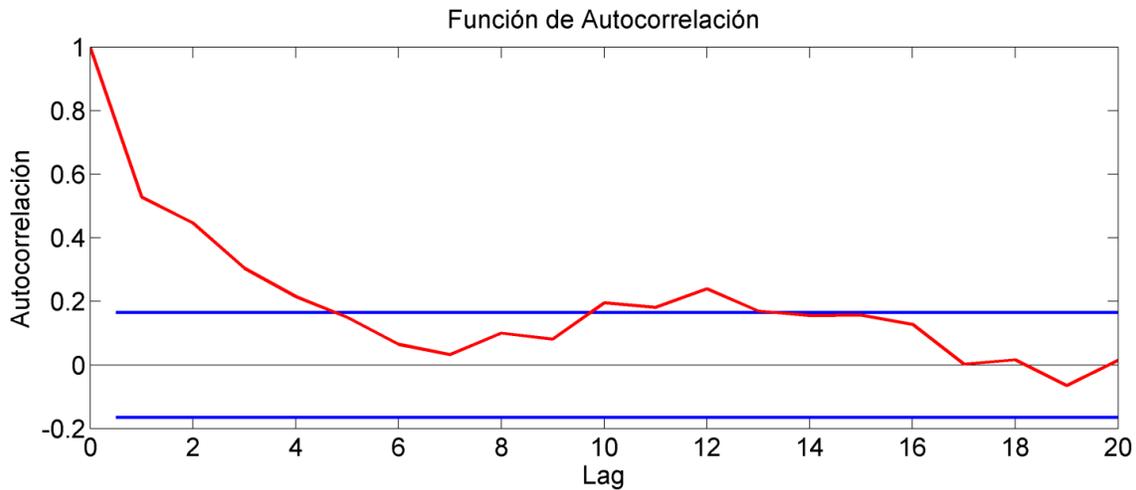


Fig. 13. Función de autocorrelación de la serie temporal de concentración de Chl-*a* durante el periodo 1999 – 2010 en el Lago Alchichica. Las líneas azules representan los valores a partir de los cuales la autocorrelación es estadísticamente significativa.

#### 4.4.3 Máximo profundo de clorofila

La presencia de un DCM en el metalimnion del Lago Alchichica durante el periodo de estratificación fue un rasgo recurrente en los doce años analizados (Figs. 10A, 10B y 10C); sin embargo, la persistencia del DCM varió a lo largo del tiempo. En 1999, 2000, 2003, 2004, 2009 y 2010, la presencia de DCM se extendió de junio a noviembre (6 meses), mientras que en el resto de los años, el periodo en que se observó el DCM fue más corto, incluso en 2001 sólo se registró en un mes (Figs. 14 y 15). La duración promedio del DCM fue de  $4.4 \pm 1.8$  meses.

La concentración de Chl-*a* aportada en los DCM con respecto a la Chl-*a* del total de la columna de agua varió: desde noviembre de 1999, en el que representó solo el 24%, hasta septiembre de 2004, donde fue el 96% (Fig. 15). El aporte promedio fue de  $68 \pm 18\%$ .

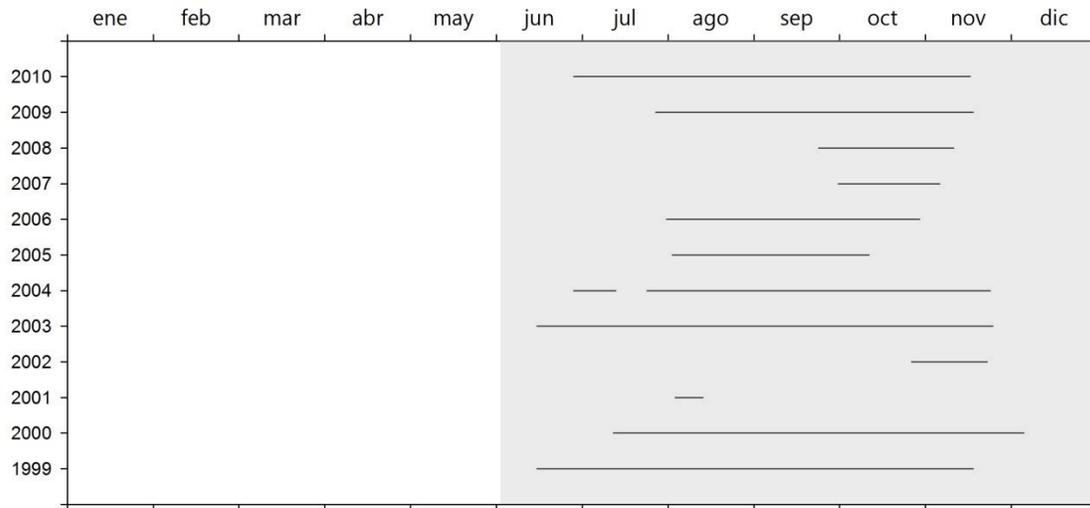


Fig. 14. Variación de la presencia del DCM en el metalimnion del Lago Alchichica. La zona gris indica la época de estratificación y las líneas negras representan el tiempo que duró el DCM.

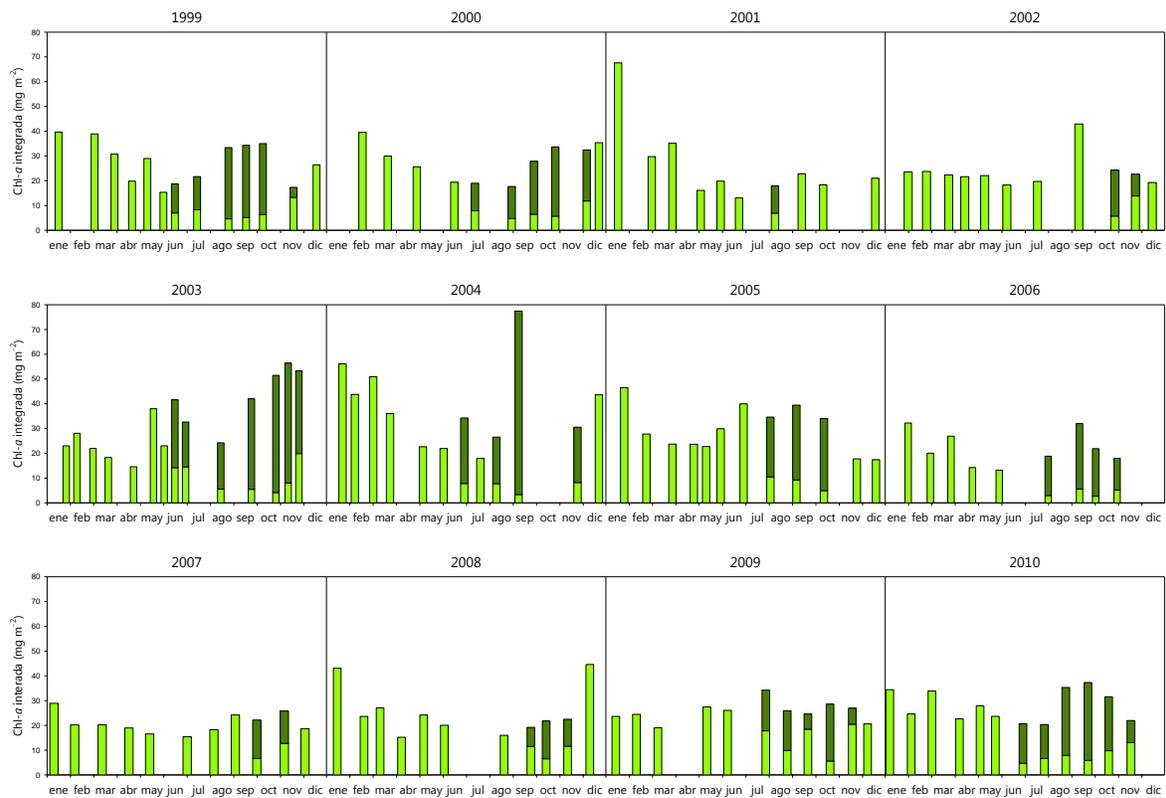


Fig. 15. Integración de la concentración de Chl-a en el DCM (verde oscuro) y en el resto de la columna de agua (verde claro) del Lago Alchichica.

El aporte de la magnitud del DCM a la cantidad anual de Chl-*a* fue en promedio del  $25.3 \pm 8.6$  % similar a la Chl-*a* de la época de mezcla, que aportó el  $24.4 \pm 14.9$  %. En 1999, 2000, 2003, 2005, 2006 y 2010, la contribución del DCM fue mayor a la del florecimiento de la mezcla, mientras que en 2001, 2002, 2004, 2007, 2008 y 2009 ocurrió lo contrario. De hecho, durante 2003 y 2006 la concentración de Chl-*a* del DCM fue tan alta que incluso superó a la cantidad de Chl-*a* del resto del año (Fig. 16).

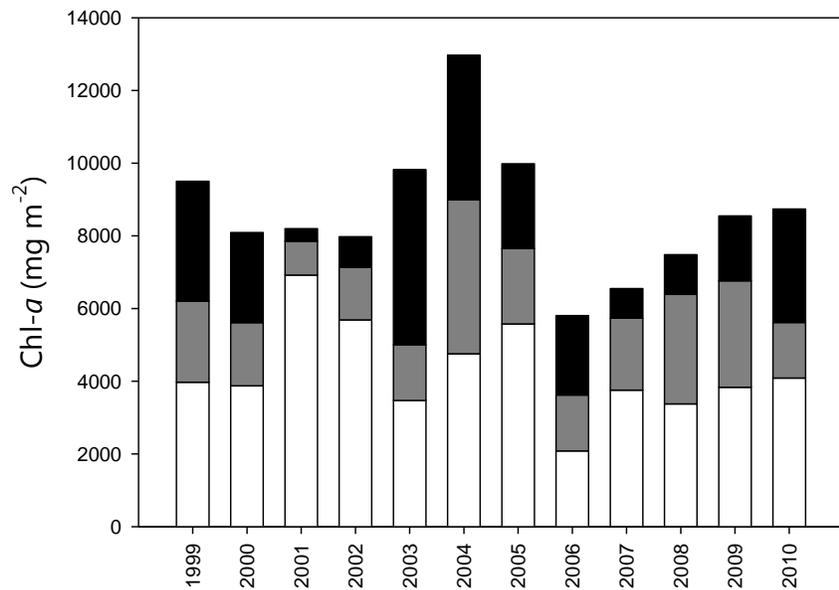


Fig. 16. Contribución anual de Chl-*a* generada por parte del DCM (negro), por el florecimiento invernal de diatomeas (gris) y del resto del periodo anual (blanco) a la Chl-*a* total anual del Lago Alchichica.

La posición del DCM en la columna de agua correspondió a la base o piso del metalimnion o incluso al techo hipolimnion (Fig. 10). Sin embargo, el DCM planar se encontró dentro del metalimnion (Fig. 17) y coincidió, por lo general, con la termoclina planar (Fig. 18).

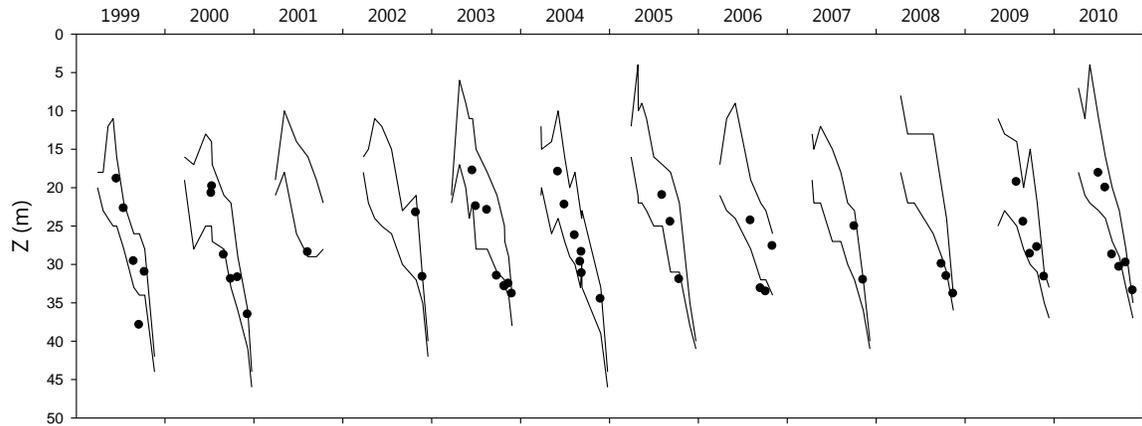


Fig. 17. Ubicación del DCM planar (círculos) respecto al metalimnion (las líneas muestran el piso y techo del metalimnion) en el Lago Alchichica.

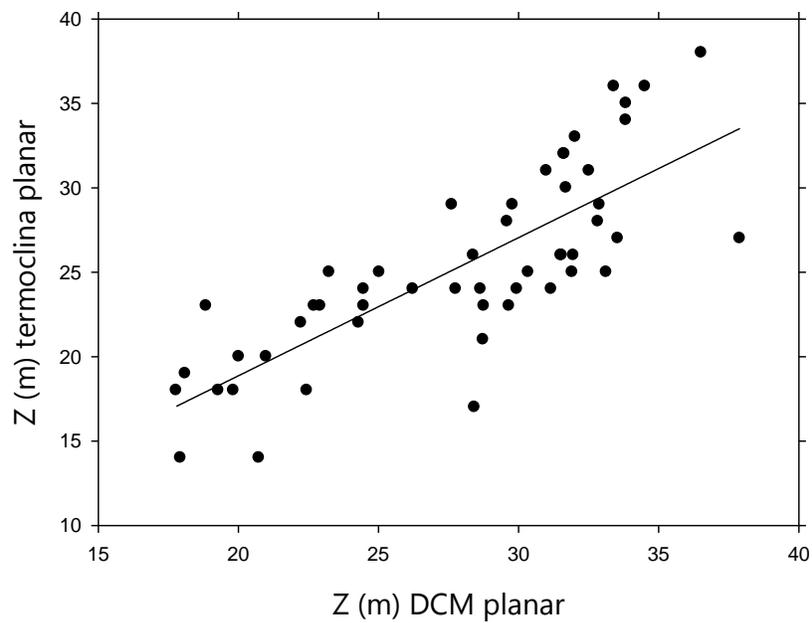


Fig. 18. Correlación entre la ubicación del DCM planar y de la termoclina planar del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010.

El DCM planar se encontró por debajo del 1% de la PAR de superficie (SPAR) en la mayoría de los perfiles. El porcentaje promedio fue de  $0.57 \pm 0.8\%$  y varió entre el 0.01% y el 2.1% (habiéndose alcanzado en una sola ocasión, el 4.5%) de SPAR (Fig. 19).

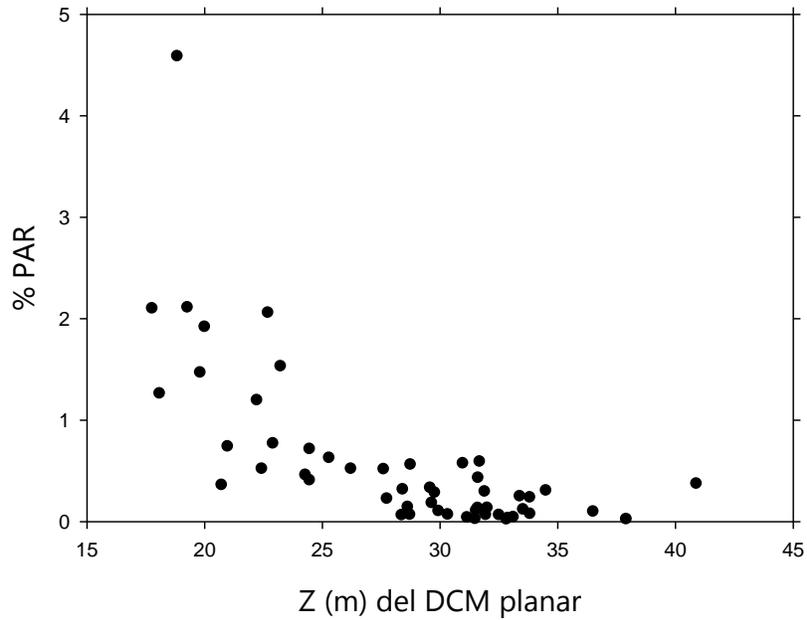


Fig. 19. Ubicación del DCM planar respecto al porcentaje de PAR en el Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010.

## 5. DISCUSIÓN

---

El Lago Alchichica muestra un patrón intranual en la concentración de clorofila *a* (Chl-*a*), en el que a lo largo del ciclo anual se presentan tres picos de concentración de Chl-*a*; lo anterior difiere de lo que se presenta en otros lagos subtropicales y relativamente profundos como el Kinneret, en el que sólo se da un pico anual de concentración de Chl-*a* durante los meses de marzo, abril y mayo, justo después de que termina la época de circulación (Berman *et al.*, 1995) y que, generalmente, es típico de lagos tropicales y subtropicales donde el factor de incremento de nutrientes, producto de la mezcla, predomina (Talling, 1993).

El primer pico en el Lago Alchichica se asocia a un florecimiento invernal que se presenta cuando el lago está circulando y que está compuesto principalmente por la diatomea *Cyclotella alchichicana*, la cual se encuentra distribuida a lo largo de la columna de agua (Adame *et al.*, 2008; Ardiles *et al.*, 2012). El segundo pico, entre mayo y junio, se relaciona con el inicio del periodo de estratificación, y se debe al florecimiento de la cianobacteria *Nodularia spumigena*, que se ubica principalmente en la capa superficial del lago (Oliva *et al.*, 2001; Adame *et al.*, 2008; Oliva *et al.*, 2009). El tercer pico se asocia con un máximo profundo de clorofila (DCM) que se desarrolla en el metalimnion durante la estratificación, compuesto en su mayoría por la diatomea *Cyclotella alchichicana* y, en menor proporción, por la diatomea *C. choctawatcheeana* (Oliva *et al.*, 2001; Ardiles *et al.*, 2012). Los dos picos máximos de diatomeas generan concentraciones de Chl-*a* superiores a la media anual, mientras que el de la cianobacteria es menor a la media. Sin embargo, hay que recordar que como la Chl-*a* no es el pigmento principal en las cianobacterias, la contribución en biomasa de este florecimiento es probablemente más importante de lo que indica la lectura de Chl-*a* (Lee, 2008).

Los florecimientos de diatomeas asociados a la época de mezcla, tal y como el descrito para el Lago Alchichica, han sido observados también en otros lagos tropicales como el Victoria (Talling, 1966), el Lanao (Lewis, 1978a) y el Valencia (Lewis, 1986). El florecimiento invernal se ve favorecido porque las diatomeas encuentran las condiciones propicias para su desarrollo ya que, por un lado, tienen poca tolerancia a las bajas concentraciones de nutrientes y, por otro lado, poseen altas tasas de hundimiento; la

mezcla contrarresta estas condiciones, permitiendo su florecimiento (Lewis, 1978a). Los nutrientes remineralizados y acumulados en el hipolimnion durante la estratificación se distribuyen en la columna de agua con la mezcla, quedando así disponibles para el fitoplancton. Tanto Ramírez-Olvera *et al.* (2009) como Pollinger (1986) encontraron que la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) y de fósforo reactivo soluble (SRP) es mayor durante la fase de mezcla que a lo largo de la estratificación para los lagos Alchichica y Kinneret, respectivamente.

Al igual que lo referido en el Lago Lanao, en el Lago Alchichica la concentración de Chl-*a* varió menos de un orden de magnitud (13 a 77 mg m<sup>-2</sup>), lo cual es típico de lagos tropicales (Lewis, 1978a).

La zona eufótica ( $Z_{EU}$ ) disminuye durante la época de mezcla; en algunos lagos –como, por ejemplo, en el Lago Valencia–, la disminución es tal (rara vez se encuentra por debajo de los 6 m), que no se puede desarrollar el fitoplancton (Lewis, 1986). Sin embargo, en el Lago Alchichica la disminución de la  $Z_{EU}$  no es tan severa ( $18.02 \pm 0.96$  m) y las adaptaciones que presentan las diatomeas para vivir en bajas intensidades de luz las favorecen (Jørgensen, 1969; Moll & Stoermer, 1982; Fahnenstiel & Glime, 1983).

El florecimiento invernal de diatomeas está estrechamente relacionado con la  $Z_{EU}$  del Lago Alchichica ya que, durante el período de circulación, se registra la menor  $Z_{EU}$  asociada a la mayor cantidad de diatomeas; que al distribuirse a lo largo de la columna de agua, impiden que la luz penetre más profundamente en el lago (turbidez biogénica) (Alcocer *et al.*, 2008). Esta relación inversa entre la cantidad de fitoplancton y la transparencia ha sido también observada en otros lagos tropicales y subtropicales, como el Lanao (Lewis, 1978a) y el Kinneret (Berman *et al.*, 1995), entre otros.

Al igual que el de diatomeas, el florecimiento de la cianobacteria *Nodularia spumigena* se presenta porque esta especie encuentra una combinación de condiciones adecuadas para su crecimiento en mayo-junio. Entre estos meses se conjuntan la presencia de la estabilidad de la columna de agua al iniciar la estratificación, un incremento en la radiación solar y en la temperatura, así como una marcada escasez de nutrientes, en particular de nitrógeno (Ramírez-Olvera *et al.*, 2009). Su capacidad de flotación por medio de vacuolas de gas (Kalff, 2002), les ayuda a mantenerse a flote; asimismo, su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico les confiere una ventaja competitiva y permite su florecimiento tal y como encontró Lewis (1978a) en el Lago Lanao.

Así como el florecimiento invernal de diatomeas, el florecimiento de *Nodularia spumigena* también influye en la  $Z_{EU}$ , ya que el florecimiento de esta cianobacteria se presenta en la capa superficial del lago debido a la presencia de aerotopos (Oliva *et al.*, 2009), incluso formando densas “natas”, en particular si el viento está en calma y es soleado, lo cual disminuye el paso de la luz como lo mencionan Adame *et al.* (2008).

Por otro lado, la presencia de un DCM ha sido reportada en lagos de muy diversas latitudes, como por ejemplo, en el Lago Superior (Fahnenstiel y Glime, 1983), en el Lago Tahoe (Abbott *et al.*, 1984), en el Lago Cadagno (Camacho *et al.*, 2001), en el Lago Yellow Belly (Pilati y Wurtsbaugh, 2003), en el Lago Violon, en el Lago Morency y en el Lago Rond (Pinel-Alloul *et al.*, 2008). En algunos de ellos, como en el Lago Superior, el DCM se ha observado en el metalimnion, sin embargo en otros como el Lago Violon, el Lago Morency y el Lago Rond (Pinel-Alloul *et al.*, 2008), así como el Lago Yellow Belly (Budy *et al.*, 1995), el DCM se ha encontrado en el metalimnion y la parte superior del hipolimnion. El DCM del Lago Alchichica coincide con éstos últimos, pues se encontró asociado al metalimnion y a la parte superior del hipolimnion.

El desarrollo del DCM se ha explicado de diversas maneras. Una de estas explicaciones es que se trata de un crecimiento fitoplanctónico *in situ* (Fahnenstiel y Glime, 1983; Gasol *et al.*, 1992; Miracle *et al.*, 1992) debido a la gran disponibilidad de nutrientes en el fondo del metalimnion y la parte superior del hipolimnion (Camacho, 2006). Otra explicación menciona que el DCM no es un florecimiento *in situ*, sino que se forma por el hundimiento del fitoplancton epilimnético, que posteriormente se acumula en el metalimnion (Cullen, 1982), lugar en el que la densidad celular iguala la densidad del agua o, al menos, donde la densidad del agua incrementa (Camacho, 2006). Otra propone que es resultado de que la presión de herbivoría es menor en el metalimnion que en el epilimnion y de ahí que, en lugar de ser un “máximo profundo de clorofila”, sea un “mínimo epilimnético de clorofila” (Pilati y Wurtsbaugh, 2003). Otra más explica que la formación del DCM se da por la asociación simbiótica entre algas y protistas, especialmente protistas ciliados, los cuales son abundantes en la interfase óxica y anóxica de lagos estratificados (Camacho, 2006). Una más indica que es por la fotoaclimatación del fitoplancton que vive en aguas profundas (Cullen, 1982), el cual incrementa el contenido de clorofila (Berner *et al.*, 1989) o de ficoeritrina por célula (Gervais *et al.*, 1997; Camacho *et al.*, 2003a, 2003b)

En el caso de Alchichica, los nutrientes reciclados durante la mezcla invernal se agotan en el epilimnion tan pronto como se establece la estratificación, permaneciendo así a lo largo de ésta, y se acumulan en el hipolimnion debido a la remineralización del material orgánico sedimentado (Alcocer *et al.*, 2000). La presencia de la termoclina impone una barrera para el paso de nutrientes del hipolimnion hacia el epilimnion. Sin embargo, en Alchichica, Filonov y Alcocer (2002) midieron la presencia de ondas internas, las cuales son frecuentemente el único mecanismo que incrementa el intercambio de nutrientes entre el hipolimnion y el metalimnion en los lagos profundos y estratificados (Wetzel, 2001), lo que apoya que existe un mecanismo de transporte de nutrientes del hipolimnion al metalimnion.

Por otro lado, se ha asumido que los DCM dominados por diatomeas son generados por el asentamiento de las diatomeas que crecen en el epilimnion (Camacho, 2006). Sin embargo, Fahnenstiel y Glime (1983) reportaron que el DCM encontrado en el metalimnion del Lago Superior -el cual estuvo dominado en la parte superior por *Cyclotella* spp. y en la inferior por algas flageladas- es generado por producción *in situ*. De la misma manera, Camacho *et al.* (2001) encontraron que la parte superior del DCM del Lago Cadagno está formada por diatomeas fotosintéticamente activas.

Hay tres características que apoyan la hipótesis de que el DCM del Lago Alchichica es un florecimiento de diatomeas *in situ* y no una acumulación de éstas provenientes del epilimnion. Por un lado, aunque el DCM se encuentra presente aproximadamente de junio a noviembre, durante septiembre u octubre alcanza la concentración de clorofila más elevada, similar al florecimiento de circulación invernal, lo que indica que el crecimiento es *in situ*.

Por otro lado, Ardiles *et al.* (2012), en un estudio de trampas de sedimento encontraron que el flujo de diatomeas de la superficie al techo del metalimnion es sustancialmente inferior comparado con el flujo que se presenta a la base del metalimnion y que es muy similar al registrado en el fondo. Lo anterior implica que la producción de diatomeas se presenta principalmente en el metalimnion y no en el epilimnion, ya que, además, en el epilimnion prácticamente no hay nutrientes, mientras que en el metalimnion sí existe disponibilidad de éstos, básicamente por el transporte que provocan las ondas internas.

Finalmente, en el Lago Alchichica existen tres especies zooplanctónicas, un copépodo y dos rotíferos. Por su gran talla, es muy poco probable que *Cyclotella alchichicana* pueda ser consumida por el copépodo y ciertamente no por los rotíferos. Además, de acuerdo a Lugo *et al.* (1999), el copépodo se presenta en sus números más reducidos justamente cuando se da el DCM. Por lo anterior, la herbivoría puede ser descartada como explicación de un mínimo de clorofila epilimnético.

Se menciona con frecuencia que el límite más bajo de luz en el que se puede llevar a cabo la fotosíntesis es cuando se tiene el 1% de la radiación que incide sobre la superficie del lago y, con base en ello, se define la frontera inferior de la zona eufótica (Tilzer y Goldman, 1978; Horne y Goldman, 1994). Sin embargo, durante la mayor parte del periodo de estudio, el DCM de Alchichica se localizó por debajo del 1% y por arriba del 0.01 % de la PAR superficial (SPAR). El DCM de otros lagos -como el Violon, el Morency y el Rond- también se ha encontrado por debajo del 1% de SPAR (Pinel-Alloul *et al.* 2008), lo cual hace pensar que éste no es un hecho aislado y que se debería reconsiderar el porcentaje de SPAR usado para definir a la  $Z_{EU}$ ; de acuerdo a los resultados de este trabajo, el valor de 0.01 % de la SPAR sería más útil que el del 1 % de la SPAR .

El fitoplancton que vive en zonas profundas se ha adaptado a la baja intensidad de luz presente (Tilzer y Goldman, 1978). Las longitudes de onda que llegan a las capas profundas se encuentran en el intervalo del espectro que no es absorbido por la clorofila, por lo que, conforme aumenta la profundidad, los fotótrofos del metalimnion podrían incrementar el contenido específico de ciertos pigmentos accesorios por célula, como la ficoeritrina (Gervais *et al.*, 1997; Camacho *et al.*, 2003). Se ha visto que los pigmentos accesorios son muy conspicuos en las diatomeas centrales fitoplanctónicas, particularmente las que habitan en el DCM de lagos oligotróficos (Moll y Stoermer, 1982), como es el caso de especies del género *Cyclotella* (Fahnenstiel y Glime, 1983). Además, en estudios de una especie del mismo género de diatomeas se ha observado que bajo diferentes intensidades lumínicas la cantidad de Chl-*a* se mantiene constante y lo que cambia es la concentración de las enzimas fotosintéticas (Jørgensen, 1964).

Tomando como punto de referencia la división de nichos que hace Lewis (1978a), con base en las condiciones en las que se desarrollan los diferentes pulsos fitoplanctónicos en el Lago Lanao, se puede construir una gráfica para el Lago Alchichica a partir de los factores físicos estudiados en este trabajo; primero a partir de la cantidad de luz

disponible, luego de la turbulencia generada como producto de la circulación y estratificación y, por último, de la temperatura.

En este diagrama se representan los tres florecimientos del lago (Fig. 20). Se observa que los dos florecimientos de diatomeas tienen en común la baja cantidad de luz, provocada durante la circulación por la turbidez biogénica y durante la estratificación por la profundidad; y la baja temperatura, producto de que la mezcla se presenta durante el invierno hemisférico y a causa de la profundidad durante la estratificación. Sin embargo, mientras el florecimiento invernal se presenta cuando hay mucha turbulencia (circulación), el otro lo hace cuando ésta es reducida (estratificación). Lo anterior se puede explicar debido a dos factores en común, el primero es la disponibilidad de nutrientes, ya que durante la época de circulación la mezcla generada distribuye hacia toda la columna de agua los nutrientes que se encontraban concentrados en el hipolimnion. Por el otro lado, durante la estratificación son las ondas internas generadas en el metalimnion las que aportan nutrientes desde el hipolimnion hacia la zona donde se desarrolla el DCM. El segundo factor es la posibilidad de disminuir la tasa de hundimiento, ya que durante la época de mezcla la turbulencia evita que las diatomeas se hundan, manteniéndolas en un constante movimiento a lo largo de la columna de agua y durante el desarrollo del DCM, la diferencia de densidad generada por la termoclina disminuye dicha tasa de sedimentación.

Las cianobacterias ocupan un nicho totalmente distinto. Por un lado requieren alta disponibilidad de luz (Oliva *et al.*, 2009), baja turbulencia y temperatura más alta, por lo que se ubican cerca de la superficie y durante los meses en que se alcanzan las mayores temperaturas en el lago (abril-junio). Para ello poseen aerotopos que les permiten flotar en condiciones de calma. Asimismo se ven favorecidas por una escasez de nutrientes, particularmente de nitrógeno, ya que su capacidad de fijarlo de la atmósfera les confiere una ventaja sobre el resto del fitoplancton, a pesar de que la fijación de nitrógeno es uno de los procesos metabólicos que requieren mayor energía (Lee, 2008). La fijación del nitrógeno recupera los niveles del mismo en el sistema (Oliva *et al.*, 2009), dando la posibilidad a otras especies fitoplanctónicas de volver a crecer.

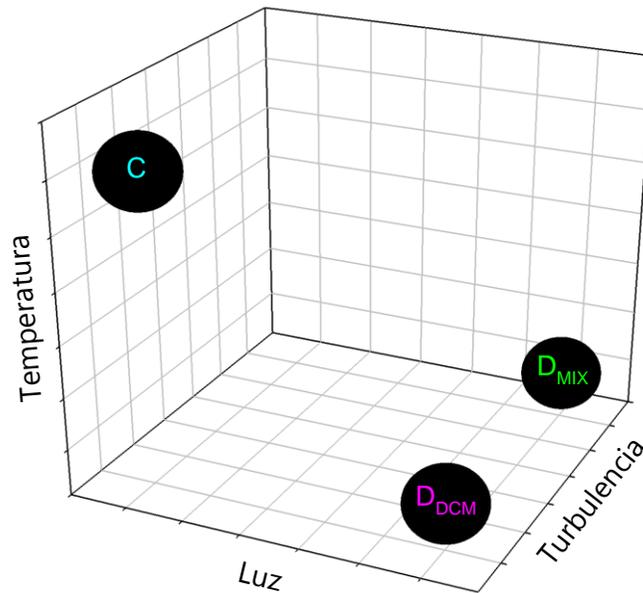


Fig. 20. Diagrama en que se representa la división de nichos durante los florecimientos del Lago Alchichica a partir de las condiciones en las que se desarrollan. La  $D_{DCM}$  representa el florecimiento de diatomeas durante el DCM, la  $D_{MIX}$  el florecimiento de diatomeas durante la mezcla y C el de cianobacterias.

El patrón anual de mezcla y estratificación del Lago Alchichica (monomixis cálida) define el patrón intranual de la concentración y distribución vertical de la Chl-*a*. Diversos trabajos han observado esta relación entre la variación hidrográfica estacional y la estacionalidad fitoplanctónica. Harding (1963) e Iles (1960) encontraron la mayor cantidad de fitoplancton durante la estación fría y de mezcla y la menor durante la más cálida y estratificada en el Lago Malawi. Coulter (1963) encontró en el Lago Tanganica una serie de máximos de diatomeas justo después de periodos de surgencias inducidas por fuertes vientos. En el mismo Lago Tanganica, Dubois (1958) encontró máximos fitoplanctónicos de la cianobacteria flotadora *Anabaena flos-aquae* durante septiembre y octubre, cuando se restableció la estratificación superficial después del periodo de lluvias. Lewis (1986) registró en el Lago Valencia la mayor biomasa fitoplanctónica durante la primera mitad del periodo de estratificación, cuando se conjuntaron los nutrientes aportados por el

periodo de mezcla anterior y un aumento en la luz disponible al descender la turbidez. Talling (1969) observó en el Lago Malawi una relación entre la mezcla vertical y la distribución temporal y vertical de *Melosira nyassensis*. Lewis (1978b) encontró una distribución desigual de la biomasa fitoplanctónica durante la estratificación y una distribución uniforme durante la mezcla del Lago Lanao. Tilzer y Goldman (1978) mencionan que la estratificación térmica y la mezcla tienen una influencia inmediata en la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica.

En el Lago Alchichica también es claro que existe una estrecha relación entre el patrón anual de mezcla-estratificación y la variación estacional de la concentración y distribución vertical de Chl-*a*. Durante la fase de mezcla invernal (menores temperaturas y radiación solar) se presenta el florecimiento de diatomeas que se distribuye de manera más o menos homogénea en la columna de agua, producto de la turbulencia generada por la circulación que mantiene en suspensión al fitoplancton. Asimismo se ve favorecido por la disponibilidad de nutrientes que son recirculados.

Posteriormente, a partir de marzo, el aumento de temperatura y luz propician el establecimiento de las fases iniciales de la estratificación. Tanto los nutrientes, especialmente el N, como la turbulencia disminuyen, lo que favorece el florecimiento de las cianobacterias ya que pueden fijar nitrógeno y flotar cerca de la superficie con ayuda de sus aerotopos. Entre junio y noviembre se conjuntan la estratificación bien establecida y el agotamiento de nutrientes en la capa de mezcla. Es entonces cuando en el metalimnion se desarrolla un máximo profundo de clorofila integrado principalmente por diatomeas de gran tamaño (*C. alchichicana*). El gradiente de densidad generado por la termoclina reduce la tasa de sedimentación de las diatomeas, al mismo tiempo que -por la presencia de ondas internas- hay disponibilidad de nutrientes que son difundidos desde el hipolimnion al metalimnion.

Talling (1986) menciona que aunque una gran diversidad de factores, algunos biológicos, influyen en la estacionalidad del fitoplancton en los lagos profundos de África, son los cambios periódicos en la estructura hidrográfica de la columna de agua los que tienen mayor influencia. La gran regularidad que presenta el Lago Alchichica durante los doce ciclos anuales estudiados, muestra claramente que la misma conclusión de Talling (1986) puede aplicarse a este lago.

Por otro lado y sin apartarse del patrón intranual general mencionado, se encontraron algunas diferencias en las magnitudes de la concentración de la Chl-*a* entre los distintos eventos principales (florecimiento invernal, florecimiento primaveral y DCM). Es probable que las variaciones interanuales registradas en el Lago Alchichica estén más relacionadas con otras variables tales como la disponibilidad en los nutrientes, tal y como se ha mencionado en la relación entre el fósforo total y la Chl-*a* en el Lago Kinneret (Berman *et al.*, 1995) y la relación entre el sílice y el fitoplancton (Lund, 1950; Schelske y Stoermer, 1971); sin embargo, en este estudio no se hizo un seguimiento de fitoplancton ni de variación de nutrientes.

A pesar de que se esperaba encontrar una bienalidad en la concentración de Chl-*a* con base en lo observado anteriormente por Adame *et al.* (2008), en este estudio no se detectó patrón alguno entre las variaciones interanuales a lo largo de los doce ciclos anuales, ni en la concentración, ni en la distribución vertical de Chl-*a*, lo cual coincide con lo observado por Berman *et al.* (1995) en un estudio de veintidós años en el Lago Kinneret en el que tampoco se encontraron patrones interanuales ni tendencias a largo plazo en el fitoplancton. Al comparar los registros de Chl-*a* de este estudio con los de Adame *et al.* (2008), cuyo periodo de muestreo fue de 1999 a 2002, se observa en primer lugar la diferencia en magnitud que se esperaba encontrar al ser dos técnicas diferentes, ya que en el trabajo de Adame *et al.* (2008) se utilizan datos de Chl-*a* extraída y no de fluorescencia natural. Además, se nota que durante el florecimiento invernal las diferencias son mayores, pues las concentraciones en el trabajo de Adame *et al.* (2008) se elevan mucho más -como es esperado al conocer que cuando la concentración de Chl-*a* es mayor a los 3 mg m<sup>-3</sup> se incrementa la subvaloración por fluorescencia en vivo (Chamberlain, 1990)-; sin embargo, durante el DCM la diferencia es menor, a pesar de tener concentraciones tan altas como las del florecimiento invernal.

Además de lo anterior, dos contribuciones relevantes de este trabajo son las siguientes: A) Es el primer trabajo en el que se propone un gradiente térmico (0.12 °C m<sup>-1</sup>) basado en el análisis de 12 años de datos y a partir del cual se establece una termoclina funcional en el Lago Alchichica. B) Se propone el establecimiento de delimitación de la Z<sub>EU</sub> al 0.1% del SPAR y no del 1%, como tradicionalmente se hace (Horne y Goldman, 1994), con base en la ubicación consistente del DCM del Lago Alchichica.

Asimismo, este trabajo contribuye al conocimiento del comportamiento a largo plazo de los lagos tropicales ubicados a altura (con comportamiento cercano al subtropical), cuyos estudios en este intervalo temporal son sumamente escasos. Este monitoreo a largo plazo es útil para poder predecir el comportamiento de la dinámica del lago y sirve como base para entender el comportamiento de otros lagos tropicales e incluso subtropicales, además de relativamente profundos (en relación con la proporción superficie/profundidad máxima). Asimismo, si en algún momento el Lago Alchichica sufriera algún impacto antropogénico, gracias a este estudio sería más fácil determinar las consecuencias derivadas de dicho impacto.

## 6. CONCLUSIONES

---

1. Se confirma la existencia de un claro patrón intranual en la concentración y distribución de la Chl-*a* en el Lago Alchichica, con tres épocas de mayor concentración de Chl-*a* a lo largo del año: a) un florecimiento invernal de diatomeas asociado al periodo de mezcla, b) un florecimiento primaveral de cianobacterias asociado al inicio de la estratificación y c) el desarrollo de un máximo profundo de clorofila compuesto por diatomeas que se desarrolla entre septiembre y noviembre durante la estratificación.
2. Asimismo, existe un claro patrón intranual en la distribución vertical de Chl-*a* en el Lago Alchichica a lo largo del año: a) una distribución homogénea a lo largo de la columna de agua durante la época de circulación invernal asociado al florecimiento de diatomeas, b) una mayor concentración en la capa superficial del lago durante el florecimiento primaveral de cianobacterias y c) un máximo profundo de clorofila en el piso del metalimnion y el techo del hipolimnion durante los meses de septiembre, octubre y noviembre.
3. El patrón intranual mencionado está relacionado con la dinámica estacional hidrográfica del lago (mezcla-estratificación), la cual dicta el patrón de comportamiento de la concentración y distribución vertical de Chl-*a*.
4. No se encontraron patrones interanuales ni tendencias a largo plazo en la concentración ni en la distribución vertical de Chl-*a* a en el periodo estudiado (1999 a 2010). El Lago Alchichica resulta ser regular y predecible.

## 7. BIBLIOGRAFÍA

---

- Abbott, M., K. L. Denman, T. M. Powell, P. J. Richerson, R. C. Richards y C. R. Goldman. 1984. Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe. *Limnology and Oceanography*. 29(4): 862-878.
- 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., E. Escobar y Oseguera, L. A. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica*. 18: 115-122.
- 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, México. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologiae*. 27: 3166-3169.
- Arar E. J. y Collins G. B. 1997. Method 445.0. *In vitro* determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and freshwater algae by fluorescence. U.S. Environmental Protection Agency, Cincinnati.
- Ardiles, V., J. Alcocer, G. Vilaclara, L. A. Oseguera y L. Velasco. 2012. Diatom fluxes in a tropical, oligotrophic lake dominated by large-sized phytoplankton. *Hydrobiologia*. 679: 77-90.
- Berman, T., L. Stone, Y. Z. Yacobi, B. Kaplan, M. Schlichter, A. Nishri y U. Pollinger. 1995. Primary production and phytoplankton in Lake Kinneret. A long-term record (1972-1993). *Limnology and Oceanography*. 40: 1064-1076.

- Berner, T., Z. Dubinsky, K. Whyman y P. G. Falkowsky. 1989. Photoadaptation and the "package effect" in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae). *Journal of Phycology*. 25: 70-78.
- Birge, E. A. 1897. Plankton studies on Lake Mendota: II. The Crustacea from the plankton from July, 1894, to December, 1896. *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters*. 11: 274-448.
- Budy, P., C. Luecke, W. A. Wurtsbaugh, H. P. Gross y C. Gubala. 1995. Limnology of Sawtooth Valley lakes with respect to potential growth of juvenile Snake River sockeye salmon. *Northwest Science*. 69: 133-150.
- Camacho, A. 2006. On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in Spanish stratified lakes. *Limnetica*. 25: 453-478.
- Camacho, A., J. Erez, A. Chicote, M. Florín, M. M. Squires, C. Lehmann y R. Bachofen. 2001. Microbial microstratification, inorganic carbon photoassimilation and dark carbon fixation at the chemocline of the meromictic Lake Cadagno (Switzerland) and its relevance to the food web. *Aquatic Sciences*. 63: 01-106.
- Camacho, A., M. R. Miracle y E. Vicente. 2003a. Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. *Archiv Fur Hydrobiologie*. 157: 321-338.
- Camacho, A., A. Picazo, M. R. Miracle y E. Vicente. 2003b. Spatial distribution and temporal dynamics of picocyanobacteria in a meromictic karstic lake. *Archiv für Hydrobiologie Supplementband (Algological Studies 109)*. 148: 171-184.
- Chamberlin, W. S., C. R. Booth, D. A. Kiefer, J. H. Morrow, and R. C. Murphy. 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis, and chlorophyll in the sea. *Deep-Sea Research*. 37(6): 951-973.

- Coulter, G. W. 1963. Hydrological changes in relation to biological production in southern Lake Tanganyika. *Limnology and Oceanography*. 8: 463-477.
- Cullen, J. J. 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll *a*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 39: 791-803.
- Cullen, J. J. y R. W. Eppley. 1981. Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanologica acta*. 4: 23-32.
- Descy, J. P. y H. Sarmiento. 2008. Microorganisms of the East African Great Lakes and their response to environmental changes. *Freshwater Reviews*. 1: 59-73.
- Dubois, J. T. 1958. Evolution de la temperature de l'oxygene dissous et de la transparence dans la baie Nord du lac Tanganika. *Hydrobiologia*. 10: 215-240.
- Fahnenstiel, G. L. y J. M. Glime. 1983. Subsurface chlorophyll maximum and associated *Cyclotella* pulse in Lake Superior. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*. 68: 605-616.
- Fee, E. J. 1976. The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the experimental lakes area, north western Ontario: implications for primary production. *Limnology and Oceanography*. 21: 767-783.
- Filonov, A. y J. Alcocer. 2002. Internal waves in a tropical lake: Alchichica, Central Mexico. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologie*. 28: 1857-1860.
- 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: 07404, DOI:10.1029/2006GL025901.

- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Cuarta edición. Offset Larios. México. 217 pp.
- Gasol, J. M., R. Guerrero y C. Pedrós-Alió. 1992. Spatial and temporal dynamics of a metalimnetic *Cryptomonas* peak. *Journal of Plankton Research*. 14: 1565-1580.
- Gervais, F. 1997. Light-dependent growth, dark survival, and glucose uptake by cryptophytes isolated from a freshwater chemocline. *Journal of Phycology*. 33: 18-25.
- González-Moreno, S., H. Perales-Vela y M. O. Salcedo-Alvarez. 2008. La fluorescencia de la clorofila *a* como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica*. 27: 119-129.
- Harding, D. 1963. Report on the hydrology of Lake Nyasa and associated rivers. In P. B. N. Jackson, D. Hading, G. Fryer y T. D. Iles (eds.) *A report on the fish and fisheries of Northern Lake Nyasa*. Government Printer, Nyasaland: 8-44.
- Hecky, R. E. 2000. A biogeochemical comparison of Lakes Superior and Malawi and the limnological consequences of an endless summer. *Aquatic Ecosystem Health and Management*. 3: 23-33.
- Horne, A. y C. Goldman. 1994. *Limnology*. McGraw-Hill. Segunda edición. Nueva York. 576pp.
- Hutchinson, G. E. 1957. *A treatise on limnology: vol. I. Geography, physics and chemistry*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York. 1015 pp.
- Iles, T. D. 1960. Activities of the Organization in Nyasaland. In: *Annual Report No. 9 for 1959*. Joint Fisheries Research Organization, Northern Rhodesia. Government Printer. Lusaka: 7-41.

- Jørgensen, E. G. 1964. Adaptation to Different Light Intensities in the Diatom *Cyclotella Meneghiniana* Kütz. *Physiologia plantarum*. 17: 136-145.
- Jørgensen, E. G. 1969. The adaptation of plankton algae. IV. Light adaptation in different algal species. *Physiological Plant Pathology*. 22: 1307-1315.
- Kalff, J. 2002. *Limnology. Inland water ecosystems*. Prentice Hall. Nueva Jersey. 592 pp.
- Kiefer, D. A., W. S. Chamberlin y C. R. Booth. 1989. Natural Fluorescence of chlorophyll *a*: relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific gyre. *Limnology and Oceanography*. 34: 868-881.
- Lee, R. E. 2008. *Phycology*. Cuarta edición. Cambridge University Press. New York. 561 pp.
- Lewis, Jr. W. M. 1973. The thermal regime of Lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnology and Oceanography*. 18: 200-217.
- Lewis, Jr. W. M. 1978a. Dynamics and Succession of the Phytoplankton in a Tropical Lake Lanao, Philippines. *Journal of Ecology*. 66: 849-880.
- Lewis, Jr. W. M. 1978b. Spatial Distribution of the Phytoplankton in a Tropical Lake (Lake Lanao, Philippines). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*. 63: 619-635.
- Lewis, Jr. W. M. 1986. Phytoplankton Succession in Lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia*. 138: 189-203.
- Lewis, Jr. W. M. 1987. Tropical Limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 159-184.
- Lewis, Jr. W. M. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. pp. 43-64. En: Schiemer, F. y Boland, K. T. (eds.) *Perspectives in Tropical Limnology*. SPB Academic Publishing by Amsterdam. The Netherlands. 347 pp.

- Lewis, Jr. W. M. 2000. Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lakes and Reservoirs: Research and Management*. 5: 35-48.
- Litchman, E. 1998. Population and community responses of phytoplankton to fluctuating light. *Oecologia*. 117: 247-257.
- Litchman, E. 2000. Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshwater Biology*. 44: 223-235.
- Lugo, A., M. E. González, M. del 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. G. 1950. Studies on *Asterionella Formosa* Hass. 11. Nutrient depletion and the spring maximum. *Journal of Ecology*. 38: 1-35.
- Margalef, R. 1969. Small scale distribution of phytoplankton in western Mediterranean at the end of July. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*. 37(Suppl.): 40-61.
- Margalef, R. 1983. *Limnologia*. Omega. Barcelona. 1010 pp.
- Miracle, M. R., E. Vicente y C. Pedrós-Alió. 1992. Biological studies of Spanish meromictic and stratified lakes. *Limnetic*. 8: 59-77.
- Moll, R. A. y E. F. Stoermer. 1982. A hypothesis relating trophic status and subsurface chlorophyll maxima of lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 94: 425-440.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia*. 466: 299-306.

- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y L. A. Oseguera. 2009. Planktonic bloom-Forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, México. Pp. 121-126. En: Oren, A., Naftz, D. L. y Wurtsbaugh, W. A. (eds.) Saline lakes around the world: unique systems with unique values. Natural Resources and Environmental Issues XV. The S. J. and Jessie E. Quinney Natural Resources Research Library, published in conjunction with the Utah State University College of Natural Resources. 269 pp.
- Pilati, A. y W. A. Wurtsbaugh. 2003. Importance of zooplankton for the persistence of a deep chlorophyll layer: A limnocorral experiment. *Limnology and Oceanography*. 48: 249-260.
- Pinel-Alloul, B., A. Ghadouani y M. Gélina. 2008. Development and persistence of deep Chlorophyll máxima in oligotrophic lakes over the summer season. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologiae*. 30: 409-415.
- Pollinger, U. 1986. Phytoplankton periodicity in a subtropical lake (Lake Kinneret, Israel). *Hydrobiologia*. 138: 127-138.
- Ramírez-Olvera, M. A., J. Alcocer, M. Merino-Ibarra y A. Lugo. 2009. Nutrient limitation in a tropical saline lake: a microcosm experiment. *Salt lake research*. 626: 5-13.
- Reynolds, C. S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge. 384 pp.
- Reynolds, C. S. 1994. The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia*. 289: 9-21.
- Schelske, C. L. y E. F. Stoermer. 1971. Eutrophication, silica depletion and predicted changes in algal quality in Lake Michigan. *Science*. 173: 423-424.
- Signoret, M., C. Bulit y R. Pérez. 1998. Patrones de distribución de clorofila *a* y producción primaria en aguas del Golfo de México y del Mar Caribe. *Hidrobiológica*. 8(2): 81-88.

- Signoret, M., M. A. Monreal-Gómez, J. Adelco, D. A. Salas-de-León. 2006. Hydrography, oxygen saturation, suspended particulate matter and chlorophyll-*a* fluorescence in an oceanic region under freshwater influence. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 69: 153-164.
- Strickland, J. y T. Parsons. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. Segunda edición. Bulletin of Fisheries Research Board of Canada 167.
- Talling, J. F. 1966. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie and Hydrographie*. 51: 545-621.
- Talling, J. F. 1969. The incidence of vertical mixing, and some biological and chemical consequences, in tropical African lakes. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologiae*. 17: 998-1012.
- Talling, J. F. 1986. *The seasonality of phytoplankton in African lakes*. *Hydrobiologia*. 138: 139-160.
- Talling, J. F. 1993. Comparative seasonal changes, and inter-annual variability and stability, in a 26-year record of total phytoplankton biomass in four English lake basins. *Hydrobiologia*. 268: 65-98.
- Tavera, R. y V. Martínez-Almeida. 2005. Atelomixis as a possible driving force in the phytoplankton composition of Zirahuén, a warm-monomictic tropical lake. *Hidrobiologia*. 533: 199-208.
- Tilzer, M. M. y C. R. Goldman. 1978. Importance of mixing, thermal stratification and light adaptation for phytoplankton productivity in Lake Tahoe (California-Nevada). *Ecology*. 59(4): 810-821.

Turchin, P. 2003. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 472 pp.

Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla state, Mexico. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*. 25: 435-440.

Wetzel, R. G. 1981. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona. 679 pp.

Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press. San Diego. 1006pp.