



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

“VARIACIÓN A LARGO PLAZO DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA
FITOPLANCTÓNICA EN EL LAGO ALCHICHICA, PUEBLA”

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

JOSÉ DANIEL CUEVAS LARA

TUTOR PRINCIPAL:

DR. JAVIER ALCOCER DURAND
FES IZTACALA, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

DRA. MARGARITA CABALLERO MIRANDA
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM

DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
FES IZTACALA, UNAM

DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA
FES IZTACALA, UNAM

CIUDAD DE MÉXICO, FEBRERO DEL 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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



“Variación a largo plazo de la productividad primaria fitoplanctónica
en el Lago Alchichica, Puebla”

TESIS

Que para obtener el grado académico de
Maestro en Ciencias del Mar y Limnología
(Limnología)

Presenta:

José Daniel Cuevas Lara

Director de Tesis:

Dr. Javier Alcocer Durand

Comité Tutor:

Dra. Margarita Caballero Miranda

Dr. Javier Carmona Jiménez

Dr. Alfonso Lugo Vázquez

Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia

Ciudad Universitaria, Ciudad de México, febrero 2017

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por permitirme ser parte de su comunidad estudiantil y científica para desarrollar mis estudios, en compañía y apoyo de sus docentes que me brindaron sus conocimientos y experiencia a lo largo de mi formación.

Agradezco también a mi tutor de tesis, el Dr. Javier Alcocer Durand, por ofrecerme su ayuda y supervisión en mi capacitación y adquisición de los conocimientos en la investigación científica, Además, mostrarme siempre el lado interesante, importante e incluso divertido de la Limnología.

Asimismo, mi agradecimiento va dirigido a los miembros de mi jurado: la Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia, la Dra. Margarita Caballero Miranda, el Dr. Alfonso Lugo Vázquez y el Dr. Javier Carmona Jiménez, por haber aceptado formar parte en la tutela de mi trabajo, y por sus valiosos consejos y observaciones.

Al Dr. Luis Oseguera Pérez por su amistad, apoyo y enseñanzas que me brindó en campo y en el procesamiento de los datos.

Al Dr. Benjamín Quiroz Martínez por su ayuda en los análisis de las series de tiempo.

Al Proyecto de Investigación en Limnología Tropical, PILT, FES Iztacala, y su equipo de colaboradores que participaron en la toma de datos. A Oscar, Daniela, Andrea, Lucely y Luis por su compañía y apoyo en el campo y laboratorio. En especial a Luis, por su apoyo y guía en la elaboración de la tesis, y a Daniela, por su apoyo y sus consejos en los problemas que me surgieron.

Agradezco el financiamiento otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me proporcionó.

Investigación realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM IN225517 “Pasado y futuro del circuito microbiano del Lago Alchichica como centinela de cambio climático en ambientes tropicales”. Agradezco a la DGAPA-UNAM la beca recibida.

Dedicatoria

A Dios por estar siempre presente y cuidarme para ir por buen camino, al igual que darme esas fuerzas para lograr mis metas, a pesar de los obstáculos que se me presentan en la vida.

A mis padres, Verónica y Samuel, es en mayor parte para ustedes, gracias por siempre apoyarme en todo momento de mi vida, ya que sin ustedes este logro no sería posible. Mis hermanos Samuel y Roberto por tantos momentos de alegría. Los quiero mucho.

A mis abuelos, Alicia y Roberto, Jesús, en paz descanse, y en especial a ti abuelita Concepción gracias por permitir estos años de compañía, y por la paciencia. Los quiero mucho.

A Karen por tu amor, siempre alentándome y motivándome.

A mis amigos, por tantos momentos de alegría durante esta etapa.

A mis familiares, mis tíos y primos.

Tabla de contenido

Resumen	6
Abstract	7
Introducción	8
Antecedentes	9
Justificación	12
Hipótesis	12
Objetivos	13
<i>General</i>	13
<i>Específicos</i>	13
Área de estudio	14
Materiales y métodos	16
Obtención de datos	16
<i>Radiación fotosintéticamente activa</i>	16
<i>Radiación ascendente</i>	16
<i>Fluorescencia natural</i>	17
<i>Clorofila “a” y productividad primaria</i>	18
Limpieza y manejo de los datos	19
Análisis de series de tiempo	20
Resultados	22
Dinámica intraanual	22
<i>Zona eufótica (Z_{EU})</i>	22
<i>Temperatura</i>	23
<i>Capa de mezcla y proporción Z_{MIX}:Z_{EU}</i>	24
<i>Clorofila “a”</i>	25
<i>Producción primaria fitoplanctónica</i>	26
Dinámica interanual	30
<i>Zona eufótica (Z_{EU})</i>	30
<i>Temperatura</i>	30
<i>Clorofila “a”</i>	32
<i>Producción primaria fitoplanctónica</i>	32

<i>Análisis de las series de tiempo de la Clorofila “a” y producción primaria fitoplanctónica</i>	33
Relación de la producción primaria fitoplanctónica con otros parámetros	36
Discusión	38
Situación de la PPF en el Lago Alchichica	38
Dinámica estacional de la PPF y su relación con la luz, temperatura y composición del fitoplancton	38
Variabilidad interanual de la PPF y su relación con otros parámetros	41
Patrones y tendencias a largo plazo: Z_{EU} y temperatura	42
Patrones y tendencias a largo plazo: PPF y Clor-a	44
Conclusiones	48
Referencias	49

Tabla de Figuras

Figura 1. Ubicación geográfica del Lago Alchichica en la República Mexicana.	15
Figura 2. Año tipo de la Z_{EU} y la SPAR en el Lago Alchichica durante los 16 años de estudio	23
Figura 3. Diagrama profundidad tiempo de isotermas del año tipo en el Lago Alchichica durante el periodo de estudio.....	24
Figura 4. Año tipo de la Z_{MIX} y Z_{EU} en el Lago Alchichica durante el periodo de estudio (1999 – 2014)	25
Figura 5. Año tipo de las tasas de producción y Clor-a del fitoplancton en el Lago Alchichica durante el periodo 1999-2014. (a) Diagrama profundidad tiempo de la concentración de Clor-a y (b) tasa de PPF	27
Figura 6. Perfiles verticales del año tipo de la PPF y Clor-a a lo largo del ciclo anual	28
Figura 7. Diagrama de caja de la dinámica de la concentración de la Clor-a integrada (a) y PPF integrada (b), en un año tipo del Lago Alchichica (1999 – 2014)	29
Figura 8. Variación de la Z_{EU} en el Lago Alchichica durante el periodo de muestreo. La línea negra horizontal es el promedio de la Z_{EU} durante los 16 años de estudio.....	30

Figura 9. Variación de la temperatura en la capa superficial y en la capa de fondo del Lago Alchichica (1999–2014)	31
Figura 10. Variación de la profundidad de la termoclina planar en el periodo 1999–2014 en el Lago Alchichica.....	32
Figura 11. Variación de la concentración de la Clor-a y de las tasas de PPF integradas por unidad de área durante el periodo de 1999 al 2014	33
Figura 12. (a) Serie de tiempo no estacionaria de la Clor-a integrada por unidad de área en el Lago Alchichica (194 datos, 1999-2014). (b) Tendencia de a. (c) Espectro de potencias de onduletas de a	35
Figura 13. (a) Serie de tiempo no estacionaria de la PPF integrada por unidad de área en el Lago Alchichica (194 datos, 1999-2014). (b) Tendencia de a. (c) Espectro de potencias de onduletas de a	36
Figura 14. Índice Oceánico de “El Niño” basado en promedios trimestrales. Las flechas negras indican eventos Niño o Niña moderados	46

Índice de tablas

Tabla 1. Correlación de Pearson y coeficiente de determinación de la PPF con diferentes variables.	38
Tabla 2. Tasas promedio de PPF y concentración de Clor-a en diferentes lagos tropicales del mundo medidas en periodos mayores o iguales a un año.	39

Resumen

La dinámica de la productividad primaria fitoplanctónica (PPF) en los cuerpos acuáticos tropicales ha sido poco estudiada, particularmente son escasos los estudios a largo plazo. Con el objetivo de identificar y analizar patrones intra e interanuales de la PPF a largo plazo, se analizaron los registros de PPF en Alchichica, un lago tropical, oligotrófico y monomítico cálido, en función de la capa de mezcla, zona fótica y concentración de clorofila “a” (Clor-a). El estudio comprendió un periodo de 16 años con muestreos aproximadamente mensuales en los cuales se registraron un total de 178 perfiles de temperatura, radiación fotosintéticamente activa (PAR), concentración de Clor-a y las tasas de PPF mediante mediciones *in vivo* de la fluorescencia de la Clor-a con un perfilador de fluorescencia natural Biospherical PNF-300. La temperatura superficial y de fondo en el lago muestran una trayectoria de aumento en los 16 años de estudio (0.030 y 0.023 °C año⁻¹, respectivamente). Los valores integrados por unidad de área de la PPF tuvieron un promedio de 378 ± 144 mg C m⁻² h⁻¹ (50.4–700.5) con un coeficiente de variación (CV) del 38%, valor similar a los registrados en otros lagos tropicales de características comparables. Las tasas de la PPF en el Lago Alchichica muestran una tendencia a la estabilidad a largo plazo, así como una ciclicidad anual (estacional) recurrente a lo largo de todo el periodo de estudio. Se encontraron dos picos de PPF asociados a los periodos de estratificación y mezcla, el primero a fines de la circulación relacionado al florecimiento invernal de diatomeas, y el segundo relacionado con la formación de un máximo profundo de clorofila (DCM), a lo largo de la estratificación bien establecida y parte de la tardía. La información analizada sugiere un efecto del cambio climático regional con un calentamiento a largo plazo de las aguas del Lago Alchichica, lo que podría tener implicaciones en su dinámica térmica y por ende en su PPF.

Abstract

The dynamics of phytoplankton primary productivity (PPP) in tropical aquatic ecosystems has been poorly studied, in particular the long-term studies. With the aim of identify and analyze the long-term intra and interannual patterns of the PPP, we analyzed the PPP record in Lake Alchichica, a tropical, oligotrophic and warm monomictic lake, in function of mixing layer, photic zone and chlorophyll a concentration (Chl-a). The study included 16 years of monthly samples with a total of 178 profiles of temperature, photosynthetic active radiation (PAR), chlorophyll a concentration, and rate of phytoplankton primary productivity calculated through *in vivo* measurement of chlorophyll “a” fluorescence and recorded with a Biospherical PNF-300 profiling natural fluorometer. The surface and bottom temperature in the lake show a trajectory of increase in the 16 years of study (0.030 and 0.023 °C yr⁻¹, respectively). Integrated values of PPP per square meter ranged between 324 and 490 mg C m⁻² h⁻¹ with a mean of 378 ± 144 mg C m⁻² h⁻¹ (50.4–700.5) with a coefficient of variation (CV) of 38%, similar to the values registered in other equivalent lakes. The rates of PPP show a long term stability trend and a recurrent annual (seasonal) cyclicality as well as overall study period. In the last we found two peaks associated to mixing and stratification phases, one related to the winter diatom bloom by the end of the mixing period, and the other associated to the development of a deep chlorophyll maximum (DCM), during the well-established and late stratification. The analyzed information suggests a regional climate change effect and a long term water warming event in the Lake Alchichica, which might have implications in the thermic dynamic and hence in the PPP.

Introducción

En los ecosistemas acuáticos la producción primaria fitoplanctónica (PPF) se refiere a la producción de carbono orgánico por parte de las microalgas mediante el proceso de la fotosíntesis. El fitoplancton, está constituido por diversas especies, considerando a cianobacterias y numerosas algas eucariotas que en conjunto son de gran importancia dentro de los ecosistemas acuáticos, ya que desempeñan diferentes funciones relevantes en relación a los sistemas biogeoquímicos y al mantenimiento trófico de los ecosistemas (Falkowski, 1994).

Existen diversos elementos que regulan la estructura y dinámica de las comunidades fitoplanctónicas en los ambientes lacustres, algunos de los más importantes son la luz, los nutrientes, la temperatura, la hidrodinámica del lago y su estructura térmica, todos ellos son afectados por efectos primarios de la cantidad y variación de la radiación solar relativos a la posición geográfica del lago (Lewis, 1987). Así, la intensidad lumínica que recibe una zona o región está determinada por distintas variables que actúan en diferentes escalas temporales y espaciales, como la estación del año, hora del día, nubosidad y la composición del agua que afectan la radiación subacuática (Cervantes *et al.*, 2005).

Por otra parte, respecto a la distribución espacial y la atenuación de la luz en la columna de agua, se ha observado que se forma un gradiente lumínico en las distintas profundidades, de tal manera que se distinguen tres zonas con implicaciones en el crecimiento fitoplanctónico: 1) zona de fotoinhibición, presente en la capa superficial donde la alta radiación no permite la fotosíntesis; 2) la zona de producción máxima, a una profundidad tal que la radiación permite la tasa máxima de fotosíntesis; y 3) la zona de declive progresivo, en la cual la radiación disminuye conforme se profundiza, hasta alcanzar cantidades muy bajas que imposibilitan la fotosíntesis (Horne, 1994). En este sentido, las variaciones en la intensidad de la radiación tienen importantes consecuencias en el proceso de la fotosíntesis y en las tasas de crecimiento del fitoplancton, aunque éstas son diferentes en cada especie debido a los diferentes mecanismos en la fijación de carbono (Darchambeau *et al.*, 2014).

Cabe mencionar que la energía lumínica está integrada por distintas longitudes de onda, sin embargo, de todo el espectro de la luz solar, sólo una fracción es útil para realizar la fotosíntesis; esta fracción es conocida como radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés, ~400-700 nm). La PAR delimita la zona eufótica (Z_{EU} = del 100 al 1% de la PAR superficial –SPAR-) o zona productiva, en donde ocurre una mayor producción fotosintética en comparación con la respiración (Kalf, 2002). Esta condición tiene grandes implicaciones en el proceso de PPF y por consiguiente en la dinámica del lago.

Es evidente entonces que las mediciones precisas de los diferentes tipos de longitudes de onda en la radiación son de gran utilidad. Por ejemplo, debido a la propiedad de la fluorescencia de

los pigmentos fotosintéticos del fitoplancton, se ha logrado medir de manera rápida y práctica la concentración de la clorofila, asumiendo que la emisión de radiación es isotrópica -es decir, ésta es invariable en todas direcciones- e independiente de la forma celular y de la especie de microalga. Por ello, la detección de la fluorescencia natural, que refleja la clorofila “a” (Clor-a) estimulada con luz solar, ha demostrado ser una técnica rápida, no destructiva y no contaminante e *in vivo*, tanto en ambientes marinos (p.ej., Cervantes *et al.*, 2005; Signoret *et al.*, 2006) como en aguas epicontinentales (p.ej., Berman *et al.*, 1995; Fee, 1976).

La técnica por fluorescencia también permite estimar la productividad primaria (PP) al aplicar las ecuaciones propuestas por Chamberlain *et al.* (1990), aunque su uso se limita a registrar sólo a partir de aproximadamente 5 m de profundidad –en aguas oligotróficas- debido a que en los primeros metros de la columna de agua la radiación infrarroja proveniente de la luz solar interfiere con la fluorescencia emitida por la Clor-a de las algas, por lo que el sensor óptico no puede reconocer la fuente, lo que provoca lecturas erróneas (Chamberlain *et al.*, 1990). A pesar de ello y con ayuda de las mediciones de PAR, se ha demostrado que es un buen método para medidas cuantitativas y cualitativas, además de proporcionar una imagen casi instantánea de la producción primaria de la columna de agua y de sus tendencias en el tiempo y espacio (Madden y Day, 1992).

Gran parte de los estudios limnológicos y en particular los que miden la PPF de los cuerpos acuáticos, sólo abarcan periodos cortos, sin tomar en cuenta que a menudo los cambios en la estructura y actividad de la comunidad de fitoplancton se desarrollan a mayores escalas (Cloern, 1996; Paerl *et al.*, 2010). Durante un periodo extenso pueden ocurrir cambios en una región, tanto a nivel de la cuenca como en el lago mismo; por lo tanto, es de gran importancia monitorear los procesos ecosistémicos a largo plazo, como lo es la PPF, esto ayuda a comprender la estructura, dinámica y funcionamiento en estos ambientes.

Antecedentes

Existen numerosas investigaciones limnológicas acerca de la dinámica de la PPF en diferentes lagos del mundo; la mayoría de estos estudios se han realizado en regiones templadas y frías, mientras que aquellos realizados en zonas tropicales son escasos, y aún más raros aquellos que abarcan periodos a largo plazo. No obstante, en este apartado se hará mención de las investigaciones relacionadas con la PPF principalmente en lagos tropicales, y de su variabilidad temporal.

Se sabe que la comunidad fitoplanctónica lacustre y por ende la tasa de PP se distribuyen de manera diferencial a lo largo de la columna de agua de acuerdo con diversos factores ambientales, como son la intensidad de la luz, la temperatura, la concentración de nutrientes, el oxígeno disuelto y el pH del agua, entre otros. En este sentido, en los lagos oligotróficos la

distribución vertical de la PP bruta (PPB) por parte del fitoplancton se ve afectada por el efecto de inhibición debido a la alta intensidad de la luz en los primeros metros de la columna de agua (Neale y Richerson, 1987; Pinilla, 2006; Ndebele-Murisa *et al.*, 2010), aunque en días nublados este efecto tiende a disminuir de manera significativa (Lewis, 1974). Se ha demostrado para algunos lagos tropicales africanos que durante el periodo de estratificación el hábitat óptimo para la producción fitoplanctónica se encuentra entre los primeros 3 a 5 metros de la columna de agua (Ndebele-Murisa *et al.*, 2010). La penetración de la luz en la columna de agua también suele tener consecuencias importantes en la variación temporal de las tasas de producción del fitoplancton, pues se ha demostrado que la variación de la penetración de la PAR en la columna puede explicar en parte la variación estacional de la PPF (Berman *et al.*, 1995). De esta manera la limitación de la luz en la capa de mezcla de los lagos durante el periodo de circulación también suele tener mucha importancia debido a que la turbidez del agua puede afectar el proceso de fotosíntesis (Lewis, 1974).

Las variaciones en la comunidad algal también pueden estar relacionadas con el régimen térmico de los lagos, otro factor que en algunos casos consta de procesos de mezcla y estratificación. Estos suelen controlar el crecimiento y composición específica fitoplanctónica de los lagos (Oliva *et al.*, 2001; Ndebele-Murisa *et al.*, 2010; Hernández *et al.*, 2011).

En cuanto a estudios de largo plazo, Berman y colaboradores (1995) documentaron la variación de la PPF en el lago Kinneret, Israel, un lago subtropical monomítico cálido. Los resultados de los 22 años que comprendió el monitoreo no mostraron cambios significativos (rango entre los 1,223 a los 2,311 mg C m⁻² d⁻¹ en promedio), ni evidencia de eutrofización o deterioro de la calidad de agua a pesar de un gran crecimiento de las actividades antropogénicas durante este periodo. Consideraron que tal resistencia a cambiar posiblemente se debía a los altos niveles de pH, alcalinidad de carbonatos y grandes concentraciones de calcio en la zona eufótica del lago, que actúan como “buffer” al formar complejos con el ortofosfato que se sedimentan, manteniendo los mismos niveles de fósforo como elemento limitante biológicamente.

En referencia al Lago Alchichica, existen diversos trabajos enfocados a la composición y variación del fitoplancton del mismo, de los cuales se hará una breve referencia a continuación.

Diferentes estudios han demostrado que existe una variación anual en la composición y abundancia de la comunidad del fitoplancton y que está relacionada con los patrones de mezcla y estratificación correspondientes a un lago monomítico cálido. En este sentido, Oliva y colaboradores (2001) observaron que el periodo de circulación induce un florecimiento de diatomeas asociado a la resuspensión de nutrientes en toda la columna de agua; hacia finales de abril cuando la estratificación inicia hacia finales de abril, los niveles de nutrientes se han reducido al mínimo y se presenta otro florecimiento, pero en este caso de una cianobacteria fijadora de nitrógeno, favorecida por el agotamiento del nitrógeno y la existencia de fósforo.

Cabe señalar que los mismos autores mencionan al fósforo como el principal nutriente limitante para el crecimiento fitoplanctónico en el lago, lo cual contrasta con el florecimiento de las cianobacterias ya que éste sugiere más bien al nitrógeno. Bioensayos experimentales mostraron que en la capa de mezcla de Alchichica se presenta una alternancia entre el fósforo y el nitrógeno como elementos limitantes (Ramírez *et al.*, 2009). Por último, un tercer florecimiento, en este caso un máximo profundo de clorofila (DCM, por sus siglas en inglés) dominado por diatomeas se presenta durante la estratificación, entre los meses de junio a noviembre (Oliva *et al.*, 2001; Ardiles *et al.*, 2012).

Macek *et al.* (2009) realizaron un estudio sobre picoplancton que comprendió un periodo de tiempo mayor (1998 a 2002) en donde encontraron la misma periodicidad relacionada con la hidrodinámica del lago. Un dato interesante observado en el estudio indica que el Lago Alchichica pudiera ser considerado como un lago de oligo a mesotrófico, debido a las densidades encontrados de picoplancton total (2.0×10^6 y 2.7×10^6 células por ml en la columna y en la superficie, respectivamente), que son más altos que los que se observan en lagos oligotróficos templados.

Recientemente, se ha confirmado el patrón con los tres máximos fitoplanctónicos (florecimientos) reportados por Oliva y colaboradores (2001), por ejemplo, en un estudio relacionado con la PPF, en el que se realizaron mediciones mensuales con el método de botellas claras y oscuras durante un año, se apreció que tanto la PP bruta (PPB) como la PP neta (PPN) reflejan los tres florecimientos: el invernal de diatomeas, el de cianobacterias a principios de la estratificación y el DCM; adicionalmente se determinó que el lago tiene un comportamiento autotrófico la mayor parte del año (Oseguera *et al.*, 2015). Ardiles (2011) y González (2013) a su vez, corroboraron este patrón trianual analizando la biomasa algal medida a través de la extracción de Clor-a y fluorescencia natural *in situ*, respectivamente, pero considerando series de datos con una temporalidad mayor (Ardiles, 2011; González, 2013). Es necesario aclarar que cuando se habla de periodos o ciclos los términos bianual y bienal son distintos, puesto que en el primer caso los eventos ocurren dos veces al año, mientras que en el segundo se refiere a un evento que se repite cada bienio, es decir cada dos años.

En estudios que han analizado datos de más de un año se ha encontrado que el lago presenta un patrón bienal en donde la concentración de Clor-a en años pares es mayor, particularmente durante el florecimiento de diatomeas en la etapa de mezcla, y menor en los años impares, debido aparentemente a las fluctuaciones en la concentración de sílice y nitrógeno que generaban la alternancia (Adame *et al.*, 2008; Ardiles, 2011). Sin embargo, en el estudio de González (2013) a largo plazo (1999-2010) basado en mediciones por fluorescencia *in situ* de Clor-a, no se encontró tal patrón bienal.

La dinámica temporal y espacial de la comunidad fitoplanctónica en los lagos tropicales es afectada por las diferentes condiciones ambientales, y por ende también sus tasas de producción primaria, en diferentes escalas (Lewis, 1974). Sin embargo, en el lago Alchichica esta dinámica no se ha analizado considerando las tasas de PP en periodos mayores a un año. Con esta perspectiva es que el presente trabajo tiene como propósito reconocer patrones y/o tendencias en la dinámica de la PPF del lago tropical Alchichica considerando una escala temporal a largo plazo (1999-2014).

Justificación

El fitoplancton del Lago Alchichica ha sido objeto de estudio en relación con su composición, dinámica, densidad y biomasa. Sin embargo, la PPF no ha sido poco estudiada en el Lago Alchichica y a pesar de que se conoce que el lago se encuentra en un estado oligotrófico, se ha demostrado que, aunque existan bajas concentraciones de fitoplancton en algunos sistemas lacustres (Pinilla, 2005), se pueden alcanzar altos niveles de PP; además, se desconoce si la variación de la PP fitoplanctónica presenta patrones temporales, como lo observado en su biomasa. Por estos motivos, se realizó un registro a largo plazo (1999-2014) de la PPF del Lago Alchichica utilizando un fluorómetro natural y las ecuaciones de Chamberlain *et al.* (1990). Utilizando esta base de datos se pretende reconocer patrones y/o tendencias en la PPF tanto intra (estacional) como interanualmente.

Hipótesis

Alchichica es un lago monomíctico cálido, con una etapa de mezcla de la columna de agua durante el invierno hemisférico y estratificación el resto del año (Alcocer *et al.*, 2000). En este sentido, en el Lago Alchichica se ha registrado que el patrón de monomixis cálida determina la dinámica lacustre del fitoplancton y la biomasa fitoplanctónica (Oliva *et al.*, 2001; Adame *et al.*, 2008; Ardiles, 2011; González, 2013), sino también un patrón bienal, con la peculiaridad de existir una fluctuación en la concentración de la Clor-a durante la estación invernal cada dos años (Adame *et al.*, 2008; Ardiles, 2011). Por lo anterior, se espera encontrar que la variación estacional de la PP fitoplanctónica corresponda a los procesos térmicos de estratificación y mezcla en el lago, así como, de acuerdo con lo reportado por Adame *et al.* (2008) y Ardiles (2011), se espera que en el lago se presente -al menos- un patrón bienal a largo plazo en la tasa de PPF.

Objetivos

General

Analizar los registros de la PPF medidos a través de fluorescencia natural *in vivo* y reconocer los patrones y/o tendencias del comportamiento de ésta en escalas intra (i.e., estacional) e interanuales; asimismo analizar el comportamiento a lo largo del perfil vertical del Lago Alchichica, Puebla.

Específicos

- Evaluar los perfiles de temperatura y luz (PAR) para determinar la capa de mezcla (Z_{MIX}) y la zona eufótica (Z_{EU}) en el periodo 1999-2014.
- Medir las tasas de PPF y concentración de Clor-a en el periodo 1999-2014.
- Reconocer los patrones y/o tendencias intra e interanuales de la PPF y asociarlos con el comportamiento de la zona eufótica, capa de mezcla, y concentración de Clor-a en el lago.

Área de estudio

Alchichica es un lago cráter ubicado a 19° 24.7' N y 97° 24.0' O en la cuenca endorreica Oriental que abarca parte de los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz (Fig. 1). Se encuentra a una altitud de 2,340 m s.n.m. Su profundidad máxima es de 62 m y la promedio de 40.9 m, mientras que el contorno del lago es casi circular y el área de la superficie abarca 2.3 km² (Filonov *et al.*, 2006). El pH fluctúa de 8.7 a 9.2; es un lago salino (8.5 g L⁻¹) con una composición química donde dominan el sodio, los cloruros y los bicarbonatos (Vilaclara *et al.*, 1993). La temperatura ambiental en la zona varía desde los -5.5°C hasta los 30°C, con un promedio de 12.9°C (García, 1988). El clima de la región es árido, con un régimen de precipitación anual de menos de 500 mm y una evaporación anual de 1,690 mm (datos suministrados por el Servicio Meteorológico Nacional, Adame *et al.*, 2008). La principal recarga de agua en el lago proviene del manto freático (Oliva *et al.*, 2001).

El Lago Alchichica presenta un patrón termal de monomixis cálida, con un periodo de circulación en los meses diciembre (a finales) a marzo o abril, durante la época seca; mientras que el periodo de estratificación comienza en abril y termina en diciembre (Alcocer *et al.*, 2000). Alchichica ha sido reportado como un lago oligotrófico, con bajas concentraciones de Clor-a en la capa de mezcla de 3.7 a 3.4 µg L⁻¹. La concentración del nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) varía a lo largo del año entre 63 a 12 µg L⁻¹ y el fósforo reactivo soluble (SRP) de 8 a 16 µg L⁻¹ (Ardiles *et al.*, 2012).

La composición fitoplanctónica del lago comprende 19 especies de algas, de las cuales la mayoría son diatomeas y clorofitas (Oliva *et al.*, 2001). En este sentido, las especies con mayor dominancia numérica en un periodo intraanual son: las cianobacterias *Synechocystis aquatilis* y *Nodularia spumigena*, principalmente durante la época de estratificación; y las clorofitas chlorococcales, *Monoraphidium minutum*, *Oocystis submarina* y *Oocystis parva* durante la época de circulación. Mientras que, considerando la biomasa, la diatomea *Cyclotella alchichicana* aporta mayor cantidad que el resto de las algas durante todo el año (Rodríguez, 2011).

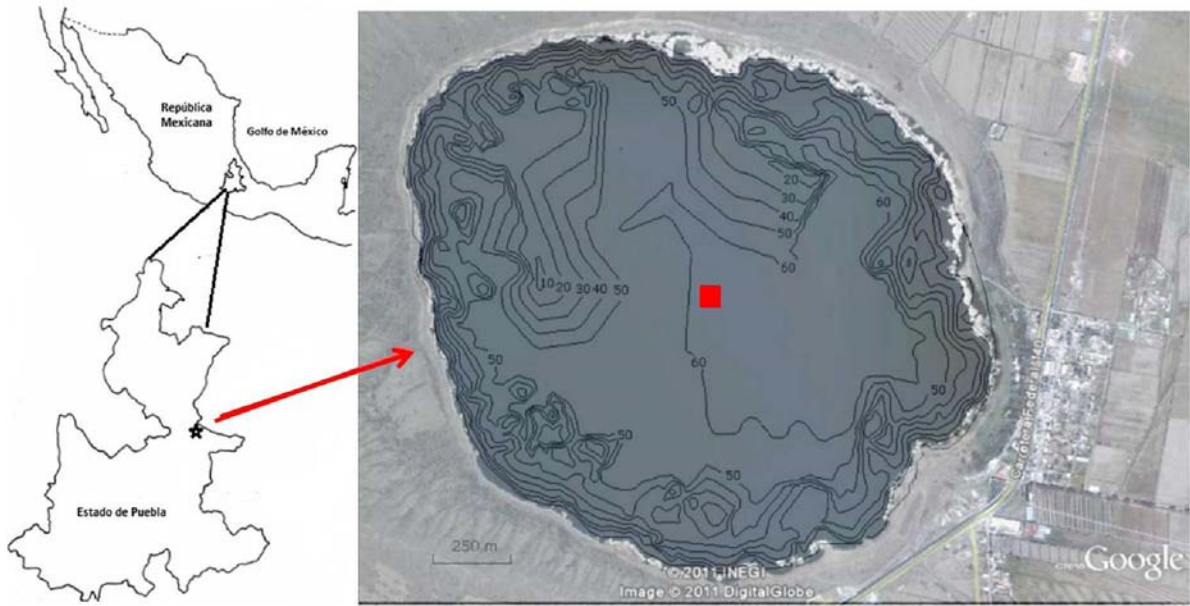


Figura 1. Ubicación geográfica del Lago Alchichica en la República Mexicana, sitio de muestreo (cuadrado rojo), y curvas batimétricas del lago (tomado y modificado de Filonov *et al.*, 2006).

Materiales y métodos

Obtención de datos

Los datos analizados se obtuvieron del monitoreo que se lleva a cabo en el Lago Alchichica comprendidos en el periodo entre 1999 y 2014, realizados con una frecuencia de muestreo casi mensual. En cada muestreo se hicieron cuatro registros verticales al medio día, dos descendentes y dos ascendentes, consecutivamente, en un punto central del lago que presenta la mayor profundidad. En los registros se obtuvieron datos de: temperatura, con un transductor de resistencia de platino que presenta una resolución de 0.03 °C y una exactitud de ± 0.1 °C; radiación fotosintéticamente activa (PAR) y fluorescencia natural de la Clor-a mediante un perfilador de fluorescencia natural marca Biospherical modelo PNF-300, que cuenta con un rango de profundidad de 200 m y que conforme desciende realiza mediciones registradas cada segundo, conforme el equipo descendió o ascendió a una tasa de 1 m s⁻¹ la resolución vertical obtenida fue de 25 a 30 cm. A continuación, se describe su modo de operación:

Radiación fotosintéticamente activa

La PAR se mide usando un receptor cuántico plano, que responde de la misma manera a las longitudes de onda ubicadas en el espectro entre los 400 y 700 nm, con una irradiancia de detección máxima de 4,000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En el instrumento se usan dos geometrías de irradiancia: un colector esférico que mide la irradiancia escalar (E_0 , en unidades $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, donde E es un Einstenio), de manera que registra una respuesta direccional constante sobre un ángulo sólido de casi 4π sr (“sr”, estereorradián); y un colector plano que mide la irradiancia descendente (proveniente de la superficie). La irradiancia escalar sobre la PAR se define como:

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

Donde:

L = Radiancia.

ω = Respuesta del ángulo sólido del colector (4π).

θ = Ángulo cenit del flujo radiante.

ϕ = Ángulo acimutal del flujo radiante.

λ = Longitud de onda.

Radiación ascendente

Un fluorómetro natural mide la radiancia ascendente de la fluorescencia emitida por la Clor-a, Lu (chl) ($\text{nE m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{sr}^{-1}$):

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

Esto es posible si V (volts) es la salida del sensor con la capacidad de respuesta a una radiancia $R(\lambda)$ (volts por $nE\ m^{-2}\ s^{-1}\ sr^{-1}$) con las características de la emisión proveniente de la Clor-a. En este sentido, el detector de fluorescencia natural $L_u (chl)$ tiene una capacidad de respuesta cercana al espectro de emisión de la clorofila y con una amplitud mayor a 10 nm. El PNF-300 utiliza el detector posicionado en el ápice, la unidad geométrica que describe el volumen captado es el estereorradián, el PNF-300 tiene un campo de captación (la mitad del ángulo) de 0.1745 sr, esto es, de 10° .

En la práctica, la conversión del voltaje de salida del sensor a $L_u (chl)$ se realiza utilizando las constantes de calibración certificadas en cada instrumento. Estas toman en cuenta la fuente del espectro y la capacidad de respuesta. La relación es la siguiente:

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

Donde:

V = respuesta del sensor en volts.

b (volts) = el valor de compensación indicado en el certificado de calibración.

m = el factor de escala (volts por $nE\ m^{-2}\ s^{-1}\ sr^{-1}$) indicado en el certificado de calibración.

Fluorescencia natural

La energía lumínica absorbida por el fitoplancton tiene tres destinos: calor, energía química en forma de biomasa y una diminuta parte en fluorescencia natural. Este último destino ocurre cuando la energía de excitación en un sistema fotosintético se remite en forma de radiación, es decir, los electrones excitados que saltan a un nivel de energía menor son capaces de transferirse a los niveles rotacionales/vibracionales del estado base (“ground”) mediante la re-emisión de un fotón de luz. En algas fotosintéticas vivas se pierde aproximadamente el 1% de la energía absorbida en forma de fluorescencia.

El volumen del flujo de fluorescencia natural (F_f), que es la medida de luz por unidad de volumen, y asumiendo que la fuente de la fluorescencia es la Clor-a, puede calcularse a partir de las mediciones de $L_u (chl)$ y conociendo la tasa de atenuación de la luz en el agua.

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

Donde:

4π = Constante geométrica con unidades de estereorradianes.

k (PAR) = Coeficiente de atenuación difusa de la PAR. El PNF-300 calcula automáticamente este coeficiente a partir de las mediciones de irradiancia. k (PAR) contribuye en la atenuación de la irradiancia por excitación como una función de la profundidad debajo del sensor.

a (chl) = Coeficiente de absorción total del agua y constituyentes, medido a lo largo del espectro de emisión de la clorofila. Se asume como una constante de 0.48 m^{-1} .

L_u (chl) = Radiación emergente en el espectro de la Clor-a.

Clorofila “a” y productividad primaria

El software del PNF-300 estima la concentración de Clor-a y las tasas de PP utilizando un número de variables intermedias calculadas con base en la medición simultánea de la irradiancia solar, necesaria en la fotosíntesis y la radiancia roja emergente de la Clor-a, resultado de la fluorescencia natural.

La cantidad de Clor-a por cada metro cúbico de agua se puede obtener mediante un cálculo utilizando las mediciones de fluorescencia natural y la irradiancia incidente.

$$\text{Clor} - a = \left(\frac{F_f}{\circ a_c (\text{PAR}) \cdot \phi_f \cdot E_o (\text{PAR})} \right)$$

Donde:

F_f = volumen del flujo de fluorescencia natural

Admitiendo que:

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

2) ϕ_f = Eficiencia cuántica de la fluorescencia, que se asume como una constante con valor de 0.045 mE emitidos por mE absorbidos.

E_o (PAR) = Irradiancia escalar fotosintéticamente disponible (PAR; 400-700nm).

La emisión de radiación liberada por la Clor-a del fitoplancton permite que el perfilador mida la fluorescencia natural. Por ello, la tasa de fluorescencia natural se relaciona con la tasa fotosintética del fitoplancton, o sea la PP, mediante una ecuación empírica (Chamberlin *et al.*, 1990).

La tasa fotosintética calculada en el instrumento PNF-300 tiene una pendiente de 4 átomos de carbono fijado por cada fotón emitido como fluorescencia. Aunque esta relación depende de la probabilidad de que la luz absorbida por las células del fitoplancton la transformen en trabajo fotoquímico o en fluorescencia. En el cálculo de la PP, al igual que en la concentración de Clor-a, se utilizan la fluorescencia natural del fitoplancton y la irradiancia incidente como variables.

$$F_c = F_f \frac{K_\phi \phi_{rmax}}{K_\phi + E_o(PAR)}$$

Donde:

F_c = PPB instantánea.

F_f = volumen del flujo de fluorescencia natural.

ϕ_{rmax} (átomos de carbono por fotón) = El valor máximo de la razón entre las eficiencias cuánticas (ϕ_c / ϕ_f), en donde ϕ_c es la eficiencia cuántica de la fotosíntesis. Se asume como una constante de 4 átomos de carbono por fotón.

K_ϕ = Es el valor de la irradiancia cuando ϕ_{rmax} es igual a la mitad del máximo, y que se asume como una constante de $133 \mu E m^{-2} s^{-1}$.

$E_o(PAR)$ = Irradiancia escalar fotosintéticamente disponible (PAR; 400-700nm).

Limpeza y manejo de los datos

Se obtuvieron los registros del perfilador de fluorescencia natural tanto en perfiles descendentes como ascendentes en cada mes, de los cuales se consideraron sólo los perfiles descendentes. De estos se seleccionaron sólo los más representativos, es decir, aquellos que tuvieron una mayor cantidad de registros y que presentaron una menor cantidad de datos inexactos, por ejemplo, mediciones de los valores negativos o excesivamente altos.

Los perfiles de temperatura se estandarizaron para abarcar desde la superficie y hasta los 50 m de profundidad. Adicionalmente, en cada uno se promediaron la temperatura de los primeros 5 m y últimos 10 m (“superficie” y “fondo”, respectivamente) para comparar la tendencia de la variación de la temperatura a lo largo de los 16 años del estudio entre la capa “más superficial” y la más “profunda”, respectivamente.

Por otra parte, se sabe que la composición de ondas electromagnéticas provenientes de la radiación solar que llega a la superficie del agua tiende a dispersarse en sus diferentes longitudes de onda, sufriendo un efecto de atenuación, en donde la luz roja (aprox. 600 – 780 nm) penetra hasta aproximadamente los 5 m. Si esto es así, el perfilador tiene un sesgo al utilizar sensores de luz que asumen que parte de la radiación del espectro de la luz roja proviene de la fluorescencia natural de los productores primarios, pues en esta zona la radiación proviene también de la penetración de la luz solar, provocando lecturas erróneas en los primeros 5 metros de superficie a fondo, necesarios para el cálculo de la SPAR y de la zona eufótica. Para resolver esta limitación se utilizó una extrapolación de los registros obtenidos por debajo de los 5 m. Así, se realizaron gráficos XY con los perfiles de PAR contra la profundidad, y se utilizó una función exponencial - debido a la naturaleza de atenuación o decaimiento exponencial de la luz en un medio acuático, de acuerdo con lo establecido por las leyes de Beer-Lambert- para poder extrapolar los valores de los primeros 5 metros de la columna de agua y de la SPAR. De esta manera se pudo establecer la profundidad a la que llega la Z_{EU} en cada perfil, que para el caso del Lago Alchichica se ha determinado que corresponde al 0.1 % de la SPAR (González, 2013) y no la generalmente

establecida en 1% (Kirk, 1994), de acuerdo con los registros de la profundidad de la Clor-a durante el desarrollo del DCM.

Debido a que los valores de Clor-a y PP son calculados a partir de la radiación, las lecturas de los primeros 5 m resultan poco confiables, por ello se eliminaron los primeros 5 metros, de superficie a fondo, de cada perfil. Mientras que, para los límites inferiores, los perfiles de PP abarcaron hasta la base de la Z_{EU} , y los perfiles de Clor-a sólo abarcan lecturas mayores de $0.1 \mu E m^{-2} s^{-1}$, pues cuando los valores son menores los cálculos de la concentración de Clor-a aumentan y disminuyen caóticamente, provocando datos inexactos derivados del algoritmo de cálculo que el equipo emplea. Por otro lado, para tener una representación de los perfiles verticales de PP y Clor-a expresados por unidad de área se realizó una integración mediante la función de área bajo la curva utilizando el software SigmaPlot v12.

La medida de la variabilidad en las escalas temporales anuales fue calculada con el coeficiente de variación (CV, desviación estándar dividido por la media), mientras que en las figuras fue representado por la desviación estándar. Esto para comparar la dispersión y la distribución de las frecuencias de la concentración de Clor-a y las tasas de PPF en las series de tiempo.

Análisis de series de tiempo

Para facilitar la representación e interpretación de los análisis, las series de tiempo fueron sometidas a una interpolación espacial y temporal con un espaciado regular, como es requerido en distintos métodos para el análisis de series de tiempo. Para la interpolación espacial (en la vertical) se utilizó el método proximal con un espaciado de 1 m, mientras que para la temporal se empleó el método lineal con un espaciado de 30 días.

Los perfiles de temperatura, Z_{EU} , Clor-a y PP fueron analizados utilizando la función matemática transformada de onduletas que permite reconocer periodicidades utilizando como base la descomposición de las señales en pequeños componentes que se pueden representar en una dimensión frecuencia-tiempo simultáneamente, haciendo posible inspeccionar por separado las discontinuidades o picos registrados en una serie de datos a escalas de pequeño, mediano y largo plazo.

Se estableció la onduleta Morlet como función base, $\Psi_0(\eta)$, ya que ha sido muy utilizada por sus ventajas en la resolución o alta fidelidad en la dimensión frecuencia-tiempo (Farge, 1992; Cazelles *et al.*, 2008). Ésta consiste en:

$$\Psi_0(\eta) = \pi^{-1/4} e^{i\omega_0\eta} e^{-\eta^2/2}$$

Que representa un plano de ondas delimitadas por una forma Gaussiana, en donde ω_0 es una frecuencia no dimensional (Farge, 1992). Tanto las interpolaciones como las transformadas de onduletas fueron realizadas con la paquetería PAST v3.12 (Paleontological Statistics).

Resultados

Dinámica intraanual

Zona eufótica (Z_{EU})

El “año tipo”, que es una representación del promedio de los registros mensuales derivado de los 16 años de estudio, muestra que existe variación entre los meses, $F(11, 166) = 22.1$, $P < 0.001$ (ANDEVA de una vía), esto se ve reflejado en una profundización de la Z_{EU} conforme transcurre el año. Así, los primeros meses del año (enero a marzo), que coinciden con la época de circulación del lago y corresponde a la etapa de “aguas turbias” (Fig. 2), muestra una Z_{EU} más reducida con respecto al resto del año, en donde se registró la menor profundidad durante el mes de febrero con 23.7 ± 3.1 m (promedio \pm desviación estándar). Esta profundidad reducida de la Z_{EU} se asocia al florecimiento invernal de diatomeas (turbidez biogénica). En contraste, el resto del año se observa un incremento progresivo en los valores de la Z_{EU} , hasta los meses de octubre y noviembre que presentan la Z_{EU} más profunda (36.1 ± 3.2 m y 36.9 ± 4.0 m, respectivamente) (Método de Tukey, $P < 0.05$). Este periodo se conoce como de “aguas claras”. En diciembre la Z_{EU} se reduce nuevamente (32.2 ± 4.3 m), lo cual se debe al inicio del nuevo florecimiento de diatomeas (Fig. 2).

Por otra parte, el año tipo de la SPAR también muestra diferencias significativas en los meses al compararlos entre sí ($X^2 = 23.8$, $P = 0.013$), entre el mes de marzo y los meses diciembre-enero (Método de Dunnett, $P < 0.05$). Así, de acuerdo con las medias de la SPAR aparentemente existe un modo en el que los primeros meses del año la radiación presenta un aumento que coincide con la estación seca, que va de enero con 4.28 ± 1.6 $E\ m^{-2}\ h^{-1}$ al máximo valor promedio del año en marzo (6.7 ± 1.5 $E\ m^{-2}\ h^{-1}$), para después disminuir hasta junio en donde la radiación se mantiene más o menos por debajo de los 5.3 ± 2.3 $E\ m^{-2}\ h^{-1}$ por el resto del año y que coincide con la estación de lluvias.

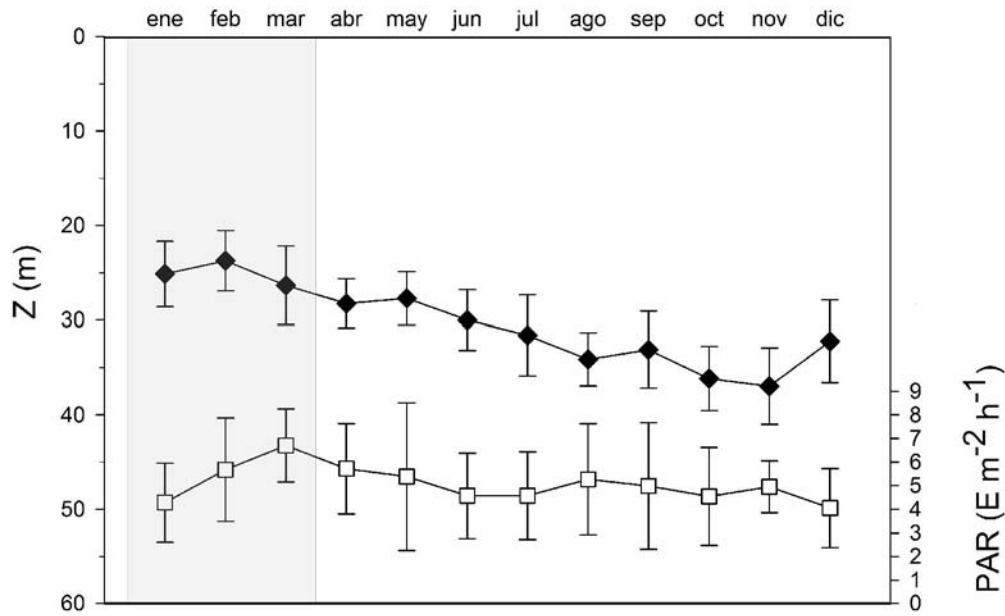


Figura 2. Año tipo de la Z_{EU} y la SPAR en el Lago Alchichica durante los 16 años de estudio, los diamantes rellenos indican la Z_{EU} y los cuadros vacíos la SPAR. Los bigotes corresponden a la desviación estándar, y la parte sombreada señala la etapa de “aguas turbias”.

Temperatura

El patrón térmico que se observó en el Lago Alchichica durante todos los años de monitoreo corresponde al de un lago monomítico cálido, tal como se ha reportado anteriormente (Fig. 3). De esta manera, el comportamiento anual de los perfiles de temperatura indica que hay un periodo de circulación en los primeros tres meses del año, en donde se registró un promedio de 14.75 ± 0.14 °C, mientras que entre los meses de marzo y abril la temperatura aumenta en la capa superficial provocando el inicio de un periodo de estratificación en la capa más somera. Sin embargo, para el periodo de junio a octubre se establece una termoclina bien definida que se ubica aproximadamente por debajo de los 20 m de profundidad. Por último, a finales del año la termoclina tiende a hacerse más profunda, cercana a los 30 m, cuando la temperatura de la capa de mezcla comienza a disminuir.

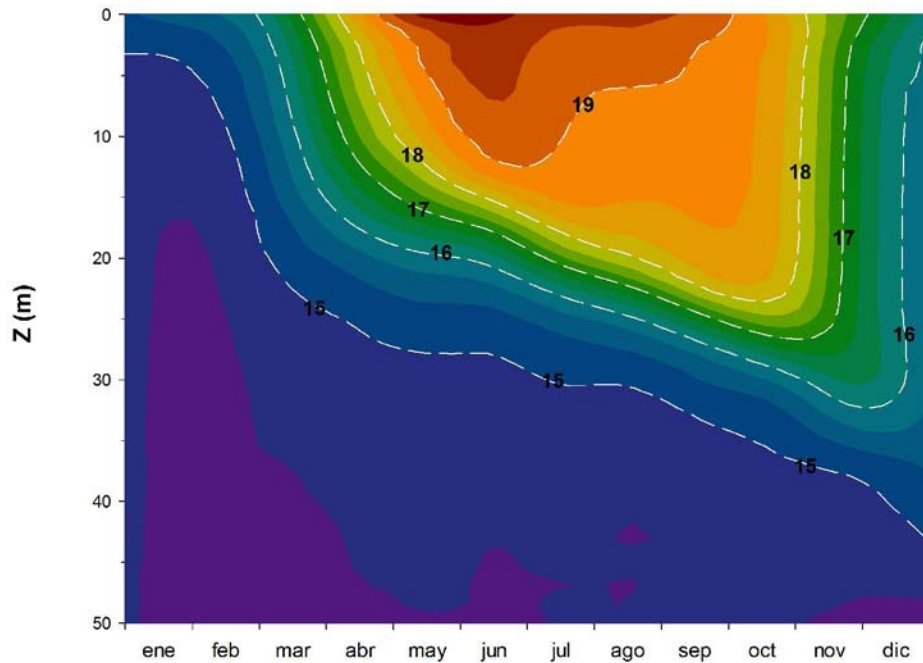


Figura 3. Diagrama profundidad tiempo de isotermas (°C) del año tipo en el Lago Alchichica durante el periodo de estudio (1999 – 2014).

Capa de mezcla y proporción $Z_{MIX}:Z_{EU}$

El año tipo de la Z_{MIX} muestra que el periodo de mezcla en el Lago Alchichica se presenta durante enero y febrero, con una columna de agua completamente mezclada, y marzo que es cuando comienza a reducirse la profundidad de la mezcla, e inicia el desarrollo de la estratificación. Durante esta época se alcanzaron los máximos valores de la proporción $Z_{MIX}:Z_{EU}$ en el año, que son consecuencia de la época de circulación del lago y de la disminución de la Z_{EU} provocada por la turbidez biogénica. En seguida, de abril a junio, se registraron los valores más bajos de la Z_{MIX} (< 12 m), que corresponden al inicio de la estratificación y al inicio de la etapa “aguas claras” por lo que la proporción $Z_{MIX}:Z_{EU}$ disminuye a su valores más bajos. En los siguientes meses la capa de mezcla comienza a profundizarse, aunque la proporción de la $Z_{MIX}:Z_{EU}$ aún se mantiene baja, hasta que en noviembre la proporción se acerca a uno, y en diciembre vuelve a aumentar pues la Z_{MIX} ya alcanzó aproximadamente 15 metros más que la Z_{EU} (Fig. 4).

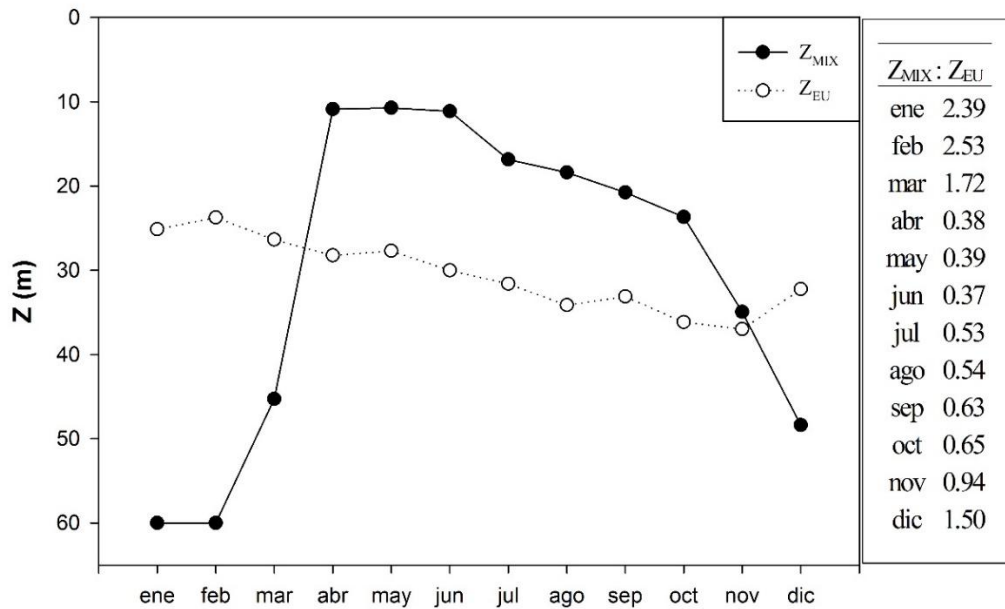


Figura 4. Año tipo de la Z_{MIX} y Z_{EU} en el Lago Alchichica durante el periodo de estudio (1999 – 2014). A la derecha se muestran los valores de la proporción $Z_{MIX}:Z_{EU}$.

Clorofila “a”

La distribución vertical de las concentraciones de Clor-a a lo largo del año tipo mostró tres periodos bien diferenciados. Así, en el primer periodo, durante los meses de diciembre a febrero, se aprecian concentraciones altas de Clor-a ($0.5\text{--}1.0\text{ mg m}^{-3}$), con una distribución homogénea en toda la columna de agua. Este periodo coincide con el final de la estratificación tardía y el inicio de la circulación. De marzo a junio, terminando la etapa de circulación y durante la formación de la estratificación, se presenta el segundo periodo en donde se puede apreciar una disminución en la concentración de Clor-a a partir de los 20 m aproximadamente, pero manteniendo concentraciones altas en la parte superior ($> 0.5\text{ mg m}^{-3}$). Y durante el mes de mayo se presenta la mayor concentración superficial promedio del año ($1.13 \pm 0.78\text{ mg m}^{-3}$, a los 5 m). Este incremento en la concentración de Clor-a responde al florecimiento de la cianobacteria *Nodularia spumigena*. Por último, de los meses de julio a noviembre, durante la estratificación bien establecida y tardía, la concentración de la Clor-a disminuye drásticamente en el epilimnion y se desarrolla gradualmente un DCM. De forma que en el transcurso de los meses el DCM tiende a desplazarse a profundidades mayores (de 20 a 35 m, aproximadamente) conforme el metalimnion y base de la Z_{EU} se profundizan, y a aumentar en su concentración de Clor-a hasta alcanzar la mayor intensidad durante el mes de octubre con $2.34 \pm 2.5\text{ mg m}^{-3}$ en promedio (Fig. 5a).

La concentración de Clor-a integrada por unidad de área durante el periodo de estudio tuvo un promedio general de $23.1 \pm 7.5\text{ mg m}^{-2}$ ($12.6\text{--}65.4\text{ mg m}^{-2}$). Asimismo, se encontró que

existen diferencias entre los meses del año tipo de la Clor-a ($X^2 = 33, P < 0.001$), así, durante los meses de septiembre y octubre se puede apreciar valores promedios altos de la concentración (28.6 ± 8.3 y 29.5 ± 13.9 mg m⁻², respectivamente), en comparación con los meses de menores concentraciones como lo son abril, mayo y junio (19.7 ± 4.1 , 18.6 ± 3.8 y 18.7 ± 4.6 mg m⁻², respectivamente) (Método de Dunnett, $P < 0.05$). Los valores altos corresponden al desarrollo del DCM que se establece a lo largo de la estratificación bien establecida y parte de la tardía en el Lago Alchichica. El resto de los valores disminuyen progresivamente en los siguientes meses (Fig. 7a).

Producción primaria fitoplanctónica

La PPF tuvo una dinámica anual (temporal) distinta a la que mostró la Clor-a, ya que constó de dos periodos. El primero comprende de diciembre a junio, donde se generaron mayores tasas en la capa subsuperficial (> 90 mg C m⁻³ h⁻¹) y donde la producción no alcanza profundidades mayores debido, en parte, a una Z_{EU} más reducida, puesto que registros de tasas de PPF mayores a los 5 mg C m⁻³ h⁻¹ no sobrepasaron profundidades mayores a los 25 m. El segundo periodo, de julio a noviembre, correspondiente a la etapa de estratificación bien establecida y tardía, en la cual la producción a los 5 m se mantuvo igual o menor a 60 mg C m⁻³ h⁻¹, pero alcanzó mayores profundidades (Fig. 5b).

Por otro lado, la distribución de la PPF en el perfil vertical mostró un patrón similar durante todo el año; en todos los meses se distingue una distribución en la columna de agua en donde la mayor tasa de producción se presentó a los 5 m, y fue disminuyendo progresivamente hacia mayores profundidades. Así, las mayores tasas de PPF en la vertical se registraron en la capa subsuperficial (5 m de profundidad) durante la época de circulación, principalmente en los meses de febrero (101.6 ± 32.4 mg C m⁻³ h⁻¹) y marzo (100.7 ± 21.2 mg C m⁻³ h⁻¹). En los meses de agosto, septiembre y octubre las tasas de PPF disminuyen en la capa subsuperficial (parecido a la disminución que se observó en la concentración de Clor-a durante los mismos meses), pues no rebasaron los 60 mg C m⁻³ h⁻¹. Sin embargo, en esta época, durante la estratificación bien establecida y tardía, se registró una porción más amplia con producción en la columna de agua, que corresponde a la formación del DCM más intenso, es decir, existe más producción en profundidades mayores.

A pesar de las diferencias de los patrones encontrados entre los perfiles de Clor-a y PPF se pudo apreciar que, en la segunda etapa, durante los meses de julio a octubre, la distribución de la PPF sí mostró un ligero aumento de las tasas de producción entre los 20 y los 30 m, en donde se sitúa la termoclina y justo por encima del DCM, principalmente en el mes de septiembre entre los 20.5 y 22.5 m de profundidad (Fig. 6), donde se registró un aumento de hasta 0.5 mg C m⁻³ h⁻¹ por cada metro.

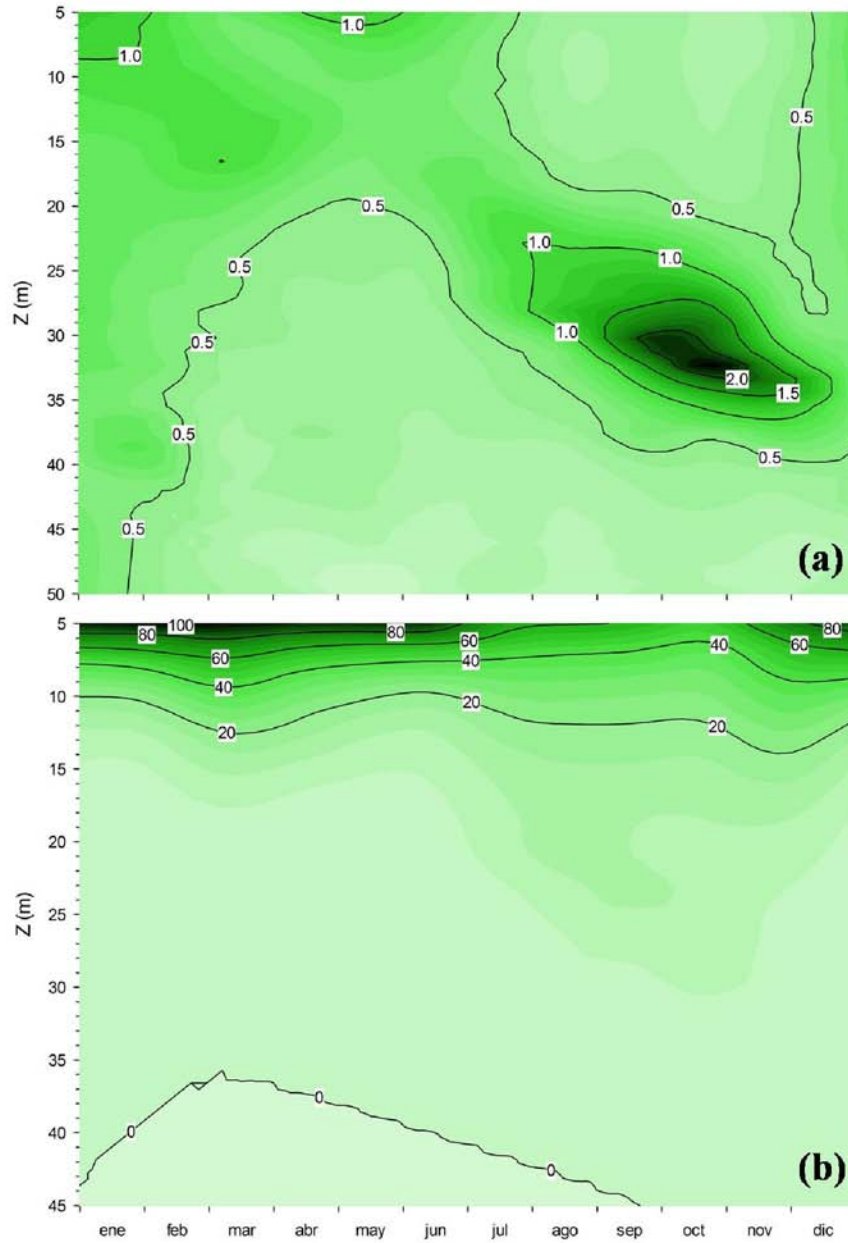


Figura 5. Año tipo de las tasas de producción y Clor-a del fitoplancton en el Lago Alchichica durante el periodo 1999-2014. (a) Diagrama profundidad tiempo de la concentración de Clor-a (mg m^{-3}) y (b) tasa de PPF ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$).

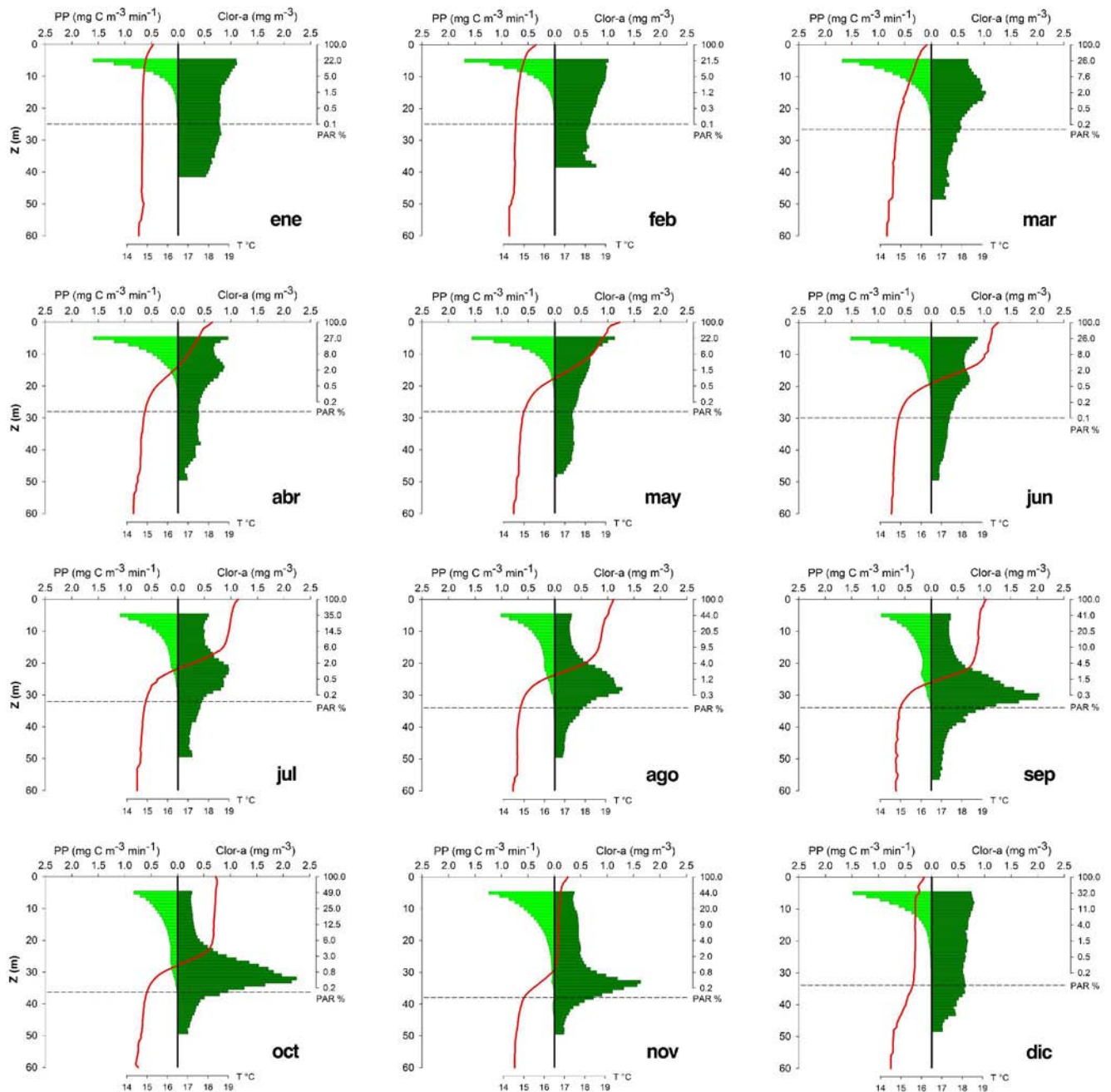


Figura 6. Perfiles verticales del año tipo de la PPF (área verde claro, en $\text{mg C m}^{-3} \text{min}^{-1}$) y Clor-a (área verde oscuro, en mg m^{-3}) a lo largo del ciclo anual. La línea roja indica el perfil de temperatura y la línea punteada el límite de la Z_{EU} .

El comportamiento del año tipo de las tasas de PPF integradas por unidad de área también muestra una variación a lo largo del año ($X^2 = 27$, $P = 0.005$). En este sentido, se reconocen dos periodos de mayor producción en el año. El primero es de menor duración en el mes de marzo ($428.6 \pm 99.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$) cuando está terminando el periodo de circulación en el lago asociado al florecimiento de diatomeas y *C. alchichicana* domina la biomasa del

ensamble fitoplanctónico, que coincide con el último mes de la etapa de “aguas turbias”. El segundo periodo abarca del mes de agosto a diciembre, en el que la máxima producción se registró durante el mes de noviembre ($488.7 \pm 120.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y está asociado con la formación del DCM. Este último mes difirió significativamente al compararlo con los meses enero y junio, que presentaron menor producción (Método de Dunnett, $P < 0.05$) (Fig 7b).

Los valores más bajos en las tasas de producción se presentaron en el mes de enero y durante los meses de mayo y junio ($< 310 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), estos últimos correspondientes al florecimiento primaveral de la cianobacteria *Nodularia spumigena* (Fig. 7b). Cabe mencionar que el no considerar las mediciones de los primeros 5 metros de la columna de agua puede ser la causa por la que los valores de PPF en esta época pueden haber sido subvaluados, pues la distribución de esta especie suele encontrarse en la parte superficial debido a sus adaptaciones de flotabilidad que le brindan los aerotopos en condiciones de calma (González, 2013).

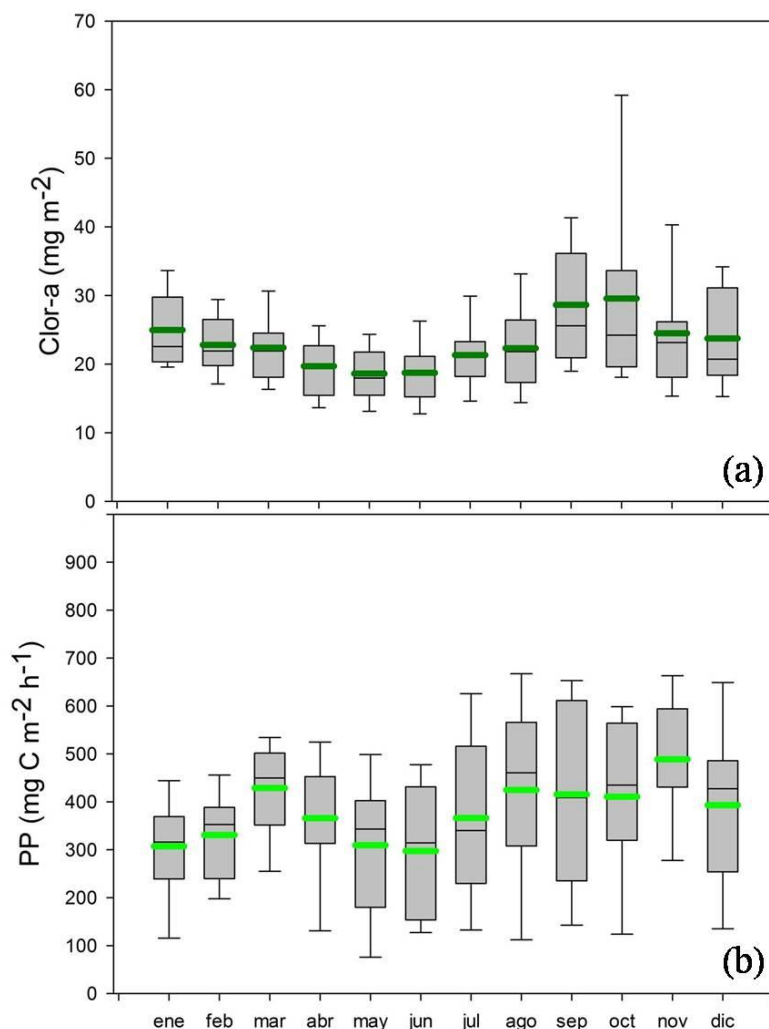


Figura 7. Diagrama de caja de la dinámica de la concentración de la Clor-a integrada (a) y PPF integrada (b), en un año tipo del Lago Alchichica (1999 – 2014). Los bigotes indican el valor máximo y mínimo, la línea horizontal negra es la mediana y la verde señala el promedio.

Dinámica interanual

Zona eufótica (Z_{EU})

La profundidad de la Z_{EU} tuvo un rango que va desde los 19.0 m, registrada en el mes de febrero del año 2014, hasta una profundidad máxima inusualmente alta de 48.2 m alcanzada durante el mes de noviembre de 1999. El comportamiento de la Z_{EU} durante los 16 años de estudio muestra una disminución de sus valores máximos, correspondientes a las etapas de “aguas claras”, que se presentan con mayor intensidad entre los años 1999 y 2001, en los que la fluctuación de la Z_{EU} alcanza las mayores profundidades con respecto al promedio (30.3 ± 0.3 m), tal como se aprecia en la figura 8. Por el contrario, se puede apreciar gráficamente que la línea de tendencia de los valores mínimos (etapa de “aguas turbias”) no presenta aumentos o disminuciones a lo largo de todo el periodo de estudio.

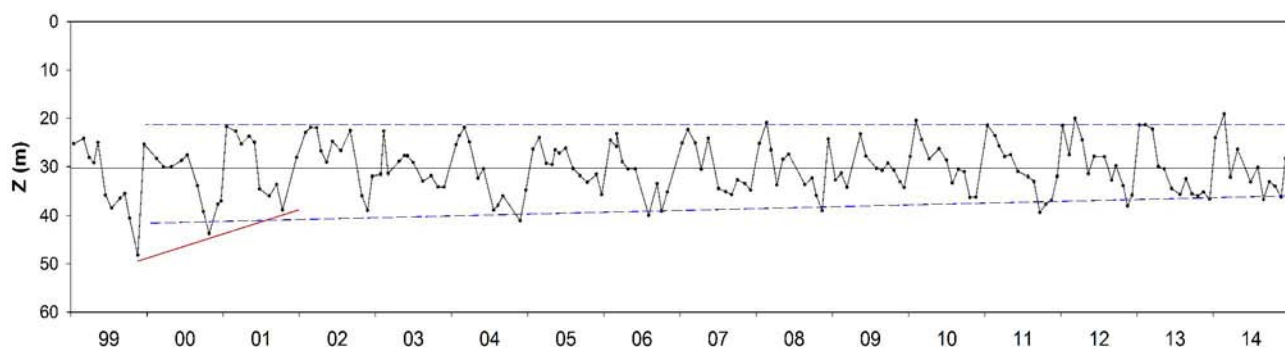


Figura 8. Variación de la Z_{EU} en el Lago Alchichica durante el periodo de muestreo. La línea negra horizontal es el promedio de la Z_{EU} durante los 16 años de estudio. La línea punteada azul indica la línea de tendencia de las Z_{EU} mínimas (superior) y máximas (inferior), la línea roja muestra la disminución de la Z_{EU} durante los primeros tres años.

Temperatura

El promedio de la capa superficial (0-5 m) en todos los años de estudio fue de 17.5 ± 1.3 °C, sin embargo, las fluctuaciones tuvieron un rango de 14.2-20.7 °C, mientras que para las temperaturas de fondo (40-50 m) el promedio fue de 14.7 ± 0.3 °C, con un rango que fluctúa entre los 13.7 a 15.7 °C. En estas últimas se pudo apreciar que en la mayoría de los años existe un aumento en las temperaturas que va de enero a diciembre. Por otra parte, de acuerdo con la tendencia secular, calculada con una recta de mejor ajuste (método de mínimos cuadrados), aplicadas a las series de tiempo de las temperaturas en la capa superficial y de fondo se observa una ligera trayectoria de aumento a largo plazo (0.030 y 0.023 °C año⁻¹, respectivamente). También se puede apreciar que durante los años 2009, 2010, 2011 y principalmente en el año 2000, la temperatura tuvo una disminución reflejada en sus rangos de fluctuación; en las temperaturas superficiales de estos años el rango fue 0.5 °C menor

(14.2–20.2 °C) que el del resto de los años (14.6–20.7 °C), mientras que en la capa de fondo el rango de estos años fue más amplio (13.7–15.7 °C) con respecto al rango del resto de los años en el estudio (14.2–15.4 °C) (Fig. 9).

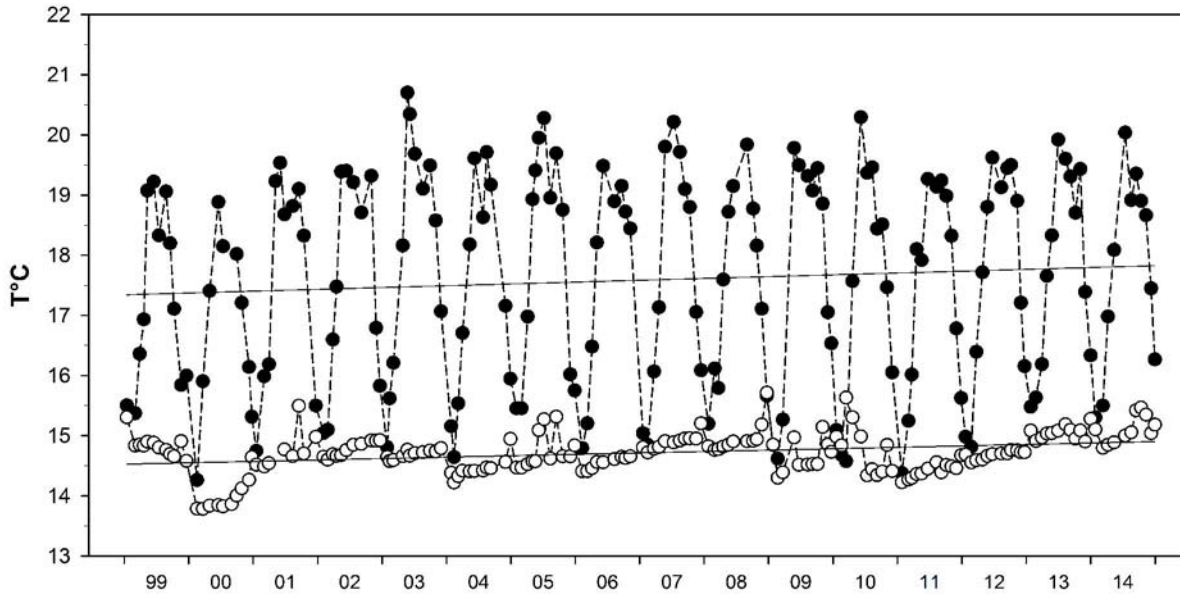


Figura 9. Variación de la temperatura en la capa superficial (0–5 m, círculos rellenos) y en la capa de fondo (40–50 m, círculos vacíos) del Lago Alchichica (1999–2014). Las líneas continuas indican la tendencia lineal de las series de tiempo.

Anualmente la termoclina planar, que es el plano que corta al lago en el lugar que muestra el máximo cambio de temperatura en la columna de agua (Hutchinson, 1957), muestra una tendencia a profundizarse conforme transcurre la época de estratificación. Así mismo, una recta de mejor ajuste indica que la termoclina planar tiene una tendencia a largo plazo a hacerse más profunda (0.33 m año^{-1}), de manera que en los 16 años de estudio se ha desplazado aproximadamente 5.2 m hacia el fondo (Fig. 10). Tomando en cuenta la diferencia de temperatura registrada en la termoclina planar se puede apreciar una tendencia a hacerse más intensa conforme transcurre la serie de tiempo, pues los primeros cuatro años sólo se registraron perfiles con cambios por debajo de los 0.69 °C m^{-1} , mientras que a partir del año 2003 aparecieron y empezaron a aumentar el número de perfiles con diferencias por arriba de los 0.7 °C m^{-1} . Así, a partir del 2009, estos se registraron en todas las épocas de estratificación y en un mayor número de perfiles en comparación con los años anteriores (Fig. 10).

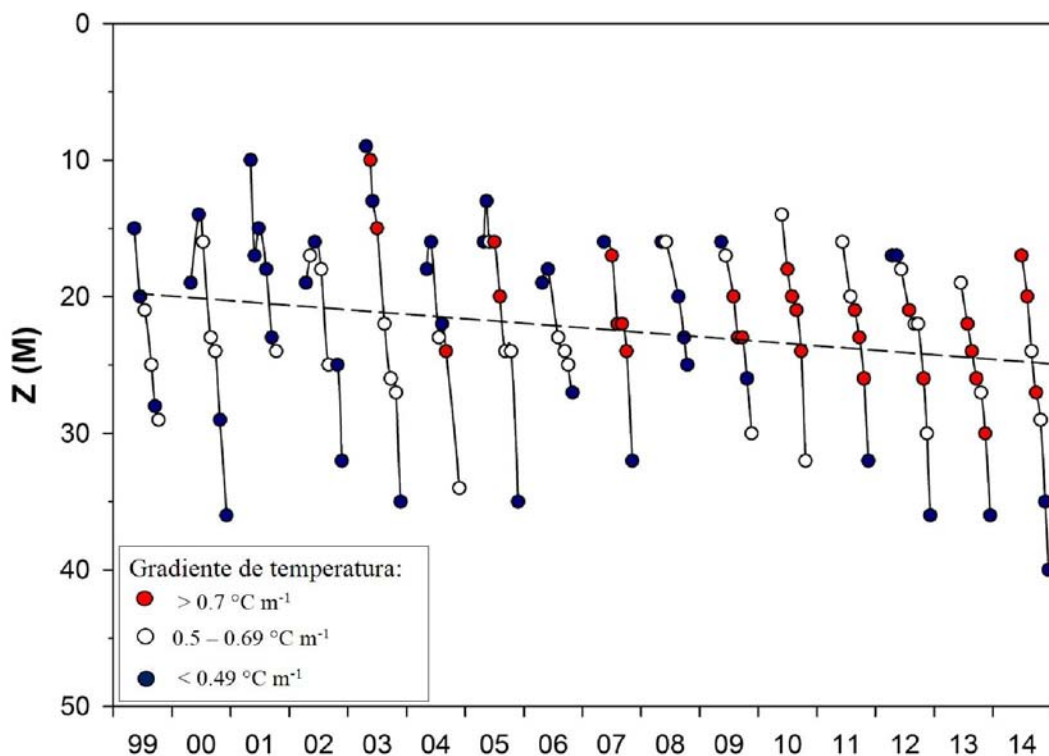


Figura 10. Variación de la profundidad de la termoclina planar en el periodo 1999–2014 en el Lago Alchichica.

Clorofila “a”

El promedio general de la concentración de Clor-a integrada fue de $23.1 \pm 7.5 \text{ mg m}^{-2}$. Por otro lado, en la serie de tiempo el coeficiente de variación (CV) se mantuvo entre el 15 y 30 %, a excepción de los años 2003 y 2009 en donde se registró una variación estacional mucho mayor en la concentración de Clor-a, con un CV de 54 y 39 %, respectivamente (Fig. 11), debido al intenso desarrollo del DCM en los años que rebasó el doble del promedio general de todos los años del estudio, pues se encontraron valores muy altos en el mes de octubre de ambos años con 65.4 mg m^{-2} y 54.9 mg m^{-2} . El CV de la Clor-a para todo el periodo de estudio fue de 32 %.

Producción primaria fitoplanctónica

La PPF integrada de la Z_{EU} tuvo un promedio general de $378 \pm 144 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ con un rango de fluctuación desde 324 hasta $490 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. El CV de los 16 años de estudio indicó un 38 % de variabilidad. La dinámica de los promedios anuales de la PPF integrada muestra que, gráficamente, en los años 1999, 2006 y 2011 se presentó un notable aumento por encima del promedio general, mientras que en la mayoría de los años se mantienen por debajo de éste (Fig. 11). Sin embargo, estadísticamente no hay pruebas que confirmen que existen

diferencias significativas entre los promedios de todos los años, $F(15, 162) = 1.2$, $P = 0.27$ (ANDEVA de una vía), aunque se debe considerar que el poder de la prueba es más bajo (0.133) de lo esperado (0.800), por lo que estos resultados se deben de interpretar con precaución.

Los promedios anuales de las tasas de PPF mostraron mayor variación en la mayoría de los años en comparación con la Clor-a, pues la mayoría de los años incidieron entre el 30 y 55 % de CV, mientras que en contraste el año 2011 mostró poca variabilidad con un 20 %. Los aumentos y disminuciones de los promedios tanto de la Clor-a como de las tasas de PPF no coincidieron entre sí a lo largo de la serie de tiempo, ni tampoco los cambios en la variabilidad de las mediciones.

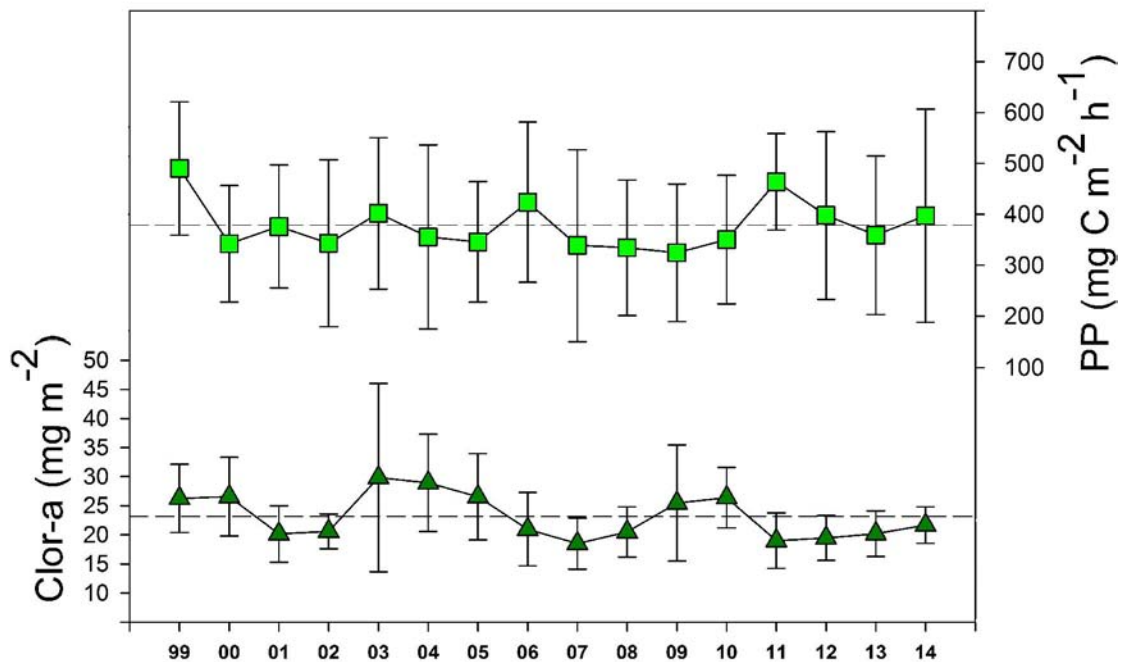


Figura 11. Variación de la concentración de la Clor-a y de las tasas de PPF integradas por unidad de área durante el periodo de 1999 al 2014. Los cuadros de color verde claro y triángulos verde oscuro indican los promedios de PPF y Clor-a, respectivamente, y la línea punteada el promedio en cada caso.

Análisis de las series de tiempo de la Clorofila “a” y producción primaria fitoplanctónica

Las series ecológicas generadas a partir del registro de las señales mensuales en los 16 años de estudio de la PPF integrada por unidad de área no muestran una tendencia clara de aumento o disminución a largo plazo. Por el contrario, la concentración de Clor-a mostró una ligera disminución (3.9 mg m⁻² a lo largo de todo el estudio), de acuerdo con una línea de mejor ajuste (método de mínimos cuadrados) (Fig. 13b y 12b, respectivamente).

De acuerdo con la transformada de onduletas, en donde se descompone la variación de las tasas de PPF y concentraciones de Clor-a como una función del periodo y tiempo, se encontró que el periodo dominante en ambas series fue el anual, con un poder de espectro > 16 y > 6.7 , respectivamente (representado por las zonas rojas en las figuras 12c y 13c). El poder del espectro es definido por la varianza media de los coeficientes con la misma frecuencia en la onduleta, es decir, representa la intensidad de la señal en función de la frecuencia de acuerdo a la duración y varianza de una serie de tiempo (Cazelles *et al.*, 2008). Esto quiere decir que es el lapso temporal que se presenta con mayor frecuencia y en donde se presentó la mayor amplitud en la señal en el periodo de estudio. En este sentido, se puede apreciar que ambas series de tiempo tuvieron una intensificación de la periodicidad anual en el transcurso del año 2002 al 2007 (Fig. 12c y 13c).

Un segundo ciclo que comprende 5 años de duración se registró para ambas series durante todo el estudio, sin embargo, éste se sale del cono de influencia. El análisis de onduletas tiene una limitante ya que se basa en la transformada de Fourier diseñado para series infinitas, y debido a que estas series son finitas el análisis produce errores al principio y al final de la serie, lo que se conoce como el efecto de borde. Por esta razón los resultados que se muestran fuera de este cono no son confiables (Fig. 12c y 13c).

Es interesante señalar que en el espectro periodo tiempo de la Clor-a se aprecia que la periodicidad anual se debilita progresivamente a partir del inicio de la segunda mitad del periodo de estudio, en donde el poder espectral disminuyó por debajo de 7, lo cual también se puede apreciar en la disminución de la amplitud al final de la señal (Fig. 12a). Otro rasgo notable es que durante los años 2001-2006 se presentó otra periodicidad con un intervalo de un año y seis meses.

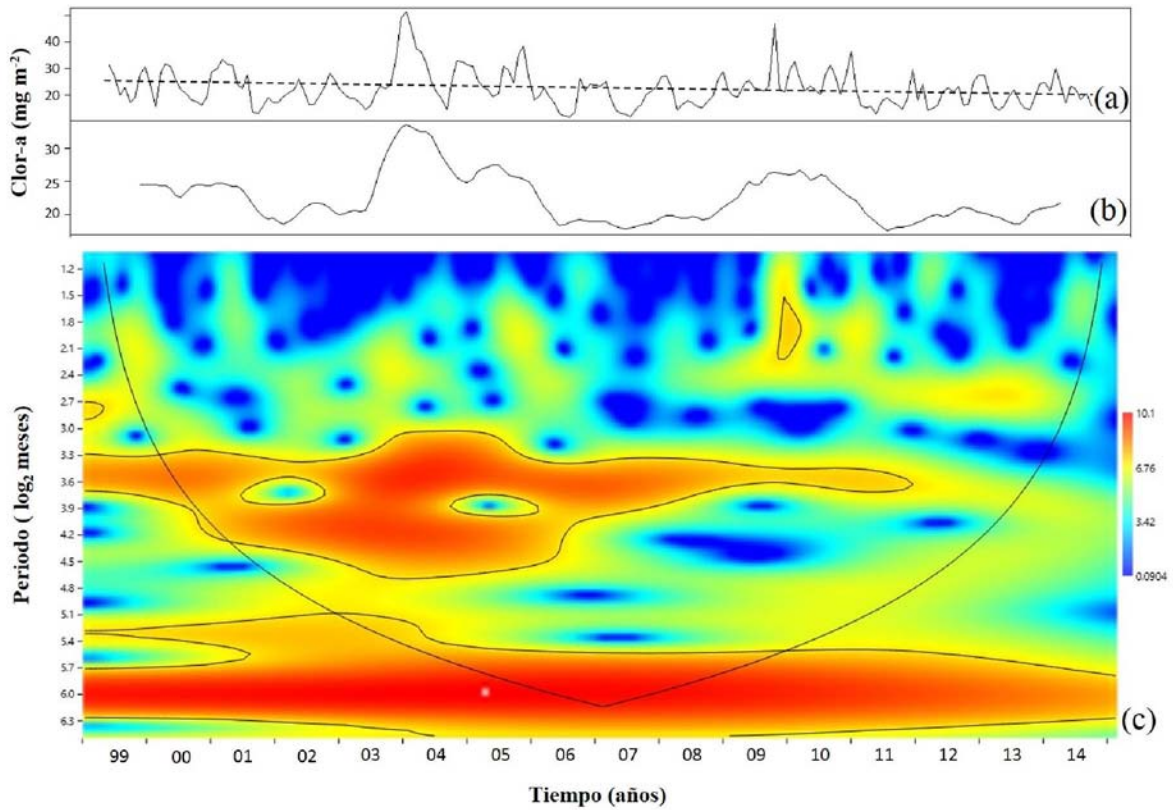


Figura 12. (a) Serie de tiempo no estacionaria de la Clor-a integrada por unidad de área en el Lago Alchichica (194 datos, 1999-2014), la línea punteada indica la recta de mejor ajuste ($y = 24.8 - 0.02t$, $P < 0.001$). (b) Tendencia de a. (c) Espectro de potencias de onduletas de a. Los valores de las potencias espectrales se indican en la barra a un costado derecho. Las líneas negras muestran las regiones con un $\alpha = 5\%$ de nivel de confianza, mientras que la línea convexa delimita el cono de influencia.

Por otra parte, el caso de las onduletas de la PPF es diferente, pues la periodicidad anual se presentó durante todos los años de estudio, aunque también se registraron otras frecuencias en los intervalos de seis meses, durante los años 2001-2003, 2007-2009 y 2012-2014, y uno bienal en los años 1999-2004 y 2010-2014 (Fig. 13c), aunque este último se asemeja al reportado por Adame y colaboradores (2008) no es confiable pues se sale del cono de influencia.

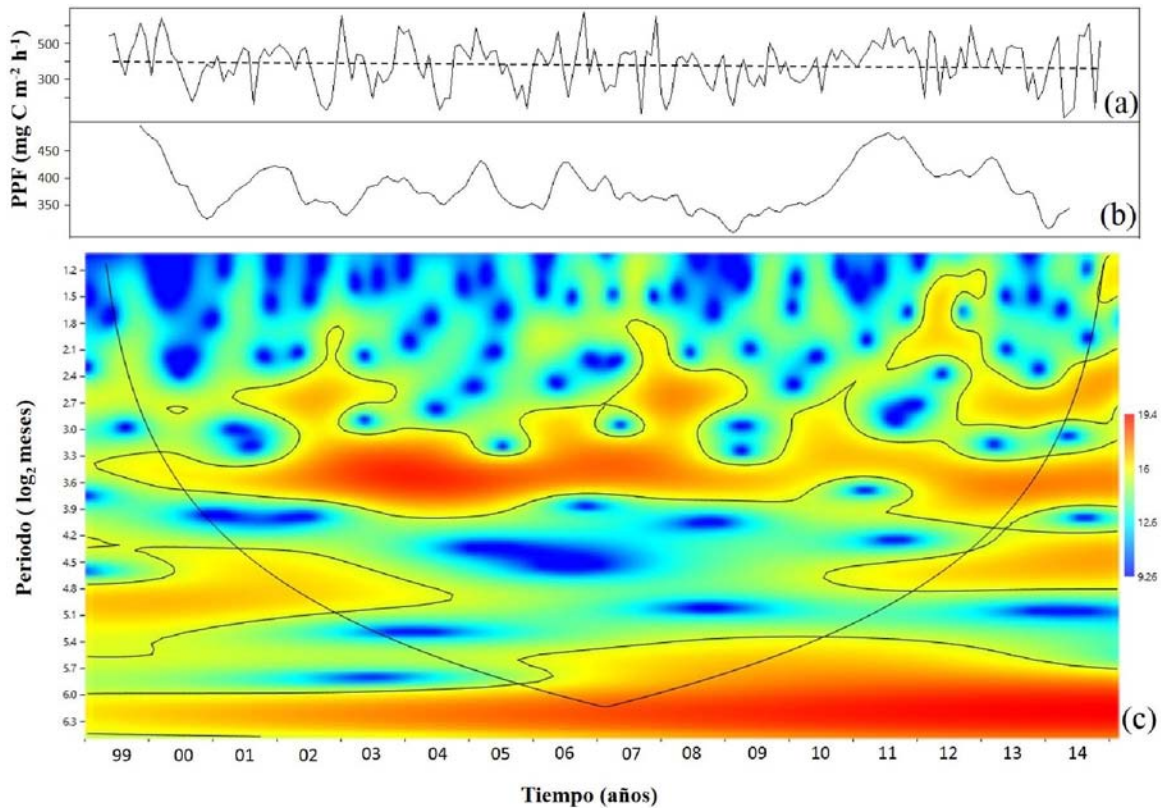


Figura 13. (a) Serie de tiempo no estacionaria de la PPF integrada por unidad de área en el Lago Alchichica (194 datos, 1999-2014), la línea punteada indica la recta de mejor ajuste ($y = 395.9 - 0.1t$, $P < 0.001$). (b) Tendencia de a. (c) Espectro de potencias de onduletas de a. Los valores de las potencias espectrales se indican en la barra a un costado derecho. Las líneas negras muestran las regiones con un $\alpha = 5\%$ de nivel de confianza, mientras que la línea convexa delimita el cono de influencia.

Relación de la producción primaria fitoplanctónica con otros parámetros

De acuerdo con las correlaciones entre diferentes variables y la PPF (Tabla 1), se aprecia que todas las correlaciones fueron positivas con la PPF a excepción del coeficiente de atenuación, k_{PAR} . Así mismo, la SPAR tuvo la mayor correlación en comparación con el resto de las variables relacionadas de manera individual. En contraste, la temperatura tuvo una correlación débil y poco significativa. Sin embargo, al combinar algunas variables se pudo reducir la proporción de la variabilidad no explicada a menos del 35 %, por ejemplo, el ambiente de radiación, que es el cociente de la radiación superficial y al coeficiente de atenuación ($SPAR k_{PAR}^{-1}$); y el parámetro compuesto, producto de la concentración de Clor-a y el ambiente de radiación ($Clor-a SPAR k_{PAR}^{-1}$, Cole y Cloern, 1984), compartieron mayor varianza con la PPF (Tabla 1).

Tabla 1. Correlación de Pearson y coeficiente de determinación de la PPF con diferentes variables (n = 177).

Variable explicativa	r	r ²	Valor P
Temperatura columna de agua (°C)	0.087	0.007	0.25
Z_{EU} (m)	0.281	0.078	< 0.001
k_{PAR} (m⁻¹)	-0.252	0.063	< 0.001
SPAR (E m⁻² h⁻¹)	0.691	0.477	< 0.001
Clor-a (mg m⁻²)	0.206	0.042	0.005
Ambiente de radiación (SPAR K_{PAR}⁻¹)	0.808	0.652	< 0.001
Parámetro compuesto (Clor-a SPAR K_{PAR}⁻¹)	0.747	0.558	< 0.001

Discusión

Situación de la PPF en el Lago Alchichica

Considerando las tasas de producción integradas por unidad de área y por hora, el Lago Alchichica se acerca a los valores de lagos poco productivos ($378 \pm 144 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) de acuerdo con valores reportados para otros lagos tropicales. Así, por ejemplo, el lago africano Kainji, que produce $300 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, es considerado un lago poco productivo en comparación con otros lagos africanos eutróficos con tasas de un orden de magnitud mayor (p. ej. Lago Nasser, Tangañica, Oloiden, entre otros, con valores mayores a $4,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) (Ndebele-Murisa *et al.*, 2010) (Tabla 2). Por otro lado, recientemente Oseguera *et al.* (2015) reportaron que el Lago Alchichica se puede considerar como un lago mesotrófico de acuerdo a su PPN.

Tabla 2. Tasas promedio de PPF y concentración de Clor-a en diferentes lagos tropicales del mundo medidas en periodos mayores o iguales a un año. (a) factor de conversión de oxígeno a carbono, calculado mediante un cociente fotosintético de 1.2 de acuerdo con Wetzel (2001), en donde se fija 0.375 mg de carbono por 1 mg de oxígeno liberado.

Lago	PPF	Clor-a	Años de muestreo	Referencia
L. Lanao	$2.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPB	1970 - 1971	Lewis (1974)
L. Kainji	$0.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	PPB	1970 - 1972	Karlman (1982)
L. Nakuru	$6.75^{(a)} \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPB	335 mg m^{-2} 1972	Vareschi (1982)
L. McIlwaine	$5.25^{(a)} \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPB	95 mg m^{-2} 1975	Robarts (1979)
L. Kinneret	$1.67 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPN	187 mg m^{-2} 1972 - 1993	Berman <i>et al.</i> (1995)
L. Xolotlán	$6.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPB	105 mg m^{-2} 1987 - 1993	Erickson <i>et al.</i> (1998)
	$0.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	PPB		
L. Tana	$0.91^{(a)} \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPB	4.5 mg m^{-3} (2.6 - 7.6) 2003 - 2004	Wondie <i>et al.</i> (2007)
L. Tangañica	$0.64 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPN	42.9 mg m^{-2} 2003	Bergamino <i>et al.</i> (2010)
L. Tangañica	$0.16 - 4.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	PPB		Hecky y Kling (1987)
L. Kivu	$0.62 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPN	74 mg m^{-2} (53 - 100) 2002 - 2008	Darchambeau <i>et al.</i> (2014)
L. Malawi	$0.46 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPN	34.4 mg m^{-2} 1997 - 2000	Guildford <i>et al.</i> (2007)
L. Alchichica	-	(1 - 19.8 mg m^{-3})	1998	Oliva <i>et al.</i> (2001)
L. Alchichica	-	4.2 mg m^{-3}	1999 - 2002	Adame <i>et al.</i> (2008)
L. Alchichica	-	3.9 mg m^{-3} (0.01 - 51)	1999 - 2008	Ardiles (2011)
L. Alchichica	$2.9^{(a)} \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	PPB	- 2011	Oseguera <i>et al.</i> (2015)
L. Alchichica	$0.37 \text{ g C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	PPB	23.1 mg m^{-2} (12.6 - 65.4) 0.5 mg m^{-3} (0.04 - 2.34) 1999 - 2014	Presente estudio

Dinámica estacional de la PPF y su relación con la luz, temperatura y composición del fitoplancton

El comportamiento de monomixis cálida reportado para el Lago Alchichica (Alcocer *et al.*, 2000) implica una alternancia anual entre la época de mezcla, durante la temporada fría y seca del año y el de estratificación, durante la temporada cálida y húmeda. Esto genera

consecuencias en los procesos fotosintéticos y de producción fitoplanctónica en los lagos (Guildford *et al.*, 2007), lo que seguramente tiene implicaciones en la dinámica anual de la producción autóctona del lago, ya que las tasas de producción de las algas son relativas a cada taxón y en conjunto pueden tener implicaciones en las diferencias de la PP de los ensamblajes fitoplanctónicos. Por ejemplo, las condiciones de mezcla en el lago producen una resuspensión de nutrientes provenientes del hipolimnion hacia las capas superiores, nutrientes necesarios para el crecimiento algal; sin embargo, al mismo tiempo, la cantidad de luz es menor asociada al periodo invernal, así como a que aumenta la turbidez –biogénica-derivada del florecimiento de diatomeas causando la disminución de la Z_{EU} . En este sentido, las fluctuaciones de la PPF pueden ser consecuencia del balance entre la intensidad y disponibilidad tanto de la luz como de los nutrientes.

De acuerdo con los valores del año tipo de Alchichica, la etapa de circulación en el lago aumentan la relación $Z_{MIX}:Z_{EU}$, y de esta manera el aumento de la Z_{MIX} actúa tanto de manera positiva como negativa para el fitoplancton, pues permite la entrada de nutrientes hacia la zona eufótica pero también desplaza a las algas hacia aguas más profundas donde la luz se vuelve limitante para el proceso de producción primaria. Estas condiciones se vuelven más intensas en la zona de aguas abiertas y profundas de los lagos con mayor turbidez (Wondie *et al.*, 2007). En esta condición se ve favorecido el florecimiento de las diatomeas en la época de circulación, durante la temporada fría y seca, reportado frecuentemente en el Lago Alchichica (Adame *et al.*, 2008; Ardiles *et al.*, 2012), y que coincide con el primer pico obtenido en las tasas de PP en marzo, pues se sabe que, por un lado, estos organismos se ven menos afectados por la limitación de la luz en comparación con otros grupos fitoplanctónicos debido a que pueden estar adaptadas y aclimatarse a bajas intensidades de luz (Bergamino *et al.*, 2010), y por otro la resuspensión en la columna de agua que les brinda la mezcla permite disminuir sus tasas de sedimentación (Reynolds, 1984; Lewis, 1987; Reynolds, 2006).

En la época de estratificación del Lago Alchichica las condiciones de disponibilidad de luz y nutrientes cambian, pues hay una disminución de la relación $Z_{MIX}:Z_{EU}$ en el Lago, la cual disminuye bruscamente durante la etapa temprana de la estratificación y es cuando se han observado grandes densidades –florecimiento- de la cianobacteria fijadora de nitrógeno *N. spumigena* en el lago, debido a que el nitrógeno se vuelve un recurso limitante, aumentan la luz y la temperatura, y se estabiliza la columna de agua –estratificación temprana- (Oliva *et al.*, 2001). No obstante, es importante mencionar que en este estudio la dinámica intraanual tanto de la PPF como de la Clor-a integradas no mostraron un aumento entre abril y junio, que son los meses en donde se ha reportado el desarrollo de la cianobacteria *N. spumigena* (Lugo *et al.*, 1999; Oliva *et al.*, 2009), e incluso fueron los meses con los valores más bajos del año.

Existen distintas causas posibles por las que no se detectó el florecimiento de la cianobacteria *N. spumigena* en los promedios intraanuales. Es probable que, a pesar de que se considera que el intervalo temporal de muestreo de un mes es lo suficientemente detallado como para

detectar patrones estacionales, anuales e incluso en decenios (Michaels y Knap, 1996), en algunos años el florecimiento de la cianobacteria no coincidió con las fechas de muestreo, pues la intensidad y duración de los florecimientos suele variar, y de acuerdo con Oliva *et al.* (2001) puede abarcar periodos menores a 1 mes.

Otro aspecto a considerar en el desarrollo de los florecimientos de cianobacterias es la profundidad en la que se desarrolla, así, se sabe que suelen mantenerse en las capas superficiales cercanas a un metro de profundidad, pero en el caso del Lago Alchichica usualmente se pueden encontrar entre los primeros 10 m superficiales (Oliva *et al.*, 2009). Si a lo anterior se suma que a la hora en que se realizan los registros con el PNF-300 es alrededor del mediodía, antes de que comience el viento y por lo tanto la circulación del epilimnion, se dificulta la detección por parte del PNF-300 al no medir los primeros 5 metros de la columna de agua.

Por último, también se puede considerar el mecanismo de operación del perfilador PNF-300 (fluorescencia natural *in vivo*) y la fotosíntesis llevada a cabo por las cianobacterias, pues éstas presentan diversas estructuras peculiares que les permiten tener una flexibilidad metabólica la cual influye fuertemente en la naturaleza y las interpretaciones en las señales de la fluorescencia natural. Por ejemplo, la concentración de las ficobiliproteínas, situadas en la periferia de la membrana tilacoidal que actúan como principales complejos recolectores de luz, está relacionada considerablemente con la variabilidad de la cantidad mínima de fluorescencia que emiten las cianobacterias (Fo) (Campbell *et al.*, 1999). Con base en esto, en algunos casos los cálculos del PNF-300 no pueden detectar que la proporción de las tasas fotosintéticas son más altas con respecto a la fluorescencia que emiten estas microalgas, subestimando así los valores en la cantidad de Clor-a y las tasas PPF obtenidas.

Cuando la estratificación continúa ampliándose en profundidad en el Lago Alchichica aparece un DCM conformado nuevamente y de forma principal por diatomeas (Oliva *et al.*, 2001; Adame *et al.*, 2008). Hay que recordar que en ambos casos, el florecimiento invernal de diatomeas y el DCM, la especie que domina en biomasa es *C. alchichicana*. Se ha propuesto que este florecimiento se desarrolla *in situ*, debido a que el aumento en la concentración de Clor-a es de igual magnitud que el de la época de circulación, principalmente en los meses de septiembre y octubre, y a su vez, la tasa de sedimentación de diatomeas es mayor dentro del metalimnion (González, 2013). Esto se puede confirmar de acuerdo con el segundo pico en las tasas de producción primaria que se encontró en este estudio, entre agosto y diciembre, y que coincide espacial y temporalmente. Lo que refuerza la idea de que el DCM se forma debido al crecimiento algal de las diatomeas en el metalimnion.

Recientemente, Oseguera *et al.* (2015) encontraron resultados similares en los incrementos intraanuales –estacionales- de PPF en el Lago Alchichica asociada al régimen termal, pero en este caso detectaron un aumento de las tasas de producción durante la estratificación

temprana asociado al florecimiento de cianobacterias. Como se mencionó anteriormente, una diferente metodología empleada para la medición de la PP (botellas claras y oscuras versus fluorescencia *in vivo* –ver los siguientes párrafos-) muy probablemente explica la razón de la “ausencia” del pico asociado al florecimiento de *N. spumigena* en el presente estudio. Por otro lado, Darchambeau *et al.* (2014) demostraron que, en el Lago Kivu, en donde la comunidad del fitoplancton también muestra cambios estacionales, la composición algal es una excelente variable de predicción a corto y largo plazo para conocer la variación de la PPF, pues está correlacionada significativamente con las tasas fotosintéticas de las algas.

Variabilidad interanual de la PPF y su relación con otros parámetros

La SPAR en el Lago Alchichica tiene una alta relación con la variabilidad de la PPF ($r = 0.69$, $P < 0.001$) en comparación con el resto de parámetros individuales. Sin embargo, la correlación entre la PPF y el parámetro compuesto basado en la relación de la concentración de Clor-a y la radiación superficial con el coeficiente de atenuación, propuesto por Cole y Cloern (1984), fue más alta que cualquier parámetro de forma individual correlacionado con la PPF. Este parámetro compuesto tiene como objetivo mostrar la importancia de la biomasa y el ambiente de radiación sobre la PPF. De acuerdo con diferentes autores (Cole y Cloern, 1987; Pennock y Sharp, 1986; Brush *et al.*, 2002), el parámetro compuesto (Clor-a SPAR K_{PAR}^{-1}) ha demostrado ser de gran utilidad para explicar la mayor parte de la variabilidad temporal de la PP en bahías y estuarios, aunque se debe considerar que estos sistemas comúnmente presentan constantemente escenarios con una alta disponibilidad de nutrientes y turbidez, lo que permite que la luz tenga mayores implicaciones en los procesos fotosintéticos y de crecimiento algal que otros factores. No obstante, en este estudio se encontró que la mejor aproximación para conocer los cambios en la PP es utilizando la SPAR y el K_{PAR} , que son una buena aproximación de la irradiancia que impacta a una célula de fitoplancton a una profundidad específica (Kirk, 1994). Esto se debe a que el ambiente de radiación (la energía disponible para la fotosíntesis) actúa como factor de respuesta directa sobre el metabolismo de las algas y por ende en las tasas de producción. De acuerdo con lo anterior, Torremorell *et al.* (2009) encontraron que en el Lago Chascomús, Argentina, existe una alta relación de la PP con la cantidad de irradiancia además de un acoplamiento temporal entre sus valores máximos, pero en el caso de la relación PPF y la concentración de Clor-a no coincidió con ninguno de éstos.

De acuerdo con el ejemplo anterior, se sabe que los valores más altos y bajos de biomasa y cantidad de fitoplancton están fuera de fase con las tasas de PP (Wetzel, 2001). En este sentido, los valores promedio de las tasas de PPF y la concentración de Clor-a obtenidos interanualmente no mostraron una sincronización; además, no se encontró una correlación elevada entre ambos parámetros ($r = 0.206$, $P = 0.005$). Esto muestra que las tasas de PPF altas no están necesariamente asociadas a altas concentraciones de Clor-a en el lago, por ejemplo, en algunos de los grandes lagos africanos se han registrado tasas de PP bajas a pesar de tener

altas concentraciones de Clor-a en la zona pelágica, tal es el caso del Lago Victoria y el Lago Kivu (Darchambeau *et al.*, 2014).

La Z_{EU} mostró una correlación baja con la PPF, a pesar de que el espacio de la columna de agua en donde se pueden desarrollar las algas es altamente variable y puede coincidir con otras condiciones que individualmente pueden afectar en mayor medida a los ensambles fitoplanctónicos. Baste mencionar como muestra el florecimiento de diatomeas en la época de circulación, descrito anteriormente, en donde la composición taxonómica tuvo un papel más importante tanto para la PPF como para la concentración de Clor-a que la reducción de la Z_{EU} provocada por el incremento de la biomasa algal derivada de la puesta a disposición de los nutrientes acumulados en el hipolimnion durante la mezcla.

En cuanto a la variabilidad interanual de la PPF y Clor-a indicada por las medidas de tendencia central se pudo determinar que, de acuerdo a la comparación construida por Melack (1979) usando la variabilidad de las tasas de producción y biomasa obtenida de diferentes lagos del mundo en distintas posiciones latitudinales, el CV de ambos parámetros del Lago Alchichica coincide con los de otros lagos tropicales. Asimismo, se propusieron tres patrones en dicho trabajo, de los cuales el tipo “A” es el que más corresponde con las características encontradas en el Lago Alchichica, lo cual implica que el CV exceda el 25 %, y que posiblemente las causas de variación se asocien a la mezcla vertical inducida por el viento.

Esta medida de variación mostró una disminución inusual durante el año 2011 con respecto al resto de los años en el estudio; sin embargo, resulta similar a los datos de Oseguera *et al.* (2015) en donde para el mismo año obtuvieron un 45 % en el CV de la PPF, 7% más que el reportado en este trabajo. Lo anterior lleva a considerar la idea que durante el año 2011 las fluctuaciones de PPF, asociados a las distintas épocas de circulación y mezcla, se vieron disminuidas. Es importante señalar que este cambio se vio confirmado también con el debilitamiento en la señal de la fluctuación estacional mostrado por la transformada de onduletas en las series de tiempo. En consecuencia, se puede observar que, a pesar de que existe un ciclo fitoplanctónico estacional evidente reportado en el Lago Alchichica, hay una variación interanual en la intensidad de estos ciclos a largo plazo que puede ser causada por cambios climáticos, puesto que se sabe que los ciclos fitoplanctónicos son sensibles a perturbaciones climáticas extremas, por ejemplo, variaciones entre primaveras cálidas o frías pueden causar diferentes intensidades en los florecimientos fitoplanctónicos (Cai *et al.*, 2012).

Patrones y tendencias a largo plazo: Z_{EU} y temperatura

Existe una tendencia de disminución de la Z_{EU} a largo plazo durante la etapa de aguas claras en el Lago Alchichica que puede ser resultado de la acumulación de materiales en la columna de agua y que provoque un bloqueo en la penetración de la irradiancia. Posiblemente este

material tenga una procedencia más relacionada con la resuspensión de minerales y sedimento que el originado por el fitoplancton, pues la tendencia de la biomasa del fitoplancton parece disminuir con el tiempo en vez de incrementarse de acuerdo a la tendencia de las series de tiempo. Asimismo, se ha demostrado que el Lago Alchichica tiene una importante entrada de material alóctono (polvo, y en ocasiones fertilizantes de los cultivos) proveniente de las regiones semiáridas de los alrededores del lago (Oseguera *et al.*, 2011), lo que permite la posibilidad que incremente el acervo de material en el lago, que provoque la obstrucción de luz. No obstante, se necesitan otros estudios que permitan delimitar los agentes que causan la atenuación en el lago y sus roles relativos que tienen dentro de esta tendencia. Similarmente, Jassby *et al.* (1999) encontraron una disminución a largo plazo (1969-1997) de la profundidad del disco de Secchi en el Lago Tahoe asociado a la acumulación de sólidos suspendidos totales en el agua, pero de igual manera no pudieron identificar la fracción que causaba mayor atenuación de la luz.

Se sabe que la temperatura en la capa profunda de los lagos y del océano es un buen indicador de los cambios climáticos, ya que actúa como una “memoria climática”, pues a diferencia de las capas superficiales, difícilmente son afectadas por los cambios y oscilaciones de temperatura diarias y además en ella es más fácil detectar cambios estacionales y tendencias a largo plazo (Ambrosetti y Barbanti, 1999). En este sentido, las series de tiempo de la temperatura de las capas superficiales (0-5 m) y de fondo (40 – 50 m) del Lago Alchichica muestran diferentes amplitudes en sus fluctuaciones estacionales, en donde se puede apreciar que las capas superficiales son más afectadas por el periodo anual que las de fondo. No obstante, en este estudio ambas profundidades sirvieron para detectar una tendencia de calentamiento durante toda la serie.

De acuerdo con estudios en otros lagos tropicales se ha observado un calentamiento de las aguas a diferentes profundidades. Por ejemplo, el Lago Tangañica mostró un aumento de la temperatura tanto en las profundidades de 100 m como cerca del fondo de 0.2 °C y 0.9 °C, respectivamente, en casi un siglo (Verburg *et al.*, 2003). De igual forma, el Lago Malawi mostró un aumento a los 100 m y en profundidades mayores a 300 m de 0.7 °C en 6 décadas (Vollomer *et al.*, 2005). En Alchichica el aumento de temperatura ocurrió en la misma magnitud, pero a una tasa mayor, ya que en solo 16 años de estudio la temperatura aumentó aproximadamente medio grado centígrado. Así mismo, se ha reportado que el cambio de temperatura a los 300 m del Lago Malawi es de 0.10 °C por década (Vollomer *et al.*, 2005). Esto es la mitad de la tasa de aumento encontrada en la capa profunda en este estudio, aunque a una profundidad cinco veces menor (40 – 50 m).

La tendencia de aumento de la temperatura en los lagos ha sido encontrada en las series temporales de varios trabajos alrededor del mundo, la cual afecta la dinámica, estructura y estabilidad de los lagos (Ambrosetti y Barbanti, 1999; Coats *et al.*, 2006; Ma *et al.*, 2010), por ejemplo, cambios en el almacenamiento y pérdida de energía, alteración en la estructura termal (debilitación de estratificación o cambios en la profundidad de la termoclina), entre

otros. En este sentido, la termoclina planar tiende a hacerse más profunda en el lago Alchichica al paso de los años. Esto contrasta con los resultados de otros estudios, en donde han demostrado que la termoclina suele disminuir su profundidad cuando existe un calentamiento del agua, lo cual tiene implicaciones en la diferencia de densidades dentro del metalimnion que fortalece la estabilidad de la estratificación y su papel de resistencia a la mezcla (McCormick, 1990; Coats *et al.*, 2006), pues el trabajo necesario para mezclar verticalmente las capas es proporcional a la diferencia de las densidades (Hutchinson, 1957). Sin embargo, en este estudio no se pudo conocer la razón por la cual sucede un desplazamiento inverso de la termoclina planar cuando el Lago Alchichica tiende a calentarse.

Al mismo tiempo, la profundidad a la que se ubica la termoclina planar se ha profundizado durante todo el estudio en el Lago Alchichica. Esto puede generar cambios en la profundidad a la que llega el oxígeno y en el transporte de nutrientes hacia las capas superiores, que afectan al plancton y directa o indirectamente, a otras comunidades que habitan el lago. Por ejemplo, se ha reportado que los cambios en la profundidad de la Z_{MIX} y el aumento en el cambio de densidad entre las capas del Lago Tangañica han tenido un efecto de retardo y reducción de la mezcla, que eventualmente complicó la entrada de nutrientes a las capas superiores causando así la reducción de la PP y, al mismo tiempo, modificó la profundidad de la parte oxigenada del lago que regula la distribución de algunas especies bentónicas (Verbug *et al.*, 2003; Tierney *et al.*, 2010).

Patrones y tendencias a largo plazo: PPF y Clor-a

Con respecto a los patrones a largo plazo encontrados en el Lago Alchichica, se identifica una estacionalidad anual dominante en toda la serie temporal de las tasas de PPF y en más de la mitad de la serie de Clor-a, revelado por el análisis de onduletas, la cual sólo ha sido reportada a largo plazo en la dinámica de la biomasa fitoplanctónica del lago (Adame *et al.*, 2008; Ardiles, 2011; González, 2013), así como en diversos ecosistemas acuáticos del mundo, ya sean lagos, estuarios, costas u océanos (Winder y Cloern, 2010). Aparentemente, ésta es controlada por los factores físicos de mezcla y estratificación del Lago Alchichica, que como se mencionó anteriormente, regulan el desarrollo de las comunidades fitoplanctónicas provocando florecimientos que se manifiestan como picos anuales en la señal. En este sentido, el debilitamiento del patrón estacional de la Clor-a puede estar asociado a una posible disminución de los florecimientos fitoplanctónicos señalado en la reducción de la amplitud al final de la serie. En lagos, este efecto se puede asociar a diferentes agentes externos como las condiciones meteorológicas (aumento de temperatura en las aguas del lago) o el enriquecimiento de nutrientes (Thackeray *et al.*, 2008). Incluso, esta condición también ha sido reportada en diferentes ecosistemas acuáticos como bahías y mares, que han tenido debilitamientos o desfases de los florecimientos algales (Borkman & Smayda 2009; Philippart *et al.*, 2010).

Por otro lado, y en contraste con los resultados obtenidos por Adame *et al.* (2008) y Ardiles (2011), la señal de la periodicidad bienal de la Clor-a, asociada al florecimiento de diatomeas y a la circulación de nutrientes, no fue detectada de manera clara en ninguna de las transformadas de onduletas. Aunque se debe tener en cuenta que los datos de biomasa fitoplanctónica con los que fueron generadas las series de tiempo proceden de dos métodos distintos. Cabe señalar que la única periodicidad clara que se presentó de forma interanual con duraciones mayores al año se encontró en la serie de la concentración de Clor-a, que, durante 6 años del estudio comprendió ciclos de un año y seis meses. Esta frecuencia puede estar asociada a eventos climatológicos a escalas mayores que no fueron registrados, por ejemplo, oscilaciones en los patrones de viento o variaciones anómalas de temperatura que pueden afectar las concentraciones de Clor-a interanualmente a nivel regional, tal como ocurre en el Golfo de México (Manzano-Sarabia y Salinas-Zavala, 2008), aunque es necesario profundizar con respecto a este tema. De manera análoga, se ha encontrado que las condiciones inusuales del clima en el Mar Negro han disparado cambios en el régimen de las concentraciones de Clor-a, provocando dificultades en su predicción (McQuatters-Gollop *et al.*, 2008).

Las variaciones climáticas que actúan en regiones templadas y tropicales tienen escalas temporales que pueden abarcar 2–7 años (Quinn *et al.*, 1978), por ejemplo, el fenómeno meteorológico de escala global “El Niño, Oscilación del Sur” (ENSO, por sus siglas en inglés). De acuerdo con diversos autores este fenómeno provoca oscilaciones y variaciones anómalas de las comunidades fitoplanctónicas que se ven reflejados en los valores anuales tanto en la biomasa como en la PP (Goldman *et al.*, 1989; Alcocer y Lugo, 2003; Ardiles, 2011). Por lo que se esperaría que, al menos existiera un cambio en la variabilidad de los años que coinciden con los eventos moderados o intensos de “El Niño” y “La Niña”, no obstante, ninguno de los resultados de las series temporales demostró claramente este efecto al comparar con los datos del centro de predicción del clima de la NOAA (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov/>), al menos no de manera sincronizada (Fig. 14).

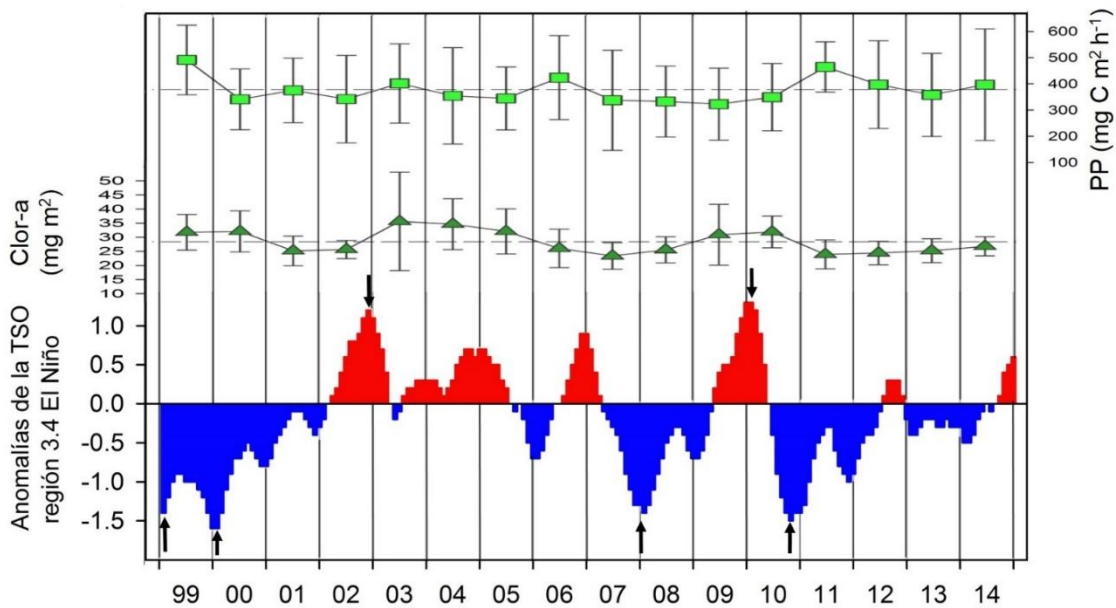


Figura 14. Índice Oceánico de “El Niño” basado en promedios trimestrales. Las flechas negras indican eventos Niño (área roja) o Niña (área azul) moderados.

También es importante considerar que posiblemente exista un retraso o desfase de los efectos del clima en las comunidades fitoplanctónicas, que puedan ser revelados con otros análisis no considerados en este estudio, por ejemplo, un análisis de correlación cruzada de ondas permite relacionar de manera simultánea o desfasada dos o más series de tiempo, y que puede ser de gran utilidad para estudiar series de tiempo ecológicas (Cazelles *et al.*, 2008).

Las líneas de mejor ajuste proyectadas con las series del monitoreo indican que las tasas de PPF no muestran una tendencia de aumento ni disminución en el Lago Alchichica, a pesar de que la concentración de Clor-a tuvo una disminución tenue pero significativa. Esto puede revelar la posibilidad de que los factores que rigen la variación de la Clor-a en escalas mayores a un año sean distintos a los que afectan las tasas de PPF, o bien, la afecten en diferente medida. Los estudios a largo plazo de estos parámetros en otros lagos han permitido reconocer patrones de aumento, permanencia o disminución de la PPF (Goldman *et al.*, 1988; Berman *et al.*, 1995; Stenuite *et al.*, 2007), que son provocados o controlados por causas de naturaleza humana, hidrográficas y climáticas. La regulación de la PPF y biomasa en el Lago Alchichica parece estar determinada por múltiples factores que actúan a diferentes escalas temporales, y que, añaden variación y complejidad al tratar de entender y pronosticar cambios en los ensamblajes fitoplanctónicos. Por ejemplo, la variabilidad de las poblaciones, perturbación humana, irregularidad climática y acoplamiento trófico pueden causar interferencia cuando se intenta reconocer tendencias en los ecosistemas acuáticos (Winder y Cloern, 2010).

En definitiva, esta investigación a largo plazo, al explorar la variabilidad estacional e interanual, muestra que el lago Alchichica es sensible a los cambios climáticos tanto de manera regional (disminución de la zona eufótica) como global (calentamiento de sus aguas), por lo que se puede considerar un importante indicador a diferentes escalas. Las series de tiempo de la PP y la Clor-a sirven como buenas variables integrativas en una dimensión importante, pues participan en muchos procesos naturales en los lagos que deriva en una combinación compleja, pero que a su vez resumen las condiciones para conocer el estado ecológico del lago. El reto de revelar esta complejidad y distinguir los patrones interanuales importantes, y más aún los mecanismos que los generan, se vuelve mayor debido los tiempos relativamente cortos de las series con las que se cuentan actualmente. Por ello, es importante continuar con este tipo de monitoreo que permita tener mayor información para comparar y reconocer cambios difíciles de percibir en estos sistemas lacustres, pues una mayor serie de datos permite tanto reconocer nuevos patrones y confirmar con menor incertidumbre los que ya se han encontrado. Asimismo, es necesario comenzar a buscar y entender los orígenes y mecanismos de los estos cambios, para poder tener más herramientas en la gestión y protección de los lagos.

Conclusiones

- La PPF en el Lago Alchichica varió en un intervalo de 324 a 490 mg C m⁻² h⁻¹ con un promedio de 378 ± 144 mg C m⁻² h⁻¹, lo que lo coloca como lago de poco a moderadamente productivo en comparación con otros lagos tropicales.
- La PPF integrada por unidad de área muestra un patrón bianual con dos picos al año: uno menor en marzo con un aumento de las tasas asociado al florecimiento de diatomeas en la época de circulación invernal, y otro más intenso de agosto a diciembre durante la formación del máximo profundo de clorofila conspicuo en la época de estratificación, principalmente durante el mes de noviembre.
- La distribución vertical de las tasas de PPF en el Lago Alchichica presentan un modo de disminución progresiva de superficie a fondo. Durante la época de estratificación éstas tienden a disminuir sus valores en la parte subsuperficial, aunque aumentan en profundidad, principalmente en el metalimnion, debido al desarrollo del DCM.
- La variabilidad interanual de la PPF y Clor-a es moderada comparativamente con otros lagos tropicales. La señal más clara de ciclicidad en ambas series es la intraanual (estacional). En el caso de la PPF no se encontraron ciclicidades superiores a la anual, mientras que en la Clor-a sólo se detectó una con duración de un año y medio. Sin embargo, en ninguna serie se encontró la ciclicidad bienal (cada dos años).
- La biomasa fitoplanctónica mostró una disminución a largo plazo, mientras que la PPF no mostró aumentos ni disminuciones a lo largo de toda la serie de tiempo (1999–2014).
- Se reconoció una trayectoria de aumento en la temperatura de las aguas superficiales y de fondo del lago a largo plazo (0.030 y 0.023 °C año⁻¹, respectivamente), con implicaciones en el aumento de la fuerza de la termoclina.
- La Z_{EU} muestra una tendencia de disminución en las etapas de aguas claras durante el estudio, aparentemente asociado a la acumulación de material sedimentario y alóctono.
- Es necesario continuar con el monitoreo a largo plazo del lago para reconocer nuevos patrones a escalas interanuales, y confirmar los ya encontrados. Asimismo, se debe iniciar con la búsqueda y explicación de las causas de estos patrones.

Referencias

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

Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M. R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, México. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologiae*. 27: 3166–3169.

Alcocer, J. y A. Lugo. 2003. Effects of El Niño on the dynamics of Lake Alchichica, central Mexico. *Geofísica Internacional*. 42(3): 523–528.

Ambrosetti, W. y L. Barbanti. 1999. Deep water warming in lakes: as indicator of climatic change. *Journal of Limnology*. 58(1): 1–9.

Ardiles, V. 2011. Dinámica a largo plazo de la biomasa fitoplanctónica de un lago monomíctico cálido tropical. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 134 p.

Ardiles, V., J. Alcocer, G. Vilaclara, L. A. Oseguera y L. Velasco. 2012. Diatom fluxes in a tropical, oligotrophic lake dominated by large sized phytoplankton. *Hydrobiologia*. 679: 77–90.

Bergamino, N., S. Horion, S. Stenuite, Y. Cornet, S. Loiselle, P-D. Plisnier y J-P. Descy. 2010. Spatio-temporal dynamics of phytoplankton and primary production in Lake Tanganyika using a MODIS based bio-optical time series. *Remote Sensing of Environment* 114: 772–780.

Berman, T., L. Stone, Y. Z. Yacobi, B. Kaplan, M. Schlichter, A. Nishri y U. Pollinger. 1995. Primary production and phytoplankton in Lake Kinneret. A long-term record (1972-1993). *Limnology and Oceanography*. 40: 1064–1076.

Borkman, D. G. y T. Smayda. 2009 Multidecadal (1959–1997) changes in *Skeletonema* abundance and seasonal bloom patterns in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Journal of Sea Research*. 61: 84–94.

Brush, M. J., J. W. Brawley, S. W. Nixon y J. N. Kremer. 2002. Modeling phytoplankton production: problems with the Eppley curve and an empirical alternative. *Marine Ecology Progress Series*. 238: 31–45.

- Cai L. I., G. W. Zhu, M.Y. Zhu, H. Xu y B. Q. Qin. 2012. Effects of temperature and nutrients on phytoplankton biomass during bloom seasons in Taihu Lake. *Water Science and Engineering*. 5(4): 361–374.
- Campbell, D., B. Hurry, A. K. Clarke, P. Gustafsson y G. Öquist. 1998. Chlorophyll Fluorescence Analysis of Cyanobacterial Photosynthesis and Acclimation. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 62(3): 667–683.
- Cazelles, B., M. Chavez, D. Berteaux, F. Ménard, J. O. Vik, S. Jenouvrier y N. C. Stenseth. 2008. Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia*. 156: 287–304.
- Cervantes, D.R., Verdugo, D. G. y Valdez, H. J.E. 2005. Modelo estacional de producción primaria estimada mediante fluorescencia natural en una región costera del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*. 15(1): 79–87.
- Chamberlin, W. S., C. R. Booth, D. A. Kiefer, J. H. Morrow y R. C. Murphy. 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis and chlorophyll in sea. *Deep-Sea Research*. 37: 951–973.
- Cloern, J. E. 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco bay, California. *Reviews of Geophysics*. 34 (2): 127–168.
- Coats, R., J. Perez-Losada, G. Schladow, R. Richards y C. Goldman. 2006. The Warming of Lake Tahoe. *Climatic Change* (2006) 76: 121–148.
- Cole, B. E. y J. E. Cloern. 1984. Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*. 7: 15–24.
- Cole, B. E. y J. E. Cloern. 1987. An empirical model for estimating phytoplankton productivity in estuaries. *Marine Ecology Progress Series*. 36: 299–305.
- Darchambeau, F., H. Sarmiento y J.-P. Descy. 2014. Primary production in a tropical large lake: The role of phytoplankton composition. *Science of the Total Environment*. 473–474: 178–188.
- Erikson, R., E. Hooker, M. Mejia, A. Zelaya y K. Vammen. 1998. Optimal conditions for primary production in a polymictic tropical lake (Lake Xolotlán, Nicaragua). *Hydrobiologia*. 382 (1/3): 1–16.

- Falkowski, P. G. 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis Research*. 39: 235–258.
- Farge, M. 1992. Wavelet transforms and their applications to turbulence. *The Annual Review of Fluid Mechanics*. 4: 395–457.
- Fee, E. J. 1976. The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the experimental lakes area, northwestern Ontario: implications for primary production. *Limnology and Oceanography*. 21: 767–783.
- Filonov, A. y J. Alcocer. 2002. Internal waves in a tropical lake: Alchichica, Central Mexico. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologiae*. 28: 1857–1860.
- Filonov, A., I. Tereshchenko y J. Alcocer. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical research letters*. 33: 07404, DOI:10.1029/2006GL025901.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Cuarta edición. Offset Larios. México. Pp. 217.
- Goldman, C. R. 1988. Primary productivity, nutrients, and transparency during the early onset of eutrophication in ultra-oligotrophic Lake Tahoe, California-Nevada. *Limnology and Oceanography*. 33(6, parte 1): 1321–1333.
- Goldman, C. R., A. Jassby y T. Powell. 1988. Interannual fluctuations in primary production: Meteorological forcing at two subalpine lakes. *Limnology and Oceanography*. 33(6, parte 1): 1321–1333.
- González, G. C. 2013. Variación a largo plazo de la concentración y distribución vertical de la clorofila a fitoplanctónica en el lago Alchichica Puebla. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 61p.
- Guildford, S. J., H. A. Bootsma, Taylor W. D. y R. E. Hecky. High Variability of Phytoplankton Photosynthesis in Response to Environmental Forcing in Oligotrophic Lake Malawi/Nyasa. *Journal of Great Lakes Research*. 33:170 – 185.
- Hecky, R. E. y H. J. Kling. 1987. Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa. *Archiv fur Hydrobiologie*. 25:197–228.

Hernández-Morales, R., M. R. Ortega, J. D. Sánchez, R. Alvarado y M. S. Aguilera. 2011. Distribución estacional del fitoplancton en un lago cálido monomictico en Michoacán, México. *Biológicas*. 13(2): 21 – 28.

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

Hutchinson, G. E. 1957. *A Treatise on Limnology*. Ed. Wiley. New York. 1015 p.

Jassby, A. D., J. E. Cloern y B. E. Cole. 2002. Annual primary production: Patterns and mechanisms of change in a nutrient-rich tidal ecosystem. *Limnology and Oceanography Journal*. 47 (3): 698–712.

Kalff, J. 2002. *Limnology. Inland water ecosystems*. Prentice Hall. Nueva Jersey. 592 pp.

Karlman, S. G. 1982. The annual flood regime as a regulatory mechanism for phytoplankton production in Kainji Lake, Nigeria. *Archiv fuer Hydrobiologie*. 86: 93–97.

Kirk, J. T. O. 1994. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. 2nd ed. Cambridge. New York (NY). 509 p.

Lewis, Jr. W. M. 1974. Primary Production in the plankton Community of a Tropical Lake. *Ecological Monographs*. 44: 377–409.

Lewis, Jr. W. M. 1987. Tropical Limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 159–184.

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

Ma, R., H. Duan, C. Hu, X. Feng, A. Li, W. Ju, J. Jiang y G. Yang. A half-century of changes in China's lakes: Global warming or human influence? *Geophysical Research Letters*. L24106.

Macek, M., J. Alcocer, A. Lugo, M. Martínez, L. Peralta, G. Vilaclara. 2009. Long-term picoplankton dynamics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *Journal of Limnology*. 68(2): 183–192.

Madden, C. J., y J. W. Day. (1992). “An instrument system for high-speed mapping of chlorophyll a and physico-chemical variables in surface waters”. *Estuaries*, 15(3), 421–427.

- Manzano-Sarabia, M. M. y C. A. Salinas-Zavala. 2008. Variabilidad estacional e interanual de la concentración de clorofila a y temperatura superficial del mar en la región occidental del Golfo de México: 1996-2007. *Interciencia*. 33(9): 628–634.
- McCormick, M. J. 1990. Potential changes in thermal structure and cycle of Lake Michigan due to global warming. *Transactions of the American Fisheries Society*. 119: 183–194.
- McQuatters-Gollop, A., L. D. Mee, D. E. Raitsos y G. I. Shapiro. 2008. Non-linearities, regime shifts and recovery: The recent influence of climate on Black Sea chlorophyll. *Journal of Marine Systems*. 74: 649–658.
- Melack, J. M. 1979. Temporal Variability of Phytoplankton in Tropical Lakes. *Oecologia*. 44: 1–7.
- Michaels, A. F., and A. H. Knap, Overview of the U.S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study and the Hydrostation S program. *Deep Sea Research*. 43(Parte 2): 157 – 198.
- Ndebele-Murisa, M. R., C. F. Musil y L. Raitt. 2010. A review of phytoplankton dynamics in tropical African lakes. *South African Journal of Science*. 106: 1-6.
- Neale, P. J., y P. J. Richerson. 1987. Photoinhibition and the diurnal variation of phytoplankton photosynthesis—I. Development of a photosynthesis—irradiance model from studies of *in situ* responses. *Journal of Plankton Research*. 9 (1): 167 – 193.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia*. 466: 299 – 306.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y L. A. Oseguera. 2009. Planktonic Bloom-Forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, México. Pp. 121-126. En: Oren, A., D. L. Naftz y W. A. Wurtsbaugh (eds.). *Saline lakes around the world: unique systems with unique values*. Natural Resources and Environmental Issues XV. The S. J. and Jessie E. Quinney Natural Resources Research Library, published in conjunction with the Utah State University College of Natural Resources. 269 pp.
- Oseguera, L. A., J. Alcocer y G. Vilaclara. 2011. Relative importance of dust inputs and aquatic biological production as sources of lake sediments in an oligotrophic lake in a semi-arid area. *Earth Surface Processes and Landforms*. 36: 419 – 426.
- Oseguera, L. A., J. Alcocer y Y. Villareal-Quintero. 2015. Metabolismo lacustre de un lago tropical profundo: ¿Fuente o sumidero de carbono? *Hidrobiológica*. 25(3): 391– 399.

Paerl, H. S., K. L. Rossignol, S. N. Hall, B. L. Peierls y M. S. Wetz. 2010. Phytoplankton community indicators of short- and long-term ecological change in the anthropogenically and climatically impacted Neuse river estuary, North Carolina, USA. *Estuaries and Coasts*. 33: 485 – 497.

Pennock, J. y J. Sharp. Phytoplankton production in the Delaware Estuary: temporal and spatial variability. *Marine Ecology Progress Series*. 34: 143 – 155.

Philippart, C. J. M., J. M. van Iperen, G. C. Cadée y A. F. Zuur. 2010. Long-term field observations on seasonality in chlorophyll-a concentrations in a shallow coastal marine ecosystem, the Wadden Sea. *Estuaries and Coasts*. 33: 286 – 294.

Pinilla, G. A. 2006. Evaluación de la eficiencia fotosintética del fitoplancton en un lago amazónico (Lago Boa) y en un lago andino (Lago Guatavita). *Acta amazónica*. 36(2): 221 – 228.

Quinn, W. H., D. O. Zopf, K. S. Short y R. T. W. K. Yang. 1978. Historical trends and statistics of the Southern Oscillation, El Niño, and Indonesian droughts. *Fishery Bulletin*. 76: 663 – 678.

Ramírez-Olvera, M. A., J. Alcocer, M. Merino-Ibarra y A. Lugo. 2009 Nutrient limitation in a tropical saline lake: a microcosm experiment. *Salt Lake research*. 626: 5 – 13.

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

Reynolds, C. S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press. New York. 535 p.

Robarts, R. D., 1979. Underwater light penetration, chlorophyll α and primary production in a tropical African lake (Lake McIlwaine, Rhodesia). *Archiv fuer Hydrobiologie*. 86: 423–444.

Rodríguez, R. A. 2011. Composición, estructura y biomasa del fitoplancton en un lago monomítico cálido. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 82p.

Signoret, M., C. Bulit y R. Pérez. 1998. Patrones de distribución de clorofila a y producción primaria en aguas del Golfo de México y del Mar Caribe. *Hidrobiológica*. 8(2): 81– 88.

Stenuite, S., S. Pirlot, M.-A. Hardy, H. Sarmiento, A.-L. Tarbe, B. Leporcq y J.-P. Descy. 2007. Phytoplankton production and growth rate in Lake Tanganyika: evidence of a decline in primary productivity in recent decades. *52*: 2226–2239.

Thackeray, S. J., I. D. Jones & S. C. Maberly. 2008 Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change. *Journal of Ecology*. *96*: 523– 535.

Tierney, J. E., M. T. Mayes, N. Meyer, C. Johnson, P. W. Swarzenski, A. S. Cohen y J. M. Russell. 2010. Late-twentieth-century warming in Lake Tanganyika unprecedented since AD 500. *Nature Geoscience*. *3*: 422 – 425.

Torremorell, A., M. E. Llames, G. L. Pérez, R. Escaray, J. Bustingorry y H. Zagarese. 2009. Annual patterns of phytoplankton density and primary production in a large, shallow lake: the central role of light. *Freshwater Biology*. *54*: 437 – 449.

Vareschi, E. 1982. The ecology of Lake Nakuru (Kenya), abiotic factors and primary production. *Oecologia*. *55*: 81–101.

Verburg, P., R. E. Hecky y H. Kling. 2003. Ecological Consequences of a Century of Warming in Lake Tanganyika. *Science*. *301*: 501 – 507.

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

Vollomer, M. K., H. A. Bootsma, R. E. Hecky, G. Patterson, J. D. Halfman, J. M. Edmond, D. H. Eccles y R. F. Weiss. 2005. Deep-water warming trend in Lake Malawi, East Africa. *Limnology and Oceanography Journal*. *50*(2): 727 – 732.

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

Winder, M. y J. E. Cloern. 2010. The annual cycles of phytoplankton biomass. *Philosophical transactions of the Royal Society B*. *365*: 3215 – 3226.

Wondie, A., S. Mengistu, J. Vijverberg y E. Dejen. 2007. Seasonal variation in primary production of a large high altitude tropical lake (Lake Tana, Ethiopia): effects of nutrient availability and water transparency. *Aquatic Ecology*. *41*:195–207. *Aquatic Ecology Aquatic Ecology*