



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

Estructura de la comunidad del plancton procarionte en el lago volcánico,
hiposalino y monomíctico cálido Atexcac, Puebla.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGO

PRESENTAN:

MAYELA YORMERI LAGUNAS SÁNCHEZ

JESÚS TADEO MARTÍNEZ DÍAZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUSTO SALVADOR HERNÁNDEZ AVILÉS.

LABORATORIO DE LIMNOECOLOGÍA.

MÉXICO D.F.

MAYO, 2015



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.



El mundo, sí, el mundo, este mundo tan grande te ofrece la libertad y la posibilidad de escoger tu propia vida. Y si coges por maestro el camino del sueño interminable, no renuncies nunca; ve hacia la meta que creas que tienes que ir y de esta manera tus sueños perdurarán ... en las mareas de los tiempos ... porque, mientras haya gente que busca la respuesta en la libertad ... no morirán nunca!

Eiichiro Oda

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Expresamos nuestra gratitud a la Carrera de Biología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por la formación profesional que nos otorgó, a nuestra máxima casa de estudios la Universidad Nacional Autónoma de México.

Investigación realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN219313 con el proyecto: Dinámica del plancton procariota en lagos monomícticos cálidos volcánicos en la Cuenca Oriental Puebla. Agradecemos a la DGAPA-UNAM la beca recibida.

Agradecemos de forma especial a nuestro Director de tesis Dr. J. Salvador Hernández Avilés por su dedicación, su paciencia y motivación que fueron fundamentales para nuestra formación académica, él nos ha inculcado un sentido de seriedad y sobre todo de responsabilidad académica.

Al Dr. Miroslav Macek y a los integrantes del Proyecto de Investigación en Limnología Tropical de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por brindarnos su apoyo para realizar el trabajo de microscopia de epifluorescencia.

A nuestros sinodales: Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte, Biól. Angélica Elaine González Schaff, Biól. José Luis Guzmán Santiago y al M. en. C. Jorge Antonio Valdivia Anistro por sus observaciones, sugerencias y tiempo dedicado en la revisión de nuestro trabajo.

DEDICATORIAS

Mayela:

A mis padres Alma Miriam Sánchez y Pablo Lagunas, por todo su apoyo, su amor, tiempo, esfuerzo y paciencia para que yo pudiera llegar a este momento de mi vida, muchas gracias a los dos por estar siempre a mi lado y creer en mí.

A ti Tady, muchas gracias por estar a mi lado en las buenas y en las malas y que a pesar de todos los problemas y discusiones que tuvimos al escribir este, nuestro trabajo, logramos sacarlo adelante ya que considero que ambos fuimos fundamentales para su realización.

Tadeo:

Quiero agradecerle antes que nada a mi madre por todo su apoyo incondicional a lo largo de mi vida ya que sin ella no estaría donde estoy en estos momentos, quiero darte gracias por todos esos sacrificios que tuviste que pasar para poder sacarme adelante, todas esas preocupaciones que como hijo te hice pasar, quiero que sepas que los tengo en cuenta y al parecer nunca podre encontrar las palabras o la forma adecuada para agradecerte todo este apoyo, ya que gracias a eso pude concluir una etapa muy importante en mi vida y como dices: "de ahora en adelante ya tengo las bases y la formación necesaria para seguir adelante como una persona madura pero sobre todo como una persona que puede aportar algo a la sociedad".

En mi vida tengo pocas personas a las cuales agradecer algún tipo de apoyo, pero dentro de las personas que me apoyaron destaca usted señora Miriam, que me abrió las puertas de su hogar, me acepto como un miembro más

de su familia, apoyándome de maneras en las que ninguna otra persona lo hizo o lo haría, quiero decirle que fue una clave importante en esta etapa de mi vida ya que sin usted prácticamente nunca hubiera terminado este trabajo y muy probablemente hubiera muerto de hambre durante la carrera; así que, este logro no solo es mío sino también de usted ya que a pesar de mi carácter nunca perdió la fe en mí (al menos eso creo).

A usted Dr. Salvador por darme la oportunidad de formar parte de su equipo de trabajo cuando no sabía ni que quería hacer, mil gracias por enseñarme lo bello que es trabajar en estos sistemas pero sobre todo por mostrarme su pasión, la cual a pesar de los años (y muchos) se mantiene constante o muy probablemente sigue creciendo.

A todos mis compañeros de laboratorio tanto de las viejas como de las nuevas generaciones que siempre estuvieron ahí para hacer del trabajo algo divertido y también muchas gracias por su apoyo en campo ya que sin ustedes los muestreos hubieran sido mortales.

Al picoplancton procarionte por existir y hacer posible la realización de este trabajo.

A las cianobacterias por haber moldeado la atmosfera primitiva, brindándonos oxígeno.

ÍNDICE

1.- INTRODUCCIÓN.	1
1.1.- PLANCTON PROCARIONTE	2
1.2.- PRECIPITACIÓN DE CARBONATO DE CALCIO.	5
2.- PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.	6
3.- HIPÓTESIS.	7
4.- JUSTIFICACIÓN.	7
5.- OBJETIVOS.	9
6.- ÁREA DE ESTUDIO.	9
5.1.- MORFOMETRÍA DEL LAGO.	11
6.- MATERIAL Y MÉTODO.	12
6.1.- MUESTREO DE CAMPO.	12
6.2.- MUESTREO BACTERIANO.	13
6.3.- PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS DEL AGUA.	13
6.4.- LABORATORIO	15
6.4.1.- NUTRIENTES	15
6.5.- BACTERIAS.	17
7.- GABINETE	19
7.1.- ANÁLISIS DE IMÁGENES Y DATOS DEL PLANCTON PROCARIONTE.	19
7.2.- ABUNDANCIA.	20
7.3.- BIOMASA.	20
7.4.- ANÁLISIS GRÁFICO DE LOS DATOS.	21

7.4.1.- PERFILES VERTICALES.	21
7.4.2.- DIAGRAMAS ESPACIO-TEMPORAL (SURFER).	21
7.5. - ANÁLISIS ESTADÍSTICO.	21
8. - RESULTADOS.	22
8.1. - PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS.	22
8.1.1.- TEMPERATURA.	22
8.1.2.-OXÍGENO DISUELTO (O.D.).	26
8.1.3.- PROFUNDIDAD EUFÓTICA.	30
8.1.4.- PH Y ALCALINIDAD.	31
8.1.5.- SALINIDAD Y CONDUCTIVIDAD.	32
8.2. - NUTRIENTES.	32
8.2.1.- NITRATOS (NO_3^-).	32
8.2.3.- AMONIO (NH_4^+).	35
8.2.4.- FÓSFORO SOLUBLE REACTIVO (FSR) (PO_4^{3-}).	37
8.2.5.- FÓSFORO TOTAL.	38
8.3. - BACTERIAS.	40
8.3.1.- DENSIDAD PPA.	40
8.3.2.- DENSIDAD PPH.	43
8.3.3.- BIOMASA PPA.	45
8.3.4.- BIOMASA PPH.	48
8.4. - ANÁLISIS DE CORRELACIÓN	51
8.4.1.- PPA	51
8.4.2.- PPH.	52
9. - DISCUSIÓN.	53
9.1. - PARÁMETROS FÍSICO QUÍMICOS.	53
9.1.1.- TEMPERATURA.	53
9.1.2. OXÍGENO DISUELTO.	54
9.1.3.- PH Y ALCALINIDAD.	55
9.1.4.- SALINIDAD Y CONDUCTIVIDAD.	57

9.1.5.- PROFUNDIDAD EUFÓTICA (ZE).	58
9.2. - NUTRIENTES.	58
9.2.1.- NITRÓGENO (N).	59
9.2.2.- FÓSFORO (P).	61
9.3. - BACTERIAS.	64
9.3.1. - DENSIDAD PPA.	64
9.3.2.- BIOMASA PPA.	68
9.3.3.- DENSIDAD PPH.	69
9.3.4.- BIOMASA PPH.	73
10. - CONCLUSIONES.	76
11. - LITERATURA CITADA.	78

ÍNDICE DE FIGURAS.

<i>Fig. 1. Tamaño e interrelaciones de los organismos pelágicos (tomado de Woese y Wheelism 1990)</i>	4
<i>Fig. 2. Ubicación geográfica del lago Atexcac. A y B Mapa de la República Mexicana y ubicación del cinturón volcánico Mexicano, C) Ubicación del lago y algunos otros volcanes, D) Fotografía aérea oblicua del lago Atexcac (tomado y modificado de Carrasco-Núñez et al., 2007).</i>	10
<i>Fig. 3. Cráter donde se ubica el lago Atexcac, se aprecian pendientes pronunciadas que favorecen el aporte de terrígenos al sistema.</i>	10
<i>Fig. 4. Mapa batimétrico de Atexcac (tomado de Arredondo-Figueroa et al., 1983)</i>	11
<i>Fig. 5. Material de campo. A) Lancha, B) Oxímetro, C) Disco de Secchi.</i>	13
<i>Fig. 6. Preparación de las muestras bacterianas A) Montaje de la torre de filtración con una membrana de soporte (papel filtro) y una membrana blanca de policarbonato de 0.22 μm de diámetro de poro, B) filtración de la muestra 10 ml, C) montaje de la membrana en un portaobjetos, D) observación a microscopio de epifluorescencia con haz de luz verde para PPA, E) conteo de bacterias, F) toma de fotografías.</i>	18
<i>Fig. 7. Análisis de imágenes de PPA (células en naranja) y de PPH (células azules) con ayuda del programa ImageJ.</i>	19

<i>Fig. 8. Diagrama espacio-temporal de temperatura del ciclo correspondiente a Agosto de 2012 a Julio de 2013, del lago Atexcac.</i>	24
<i>Fig. 9. Ubicación de la termoclina durante las fases de estratificación y el período de mezcla.</i>	25
<i>Fig. 10. Diagrama espacio temporal de isopletas de oxígeno disuelto para el período de Agosto de 2012 a Julio de 2013 del Lago Atexcac.</i>	28
<i>Fig. 11. Perfiles verticales de oxígeno disuelto por período y ubicación de la oxiclina.</i>	29
<i>Fig. 12. Promedio de visibilidad al disco de Secchi (m) y profundidad eufótica (m), a lo largo de un ciclo anual y límites de la termoclina durante la estratificación térmica en el lago Atexcac. (Se señalan los meses en donde se presentó el florecimiento de <i>Nodularia spumigena</i> cf. y el fenómeno de emblanquecimiento).</i>	30
<i>Fig. 13. Variación promedio anual de pH, carbonatos y bicarbonatos en el lago Atexcac. (Se muestra 13-may que corresponde con la fecha en donde se presentó el fenómeno de emblanquecimiento).</i>	31
<i>Fig. 14. Diagrama espacio temporal de Nitratos del lago Atexcac.</i>	34
<i>Fig. 15. Diagrama espacio temporal de Nitritos.</i>	35
<i>Fig. 16. Diagrama espacio temporal de Amonio del lago Atexcac.</i>	36
<i>Fig. 17. Diagrama espacio temporal de FSR del lago Atexcac.</i>	38
<i>Fig. 18. Diagrama espacio temporal de Fósforo Total del lago Atexcac.</i>	39
<i>Fig. 19. Variación anual de la densidad del plancton procarionte autotrófico (PPA) en el lago Atexcac (2012-2013).</i>	40
<i>Fig. 20. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la densidad de PPA.</i>	41
<i>Fig. 21. Variación anual de densidad de PPH.</i>	43
<i>Fig. 22. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la densidad de PPH.</i>	44
<i>Fig. 23. Variación anual de biomasa del plancton procarionte autotrófico (PPA).</i>	46
<i>Fig. 24. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la biomasa de PPA.</i>	47
<i>Fig. 25. Variación anual de biomasa de PPH.</i>	49
<i>Fig. 26. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la biomasa de PPH.</i>	50
<i>Fig. 27. A) Lago Atexcac en el período de estratificación, B) Lago Atexcac durante el evento de emblanquecimiento en el mes de Mayo de 2013.</i>	56
<i>Fig. 28. Florecimiento de <i>Nodularia spumigena</i> cf. en el mes de Abril del 2013.</i>	57
<i>Fig. 29. Células del plancton procarionte durante el fenómeno de emblanquecimiento (13-may-2013) se observan halos de luz blanca alrededor de ellas.</i>	66
<i>Fig. 30. Comparación de tamaño celular entre el plancton procarionte autotrófico y heterotrófico (microscopia de epifluorescencia 100x)</i>	72

ÍNDICE DE CUADROS.

<i>Cuadro 1. Promedio de salinidad anual por etapa.</i>	32
<i>Cuadro 2. Promedio de conductividad anual por etapa.</i>	32
<i>Cuadro 3. Concentración media y desviación estándar de nitratos durante el periodo de estudio en el lago Atexcac.</i>	33
<i>Cuadro 4. Concentración media y desviación estándar de nitritos durante el periodo de estudio en el lago Atexcac.</i>	34
<i>Cuadro 5. Concentración media y desviación estándar de Amonio durante el período de estudio en el lago Atexcac.</i>	36
<i>Cuadro 6. Concentración media y desviación estándar de FSR durante el período de estudio en el lago Atexcac.</i>	37
<i>Cuadro 7. Concentración media y desviación estándar de Fósforo Total durante el período de estudio en el lago Atexcac.</i>	38
<i>Cuadro 8. Resumen del análisis de Tukey para la densidad del PPA durante un ciclo anual, las diferencias significativas (P) registradas entre los meses se marcan con un X.</i>	42
<i>Cuadro 9. Resumen del análisis de Tukey para la densidad del PPH durante un ciclo anual, las diferencias significativas (P) registradas entre los meses se marcan con un X.</i>	45
<i>Cuadro 10. Resumen del análisis de Tukey para la biomasa del PPA durante un ciclo anual, las diferencias significativas (P) registradas entre los meses se marcan con un X.</i>	48
<i>Cuadro 11. Resumen del análisis de Tukey para la biomasa del PPH durante un ciclo anual, las diferencias significativas (P) registradas entre los meses se marcan con un X.</i>	51
<i>Cuadro 12. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman obtenidos entre el logaritmo de la densidad del PPA y los parámetros limnológicos que resultaron significativos (^aP<0.05, ^bP<0.01).</i>	52
<i>Cuadro 13. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman obtenidos del logaritmo de la densidad del PPH y la biomasa entre los parámetros limnológicos que resultaron significativos (^aP<0.05, ^bP<0.01).</i>	52
<i>Cuadro 14. Concentraciones promedio por período de NID.</i>	61
<i>Cuadro 15. Concentraciones promedio por período de FSR.</i>	63

1.- Introducción.

Desde el punto de vista limnológico, México cuenta con una gran variedad de ecosistemas acuáticos, que contienen una alta diversidad de especies, tanto de plantas, animales, así como de otros organismos acuáticos que al ser endémicos son de vital importancia porque constituyen la riqueza biológica nacional. Sin embargo, esta variedad de ecosistemas ha sido poco estudiada y hoy en día se encuentra sujeta a diversas presiones por parte del hombre, que se traducen en contaminación y en la introducción de especies exóticas que ponen en riesgo el balance natural del sistema (Arredondo-Figueroa 1995).

Las cuencas hidrográficas mexicanas se identifican por sus características esencialmente tectónicas, volcánicas y tecto-volcánicas con la presencia de numerosos volcanes activos e inactivos, las cuales se han formado por procesos geológicos como son la deformación, movimiento de la corteza terrestre o actividad magmática. Derivado de estos procesos se forman lagos que poseen características particulares dependiendo de su ubicación geográfica, condiciones climáticas locales, profundidad y los procesos geológicos. En el caso de los lagos volcánicos se reconocen a aquellos de tipo *maar* (originados por una explosión freática de origen volcánico), que generalmente son profundos, transparentes y poco productivos oligotróficos (Rendón 2008).

En México, estos lagos están ubicados principalmente en cuencas endorreicas de regiones semiáridas, y son más abundantes en la porción centro-norte del altiplano mexicano. Los lagos salinos tienen en general menor diversidad de especies que los dulceacuícolas, lo que responde a cierta presión de selección asociado al proceso de salinización del agua. Por esta razón, las relaciones tróficas entre las especies del ecosistema del lago salino son estructuralmente más simples (Alcocer 1997).

Los lagos salinos no son un fenómeno poco frecuente en la naturaleza, sin embargo, estos contienen el 0.007% del agua del planeta, mientras que los lagos de agua dulce constituyen el 0.006%. Se ha estimado que en México existe una proporción igual a la mundial entre los lagos salinos y los dulceacuícolas, debido a que 4 de los 8 lagos más grandes del país son salinos (Alcocer *et al.* 1997).

Entre los ecosistemas acuáticos mexicanos destacan una serie de lagos de origen volcánico conocidos con el nombre de *Axalapascos* (ollas de arena con agua) que son lagos tipo *maar* ubicados en la Cuenca Oriental, que comprende parte de los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz (Arredondo-Figueroa 1995).

1.1. - Plancton procarionte

Para su estudio, el plancton puede ser clasificado en función de criterios fisiológicos, taxonómicos o dimensionales. De acuerdo con su tamaño se divide en macroplancton (200-2000 μm), microplancton (20-200 μm), nanoplancton (2-20 μm) (Dussart 1965) y picoplancton (0.2 a 2 μm) (Sieburth 1978).

El picoplancton a su vez suele dividirse en dos categorías funcionales: picoplancton autótrofo (PPA por sus siglas en español) y picoplancton heterótrofo (PPH). El PPH lo conforman principalmente bacterias heterótrofas, las cuales al ser muy abundantes contribuyen considerablemente más al biovolumen del picoplancton total que las células autotróficas (Callieri y Pinolini 1995).

La importancia de estos microorganismos reside en que su componente autotrófica PPA es parte fundamental de los productores primarios presentes en sistemas poco productivos ya que pueden contribuir de manera significativa en la biomasa fitoplanctónica (Worden *et al.*, 2004). El plancton procarionte también es un componente esencial del circuito microbiano, donde el papel que juegan es en la transferencia de carbono a través del consumo de su biomasa por los micro-depredadores. Estos

organismos también desempeñan un papel significativo en los principales ciclos biogeoquímicos en los sistemas acuáticos (Courties *et al.*, 1994).

El esquema de la cadena trófica clásica en ecosistemas acuáticos planctónicos, consideraba un apartado de producción primaria que sintetizaba la materia orgánica (fitoplancton), y uno de zooplancton que consumía al anterior, y este a su vez era consumido por un tercero, los peces. El paso del fitoplancton (sobre todo de diatomeas y dinoflagelados) a zooplancton (sobre todo copépodos) parecía universal y exclusivo. Pero el descubrimiento de otros organismos ha hecho que este simple esquema aumentara su complejidad. Las bacterias eran consideradas como los principales remineralizadores de la materia orgánica pérdida en la ruta principal pero sin participar de forma significativa en los flujos de materia y energía a través del ecosistema. Pronto se vio que la mayor parte de la respiración en el mar se debía a las bacterias, que la biomasa de las bacterias era comparable a la del fitoplancton y zooplancton, y que una parte muy importante de la materia orgánica que sintetizaba el fitoplancton era procesada por el bacterioplancton (Diez 2001).

Por otro lado el bacterioplancton puede ser depredado por pequeños protozoos, especialmente nanoflagelados heterotróficos, cuya existencia se había ignorado, a su vez, estos pueden ser depredados por otros protozoos (ciliados) o bien por el zooplancton de mayor tamaño como rotíferos (Fig. 1). Azam *et al.* (1983) propusieron la existencia de un circuito microbiano añadido al esquema clásico. En este circuito, una parte importante de la productividad secundaria bacteriana fluye a través de nanoflagelados y ciliados, hacia el metazooplancton. El descubrimiento de otras interacciones entre microorganismos ha ido haciendo más complejo este esquema, pasando a denominarse "red trófica microbiana" (Diez 2001).

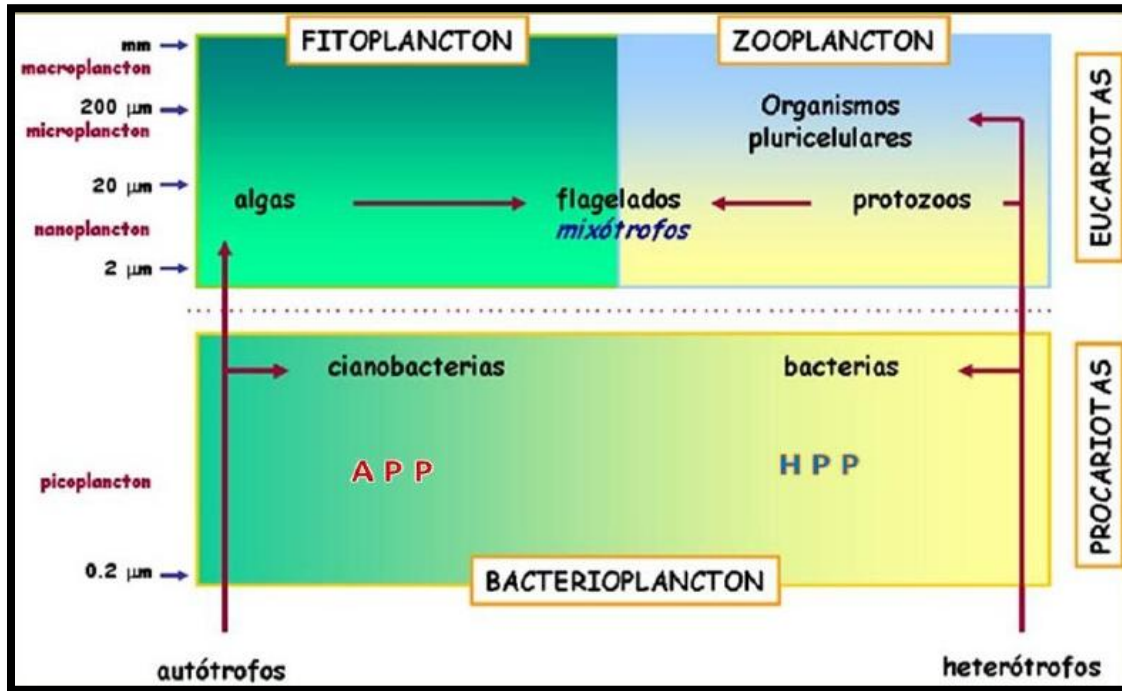


Fig. 1. Tamaño e interrelaciones de los organismos pelágicos (tomado de Woese y Wheelism 1990)

La importancia de la red trófica microbiana en los lagos tropicales ha sido la hipótesis repetida en estudios previos, pero muy pocos han sido capaces de poner números en estos compartimentos. Los primeros desarrollos técnicos para el estudio de las comunidades microbianas y el metabolismo llegaron a finales de los 70's y se mejoraron durante los años 80's y 90's. Últimamente, algunos de esos métodos fueron aplicados de manera integral en los sistemas de agua dulce y templada, y sólo recientemente en las regiones tropicales, sobre todo en América del Sur y África Oriental (Sarmiento *et al.*, 2008).

La red trófica microbiana puede ser presentada como unidades funcionales, lo que evita cualquier necesidad de encontrar una definición taxonómica de los microbios y la complejidad generada por su alta diversidad. Las dos principales unidades funcionales en términos de biomasa y procesamiento de carbón son procariotas heterótrofos y fitoplancton (Sarmiento 2012). El fitoplancton y los procariota heterótrofos, están

interconectados por un flujo de dos vías: la excreción del fitoplancton y la lisis celular, que son fuentes de materia orgánica para procariotas heterótrofos, y la mineralización de la materia orgánica por procariotas heterótrofos que proporcionan nutrientes para los productores primarios. El análisis de las variaciones latitudinales de espectro de tamaños, los flujos de energía y la organización trófica sugiere un marco conceptual coherente. De acuerdo con las predicciones de la teoría metabólica de la ecología, la prevalencia de los organismos de tamaño pequeño en los sistemas cálidos parece ser la típica de los lagos tropicales. Particularmente se han registrado tamaños pequeños en el hipolimnion de lagos volcánicos, como en Alchichica (Hernández-Avilés *et al.*, 2012).

Un dominio de productores primarios pequeños y muy eficientes abre el camino para la inserción de los niveles tróficos intermedios, lo que sugiere un aumento de la longitud de la red alimenticia. Sin embargo, esto no es tan simple como parece. La longitud de la red alimenticia ha sido objeto de debate desde hace décadas, la red trófica microbiana es especialmente relevante en los lagos tropicales debido a que es altamente activa en largos periodos de tiempo, y lleva una fracción mayor del flujo de carbono que en los sistemas templados. Sin embargo, la idea de que el reciclaje de nutrientes es mayor en los lagos tropicales todavía tiene que demostrarse, los datos disponibles no muestran ninguna diferencia notable en descomposición en aguas epilimnéticas entre lagos templados y tropicales (Sarmiento 2012).

1.2.- Precipitación de carbonato de calcio.

Estudios recientes han demostrado que existe una relación entre las picocianobacterias y la precipitación de carbonato de calcio tanto en sistemas marinos como de agua dulce (Thompson *et al.*, 1997). Incrementos en la concentración de calcita pueden ser explicados por la actividad del picoplancton autotrófico (PPA) en cuerpos de agua oligotróficos y alcalinos (Dittrich *et al.*, 2004).

Riding (2000) reportó que tanto las bacterias heterotróficas como las autotróficas pueden llevar a cabo la precipitación en ambientes de agua

dulce. Posteriormente Hammes y Verstreate (2002) indicaron que el proceso de precipitación está gobernado por cuatro factores principales: la concentración de calcio, la concentración de carbono inorgánico disuelto, el pH y la disponibilidad de sitios de nucleación. Además de mencionar que existen distintas especies de bacterias que son capaces de precipitar diferentes formas y tipos de cristales de carbonato, resaltando las diferentes vías tanto autotróficas como heterotróficas.

El proceso de calcificación inducido fotosintéticamente es la forma más común y más conocida la cual está asociada con algas o cianobacterias y que consiste en la utilización metabólica del CO_2 disuelto. Esto puede inducir un cambio en el equilibrio con el bicarbonato acompañado de un aumento en el pH (Olsen *et al.*, 2006).

Las otras dos vías que existen para la precipitación son heterotróficas y están relacionadas una de ellas con el ciclo del azufre específicamente la sulfato reducción desasimilatoria llevado a cabo por bacterias y la otra ruta relacionada con el ciclo del nitrógeno, más específicamente con la amonificación de aminoácidos, nitrato reducción y la degradación de la urea (Hammes y Verstreate 2002).

2.- Planteamiento del problema.

1.- ¿Cómo influyen las etapas hidrodinámicas de mezcla y estratificación en la distribución espacial y temporal de la abundancia y biomasa del plancton procarionte?

2.- ¿Qué grupo funcional del plancton procarionte, el autotrófico o el heterotrófico es dominante en cuanto a biomasa y a que factores ambientales se atribuye?

3.- ¿El evento del emblanquecimiento del lago "whiting event" es denso-dependiente del picoplancton autotrófico, al inducir este último la

nucleación de bicarbonatos para realizar fotosíntesis y la precipitación de carbonatos por modificaciones en el sistema de amortiguamiento o buffer del lago?

3.- Hipótesis.

Si durante la etapa de mezcla la temperatura del agua es homogénea y la concentración de nutrientes aumenta en el lago, entonces la abundancia y biomasa del plancton procarionte incrementará en el sistema durante este período. En cambio durante la estratificación térmica, que permite la formación de gradientes químicos los cuales favorecen una distribución diferencial del PPA y del PPH en cuanto a su abundancia y biomasa a lo largo de la columna de agua.

El PPA será el grupo procarionte que aporte más biomasa en comparación con el PPH, debido a su mayor volumen celular y contenido de carbono directamente relacionado con la actividad fotosintética dependiente de la disponibilidad de luz y la concentración de nutrientes en la columna de agua.

Sí el PPA es el responsable del evento de emblanquecimiento en el lago Atexcac debido a la nucleación de bicarbonatos para realizar fotosíntesis entonces se espera un incremento en su densidad.

4.- Justificación.

México posee una reducida superficie de recursos acuáticos, solamente un 0.1% de la reserva mundial. Adicionalmente, la mayor parte de lagos mexicanos se encuentra en un estado avanzado de desecación con áreas superficiales y volúmenes reducidos. La deforestación, la sobreextracción de aguas subterráneas y la contaminación son solo algunas de las causas antropogénicas de este proceso de deterioro. Los procesos naturales,

geológicos y climáticos, también han venido favoreciendo la desecación de los lagos del país.

El estudio de la estructura y relaciones funcionales de los lagos volcánicos es de vital importancia, ya que constituyen unidades geográficas y de paisajes, frecuentemente aislados, que por sus características químicas se encuentran estrechamente asociadas a la geología local y que, por lo general, contienen una diversidad biológica nativa y endémica.

El plancton procarionte juega un rol muy importante dentro del ciclo del carbono en donde aproximadamente del 50 al 70% de carbón fijado anualmente corresponde a estos organismos ubicados en el rango de 0.2 μm a 2 μm (Sieburth 1978). Se ha encontrado que el plancton procarionte es dominante en aguas oceánicas oligotróficas alrededor del mundo así como en lagos templados oligotróficos; sin embargo la falta de estudios en las áreas tropicales, significa que no se conoce que ocurre en éstas (Adame *et al.*, 2008).

Las bacterias son los principales agentes que participan en la degradación de materia orgánica y a través del circuito microbiano transfieren carbono a otros niveles tróficos, en este caso el bacterioplancton efectúa las primeras transformaciones de la materia orgánica disuelta (MOD) y la materia orgánica particulada (MOP) de manera directa en CO_2 y biomasa bacteriana (Torres-Orozco 2007). Sin embargo, los estudios que se tienen sobre el papel de este grupo dentro del circuito microbiano en estos lagos son incipientes a pesar del papel que desempeñan en los ciclos biogeoquímicos de los lagos.

En particular en estos lagos monomícticos cálidos durante la estratificación térmica se definen gradientes químicos en los que se establecen varias rutas metabólicas de acuerdo con los procesos de óxido-reducción (Hernández-Avilés *et al.*, 2010). Siendo estos sistemas laboratorios naturales que permiten entender con mayor precisión los procesos biogeoquímicos asociados con los grupos bacterianos específicos.

5.- Objetivos.

♦ General:

- Evaluar la estructura, densidad y biomasa de la comunidad del plancton procarionte y su relación con la dinámica limnológica del lago volcánico Atexcac, Puebla, a lo largo de un ciclo anual.

♦ Particulares:

- Evaluar la variación espacio-temporal de la abundancia y la biomasa del plancton procarionte heterotrófico y autotrófico en un ciclo anual.
- Establecer la relación del fenómeno blanco con la abundancia del PPA y su influencia sobre la variabilidad del pH, alcalinidad y durezas del agua.
- Determinar la variación de parámetros físicos y químicos del lago.
- Establecer las relaciones entre el plancton procarionte y la dinámica limnológica del sistema.

6.- Área de estudio.

El lago Atexcac pertenece a un grupo de seis lagos cráter tipo *maar* y se localiza en la Cuenca Oriental en el límite este de la faja volcánica trans-mexicana. Se encuentra situado en las coordenadas geográficas 19°19'58.60" y 19°20'9.34" de latitud norte y 97°27'17.34" y 97°26'47.49" longitud oeste (Google Earth 2013), en los llanos de San Juan, al norte de las montañas Las Derrumbadas y en el extremo suroeste de la sierra de Techachalco (Fig. 2). Su altitud es de 2340 m, está rodeado de acantilados relativamente elevados. La interacción entre la latitud y altitud condiciona un tipo de clima templado subhúmedo con lluvias en verano. Presenta una precipitación anual inferior a 500 mm y una evaporación anual de 600 mm. En su mayor parte la vegetación nativa ha sido sustituida por la agricultura; sin embargo, el cráter de Atexcac se encuentra aislado de los cultivos por presentar una pendiente muy pronunciada (Fig. 3).

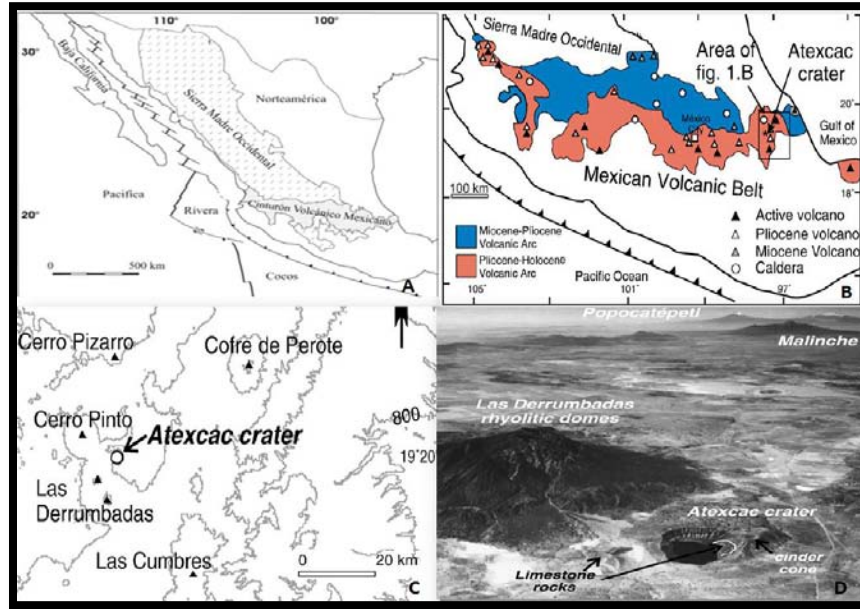


Fig. 2. Ubicación geográfica del lago Atexcac. A y B Mapa de la República Mexicana y ubicación del cinturón volcánico Mexicano, C) Ubicación del lago y algunos otros volcanes, D) Fotografía aérea oblicua del lago Atexcac (tomado y modificado de Carrasco-Núñez *et al.*, 2007).



Fig. 3. Cráter donde se ubica el lago Atexcac, se aprecian pendientes pronunciadas que favorecen el aporte de terrígenos al sistema.

Es un lago hiposalino, alcalino y atalashalino con una predominancia de cloruro y bicarbonatos sobre carbonatos y sulfatos, así como de sodio y magnesio sobre potasio y calcio, caracterizándose como lago sódico. La temperatura del agua es templada y oscila entre los 15° a 21°C a lo largo del año. El lago es monomítico cálido, con un periodo de mezcla de Enero a Marzo, con una temperatura alrededor de 15°C y uno de estratificación los meses restantes (Macek 2007).

5.1. - Morfometría del lago.

El área del lago es de 0.29 km², con un diámetro máximo de 1150 m (Carrasco-Núñez *et al.*, 2007), una profundidad media de 25.7 m y una profundidad máxima de 39 m (Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983) (Fig. 4). Recientemente se midieron las profundidades del lago para obtener su batimetría, registrando una disminución de 5 m de profundidad promedio (Hernández-Avilés *com. pers.*). Este lago presenta una limitada zona litoral, su forma es irregular, la pared tiene una fuerte inclinación en la parte central de la cuenca, la que se ve interrumpida por la zona más profunda que se encuentra ligeramente desplazada hacia el este donde alcanza aproximadamente 35 m.

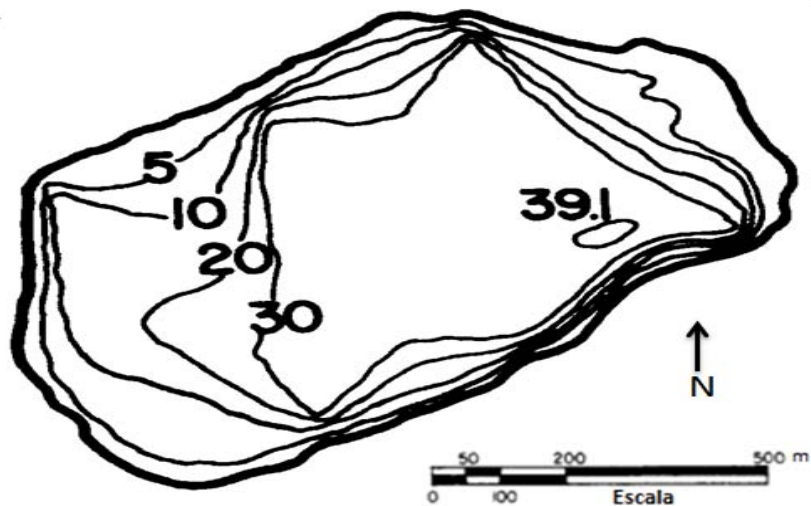


Fig. 4. Mapa batimétrico de Atexcac (tomado de Arredondo-Figueroa *et al.*, 1983)

6.- Material y método.

6.1.- Muestreo de campo.

De acuerdo con la batimetría del lago se ubicó el punto de mayor profundidad con el fin de establecer éste como el sitio de muestreo ya que en él quedaban representadas todas las profundidades del cuerpo de agua.

En el sitio de muestreo se registraron los siguientes datos:

- ✓ Fecha.
- ✓ Hora (inicio y termino de muestreo).
- ✓ temperatura ambiental.
- ✓ porcentaje de nubosidad.

De manera simultánea, se midió la visibilidad al disco de Secchi (VDS) y se calculó la profundidad eufótica como el producto de la media de la VDS por la constante de 3.5 (Margalef 1983). Posteriormente se realizaron lecturas de temperatura y oxígeno disuelto a lo largo de la columna de agua con ayuda de un oxímetro digital YSI modelo 57 (Ohio, USA), este registro se realizó en intervalos de diferente profundidad para ubicar la termoclina y la oxíclina, tomado con la ayuda de botella Van Dorn de 2.0 L de capacidad marca Wildco (Fig. 5). Estas mediciones permitieron obtener los perfiles verticales de temperatura y oxígeno a partir de los cuales se determinaron las profundidades de donde se obtuvieron las muestras mensuales.

De acuerdo con los perfiles verticales de temperatura y oxígeno se colectaron 5 muestras de agua como mínimo: la de superficie (hasta 5 m), zona eufótica, termoclina, oxíclina y fondo en la estación de muestreo (punto más profundo del lago). El número de estas dependió del comportamiento térmico del lago en el momento del muestreo durante un período de 12 meses. La toma de la muestras de agua se realizó mediante el empleo de la misma botella Van Dorn y se mantuvieron a una temperatura cercana a los 4°C en una hielera con ayuda de una cama de hielo con sal para su transporte y posterior análisis.



Fig. 5. Material de campo. A) Lancha, B) Oxímetro, C) Disco de Secchi.

6.2. - Muestreo bacteriano.

Para el análisis bacteriano se tomaron muestras de agua con la botella Van Dorn dependiendo del comportamiento térmico del lago y fueron depositadas en botellas de 125 ml con 6.125 ml de formol libre de bacterias (el cual se obtuvo mediante la filtración del formol a través de una membrana de $0.2 \mu\text{m}$). Estas muestras se mantuvieron en hielo hasta su preparación y conteo en el laboratorio. En el caso del PPA la preparación se realizó antes de 24 h y el del PPH en 15 días como máximo.

6.3. - Parámetros físico-químicos del agua.

Para la evaluación de los parámetros físico-químicos del agua de acuerdo con APHA (2001) se efectuaron determinaciones en campo (pH, conductividad y salinidad) así como de la concentración de oxígeno disuelto (método de Winkler, modificación de azida) para corroborar la eficiencia del oxímetro, alcalinidad (método de indicadores), dureza total y de calcio (método complejométrico).

✓ Oxígeno disuelto, método de Winkler

El método depende de la formación de un precipitado de hidróxido manganoso que absorbe el oxígeno disuelto en el agua, formando óxido mangánico bajo condiciones alcalinas. En esta forma el ion manganoso es oxidado por el oxígeno molecular para formar dióxido manganoso, generando así un precipitado color café. Una posterior acidificación con sulfúrico en presencia de yoduro disuelve el precipitado color café y produce condiciones ácidas para la oxidación del yodo a yoduro por la acción del óxido manganoso; se libera yodo en cantidades equivalentes al oxígeno disuelto en la muestra. El yodo liberado se titula con tiosulfato de sodio de concentración conocida, utilizando una solución de almidón como indicador para determinar el punto final del vire.

✓ Alcalinidad, método de indicadores.

Este método se basa en el manejo de pHs utilizando la fenolftaleína y el anaranjado de metilo como indicadores. Si las muestras se tornan rojizas al agregarles fenolftaleína (pH sobre 8.3) estas contienen cantidades considerables de iones carbonato y la valoración de la alcalinidad se realiza en dos etapas: la muestra es primeramente valorada con ácido sulfúrico hasta el punto de conversión de la fenolftaleína (vire rojizo a incoloro). Durante este paso los carbonatos se transforman en bicarbonatos y al punto de vire todos los carbonatos han sido valorados. La segunda etapa consiste en valorar la muestra, también con ácido sulfúrico, para determinar la alcalinidad total, utilizando anaranjado de metilo como indicador (pH sobre 4.5) hasta que todo el bicarbonato se convierta en bióxido de carbono y agua en el punto de conversión.

- ✓ Dureza total y de calcio, métodos Complejométrico.

La dureza total es la medida del calcio y el magnesio expresados como equivalentes de carbonato de calcio. Los iones de calcio y magnesio son valorados con EDTA para formar el complejo estable Ca^{++} -EDTA y Mg^{++} -EDTA; si una pequeña cantidad de eriocromo negro es agregada a una muestra de agua amortiguada a pH 10, se formará un complejo soluble color rojo vino con los iones de calcio y magnesio. En la valoración con EDTA el calcio y el magnesio se disociarán de sus respectivos complejos con eriocromo negro para formar complejos más estables con el EDTA. Cuando todo el calcio y el magnesio han reaccionado, el color de la solución se vuelve azul.

La murexida presenta un color púrpura oscuro que en presencia de calcio forma un complejo estable de color rojizo o rosa, observándose que al agregar EDTA en medio básico, el calcio se disocia de su complejo de murexida para formar un compuesto quelatado con la sal de EDTA que da una coloración purpura.

6.4. - Laboratorio

6.4.1. - Nutrientes

La composición química de un cuerpo de agua depende entre otros factores de su origen edáfico y geológico. De esta manera, el contenido de iones inorgánicos varía de acuerdo con su naturaleza y el equilibrio químico depende en gran medida de los iones dominantes. Los nutrimentos son los iones que los organismos requieren para la síntesis de estructuras o para el metabolismo. Las muestras recolectadas en campo se mantuvieron en refrigeración hasta su análisis químico de nutrientes (nitratos, nitritos, amonio, fosfatos y fósforo total) en laboratorio por métodos colorimétricos (APHA, 2001) utilizando un espectrofotómetro marca UNICO modelo UV2150 con precisión de absorbancia de ± 0.001 y transmitancia $\pm 0.1\%$.

➤ Nitratos, método del ácido fenoldisulfónico.

Este método tiene un principio colorimétrico, en el cual, el ácido fenoldisulfónico reacciona con el nitrato en ausencia de agua para formar un nitro-derivado que en medio alcalino es alterado ligeramente para producir un compuesto de color amarillo, la intensidad de color amarillo es proporcional a la concentración de nitrato presente en la muestra.

➤ Nitritos, método de ácido sulfanílico.

La técnica se basa en la reacción de Griess en la que el ion nitrito reacciona con la sulfanilamida a un pH ácido produciendo un compuesto "azo" que reacciona con el NNED (N-alfanaftiletilendiamina dihidrocloro) para formar un tinte rosa intenso a púrpura en función de la cantidad de nitrito presente en la muestra.

➤ Amonio, método de azul de indofenol (fenato).

Esta técnica se basa en la reacción del amonio con el fenol e hipoclorito en condiciones alcalinas, para formar un indofenol de color azul, utilizando nitroprusiato de sodio como catalizador, el color desarrollado es proporcional a la concentración de amonio en la muestra.

➤ Fosfatos, método del fosfomolibdato

Este método es para la determinación de fosfatos en solución. Las especies iónicas de fosfatos solubles presentes en una muestra de agua reaccionan con el heptamolibdato de amonio en un medio ácido para formar un complejo de color amarillo de ácido fosfomolibdico. El complejo se reduce a

azul de molibdeno que se incrementa en forma proporcional a la cantidad de ortofosfatos presentes en la muestra.

- Fósforo total, método del fosfomolibdato con digestión.

Las diferentes formas del fósforo son hidrolizadas a fosfatos por tratamiento con ácido, calentamiento y presión. La concentración de fosfatos es determinada por el método de fosfomolibdato.

6.5.- Bacterias.

La preparación de las muestras de bacterias de PPA y PPH se realizó con una torre de filtración una membrana de soporte y una membrana de policarbonato de 0.2 μm de diámetro de poro, acoplado a un sistema de vacío.

Para el caso del PPA las muestras fueron filtradas en membranas de policarbonato blancas inmediatamente después de llegar de campo (Fig. 6), las preparaciones se almacenaron en un congelador (-20°C) hasta el momento de su cuantificación con un microscopio de epifluorescencia (marca Leica) con un objetivo 100x apocromático y empleando un filtro Cy3 (cianina) que emite un haz de luz verde que permite observar sus pigmentos autofluorescentes ficoeritrina o ficocianina (Weisse 1993).

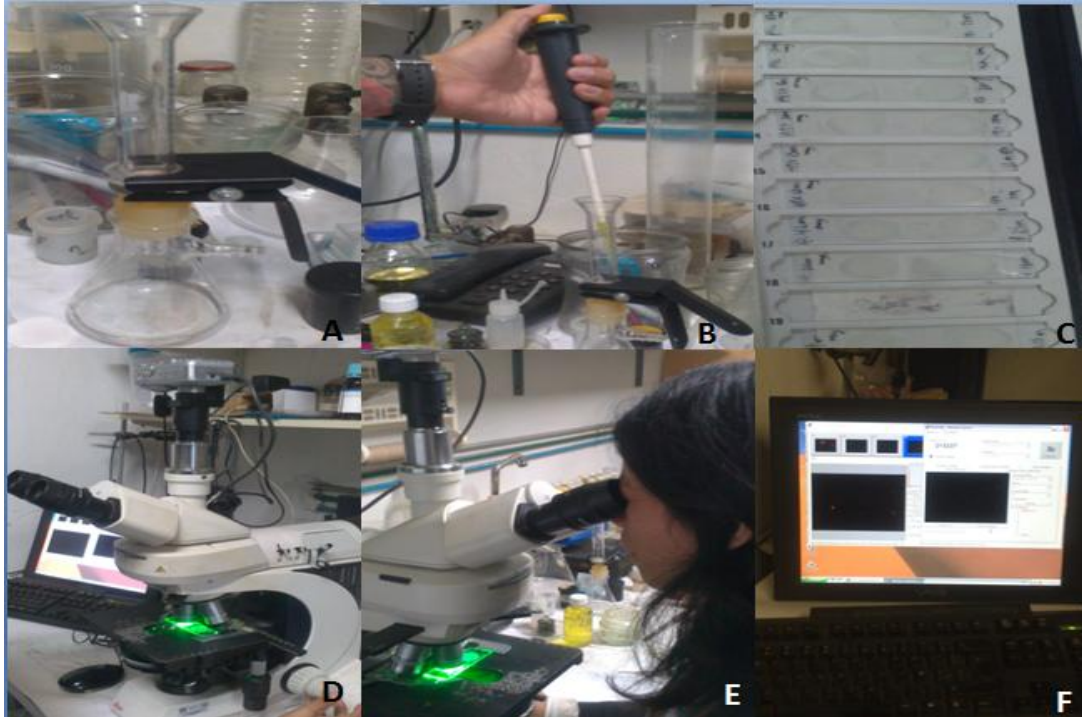


Fig. 6. Preparación de las muestras bacterianas A) Montaje de la torre de filtración con una membrana de soporte (papel filtro) y una membrana blanca de policarbonato de $0.22 \mu\text{m}$ de diámetro de poro, B) filtración de la muestra 10 ml, C) montaje de la membrana en un portaobjetos, D) observación a microscopio de epifluorescencia con haz de luz verde para PPA, E) conteo de bacterias, F) toma de fotografías.

En el caso del PPH se cuantificaron tiñendo su ADN con DAPI (4' 6-diamidino-2-fenilindol), sobre membranas negras de policarbonato con tamaño de poro de $0.22 \mu\text{m}$, y se contabilizaron las células teñidas con DAPI en excitación con luz UV, usando un microscopio de epifluorescencia marca Leica con un lente de inmersión 100x apocromático en campos seleccionados al azar hasta contar 400 bacterias (Porter y Feig 1980).

Para ambos casos se tomaron de 10 a 15 fotografías aproximadamente de cada profundidad para la estimación de las medidas morfométricas de las bacterias con una cámara digital (Canon, 4 MPix) con la ayuda del programa ZoomBrowser montada en el microscopio de epifluorescencia anotando la fecha de muestreo y el volumen utilizado.

7.- Gabinete

7.1.- Análisis de Imágenes y datos del plancton procarionte.

El análisis de imágenes se llevó a cabo mediante el uso del programa *ImageJ*, este permitió trabajar sobre las fotos tomadas limpiándolas, contándolas, midiéndolas además de tomar las dimensiones morfométricas (área, perímetro, Feret) (Fig. 7), así como el número de células presentes en la imagen. Las dimensiones obtenidas con ayuda del programa *ImageJ* fueron llevadas a una hoja de cálculo de Excel con macros los cuales permitieron calcular los parámetros bacterianos (longitud, ancho, volumen y contenido de carbono).

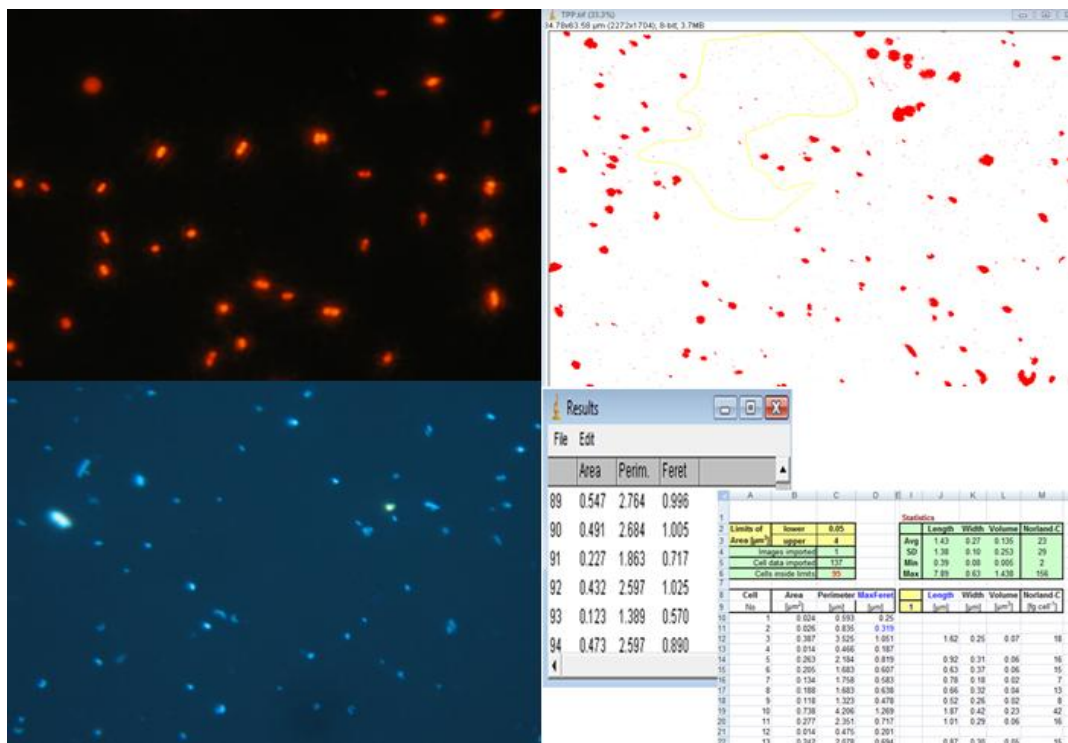


Fig. 7. Análisis de imágenes de PPA (células en naranja) y de PPH (células azules) con ayuda del programa *ImageJ*.

7.2.- Abundancia.

Las células fueron contadas en campos al azar, estos datos se transfirieron a una hoja de cálculo con la cual se estimó la densidad promedio, a partir del volumen filtrado y de una constante obtenida para un cuadro, línea o cuadrícula contada con base en el aumento del microscopio y la escala de la cuadrícula.

7.3.- Biomasa.

Para el cálculo de biomasa, abundancia y biovolumen, se realizó una base de datos la cual contenía ancho, largo, volumen celular, contenido de carbono y densidad permitiendo así calcular la biomasa y el biovolumen tanto para le PPA como para el PPH.

Para el contenido de carbono para el PPH se empleó la ecuación alométrica de Loferer-Krobbacher *et al.* (1998) citada en Posch *et al.* (2001):

$$CC= 218 \times V^{0.86}$$

Dónde:

CC= Contenido de carbono (fg C_{org} cél.⁻¹)

Para el contenido de carbono de PPA se usó un factor de corrección de Weisse y Kenter (1991):

$$CC= V \times 200$$

Dónde:

CC= Contenido de carbono (fg C_{org} cél.⁻¹)

V=Volumen celular (μm^3 cél.⁻¹)

La biomasa para ambos grupos fue calculada de acuerdo con:

$$\text{Biomasa} = (\text{densidad}) * (\text{contenido de carbono}).$$

7.4.- Análisis gráfico de los datos.

7.4.1.- Perfiles Verticales.

Se introdujeron en una hoja de cálculo (Excel) los datos de temperatura y oxígeno que fueron tomados mensualmente lo cual permitió establecer los períodos de mezcla y estratificación, dentro de esta última se localizaron la ubicación de la termoclina y por ende epilimnion e hipolimnion, oxíclina y las profundidades anóxicas.

7.4.2.- Diagramas espacio-temporal (SURFER).

Para analizar la variación espacio-temporal de las concentraciones de nutrimentos, contenido de carbono, abundancia y biomasa del PPA y PPH se utilizó el programa *Surfer 8* (Golden Software Incorporated, 2002) el cual permitió obtener gráficas tridimensionales de la variación de estos parámetros con respecto a la profundidad y a la variación mensual.

7.5.- Análisis estadístico.

Para las abundancias, contenido de carbono y biomasa por mes y por profundidad se realizaron análisis exploratorios de datos a través de diagramas de caja y bigotes múltiples con muesca (Salgado-Ugarte 2013). Se verificaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad, realizando transformaciones logarítmicas a los datos que lo requirieron. Posteriormente se realizó un análisis de varianza y pruebas de Tukey. Para verificar las relaciones funcionales entre los parámetros biológicos y limnológicos se realizaron correlaciones no paramétricas (Márquez 1991), debido a que varios de los parámetros físico-químicos no cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad todo esto con ayuda del programa STATGRAPHICS 5.

Para probar la normalidad de los datos se utilizó la gráfica de probabilidad normal evaluando los valores de kurtosis (medida de la forma) y skewness (oblicuidad-asimetría) los cuales deberían estar dentro del intervalo de -2 a +2. Y para la homocedasticidad se empleó la prueba de Levene. Para los datos que no cumplieron con estos supuestos se realizó una transformación para ajustar a la normalidad, resultando la logarítmica la más adecuada para la densidad del picoplancton. Una vez cumplidos los supuestos para aplicar la estadística paramétrica, se realizó a los datos de densidad un análisis de varianza de una vía. En caso de existir diferencias significativas con algunas de las medias muestrales se utilizó el análisis de rangos múltiples de Tukey para discernir entre cuales meses o estratos había diferencias. Para obtener las asociaciones entre los parámetros limnológicos de los cuales varios de ellos no se ajustaron a una distribución normal y los parámetros biológicos del plancton procarionte se realizó una prueba de correlación de rangos de Spearman (Márquez 1991).

8.- Resultados.

8.1.- Parámetros físico-químicos.

8.1.1.- Temperatura.

Durante el período de estudio de Agosto del 2012 a Julio del 2013, se pudo observar en el lago Atexcac un comportamiento de monomixis cálida, presentándose el período de mezcla en los meses de Diciembre de 2012 a Marzo de 2013, con temperaturas que oscilaban entre los 16.9°C en superficie y 15.8°C en el fondo, los meses restantes correspondieron al período de estratificación, que se divide en tres fases claramente delimitadas: estratificación temprana, bien establecida y tardía, entre estas se registró un fenómeno de dicotermia en los meses de Octubre y Mayo (Fig. 8).

✓ Estratificación temprana: Se presentó de los meses de Abril a Junio del 2013, donde la temperatura máxima se registró de 20.3°C en Mayo en la superficie y la mínima de 15.9°C en el fondo durante toda esta fase.

✓ Estratificación bien establecida: correspondió de los meses de Agosto a Septiembre del 2012, y Julio del 2013, en esta fase se registró la mayor temperatura del año de 21.8°C en el mes de Agosto y una mínima de 15.9°C en Julio.

✓ Estratificación tardía: correspondió a los meses de Octubre y Noviembre del 2012, durante esta fase la temperatura máxima registrada de 20.5°C en Octubre en la superficie y la mínima de 16.9°C Noviembre en el fondo (Fig. 8).

En cada una de estas fases la termoclina presentó una diferencia específica de temperatura por metro de profundidad, en su amplitud promedio y su ubicación en la columna de agua, como se describe a continuación:

1) Estratificación temprana: La termoclina se definió con una variación promedio de 0.37°C m⁻¹, con una amplitud promedio de 5 m y un intervalo de profundidad de 10 m a 14 m.

2) Estratificación bien establecida: La variación promedio fue de 0.61°Cm⁻¹, con una amplitud promedio de 13 m y un intervalo de profundidad de 15.6 a 18 m.

3) Estratificación tardía: Para esta fase se encontró una variación promedio de 0.29 °C m⁻¹, con una amplitud promedio de 7 m y un intervalo de profundidad de 22.5 m a 27.5 m.

Así durante la estratificación térmica la termoclina presentó una tendencia consecutiva a profundizarse con el tiempo (Fig. 9)

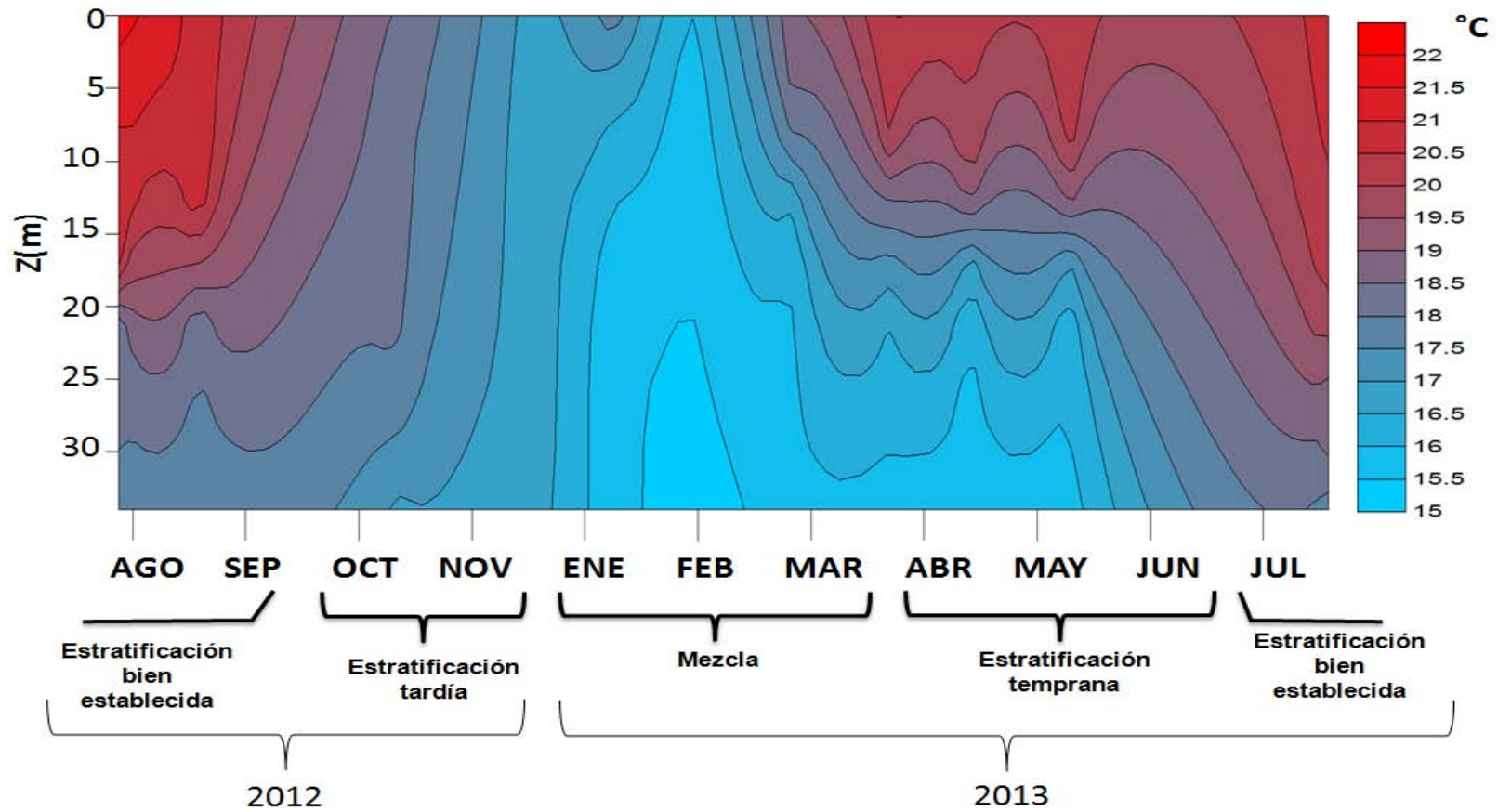


Fig. 8. Diagrama espacio-temporal de temperatura del ciclo correspondiente a Agosto de 2012 a Julio de 2013, del lago Atexcac.

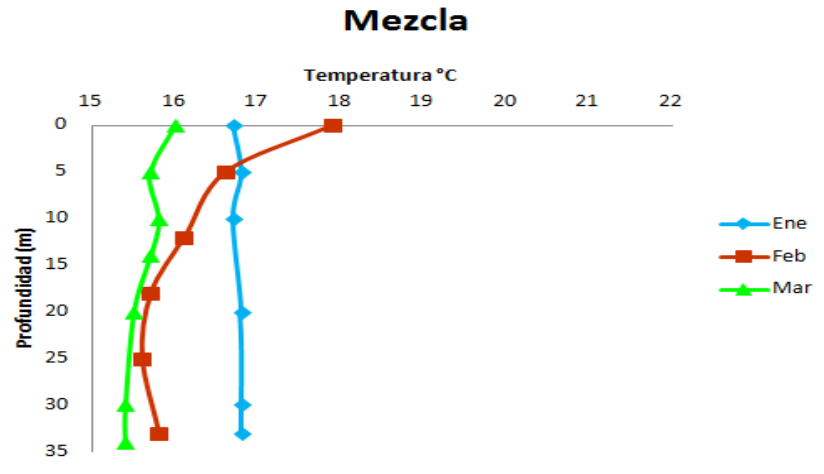
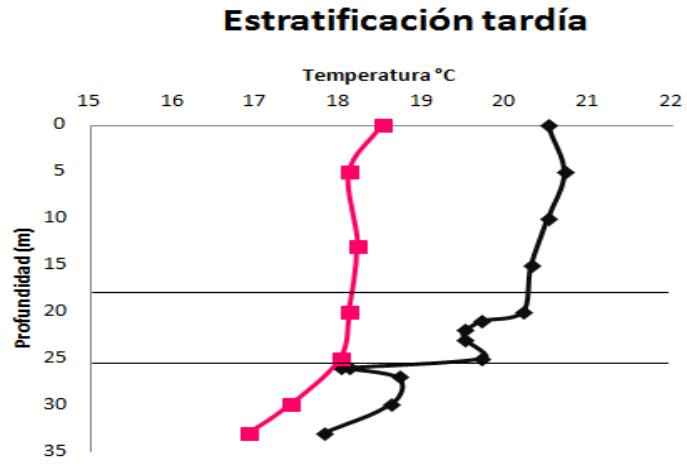
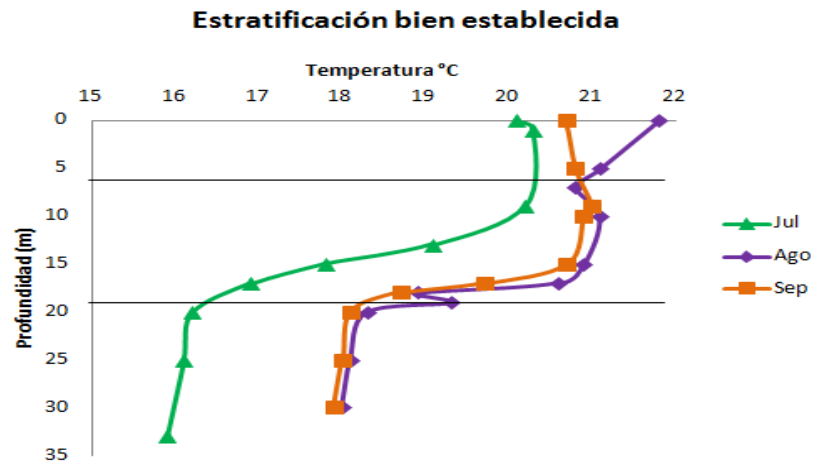
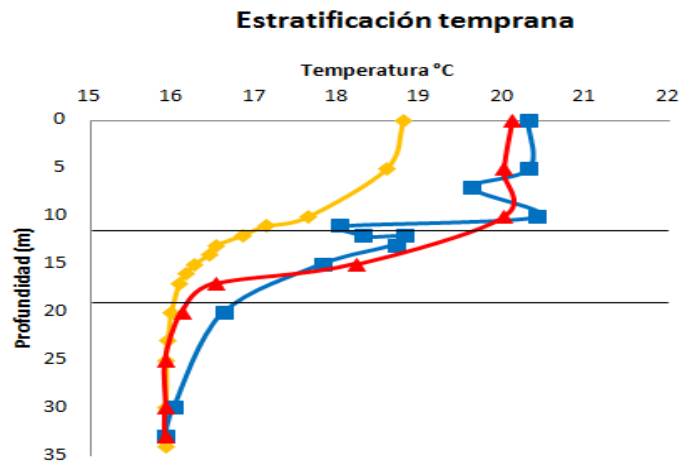


Fig. 9. Ubicación de la termoclina durante las fases de estratificación y el período de mezcla.

8.1.2. -Oxígeno Disuelto (O.D.).

En el lago Atexcac, durante el periodo de mezcla la concentración máxima de O.D. de 7.67 mg L^{-1} se registró en la superficie en Febrero y la mínima 3.79 mg L^{-1} en el mes de Enero hacia el fondo del sistema.

En la estratificación temprana la concentración máxima de O.D. de 8.06 mg L^{-1} se registró en el mes de Mayo en la superficie y la mínima de 0.2 mg L^{-1} en Junio hacia el fondo del sistema.

En la estratificación bien establecida, se observó una máxima concentración de O.D. de 8.15 mg L^{-1} en el mes de Julio en la termoclina a los 13 m de profundidad y condiciones anóxicas hacia el fondo en Agosto y Septiembre a partir de los 25 metros de profundidad (Fig. 10)

Para la estratificación tardía la concentración máxima de 7.05 mg L^{-1} se registró en Octubre y la mínima de 0.2 mg L^{-1} en Noviembre (Figs. 10 y 11).

En cada una de estas fases la oxíclina presentó una variación específica de concentración por metro de profundidad, en su amplitud promedio y su ubicación en la columna de agua, como se describe a continuación:

✓ Estratificación temprana: la oxíclina se definió con una variación promedio de 0.55 mg m^{-1} , con una amplitud promedio de 9 m, y un intervalo de profundidad de 15.3 m a 22 m.

✓ Estratificación bien establecida: la variación promedio fue de 0.71 mg m^{-1} , con una amplitud de 14 m y un intervalo de profundidad de 18 m a 21 m.

✓ Estratificación tardía: Para esta fase se encontró una variación promedio de 0.86 mg m^{-1} , con una amplitud de 5 m y un intervalo de profundidad de 25 m a 28.5 m.

Así durante la estratificación la oxícula presentó una tendencia consecutiva a profundizarse a lo largo del tiempo, así como la termoclina.

Durante el estudio se observó la presencia constante de oxígeno disuelto para las capas superficiales durante la estratificación y hacia el fondo se encontraron condiciones de anoxia, conforme se acercaba el período de mezcla se observó un aumento gradual en la concentración hacia el fondo (Fig. 11).

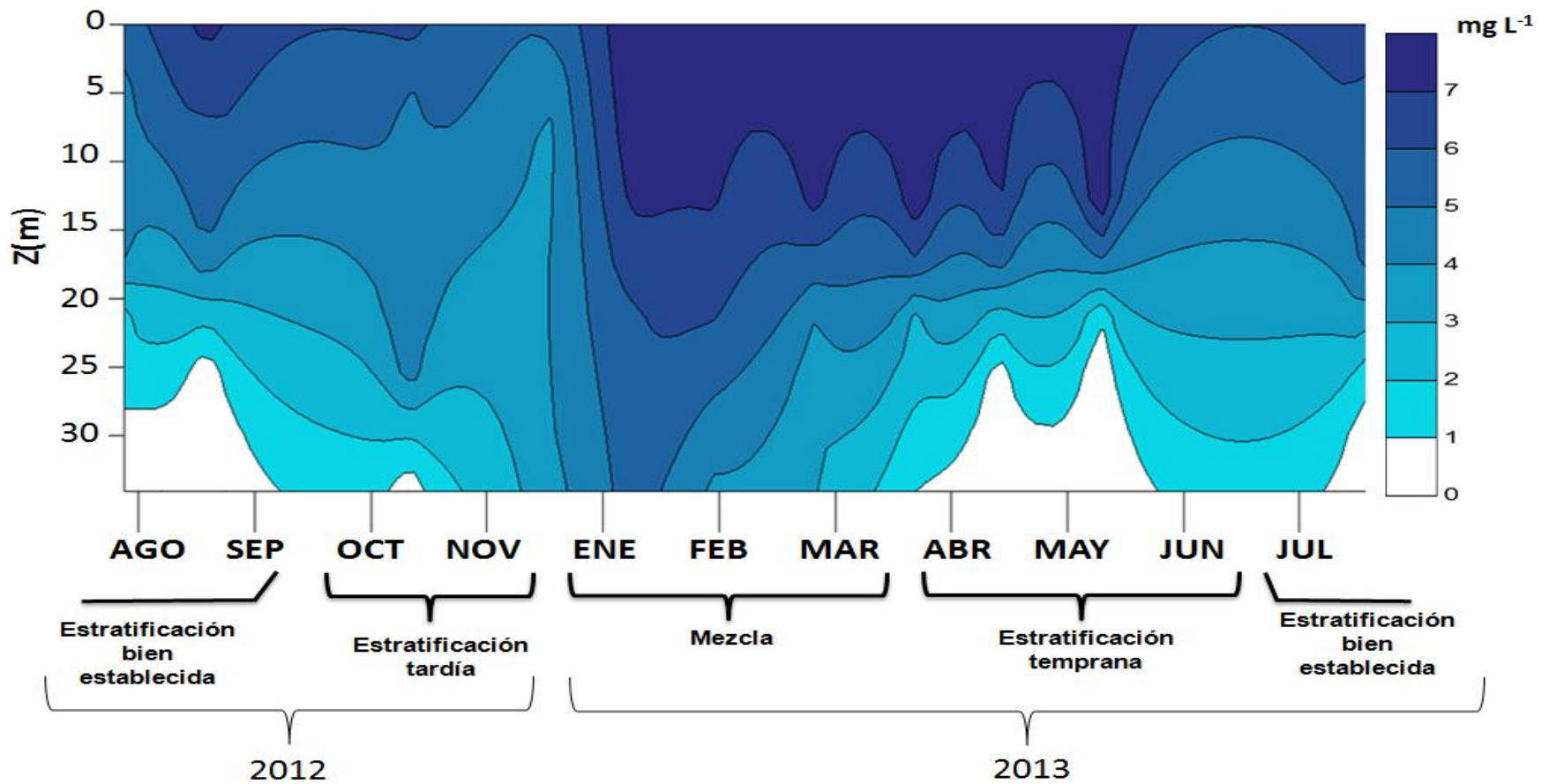


Fig. 10. Diagrama espacio temporal de isopletas de oxígeno disuelto para el período de Agosto de 2012 a Julio de 2013 del Lago Atexcac.

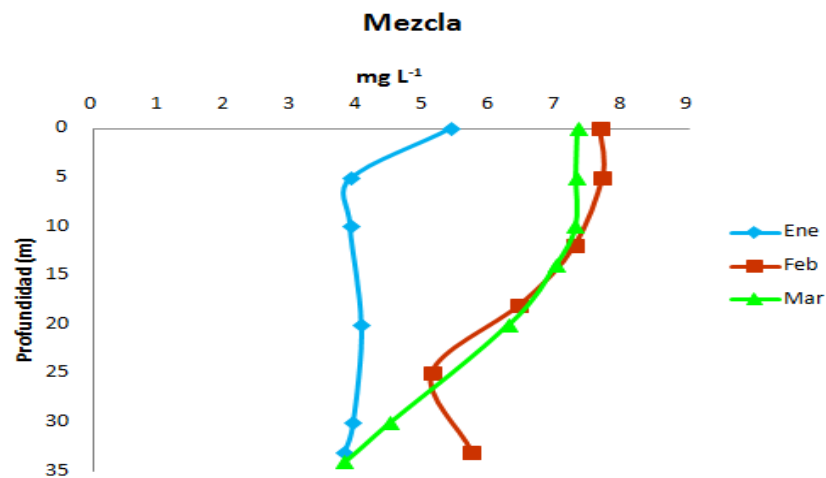
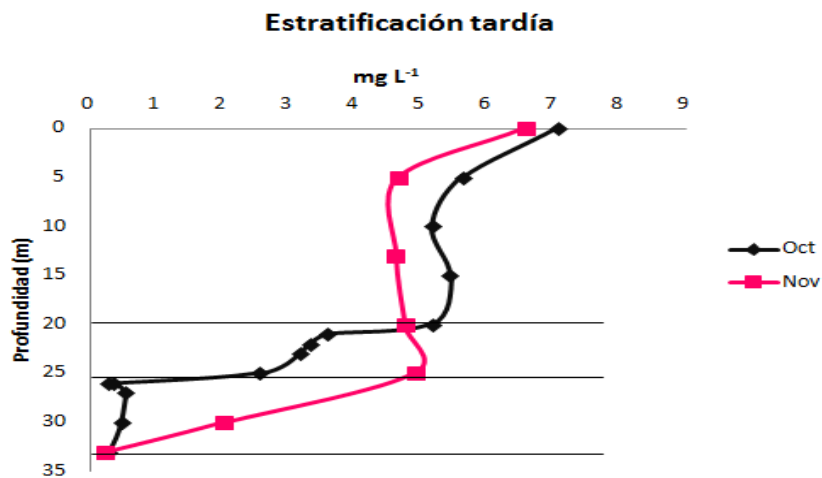
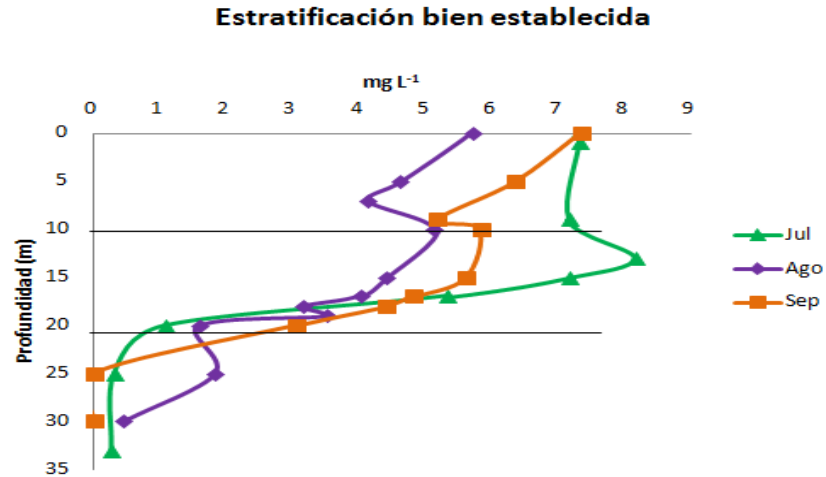
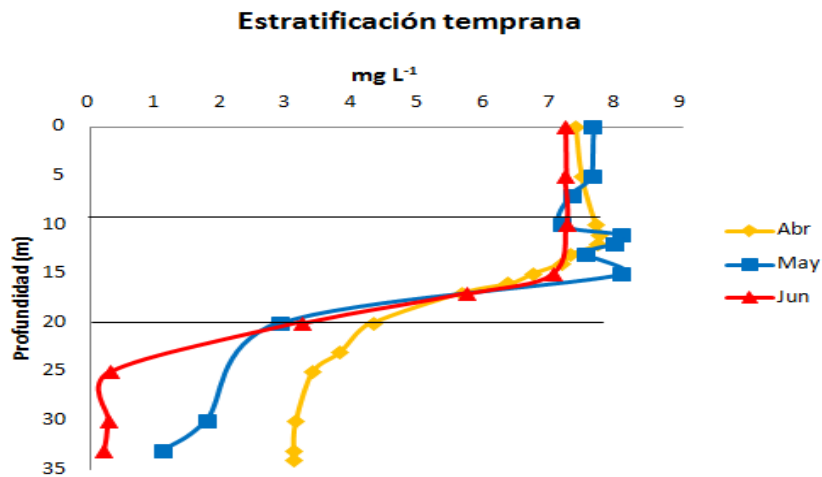


Fig. 11. Perfiles verticales de oxígeno disuelto por período y ubicación de la oxícula.

8.1.3.- Profundidad eufótica.

La penetración de la luz sirve de base para dividir la columna de agua en dos zonas: la zona eufótica, que es la región donde la luz penetra y por lo tanto donde se llevan a cabo los procesos anabólicos como la fotosíntesis, y la afótica, en donde la luz no penetra y por lo tanto la respiración es mayor que la fotosíntesis, y prevalecen los procesos catabólicos (Wetzel 2001). Durante el período de mezcla la profundidad eufótica fue mayor con 20.19 m en el mes de Enero y la menor fue de 7.4 m durante la estratificación bien establecida en el mes de Agosto (Fig.12), esto debido a los distintos florecimientos tanto de *Nodularia spumigena cf.* como de cianobacterias que afectan la penetración de la luz y que están relacionadas con las etapas hidrodinámicas del lago.

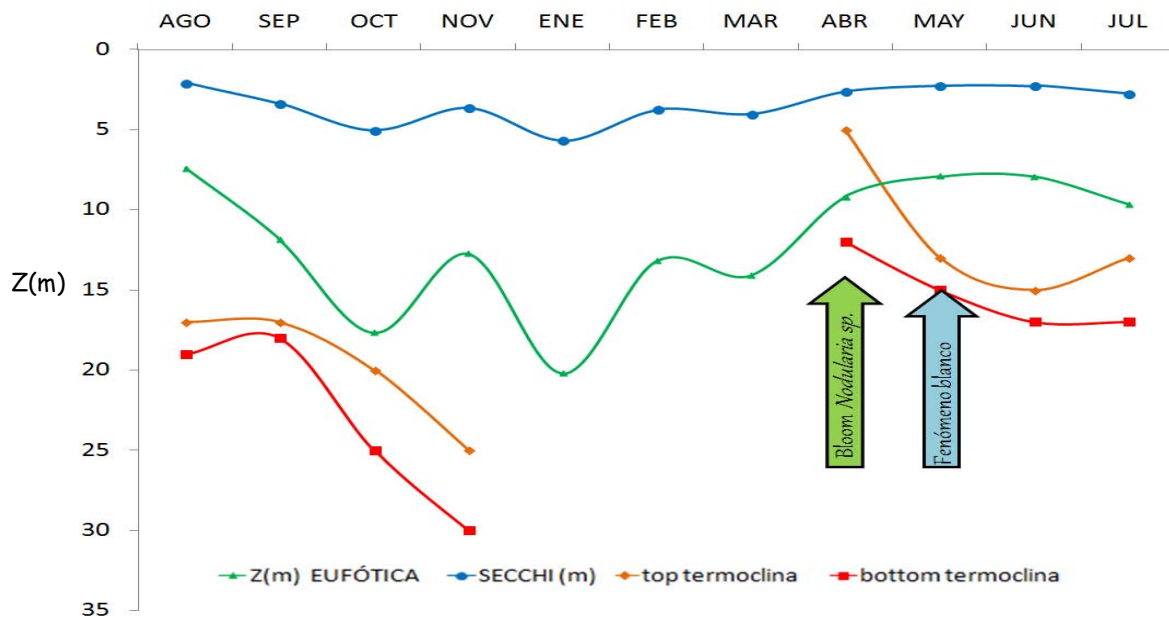


Fig. 12. Promedio de visibilidad al disco de Secchi (m) y profundidad eufótica (m), a lo largo de un ciclo anual y límites de la termoclina durante la estratificación térmica en el lago Atexcac. (Se señalan los meses en donde se presentó el florecimiento de *Nodularia spumigena cf.* y el fenómeno de emblanquecimiento).

8.1.4.- pH y Alcalinidad.

Durante los meses de muestreo, el pH no presentó variación espacial a lo largo de la columna de agua sin embargo, mostró fluctuaciones temporales. En los meses de Septiembre y Abril se registraron los valores máximos de 9.31 y de 9.13 respectivamente. En la estratificación tardía y en parte de la mezcla (con el menor valor registrado de pH 8.13 en el mes de Febrero) mostró una tendencia a disminuir este parámetro consecutivamente. Posteriormente, se incrementó hasta un máximo de 9.13 al inicio de la estratificación temprana, para finalmente disminuir hasta el mes de Julio. De acuerdo con los valores de pH promedio de 8.75 ± 0.33 , el cuerpo de agua es alcalino, con predominancia de bicarbonatos sobre los carbonatos de acuerdo con el sistema de amortiguamiento de carbono en el agua, destacan los meses de Septiembre de 2012, Marzo y Abril de 2013 donde se incrementó el pH con valores entre 8.95 y 9.3 (Fig. 13).

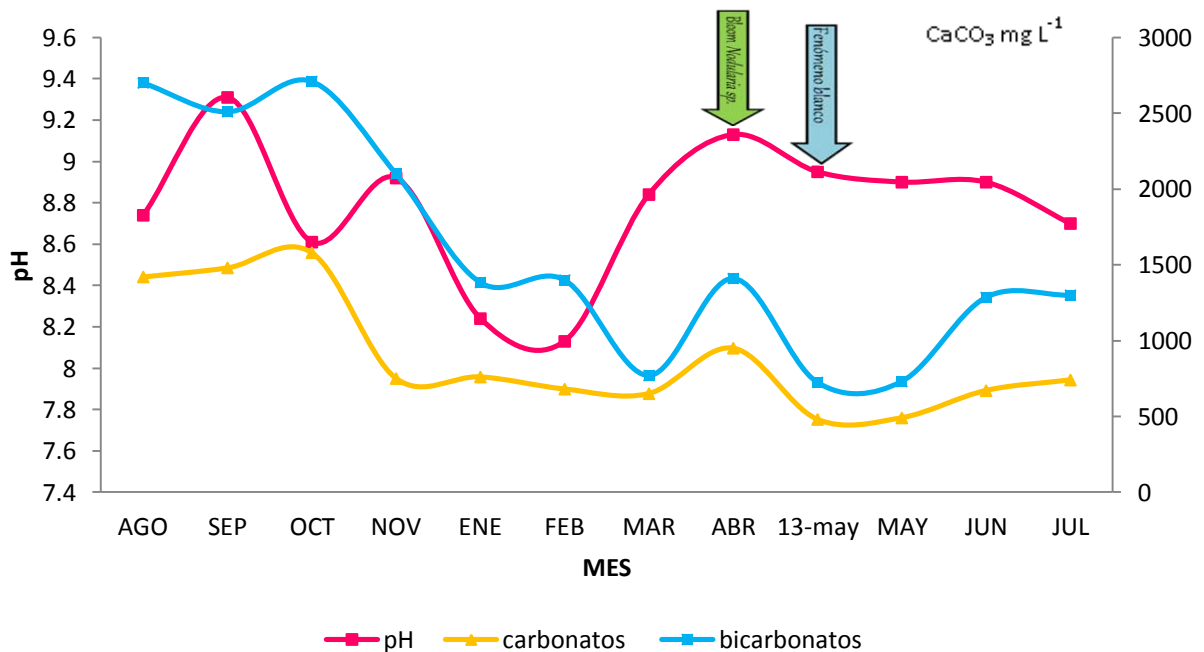


Fig. 13. Variación promedio anual de pH, carbonatos y bicarbonatos en el lago Atexcac. (Se muestra 13-may que corresponde con la fecha en donde se presentó el fenómeno de emblanquecimiento).

8.1.5.- Salinidad y Conductividad.

En el caso de la salinidad y la conductividad, se observó una variación mínima entre las fases del período de estratificación y la mezcla, donde las mayores concentraciones de ambos parámetros se registraron en el período de estratificación temprana (Cuadros 1 y 2).

Cuadro 1. Promedio de salinidad anual por etapa.

Salinidad $g L^{-1}$			
Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
5.36 ± 0.8	6.55 ± 0.27	5.29 ± 0.31	6.08 ± 0.10

Cuadro 2. Promedio de conductividad anual por etapa.

Conductividad $mS cm^{-1}$			
Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
10.66 ± 1.63	12.16 ± 0.21	10.53 ± 0.64	12.10 ± 0.18

8.2.- Nutrientes.

8.2.1.- Nitratos (NO_3^-).

Las concentraciones promedio de nitratos fueron máximas durante la mezcla y la estratificación temprana, disminuyendo consecutivamente en la estratificación bien establecida y tardía (Cuadro 3).

Cuadro 3. Concentración media y desviación estándar de nitratos durante el periodo de estudio en el lago Atexcac.

Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
0.22±0.080 mg L ⁻¹	0.25±0.13 mg L ⁻¹	0.14±0.083 mg L ⁻¹	0.10±0.10 mg L ⁻¹

De acuerdo con el diagrama espacio temporal para los nitratos se observa que durante la mezcla las concentraciones se incrementan con pequeñas diferencias en la columna de agua en comparación con el período de estratificación.

Para la estratificación temprana se registran concentraciones máximas hacia la termoclina de 0.56 y 0.65 mg L⁻¹ para Abril y Mayo respectivamente. Durante la estratificación tardía se observa una tendencia a la homogenización de este nutriente, con concentraciones prácticamente nulas (Fig.14).

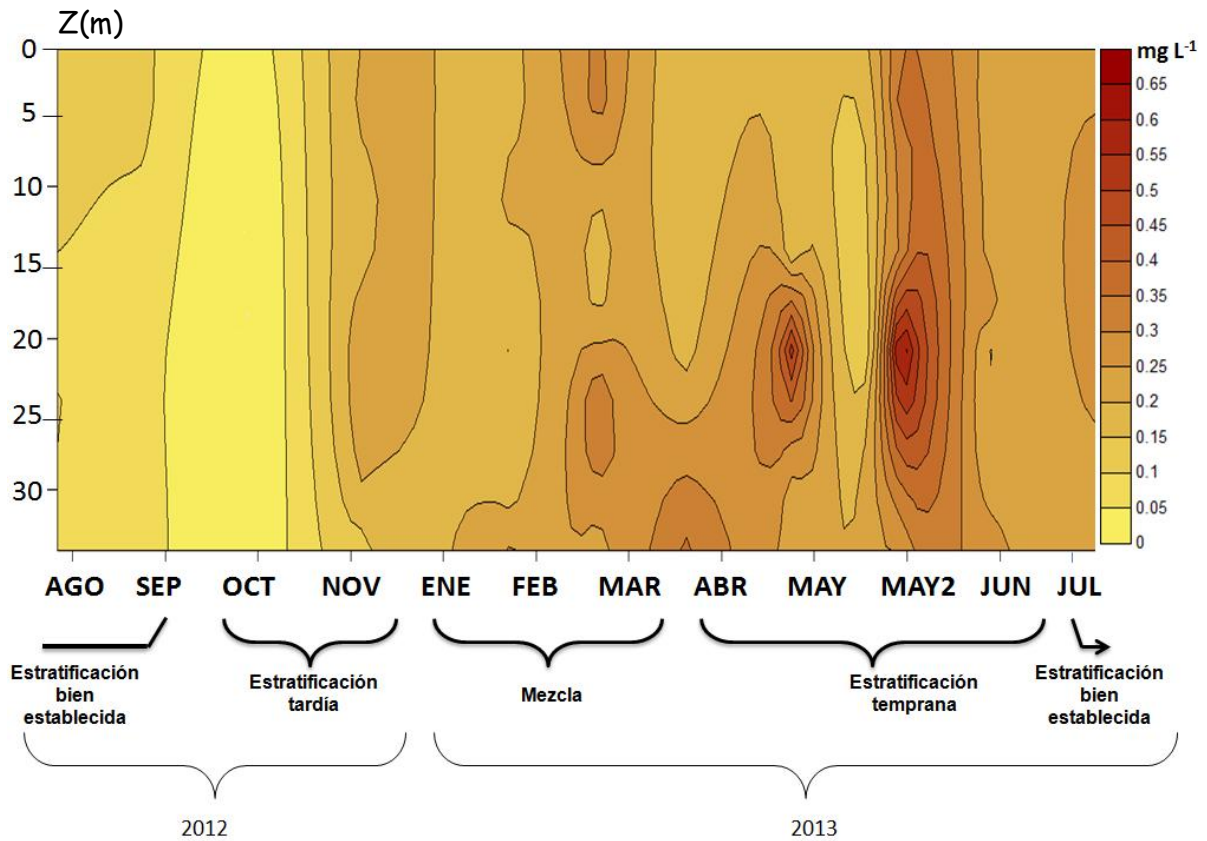


Fig. 14. Diagrama espacio temporal de Nitratos del lago Atexcac.

8.2.2.- Nitritos (NO_2^-).

Para los nitritos las concentraciones anuales fluctuaron entre 0.042 mg L^{-1} y 0.218 mg L^{-1} con una disminución consecutiva durante el período de mezcla y las fases de la estratificación térmica (Cuadro 4).

Cuadro 4. Concentración media y desviación estándar de nitritos durante el periodo de estudio en el lago Atexcac.

Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
$0.143 \pm 0.050 \text{ mg L}^{-1}$	$0.119 \pm 0.09 \text{ mg L}^{-1}$	$0.074 \pm 0.04 \text{ mg L}^{-1}$	$0.085 \pm 0.052 \text{ mg L}^{-1}$

Durante el período de estudio las mayores concentraciones reportadas fueron en los meses de Abril y Mayo con 0.32 mg L^{-1} y 0.38 mg L^{-1} respectivamente en la termoclina durante la estratificación temprana, para los meses restantes la concentración en la columna de agua se mantuvo prácticamente constante a lo largo del estudio con una concentración promedio de 0.108 mg L^{-1} (Fig.15).

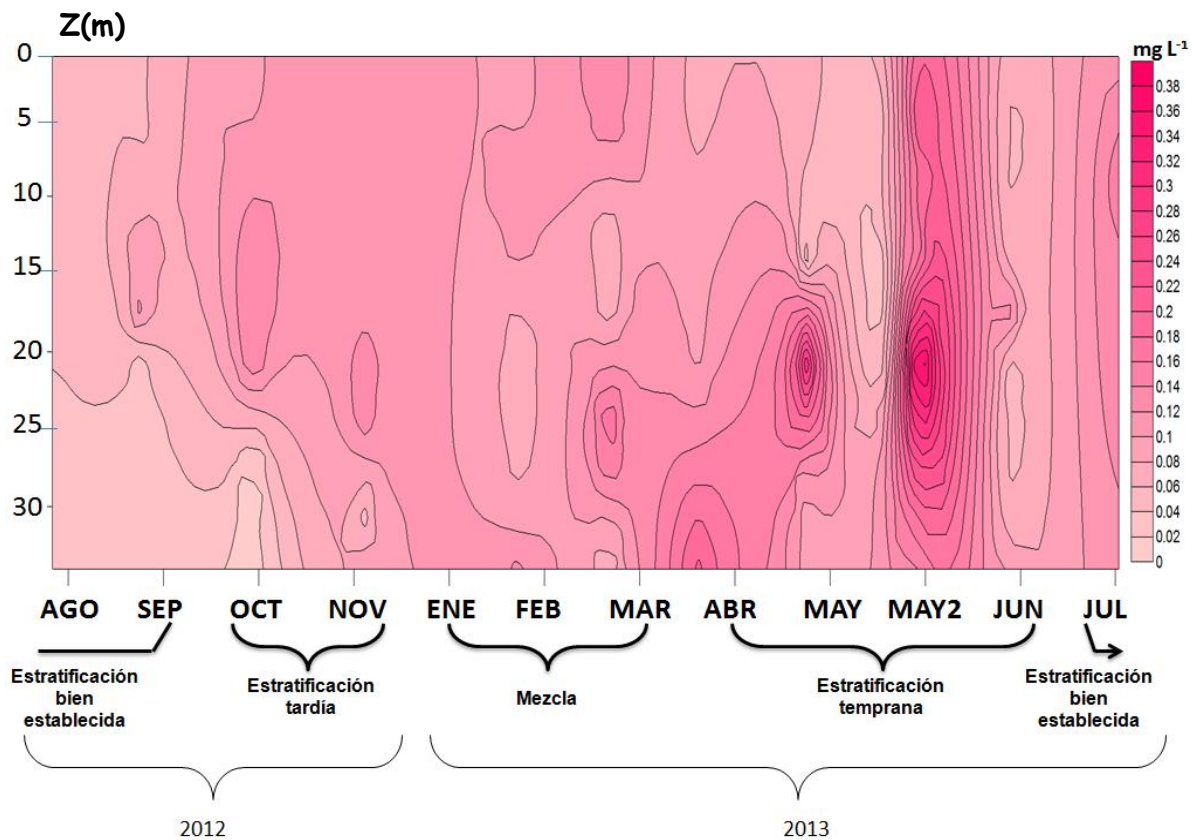


Fig. 15. Diagrama espacio temporal de Nitritos.

8.2.3.- Amonio (NH₄⁺).

En el caso de amonio, las concentraciones promedio fueron para el período de mezcla y estratificación tardía más bajas que las fases temprana y bien establecida de la estratificación (Cuadro 5).

Cuadro 5. Concentración media y desviación estándar de Amonio durante el período de estudio en el lago Atexcac.

Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
0.036±0.02 mg L ⁻¹	0.047±0.026mg L ⁻¹	0.047±0.019 mg L ⁻¹	0.034±0.018 mg L ⁻¹

Durante el período de estudio las mayores concentraciones reportadas fueron registradas hacia el fondo en los meses de Agosto y Septiembre durante la estratificación bien establecida, con concentraciones entre 0.06 mg L⁻¹ y 0.09 mg L⁻¹ respectivamente y en el mes de Junio durante la estratificación temprana, fue donde se observaron dos máximos de concentración uno a los 10 m con 0.10 mg L⁻¹ y el otro en el fondo con 0.09 mg L⁻¹ repitiéndose este patrón a finales del período de mezcla aunque con concentraciones menores (Fig.16).

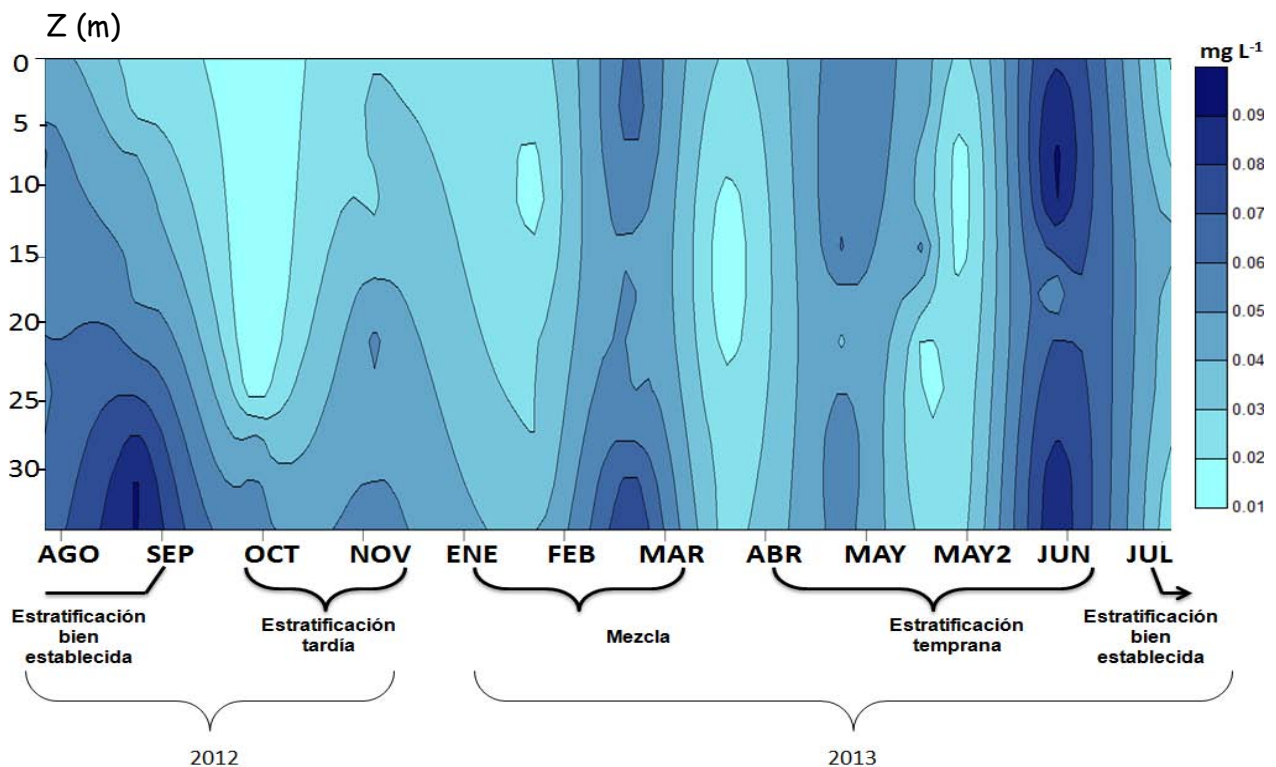


Fig. 16. Diagrama espacio temporal de Amonio del lago Atexcac.

8.2.4.- Fósforo Soluble Reactivo (FSR) (PO_4^{3-}).

En el caso de fósforo soluble reactivo (FSR), las concentraciones promedio menores se encontraron en el período de mezcla y en la estratificación bien establecida, por otro lado se cuantificó más del doble de concentración en la estratificación temprana y el cuádruple para la estratificación tardía con respecto a las dos primeras (Cuadro 6).

Cuadro 6. Concentración media y desviación estándar de FSR durante el período de estudio en el lago Atexcac.

Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
$0.024 \pm 0.008 \text{ mg L}^{-1}$	$0.056 \pm 0.032 \text{ mg L}^{-1}$	$0.028 \pm 0.011 \text{ mg L}^{-1}$	$0.085 \pm 0.123 \text{ mg L}^{-1}$

Las mayores concentraciones de FSR registradas fueron en el mes de Octubre a principios de la estratificación tardía, siendo la mayor concentración de 0.134 mg L^{-1} en la termoclina. Además se encontró una clara homogenización en la concentración de este nutriente durante la mezcla a lo largo de la columna de agua sin exceder los 0.1 mg L^{-1} . Durante la estratificación temprana las concentraciones se incrementan en bajas concentraciones en la columna de agua (Fig. 17).

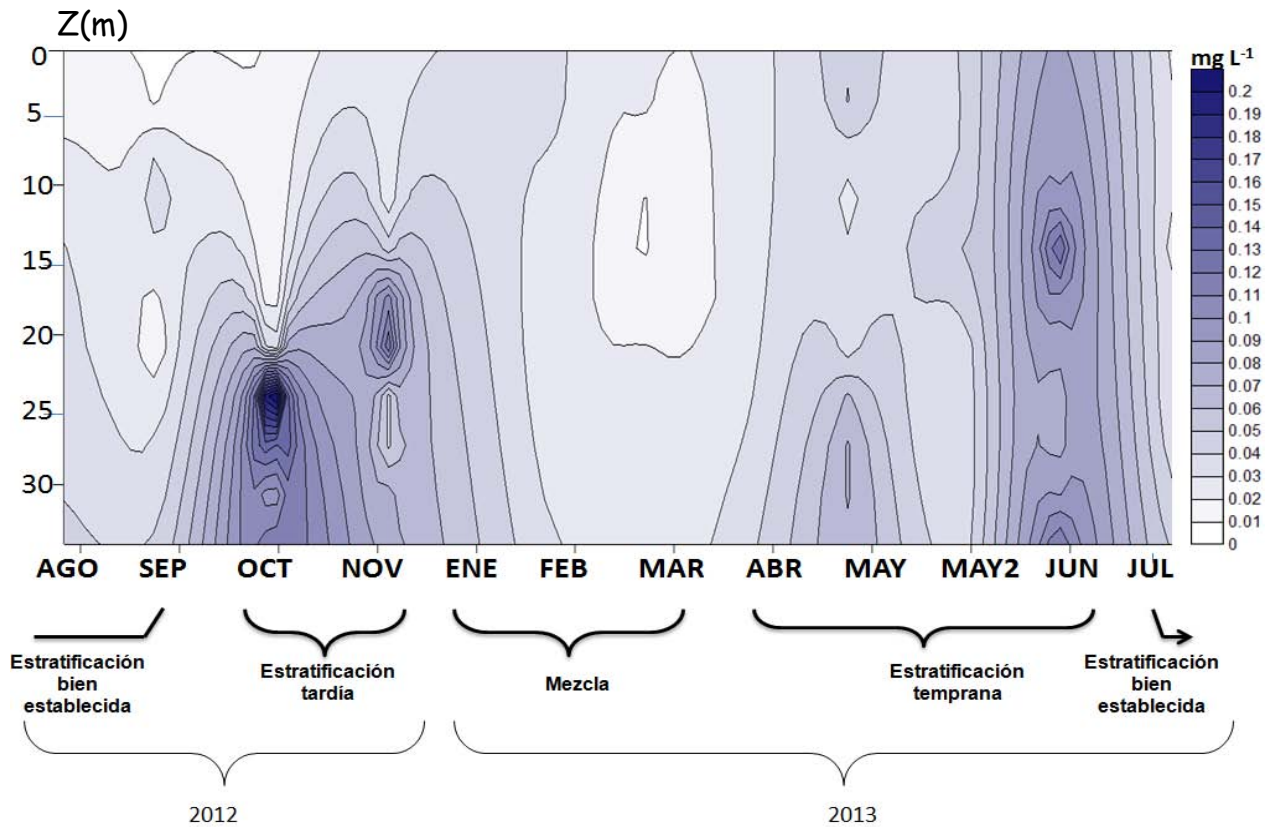


Fig. 17. Diagrama espacio temporal de FSR del lago Atexcac.

8.2.5.- Fósforo Total.

Para el caso de fósforo total se observa que durante el período de mezcla la concentración fue menor que para el período de estratificación y sus respectivas fases, mientras que la mayor concentración se registró durante la estratificación tardía (Cuadro 7).

Cuadro 7. Concentración media y desviación estándar de Fósforo Total durante el período de estudio en el lago Atexcac.

Mezcla	Estratificación		
	Temprana	Bien establecida	Tardía
0.047±0.032 mg L ⁻¹	0.105±0.069 mg L ⁻¹	0.101±0.068 mg L ⁻¹	0.166±0.160 mg L ⁻¹

Para el caso de fósforo total se encontró un patrón similar al de FSR donde la máxima concentración fue de 0.44 mg L^{-1} coincidiendo nuevamente con la ubicación de la termoclina y hacia el fondo del sistema. Durante la mezcla, la concentración disminuye a lo largo de toda la columna de agua para posteriormente aumentar a finales de la estratificación temprana con pequeñas variaciones en la columna (Fig. 18).

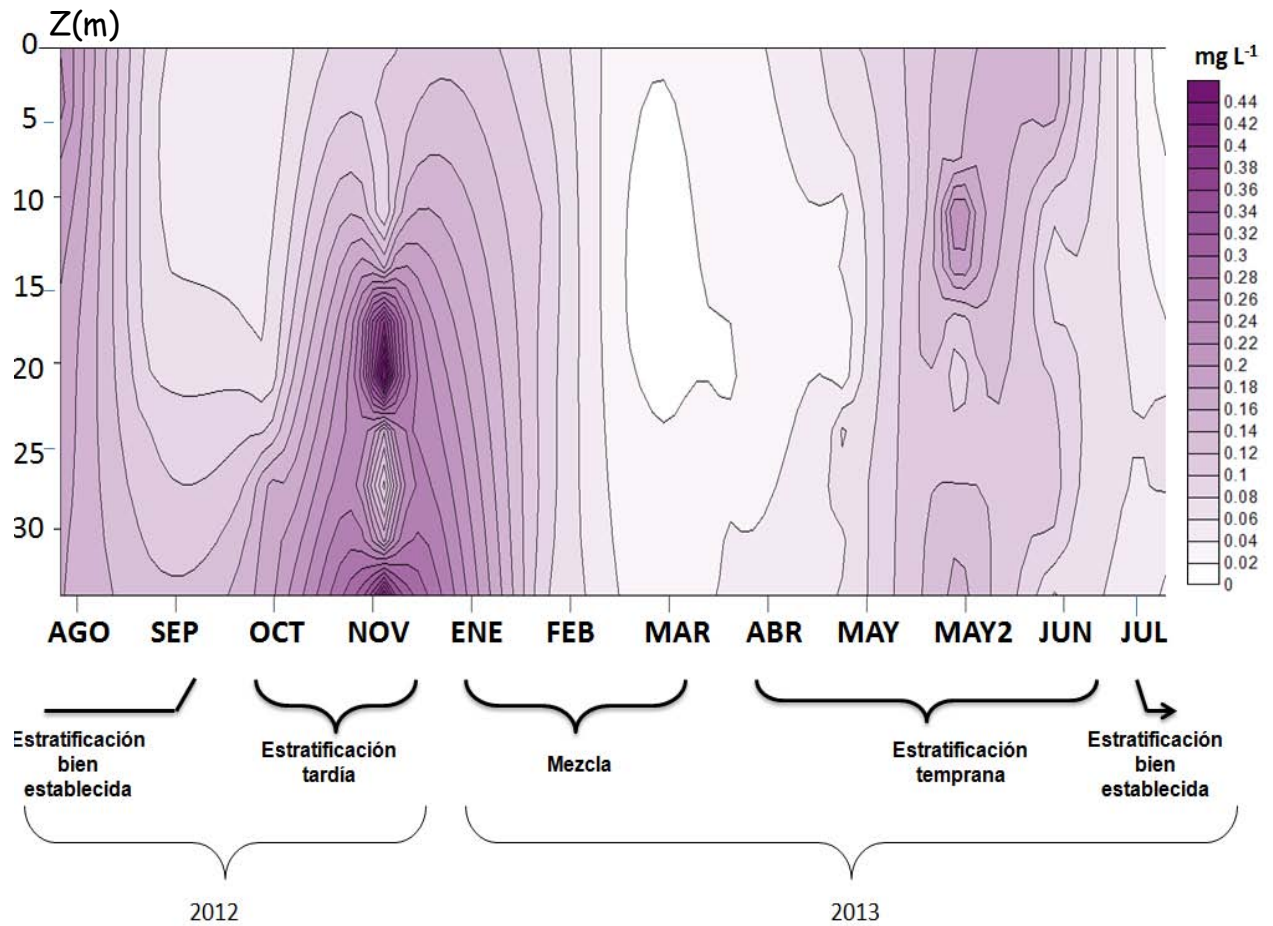


Fig. 18. Diagrama espacio temporal de Fósforo Total del lago Atexcac.

8.3.- Bacterias.

8.3.1.- Densidad PPA.

En el período de mezcla la densidad del PPA tendió a ser homogénea en la columna de agua, con una densidad máxima de 1.1×10^6 cél. L^{-1} en el mes de Enero (Fig. 19). Durante gran parte de la estratificación se registró una mayor densidad de PPA e el epilimnion y en el metalimnion con respecto al hipolimnion. La máxima concentración de este grupo fue de 0.6×10^6 cél. L^{-1} que se presentó en el epilimnion para el mes de Mayo coincidiendo con el fenómeno de emblanquecimiento en el lago. Mientras para los meses de Noviembre y Julio la mayor densidad de PPA se registró para el metalimnion.

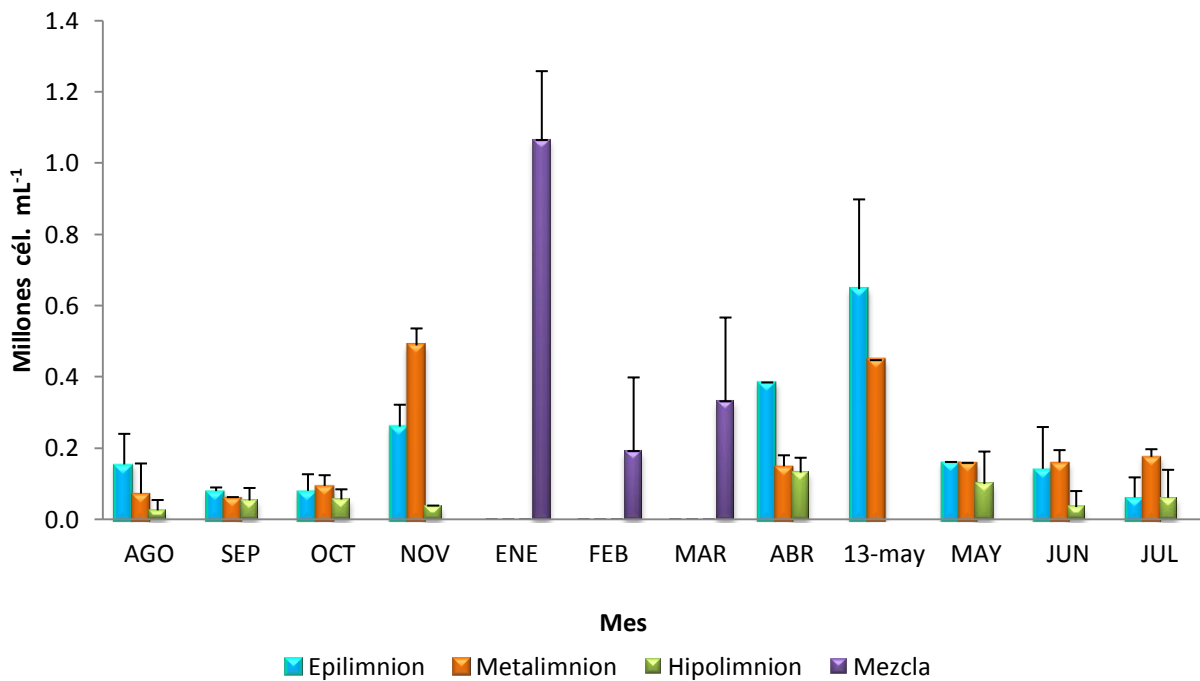


Fig. 19. Variación anual de la densidad del plancton procarionte autotrófico (PPA) en el lago Atexcac (2012-2013).

Así para la densidad del PPA en el mes de Enero se presentó diferencia significativa con respecto a los otros dos meses de mezcla de acuerdo con el análisis de cajas múltiples con muesca ($P \sim 0.05$). En la estratificación temprana únicamente se observó diferencia significativa ($P < 0.05$) en el mes de Mayo durante el fenómeno blanco. Mientras para los meses de la estratificación bien establecida no se observaron diferencias significativas ($P > 0.05$). Para la estratificación tardía también se encontraron diferencias significativas (Fig. 20).

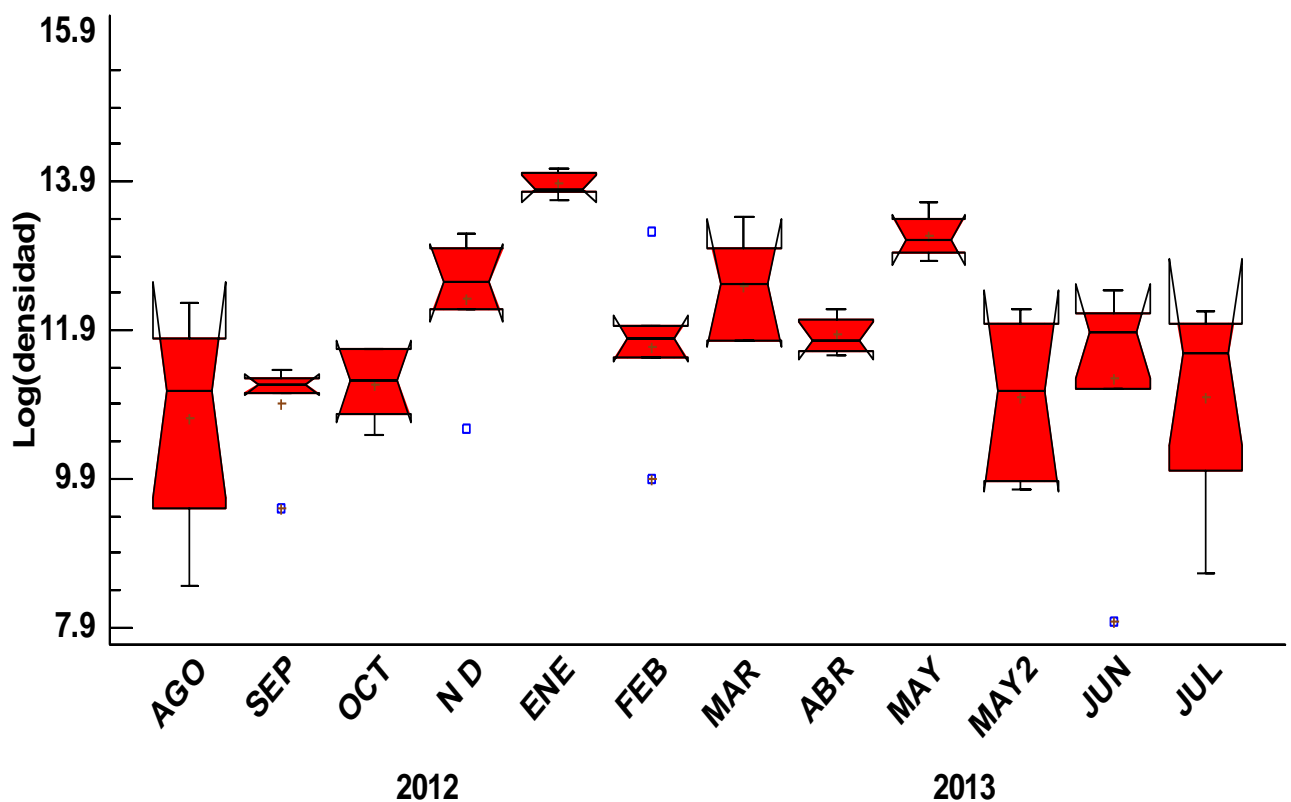


Fig. 20. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la densidad de PPA.

Las diferencias significativas ($P < 0.05$) registradas con el análisis de cajas múltiples (Fig. 18) concuerdan en general con las encontradas con el análisis de varianza

$F_{(11,56)}=4.97$, $P<0.001$). El mes de Enero fue el que mostró las mayores diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey ($P<0.05$) con los meses restantes de la mezcla, así como con algunos meses de la estratificación para sus diferentes fases hidrodinámicas. También destaca que algunos meses de la estratificación temprana difirieron con la estratificación bien establecida (Cuadro 8).

Cuadro 8. Resumen del análisis de Tukey para la densidad del PPA durante un ciclo anual, las diferencias significativas (P) registradas entre los meses se marcan con un X.

Mes	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	Mayo	Mayo 2	Jun.	Jul.
Ago.				X	X		X	X	X			
Sep.				X	X		X		X			
Oct.					X		X		X			
Nov.					X					X		X
Ene.						X	X	X		X	X	X
Feb.									X			
Mar.										X	X	X
Abr.												
Mayo										X	X	X
Mayo 2												
Jun.												
Jul.												
	Estratificación bien establecida		Estratificación tardía		Mezcla			Estratificación temprana				Estratificación bien establecida

Entre estratos también se encontraron diferencias significativas $F_{(3,64)}=11.87$ $P<0.01$. Siendo el hipolimnion el que presentó diferencias con respecto al epilimnion y el metalimnion, junto con el período de mezcla (Tukey $P<0.05$). Además la mezcla sólo mostró diferencias con el epilimnión.

8.3.2.- Densidad PPH.

Al igual que en el PPA, el PPH mostró una mayor abundancia durante el período de mezcla, aunque la densidad máxima observada fue de 1.8×10^6 cél. mL⁻¹ que correspondió al mes de Febrero. Para la estratificación temprana durante Abril y Junio las densidades fueron equivalentes para el epilimnión y metalimnión, con una disminución en el hipolimnion. En el mes de Mayo el estrato que presentó una densidad mayor fue el epilimnión 1.27×10^6 cél. mL⁻¹. Durante el período de estratificación bien establecida y tardía se observó una tendencia general a disminuir la densidad con respecto a la profundidad, con excepción del mes de Julio donde ésta fue mayor en el metalimnión (Fig. 21).

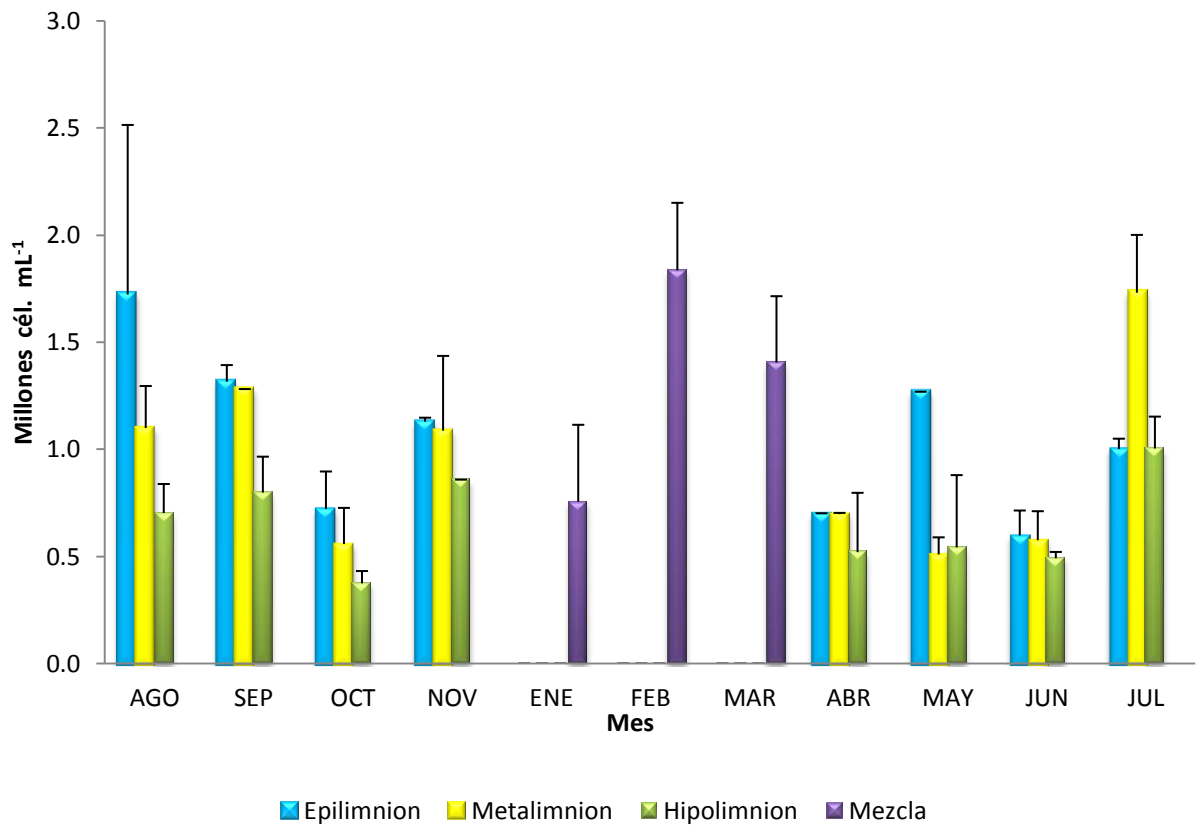


Fig. 21. Variación anual de densidad de PPH.

Para la densidad del PPH entre los meses del período de mezcla se encontraron diferencias significativas de acuerdo al análisis de cajas múltiples con muesca ($P > 0.05$). Mientras para la estratificación temprana y bien establecida no se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$). En los meses correspondientes a la estratificación tardía también se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$) (Fig. 22).

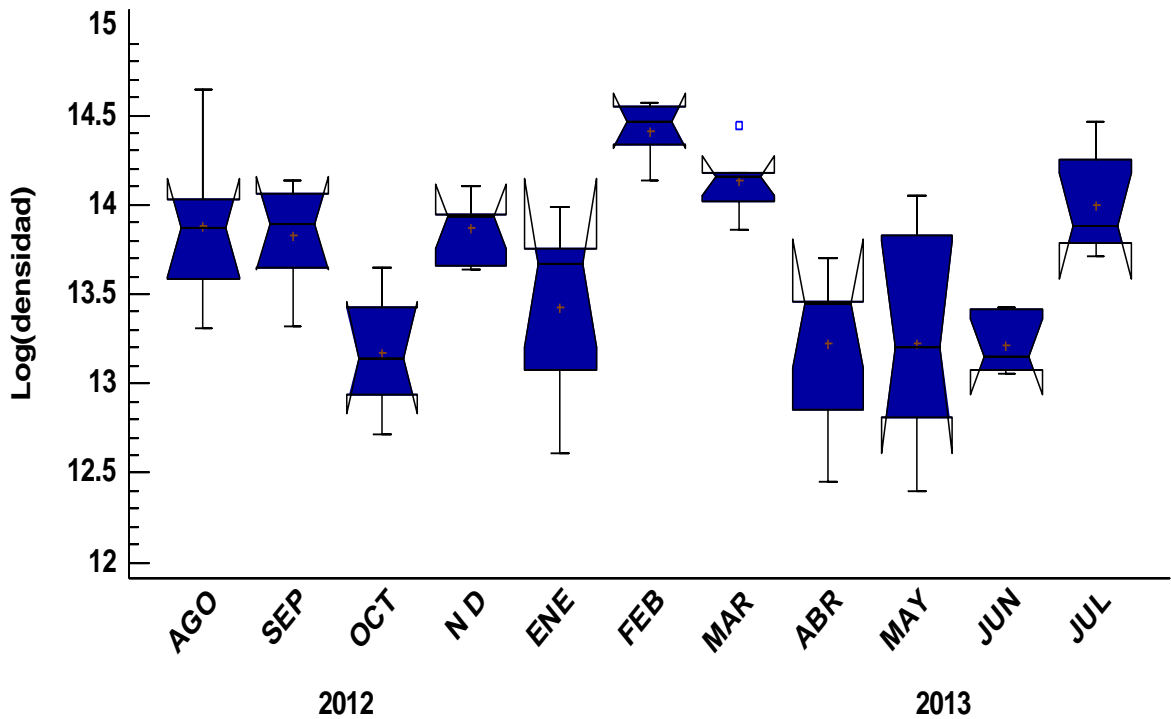


Fig. 22. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la densidad de PPH.

Las diferencias significativas ($P < 0.05$) registradas con el análisis de cajas múltiples (Fig. 20) concuerdan con las encontradas con el análisis de varianza $F_{(10,54)} = 7.83$ $P < 0.001$). Para este caso, Febrero fue el mes que mostró mayores diferencias de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$) junto con los meses restantes de la mezcla, así como en algunos meses del período de estratificación. Destaca que algunos meses de la estratificación temprana difirieron con la estratificación bien establecida (Cuadro 9).

Cuadro 9. Resumen del análisis de Tukey para la densidad del PPH durante un ciclo anual, las diferencias significativas (P) registradas entre los meses se marcan con un X.

Mes	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	Mayo	Jun.	Jul.
Ago.			X		X	X		X	X	X	
Sep.			X			X		X	X	X	
Oct.				X		X	X				X
Nov.						X		X	X	X	
Ene.						X	X				X
Feb.								X	X	X	
Mar.								X	X	X	
Abr.											X
Mayo											X
Jun.											X
Jul.											
	Estratificación bien establecida		Estratificación tardía		Mezcla			Estratificación temprana			Estratificación bien establecida

Para la densidad de PPH entre estratos también se encontraron diferencias significativas $F_{(3,61)} = 8.53 P < 0.001$. Siendo el hipolimnion el que presentó diferencias con respecto a los estratos superiores y con la mezcla, y esta última sólo presentó diferencias con respecto al metalimnion (Tukey $P < 0.05$).

8.3.3.- Biomasa PPA.

Durante el período de mezcla, la biomasa del PPA tendió a ser homogénea a lo largo de la columna de agua con una máxima de $47.2 \mu\text{g L}^{-1}$ (Fig. 23). Durante gran parte del período de estratificación se registró una mayor biomasa de PPA en el epilimnion y metalimnion con respecto al hipolimnion. La máxima concentración de

biomasa de $77.8 \mu\text{g L}^{-1}$ se presentó en el epilimnion y metalimnion del mes de Mayo coincidiendo con el fenómeno de emblanquecimiento en el sistema. Mientras para el mes de Abril, la máxima concentración fue en el hipolimnion.

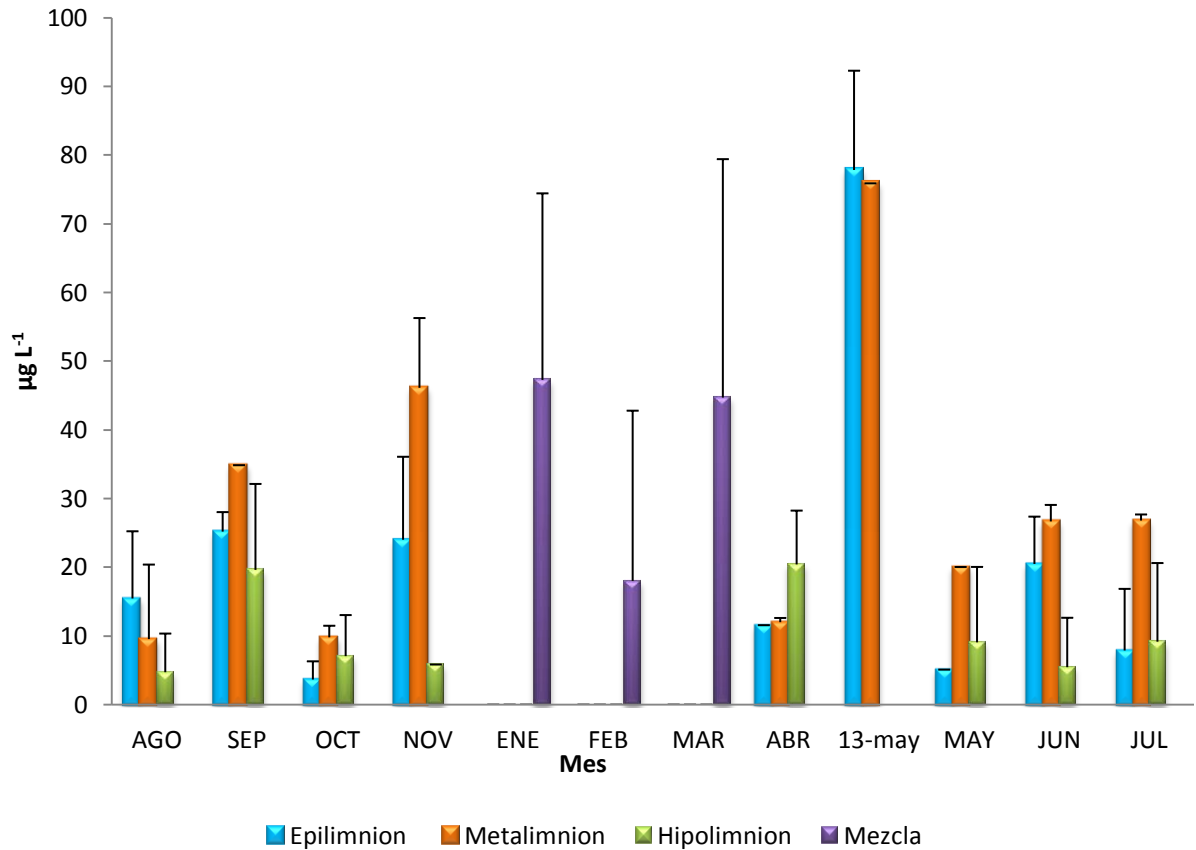


Fig. 23. Variación anual de biomasa del plancton procarionte autotrófico (PPA).

Para la biomasa del PPA el mes de Enero presentó diferencia significativa con respecto a los otros dos meses de mezcla acuerdo al análisis de cajas múltiples con muesca ($P < 0.05$). En la estratificación temprana únicamente se presentó diferencia significativa ($P < 0.05$) en el mes de Mayo durante el fenómeno de emblanquecimiento. Mientras que para los meses de la estratificación bien

establecida no se observaron diferencias significativas ($P > 0.05$). Para la estratificación tardía también se encontraron diferencias significativas (Fig. 24).

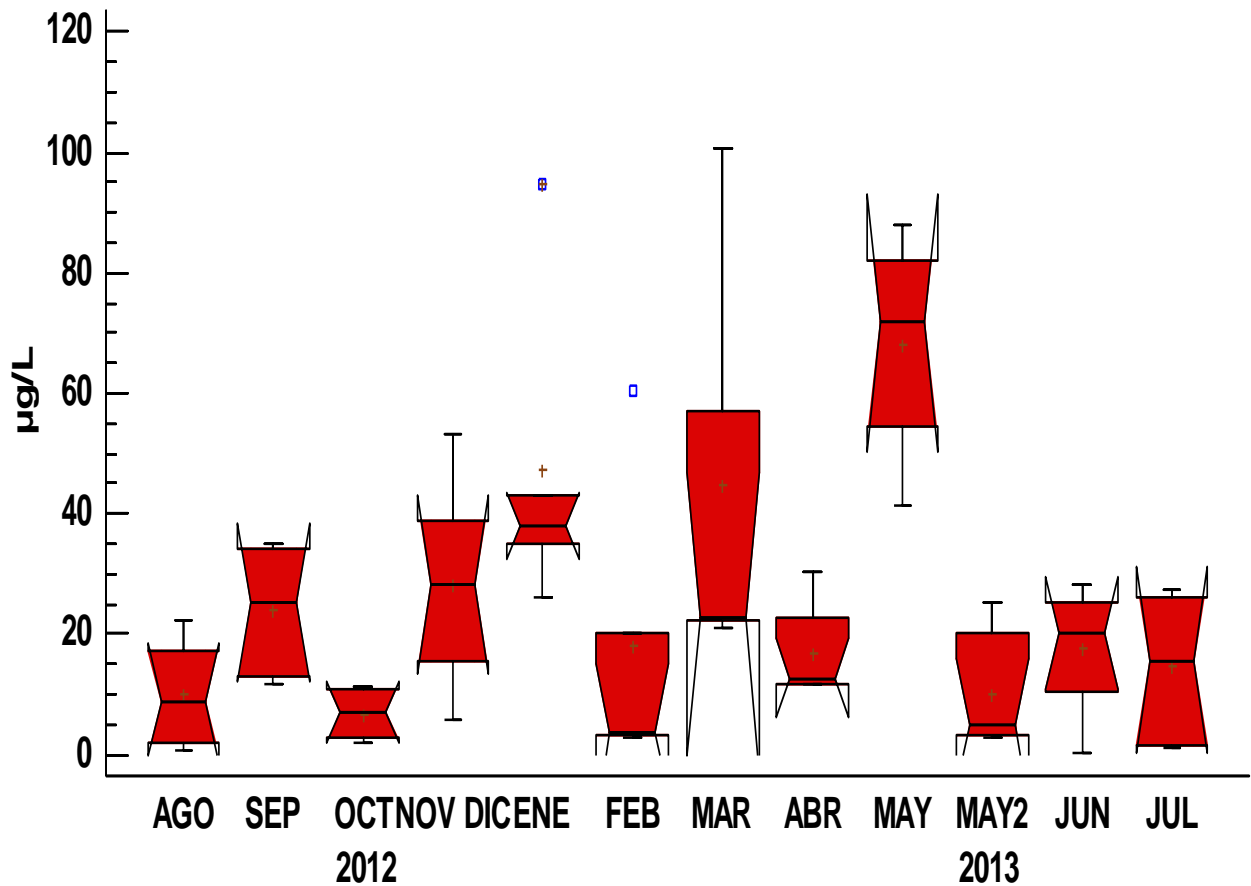


Fig. 24. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la biomasa de PPA.

Para la biomasa de PPA las diferencias significativas ($P < 0.05$) registradas con el análisis de cajas múltiples (Fig. 24), concuerdan con las encontradas con el análisis de varianza $F_{(11,56)} = 5.55$ ($P < 0.001$). En este caso el mes de Mayo mostró mayores diferencias de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$) con algunos meses de las diferentes fases de la estratificación. Destaca que algunos meses de la estratificación temprana difirieron con la estratificación bien establecida (Cuadro 10).

Cuadro 10. Resumen del análisis de Tukey para la biomasa del PPA durante un ciclo anual, las diferencias significativas (P) registradas entre los meses se marcan con un X.

Mes	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	Mayo	Mayo 2	Jun.	Jul.
Ago.		X		X	X		X		X			
Sep.			X						X			
Oct.				X	X		X		X			
Nov.									X	X		
Ene.						X		X		X	X	X
Feb.							X					
Mar.								X		X	X	X
Abr.									X			
Mayo										X	X	X
Mayo 2												
Jun.												
Jul.												
	Estratificación bien establecida		Estratificación tardía		Mezcla			Estratificación temprana				Estratificación bien establecida

El hipolimnion, presentó diferencia significativa con la mezcla de acuerdo al análisis de las varianzas de los estratos $F_{(3,64)} = 4.78$ ($P < 0.001$).

8.3.4. - Biomasa PPH.

Al igual que en PPA, el PPH presentó una mayor biomasa durante el período de mezcla, siendo la biomasa máxima de $91 \mu\text{g L}^{-1}$ durante el mes de Febrero.

Para la estratificación temprana la máxima concentración de biomasa fue en el mes de Mayo, manteniéndose Abril y Junio casi equivalentes en sus estratos.

Durante el período de estratificación bien establecida el mes de agosto presentó una mayor concentración con respecto a Julio y Septiembre, además, en esta etapa, la mayor concentración de biomasa se localizó en el metalimnion. Para la estratificación tardía en el mes de Octubre, la concentración de biomasa disminuye hacia los estratos inferiores y para Noviembre el epilimnion y metalimnion se mantienen con la misma concentración, mientras que en el hipolimnion disminuye (Fig. 25).

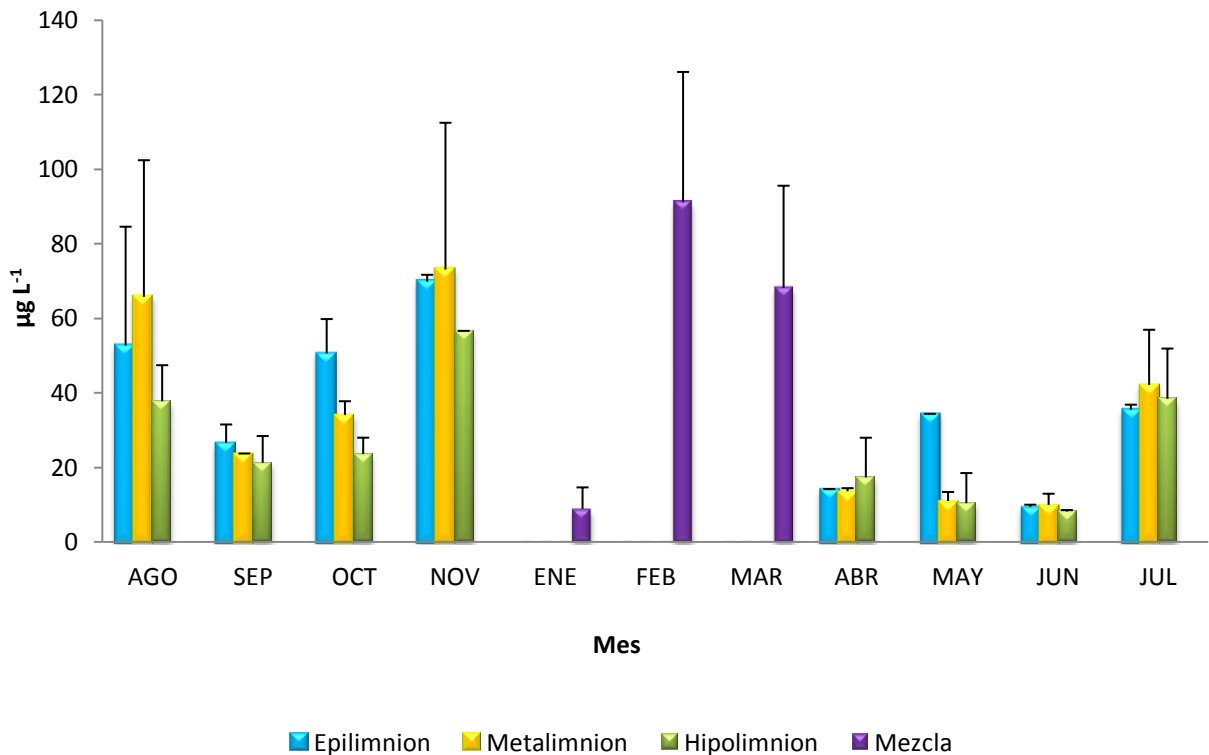


Fig. 25. Variación anual de biomasa de PPH.

Para la biomasa de PPH en los meses del período de mezcla se encontraron diferencias significativas de acuerdo al análisis de cajas múltiples con muesca ($P > 0.05$). Mientras para la estratificación temprana y bien establecida no se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$). En los meses correspondientes a la estratificación tardía también se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$)(Fig. 26).

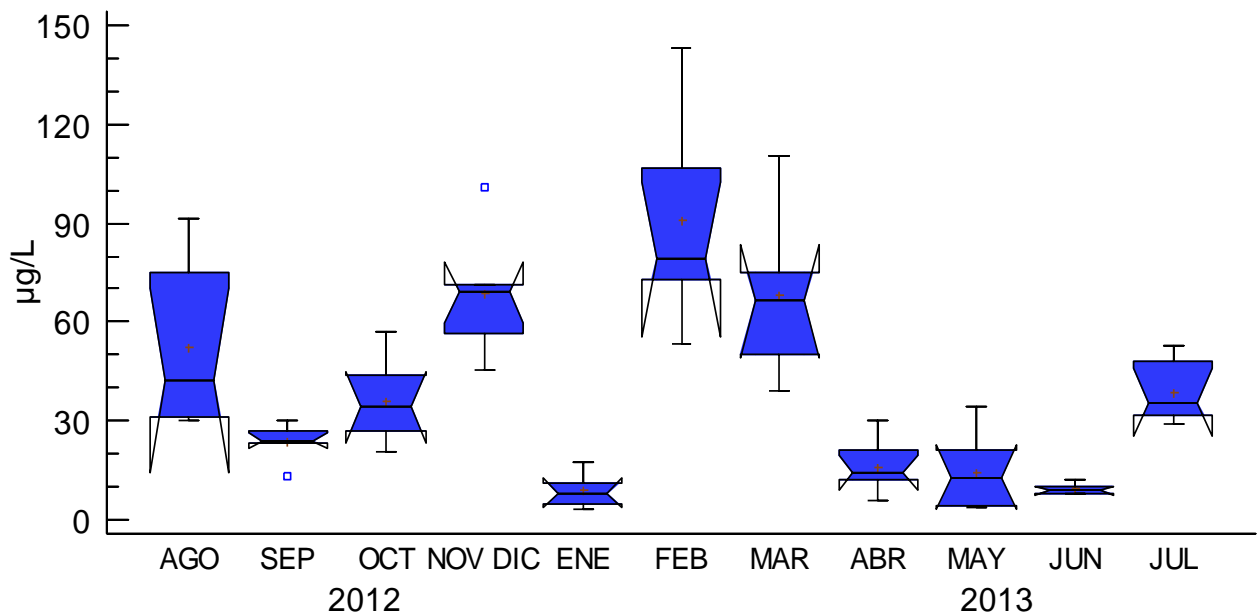


Fig. 26. Diagrama de cajas múltiples con muesca de la biomasa de PPH.

El análisis exploratorio de datos de la biomasa de PPH, concuerda en general, como en el caso del PPA, con el análisis estadístico confirmatorio (Fig. 26) (Cuadro 11), para este caso, el mes que mostró mayores diferencias significativas fue el mes de Enero, durante la mezcla. En los restantes meses de este mismo período, así como con los meses del periodo de estratificación y sus fases respectivas.

Cuadro 11. Resumen del análisis de Tukey para la biomasa del PPH durante un ciclo anual, las diferencias significativas (P) registradas entre los meses se marcan con un X.

Mes	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	Mayo	Jun.	Jul.
Ago.		X			X	X		X	X	X	
Sep.				X	X	X	X		X	X	
Oct.				X	X	X	X	X	X	X	
Nov.					X			X	X	X	X
Ene.						X	X	X			X
Feb.								X	X	X	X
Mar.								X	X	X	
Abr.											X
Mayo											X
Jun.											X
Jul.											
	Estratificación bien establecida		Estratificación tardía		Mezcla			Estratificación temprana			Estratificación bien establecida

$F_{(10,54)} = 19.91$ $P < 0.001$.

El hipolimnion, presentó diferencia significativa con la mezcla y con el epilimnion de acuerdo al análisis de las varianzas de los estratos, $F_{(3,61)} = 2.45$ ($P < 0.0723$).

8.4. - Análisis de correlación

8.4.1. - PPA

La densidad del PPA presentó correlación positiva con el oxígeno disuelto y las durezas y correlaciones negativas con la alcalinidad por bicarbonatos y

carbonatos (Cuadro 12), por otro lado no se observó alguna correlación significativa en los análisis de nutrientes. Sin embargo, para la biomasa de estos organismos no se encontró correlación con ningún parámetro limnológico.

Cuadro 12. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman obtenidos entre el logaritmo de la densidad del PPA y los parámetros limnológicos que resultaron significativos (^aP<0.05, ^bP<0.01).

Parámetro limnológico	Densidad PPA
Oxígeno disuelto	0.4008 ^b
Carbonatos	-0.2503 ^a
Bicarbonatos	-0.3198 ^b
Dureza total	0.4395 ^b
Dureza de calcio	0.4304 ^b

8.4.2. - PPH.

La densidad del PPH presentó correlación negativa con el fósforo total y fósforo soluble reactivo (Cuadro 13), sin ninguna otra correlación significativa con algún otro parámetro limnológico. Para la biomasa de estos organismos se encontró también correlación negativa con el fósforo total y soluble reactivo.

Cuadro 13. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman obtenidos del logaritmo de la densidad del PPH y la biomasa entre los parámetros limnológicos que resultaron significativos (^aP <0.05, ^bP <0.01).

Parámetro limnológico	Densidad PPH	Biomasa PPH
Fósforo total	-0.4660 ^a	-0.3410 ^b
Fosforo soluble	-0.4077 ^a	-0.3052 ^a

9.- Discusión.

9.1.- Parámetros físico químicos.

9.1.1.- Temperatura.

Para el lago Atexcac los perfiles verticales de temperatura presentaron un comportamiento hidrodinámico de monomixis cálida, que se observa para los lagos tropicales y que se caracterizan porque la temperatura no disminuye por debajo de los 4°C, circulan en la época de invierno y se estratifican el resto del año (Wetzel 2001). Confirmando lo previamente reportado por Alcocer *et al.*, (2000) el cual indica que los cuerpos de agua mexicanos ubicados en el altiplano y con profundidades mayores a 20 m tienden a presentar un régimen monomíctico cálido, como fue observado en el lago Atexcac con una profundidad máxima de 34 m. Macek *et al.* (1994) reportaron el mismo régimen, sin embargo la profundidad máxima de ese año en el lago fue de 38 m.

La temperatura máxima registrada en la superficie fue de 21.8°C durante la estratificación bien establecida en el mes de Agosto del 2012 y la mínima de 15.4°C durante la mezcla hacia el fondo en el mes de Marzo del 2013. La diferencia máxima de temperatura entre la superficie y el fondo fue de 4.3 °C en los meses de Mayo, Junio y Julio, observándose por debajo del intervalo entre 5° a 6 °C como fue reportado durante la estratificación para los lagos ubicados cerca de los trópicos y de 1.5 °C para los lagos ubicados en el Ecuador de acuerdo con Lewis (1996).

Durante el período de estratificación térmica el lago presentó tres fases hidrodinámicas denominadas *temprana, bien establecida y tardía* caracterizadas con cambios en la ubicación, la amplitud y la diferencia de la temperatura por metro de profundidad en la termoclina, lo que ocasionó una caracterización diferencial de las condiciones y disponibilidad de recursos en los estratos (Fig. 9).

9.1.2. Oxígeno disuelto.

Las concentraciones de oxígeno disuelto (O.D) durante la etapa de circulación tendieron a ser homogéneas en la columna de agua, con niveles de saturación o sobresaturación. Para el período de estratificación, se observó un perfil de tipo clinógrado donde el epilimnión permaneció saturado de OD, en la termoclina se encontró una oxíclina mientras que el hipolimnion se volvió anóxico durante la estratificación bien establecida (Fig. 11). La materia orgánica al depositarse en el fondo y demandar oxígeno para su descomposición, colabora al abatimiento de este gas en el estrato más profundo. La ausencia de OD en el hipolimnion durante esta fase, parece indicar que la producción primaria en el lago es elevada al menos durante los meses que presentan florecimientos algales de diatomeas durante la mezcla y de cianobacterias filamentosas en la estratificación bien establecida, cuyo detritus es exportado y degradado principalmente hacia el hipolimnion, similar a lo reportado para el lago Alchichica por Alcocer *et al.* (2008).

A pesar de la influencia directa que tiene la temperatura y la salinidad en la solubilidad de los gases (Wetzel 2001), las concentraciones del OD a lo largo de la columna de agua en el lago Atexcac respondieron principalmente al intercambio atmosférico, asociado con la acción del viento en la superficie del lago y a los procesos de producción en la zona trofogenica (Fig. 12). Mientras que hacía a los estratos inferiores las bajas concentraciones de OD se debieron a los procesos de oxidación de la materia orgánica en la estratificación térmica durante 8 meses con el desarrollo de una zona trofólítica en el metalimnion e hipolimnion.

En los meses de Mayo, Julio y Agosto se registró una curva de tipo heterógrada positiva, con un aumento en la concentración de OD en la termoclina (Fig. 11). Este proceso se asocia con la producción de picocianobacterias cuya densidad se incrementa por la acumulación de nutrientes en esta zona, así como por su capacidad de fotosintetizar a intensidades de luz por debajo del 1% del PAR por

sus siglas en inglés (photosynthetic active radiation) (Camacho *et al.*, 2003 y Callieri 2010).

9.1.3. - pH y alcalinidad.

El pH se considera un parámetro conservativo en aguas epicontinentales, principalmente por el sistema de amortiguamiento o "buffer" asociado con las formas de carbono presentes (CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-}). La predominancia de iones cloro, sodio, carbonato y magnesio son características de ambientes con una menor precipitación; en comparación con la evaporación típicas de cuencas endorreicas; la hidrólisis de bicarbonatos y carbonatos que puede ser un mecanismo de regulación producida por la interacción del agua y las calizas, generando el aumento de la concentración de OH^- que producen un incremento del pH (Armienta *et al.*, 2008).

De acuerdo con la alcalinidad determinada durante el período de estudio, se pudo observar una predominancia de bicarbonatos sobre carbonatos a través del año (Fig. 13); lo que contrasta lo reportado por Macek *et al.* (1994), donde menciona que los iones carbonatos se encontraban en mayor proporción que los bicarbonatos, lo que puede ser resultado de una variabilidad interanual de estos parámetros.

En este lago alcalino se presentó una fluctuación de 1.2 unidades de pH a lo largo del tiempo, mostrando además una variabilidad mensual (Fig. 13). Esto se puede atribuir al incremento en la densidad del PPA en el mes de Mayo (Figs. 19 y 27) y al florecimiento de la cianobacteria filamentosa *Nodularia spumigena cf.* al principio de la estratificación bien establecida en el mes de Abril (Fig. 26), asociado con la nucleación de bicarbonatos por las picocianobacterias, que se evidencia con la coloración verde neón característica que se presenta en todo el espejo de agua y, con una elevada actividad fotosintética en ambos casos.

Aunque los florecimientos de *Nodularia spumigena* cf. han sido relacionados con la eutrofización (Hallegraeff 1993), estos son eventos naturales y no necesariamente consecuencia de este proceso (Pérez *et al.*, 1999). La presencia de *Nodularia spumigena* cf. registrada en el lago Atexcac concuerda con este último punto de vista, como también ha sido observado en el lago Alchichica (Oliva *et al.*, 2009), siendo ambos lagos oligotróficos.



Fig. 27. A) Lago Atexcac en el período de estratificación, B) Lago Atexcac durante el evento de emblanquecimiento en el mes de Mayo de 2013.



Fig. 28. Florecimiento de *Nodularia spumigena cf.* en el mes de Abril del 2013.

9.1.4. - Salinidad y conductividad.

La salinidad es un parámetro conservativo que se mantuvo casi constante a lo largo de la columna de agua a lo largo del período de estudio (Cuadros 1 y 2), corroborando lo reportado por Macek *et al.*, (1994), lo que refleja la dominancia de los procesos de evaporación sobre los de precipitación pluvial en la zona con un consecuente déficit de agua, típico de zonas semiáridas. Además del hecho de que el lago pertenece a una cuenca endorreica, en las que los procesos de salinización se incrementan con el tiempo. Cabe destacar que como consecuencia de la extracción de agua de pozos profundos de la zona, este proceso se ha venido acelerando en los últimos años (Alcocer *et al.*, 1997).

De acuerdo con las variaciones de salinidad, los cuerpos de agua epicontinental se pueden caracterizar de tres tipos relacionado con su conductividad: 1) aguas muy diluidas, con menos de $600 \mu\text{S cm}^{-1}$; 2) ambientes con

conductividades entre 600 y 6000 $\mu\text{S cm}^{-1}$; 3) con conductividades mayores a 6000 $\mu\text{S cm}^{-1}$. De acuerdo con los resultados de salinidad, el lago Atexcac se clasifica en la categoría 2, que es común en cuencas endorreicas en las que la ausencia de efluentes propicia la concentración de iones que se acentúan por el déficit de lluvia. De tal manera que la columna de agua sólo puede perder materiales mediante la precipitación de sales, ya sea hacia el fondo o en la zona litoral (Torres-Orozco y García 1995).

9.1.5. - Profundidad Eufótica (Ze).

El lago Atexcac de acuerdo con la profundidad eufótica presentó dos fases turbias de tipo biogénico en el mes de Agosto del 2012 y de Abril a Julio del 2013 (Fig. 12). La menor Ze registrada fue cercana a 8 m, que coincidió con el florecimiento de *Nodularia spumigena cf.* y el fenómeno de emblanquecimiento.

La fase clara del sistema se observó en los meses de Septiembre del 2012 a Marzo del 2013, alcanzando la máxima profundidad de 20.19 m en el mes de Enero (Fig. 12). Esta fase se puede asociar al decremento de los nutrientes en el epilimnion durante la estratificación bien establecida y tardía, asociado a la posterior reducción del fitoplancton. Sin embargo, la máxima Ze reportada al inicio de la mezcla se debió a una distribución del fitoplancton a lo largo de toda la columna de agua.

9.2. - Nutrientes.

En un sistema lacustre, los nutrientes son importantes para sostener las comunidades acuáticas. Estos se distribuyen en el agua, en los sedimentos y en la interfase agua-sedimentos en forma disuelta y particulada, y pueden ser absorbidos y metabolizados por los organismos (Vergara 2005).

La dinámica anual de los nutrientes en el lago Atexcac mostró un patrón general asociado con la hidrodinámica de monomixis cálida del lago, la asimilación fitoplanctónica y a la remineralización de la materia orgánica.

9.2.1. - Nitrógeno (N).

En relación con la distribución de los nitratos en el lago Atexcac, se observó que durante el período de mezcla la concentración promedio fue de 0.22 mg L^{-1} ; siendo la concentración más alta en comparación con la concentración promedio durante el período de estratificación (0.16 mg L^{-1}). Esto puede ser atribuido a la acumulación de amonio en el hipolimnion durante la estratificación bien establecida; el cual se distribuye de manera homogénea en la columna de agua durante la mezcla, oxidándose y quedándose disponible en forma de nitratos, favoreciendo los florecimientos algales (Sánchez 2006). En este tipo de lagos, durante el invierno hemisférico, se presentan florecimientos de diatomeas (Oliva *et al.*, 2008), generando una reducción de nitrógeno que se refleja en la estratificación temprana. Este proceso, produce un cambio en la relación N:P que favorece el florecimiento de *Nodularia spumigena cf.*, Abril y Mayo durante la estratificación temprana. Esta alga al tener la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico presenta una ventaja competitiva cuando dicho elemento es el nutriente limitante para el crecimiento del fitoplancton (Oliva *et al.*, 2009). De esta forma, estos organismos introducen al sistema amoniaco bajo condiciones oxigenadas del epilimnion y metalimnion; constituyendo la materia prima para la obtención de nitratos mediante los procesos de nitrificación (Oliva *et al.*, 2001).

En el epilimnion y en la base del metalimnion se registraron máximas concentraciones de nitratos debido a la predominancia de los procesos de nitrificación, que pueden ser explicadas por las condiciones oxidantes presentes. Durante la estratificación bien establecida y tardía, correspondientes al año 2012, se observaron bajas concentraciones de nitratos en toda la columna de agua. Con una disminución gradual de los mismos en el epilimnion por asimilación. Por debajo

de la termoclina, se presentó una disminución gradual en la concentración de este nutriente a lo largo de la estratificación, con el correspondiente incremento en la concentración de nitritos y amonio debido a los procesos de desnitrificación y amonificación por acumulación de materia orgánica que ocurre en el hipolimnion, por la exportación de tripton, en particular como resultado del decaimiento de las poblaciones de *Nodularia spumigena cf.*

En el caso de los nitritos, su concentración fue menor en comparación con la de nitratos, ya que son una fase de transición en el proceso de oxidación del nitrógeno (Wetzel 2001). La distribución de la concentración de nitritos fue similar a la de nitratos (Figs. 14 y 15). La concentración promedio durante el período de mezcla fue mayor que la promedio del período de estratificación (0.14 mg L^{-1} y 0.09 mg L^{-1} , respectivamente). Las concentraciones de nitritos fueron mínimas tanto en el epilimnion como en el metalimnion durante el período de estratificación, donde se presentó nitrificación. Mientras que hacia el fondo del lago por debajo de la termoclina, se observó un incremento importante en la concentración de este nutriente en los meses de Abril y Mayo con concentraciones de 0.32 mg L^{-1} y 0.38 mg L^{-1} , respectivamente (Fig. 15), debido a los procesos de desnitrificación y/u oxidación anaerobia del amonio (ANAMOX).

Durante la mezcla la concentración promedio de amonio fue menor que la del periodo de estratificación (Cuadro 5) esto debido a que esta forma reducida se asocia con ambientes anaerobios típicos de ambientes con limitación de oxígeno disuelto como el hipolimnion del lago. Las mayores concentraciones de amonio se registraron en el mes de junio durante la estratificación temprana con un pico de concentración en el epilimnion, el cual se puede explicar por el aporte de amoniaco por parte de *Nodularia spumigena cf.*, o por los procesos de descomposición de la materia orgánica acumulada en la termoclina para este mes; así como para los meses de agosto y septiembre 2012 durante la estratificación bien establecida (Fig. 16) donde el hipolimnion llegó a ser anóxico predominando así los procesos de amonificación aumentando la concentración de iones amonio (amoniaco), producto

final de la descomposición de la materia orgánica, realizada por bacterias heterótrofas.

Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID).

Existen muchas formas de clasificar a los lagos para conocer su estado trófico, una de ellas mediante la concentración de nutrientes (Wetzel 2001). Para el caso del nitrógeno inorgánico disuelto (NID), el lago Atexcac presentó concentraciones promedio en cada período dentro del intervalo de 200-400 mg m⁻³; lo cual, lo clasificaría como oligo-mesotrófico de acuerdo con Wetzel (2001) (Cuadro 14).

Cuadro 14. Concentraciones promedio por período de NID.

Nitrógeno Inorgánico Disuelto			
Mezcla	Estratificación temprana	Estratificación bien establecida	Estratificación tardía
409 mg m ⁻³	406 mg m ⁻³	261 mg m ⁻³	219 mg m ⁻³

9.2.2. - Fósforo (P).

En los lagos tropicales, la distribución de fósforo está relacionada con la concentración de oxígeno y el régimen de estratificación térmico, más que con el estado trófico del sistema, como en los lagos templados. El fósforo, generalmente se encuentra en forma de ortofosfatos; siendo la principal fuente de P para el fitoplancton, ya que rápidamente es tomado por las células deficientes de este elemento hasta que la concentración en el agua llega a ser muy baja o se agota (Lampert y Sommer 1997). Los fosfatos, se encuentran en altas concentraciones por debajo de la termoclina como resultado de la descomposición de la materia orgánica que se acumuló en este estrato o que desciende una vez que atraviesa el gradiente de densidad, así como por su liberación desde los sedimentos hacia la columna de

agua producto de las condiciones anóxicas y reducidas del hipolimnion (Wetzel 2001).

La concentración de P total en la mayoría de los lagos no contaminados se encuentra entre los 10 y 50 $\mu\text{g m}^{-3}$ (Wetzel 2001). Para el caso de Atexcac, las concentraciones de fósforo soluble reactivo se registró entre los 10 y 100 $\mu\text{g m}^{-3}$, las mayores concentraciones pueden ser explicadas por la geología local, aumentando en lugares donde existen depósitos de rocas sedimentarias (Carrasco *et al.*, 2007). Se ha reportado que los lagos *maar* salinos son particularmente ricos en este nutrimento (Hammer 1987).

El diagrama espacio-temporal del fósforo soluble reactivo (FSR) y del fósforo total mostró una concentración homogénea al igual que los demás nutrientes durante el período de mezcla (Figs. 17 y 18). Sin embargo, para las formas de este nutriente las concentraciones más altas se presentaron en el período de estratificación en el fondo del sistema; debido a su ciclo sedimentario y a las condiciones anóxicas que favorecen su liberación. Durante la mezcla el FSR es liberado de los sedimentos y queda disponible a lo largo de la columna de agua, siendo consumido por el fitoplancton.

La disminución en la concentración de FSR en las etapas temprana y bien establecida de la estratificación, se debió principalmente a su utilización por las cianobacterias filamentosas. Además ésta se atribuyó al aumento del pH en los meses de Abril y Septiembre donde alcanzó valores por encima de 9, favoreciendo la precipitación de fósforo inorgánico en forma de fosfato de calcio disminuyendo su disponibilidad para los microorganismos (Wetzel 2001). Este proceso generó un aumento en la salinidad de 0.45 g/L^{-1} en promedio en el sistema en las etapas correspondiente a los meses antes mencionados (Cuadro 1).

Las concentraciones de FSR y de fósforo total a lo largo del ciclo anual presentaron el mismo comportamiento. La concentración de fósforo total fue casi tres veces mayor que la concentración de fósforo soluble reactivo. Las mayores concentraciones observadas para ambos parámetros se registraron por debajo de la termoclina y hacia los sedimentos en la estratificación tardía, a pesar de tener una baja abundancia bacteriana heterotrófica (Fig. 21). Esto pudo ocurrir por la elevada actividad de diversos grupos bacterianos, como *Pseudomonas*, *Bacterium*, y *Cromobacterium* los cuales son abundantes en la reserva de los sedimentos como ha sido reportado para otros lagos por Wetzel (2001).

La clasificación trófica del lago Atexcac es meso-eutrófico con base en el fósforo soluble reactivo cuyas concentraciones promedio fluctuaron entre 10-100 $\mu\text{g m}^3$ (Cuadro 15) de acuerdo con Wetzel (2001), lo que contrasta con su carácter oligo-mesotrófico según las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (Cuadro 14). Las elevadas concentraciones de fósforo registradas en el lago corresponden a la naturaleza ígnea de las rocas, ricas en minerales como apatita $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3^+$ (Fuentes y Massol 2002).

Cuadro 15. Concentraciones promedio por período de FSR.

Fósforo soluble reactivo			
Mezcla	Estratificación temprana	Estratificación bien establecida	Estratificación tardía
24 $\mu\text{g m}^{-3}$	56 $\mu\text{g m}^{-3}$	28 $\mu\text{g m}^{-3}$	85 $\mu\text{g m}^{-3}$

Los cuerpos acuáticos tropicales presentan una limitación por nitrógeno, principalmente; debido a que presentan una proporción NID:PSR menor que la prevaeciente en aguas de latitud templada (Lewis 1996). En los cuerpos acuáticos mexicanos es común que estén limitados por nitrógeno, principalmente. Sin embargo, el lago de Atexcac es un caso particular porque presenta una co-limitación por ambos nutrientes (Hernández-Avilés *et al.*, 2001).

9.3.- Bacterias.

9.3.1.- Densidad PPA.

La población de plancton procarionte en la columna de agua responde a cambios físicos, como la variación de la temperatura y la penetración de luz, siendo particularmente importantes los límites de la zona eufótica para los microorganismos autotróficos. Sin embargo, el PPA y en particular las picocianobacterias pueden fotosintetizar por debajo del 1% del PAR (Callieri 2010). La mayor densidad encontrada para el PPA fue en el mes de enero del 2013 durante el período de mezcla (1.06×10^6 cél. mL⁻¹) durante el cual la profundidad eufótica fue la mayor registrada del ciclo anual con 20.19 m (Figs. 12 y 19). Asimismo, este incremento en la densidad del PPA ocurrió por la disponibilidad en la concentración de nutrientes a lo largo de la columna de agua, principalmente de ortofosfatos que provienen de los sedimentos del fondo del sistema. Los ortofosfatos son rápidamente asimilados como se observó en la reducción de su concentración para este período. Destaca el hecho de que el lago Atexcac de acuerdo con la concentración de fósforo es meso-eutrófico (Wetzel 2001, Callieri *et al.*, 2013), no presentando limitación por este nutriente como lo han sugerido Arrellano y González (2011).

Durante el período de estratificación, se observaron las mayores densidades celulares de PPA en el epilimnion y, en algunos meses, en el metalimnion, disminuyendo consecutivamente hacia el hipolimnion. Esta distribución era de esperarse en función a la disponibilidad de la luz recibida en los estratos superiores y su reducción subsecuente hacia el fondo del sistema. Por otro lado la acumulación de nutrientes en la termoclina por efecto del gradiente de densidad del agua en esta zona, fue un hecho que define una "nutriclina", tal como lo ha propuesto para este tipo de lagos Alcocer *et al.*, (2008). Los nutrientes acumulados en la nutriclina son aprovechados eficientemente por las picocianobacterias al ser activas a bajas

radiaciones de luz (Camacho *et al.*, 2003) lo cual, es demostrado en términos del aumento de su abundancia.

El lago Atexcac presenta una microcuenca de captación con pendientes pronunciadas, ya que se encuentra enclavado en el fondo del cráter, favoreciendo el aporte alóctono de materia orgánica, nutrientes y terrígenos durante la época de lluvias durante la estratificación bien establecida y tardía.

Después del proceso de mezcla y del florecimiento de diatomeas (Torres y Escobar *com. pers.*), se da un agotamiento del nitrógeno, elemento limitante de la productividad en estos lagos (Hernández-Avilés *et al.*, 2001). Como consecuencia de esto se presenta el florecimiento de *Nodularia spumigena cf.*, una cianobacteria filamentosa con heterocistes que fijó nitrógeno atmosférico durante el mes de Abril, aprovechando el fósforo disponible (Oliva *et al.*, 2009), sin embargo agota el bióxido de carbono, que es limitante en estos sistemas de aguas muy alcalinas. La reducción de este gas por consumo durante la fotosíntesis genera un incremento en una unidad en el pH del agua y cambios en las formas de carbono (bicarbonatos y carbonatos). Estos cambios químicos en el agua favorecen que se presente el "fenómeno de emblanquecimiento" durante el mes de Mayo, que corresponde con la etapa de estratificación temprana. En dicho proceso juegan un papel determinante las picocianobacterias, particularmente de los géneros *Synechococcus* y *Cyanobium* los cuales se han reportado como los más abundantes en aguas interiores (Callieri *et al.*, 2013) y que se encargan de incorporar extracelular o intracelularmente el bicarbonato de calcio (proceso denominado "nucleación"), para realizar fotosíntesis lo cual genera un cambio de coloración en el espejo de agua particular tipificado como verde neón (Kosamu y Obst 2009, Dittrich *et al.* 2004, Couradeau *et al.* 2012) (Fig. 25). En el lago Atexcac el "evento de emblanquecimiento" en relación con sus propiedades químicas y biológicas podría ser considerado como dependiente de la densidad de las Pcy, lo cual fue corroborado al encontrar la mayor abundancia a lo largo de la estratificación para los estratos superiores (6.46×10^5 cél. mL⁻¹) destacando que este proceso es de tipo superficial o subsuperficial, en los primeros

10 m de profundidad. De acuerdo con Hammes y Verstraete (2002) la calcificación inducida fotosintéticamente es considerada como la forma más común de la precipitación microbiológica de carbonato y es realizada por algas o cianobacterias en ambientes acuáticos marinos o de agua dulce y se asocia con cuatro factores principales que son: concentración de carbono inorgánico disuelto, concentración de calcio, pH y la disponibilidad de sitios de nucleación.

De estos factores, en el lago Atexcac se encontró una correlación negativa entre la densidad de Pcy con la concentración de carbonatos y bicarbonatos en el epilimnion (Cuadro 12), mientras los sitios de nucleación se pudieron observar en el microscopio de epifluorescencia como halos entorno a las células (Fig. 29), las cuales tienen una tendencia a aglutinarse en pequeñas colonias. Aunque para el pH no se registró una correlación significativa con las densidades de las Pcy, durante el evento de emblanquecimiento se registró una disminución consecutiva del mismo (Fig. 13). Como resultado del fenómeno del emblanquecimiento y el incremento de las Pcy durante este período se registró una reducción de la profundidad eufótica, que permitiría establecer en el lago una fase turbia de carácter dual de tipo química y biológica (Fig. 12).

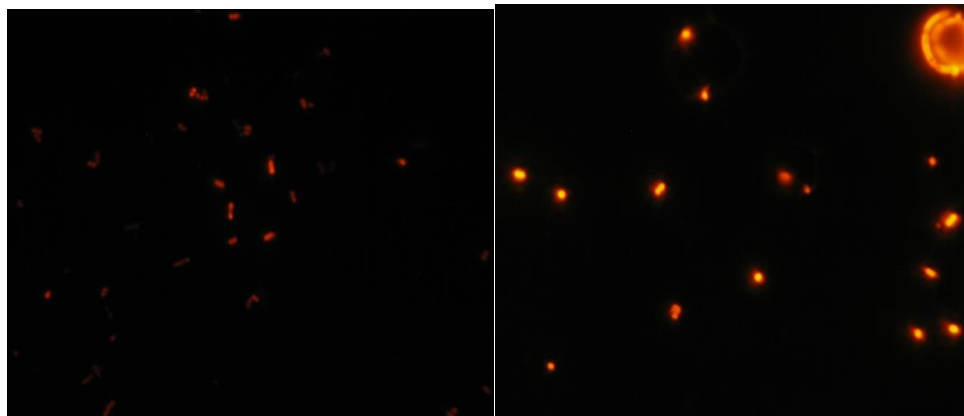


Fig. 29. Células del plancton procarionte durante el fenómeno de emblanquecimiento (13-may-2013) se observan halos de luz blanca alrededor de ellas.

Durante los florecimientos de *Nodularia spumigena cf.*, se presentó una disminución marcada en la densidad de Pcy lo cual puede atribuirse a dos factores principales: uno indirecto asociado con la reducción de la profundidad de la zona eufótica durante el florecimiento de esta cianobacteria filamentosa (Fig. 12) generando un efecto pantalla que reduce la penetración de la luz y condiciona el desarrollo de las Pcy y el otro directo debido a una probable liberación de toxinas por esta cianobacteria producto de su metabolismo y que puede producir un cierto efecto inhibitorio en el desarrollo de las mismas. Así también, la producción de estas toxinas funciona como un mecanismo de defensa ante la depredación del zooplancton, el cual cambia su preferencia alimenticia hacia otros organismos en particular a las Pcy; fenómeno similar al registrado en el lago Maggiore por la presencia de la cianobacteria *Oscillatoria* (Callieri y Stockner 2002).

No obstante que se tienen reportes del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* para el lago Atexcac (Macek 1994, Komarek *et al.* 1993, Arellano y González 2011) y para el lago Alchichica (Alcocer 2000), Oliva *et al.*, (2009) mencionan que para determinar la presencia de *Nodularia spumigena cf.* especie presente en el lago Alchichica, hacen falta realizar análisis moleculares, ya que aparte de presentarse en estos sistemas también se desarrolla en el mar Báltico en donde estos organismos producen toxinas confirmando lo antes mencionado.

Asimismo la abundancia de PPA está en función de la presencia de depredadores y de virus (Pernthaler 1996), aunque no se han realizado estudios en este aspecto específico, se sabe que la diversidad del zooplancton en el lago Atexcac es limitada, por ejemplo para los copépodos sólo se tiene registrada una especie: *Leptodiptomus sicilis*, (Macek *et al.* 1994). De esto se puede inferir que probablemente para las Pcy el control ascendente ("bottom-up") asociado a la disponibilidad de nutrientes es más importante que el descendente ("top-down") causado por los depredadores del sistema. De acuerdo con Furtado *et al.*, (2001) en los sistemas tropicales la temperatura al ser relativamente constante no tiene una aparente influencia en la dinámica de la densidad y la producción bacteriana,

atribuyendo a las mismas otros factores como la disponibilidad de nutrientes o la interacción entre organismos, esto sólo se aplica en particular a la dinámica de las Pcy, aunque en la mezcla la abundancia se incrementó.

Los lagos tropicales pueden presentar mayores abundancias del plancton procarionte en comparación con los lagos templados. En el lago Atexcac la densidades del PPA fluctúan entre 25, 000 a 1.06×10^6 cél. mL⁻¹, que son comparables a lo registrado en otros lagos tropicales (Sarmiento *et al.*, 2008); en contraste con lagos templados que oscilan entre 50,000 cél. mL⁻¹, (Callieri 2007). Estas diferencias latitudinales se asocian con una mayor incidencia de luz a lo largo del año y un mejor reciclamiento de nutrientes en la columna de agua en la región tropical (Kilham y Kilham 1990). Por lo que, en el lago Atexcac, el PPA muestra una baja variabilidad temporal (Fig. 20), asociado con la mezcla (reciclado de nutrientes) y el fenómeno de emblanquecimiento. Además, de una amplia variación espacial debida a la disponibilidad de la luz y de los nutrientes hacia los estratos superiores (Fig. 19).

9.3.2. - Biomasa PPA.

La mayor parte de la información disponible que describe el picoplancton total de ambientes no contaminados proviene de latitudes templadas. Se ha encontrado que el plancton procarionte autotrófico podría formar parte importante de la biomasa total en ambientes oligotróficos (Macek *et al.*, 2009).

Durante el período de estudio, las máximas concentraciones se reportaron durante la mezcla a lo largo de la columna de agua y hacia el metalimnion para el período de estratificación; esto debido a que este estrato coincidió con la termoclina, generando un gradiente de densidad que permitió la acumulación de nutrientes y de organismos del PPA.

La mayor biomasa del PPA coincidió con el mes de Mayo durante el fenómeno de emblanquecimiento; siendo esta concentración la mayor registrada durante el tiempo de estudio tanto para el período de estratificación como para el de mezcla con una concentración de $77.82 \mu\text{g L}^{-1}$. Este aumento de densidad y biomasa parece indicar la existencia de una relación densodependiente entre los organismos del PPA con el fenómeno de emblanquecimiento. Lo que lleva a concluir que las Pcy tiene un papel esencial en este evento influyendo en el ciclo del carbono y modificando temporalmente el sistema "buffer" del lago al actuar como reguladores de los iones bicarbonato cuando el CO_2 se agota en el sistema como fue reportado Thompson *et al.* (1997).

A pesar de que se atribuye el fenómeno de emblanquecimiento a las Pcy, Hammes y Verstraete (2002) mencionan que en la precipitación microbiana de carbonatos intervienen otras bacterias heterótrofas por medio de dos rutas: la primera de ellas involucra al ciclo del azufre a través de la reducción desasimilatoria de los sulfatos; y la segunda involucra al ciclo del nitrógeno por medio de la amonificación de aminoácidos, la reducción de nitrato y la degradación de urea.

9.3.3. - Densidad PPH.

El plancton procarionte representa un componente fundamental en el flujo de energía a través de su componente autotrófica (PPA) y del carbono, a través del componente heterotrófico (PPH) a lo largo del circuito microbiano (Azam *et al.* 1983). A su vez, el PPH conecta los ciclos biogeoquímicos con las redes tróficas en los sistemas acuáticos y se ha comprobado que el carbono procedente de la descomposición orgánica no se pierde del sistema. Este C es usado en la producción de biomasa bacteriana y en los procesos metabólicos de toda la comunidad produciendo CO_2 (Moran *et al.* 2013). Así las bacterias que consumen principalmente la materia orgánica disuelta son las responsables de reintroducir el carbono orgánico al ser consumidas por flagelados y ciliados (Schiaffino 2012).

Las fluctuaciones temporales de la abundancia del PPH en los lagos templados se caracterizan por un valor máximo en el período de primavera-verano y bajos números durante el resto del año, en cambio en los lagos tropicales profundos la variabilidad espacio-temporal está sujeta a los procesos de mezcla y estratificación térmica. La densidad promedio del PPH en el lago de Atexcac fue de 1.01×10^6 cel. mL⁻¹ encontrándose por debajo del intervalo reportado para otros lagos tropicales oligotróficos como el Kivu y el Tanganyika donde sus densidades promedio oscilan entre 1.25×10^6 cel. mL⁻¹ y 2.46×10^6 cel. mL⁻¹ respectivamente (Sarmiento *et al.*, 2012). Así también los datos registrados se encuentran muy por debajo del lago de Chapala (México) que tiene 20×10^6 cel. mL⁻¹ a pesar de ser oligotrófico por su productividad primaria limitada por la penetración de luz y por una elevada turbidez abiogénica, por elevadas concentraciones de materia orgánica y nutrientes (Dávalos-Lind *et al.*, 2001).

Durante la mezcla, el PPH se distribuyó de manera homogénea a lo largo de la columna de agua, registrándose su mayor abundancia en el mes de Febrero (2.12×10^6 cel. mL⁻¹); mientras que para el PPA se registró una reducción marcada durante el mismo mes (1.92×10^5 cel. mL⁻¹). Lo que implica una relación inversa entre la dinámica de la abundancia de ambos grupos funcionales en este período. La mayor abundancia del PPH se atribuye a una mayor concentración de nutrientes, particularmente del fósforo, liberados de los sedimentos y a su homogenización en la columna de agua (Fig. 17). Aunque se registra la menor temperatura del año en la columna de agua (Fig. 9), existe una mayor concentración de oxígeno disuelto que favorece los procesos de oxidación de la materia orgánica, recurso esencial para este grupo, particularmente en su forma disuelta.

Durante la estratificación se observó que las máximas concentraciones para el PPH fueron hacia los estratos superiores en el epilimnion en Agosto y en el metalimnion en Julio, con abundancias promedio alrededor de 1.7×10^6 cel. mL⁻¹. Este período de tiempo corresponde a la estratificación bien establecida, durante el cual se presentó el incremento del PPH en la columna de agua por la precipitación pluvial

que conlleva al acarreo de terrígenos (García 2010), favorecidos por pendientes pronunciadas del cráter vinculadas con el lago (Fig. 3). Además del incremento de la temperatura del agua, que favorece mayores tasas de descomposición y actividad bacteriana (Fig. 9).

Para los meses restantes de la estratificación se observó que las densidades del PPH disminuyeron hacia el hipolimnion como resultado de las condiciones anóxicas, donde a pesar de que se pueden desarrollar bacterias anaerobias su eficiencia es menor en comparación con el estrato superficial óxico.

Las mínimas densidades de PPH se observaron durante la estratificación temprana, como resultado de una probable competencia de este grupo por el FSR con *Nodularia spumigena cf.*, desarrollándose su florecimiento en Abril (Fig. 28). Asimismo, el PPA puede utilizar bajas concentraciones de nutrientes y baja intensidad de luz para su desarrollo, lo que le puede permitir tener ventaja competitiva contra el PPH (Drakare 2002), particularmente en el metalimnion. En el lago Atexcac se encontró una correlación de la abundancia del PPH con el FSR (Cuadro 13), de donde se deduce la importancia de este nutriente para su desarrollo.

En contraposición en el mes de Mayo, se observó un aumento en la densidad de PPH en el epilimnion que podría estar relacionado con el evento de emblanquecimiento. Ya que dicho fenómeno puede llevarse a cabo tanto por la vía autotrófica como la heterotrófica (Thompson *et al.*, 1997; Hammes y Verstraete 2002).

El PPH presentó un orden de magnitud mayor que el del PPA, esto puede atribuirse a que los organismos pertenecientes a este grupo funcional presentan un menor tamaño en comparación con el PPA y por consecuencia una mayor densidad (Figs. 19 y 21) (Fig. 30). En ambientes oligotróficos, las bacterias pueden ser controladas por la disponibilidad de fósforo, mientras que el PPA es colimitado por

fosforo y nitrógeno (Macek *et al.*, 2009). Además esto se corrobora con la colimitación por N y P para el crecimiento algal registrada en el lago Atexcac (Hernández-Avilés *et al.*, 2001).

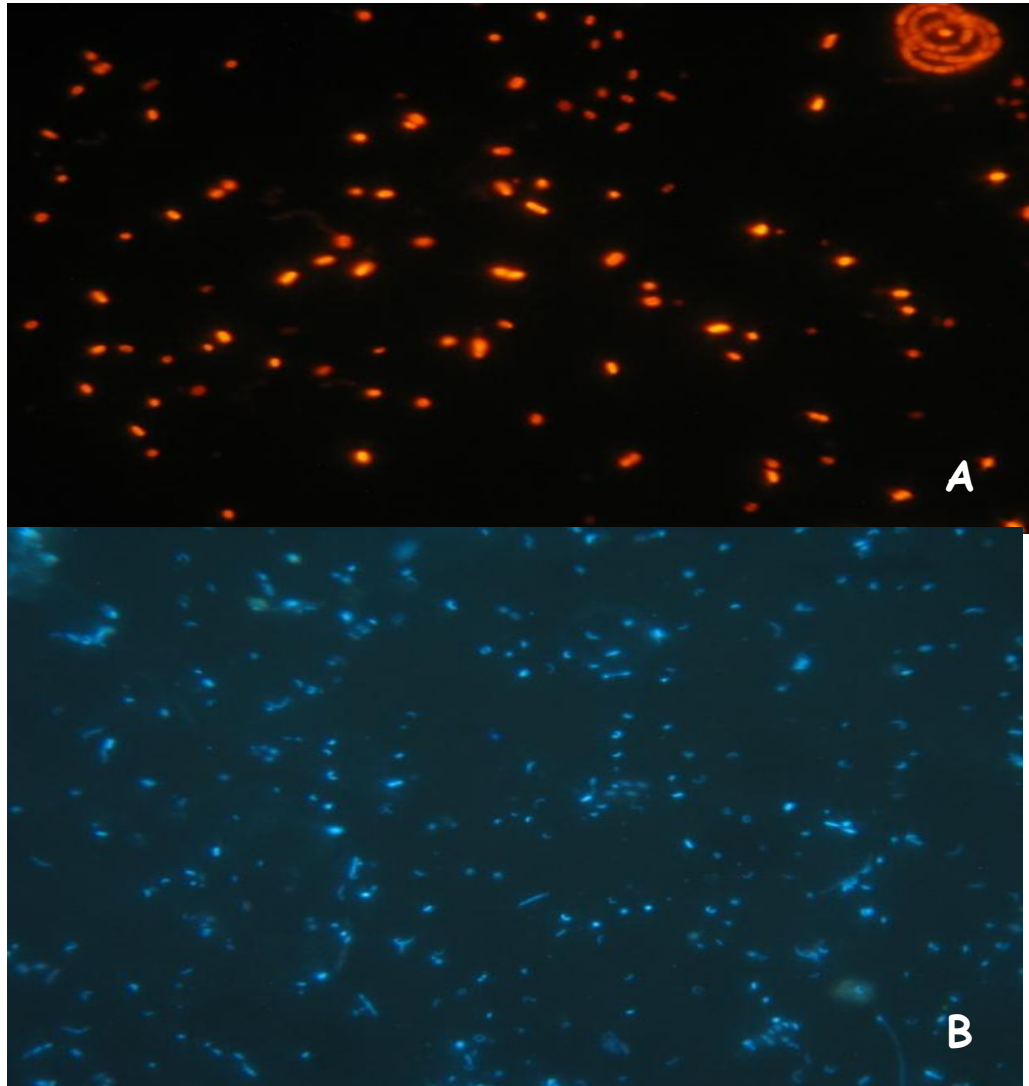


Fig. 30. Comparación de tamaño celular entre el plancton procarionte autotrófico (A) y heterotrófico (B) (microscopia de epifluorescencia 100x)

9.3.4. - Biomasa PPH.

La comunidad bacteriana heterotrófica es el componente biológico más importante en la transformación y mineralización de la materia orgánica en ecosistemas acuáticos y su biomasa constituye en gran parte a la fracción de la biomasa total del plancton (Hernández-Avilés *et al.*, 2012).

La biomasa del PPH al igual que su abundancia estuvo asociada con el comportamiento de monomixis cálida del lago presentando máximos durante el período de mezcla, debido a que las células al presentar un tamaño reducido poseen un alto potencial de crecimiento y producción que favorece un máximo de biomasa cuando existe una mayor disponibilidad de recursos particularmente nutrientes. Asimismo, durante la estratificación estos organismos tienden a acumularse hacia el metalimnion donde se establece un gradiente de densidad (termoclina), esto también debido a su reducido tamaño celular que les confiere una tasa de sedimentación baja (Callieri 2007).

Las máximas biomásas de PPH se registraron durante la etapa bien establecida y tardía, en particular en los meses de Agosto y Noviembre, que coinciden con el aumento en las concentraciones de FSR. Esto resalta la importancia de este elemento en el crecimiento microbiano (Bertoni *et al.*, 2008). A pesar de esto, no se observó correlación alguna entre la disponibilidad de nutrientes. El parámetro con el cual la biomasa del PPH presentó correlación positiva fue la temperatura, así cuando esta aumentó en los meses correspondientes a la estratificación bien establecida su biomasa se incrementó. Lo que se relaciona con el aumento de las tasas metabólicas bacterianas encargadas de descomponer la materia orgánica procedente de los distintos florecimientos algales durante la estratificación temprana. Una evidencia de la oxidación de la materia orgánica es la reducción del oxígeno disuelto en los estratos inferiores; que se puede verificar con la correlación negativa que presentó la biomasa con este parámetro. De manera similar Hernández Avilés *et al.*, (2012) encontraron que la concentración de oxígeno

disuelto en la columna de agua determina el tamaño celular del PPH en el lago Alchichica, en donde las células eran 1.3 veces mayor en el hipolimnion (anóxico) que en el epilimnion (normalmente saturado de oxígeno).

El tamaño, morfología, y estructura bacteriana en el perfil vertical de la columna de agua dependen de varios factores, tales como: la temperatura, la disponibilidad de la luz, la estructura de la red trófica del sistema, entre otros (Hernandez-Áviles *et al.*, 2012). De estos factores, destaca el control descendente ("top-down") producido por los microdepredadores (pastoreo) (Furtado *et al.*, 2001). En el lago Atexcac se observó claramente un aumento del contenido de carbono bacteriano hacia el hipolimnion, en donde la composición del procarioplancton está asociada con los procesos desnitrificación y de sulfato reducción (Hernández-Avilés *et al.*, 2010).

La biomasa del PPH fue aproximadamente cuatro veces mayor que la del PPA a lo largo del año (Fig. 25); lo cual muestra que este grupo tiene una contribución de carbono más importante a otros niveles tróficos en el lago. Contrario a lo reportado por Sarmiento (2012) que plantea que el PPH aparentemente no juega un papel dominante en el epilimnion de los lagos tropicales.

Durante el período de estudio, las mínimas concentraciones de biomasa se presentaron en el mes de Enero, cuando se registró el pico máximo de PPA durante la mezcla y en la estratificación temprana de la columna, en los meses de Abril y Mayo, en donde se dio un florecimiento de *Nodularia spumigena cf.* y el fenómeno de emblanquecimiento respectivamente. Este último asociado al mayor aporte de biomasa del PPA. Se ha planteado que el PPA puede tomar ventaja competitiva para la utilización de nutrientes contra el PPH e incluso otros grupos del fitoplancton (Macek *et al.* 2009).

Durante el período de estratificación bien establecida y tardía, se observó el aumento de la densidad y de la biomasa del PPH; sin embargo, hubo una reducción de estos mismos parámetros para el PPA, corroborando así la posible competencia entre estos grupos por los nutrientes en la columna de agua.

De acuerdo con las concentraciones promedio de biomasa ($37.18 \mu\text{g L}^{-1}$) y volumen celular ($0.125 \mu\text{m}^3$) del PPH del lago Atexcac, este sistema se encuentran dentro del intervalo propuesto para sistemas oligotróficos (La Ferla *et al.*, 2014). Estos mismos autores proponen que el 40% de la variación de este grupo se debe principalmente a variables biológicas (control, "top-down") y entre el 50 y 60 % a factores ambientales como la temperatura, el oxígeno disuelto y la concentración de nutrientes (control "bottom-up"). Estos resultados son similares a lo reportado previamente en el lago Atexcac, particularmente para los parámetros limnológicos analizados.

10.- Conclusiones.

La dinámica espacio-temporal de la densidad y de la biomasa tanto del picoplancton autotrófico como del heterotrófico tuvieron una relación directa con el comportamiento de monomixis cálida del lago. Con máximos en el período de mezcla por la disponibilidad de nutrientes y una disminución consecutiva durante el periodo de estratificación, con una tendencia a acumularse hacia la termoclina.

La abundancia y distribución del PPA se correlacionó con la concentración de las formas de fósforo.

El evento de emblanquecimiento en el lago se presentó posteriormente al florecimiento de *Nodularia spumigena*, la cual aumenta el pH en una unidad por efecto de una elevada productividad, cambiando las formas de carbono disponible, lo que favorece la nucleación de bicarbonatos por el PPA asociado con un incremento en su densidad.

La densidad y la biomasa del PPH mostraron una correlación positiva con la temperatura, en la estratificación estos parámetros se incrementaron en el epilimnion y metalimnion, como consecuencia del aumento de la temperatura que favorece una mayor actividad bacteriana.

Al presentar el PPH una mayor densidad y biomasa que el PPA, este puede tener un papel más importante en el flujo de carbono a través del circuito microbiano.

El estado trófico del sistema varía temporalmente (de oligotrófico a meso-eutrófico) en función de la dinámica de los nutrientes asociada con el

incremento del picoplancton durante la mezcla, y el florecimiento de cianobacterias filamentosas y del PPA durante la estratificación temprana en el lago Atexcac.

En el lago Atexcac el PPH juega un papel importante en el ciclo del carbono a través de la oxidación de la materia orgánica, el circuito microbiano y los ciclos biogeoquímicos, mientras el PPA influye en la regulación del sistema de amortiguamiento del carbono a través de la utilización de las formas bicarbonatadas para la fotosíntesis durante el evento de emblanquecimiento.

11.- Literatura Citada.

- Adame, M.F., J. Alcocer y E. Escobar. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology*. 53:22-31.
- Alcocer, J. 1995. Los lagos cráter del valle de Santiago, Guanajuato. Pp 193-212. *en* G. De la lanza y J.L García (comps.). *Lagos y presas de México*.
- Alcocer, J. 1997. Biodiversidad y lagos salinos. CONABIO. *Biodiversitas* 16:7-14.
- Alcocer, J., A. Lugo, M.R. Sánchez, M. Chávez & E. Escobar. 1997. Threats to the saline lakes of the oriental basin, Mexico, by Human activities. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 26:1383-1386.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implication in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla México. *Verh. Internar. Verein. Limnol.* 27:3166-3169.
- Alcocer, J., E. Escobar y L. A. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta a la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18(1 suplemento):115-122
- APHA, 2001. Métodos normalizados para el análisis de agua potables y residuales. American Public Health Association. 17ª Edición. Madrid.
- Armienta, M., G. Vilaclara, S. De la Cruz-Reyna, S. Ramos, N. Ceniceros, O. Cruz, A. Aguayo y F. Arcega. 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican Volcanoes. *J. Vulcanol. Geother. Res.* 249-258.

- Arredondo-Figueroa, J.L., L.E. Borrego-Enríquez, R.M. Castillo-Domínguez y M.A. Valladolid Laredo. 1983. Batimetría y morfometría de los lagos Maars de la cuenca Oriental, Puebla, México. *Biótica* 8: 3-47.
- Arredondo-Figueroa, J.L. 1995. Los axalapasos de la cuenca oriental Puebla. Pp 81-105 *en* G. De la lanza y J.L García (comps.). *Lagos y presas de México*.
- Arrellano, J. y E. González. 2011. Dinámica espacio-temporal del picoplancton procarionte y su relación con la variabilidad limnológica del lago volcánico Atexcac, Puebla. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.
- Azam, F., T. Fenchel, J. Field, J. Gray, L. Meyer-Reil y F. Tingstad. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar Ecol. Prog. ser.* 10:257-263.
- Bertoni, R., C. Callieri, E. Balseiro y B. Modenutti. 2008. Susceptibility of bacterioplankton to nutrient enrichment of oligotrophic and ultraoligotrophic lake waters. *J. Limnol.* 67(2): 120-127.
- Callieri, C. y M.L. Pinolini. 1995. Picoplankton in lake Maggiore, Italy. *Int. review Geo. Hydrobiol.* 80: 491- 501.
- Callieri, C. y J.G. Stockner. 2002. Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *J. Limnol.* 61: 1-14.
- Callieri, C. 2007. Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. *Freshwater Reviews.* 1:1-28.
- Callieri, C. 2010. Single cells and microcolonies of fresh water picocyanobacteria: a common ecology. *Journal of Limnology* 69:257-277.

- Callieri, C., M. Coci, G. Corno, M. Macek, B. Modenutti, E. Balseiro y R. Bertoni. 2013. Phylogenetic diversity of nonmarine picocyanobacteria. *FEMS Microbiol. Ecol.* 85:293-301.
- Camacho, A., R.M. Miracle y E. Vicente. 2003. Which factor determine the abundance and distribution of picocyanobacteria inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. *Arch. Hydrobiol.* 157:332-336.
- Carrasco-Nuñez, G., H.M. Ort y C. Romero. 2007. Evolution and hydrobiological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern Mexico). *Journal of volcanology and geothermal research* 159 (2007) 179-197.
- Couradeau, E., K. Benzerara, E. Gérard, D. Moreira, S. Bernard, G. E. Brown y P. Lopez-Garcia. 2012. An early-branching microbialite cyanobacterium forms intracellular carbonates. *Science.* 336:459-462.
- Courties C., A. Vaquer, M. Trousellier, J. Lautier, M.J. Chrétiennot-Dinet, J. Neveux, C. Machado y H. Claustre. 1994. Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370: 255-259.
- Davalos-Lind, L., T. Kluwer y O., Lind. 2001. Phytoplankton and bacterioplankton production and trophic relations in lake Chapala, a Review. Academic plenum publishers; New York; USA.
- Diez, B. 2001. Diversidad del picoplancton eucariotico marino mediante métodos moleculares. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Departamento de Genética y Microbiología. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Dittrich, M., P. Kurz, y B. Wehrli. 2004. The role of autotrophic picocyanobacteria in calcite precipitation in an oligotrophic lake. *J. Geomicrobiology.* 21(1): 45-53.

- Dussart, B.H. 1965. Less different categories de plancton. *Hydrobiologia*, 26:72-74.
- Drakare, S. 2002. Competition between picoplanktonic cyanobacteria and heterotrophic bacteria along crossed gradients of glucose and phosphate. *Microb. Ecol.*, 44:327-335.
- Fuentes, F. y Massol-Deyá, A. 2002. Manual de laboratorios. Ecología de microorganismos. Universidad de Puerto Rico. 185p.
- Furtado, A.L.S., P. Casper y F. Esteves. 2001. Bacterioplankton abundance, biomass and production in a Brazilian coastal lagoon and in two German lakes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, março. Academia brasileira de Ciências. 73:39-49
- García, J. 2010. Efectos climáticos sobre el agua subterránea y el lago Alchichica Puebla, México. Tesis de maestría. Posgrado en ciencias de la Tierra, UNAM.
- Google (2013). Foto de satélite del Lago Atexcac. Consulta: mayo 2013 <http://earth.google.com>.
- Hallegraeff, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32(2): 79-99.
- Hammes, F. y W. Verstraete. 2002. Key roles of pH and calcium metabolism in microbial carbonate precipitation. *Environmental Science & Bio/Technology*. 1:3-7.
- Hammer U.T. 1987. Saline lake ecosystems of the world, Kluwer Academic Publishers. Hingham.
- Hernández-Avilés, J.S., F. Bernal-Brooks, G. Velarde, D. Ortiz, O. T. Lind y L. Dávalos-Lind. 2001. The algal growth potential and algae growth-limiting nutrients for 30 of Mexico's lakes and reservoirs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 3583-3588.

- Hernández-Avilés, J. S., M. Macek, J. Alcocer, B. López -Trejo y M. Merino-Ibarra. 2010. Prokaryotic picoplankton dynamics in a warm-monomictic saline lake: temporal and spatial variation in structure and composition. *Journal of Plankton Research*. 32:1301-1314.
- Hernández-Avilés, J. S., R. Bertoni, M. Macek y C. Callieri. 2012. Why bacteria are smaller in the epilimnion than in the hypolimnion? A hypothesis comparing temperate and tropical lakes. *Journal of Limnology*. 71(1):104-111.
- Kilham, S. y P. Kilham. 1990. Endless summer: internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. *Freshwater Biology*, 23, 379-389.
- Kosamu, I.B.M. y M. Obst. 2009. The influence of picocyanobacterial photosynthesis on calcite precipitation. *Int. J. Environ. Sci. Tech.*, 6 (4), 557-562.
- Komárek, J., M. Hübel, H. Hübel y J. Smarda. 1993. The *Nodularia* studies. 2. Taxonomy. *Algological Studies*. 68:1-25
- La Ferla, R., G. Maimone, G. Caruso, F. Azzaro, M. Azzaro, F. Decembrini, A. Cosenza, M. Leonardi y R. Paranhos. 2014. Are prokaryotic cell shape and size suitable to ecosystem characterization?. *Hydrobiologia*. 726:65-80.
- Lampert, W. y U. Sommer. 1997. *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. Oxford. 382p.
- Lewis, W. M. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. In Schiemer, F. y K. T. Boland (eds), *Perspectives in Tropical Limnology*. SPB, Amsterdam: 43-64.
- Loferer-Krößbacher, M., J. Klima y R. Psenner. 1998. Determination of bacterial cell dry mass by transmission electron microscopy and densitometric image analysis. *Appl Environ Microbiol* 64:688-694.

- Macek, M., G. Vilaclara y A. Lugo. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. *Mar. Microb. Food webs* 8: 235-249.
- Macek, M. 2007. Lago de Atexcac. Pp 201-211 *en* De la Lanza, G. 2007. Las aguas interiores de México, conceptos y casos. AGT Editor.
- Macek, M., J. Alcocer, A. Lugo, M.E. Martínez, L. Peralta y G. Vilaclara. 2009. Long term picoplankton dynamics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *J. Limnol.* 68(2): 1-10.
- Margalef, M. 1983. *Limnología Omega* (Ed.), Barcelona, España.
- Márquez, S.M.J. 1991. Probabilidad y estadística para ciencias químico biológicas. Mcgraw-Hill. México. 67pp.
- Morán, X.A., A. Bode, A. Calvo-Díaz, L. Díaz-Peréz, L. Suárez, A. Roura, E. Nogueira y G. González-Nuevo. 2013. Picoplancton autotrófico y heterotrófico. Instituto Español de Oceanografía. Ministerio de ciencia e innovación. pp 159-175.
- Oliva, M., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y L. Oseguera. 2009. Planktonic bloom-forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, México. *Natural Resources and Environmental Issues.* 15: 120-126.
- Oliva, M., A. Lugo, J. Alcocer y E. A. Cantoral-Uriza. 2008. Morphological study of *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad (Stephanodiscaceae) from a saline Mexican lake. *BioMed Central. Saline Systems.* 4:17.
- Oliva, M., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiol.* 466:299-306.

- Olsen, L.M., M. Öztürk, E. Sakshaug y G. Johnsen. 2006. Photosynthesis-induced phosphate precipitation in seawater: ecological implications for phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 319: 103-110.
- Pérez, M.C., S. Bonilla, L. De León, J. Marda y J. Komárek. 1999. A bloom of *Nodularia balticaspumigena* group (Cyanobacteria) in a shallow coastal lagoon of Uruguay, South America. *Algological Studies* 93: 91-101.
- Pernthaler, J., K. Šimek, B. Sattler, A. Schwarzenbacher, J. Bobkova y R. Psenner. 1996. Short-term changes of protozoan control on autotrophic picoplankton in an oligomesotrophic lake. *J. Plankton Res.*, 18: 443-462.
- Porter K. G. y Y.S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948.
- Posch T., M. Loferer-kröbbacher, G. Gao, A. Alfreider, J. Pernthaler y R. Psenner. 2001 Precision of bacterioplankton biomass determination: a comparison of two fluorescent dyes and of allometric and linear volume-to carbon conversions factors. *Aqua Microbiol Ecol* 25:55-58.
- Rendón, M., 2008. Limnología física del lago cráter Los Espinos, Municipio de Jiménez Michoacán. Tesis Doctoral, Instituto de investigaciones sobre recursos naturales (INIRENA), Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH).
- Riding, R., 2000. Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms . *Sedimentology.* 47:179-214.
- Salgado-Ugarte, I.H. 2013. Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para análisis de datos. Un enfoque biométrico. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México. 307 pp.

- Sánchez, R. 2006. Dinámica vertical y temporal de los nutrientes (N, P, Si) en un lago monomítico cálido tropical: Alchichica Puebla, México. Tesis de maestría en ciencias del mar y Limnología, UNAM, México.
- Sarmiento, H. 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia* 686:1-14.
- Sarmiento, H., F. Unrein, M. Isumbicho, E. Estenuite, J. Gasol y J. Descy. 2008. Abundance and distribution of Picoplankton in tropical oligotrophic Lake Kivu, eastern Africa. *Journal of plankton research* 28: 815-829.
- Schiaffino, M. 2012. Análisis de la estructura del picoplancton y sus patrones biogeográficos en lagos comprendidos en una transecta Patagónico-Antártica. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de ciencias exactas y naturales.
- Sieburth J. Mc. N. 1978. Conveners report on the informal session on biomass and productivity of microorganisms in planktonic ecosystems. *Helgol. Wiss. Meeresunters* 30:697-704.
- Thompson, J., S. Schultze, T. Beveridge, y D. Des Maris. 1997. Whiting events: biogenic origin due to the photosynthetic activity of cyanobacterial picoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 42(1): 133-141.
- Torres-Orozco, R. y J.L. García. 1995. Introducción al manejo de datos limnológicos. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México.
- Torres-Orozco, R. 2007. Importancia de las bacterias en las presas. Pp 373-412. *En Arredondo, J., G. Díaz y G. Trinidad. (comps.) 2007 Limnología de presas mexicanas. Aspectos teóricos y prácticos. AGT editor, S.A. casa abierta al tiempo.*

- Vergara, Y. 2005. Dinámica de nutrientes del lago Zirahuén, Michoacán, México. Instituto de investigaciones sobre los recursos naturales- UMSNH.
- Weisse. 1993. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. *Adv. Microb. Ecol.* 13:327-370.
- Weisse, T. y U., Kenter. 1991 Ecological characteristics of autotrophic picoplankton in a prealpine lake. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 76,493-504.
- Wetzel, G. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems.* 3ra ed. Elsevier Science. AUS.
- Woese C.R. y O. Wheelism. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal of the domains Archaea, bacteria and Eukarya. *Proc Natl sci* 97: 4576-4579.
- Worden A, J. Nolan y B. Palenik. 2004. Assessing the dynamics and ecology of marine Picophytoplankton: the importance of the eukaryotic component. *Limnol. Oceanographic* 49: 168-179.