

00361



**Universidad Nacional Autónoma
de México**

3 20j

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**ANALISIS DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD
ALGAL BENTONICA DEL LAGO EL SOL, NEVADO DE
TOLUCA, MEXICO.**

T E S I S

**Que para obtener el Título de
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

p r e s e n t a

Biol. ALFONSO GUILLERMO BANDERAS TARABAY

México, D. F.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1988



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

I

I N D I C E

Agradecimientos	1
Prefacio	3
Resumen	5
Indice de Figuras	7
Indice de Cuadros	8
Capítulo I	
Introducción	10
Objetivos	15
Antecedentes	17
Descripción del Area de Estudio	22
Capítulo II	
Material y Métodos	25
1.- Obtención de las muestras	25
2.- Evaluación de las muestras	27
3.- Separación morfológica de las poblaciones	28
4.- Clasificación de los organismos	29
5.- Evaluación de la importancia de las poblaciones.	30
6.- Evaluación de la diversidad.....	34
7.- Aspectos florísticos y vegetacionales	35
8.- Identificación de las asociaciones	36
Capítulo III	
Resultados	38
1.- Separación morfológica de las poblaciones	38
a) Fam. Zygnemaceae	38
b) Fam. Oedogoniaceae	40

II

2.- Clasificación de los organismos	41
3.- Evaluación de la importancia de las poblaciones.	44
4.- Evaluación de la diversidad	46
5.- Aspectos florísticos y vegetacionales	47
6.- Identificación de las asociaciones	52

Capítulo IV

Discusión	58
Perspectivas	79
Conclusiones	81
Bibliografía	84

PREFACIO

El crecimiento y expansión de las sociedades y actividades humanas, son un par de factores de los tiempos modernos que han determinado la necesidad de incrementar la búsqueda de técnicas que permitan conservar los recursos acuáticos del planeta, llevando a cabo el uso más eficiente de los mismos (Brilinsky y Mann, 1973).

Como ejemplo de la biotecnia derivada de las investigaciones en la biología y ecología de los organismos y sistemas acuáticos se tiene a la acuicultura, que consiste en el cultivo intensivo y extensivo de una amplia variedad de especies acuáticas, cada una por separado (monocultivos) o combinadas (policultivos), que actualmente tiene gran impulso en el país con diferentes fines. Por ejemplo, para producir proteína de alta calidad y bajos costos en lugares donde el consumo de este alimento es restringido, como es el caso de las piscifactorías rurales (Armijo et al., 1982); para incrementar los volúmenes de exportación de especies comerciales, como en el caso del camarón (Secretaría de Pesca, Chávez, 1979 1987); o como alimento destinado a especies que a su vez sirven para el consumo humano, en cuyo caso están la pulga de agua Daphnia spp. (Vázquez et al., 1986), la alga Spirulina del Lago de Texcoco (Halperin, 1971), y el camarón salino Artemia sp. (Amat, 1985; Castro y Gallardo, et al. 1985). Estas dos últimas especies se desarrollan en cuerpos de agua con un alto contenido de sales disueltas.

En el caso de los lagos, ya sean naturales o presas, así como en los canales, ríos y arroyos, se puede obtener una gama de recursos naturales constituidos por el agua misma y por las diferentes formas de vida que en ella se desarrollan, principalmente peces, crustáceos, moluscos, insectos, algas y otros vegetales superiores. Basta con revisar algún libro introductorio a la Limnología (vg. Reid y Wood, 1976; Margalef, 1983) para obtener una idea de esta variedad biológica suscep

tible de aprovecharse directa o indirectamente, realizando estudios adecuados para evitar la extinción de las especies o el desequilibrio de su ecosistema.

Este trabajo es, por lo tanto, una contribución al conocimiento de nuestros sistemas acuáticos en lo referente a los organismos que podemos encontrar en ellos, cómo dichos organismos se encuentran distribuidos en función de las características ambientales prevaletes, y si dicha distribución es perseverante y le infiere cierta estructura a la comunidad.

RESUMEN.

En el presente estudio, se analizan los datos morfológicos de las algas filamentosas y unicelulares mediante técnicas clásicas y novedosas de la estadística descriptiva. Los diagramas elaborados permiten definir tres poblaciones en el género Zygnema, seis en el género Spirogyra y cinco en el género Closterium. Estas poblaciones son consideradas como especies morfológicas para realizar el análisis de la estructura de la comunidad. En dicho análisis, primeramente se calculan dos valores de importancia diferentes para cada especie, ambos de carácter probabilístico. El primero es la frecuencia con que cada especie se presentó en el muestreo; el segundo es la esperanza matemática de cada especie, que combina la frecuencia con la abundancia ordinal y que resulta ser más eficiente para valorar la importancia de cada especie. Posteriormente, se discute la distribución de los taxa y la estructura de la comunidad en forma correlativa a la fenología, los gradientes ambientales batimétricos, las perturbaciones ejercidas por los eventos meteorológicos y la evolución trófica de los sistemas acuáticos. Se bosqueja la existencia de una zonación de los tipos de reproducción de las algas, con una homología en la sucesión primaria temporal relacionada a la evolución trófica del lago. En dichas sucesiones, la reproducción vegetativa es favorecida en las zonas superiores del lago y en las primeras etapas de la sucesión, mientras que la reproducción sexual es favorecida en las zonas profundas, donde las especies dominantes tienden a ser tolerantes a las bajas intensidades luminosas (Oedogonium, Bulbochaete y Nitella), pero a través de un recambio de biomasa anual intenso que se relaciona a la alta variabilidad fenotípica de Nitella evidente a través del mundo entero. Para explicar la mayor frecuencia de reproducción sexual en las algas filamentosas que habitan hacia el fondo del lago, además del recambio de biomasa se propone una relación

de herbivoría entre los vegetales y una abundante población de oligoquetos acompañantes que consumen intensamente a la diáspora. Finalmente, la distribución de frecuencias y el análisis de cúmulos ponen de manifiesto el parecido florístico entre regiones y entre estratos verticales, siendo las zonas superiores y arenosas menos diversas en algas filamentosas que las zonas rocosas o de profundidad media, mientras que las zonas profundas y lodosas presentan una diversidad intermedia entre estos extremos. Las zonas más diversas a media profundidad, presentan también las mayores tasas fotosintéticas en forma correlativa a las mayores concentraciones de oxígeno en el agua cercana a los sedimentos y a la producción primaria fitoplanctónica. Se describen tres asociaciones en el lago, caracterizadas por las tres especies de macrofitas rizobentónicas. El lago presenta una riqueza de especies de diatomeas y géneros de desmídias menor a la esperada, y puede clasificarse dentro de la zona oligo-sapróbica. Se discuten algunos aspectos relacionados con el manejo que se ha hecho del lago.

INDICE DE FIGURAS

- Fig. 1.- Localización del volcán y del lago.
Batimetría, transectos y estaciones.
- Fig. 2.- Relación área-profundidad del lago.
Intensidad del muestreo.
- Fig. 3.- Diagrama de Tallo-y-Hoja del género Zygnema.
- Fig. 4.- Diagrama de Tallo-y-Hoja del género Spirogyra.
- Fig. 5.- Diagrama de dispersión de la relación alométrica del género Closterium.
- Fig. 6.- Diagrama de Tallo-y-Hoja del género Oedogonium.
- Fig. 7.- Distribución de frecuencia de las abundancias de los géneros más abundantes y frecuentes.
- Fig. 8.- Diagrama de Tallo-y-Hoja de las Frecuencias de aparición anual de las especies.
- Fig. 9.- Diagrama de dispersión de la diversidad ponderada en las estaciones de muestreo.
- Fig. 10.- Árboles de similitud obtenido con los datos de frecuencia relativa y presencia de las especies más comunes.
- Fig. 11.- Arbol de similitud obtenido con las 112 muestras, todas las especies y el índice de similitud "presencias comunes".

- Fig. 12.- Distribución de frecuencias de cada estación en los dos grupos definidos por el 50% de similitud en la Fig. 11.
- Fig. 13.- Arbol de similitud obtenido con las 112 muestras, todas las especies y el índice de similitud de Jaccard.
- Fig. 14.- Distribución de frecuencias de cada estación en los grupos definidos en la Fig. 13.

INDICE DE CUADROS

- Cuadro 1.- Imagen del muestreo.
- Cuadro 2.- Lista de especies.
- Cuadro 3.- Especies y subcomunidades.
- Cuadro 4.- Frecuencia de Aparición Anual (FRA) de cada especie.
- Cuadro 5.- Valor de Importancia(VI) de las diez especies más importantes.
- Cuadro 6.- Distribución del número de especies por grupo.
- Cuadro 7.- Frecuencia absoluta de presentación de estructuras de reproducción sexual, y su proporción respecto al muestreo total.

Cuadro 8.- Asociaciones algales en el perfil vertical considerando so
lamente a las especies más frecuentes.

Cuadro 9; 1 à 3.- Agrupamiento de las estaciones considerando a las
especies más frecuentes. A: Índice de Gower y frecuen-
cias escalonadas; B: Índice de Jaccard y presencia-ausen
cia.

CAPITULO I

INTRODUCCION

Desde hace relativamente mucho tiempo, en los estudios ecológicos se maneja el término comunidad para referirse al conjunto de organismos que habitan un ecosistema dado. El término fue introducido por Woltereck en 1928 (Tansley, 1935), quien originalmente lo aplicó a los ecosistemas acuáticos.

En el presente estudio, se entiende al ecosistema como el conjunto de organismos de una comunidad que interaccionan entre sí y con las variables físicas y químicas del ambiente (Reid y Wood, 1976). Dentro de este contexto, la vegetación bentónica a la que se aboca este estudio constituye solamente una parte de la comunidad acuática total con la que está interactuando. Sin embargo, dicha vegetación será denominada en lo sucesivo comunidad fitobentónica para favorecer la sencillez de la exposición. La comunidad fitobentónica son todos los organismos vegetales que se encuentran directa o indirectamente anclados al piso de un cuerpo de agua (Round, 1981). El tipo y grado de fijación posteriormente conducirá a una clasificación por subcomunidades de la vegetación bentónica. En el presente estudio se adoptó el criterio de Round (op. cit.), con el cual se distinguen a las siguientes subcomunidades:

1) Rizobentónica.- Constituida por organismos que desarrollan un verdadero sistema radicular a través del cual se encuentran enraizadas al sustrato. En esta subcomunidad se incluyen a las fanerógamas acuáticas y a las algas verdes de la familia Characeae, únicamente.

2) Epilítica.- Constituida por algas filamentosas que se encuentran fijas mediante estructuras especializadas a las rocas y guijarros que no son fácilmente removibles por las corrientes.

3) Epifítica.- A esta subcomunidad pertenecen las algas que se encuentran fijadas a otras especies vegetales por lo regular rizobentónicas. En este grupo se incluyen a las especies que viven como epífitas de otras epífitas, a las que se denominan epífitas de segundo grado.

4) Epipélica.- Constituida por especies que se localizan sobre sustrato inerte como la arena, parcialmente adheridas o hundidas en él, lo que les permite estar más o menos ancladas y permanecer un tiempo relativamente largo en el mismo lugar.

5) Metafítica.- A esta subcomunidad pertenecen aquellos organismos que permanecen parcialmente fijos a otras algas o fanerógamas a través de las secreciones mucilaginosas de ellos mismos o de sus vecinas. No obstante que viven sobre otras especies vegetales, no se consideran epífitas estrictas.

Además, en este estudio se incluyeron a algunas especies consideradas planctónicas debido a su recurrencia en las muestras. Estas son algas que flotan en el cuerpo de agua y se desplazan con las corrientes.

De la misma manera que en las comunidades terrestres, en el estudio de las comunidades acuáticas se ha observado que existe una estrecha relación entre las características físicas y químicas del ambiente con el tipo y abundancia de los organismos presentes. Es tan estrecha la relación, que se han podido desarrollar modelos para evaluar las características de uno a partir del otro (Williams, 1964). Como ejemplo de estos modelos se tiene el llamado Sistema Saprobio (Fjerdingstad, 1971) y el Grado Trófico (Carlson, 1977), en los cuales el flujo de información es como sigue:

En el Sistema Saprobio, el análisis de la composición de la comunidad, con datos esencialmente cualitativos de los organismos, permite evaluar la calidad del agua basándose en los límites de tolerancia de las especies a las fluctuaciones o gradientes de las variables ambientales. Por lo tanto, el modelo hace uso de las llamadas especies indicadoras, que en este caso señalan los niveles relativos de materia or-

gánica en descomposición que se encuentra en el cuerpo de agua.

Un aspecto importante en torno a la validez de modelos basados en especies indicadoras, es que la presencia de éstas y su proporción respecto a las otras especies con las que comparte un mismo nivel trófico, depende marcadamente de la presencia en la comunidad de organismos predadores o competidores, como puede inferirse a partir de los trabajos de Anderson et al. (en Bernardi, 1981).

En el Grado Trófico, evaluando la concentración de los principales nutrimentos disueltos de origen orgánico, la transparencia y la concentración de clorofila, se ubica al cuerpo de agua en un determinado nivel trófico, que a su vez permite evaluar algunas características de la comunidad que lo habita, como son la diversidad relativa a otros niveles tróficos, así como el tipo de organismos y la abundancia relativa de las especies.

Nótese cómo en los dos modelos descritos la información manejada es esencialmente la misma, pero fluye en sentidos opuestos.

Existen varios estudios que muestran la factibilidad de desarrollar otros modelos, manejando grupos de especies que en conjunto señalan hacia varias características fisicoquímicas del ambiente y no nada más a su contenido de material orgánico. Todos estos modelos permiten encausar el uso que se da al cuerpo de agua, aunque también es posible delinear estrategias para su conservación o mejoramiento (Beeton y Edmondson, 1972).

Es poco lo que se ha estudiado acerca del valor de las comunidades algales bentónicas en relación a los ejemplos mencionados, a pesar de que por encontrarse adheridas al sustrato resultan ser indicadores más eficientes de la calidad del ambiente (Round, 1964 y 1981). Esto obedece principalmente a razones históricas y metodológicas, dado que la mayoría de las investigaciones de naturaleza ecológica, en general, y ficosociológica, en particular, se han enfocado al estudio del fitoplancton y, más recientemente, de las diatomeas bentónicas, como puede apreciarse en las revisiones sobre dichos estudios llevadas a cabo por

Reynolds (1984) y Round (1981). El primero trabajó exclusivamente sobre la ecología de las algas planctónicas, mientras que el segundo abordó todos los habitats en los que se encuentran las algas. En ambas revisiones se hace patente el marginamiento en el que han estado las algas filamentosas, lo cual indudablemente se ha debido a las dificultades para evaluar sus parámetros poblacionales, como el número de individuos, densidad, cobertura, productividad, etc. (Marshall-Darley, 1987). Consecuentemente, resulta el poco conocimiento acerca del papel que desempeñan sus poblaciones en los procesos de productividad acuática, a pesar de que sirven como fuente primaria de alimento para los organismos heterótrofos de la comunidad.

En torno a la producción de las algas bentónicas, Wetzel (1975) - tan sólo menciona que en los lagos oligotróficos la producción del bentos comprende el 80% o más de la producción total; en los lagos mesotróficos la producción se distribuye en partes iguales entre el bentos y el placton; mientras que en los lagos eutróficos la producción del plancton es preponderante, con un 80% o más del total. Además, Bohr et al. (1983), determinaron la producción de las asociaciones algales perifíticas de dos tipos de lagos: en los lagos eutróficos (alto contenido de Ca^{++}), el perifiton contribuyó con el 5% de la producción total; mientras que en los lagos distróficos (bajo contenido de Ca^{++}), el perifiton aportó el 40% de la producción total. En el otro extremo, en un lago oligotrófico, Nygaard y Sand-Jensen (1981) evaluaron la producción de una población de Nitella bajo condiciones similares a la del Lago El Sol, encontrando que dicha producción es fuertemente dependiente de la temperatura y de la capacidad fotosintética estacional de Nitella, pero con un recambio anual de biomasa potencialmente alto determinado por una importante respiración en condiciones de oscuridad.

El desarrollo y aplicación de modelos como los descritos y de los estudios ecológicos en general sobre las algas, han tenido poco impulso en México no obstante la expansión que ha experimentado la demanda de agua para uso urbano, agrícola e industrial, así como por la introduc-

ción y desarrollo de técnicas de acuicultura, considerando el hecho de que el agua no es un recurso ilimitado y por lo tanto se requiere del uso racional de ella y de los subrecursos asociados.

Además, los modelos existentes se han elaborado con base en datos obtenidos en otros países, localizados en las regiones templadas del planeta. Esto hace que dichos modelos deban ser sometidos a una revisión y adecuación antes de aplicarlos en regiones tropicales, puesto que existen diferencias notables en cuanto al comportamiento térmico y biogeoquímico entre los cuerpos de agua de ambas regiones y, por lo tanto, en cuanto a los límites de tolerancia de las especies y los factores limitantes de la producción. Esto lo demuestran varios trabajos realizados en lagos de la región neotropical (Banderas, 1984; González-Villela, 1984 y 1988; Richerson et al., 1984; Vincent et al., 1985; E. Novelo, com. pers.).

A juicio del autor, las diferencias entre los cuerpos de agua de ambas regiones radican en el nivel trófico y en el carácter alogénico de los procesos sucesionales de las comunidades acuáticas relacionados con la evolución trófica de los cuerpos de agua (Goulden, 1969). Acorde con Hutchinson (1975), en general los sistemas tropicales tienden a presentar un nivel mesocutrófico, mientras que los templados tienden a conservar un nivel oligomesotrófico, hecho que se encuentra estrechamente relacionado con la temperatura del agua, que a su vez está relacionada con el grado de insolación latitudinal o fotoperíodo.

La sucesión incluye la permanencia de organismos que son tolerantes a los cambios ambientales, así como el reemplazo de una asociación de especies por otra (Reid y Wood, 1976). Estos son procesos importantes en el estudio de las asociaciones vegetales (fitosociología) y subyacentes en los modelos en cuestión. De qué que los cambios temporales y espaciales en la composición de especies, son excelentes indicadores de las variaciones espacio-temporales que presentan los diferentes factores que constituyen y determinan la calidad del ambiente acuático.

En el presente estudio, se entiende como asociación a una combina-

ción de especies que se hace recurrente bajo condiciones similares del habitat, aún en localidades geográficamente muy separadas (Mueller-Dombois, 1974). En este contexto, un hecho que se deduce fácilmente al revisar el trabajo recopilatorio de la Ficología de México, realizado por Ortega (1985), es el escaso conocimiento de la flora algal continental del país. Este autor en su obra cita alrededor de 800 especies, muchas de ellas provenientes de excursiones llevadas a cabo en los siglos pasado y antepasado, en su mayor parte en las regiones central y sureste de la República. Si bien este trabajo representa un marco de referencia histórico, claramente ésta diversidad sólo refleja una fracción de la flora ficológica del territorio nacional que, debido a su variabilidad topográfica, presenta una gran riqueza ambiental y florística (Rzedowski, 1978). Un incremento en los estudios ficoflorísticos, por una parte, incrementaría rápidamente el número de especies, como parece demostrarlo la aparición de trescientas especies que representan nuevos registros para México, en tan sólo once estudios (cuatro extranjeros y siete nacionales) realizados en los últimos doce años (Banderas, 1984; R. Margáin, *com. pers.*); por otro lado, empesaría a conocerse la ficogeografía nacional lo que, a su vez, produciría información sobre las afinidades, diferencias, orígenes y dinámica en general de los sistemas hidrológicos nacionales.

Hasta aquí el panorama que se presenta sólo a nivel sistemático, puesto que en lo referente a los aspectos ficosociológicos, biogeográficos, autoecológicos, etc., los trabajos son prácticamente inexistentes.

La presente contribución se realizó en atención a las deficiencias arriba descritas. Se intentó generar información respecto a la ecología de las comunidades algales bentónicas epicontinentales con base en la comparación, en algunos casos, y la descripción y análisis de datos particulares en otros, tratando específicamente de:

- 1) Aplicar varias técnicas descriptivas novedosas para el análisis estadístico de los datos biológicos. Dichas técnicas ofrecen mejores imágenes de la distribución de los valores que las técnicas de la esta-

dística descriptiva clásica, aunque no se menosprecia a esta última y de hecho se le aplica a cierto tipo de datos.

2) Definir unidades de carácter morfométrico en aquellas poblaciones cuyos miembros no presentaron estructuras de valor taxonómico específico de acuerdo a las claves consultadas. Estas unidades pretenden diferenciar morfoespecies con requerimientos ambientales específicos que indiquen hacia la diversidad ecológica del sistema, misma que se ve oscurecida cuando se agrupan organismos diferentes bajo el término spp.

3) Evaluar la importancia de cada población, con el fin de caracterizar en este sistema particular el papel ecológico que juega cada especie determinando la estructura de la comunidad.

4) Definir con base en las unidades morfométricas y con las especies claramente identificadas, un cuadro general e introductorio de la estructura de una comunidad fitobentónica.

5) Esclarecer la existencia de unidades vegetacionales (asociaciones) que permitan delimitar los diferentes habitats bentónicos.

6) Caracterizar ficosociológicamente al lago, para que en conjunto con las características climáticas, hidrológicas y tróficas constituya un marco de referencia para el estudio, caracterización y comparación de otros cuerpos de agua de menores altitudes del país.

7) Cotejar a la comunidad algal analizada contra los modelos que predicen la calidad del agua, basados tanto en variables biológicas como fisicoquímicas.

La metodología aplicada y los resultados obtenidos en el presente estudio, se espera que puedan ser extrapolados a otros cuerpos de agua mediante su crítica, modificación y mejoramiento. Todo esto con el fin de generar información particular para evaluar y clasificar nuestros propios recursos acuáticos en función de sus comunidades algales.

ANTECEDENTES

Este trabajo representa la continuación de una investigación iniciada en el año de 1982, en coordinación con los laboratorios de Ficología y de Química y Productividad Acuáticas del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, a cargo de las Dras. Martha M. Ortega y Guadalupe de la Lanza, respectivamente. En dicha investigación se analizaron y describieron varios aspectos limnológicos del lago El Sol (Banderas, 1984).

En la primera etapa de la investigación, se estudiaron aspectos importantes de la meteorología, hidrología y las relaciones entre ambas; así como la composición de la comunidad de algas filamentosas bentónicas. Por tratarse de la continuación de la línea de investigación "Algas Continentales Recientes de México" (no incluye fósiles) que se trabajó en el Laboratorio de Ficología mencionado, la composición de especies constituyó uno de los principales objetivos del estudio.

Consecuentemente, se analizaron, además, los períodos de reproducción de las especies, su clasificación ficosociológica acorde con la concepción clásica de Feldman (1937), así como sus posibles relaciones biogeográficas, las cuales no pudieron definirse claramente debido al poco conocimiento que se tiene de la flora algal continental de México. Otro aspecto analizado fue la distribución horizontal y vertical de las especies en el lago, mismas que no fueron concluidas y de las cuales este trabajo representa la continuación.

El presente estudio tiene como marco de referencia varios trabajos en los que se caracteriza a los cuerpos de agua en atención a la composición de la comunidad, y posteriormente se evalúa la calidad del agua en función de especies indicadoras (no estrictamente algales). Este tipo de trabajos originalmente se desarrollaron para identificar las diferencias ambientales entre diferentes partes de ríos y canales (sistemas lóticos) originadas por la descarga de aguas negras en ellas. Como

ejemplo están los trabajos de Williams (1964), Fjordingstad (1971), Clark et al. (1971), Archibald (1972), Mueller (1980).

Posteriormente estos procedimientos fueron trasladados a lagos y estanques (sistemas lénticos) y los resultados permitieron delimitar diversos ambientes dentro del sistema de acuerdo al contenido de materia orgánica en los sedimentos (Verneaux 1976), así como regionalizar los recursos hídricos no nada más en función de la tolerancia de los organismos al contenido de materia orgánica (saprobiidad), sino también en función de su tolerancia a otras variables ambientales entre cuerpos de agua con un mismo nivel trófico; por ejemplo, respecto al gradiente profundidad (Stevenson y Stoermer, 1981,); a la relación entre cationes mono y divalentes (Shoemith y Brook, 1983); y con respecto a la geología y climatología, que a su vez determinan a múltiples variables hidrológicas (Johansson, 1982).

Un aspecto interesante en torno a la dinámica de las comunidades acuáticas, es la determinante alogénica de la sucesión, esto es, controlada por los gradientes fisicoquímicos en mayor grado que las interacciones biológicas inter e intraespecíficas al interior de la comunidad (Goulden, 1969; Bernardi, 1981). Como ejemplo de estudios sucesionales están los trabajos de Cairns et al. (1972), quienes analizaron los cambios estructurales y funcionales relacionados con la contaminación de los sistemas acuáticos; Raven et al. (1979) estudiaron el efecto fisiológico del gradiente lumínico sobre las macroalgas; Henrikson et al. (1980) analizaron el efecto en el nivel trófico del cuerpo de agua de la extracción de la población de peces de un lago. Sand-Jensen y Sondergaard (1981) estudiaron el efecto de la sombra producida por epifitas sobre las macrofitas litorales; y Tilman (1977) discutió el efecto de la competencia interespecífica sobre la diversidad en el fitoplancton.

Los detalles pueden consultarse en cada trabajo, aquí solamente se desea mencionar la dificultad de evaluar la competencia en el campo, y sigue imponiéndose la idea del control alogénico a tal grado que las al

gas se consideran excelentes indicadores biológicos (Shubert, 1984), de manera que sus pigmentos forman parte de las variables determinadas para evaluar la calidad del agua (Dresscher y van der Mark, 1976; - - Carlson, 1977).

Esta situación conduce a la conclusión de que la sucesión en los lagos se apega al modelo hipotético de tolerancia propuesto por Connell y Slatyer (1977), en el cual los cambios en las variables ambientales hacen cambiar la composición de especies. Tratándose de lagos, el cambio naturalmente lo constituye el incremento de nutrimentos a partir de fuentes exógenas. Sin embargo, una vez producido el cambio, se alcanza un nuevo equilibrio en el cual la comunidad sucesional que se establece juega un papel preponderante en mantener el nivel trófico a través de interacciones bióticas, principalmente de los tipos predación, competencia y parasitismo (Bernardi, 1981).

Un trabajo relativamente reciente que, desde el punto de vista del autor, constituye una excelente aproximación a los estudios ficosociológicos, es el de Bohr et al. (1983), en el cual se confirma la posibilidad de definir y clasificar unidades dentro de los diferentes niveles de la biósfera, a pesar de la aceptación generalizada del concepto originalmente expresado por Ramensky en 1924, y posteriormente por - - Gleasson en 1926, acerca de la naturaleza continua de la biósfera.

En el trabajo mencionado, Bohr maneja exactamente las mismas subcomunidades definidas anteriormente para el bentos, sólo que con una nomenclatura diferente.

En lo concerniente a la metodología aplicada para la obtención y el análisis de datos en estudios ficosociológicos, cabe destacar el trabajo de Johansson (1982), quien comenzó su análisis definiendo poblaciones de organismos estériles en función de sus características morfométricas y llegó a la conclusión, entre otras cosas, de que es más válido trabajar con conjuntos de especies como indicadores que con especies aisladas. Obviamente, tal conclusión se desprende de la gran variabilidad en la localización de las especies (oportunistas). Dentro de este

contexto, dicho autor hace una breve apología del término "Cenobio".

La filosofía que sustenta la metodología aplicada por Johansson, - sigue los lineamientos generales de la escuela europea de Braun-Blanquet para la clasificación de las comunidades. Posteriormente aplica el análisis de ordenación de la escuela americana, considerando los gradientes de las variables ambientales determinadas. En la fase de clasificación, concuerda con lo propuesto por Round (1981) en torno a los estudios ficosociológicos.

En el presente estudio, se adoptó la misma filosofía y la metodología sigue muy de cerca la aplicada por Johansson (1982), pero con algunas variantes debido al tipo de muestreo, puesto que aquí se estudia a la comunidad en el transcurso de un año y no al conjunto de sistemas de una región en una época específica del año. Se puede decir que el muestreo en el presente trabajo es intensivo, mientras que en el de Johansson es extensivo. Por otro lado, aquí se enfatiza en la definición de las poblaciones en función de sus características morfométricas y en la evaluación de la importancia de cada especie dentro de la comunidad. Por este motivo, aquí se realizan los procesos florísticos, como la fenología, que no se pueden evaluar en muestras correspondientes a una época específica del año.

Si bien es posible hacer comparaciones entre floras algales, en este caso resultarían completamente relativas en virtud de las variantes metodológicas que se presentan en torno al muestreo, puesto que autores como Johansson (op cit.) y Bohr et al. (1983), incluyen en sus análisis hasta a las especies unicelulares como las diatomeas. Simultáneamente, se presentan otras diferencias en cuanto a la densidad y frecuencia del muestreo, su alcance (local y regional) y la geografía. En las zonas templadas este factor determina progresiones anuales en la comunidad mucho más marcada que en las zonas intertropicales, sobre todo en las especies anuales o en las que presentan varias generaciones al año, como es el caso de la mayoría de las algas dulceacuícolas. Por estos motivos, se puede coincidir con Bohr et al. (op cit.) en el sentido

de que, en términos generales la clasificación se hace posible sobre las bases de aspectos seleccionados por el investigador, lo que hace de la unidad de clasificación una noción abstracta.

Con referencia al lago El Sol, los trabajos que delinear algunas de sus características son los siguientes. Villalpando (1968), describió varios aspectos ecológicos del cráter; Kusel-Fetzmann (1973), analizó la composición fitoplanctónica del lago; Bloomfield y Valastro (1974), estudiaron la geología y el origen del volcán; Alcocer (1980), describió la batimetría, morfometría y sedimentología de cuenca; Banderas - - (1984), llevó a cabo la caracterización hidrológica y ficobentónica del lago; y González-Villela (1984), analizó los procesos de producción y productividad del fitoplancton.

Actualmente varios investigadores del Instituto de Biología de la Universidad Nacional (U.N.A.M.) se encuentran realizando estudios entomológicos y herpetológicos en la zona del cráter, y en el volcán en general.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El Lago El Sol es un pequeño lago cráter de origen volcánico-erosivo combinado cuya antigüedad se remonta hasta épocas algo posteriores a la última glaciación del Pleistoceno, cuando el Volcán Nevado de Toluca experimentó su postrera y más violenta erupción (Bloomfield y Valastro, 1974).

El volcán está emplazado en la Sierra Volcánica Transversal o Eje Neovolcánico, que atravieza de Este a Oeste a la República Mexicana en su porción central. Sus coordenadas geográficas son $19^{\circ} 08' N$ y $99^{\circ} 45' W$ (Fig. 1). Sus máximas elevaciones que llegan a alcanzar los 4,620 m. de altitud, se encuentran circundando al cráter, el cual presenta una altitud mínima de 4,150 m. y está dividido en dos partes por la presencia de un domo basáltico central que taponaa la chimenea del cráter.

El lago se encuentra junto al domo en su lado W-NW. Su superficie se encuentra a 4,170 m. de altitud y presentó una profundidad máxima de 15 m. al inicio del período de estudio (Abril 1982) y de 13 m. al final (Abril, 1983) (Banderas, 1984).

La zona del cráter se localiza por arriba del límite boscoso, en la zona claramente alpina o de páramo de altura. La vegetación alrededor del lago se encuentra dominada por líquenes, musgos, gramíneas y compuestas (Villalpando, 1968).

El clima en el cráter es del tipo E (T) Chwi; durante el período de estudio la temperatura media ambiental fue de $4^{\circ} C$, con cielo medio nublado, fuertes vientos e insolación alta en los días despejados debido al menor espesor de la atmósfera, lo que generó grandes diferencias de temperatura en el lapso de 24 horas (hasta $20^{\circ} C$ entre el día y la noche). La máxima y mínima temperatura ambiental se presenta durante los meses de mayo y enero, respectivamente. La precipitación media anual es de 1,100 mm, de la cual no más del 10% se presenta en invierno.

En la figura 1, se muestra el mapa batimétrico del lago así como sus principales parámetros morfométricos.

Si bien en términos absolutos el lago puede considerarse somero, - su profundidad relativa (2.73%) representa, según Alcocer (1980, basado en Wetzel, 1975), a un lago profundo. Esta conclusión fue apoyada por Banderas (1984), con base en la comparación del balance de calor anual del lago con otros similares de lagos ubicados en zonas templadas. Sin embargo, dicha comparación se ve invalidada por el hecho de que los lagos tropicales reciben mayor radiación solar que los templados, por lo que el aparentemente alto balance de calor anual de El Sol ($= 25 \text{ KJ. cm}^2$) en relación al de lagos templados, resulta pequeño cuando se compara al de lagos tropicales (Richerson, com. pers.), llevando a la conclusión de que El Sol es un lago somero o, dicho de otra forma, presenta una alta relación Área superficial/Volumen total que favorece la pérdida de calor al aire.

O en todo caso, para conciliar las conclusiones derivadas de la morfometría y el balance térmico, se puede adoptar una de tres premisas;

- 1) Que el lago presenta una profundidad relativa intermedia.
- 2) Que no es válida la comparación del balance térmico entre lagos templados y tropicales, lo que conduciría a desarrollar una clasificación propia para lagos tropicales.
- 3) Que El Sol es un lago tropical con características de lago templado, lo cual evidentemente se debería a su altitud y no al período de insolación.

Un aspecto termodinámico interesante del lago es que, debido al viento, la baja temperatura del aire y la alta insolación, presenta durante el día masas recurrentes de agua con mayor temperatura cerca del fondo, y no en la superficie como sería de esperarse. Obviamente, dichas masas se desplazarían hacia la superficie durante la noche, y junto con el viento mantuvieron un mezclado continuo del cuerpo de agua, por lo que térmicamente resultó ser un lago de circulación continua.

Los sedimentos presentan una sucesión de tamaños de grano más o -

menos definida, que fue de las gravas (guijarros de más de 30 cm. de diámetro promedio) y arenas en las playas, a arcilla y limo en proporción mayor al 50% mezclados con arena en la zona profunda. De acuerdo al análisis sedimentológico, Alcocer (1980) dividió al lago en tres regiones principales, caracterizadas por la proporción dominante de grava, arena o lodo, y una región secundaria limitada a un manchón en el extremo NE del lago, representada por una mezcla de los tres tipos de sedimentos mencionados.

El agua, en términos generales, se encuentra limpia, regularmente de color azul marino que en ocasiones tiende al indigo, transparente (visibilidad del disco de Secchi 9 m); blanda ($4.3 \text{ mg. l}^{-1} \text{ m equiv. CaCO}_3$); neutra (pH promedio 6.96); con pocas sales disueltas (conductividad promedio $19.6 \mu\text{S}$); y de acuerdo con la cantidad de nutrimentos de origen orgánico disueltos, puede considerarse oligotrófica. La relación N:P menor que 10, sugiere al nitrógeno como factor limitante de la productividad, lo que parece ser el caso generalizado en los lagos de la región neotropical (Richerson et al., 1984).

CAPITULO II

MATERIAL Y METODO

1) Obtención De Las Muestras

Obedeciendo a marcadas diferencias en algunas características ambientales, como tipo de sustrato, profundidad, pendiente en el fondo, orientación y forma del perímetro lacustre, se localizaron seis transectos en el lago esquematizados por las líneas rectas de la figura 1. En cada transecto, sobre el lecho del lago, se asentaron un número de estaciones (que en total suman veintitres) a diferentes profundidades. La primera estación de cada transecto se ubicó en la orilla del lago y las siguientes a cada metro de incremento en la profundidad, con excepción del transecto localizado centralmente en el que las estaciones corresponden con las isobatas de 10 m y máxima profundidad. (\approx 15m).

La localización estratificada y parcialmente aleatorizada de las estaciones, obedece a la intención de obtener muestras de una misma profundidad pero diferentes características del sustrato, como pendiente, tipo de sedimento y orientación, con fines comparativos tanto en el perfil vertical como en el horizontal en lo referente a subcomunidades y asociaciones. De esta manera, en cada nivel de profundidad (o estrato) del lago, se tuvieron una cantidad diferente de estaciones (o reléves), siendo mayor su número en la superficie (cero metros) y menor conforme aumenta la profundidad.

Esta distribución se estableció además, considerando que el área en el lecho del lago susceptible de ser muestreada va disminuyendo con la profundidad como función de la forma de la cuenca. En la figura 2, se muestra el comportamiento del área en relación a la profundidad (según Alcocer, 1980). El eje horizontal superior representa al área co-

respondiente a los diferentes niveles (m^2), delimitada por la isobata respectiva. A los cero metros corresponde el área superficial del lago ($23.38 \times 10^4 m^2$), etc. De esta manera, la curva representa el perfil promedio del lago, que tiene la forma aproximada de un cono truncado invertido. El área superficial lateral del cono disminuye conforme se aproxima a su base menor. De igual manera la cantidad decreciente de estaciones en el mismo sentido se justifica. La cantidad de estaciones por nivel de profundidad se representa con las barras horizontales y en el eje inferior de la figura 2.

Las zonas localizadas a profundidades de 10 m o más, están cubiertas de sedimentos lodosos y forman aparentemente un sólo habitat homogéneo que abarca una buena parte del lago (o sea, toda la base menor del cono truncado y algo más arriba), por lo que las estaciones del transecto central se ubicaron a los 10 m y máxima profundidad. Pero las zonas ubicadas por arriba de los 10 m presentan mayor diversidad en la composición de los sedimentos y en la pendiente, y en consecuencia son más heterogéneas entre sí, por lo que cabe esperar que demuestren mayores variaciones espaciales en la constitución de la comunidad algal bentónica, justificándose nuevamente en esta zona la mayor cantidad de muestras para detectar dichas variaciones.

El diseño del muestreo antes descrito, pretende reducir el trabajo al mínimo indispensable para obtener la máxima representatividad y evitar imágenes sesgadas de la comunidad por la falta de balanceo. Pero, desde luego, está sujeto a posteriores comprobaciones en las que fundamentalmente debe buscarse un valor óptimo de la relación entre la cantidad de puntos muestrales en cada nivel de profundidad y el área susceptible de ser muestreada, la cual va a depender de las características tróficas del lago puesto que, por ejemplo, los lagos eutróficos o con agua turbia o muy profundos presentan una comunidad bentónica pobre con excepción de la orilla del agua.

En lo referente al período de estudio, se visitó al lago mensualmente durante un año (abril 1982 - abril 1983) exceptuando los meses de

invierno (enero y febrero), debido a condiciones meteorológicas desfavorables. En el cuadro 1 se resume todo el muestreo por estación (columnas), mes (renglones) y profundidad (cuadros), con los subtotales en la última columna de la derecha y en el renglón inferior. El total se encuentra en la intersección de ambos. Las 112 muestras anuales produjeron un promedio de densidad de $4.86 \text{ muestras.estación}^{-1}$ y $11.2 \text{ muestras.mes}^{-1}$. Cada muestra se obtuvo de la siguiente manera:

Se procedió a localizar el punto de muestreo (isobata-región) ape-
gándose a los transectos antes descritos. Se arrastró un anclote multi
uñas lastrado durante una breve distancia, extrayéndolo posteriormente
con la vegetación enredada en él. Esta muestra de la vegetación fue
depositada en frascos a los que posteriormente se les agregó agua y 4%
de formol como preservador. En estas condiciones se trasladaron al la
boratorio para examinarlas.

2) Evaluación De Las Muestras.

Si bien las muestras fueron obtenidas sistemáticamente a partir de una isobata (detectada mediante una sonda) y en una región dada del lago, existe la seguridad de que el muestreador nunca tocó el mismo punto en meses sucesivos. Este hecho garantiza dos características de la muestra: primero, que no se muestreó ~~vegetación~~ perturbada por muestreos anteriores y, segundo, que todas las muestras son independientes entre sí.

Respecto al dispositivo muestreador, se puede afirmar que el uso del anclote es válido y ampliamente manejado en estudios ficológicos (Round, 1981). Sin embargo, los individuos pequeños y más dispersos que la amplitud de las uñas estarán pobremente representados, lo mismo aquellas partes muy rígidas y firmemente fijadas al sustrato. Por estos motivos, el presente estudio se enfocó principalmente sobre las especies filamentosas (con forma de tricoma o cladonio), y las corres-

pondientes epífitas independientemente de su morfología.

El análisis de la vegetación se realizó con un microscopio equipado con cámara clara, elaborando los dibujos correspondientes a las diferentes especies encontradas. Posteriormente, se observaron dos o más submuestras extraídas de cada frasco analizándolas en forma detallada, ordenando a las especies de acuerdo a la abundancia de individuos, y repitiendo este procedimiento hasta que el parecido entre las tablas elaboradas a partir de cada submuestra del mismo frasco se homogeneizaba. Además, se tomó nota de las medidas morfométricas de los individuos que no presentaron estructuras de carácter taxonómico, con el objeto de diferenciar a las poblaciones de un mismo taxón con características morfométricas similares.

Incluyendo a otros datos además de los mencionados, las tablas se integraron al material algal colectado, y ambos se depositaron en el Herbario MEXU del Instituto de Biología de la UNAM (Banderas, 1986).

3) Separación Morfológica de las Poblaciones.

La evaluación de las medidas morfométricas de los individuos observados se realizó con una reglilla en la cámara clara del microscopio redondeando las distancias observadas. Las medidas que se tomaron fueron el diámetro de la célula en las especies filamentosas, y la longitud y el diámetro máximos en las especies unicelulares.

En virtud del carácter aproximativo de las mediciones y a lo arbitrario que resulta determinar los límites de las clases en un histograma, se decidió por representar los diámetros de los filamentos mediante diagramas de Tallo-y-hoja (Tukey, 1977).

Este tipo de diagrama consiste en seccionar los datos morfométricos en dos partes. La primera parte constituye el tallo del diagrama (columna central de las figuras 3, 4 y 6), son los números ubicados a la izquierda de cada dato y por lo tanto representa las unidades mayo-

(miles, cientos, decenas, etc., dependiendo de la escala), y es Factor común para varios datos (como el 1 lo es para los números de la serie 10 - 19). La segunda parte constituye las hojas, que tienen (varias de ellas) una porción del tallo en común (como los números 0 a 9 de la serie 10 - 19), y se acomodan frente a él a la derecha; o a la derecha y a la izquierda en la modificación en espejo del diagrama que tiene por objeto comparar poblaciones de datos diferenciadas por alguna otra característica, como la forma del septo en las especies de Spirogyra (Fig. 4). De hecho, los datos que tienen en común la primera parte del número constituyen el análogo intervalo de clase del histograma. El paréntesis indica la posición de la mediana y las columnas laterales al tallo representan la frecuencia acumulada a partir de los extremos hasta la mediana. Esta última es importante, pues constituye el valor central en el Análisis Exploratorio de Datos, de la misma manera que la media constituye el valor central de los datos en la estadística clásica.

Además de fácil y rápido de construir, la distribución de los valores se manifiesta en forma más natural, por lo que constituye la herramienta básica en el Análisis Exploratorio de Datos que, como su nombre lo indica, procede analizando las diferentes facetas que pueden presentar los datos antes de hacer afirmaciones basadas en estadísticos aplicados al conjunto de valores.

En el caso de especies unicelulares (género Closterium), se analizaron los datos de diámetro y longitud mediante su relación alométrica (Fig. 5). Las implicaciones de esta relación se encuentra en la discusión.

4) Clasificación De Los Grupos.

La ordenación sistemática de los organismos, se llevó a cabo únicamente hasta el nivel taxonómico de Orden y siguiendo la clasificación de Bourrelli (1972), en lo referente a las Chlorophyta, y a Desikachary

(1959), en lo referente a las Cyanophyta. La clasificación de las fanerógamas se realizó acorde a Cronquist (1968).

A cada especie se le asignó un número y los géneros se agruparon - mediante el primer carácter del número. Por ejemplo, el género Bulbochaete tiene todos los números 20's, Oedogonium los 30's, etc. con el fin de facilitar su interpretación cuando se hagan comparaciones y en la elaboración de las tablas posteriores (Cuadro 2).

5) Importancia De Las Poblaciones al Interior De La Comunidad.

En este punto se definió con base en los datos disponibles, qué tan importante fue cada especie dentro de la comunidad estudiada y representada por la técnica de muestreo.

A partir del análisis de las muestras, se obtuvieron datos cuantitativos y semicuantitativos referentes a la frecuencia y abundancia de las especies, respectivamente. Los datos muestrales por estación se agruparon mensualmente y posteriormente fueron reagrupados para formar una gran tabla general (Cuadro 3), con las especies agrupadas por subcomunidades.

La frecuencia relativa (Fr) de una especie particular (i), se calculó de la siguiente manera:

$$Fr_i = \frac{R_i}{R_t} \dots\dots\dots (1).$$

Donde R_t es la cantidad total anual de registros de todas las especies en todas las estaciones, y R_i es la cantidad total anual de registros de la especie i en todas las estaciones. Para ilustrar el valor de Fr_i considérese el siguiente ejemplo:

Supóngase que existen tres especies en el lago del cual se obtienen cuatro muestras (m_i) sucesivas. Los registros (x) de las especies

por muestra se incluyen en el siguiente cuadro:

	1	2	3	4	Fr
A	x	x		x	0.33
B	x			x	0.22
C	x	x	x	x	0.44
\sum	0.33	0.22	0.11	0.33	1.00

El total de registros (R_t) son $R_i = 3 + 2 + 4 = 9$. De esta manera, la frecuencia para cada especie es:

$$Fr_A = 3/9 = 0.33$$

$$Fr_B = 2/9 = 0.22$$

$$Fr_C = 4/9 = 0.44$$

tal que $\sum Fr_i = 1$ ó el 100% de registros. Cada Fr_i puede calcularse - anualmente, mensualmente, por estación de muestreo y por profundidad, - de manera que j puede representar un tiempo, una estación o una profundidad particular. Si j es el tiempo, se obtiene la frecuencia de la especie en el período de estudio.

A la frecuencia anual de una especie se le denominó FRA_i (Cuadro 4). En cierta forma, la FRA_i da una idea de la importancia anual de la especie respecto al conjunto de la comunidad. En el ejemplo descrito, la importancia de cada especie en orden jerárquico es C,A,B, y representa la probabilidad que tiene cada especie de aparecer en una muestra. Esta probabilidad aumentará a mayor distribución de la especie sobre el lecho del lago. El comportamiento de dicha probabilidad anual en relación a la profundidad, para las especies incluidas en este estudio, puede encontrarse en Banderas (1984).

Los datos semicuantitativos, están representados por las abundancias ordinales (A), con una escala de 12 valores. Estos valores fueron

analizados mediante histogramas (Figs. 7) que muestran su distribución de frecuencias sobre el perfil batimétrico, para cotejarlas contra el comportamiento de la probabilidad de aparición anual por profundidad.

Al igual que la FRAI, el valor promedio anual de la abundancia ordinal de cada especie (\bar{A}_i) también puede dar una idea de su importancia, con los inconvenientes de que varias especies pueden presentar el mismo valor de \bar{A}_i y de que cada valor de \bar{A}_i es característico de cada muestra y por lo tanto no son equivalentes entre muestras, ésto es, no son comparables.

Sin embargo, para calcular un valor de importancia (VI) para cada especie, por definición tendría que ser la suma de todos los valores relativos (Wittaker, 1975), que en este caso son la FRAI y el promedio de la abundancia ordinal \bar{A}_i . Esta última es por sí misma un valor relativo, pues se determinó para cada especie en relación a las otras presentes en la muestra, por lo que no requiere modificación posterior. De manera que $VI_i = FRAI + \bar{A}_i$; éste podría ser el valor que reflejara la importancia anual de cada especie, pero recuérdese que las \bar{A}_i no son comparables entre muestras. Por otro lado, \bar{A}_i es un número entre 1 y 25, mientras que FRAI es un número fraccionario mucho más pequeño, cuya contribución al VI descrito es prácticamente despreciable a pesar de constituir una medida menos subjetiva de la abundancia de cada especie.

Tratando de sobrellevar esta incompatibilidad, para calcular un valor que refleja la importancia de cada especie combinando los dos tipos de datos disponibles, se puede considerar lo siguiente:

1) La FRAI es una medida de la abundancia (a mayor frecuencia mayor abundancia), lo cual se intuye cercano a la realidad siempre y cuando los individuos de cada población estén homogéneamente distribuidos dentro de su ámbito espacio-temporal (la comprobación de las desviaciones a este comportamiento constituye la base de las pruebas estadísticas clásicas, tanto paramétricas como no paramétricas), y

2) Se debe incluir al total de muestras, pero cada una por separa-

do, en las que aparece una especie dada con una abundancia particular. De esta manera, la FRAi se puede fraccionar en las porciones correspondientes a cada valor de \bar{A}_i que, como se dijo, puede adoptar uno entre 12 valores diferentes (j) dentro de cada muestra.

De estas consideraciones, se desprende entonces que $FRAi \sim \bar{A}_i$, y - el promedio entre las dos es la medida de la abundancia real. Como ambos valores están en escalas geoméricamente diferentes, dicho promedio debe ser geométrico, y se calcula de la siguiente manera: $(FRAi \cdot \bar{A}_i)^{1/2}$, que es la raíz cuadrada del producto de ambos valores.

Cada frasco en el que aparece la especie i presenta un valor de - abundancia A_{ij} , y la FRAi se fracciona en FRA_{ij} , o sea, la frecuencia - anual con que la especie i se presentó con un valor j de abundancia A.

Combinando los dos resultados anteriores, y considerando que la - misma especie presentó varios valores de A_j , se llega a:

$$VI_i = 2 \sum_{j=1}^{12} (FRA_{ij} \cdot A_{ij})^{1/2} \dots\dots\dots (2),$$

en la cual la constante 2 surge de considerar que $FRAi \sim \bar{A}_i$.

Es de notarse que el producto encerrado en el paréntesis de la ec. (2), no es otra cosa que la esperanza matemática de la abundancia ordinal de cada especie (\bar{A}_i), de manera que si la distribución de frecuencias de las abundancias de una especie se encuentra sesgada hacia valores pequeños, su esperanza matemática será menor que aquella especie en la que el sesgo esté hacia valores mayores. Estos sesgos pueden presentarse para el mismo taxón dependiendo de la profundidad, como puede inferirse de la figura 7, por lo que el VI puede estudiarse ya sea por nivel de profundidad, por mes, por estación, o por combinaciones de éstos.

El efecto del sesgo se agudiza si la FRA_{ij} es pequeña o grande, - respectivamente, puesto que la esperanza matemática es el promedio ponderado de las abundancias, donde la frecuencia es precisamente la ponderación del valor de abundancia (Hoel et al., 1971).

Aunque el VI descrito hasta aquí no es el valor de importancia es-

trictamente definido en ecología, se adapta al objetivo de obviar las variaciones espacio-temporales de la distribución de las poblaciones en cuestión para ofrecer la imagen anual de la importancia (sensu lato) de cada especie para el lago en su totalidad.

Procediendo en la forma descrita, se obtuvieron los VI para las especies algales más frecuentes así como para las macrofitas del lago (Cuadro 5).

6) Evaluacion De La Diversidad.

Para hacer comparativa la medida de la diversidad entre estaciones, se consideraron únicamente a las especies que presentaron la mayor incidencia espacio-temporal, dejando de lado a aquellas especies que se encontraron raramente ($FRA > 0.025$).

Como medida de la diversidad se adoptó a la relación existente entre la frecuencia explicada-vs-número de especies, considerando que entre menor sea el número de especies que explican una dada proporción de registros en una estación, menor es la diversidad en esa estación. Por el contrario, si la misma proporción de registros la explica un número mayor de especies, la diversidad será mayor.

El cuadro de la pág. 31 puede servir para ejemplificar la estimación de la diversidad observando los valores ϕ del renglón inferior. En este caso, las estaciones 1 y 4 son las más diversas, y la 3 es la de menor diversidad. Si el muestreo se repite periódicamente, el cuadro se transforma en cubo, estando el eje del tiempo perpendicular al lector. La frecuencia obtenida mediante el cociente del número de registros es una estación entre el total de registros de todas las estaciones, ofrece la medida de la diversidad en esa estación.

Para ponderar la diversidad entre las especies, se divide la frecuencia entre el número de especies observadas. A mayor número de especies menor el resultado de la división y mayor la diversi

dad, ésto es, a mayor número de especies menor la porción de la frecuencia total explicada por cada una de ellas.

En la evaluación de la diversidad ponderada, existe un gradiente entre las situaciones extremas en las que se puede encontrar cualquier punto de muestreo. En un extremo se encuentran aquellas estaciones que representaron menor número de especies pero cuya presencia fue perseverante. En el otro extremo encontramos a las localidades con un alto número de especies pero cuya presencia fue incierta.

En términos generales, la medida de la diversidad usada en este estudio es de carácter netamente probabilístico, y por lo tanto similar al índice de diversidad de Shanon y Weaver (Pielou, 1975).

7) Aspectos Florísticos y Vegetacionales.

En la descripción de los aspectos florísticos, se usaron los datos que ofrecieran los lineamientos generales de la comunidad. Mientras que en el estudio de la vegetación se procedió a clasificarla mediante el análisis relevé de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois, 1974), adaptándolo al tipo de datos obtenidos. Dicho análisis hace evidentes agrupamientos similares recurrentes de plantas y puede considerarse como aporador de información de primer orden, equivalente a delinear las diferencias cualitativas principales de las clases, o agrupamientos recurrentes, abstraídos de los datos. Estas clases también pueden interpretarse como estaciones características a lo largo de un continuo florístico o gradiente ambiental.

Considerando una progresión anual menos marcada y con base en los datos de la frecuencia anual de aparición de las especies y de su abundancia ordinal, se realizó una clasificación de las estaciones de muestreo en el lago con el fin de regionalizarlo florísticamente y, por consecuencia, ambientalmente.

En la consecución de la clasificación, se aplicó la técnica de Análisis de Cúmulos (Cluster Analysis) utilizando varias combinaciones de índices de similaridad y técnicas jerárquicas, tanto para los datos de presencia-ausencia como para los datos de abundancia ordinal. Para ello, se utilizó el programa de Clasificación Jerárquica implementado en la máquina Burroughs 7800 de la Dirección General de Computo Académico, UNAM.

Para simplificar la imagen que ofrecen las 112 muestras anuales, se procedió a agrupar a las estaciones en función de la presencia-ausencia y frecuencia anual dividiendo el rango de frecuencia en 5 intervalos iguales, seleccionándose aquellos dendrogramas cuyas matrices de similitud mostraron la mejor disposición diagonal de los valores de los índices (Reyes et al., 1980).

8) Identificación de las Asociaciones.

En el análisis fitosociológico se consideraron dos niveles:

- 1) Las asociaciones formadas por las tres especies de macrofitas como elementos característicos.
- 2) Las asociaciones algales.

En el primer caso, la nomenclatura se determinó siguiendo las reglas propuestas por Braun-Blanquet (en Mueller-Dombois, 1974), mientras que sus características se delinearon siguiendo a Rangel y Aguirre (1983), quienes realizaron un estudio fitosociológico en un lago andino. La clasificación de las macrofitas acuáticas del lago en función de las formas de vida se realizó acorde a Raunkiaer (en Mueller-Dombois, op. cit.).

En el segundo caso, las asociaciones algales se determinaron en consideración tanto el gradiente batimétrico, con el fin de caracterizar los estratos verticales, como en el perfil horizontal para caracterizar regiones. En la definición de una asociación se utilizaron a las

especies algales que presentaron la mayor frecuencia de presentación - por nivel o por región, según el caso. A estas asociaciones no se les asignó ningún nombre específico.

CAPITULO III

RESULTADOS

1) Separación Morfológica De Las Poblaciones.

El primer problema al que hubo que buscarle una solución práctica, fue el relacionado con la presencia en las muestras de colonias algales que no pudieron ser adjudicadas a alguna especie debido a que los individuos no presentaron estructuras de valor taxonómico específico (en la mayoría de los casos, estructuras de reproducción), esto es, no pudieron ser identificadas mediante las claves consultadas.

A continuación se presentan los diferentes casos por separado, con su respectiva solución propuesta. En todos los géneros dicha solución se basó en las características morfométricas evaluadas.

a) Familia Zygnemaceae (Chlorophyta).

En este grupo se presentó la mayor diversidad de géneros dentro de la comunidad estudiada, los cuales de acuerdo con Round (1981), son representativos de las subcomunidades epipélica, metafítica y epifítica.

i) Zygnema.- Estos organismos se caracterizaron por su abundancia en la mayoría de las muestras, llegando a dominar en muchas de ellas sobre todo en aquellas tomadas sobre fondos arenosos, someros, o desprovistos de rizobentos. Los filamentos individuales presentaron un estrecho agrupamiento en torno a tres diámetros principales, que fueron los de 10, 20 y 30 μ , con la casi ausencia de diámetros intermedios o mayores o menores que los extremos. Este comportamiento se muestra en la figura 3. La cantidad de datos obtenidos es mayor que la que se incluyó en esta figura, pero por razones de espacio se consideró una modificación al diagrama de Tallo-y-hoja que apareció en el trabajo de -

Curts (1986).

ii) Spirogyra.- Este grupo de organismos presentó la peculiaridad de que, si bien no fue muy abundante en las muestras, sí se presentó con una alta frecuencia y en una amplia variedad de tamaños, que pudieran ser representativos de su diversidad dentro de la comunidad de algas filamentosas bentónicas del lago. En este caso, el ámbito de los diámetros fue mayor (5 - 130 μ) que en el grupo anterior.

Para revelar la existencia de subagrupamientos en los diámetros individuales, se utilizó la modificación en espejo del diagrama de T-y-H en función de la forma del septo o pared transversal del filamento, que en este caso sólo presentó dos variantes: Plegada y lisa (Figura 4).

Los datos tendieron a agruparse en conglomerados más o menos definidos, que aparentemente presentaron más de una moda sin manifestar claramente una distribución normal. El tipo de diagrama seleccionado pone fácilmente en evidencia esta distribución.

iii) Closterium.- Este grupo está constituido por organismos unicelulares fusiformes y es mayor o menor grado semilunados. Se les encontró constituyendo una parte muy importante de las subcomunidades epipélica y metafítica, en concordancia con lo reportado en la bibliografía (v.g. Round, 1981). No obstante que el dispositivo muestreador no fue el adecuado para este tipo de organismos, su alta recurrencia en las muestras y su gran abundancia en varias de ellas como representantes del metafiton, resaltaron la importancia de sus poblaciones y condujeron a incluirlos en este análisis.

En el diagrama de dispersión de la figura 5, se puede observar el comportamiento de la relación entre la longitud y el diámetro máximos de las células. Se pueden apreciar claramente dos nubes de puntos, la inferior más extensa que la superior. Esta última originada por individuos cuyas talla y forma permitieron identificarlos fácilmente como miembros de la especie Closterium lunula (West y West, 1904).

Los recuadros muestran los ámbitos del diámetro y la longitud de

las especies previamente encontradas en el lago (Closterium ulna y C. striolatum), así como de C. lunula. Al mismo tiempo, se delimitaron dos cúmulos de puntos localizados en los extremos de la nube inferior, y que aparentemente están revelando la existencia de otros dos morfotipos (cuanto menos) en el lago, cuyas medidas corresponden con las de varias especies conocidas (cf. West y West, 1904).

A estos dos cúmulos, simplemente se les denominó como sp. 4 y sp. 5, del género Closterium en el cuadro 2.

También se encontró una especie cuya forma la separaba evidentemente de las anteriores. Dicha especie se caracterizaba por presentar los extremos alargados y con la punta en forma de clava. A ésta, se le denominó sp. 6.

b) Familia Oedogoniaceae (Chlorophyta).

Esta familia se encontró representada por dos de los tres géneros que la constituyen, Bulbochaete y Oedogonium. Este último está constituido por algas filamentosas que formaron la parte más importante de la subcomunidad epifítica, tanto por número de especies como de individuos. A diferencia de los anteriores, en este grupo se presentaron frecuentemente individuos que portaban estructuras de reproducción que, por ser de valor taxonómico, permitieron identificar a varias especies.

El problema en este caso, como en los anteriores, fue que en numerosas ocasiones se colectaron colonias de filamentos estériles a las que únicamente se les midió el diámetro de los filamentos.

En el género Oedogonium, la separación de los organismos por el diámetro es muy difícil debido a que en muchas especies los diámetros se sobrelapan, como puede apreciarse en el margen izquierdo del diagrama de Tallo-y-Hoja en espejo de la figura 6, en el que se comparan los diámetros con y sin estructuras de reproducción (izquierda y derecha del diagrama, respectivamente).

De acuerdo al diagrama, las únicas especies discernibles con base en los diámetros fueron: Oedogonium rufescens (r), O. equinospermum (e), y O. grande v. majus (g). La zona intermedia, con mayor densidad de puntos, representa una mezcla de especies cuando no se observan estructuras de reproducción (derecha).

A partir de la experiencia en el campo, se puede establecer, en general, que las algas Oedogoniales se reproducen sexualmente bajo condiciones ambientales óptimas para su desarrollo, mientras que las Zygnematales presentan reproducción sexual bajo condiciones extremas (E. Novelo, com. pers.).

De esta manera, la mayor proporción de los puntos que se encuentran a la derecha en la figura 6, y que fueron agrupados en la unidad Oedogonium spp. del cuadro 2, correspondieron a individuos de las especies exitosas, que fueron Oedogonium acrosporum y O. sociale, con una mínima proporción de las demás según se infiere de la frecuencia de cada letra a la izquierda de la figura 6.

2) De la Clasificación De Los Organismos.

A partir de los análisis realizados como se explicó en la sección anterior, fue posible diferenciar dentro de cada género poblaciones de organismos que se agruparon en torno a determinadas tallas. Los diagramas utilizados ponen de manifiesto claramente a estas poblaciones. Aunque por razones que se discuten posteriormente, no se puede afirmar categóricamente que dichos agrupamientos representaron a especies diferentes; sin embargo, la evidente segregación de la talla entre ellos favorece la opinión de separarlos en unidades diferentes entre sí.

La separación más contundente se presentó en el género Zygnema, en el cual se manifestaron tres unidades: $\phi = 10, 20$ y 30μ (ϕ - diámetros; μ - micra o micrómetro = 10^{-6} m. ó 10^{-4} cm).

En el caso de Spirogyra, la separación de las poblaciones se mani-

festó debido a que se incluyó un carácter morfológico más que en el caso anterior: la forma del septo. Sin este dato se hubieran separado - tan sólo dos unidades, como puede apreciarse claramente en la figura 4_ trasladando los datos del lado izquierdo al derecho o viceversa.

A partir de la figura 4, se pudieron detectar 5 unidades. En la - unidad que presentó las mayores tallas (parte inferior de la figura), - se presentaron filamentos en conjugación que permitieron identificarlos como miembros de la especie Spirogyra jugalis, siguiendo a Randawa - - (1959), cuyo ámbito del diámetro se muestra a la izquierda del agrupa- - miento. Nótese que los datos muestran tallas mayores que abandonan el ámbito mencionado. Dichas tallas revelan la existencia de cuando menos otra morfoespecie, la cual no fue posible separar de la anterior con - los datos disponibles por lo que se les dejó juntas en una sola unidad_ a la que se le denominó Spirogyra jugalis + sp. V. Las otras cuatro - unidades se caracterizaron con los números romanos I a IV en la figura_ 4. En cada una de ellas, es posible apreciar más de una moda, lo que - podría explicarse por la presencia de más de una especie. (o formas o - variedades) al interior de cada agrupamiento, pero como en el caso ante_ rior, no fue posible separarlas.

En el caso de Closterium, representado en la figura 5, la delimita_ ción de los ámbitos de los diámetros y las longitudes permitieron adju_ dicarle tres especies y tres unidades. Dos de estas últimas con forma_ similar a las primeras, y una tercera (no incluida en la figura 5) con la forma descrita en la sección anterior, a la que se denominó Closte- - rium sp. 6.

En lo referente a Oedogonium, no hubo necesidad de describir unida_ des, sino simplemente adjudicarle a las especies identificadas las colo_ nias de filamentos estériles. Aunque existe cierto grado de seguridad_ en esta repartición, se presentaron dos especies prioritarias debido a su mayor frecuencia de reproducción (Fig. 6), que fueron Oedogonium - - acrosporum y O. sociale, por lo que resultó imposible asignarle a las - colonias de filamentos estériles uno de estos dos nombres, pues el - -

riesgo de no acertar es considerablemente grande, ya que el ámbito de diámetros observado en O. sociale se superpone completamente al ámbito de O. acrosporium.

En todo caso, las probabilidades (Pi) de que una colonia pertenezca a alguna de estas dos especies son:

$$P_s = \frac{N_s}{N_s + N_a} = \frac{29}{29 + 101} = 22.3\%$$

$$P_s + P_a = 100\%$$

$$P_a = \frac{N_a}{N_s + N_a} = \frac{101}{29 + 101} = 77.7\%$$

donde s y a representan O. sociale y O. acrosporium, N = número de observaciones de la especie en reproducción.

La unidad Oedogonium spp. incrementa artificialmente la diversidad algal del lago, por lo que debe tratarse con precaución.

Incluidas en las muestras, se encontraron con baja frecuencia y abundancia porciones de filamentos que pudieron identificarse solamente a niveles taxonómicos inferiores como clase u orden. Estos resultados demuestran que dichos grupos algales se presentaron con baja abundancia en el lago y que, además, estaban firmemente ancladas al sustrato, por lo que debieron ser miembros de la subcomunidad epilítica.

En esta situación se encontraron a las Cladophorales y a las Ulotrichales. En ambos casos, su escasez en las muestras no favoreció la observación de mayor detalle en los individuos de manera que posibilitará una mejor aproximación a las especies. Las porciones de los filamentos observados difirieron en tamaño, por lo que para agruparlos se consideró que representaban secciones de diferentes partes del talo de individuos de la misma especie o de especies muy relacionadas.

Una situación contraria a la anterior, se presentó con las diatomeas epifitas, principalmente de Nitella spp., las cuales llegaron a

presentar colonias con densidades tan altas que la evaluación de su abundancia en las submuestras tuvo que realizarse comparando las colonias entre sí. En este grupo encontramos cuando menos dos especies, una sésil y la otra pedunculada, cuyas longitudes muy similares, no rebasaron las 7 μ . No se realizó mayor esfuerzo por identificarlas debido a que constituyen un grupo aparte. Por esto se les agrupó en la unidad denominada "Diatomeas epifitas".

Una de las tres especies de macrofitas del rizobentos pertenece a las Charophyta, que estuvieron representadas en el lago a través del género Nitella, la única alga rizobentónica. El material examinado parece indicar la presencia de más de una especie: una de ellas con oogonios localizados en coronas fértiles, mientras que en la otra son los anteridios los que forman coronas fértiles y los oogonios crecen interdigitalmente en los dactilos adyacentes a los que forman la corona anteridial. Es muy probable que una de ellas pertenezca a la especie N. flexilis de Wood e Imahori (1964), sin embargo en el presente estudio se les incluyó en la unidad denominada Nitella spp.

3) De La Importancia De Las Poblaciones.

Con los 51 valores de la FRAI se elaboró el diagrama de Tallo-y Hoja de la figura 8 para apreciar su distribución, resaltando a primera vista la presentación de dos picos o poblaciones de datos. El pico superior corresponde a un conjunto de especies que, aparentemente, se presentaron con alta frecuencia. O sea un conjunto de especies dominantes. El pico inferior corresponde a un grupo numeroso de especies que se presentaron con baja frecuencia, o sea, el conjunto de especies secundarias. Este comportamiento implica una separación tajante entre especies dominantes y secundarias. Sin embargo, a la luz del Análisis Exploratorio de Datos, se hace evidente que el pico superior contiene varios casos en los que la frecuencia está sobrevaluada. Es decir, en

este pico se encuentra la frecuencia del taxón Oedogonium spp. que es la suma de las colonias estériles de las especies O. acrosporum y O. sociale, principalmente. Si se pudiera dividir entre las dos, ocurriría la desaparición de un número 4.7 de la cuarta clase (en dirección descendente) de la figura 8, con el correspondiente aumento de los valores 1.6 y 0.8 de la décima y duodécima clases, respectivamente. Dichos valores, una vez incrementadas, pasarían a las clases inmediatas superiores.

De la misma manera, en el pico superior se encuentra la frecuencia de la unidad Spirogyra jugalis + V, la cual de poderse dividir entre sus dos componentes llevaría a la desaparición del número 4.5 y aparición de dos valores en clases inferiores (por ejemplo, la novena clase dividiendo $4.5 / 2 = 2.25$).

La forma final de la figura 8 demostraría:

- 1) La ausencia de valores en la décima clase.
- 2) Una distribución casi continua de frecuencias claramente sesgada hacia los valores menores.
- 3) La dominancia en la comunidad ejercida por unas pocas especies, y
- 4) Una distribución de McArthur (Wittaker, 1975) en el comportamiento de los valores de importancia.

Los VI calculados efectivamente demuestran una distribución de McArthur. Al graficar las importancias de la mayor a la menor, se obtiene una curva de diversidad dominancia o valor de importancia que habla acerca de cómo se reparte el espcio recurso de la comunidad para producir que relaciones cuantitativas entre los valores de importancia. Sin embargo, debe comprobarse que dicha distribución obedece a características esenciales de las especies que constituyen a la comunidad y no a un artefacto matemático.

4) De La Evaluación De La Diversidad.

Algunos aspectos sobresalientes de la comunidad son los siguientes:

De acuerdo con el número, las clorofitas dominaron en la comunidad con 42 especies (82.3% del total). Dentro de esta división, las Zygnemales contribuyeron con 18 especies (35.5% del total), seguidas por las Oedogoniales con 12 especies (23.5% del total). Entre ambas, con un 58.8% del total de especies incluidas, conformaron los grupos mejor representados en la comunidad bentónica: Las Zygnemales como representantes del epipelon y las Oedogoniales del epifiton. En el epipelon, los géneros más diversificados fueron Closterium, con 6 especies (11.7% del total), y Spirogyra con 5 especies (9.8% del total). Esta información se encuentra resumida en el cuadro 6.

En el cuadro 3 se nota que, en principio, existieron zonas del lago (columnas) con mayor y menor número de especies. Este hecho resulta aparentemente independiente de la profundidad. Además, varias especies (renglones) se presentaron de manera perseverante tanto en el espacio como en el tiempo, mientras que otras raramente se presentaron. En el primer caso estuvieron varias Zygnemales y Oedogoniales; en el segundo caso quedaron las cianofitas (taxa 1-5), varias Chaetophorales (taxa 11 -15), así como la fanerógama Eleocharis sp. (Taxón 9).

Otro aspecto importante, es que en las localidades donde se presentó el rizobentos con mayor frecuencia, correspondientemente aumentaron la frecuencia y abundancia de las epífitas de primer grado y de Aphanochaete repens, que es una epífita de segundo grado (taxón 14), además de que, en términos generales, aumentó la diversidad de especies.

Resulta notorio también, que el género Zygnema presentó mayor frecuencia y abundancia hacia la superficie (taxa 50 - 52), pero su distribución abarcó hasta las zonas más profundas aunque con menores abundancias. De manera aproximada se comportaron Gonatozygon aculeatum (taxón 66) y Pleurotaenium ehrenbergii (taxón 67). La disminución de la abundancia ordinal de estas últimas cinco especies, conforme se incrementa

la profundidad, tuvo su correspondencia con un aumento en la diversidad total.

Tomando en cuenta únicamente a las especies que se presentaron con una frecuencia anual alta (> 0.02), al analizar su distribución en el perfil batimétrico del lago, se encontró que el nivel con mayor diversidad de especies se dió alrededor de los 4 m de profundidad, coincidente mente con la máxima concentración de oxígeno disuelto en el agua cercana al sustrato (Fig. 13, en Banderas, 1984) y las mayores tasas fotosintéticas del fitoplancton (Fig. 6, en González-Villela, 1984).

Cabe recordar que entre menos especies expliquen la mayor proporción de la frecuencia anual por estación, se presenta una menor diversidad algal. En la figura 9, se muestra el diagrama de dispersión de la relación entre el número de especies y la frecuencia explicada. El rango de ambas variables se seccionó en dos (perpendiculares punteadas), - que dividen al diagrama en cuatro cuadrantes (I-IV).

Los cuadrantes dos y cuatro muestran las situaciones contrarias en cuanto a diversidad. En el cuadrante II estan las estaciones con un número relativamente alto de especies en relación a la frecuencia explicada, o sea, las más diversificadas; mientras que en el cuadrante IV se encuentran las estaciones menos diversificadas.

Aparentemente, existen grupos de estaciones que se alinean una tras otra a partir de la estación 14, definiendo un conjunto de rectas que pueden interpretarse como gradientes de diversidad. Más adelante se discute un posible significado.

5) De Los Aspectos Florísticos y Vegetacionales.

Al comparar la lista de especies del cuadro 2 con aquella preliminar elaborada por el autor (Banderas, 1984), se pueden apreciar dos diferencias fundamentales entre ambas:

En primer lugar, la corrección en el nombre de varios taxa. Por -

ejemplo, Anabaena flos-aquae F. flos-aquae pasa a ser Pseudoanabaena constricta; Phormidium sp. cambia a Lyngbya perelegans. Esto se debe a posteriores revisiones del material algal colectado, con el fin de esclarecer las entidades algales dada la importancia que adopta la flora del lago al encontrarse constituida por especies que representan nuevos registros para México (45) comparado contra el trabajo recopilatorio de Ortega (1985) el cual, a pesar de ser reciente, no parece ser exhaustivo. La presencia de nuevos registros no es de extrañar dada la localización del lago.

En segundo lugar, se nota un considerable aumento en la cantidad de especies debido a las siguientes razones:

1) En la lista preliminar únicamente están incluidas las especies multicelulares filamentosas (excepción hecha de Chaetosphaeridium pringshemii), mientras que en la nueva lista se encuentran también las especies unicelulares libres, como es el caso de los géneros Closterium, Gonatozygon, Pleurotaenium y Scenedesmus.

2) El desdoblamiento del Título spp., que se encontraba en algunos géneros, en las formas que lo constituyen conforme a las metodologías descritas en el Capítulo II, Sección 3. En este caso se encuentran las formas de Closterium y Spirogyra.

3) En la nueva lista se están considerando especies netamente planctónicas, como Scenedesmus (Overbeck, 1962, en Round, 1981), así como las formas comprendidas en la unidad algas unicelulares (120). Dichos taxa se consideraron debido a la frecuencia relativamente alta con que se presentaron en las muestras bentónicas.

4) También se están incluyendo en la nueva lista aquellos organismos identificados sólo a niveles muy inferiores (en el árbol filogenético).

Se pudo observar que el género Spirogyra estuvo bien representado en el lago, con diversidad de formas (taxa 53 - 57), altas frecuencias, pero moderadas a bajas abundancias, sobre todo en las zonas más profundas.

La predominancia de las Zygnematales, que formaron la porción más importante del epipelon, fue notable en las zonas someras donde el también predominante suelo arenoso no favorece el desarrollo de Nitella spp. Como en estas zonas Elatine Brachysperma y Eleocharis sp. tan solo formaron prados y manchones de limitada distribución que no fueron mas allá de los dos metros, ninguna de estas tres especies de macrofitas compite por el sustrato con el epipelon. Y por el contrario, en las zonas profundas donde Nitella encuentra un sustrato lodoso óptimo para su desarrollo, crece y desplaza al epipelon favoreciendo el desarrollo de epífitas (sobre todo Oedogoniales) sobre ella. En estas zonas, las especies epipélicas pasan a formar parte del metafiton, enredadas y adheridas a la densa trama que forma el "dosel" de Nitella y las epífitas, o en menor proporción por debajo de él, aprovechando su menor susceptibilidad a la atenuación luminosa (Sorsa, 1979); en el último caso, con las pérdidas de espacio correspondientes.

Si bien Nitella spp. se presentó con mayor frecuencia a profundidades de más de 5 m., su proporción en las muestras obtenidas conduce a considerarla como el productor primario más importante del lago.

El hábito epífita en Zygnema se encontró en una sola submuestra de las aproximadamente 300 observadas. En dicha submuestra se observó claramente el desarrollo de estructuras de fijación por deformación de la célula inicial del filamento.

Las especies de los géneros Oedogonium y Bulbochaete se presentaron en su mayoría como epífitas de Nitella spp., y fueron, junto con Lyngbya perelegans y las diatomeas epífitas, las que presentaron colonias más densas, muchas veces encontradas en estado juvenil.

El epifitismo, cuando lo efectuaban una o varias especies, llegó a ser verdaderamente abrumadora al grado que no quedaba porción del talo de Nitella o de Elatine brachysperma libre de epífitas. Esta situación se presentó con mayor frecuencia al aumentar la profundidad, llegando a colectarse muestras en las que a simple vista las epífitas comprendían una parte importante de la biomasa vegetal obtenida. Esta imagen se -

volvía dramática cuando la muestra contenía una dosis de metafiton.

Una idea de la actividad colonizadora de las algas epifitas de primer grado, y en consecuencia de la tasa de renovación de la población de Nitella en el lago, se puede obtener observando el cuadro 7, en el cual se encuentran las frecuencias absolutas de presentación de estructuras de reproducción sexual por especie y en proporción al muestreo total.

En el género Zygnema nunca se encontraron estructuras de reproducción sexual, en cambio la frecuencia de acinetos fue alta, así como la bipartición celular, sobre todo en los individuos representativos de los dos diámetros mayores.

En la comunidad se encontraron grupos menos conspicuos, en muchos casos acompañando a otros más importantes. Este es el caso de las Chaetophorales, que en conjunto constituyen la subcomunidad de epifitas de segundo grado, con la excepción de Draparnaldia glomerata.

Aphanochaete repens, Thamniochaete Huberi, Chaetosphaeridium pringshemii y Microthamnion sp., son todas ellas especies que crecieron como epifitas del género Oedogonium (con mayor frecuencia) y Bulbochaete (con muy escasa frecuencia). Recuérdese que estos dos últimos géneros son mayormente epifitas de Nitella, la que muy raramente se vió colonizada por las Chaetophorales.

Otro grupo poco evidente en el bentos es el que constituyen las cianofitas. Con tan solo cinco especies (seis si consideramos a las formas similares a Microcystis del taxón 120), dos de ellas epifitas de primer grado (Lyngbya perelegans y Tolypothrix nodosa), una metafítica (Nostoc paludosum), y dos epipélicas (Pseudoanabaena constricta y Oscillatoria mougeotii). La más importante de éstas por el número de individuos fue L. perelegans, pues cuando se presentó cubría completamente considerables porciones del talo de Nitella, sin dejar lugar para el desarrollo de otras epifitas.

Esta misma situación se presentaba cuando el epifitismo era efectuado por las diatomeas (taxón 80).

Aphanochaete repens fue el representante más importante de la Chaetophorales. Al igual que Bulbochaete congener, se presentó con altas frecuencias y abundancias, pero muy raramente se les observó en proceso de reproducción sexual.

A diferencia de las dos anteriores, Spirogyra jugalis y Nitella spp. presentaron una alta frecuencia de reproducción vegetativa y sexual.

La zonación de las macrofitas rizobentónicas en el lecho del lago guardó una estrecha relación con la distribución de los sedimentos (Banderas, 1984). Mientras que la distribución de las especies algales que constituyen a las subcomunidades epipélica y epifítica se muestran en la figura 7, apreciándose la distribución de frecuencias de los valores de abundancia ordinal de las especies en las diferentes profundidades. Es notable el desplazamiento de las modas sobre el gradiente batimétrico, de abundancias mayores a menores conforme se incrementa la profundidad en el caso del epipelon, y el comportamiento inverso en el caso del epifiton. Este fenómeno es paralelo al comportamiento de la FRA en el perfil batimétrico por especie que se encuentra en Banderas (op. cit).

El caso de una distribución homogénea cerca de la superficie que tiende al agrupamiento conforme se incrementa la profundidad, está ejemplificado por Aphanochaete repens, cuyos valores de abundancia y frecuencia presentaron un comportamiento inverso al incrementarse la profundidad.

Estos procesos observados en el epipelon, epifiton y A. repens, obviamente implican cambios en la configuración de la vegetación algal bentónica que son prácticamente imposibles de apreciar directamente en el campo, y que deben inferirse a partir de los datos obtenidos de frecuencia y abundancia.

6) De La Identificación De Las Asociaciones.

Considerando únicamente a las macrofitas (Elatine brachysperma, - Eleocharis sp. y Nitella spp.), el lago presentaría solamente tres tipos de vegetación acuática: semisumergida en las orillas, sumergida en las zonas someras y sumergida en las zonas profundas. El término somero se refiere exclusivamente a las zonas rivereñas. Los dos primeros tipos estuvieron representados por sendas asociaciones cuyas especies características son E. brachysperma y Eleocharis sp., respectivamente, mientras que en la zona profunda se encontró una sola asociación cuyas especies características son las Nitellas. A continuación se describen estas tres asociaciones:

Asociación: Elatinetum brachysperma.

Especie característica: E. brachysperma

Especies acompañantes: Algas epífitas (Oedogonium spp.) y metafitas (Zygnema spp. y Gonatozygon aculeatum).

Ecología: Se encontró sobre sustrato arenoso, pobre en contenido de materia orgánica; - extendiéndose como anillo en la mayor parte de la rivera del lago, pero haciéndose más abundante en donde aumentó la presencia de gravas y rocas, puesto que éstas favorecen la depositación de lodo y arcilla al frenar a la corriente. Sumergida, pero sin extenderse más allá de los dos metros de profundidad salvo como restos. Prácticamente creció sin competencia con-

siderando la limitada cantidad de nutrientes propia del ecosistema. Las especies acompañantes (en su mayoría algas epífitas y metafitas microscópicas) no producen, al parecer, ningún efecto limitante sobre ella.

Aparentemente, existe una distribución secuencial de las algas, predominando las epífitas en los tallos y raíces expuestas así como en el envés de las hojas y en los peciolo. Mientras que las metafitas se encontraron predominantemente enredadas en las porciones superiores.

- Asociación:** Eleocharietum sp.
- Especie Característica:** Eleocharis sp.
- Especies acompañantes:** Algas epipélicas y metafíticas (Zygnema spp.).
- Ecología:** Se presentó formando dos manchones de tamaño reducido sobre sustrato arenoso, extendiéndose desde suelo emergente y adentrándose en el agua hasta menos de un metro de profundidad llegando a quedar completamente sumergida. Su distribución estuvo restringida al margen SW del lago en la zona del gancho y en el margen E de la isleta. La reducida superficie que ocupó parece indicar que se trata de una

especie en sus primeros estados de propagación (adecuación).

Dichos razgos indican que el arribo de esta especie a la zona es reciente y vinculado al turismo que visita el lugar. Desafortunadamente, la presencia de semillas en las espigas nunca coincidió con las fechas de muestreo, por lo que los ejemplares no pudieron identificarse al nivel de especie.

Asociación:

Nitelleretum spp.

Especie característica:

Nitella spp.

Especies acompañantes:

Algas epífitas (de primero y segundo grados) y metafitas de los géneros Oedogonium, Bulbochaete, Aphanochaete Zygnema, y Desmídium.

Ecología:

Se encontró sobre sustrato lodoso con alto contenido de materia orgánica. Muy frecuente más allá de los cinco metros de profundidad en un habitat homogéneo que comprende la sección central y profunda del lago, por lo que su cobertura debió ser considerablemente mayor que la totalidad de las macrofitas anteriores. Las dos posibles especies del género Nitella crecen sin competencia intergenérica, por el recurso espacio y sobre sustrato rico en nutrientes, pero probablemente compi-

tiendo intragenéricamente y padeciendo un denso epifitismo cuyo efecto de sombreado puede alcanzar niveles críticos en la zona más profunda. En el sustrato abundan anélidos oligoquetos de la familia Lombri cidae, y son frecuentes la hidras (Pelma tohydra) en profundidades cercanas a los diez metros. Según Margalef (1981), en los lagos alpinos europeos son frecuentes las praderas de Nitella sobre sedimentos con grandes concentraciones de sulfuro.

Asociaciones Algales en el Plano Vertical.

Las subasociaciones algales en el lecho del lago se determinaron utilizando a aquellas especies cuya presencia fue perseverante a lo largo del período de estudio. Esto es lo mismo que usar a las especies que mostraron una FRA alta (> 0.02).

Este enfoque anual permitió determinar dos asociaciones algales para la comunidad en general. A grandes rasgos, dichas asociaciones están seccionando al lago en las regiones superior, media e inferior. En la primera, por arriba de los 4 m, las especies características son las epipéllicas y en la última, por abajo de los 7 m, se encuentran las Nitellas rizobentónicas con sus epifitas. La zona media es de transición y superposición entre ambas subcomunidades (Cuadro 8 y Fig. 7).

En la región superior, la asociación está caracterizada por la presencia de las tres especies de Zygnema (extrema izquierda de la figura 7) y Oedogonium rufescens, las primeras creciendo sobre fondo arenoso y hasta donde alcanza a llegar el 50% de la luz que ingresa por la capa superficial del agua (Banderas, 1984). Esta asociación, puede poste-

riormente subdividirse en dos subasociaciones que se diferencian por la presencia de la especie menor de Zygnema ($\delta = 10/\mu$) entre los 0 y 1 m, y por Aphanochaete repens entre los 2 - 3 m. Desde los 4 m y hasta topar con fondo lodoso está la zona media o de transición.

En la región profunda y central con alto contenido de lodo y arcilla y hasta donde ingresa algo más del 5% de la luz, la asociación típica es la de Nitella spp. y las Oedogoniales y diatomeas epífitas (Fig. 7). Aquí, aun se puede definir otra subasociación diferenciada por la presencia de A. repens hacia niveles superiores (8-10 m).

De la zona de transición entre éstas dos grandes regiones no se tienen datos. Sin embargo, a partir de la tendencia observada en el comportamiento de la abundancia y frecuencia de algunas especies, se puede proponer una asociación transcicional en la cual la dominancia de las especies fluctuaría de un lugar a otro del lago.

En función de la distribución de las especies epilíticas, taxa 23 y 33 del cuadro 7, el lago solamente se divide en dos regiones. La superior caracterizada por la presencia de Bulbochaete repanda, y la inferior en la que encontramos a Oedogonium grande v. majus. Estas dos especies se superponen a los 4 m de profundidad, nivel en el que de acuerdo al número de especies y frecuencia explicada por las mismas (parte inferior del cuadro 8) se presentaría la mayor diversidad, coincidiendo con el nivel al que se detectaron las mayores tasas fotosintéticas del fitoplancton.

De acuerdo con la diagonalidad de la distribución de los índices en las matrices de similaridad, para este tipo de datos y tal vez también para este tipo de comunidades, los índices de similitud más sencillos (presencias comunes, Fig. 11) produjeron los mejores resultados independientemente de la técnica de clasificación jerárquica aplicada (Clustering). El índice de Jaccard también ofreció resultados constantes independientemente de la técnica, y formó grupos con las estaciones de un mismo transecto y con transectos vecinos entre sí, sin distinguir diferencias debidas a la diversidad ponderada mediante la abundancia -

(Figuras 13 y 14). Este agrupamiento indica que la composición de la vegetación fue constante durante el año en todo el lago.

El agrupamiento de las estaciones mediante la FRA de las especies perseverantes ofreció los mejores resultados con la combinación índice de Gower-promedio intragrupal con pesos (G-PIP). El uso de la FRA simplificó bastante la imagen del muestreo (Figura 10 y Cuadro 9A), pero los resultados son muy parecidos a los que ofreció el muestreo total (Figs. 11, 12 y 14).

En el cuadro 9A, las primeras seis estaciones de cada agrupamiento son las mismas y coinciden con las estaciones más frecuentes en el grupo 1 de la figura 12. Mientras que conforme se recorre de derecha a izquierda en los agrupamientos del cuadro, las estaciones que aparecen primero son las más frecuentes del grupo 2 de la figura 12.

CAPITULO IV

DISCUSION

El problema de las colonias algales no identificables que se presentó con varios géneros, resultó conflictivo viéndolo con la perspectiva - de poder dilucidar especies individuales como indicadores biológicos que revelen características ambientales inminentes. Sin embargo, su valor individual como indicador biológico resulta relativo dado que la presencia de un organismo particular en una comunidad depende de múltiples factores bióticos, entre los que destacan la presencia de presas, de competidores, y de sus depredadores. Simultáneamente, se puede afirmar que a lo largo de los múltiples gradientes que constituyen al ambiente acuático, existen intervalos que ejercen un efecto selectivo sobre los organismos. Estos intervalos determinan la aparición o desaparición de aquellas especies adaptadas o no para desarrollarse en condiciones particulares del hábitat (estenobiontes), las cuales conviven con aquellas otras especies que presentan amplios límites de tolerancia (euribiontes), formando biocenosis características. Esto justifica el intento para describir agrupamientos funcionales naturales de organismos denominados asociaciones que permitan caracterizar a un ambiente dado.

En la práctica, el agrupamiento de diferentes morfos bajo el término spp repercute negativamente en la diversidad biológica de la comunidad (número de especies), lo que en términos ecológicos también se refleja en la impresión que produce dicha diversidad en relación a la calidad del ambiente. Este inconveniente puede ilustrarse con los hechos de que los cuerpos de agua que mantienen una alta disponibilidad de nutrimentos presentan una menor diversidad de especies, mientras que el hábito y la abundancia de los organismos varían con la profundidad en un mismo cuerpo de agua.

Lo anterior justifica el tratar de definir unidades morfoométricas - dentro de los géneros que, independientemente de que representen a especies o variedades, mantienen la diversidad florística de la comunidad. - Esto implica que no obstante no se pueda afirmar categóricamente que los tres diámetros encontrados en Zygnema y los agrupamientos en Spirogyra y Closterium sean especies diferentes, la variedad de formas puede representar organismos con diferentes papeles ecológicos inclusive dentro de la misma especie (Harper, 1977), por lo que cada forma descrita anteriormente puede considerarse como una morfoespecie funcional.

En el otro extremo, el aplicar el término de cenosis (Bohr et al., 1983) o cenobio (Johansson, 1982) para referirse a las unidades ficológicas como elementos característicos de sistemas acuáticos, encuentra su justificación con un cierto grado de compromiso debido a la variación a nivel intra y subespecífico. Este compromiso puede explicarse siguiendo a Harper (1982) en torno a la fitosociología, que siendo un reflejo de la taxonomía tradicional, adolece del defecto de no alcanzar a describir toda la diversidad ecológica debido a que se basa en una clasificación estructurada a partir de caracteres conservativos de los organismos, éstos es, caracteres que no están sujetos a la selección y por lo tanto no reflejan la variabilidad fenotípica como respuesta del genotipo a las condiciones ambientales.

En este sentido, el carácter morfológico de la Taxonomía en Ficología muestra sus deficiencias a la luz de la más reciente información vertida por estudios de carácter ecológico y fisiológico. A continuación se discuten las aportaciones al respecto del presente estudio.

Wang et al., (1986), han demostrado que en la naturaleza pueden convivir dos o más estados polimórficos de una misma especie genética de Spirogyra. Estos diferentes morfos que corresponden a diferentes estados de ploidía, habían venido siendo identificados como especies diferentes cuando en realidad representan lo que se denomina un complejo de especies. Esta capacidad para generar organismos con diferentes grados de ploidía y formas pudiera explicar la alta frecuencia y la diversidad con

que se presenta el género Spirogyra en las muestras procedentes de cuerpos de agua templados y tropicales (Hoshov, 1968).

Resulta tentador suponer que, debido a su estrecha relación filogenética con el género anterior, Zygnema pudiera presentar un comportamiento similar; esto es, que las tres poblaciones encontradas definidas por el diámetro del filamento, constituyeran estados poliploides de la misma especie. Sin embargo, esto queda aún por demostrarse.

En cuanto al género Closterium se encuentran en la bibliografía dos casos interesantes. Por un lado, Brandham (1965) encontró en cultivos de laboratorio el estado polimórfico diploide en una especie de Closterium. Por otro lado, Kasai e Ichimura (1986) encontraron que poblaciones de una misma especie definida por el grado de entrecruzamiento, presentaron una amplia variación morfométrica (en longitud, ancho, curvatura, etc.) que puede llegar al grado de manifestarse como una serie de estados polimórficos. La nube inferior de puntos de la figura 4 muestra un comportamiento similar al encontrado por estos dos autores en su estudio sobre la variación morfológica regional de Closterium ehrenbergii. Esta similitud sugiere que en "El Sol" existe una sola especie y no las cuatro que sugieren los recuadros de la nube inferior de puntos de la figura. La posibilidad de estados poliploides y la continuidad en la variación morfométrica en cierta forma sugieren el replanteamiento de la taxonomía del género, puesto que es factible que especies consideradas diferentes pudieran ser estados diploides o variaciones morfológicas regionales generadas por la clonación de individuos con características particulares. De esta última manera se puede explicar la frecuente confusión en la identificación de Closterium intermedium cuyo ámbito de medidas esta justamente a la mitad (intermedia) entre los ámbitos de C. ulna y C. striolatum (West y West, 1904); especies estas últimas que curiosamente se encuentran juntas en el lago El Sol.

Feldman (1937) realizó una clasificación ficosiociológica basada en los atributos vitales de los organismos y no en las características morfológicas. Siguiendo a esta autor, la categoría de Efemeroficea de la -

comunidad en cuestión está caracterizada por especies que presentan varias generaciones al año y producen esporas y cigotos que germinan inmediatamente. El problema con esta clasificación es su grado de definición, - pues la mayoría de las comunidades dulceacuicolas se comportan de la manera descrita. Por otro lado, la mayoría de los estudios ficosociológicos existentes han sido realizados en lagos templados donde la estacionalidad anual es marcada, hecho que produce otra característica de la clase Efemerofitica: sobreviven a la época adversa mediante estructuras que permanecen latentes. Acorde con ésto, nada garantiza que la comunidad - tendrá la misma conformación en la misma época de años diferentes, por - lo que los estudios ficosociológicos demandan muestreos razonablemente - prolongados.

Esta situación es la misma, tal vez menos drástica, en los lagos - tropicales, donde la estacionalidad es menos pronunciada y está determinada por la época de lluvias y la época de estío en el altiplano mexicano (Mosíño y García 1974). Las fases de transición entre éstas dos épocas aparentemente están caracterizadas por una serie de valores críticos en las variables ambientales que inducen ciertos procesos fisiológicos - en los organismos cuyas manifestaciones fenotípicas demuestran su periodicidad. Como ejemplo de dichas manifestaciones en la comunidad estudiada se detectaron los procesos de reproducción sexual, mismos que presentaron una mayor frecuencia durante los meses de abril y noviembre coincidiendo con las fases de inicio y finalización de la época de lluvias - - (Banderas, 1984, tabla 5).

Estos dos picos máximos anuales en la actividad reproductiva son ca - racterísticos de las comunidades vegetales terrestres de las zonas tem - pladas (Taylor, 1974) y tropicales (Yanney, 1980). Sin embargo, los máximos están cercanos uno al otro en las zonas templadas, coincidiendo - con el inicio y el final del verano.

Acorde con ésto, el comportamiento es el mismo en las comunidades - algales. Las Oedogoniaceae de las zonas templadas presentan sus máximos en mayo-julio y octubre (Tiffany, 1930), mientras que en El Sol, un lago

de la zona tropical, los máximos se presentaron un mes antes y un mes después.

La asincronía en la presentación de los procesos reproductivos entre estas dos zonas tiene su origen en las diferencias latitudinales de los ciclos de insolación y todos los procesos meteorológicos relacionados. En los sistemas acuáticos, la presencia de un elemento especular en la interfase aire-agua determina mayores fluctuaciones en el fotoperíodo (Thomasson, 1956) por lo que este factor puede jugar un papel más importante en la fenología de las comunidades acuáticas tropicales que en la de las comunidades terrestres de la misma zona.

Simultáneamente el ambiente acuático, en términos generales, se encuentra permanentemente sujeto al proceso de evolución trófica, la cual ocurre a velocidades que dependen de las características propias del sistema acuático y del sistema terrestre que lo rodea (Likens y Bormann, 1974). La evolución trófica y la progresión anual de las estaciones hace de los cuerpos de agua ambientes altamente anisotrópicos para los organismos que los habitan. Esta variación puede verse agudizada por las características meteorológicas de la región donde se encuentra la cuenca.

Suponiendo que el proceso de enriquecimiento de nutrimentos en el agua de El Sol es prácticamente despreciable en el transcurso de muchos años, la variabilidad meteorológica adquiere mayor relevancia como condicionante ambiental. Para ser un lago tropical, El Sol presenta aguas frías con una alta variación anual de temperatura debida a su altitud. Sin embargo, la temporada de lluvias atenúa la canícula de verano, mientras que el ciclo despejado del estío acompaña a un invierno con temperaturas mínimas promedio de hasta -5° C. El agua en El Sol es normalmente hipotónica, pero se incrementa con los aportes de sólidos disueltos y en suspensión conducidos a la cuenca por la lluvia y las escorrentías que ésta forma en las laderas del cráter (Banderas, 1984). Además la lluvia tiene un marcado efecto en el incremento de nutrimentos en el lago que propicia el pico de productividad primaria fitoplanctónica a principios del verano (González Villela, 1984). Este comportamiento, por

otro lado, presenta variaciones. Debido a lo anterior, los inicios de las estaciones lluviosa y seca están caracterizados por los disturbios que producen sobre la comunidad bentónica. La temporada de lluvias la cubre de sedimentos arrastrados por los drenes, eliminando a muchos organismos. El mismo efecto letal tienen las bajas temperaturas de invierno. Estos procesos van acompañados por una liberación de nutrimentos de origen orgánico al agua derivados, por un lado, de los organismos muertos y, por otro lado, del aporte pluvial, de la lixiviación y del deshielo.

Todos estos factores combinados producen un reemplazamiento periódico de organismos bajo ciertas condiciones que se repiten al inicio y al final de la temporada de lluvias, o al final y al inicio de la temporada de estío de cada año. Sin embargo, la variabilidad meteorológica anual, por un lado, que a su vez determina múltiples variaciones concatenadas en el ambiente acuático, y la disponibilidad de propágulos de cada especie por otro lado, determinarán la estructura que presente la comunidad año tras año.

Esta estructura es bastante constante, como puede inferirse de las figuras 11 a 14, y puede explicarse por la corta duración de los ciclos de vida de las algas y la producción de abundante diaspóra, que le infiere a estas comunidades una alta resiliencia, en los términos en que Begon, Harper, y Townsend (1987) la definen. No obstante, la cantidad de organismos de cada tipo que se regeneren (biomasa) estará fuertemente limitada por la cantidad de nutrimentos disponibles en el agua de este lago oligotrófico.

En todos los organismos estudiados, la distribución de frecuencias de los datos referentes al tamaño se pudo apreciar en los géneros *Zygnema* y *Oedogonium* una tendencia a presentar tamaños ligeramente sesgados hacia los extremos mayores de sus ámbitos. Siendo éstos los organismos característicos de la comunidad, este comportamiento pudiera explicarse mediante las reglas de Bergman y Allen (Amat, 1985), puesto que el clima en la zona del lago está siendo significativamente determinado más por las bajas que por las altas temperaturas (González-Villela, 1988).

El espacio que ofrece Nitella como sustrato para sus epifitas, puede llegar a producir alguna competencia en éstas durante las dos fases anuales de renovación de las poblaciones, que van acompañadas por un incremento en las concentraciones de nutrimentos disueltos en el agua; mientras que las especies más abundantes fueron las que presentaron mayor frecuencia en los procesos de reproducción ya fuera ésta vegetativa o sexual.

La importancia de cada especie en el lago pudo inferirse a partir de dos criterios. Uno que se podría denominar "clásico" para este tipo de comunidades, y otro que se seleccionó siguiendo algunos supuestos seleccionados por el autor.

El criterio clásico es considerar a la aquí denominada "frecuencia de aparición anual" (FRA) como la cobertura porcentual promedio (Borh et al., 1983), o importancia relativa de cada especie. La FRA parece ser una buena medida de la importancia de cada especie sobre todo considerando que mostró un comportamiento paralelo, en la mayoría de los casos, al promedio anual de las abundancias de cada especie por nivel de profundidad (Banderas, 1984). Esto quiere decir que para la comunidad estudiada, la FRA es una medida de la abundancia (A) de cada especie (i), suponiendo una distribución homogénea de las poblaciones.

En general, la distribución de frecuencias sesgada hacia valores menores en la figura 8, de acuerdo con las características del valor de importancia discutidas por Wittaker (1975), establece claramente la existencia de especies que presentaron reproducción activa ya fuera vegetativa o sexual durante el año. Este hecho concuerda con las hipótesis que sustentan a las curvas de dominancia-diversidad geométricas, siendo las especies más importantes: Zygnema spp., Desmidiium swartzii, Gonatozygon aculeatum, Oedogonium acrosporum, O. sociale, O. equinospermum, O. grande v. majus y Bulbochaete repanda.

Sin embargo, el problema de la FRA es que subestima a aquellas especies que se presentaron abundantemente pero de manera muy contagiosa, -

por lo que su distribución agrupada provoca que aparezcan menos frecuentemente en las muestras. Tal es el caso de Elatine brachysperma, Nitella spp. y Aphanochete repens.

Las doce especies citadas en los dos párrafos anteriores (excluyendo a A. repens), representan tan sólo el 21% del total, pero acaparan el 47,63% de la frecuencia relativa anual total (Σ FRAI), que es igual a 1 ó al 100% de la cobertura porcentual de la comunidad. Como ejemplo de las subestimaciones que hace la FRA de la importancia de las poblaciones se tiene el caso de Nitella spp., la cual, por un lado, presenta menor frecuencia que las epifitas que la usan como sustrato y por lo tanto menor importancia que éstas (Cuadro 4); por otro lado, Nitella formó una gran colonia uniformemente distribuida en el sector central del lago en donde prácticamente constituye la biomasa vegetal dominante gracias a su tamaño, y tendiendo a formar pequeños agrupamientos cada vez mas aislados conforme disminuye la profundidad. Este comportamiento fue el mismo, evidentemente a simple vista, pero en sentido contrario en el caso de Elatine brachysperma.

El caso del género Oedogonium resultó interesante en lo referente a la frecuencia y abundancia de sus especies. O. suecicum f. australe, O. flavescens y O. sexangulare solamente se reconocieron cuando presentaron estructuras de reproducción sexual, lo que ocurrió muy pocas veces. En consecuencia, las colonias indefinibles se agruparon en la unidad Oedogonium spp.

En el segundo criterio que combina la FRA y la abundancia ordinal para evaluar la importancia de las poblaciones, la evaluación también es anual, aunque puede adoptar valores diferentes si se considera la FRA de cada taxón por estación, nivel de profundidad, o tiempo de muestreo.

Calculando el VI se observa que automáticamente las macrofitas adquieren mayor importancia que la otorgada por la FRA, debido a que se presentaron contagiosamente pero con gran abundancia, llevando a Nitella spp. a la posición de mayor importancia siguiéndole las Zygnema (Cuadro 5), que tuvieron una amplia distribución pero con abundancia que dismi-

nuyeron al incrementarse la profundidad.

Aparecen así dos grupos de organismos que resultan ser los más importantes. Primero Nitella en las zonas profundas lodosas, y después - Zygnema en las zonas superiores y arenosas; dos organismos y dos regiones biológica y ambientalmente contrastantes como se discute más adelante. Las siguientes cuatro especies en orden de importancia son: Oedogonium equinospermum (epífita de Nitella), Desmidium Swartzii (epipélica con amplia distribución), Gonatozygon aculeatum (epipélica en zonas so meras) y Bulbochaete repanda (epilítica). La unidad Oedogonium spp. es una mezcla de varias especies. Estas ocho especies en su conjunto - están caracterizando a cada subcomunidad bentónica en la totalidad del lago.

De la misma manera en que Nitella spp. adquiere mayor relevancia - en virtud de que cuando se presentó lo hizo con gran abundancia, igualmente ocurre con las otras dos macrofitas y con las especies que las - epifitan, como es el caso del género Oedogonium y Bulbochaete congener; así como la epilítica O. grande y majus.

El hecho de que el VI propuesto descubre a las especies más importantes en cada subcomunidad favorece su validez. Sin embargo, es necesario subrayar que puede haber especies filamentosas bentónicas en el lago que no están bien representadas en el muestreo debido a que el dispositivo muestreador no es el adecuado para estas especies. Tal puede ser el caso para algunas formas de Cladophora, Oscillatoria mougeoti y Ulotrichales epilíticas, por citar algunos ejemplos.

En el VI propuesto, la frecuencia habla de la probabilidad de que un organismo se establezca en el lago, o sea, en el resumen del efecto combinado de todos los factores bióticos y abióticos que están jugando a favor y en contra de que la especie tenga una posibilidad de éxito en alcanzar un sitio adecuado y establecerse; mientras que la abundancia - es una medida relativa de ese éxito.

El valor de importancia basado en la esperanza matemática no refleja claramente la rapidez de los procesos reproductivos de los organis-

mos más pequeños, como Lyngbya perelegans y las diatomeas epifitas, que llegaron a presentar colonias con densidades tan altas que la evaluación de su abundancia en las submuestras tuvo que realizarse con respecto a sus mismas colonias y no respecto a las de otras especies presentes, hecho que podría modificar su status en el orden de dominancia, colocándolas automáticamente en otra escala de evaluación y diferente dimensión dentro de la comunidad. Algo así como la relación que guardan las plantas herbáceas y los árboles de una selva.

La distribución tipo McArthur se presentó tanto en la FRA como en el VI. Esta distribución describe la forma en que los recursos son distribuidos entre las especies y supone las siguientes características de la comunidad:

- a) Se trata de una comunidad diversa, considerando la forma de la curva diversidad-dominancia.
- b) Las especies son del tipo oportunista, ésto es, presentan características fisiológicas y reproductivas que les permiten colonizar sitios abiertos con fuertes gradientes ambientales.
- c) La distribución de los recursos entre las especies se lleva a cabo aleatoriamente sobre el intervalo de posibilidades que presenta cada recurso, de acuerdo a la hipótesis del "bastón quebrado" de McArthur (sensu Wittaker, 1975).
- d) Que la composición de la comunidad está fuertemente determinada por las fluctuaciones ambientales que pueden favorecer indistintamente a unas u otras especies, con poca influencia de las interacciones bióticas.
- e) La dominancia se presenta en forma alterna entre las diferentes especies, dependiendo de que las condiciones ambientales favorezcan a unas u otras.

Existen hipótesis alternas para explicar la gran diversidad de las comunidades vegetales (vg. Grubb, 1977). En el caso de las comunidades acuáticas resulta particularmente adecuada la hipótesis de McArthur (Patrick, 1977), para describir dicha diversidad, exceptuando a la ictio

fauna, puesto que todas las algas son de vida corta y reproducción sexual a través de abundantes propágulos (selección tipo r).

De acuerdo con la hipótesis del bastón quebrado, las especies raras prácticamente no concursan en la distribución de los recursos disponibles, mientras que en el extremo opuesto se encuentra la situación en la que la dominancia en las diferentes zonas del lago es ejercida por una proporción considerable de organismos.

La relación entre el número de especies más frecuentes y la frecuencia explicada por las mismas nos permite comparar la diversidad por estas condiciones. Los cuadrantes II y IV de la figura 10, muestran las situaciones contrarias en cuanto a diversidad. Dichas estaciones tienen diferente profundidad, sustrato y localización. En el cuadrante IV se encuentran las estaciones en las que pocas especies explican la mayor parte de la frecuencia. Estas son las estaciones poco diversificadas y que se encuentran sobre el transecto 3 (en una zona arenosa) y a 2 m. de profundidad en la estación 3, lugar donde se incrementa el contenido de arena y lodo del transecto 1; así como la estación 23 del transecto 4, con sustrato arenoso entre grandes peñas sumergidas y relativamente distanciad-

En el cuadrante III se encuentra la mayoría de las estaciones que forman el primer grupo a la izquierda del cuadro 9-1 (transectos 1 y 6), así como las estaciones localizadas a mayor profundidad. Esta situación fortalece el parecido entre ellas.

Las líneas rectas trazadas sobre grupos de estaciones, suponen un decremento continuo de la diversidad a una tasa determinada por la pendiente de cada recta. Cada línea teóricamente propone un cambio ambiental gradual sobre el gradiente así determinado y en dirección a las estaciones que atravieza. Dicho gradiente es leve en la recta superior entre las estaciones 14, 17, 2, 1 con profundidades 1, 1, 1, 0 m. en los transectos 5, 6, 1.

El gradiente ambiental se vuelve más pronunciado en la siguiente curva inferior, entre las estaciones 14, 11, 3, 9, 8 con profundidades -

1, 0, 2, 2, 1 m. en los trasectos 5, 4, 1, 3. El gradiente aumenta todavía mas en la curva intermedia, entre las estaciones 14, 5, 13, 15, 10, 7 con profundidades 1, 4, 0, 2, 3, 0 m. en los trasectos 5, 1, 3; etc. La última recta a la izquierda apunta a un grupo de estaciones con características ambientales semilares, sin gradiente entre ellas o muy leve - si lo hay, que son la 20, 4, 18, 6, 12 con profundidades 4, 3, 2, 5, 1 m. en los trasectos 6, 1, 4.

Estas proposiciones no deben interpretarse en el sentido, por un lado, de que todas las variables ambientales varían paralelamente unas a otras sobre algún gradiente o, por otro lado, de que todas las variables presentan los mismos valores en las estaciones que toca la recta inferior izquierda. Sino en el sentido de que el cambio en una variable puede ser compensado por el cambio en otra para mantener constantes o compensar los requerimientos ecofisiológicos de las especies involucradas. Por ejemplo, la atenuación luminosa ejercida por la columna de agua puede ser compensada por un sustrato con mayor reflectancia (o albedo) para mantener estacionario el balance térmico o la cantidad de radiación en el agua. Los fondos lodosos y rocosos de calor obscuro, absorben mas radiación que los fondos arenosos. En los primeros, la luz del ambiente acuático suprayacente está controlada por la constante de atenuación del agua, mientras que en los segundos algo de la luz que llega al fondo es regresada al agua, produciendo un ambiente acuático más luminoso favorable para el desarrollo de las algas fotófilas en las zonas someras.

Estos procesos establecen la existencia de ambientes que van cambiando gradualmente de manera tenue y pronunciada, pero también establece la existencia de ambientes geográficamente diferentes pero funcionalmente similares, gracias a la interacción de las variables ambientales.

En el cuadro 9, se incluyen a las especies más frecuentes de todo el lago y es notable la diferencia tanto en el número de especies por estación como en la FRA que en su conjunto explican. El número de especies varía debido a que la frecuencia específica se dividió en intervalos, de manera que si se hubiera considerado una sumatoria de frecuen-

cias ligeramente mayoro ligeramente menor, el número de taxa diferiría aún más de lo que difiere entre estación y estación en dicho cuadro. Considerando las presencias únicamente (Cuadro 9-3), las regiones caracterizadas por los transectos 1 y 6 presentaron el mayor parecido. El sustrato en ambas regiones es similar, con rocas en el transecto 6 y grava en el 1, pero diferente pendiente en el fondo. las dos estaciones de la orilla en el trasecto 4 se agruparon con los dos anteriores.

Las estaciones de la zona profunda del transecto 2, mostraron gran similitud entre sí, y una similitud intermedia entre los dos grupos de estaciones formados por los transectos 1, 6 y 5, 3; estos últimos presentando como factor común a las especies de Spirogyra y la ausencia común de Pleurotaenium ehrenbergii.

De acuerdo a lo anterior, la variedad de especies es mayor en las zonas rocosas, menor en las arenosas e intermedia en las zonas lodosas profundas.

Considerando las frecuencias (Cuadro 9), la imagen anterior no cambia notablemente, sólo se produce una regionalización más fina, en la que las estaciones profundas ocupan una similitud intermedia entre los transectos 1 y 6 principalmente, mientras que el transecto 3 muestra un comportamiento homogéneo y diferente a todos los demás.

La similitud entre floras de ambientes funcionalmente similares que da ilustrada por el árbol de similaridades de la figura 11 y los histogramas de la figura 12. En la primera se incluyen las 112 muestras anuales y la similitud entre ellas utilizando el índice de presencias comunes, incluyendo a todas las 51 especies del cuadro 1.

El agrupamiento de las estaciones se ve más claramente en la figura 12, en la que las estaciones de los dos grupos definidos por el 50% de la máxima similitud se graficaron para resaltar su frecuencia en cada grupo, haciéndose evidentes 3 poblaciones. La primera constituida por las estaciones del transecto 1; la segunda por las estaciones de los transectos 3, 4, 5; y la última por los transectos 2 y 6. En el transecto 1, todavía pueden diferenciarse dos subpoblaciones constituidas por las estaciones 1, 2, 3, 4 y 3, 4, 5, 6. Las estaciones 3 y 4 son transiciona

les, la 3 más parecida a las estaciones 8 y 11 de sustrato arenoso, y la 4 más parecida a las estaciones de sustrato rocoso (Fig. 10 y Fig. 3 en Banderas, 1984).

La imagen derivada del análisis de las figuras 10 y 12, permite su poner la existencia en el lago de hábitats verdaderamente contrastantes, en forma similar a la impresión que se obtiene al comparar una zona de- sértica con una selva o un bosque. Es decir, las zonas superiores del lago afectadas por fuertes corrientes impulsadas por el viento que movi- lizan continuamente los sedimentos más finos, con altas intensidades lu- minosas debidas al sustrato arenoso de alta reflectancia (albedo), y pro- nunciados cambios de temperatura y nivel del agua, determina el estableci- miento de especies que pueden adaptarse a dichas condiciones y migrar - (o desaparecer) cuando alguna combinación, de las infinitas posibles, en- tre variables se vuelve intolerable. La zona somera, aún presentando - los mayores gradientes físicos, también es la más homogénea fisiocoqui- micamente debido a que las corrientes mantienen un mezclado continuo del agua, como parece demostrarlo la recta superior de la figura 10.

Los gradientes físicos van disminuyendo conforme se incrementa la profundidad, o conforme las rocas se van convirtiendo en característica - común del sustrato. La zona de estabilidad relativa se alcanza alrede- dor de los 3 - 4 m. de profundidad, justamente donde se dan los picos de diversidad algal bentónica, oxígeno disuelto en la capa de agua adyacen- te al sedimento (Banderas, 1984) y productividad fitoplanctónica (González- Villela, 1984), o conforme nos acercamos a los transectos 1, 4 y 6 con - los conjuntos de estaciones donde la diversidad es mayor.

Entre los tres y los cuatro metros de profundidad, calculada según una fórmula relacionada con la geometría del lago (En Margalef, 1983), - es donde teóricamente se debería de formar la termoclina en caso de esta- blecerse la estratificación del cuerpo de agua. Es entonces una profun- didad crítica, tanto desde el punto de vista físico como biológico, y - bien puede interpretarse como un ecotono donde al unirse dos regiones - bióticas se da, por un lado, la máxima productividad, y por el otro, el máximo de diversidad, debidas a los disturbios continuos que ejerce el -

ambiente fisicoquímico de una región sobre los elementos bióticos de la otra, perturbación crónica debida a las fluctuaciones mensuales y anuales en el nivel del agua. Cabe preguntarse si de presentarse la termoclina desaparecerían los picos de diversidad y productividad primaria, volverse negativos, o verse favorecidos debido a una mayor heterogeneidad ambiental.

En el sentido vertical, las asociaciones algales están determinadas principalmente por la cantidad de luz que alcanza las diferentes profundidades, por la distribución de los sedimentos (al igual que las macrofitas), que a su vez depende del patrón de circulación del agua, y por la variación diaria de la temperatura a las diferentes profundidades. Las demás variables físicas y químicas juegan un papel secundario, a la vez que se ven fuertemente influenciadas por la vegetación.

La distribución diferencial descrita en la figura 7, demuestra el cambio en la dominancia ejercida por los dos grupos principales de microalgas, las Zygnematales y las Oedogoniales, conforme se incrementa la profundidad. De esta manera, las Zygnemas responden como especies fotófilas y euritermas, mientras que las Oedogoniales muestran un comportamiento que obedece a la distribución de los sedimentos que a su vez determina la presencia de su sustrato, las Nitellas. En estas circunstancias, responden como especies esciáfilas y térmicamente habitan en una zona menos variable, ligeramente más calida en promedio.

El valor adaptativo entre la reproducción sexual y la asexual es diferente, y refleja a su manera la respuesta de los organismos a los diferentes tipos de selección natural a los que se encuentran sujetos. En las algas la reproducción vegetativa fue más abundante en la superficie mientras que la sexual fue mayor en el fondo del lago.

El hecho de que la reproducción sea sexual o asexual es un carácter que está vinculado con las estrategias seleccionadas naturalmente en los organismos que los habilita para explotar determinados ambientes. Un sistema genético debe satisfacer dos requerimientos opuestos, la preservación de la adaptación al ambiente presente, y la provisión de

adaptación a ambientes cambiantes. El grado de recombinación que permite el sistema genético es una adaptación a la posición de la especie sobre los gradientes espaciales y sucesionales. Los sistemas genéticos que favorecen la recombinación reducida, son seleccionados para estar en habitats sucesionales tempranos relativamente severos. La estrategia óptima incluye la rápida invasión y saturación del habitat con una progenie numerosa bien adaptada. La plasticidad fenotípica es suficiente para enfrentar los cambios ambientales a corto plazo que se encuentran en los habitats abiertos físicamente estresantes (Pickett, 1976).

La distribución diferencial de los tipos de reproducción de las especies se relaciona con la diferenciación ambiental en el lago El Sol. En la zona superior del lecho lacustre, las variables físicas presentan sus mayores gradientes pues reciben mayor influencia de las variables meteorológicas; influencia que se va atenuando con la profundidad. Cerca de la superficie el viento produce corrientes más intensas y se lleva el calor latente del agua superficial; los cambios de temperatura entre el día y la noche (en ocasiones mayores de 20°C) y entre épocas del año son menos amortiguados; la intensidad luminosa igualmente presenta mayores contrastes nictamerales, llegando incluso a inducir la inhibición de la fotosíntesis por fotooxidación del cloroplasto facilitada por las altas concentraciones de oxígeno y la mayor intensidad de radiación ultravioleta (Banderas, 1984; González-Villela, 1984); el tamaño de grano de los sedimentos es más variable, y los granos pequeños más inestables por el efecto de las corrientes. Esta zona, además, se ve periódicamente expuesta debido a las fluctuaciones en el nivel del agua. En ella dominan las zygnemas (Fig. 7), que presentaron exclusivamente procesos de reproducción asexual mediante acinetos producidos frecuentemente durante todo el período de muestreo. Su plasticidad fenotípica pudo manifestarse, inclusive, por la presentación de estados polimórficos representados por los diferentes diámetros encontrados (si es que se trata de una sola especie). Este polimorfismo puede

estar relacionado a diferentes estados de ploidía que manifestarían claramente una variación genotípica, pero esta variación es bastante limitada por la ausencia de procesos sexuales inter e intra individuos de las diferentes clases de ploidía. Esta es una especulación bastante tentadora, pues en contraparte a las Zygnema en la zona superior, se encuentran las Oedogoniales y las Nitella en la zona inferior, que presentaron procesos de reproducción sexual con bastante frecuencia (Cuadro 7, y Fig. 7).

El hecho de que Nitella spp. produzca oosporas durante todo el año (Banderas, 1984), puede ser en parte una respuesta inducida por factores físicos; pero también puede ser una respuesta al pastoreo continuo sobre sus diásporas por parte de una densa población de oligoquetos de la familia Lombricidae que abundan en los sedimentos lodosos que coloniza - Nitella. Esta presión, aunada al efecto de sombreado que producen tanto las epífitas, sobre todo en las zonas profundas (Sand-Jensen y Sondergaard, 1981), como la nubosidad y el aporte de sedimentos en la época de lluvias y durante los picos de producción del fitoplancton, inducen como - respuesta en estas algas una intensa reproducción sexual y vegetativa. La primera para producir diáspora que favorezca la dispersión. La segunda como respuesta orgánica a las condiciones físicas. Dicha respuesta ha sido demostrada en Nitella flexilis, por Nygaard y Sand-Jensen - (1981), en un lago con características similares a las de El Sol, y en general, se encuentra acompañada por una plasticidad fenotípica tal, que llevaron a Wood (e Imahori, 1964) a proponer que estas algas actualmente se encuentran en una franca radiación adaptativa a través del mundo entero, y a integrar a un gran número de morfos en especies extremadamente - variables basado fundamentalmente en los pocos cariotipos con los que - contaba.

La sucesión que se da en una comunidad lacustre en condiciones naturales es alógena (controlada externamente) y depende principalmente del incremento en la cantidad total de nutrientes en el agua (Bernardi, - 1981). Propicia el establecimiento de especies oportunistas que se suceden en el tiempo debido a que las condiciones fisicoquímicas cambian pro-

gresiva y crónicamente, seleccionándose a las especies únicamente por su rango de tolerancia a los factores ambientales y no por factores edógenos, los cuales sólo se hacen patentes cuando el cuerpo de agua se estabiliza en un nivel trófico. Este caso de sucesión se parece al modelo de tolerancia discutido por Connell y Slatyer (1977).

La sucesión espacial hacia el fondo del lago, indica un reemplazo de especies en orden tal que decrece el oportunismo, como se puede inferir de la transición de la dominancia desde las Zygnema hacia especies de Oedogonium, Bulbochaete y Nitella.

En términos generales, la flora descrita presenta un alto grado de semejanza, a nivel de géneros, con otras floras presentes en aguas de lagos y ríos de zonas templadas de mayores latitudes y con otras floras alpinas (V.G. Round, 1964 y 1981; Mueller, 1980; Leclerc y Fabri, 1982; Margalef, 1983). Sin embargo, en El Sol la flora presenta algunas peculiaridades como son la notablemente baja riqueza de especies de diatoméas (Kusel-Fetzmann, 1973) que estaría ligada a la poca cantidad de silicatos disueltos en el agua debido a la naturaleza poco soluble de la roca y sedimentos de la cuenca, y a la baja temperatura que no favorece el efecto de solvatación. Otra peculiaridad es la baja riqueza de géneros de desmídias presentes, la cual debería ser mayor dada la calidad del agua y la temperatura imperante (Dussart, 1966). Este abatimiento puede explicarse en parte por el reducido tamaño del lago (~ 24 ha), por la homogeneidad de la columna de agua debida a su mezcla continua, y a la baja concentración de Na^+ y K^+ en relación al Ca^{++} (Shoesmith y Brook, 1983).

Todas las especies de desmídias fitoplanctónicas encontradas por Kusel-Fetzmann (op. cit.) también se encontraron formando parte del bentos junto con Closterium lunula, la mayor closterínacea y de hábito estrictamente bentónico en El Sol. La aparición inconsistente de todo el género Closterium, así como sus bajas abundancias, demuestran lo poco representativo que resultó el dispositivo de muestreo para este grupo, pudiendo interpretarse en el sentido de que pertenecen mayormente al

plancton, salvo C. lunula, y que debieron ser muy abundantes para haber aparecido en las muestras. Esto implica que dicho grupo de organismos - migran de un hábitat a otro, explicando así los picos en la concentración de clorofilas cerca del fondo encontrados por González-Villela (1984).

La migración del fitoplancton hacia el fondo tiene dos objetivos: - buscar nutrientes cerca del sustrato donde se realizan más intensamente los procesos de mineralización de la materia orgánica, y protegerse de la luz durante el proceso de asimilación de los carbohidratos, mismos - que se fotosintetizaron en las capas superficiales de agua. Estos hechos hablan claramente de la predominancia de los procesos disfuncionales en la absorción de nutrientes por parte de estos organismos, de - sus limitantes dimensionales para formar parte del plancton en el caso de C. lunula, y de la mayor cantidad de nutrientes disueltos en la capa de agua adyacente a los sedimentos (Reynolds, 1984; Banderas, 1988).

Las especies epipélicas unicelulares Pleurotaenium ehrenbergii y Closterium lunula parecen preferir las profundidades medias en zonas - protegidas de las corrientes fuertes por las rocas (Transectos' 1, y 6), en donde los sedimentos son las arenas de menor tamaño de partícula. Las euglenas se presentaron con mayor frecuencia en la estación 22, la - más profunda, poco iluminada y con sedimentos ricos en materia orgánica, características que recuerdan su carácter heterótrofo. Mientras que Scenedesmus se encontró en forma apreciable en las estaciones de poca - profundidad, acorde con su hábito planctónico.

La mayoría de la fitosociología acuática epicontinental se ha basado en la presencia y cobertura de la vegetación fanerogámica y poco o nada considera a las especies algales, salvo cuando son incluidas como especies acompañantes y solamente cuando su biomasa es considerable, hecho que únicamente ocurre en lagos con alto nivel trófico (meso-eutróficos) (Round, 1981; Hutchinson, 1974; Reid y Wood, 1974).

Aparentemente, la única excepción son las macroalgas de la familia Characeae que, aunque no son las únicas algas macroscópicas, si son las únicas algas rizobentónicas (Round, 1981).

Este menosprecio hacia las algas es debido a la carencia de estudios sostenidos sobre comunidades algales dulceacuícolas, y a que las comunidades de fanerógamas acuáticas son más persistentes gracias a sus ciclos de vida más prolongados y a sus tejidos más resistentes. No obstante, la cobertura de las fanerógamas varía con la época del año, que determina el nivel del agua y sus características fisicoquímicas que, a su vez, también son influenciadas en gran medida por las plantas vasculares acuáticas (ver Lot y Novelo, 1987, como ejemplo de lagos tropicales).

En el lago El Sol, la vegetación de fanerógamas acuáticas es comparativamente raquílica respecto a lagos cráter ubicados a menor altitud (V.G. Ramírez y Novelo, 1984), debido a las condiciones climáticas predominantes y al bajo contenido de nutrimentos en los sedimentos y en el cuerpo de agua.

Considerando únicamente a las macrofitas, el lago presentaría solamente dos tipos de vegetación considerando sus formas de vida:

- a) Hidrofitas enraizadas emergentes: Eleocharis sp.
- b) Hidrofitas enraizadas sumergidas: Elatine brachysperma en las zonas someras y Nitella spp. en las zonas profundas. El término somero se refiere a las zonas rivereñas.

Rangel y Aguirre (1983), que trabajaron en el lago andino Tota a 3200 m de altitud en Colombia, describieron una asociación caracterizada por la especie Elatine chilensis, lo que puede favorecer la selección de este género como característico de ambientes fríos que ofrecen un sustrato arenosos para su desarrollo.

Relativamente cercana a El Sol, la única flora algal que se ha estudiado es la del lago de Santiago Tilapa o Victoria (Mendoza, 1973), que se localiza a menor altitud (2,800 m s.n.m.) en la vertiente SW de la Sierra del Ajusco, que también forma parte de la Sierra Volcánica Transversal. Esta flora y la de El Sol guardaron semejanza en cuanto al contenido de géneros de clorofitas. Sin embargo, el lago Victoria demostró mayores diversidades de cianofitas y desmídias, hecho que se puede explicar por la mayor área superficial del cuerpo de agua y el aporte de mayores cantidades de nutrimentos orgánicos y minerales procedentes de una

mayor variedad de fuentes exógenas. Estos hechos, junto con la presencia de una mayor diversidad de fanerógamas acuáticas, la transparencia de sus aguas y su poca profundidad, hacen suponer que el lago Victoria presenta un grado de mesotrofia con marcada tendencia a la eutroficación.

Destacan dos aspectos importantes del manejo que se ha hecho del lago El Sol. El primero es atraer hacia él al turismo. El segundo, introducir peces para coadyuvar al aspecto anterior. Las consecuencias de estos hechos en la historia natural del lago puede ser indeseables, pues el turismo va acompañado de procesos de contaminación orgánica producida por desperdicios y movilización del sedimento de las orillas hacia el agua, mientras que la introducción de peces retarda el ingreso de los nutrientes de origen orgánico a los sedimentos del fondo. En consecuencia, se incrementa el nivel trófico de la masa de agua y se acelera la eutroficación, resultados lamentables considerando las características naturales de este tipo de lagos y los procesos que mantienen su oligotrofia (Larson, 1981; Banderas, 1984). Antes de la introducción de las truchas, El Sol debió presentar un grado de saprobiedad todavía menor, tal vez rayando en la zona IX denominada Catarófica, hecho sorprendente dada la antigüedad del lago, que se calcula en unos 10,000 años según Bloomfield y Valastro (1974), quienes mencionan que la última erupción del volcán fue después de la última glaciación del Pleistoceno. De ser así, el lago debió exhibir una comunidad diferente en flora y fauna, previa al ajuste estructural y funcional que implica la presencia de los peces (Brooks, y Dodson, 1965; Cairns et al, 1972; Henrikson et al, 1980).

PERSPECTIVAS DE INVESTIGACION

El lago El Sol, ofrece grandes oportunidades a los investigadores - para estudiar los diversos aspectos de la limnología y la ecología acuática en las zonas tropicales, en condiciones que pueden considerarse totalmente naturales. En otras palabras, debido a su localización, el lago aún se encuentra a salvo de la influencia perturbadora de las actividades humanas, con la excepción del impacto que tienen los contaminantes atmosféricos transportados por el viento y depositados en el lago por la lluvia, así como la introducción de especies extrañas, el aporte de materia orgánica y el aumento en la movilización de los sedimentos por el hombre y los animales que pastorea. De todos estos factores, la contaminación y la introducción de especies extrañas son los que revisten mayor importancia.

Aunque en el presente trabajo no se demuestra, el comportamiento - de la frecuencia anual por profundidad descrito por Banderas (1984), conduce a pensar que la distribución anual de las poblaciones se puede - aproximar mediante modelos de carácter matemático-probabilístico, como - son la distribución de probabilidades de Póisson, la binomial positiva - y la binomial negativa.

Teniendo como hipótesis nula que cada organismo tiene una probabilidad constante pero desconocida de aparecer en una profundidad, estación, o tiempo dados, independientemente de la probabilidad de que aparezca - otro organismo, también es posible evaluar el grado y sentido del agregamiento intra e interpoblacional, tanto en el espacio como en el tiempo - (Pielou, 1975).

Otra alternativa, pero con el mismo objetivo, es aplicar los modelos log-lineales para evaluar el grado y sentido de la interdependencia de las frecuencias de los diferentes organismos. Estos modelos se conocen como saturados, y sus resultados son independientes de las dos causas que pueden determinar la ausencia de datos en una matriz: por haber-

sido realmente evaluada, o por deficiencias del muestreo (Nash, 1975).

También es posible realizar un análisis de ordenación espaciotemporal de las especies para definir las condiciones ambientales bajo las cuales se presentan.

Otras incógnitas importantes son las relaciones flogenéticas entre los diferentes morfos encontrados en las conjugatales y en Closterium, las relaciones de herbivoría entre Nitelia spp. y los oligoquetos presentes con abundancia en el fondo del lago, las relaciones biogeográficas de las algas encontradas dadas las características del lago, la presencia de competencia y de otras interacciones bióticas entre los organismos, y otros aspectos relacionados con el papel ecológico que juegan las algas en los ecosistemas acuáticos, mismos que demandan una gran cantidad de estudios complementarios entre sí.

CONCLUSIONES

En los lagos oligotróficos, el fitobentos contribuye con el 80% o más de la producción primaria del ecosistema, por lo que resulta importante comprender la dinámica de dicha comunidad que hasta el momento ha sido soslayada.

En México, es preponderante estudiar más a fondo los recursos hidrológicos puesto que la demanda creciente de agua y la contaminación ponen en serio peligro su integridad. Por otro lado, la introducción y el desarrollo de técnicas acuícolas requieren este conocimiento para su mejor implementación, puesto que existen diferencias notables respecto al comportamiento térmico, biogeoquímico y biológico entre los cuerpos de agua de las regiones templadas donde se desarrollan las técnicas y modelos, y los cuerpos de agua tropicales en donde son introducidas.

La flora algal continental de México apenas se conoce, pues las investigaciones al respecto presentan una cantidad y una distribución restringidas considerando la riqueza ambiental y florística del país. Los estudios biogeográficos y ecológicos son prácticamente inexistentes, lo que se refleja en la escasa comprensión de los sistemas hidrológicos nacionales desde el punto de vista biológico.

La evolución trófica y la sucesión de las comunidades, son dos aspectos centrales en el estudio biológico de los sistemas acuáticos. El nivel trófico puede relacionarse con una determinada asociación de organismos. Dicha asociación es una unidad de clasificación abstracta, pues se elabora a partir de aspectos seleccionados por el investigador. Están solo la unificación en torno a la metodología lo que le da a la asociación un carácter universal.

El Sol es un lago tropical con características de lago templado debido a su altitud, Presentó circulación continua debida a la surgencia convectiva de aguas cálidas desde el fondo. Este fenómeno es debido a -

una combinación de tropicalidad y altitud.

El muestreo de la vegetación estuvo condicionado por la forma de la cuenca y la distribución de los sedimentos, por lo que no se realizó aleatoriamente.

El estudio se concentró en las algas filamentosas. A través del análisis exploratorio de datos se hicieron evidentes poblaciones consideradas como morfo especies. A cada una, se le calcularon dos valores de importancia que combinan la probabilidad de establecerse, y una medida de éxito a través de su abundancia. Un valor permitió definir a la especie dominante en cada subcomunidad bentónica, estando los organismos más importantes en las subcomunidades rizobentónica y epipélica. Dichas subcomunidades delimitan a tres zonas del lago sobre el gradiente batimétrico: la zona superior, caracterizada por especies epipélicas que se reproducen asexualmente (*Zygnematales*); la zona profunda, con especies rizobentónicas y epífíticas con procesos de reproducción sexual (*Nitella* spp. y *Oedogoniales*) y la zona intermedia, en la que se superponen los dos anteriores y que presentó los máximos de diversidad y producción primaria. Esta última, estimada en forma correlativa a los máximos de oxígeno disuelto en el agua adyacente al sustrato y de productividad filoplanctónica en la masa de agua. La zonación de los tipos de reproducción está acorde con la magnitud de los gradientes ambientales, que son mayores en la superficie que cerca del fondo.

Las condiciones imperantes en el fondo de la masa de agua, provocan un recambio intenso de biomasa vegetal en las especies de *Nitella*, que producen en ésta una respuesta orgánica que va acompañada de una continua producción de diaspóra y una alta variabilidad morfológica. La producción de diaspóra también puede estar relacionada con efectos de herbivoría ejercida por nemátodos.

El análisis de cúmulos demuestra, por un lado, la existencia en el lago de zonas con características florística y vegetacionales similares, y por otro una gran similitud de la constitución florística de cada estación en el transcurso del tiempo, lo que implica una alta resiliencia de

la comunidad considerando los efectos del régimen meteorológico anual en el lago.

En los lagos, la sucesión temporal está controlada por factores externos y no tanto por interacciones bióticas, aunque éstas adquieren relevancia cuando el lago se estabiliza en un nivel trófico. De esta manera, la sucesión resulta ser alógena y del tipo de tolerancia. Dicha sucesión, en El Sol es extremadamente lenta en virtud de las características geográficas, climáticas y biológicas de la zona donde se localiza la cuenca.

La flora algal del lago presentó gran similitud con otras floras alpinas y con el lago Victoria relativamente cercano, aunque con una menor diversidad de diatoméas, desmicias y cianofitas, debido a la naturaleza poco soluble de la roca y sedimentos de la cuenca, a su pequeño tamaño, a la homogeneidad de la columna de agua y su estado de oligotrofia.

El lago puede ser ubicado en la zona Oligosapróbica, y el manejo que se ha hecho de él puede tener efectos indeseables en su historia natural.

Es posible realizar estudios para establecer correlaciones interespecíficas y de las especies con las variables ambientales, a manera de conocer más cercanamente la dinámica de la comunidad.

Longitud máxima	795.1 m SSW-NNE	Volumen	1,589,721 m ³
Ancho máximo	482.4 m	Profundidad máxima	15 m
Ancho medio	298.5 m	Profundidad promedio	6.05 m
Perímetro	3.68 km.	Profundidad relativa	2.73 %
Area	233,819 m ²		

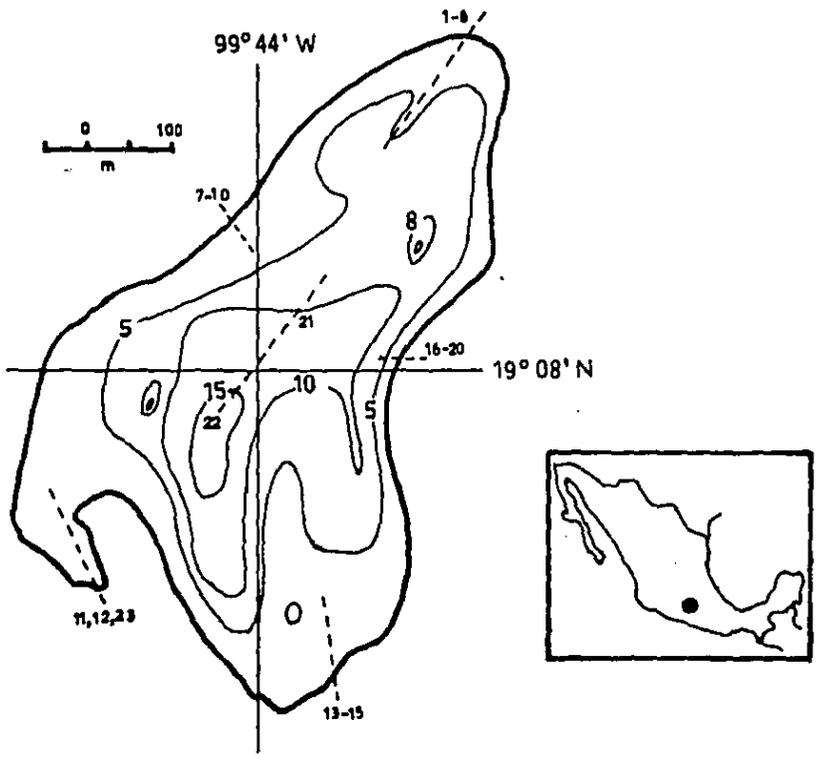


Figura 1.- Caracterización, localización y batimetría del lago El Sol y ubicación de las estaciones de muestreo (números pequeños).

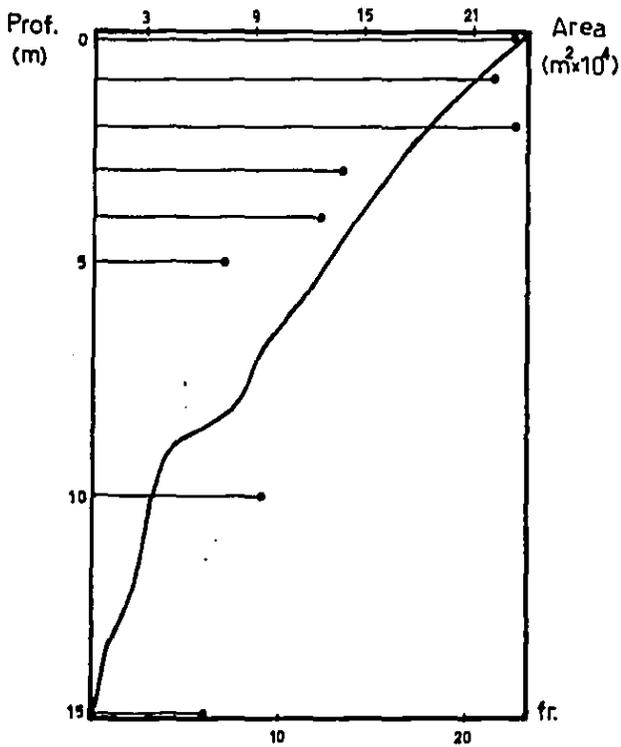


Figura 2.- Comportamiento de la relación área profundidad (línea continua), y densidad del muestreo en cada profundidad (barras). Esta última se reporta como la frecuencia - absoluta (fr) de muestras obtenidas en cada nivel.

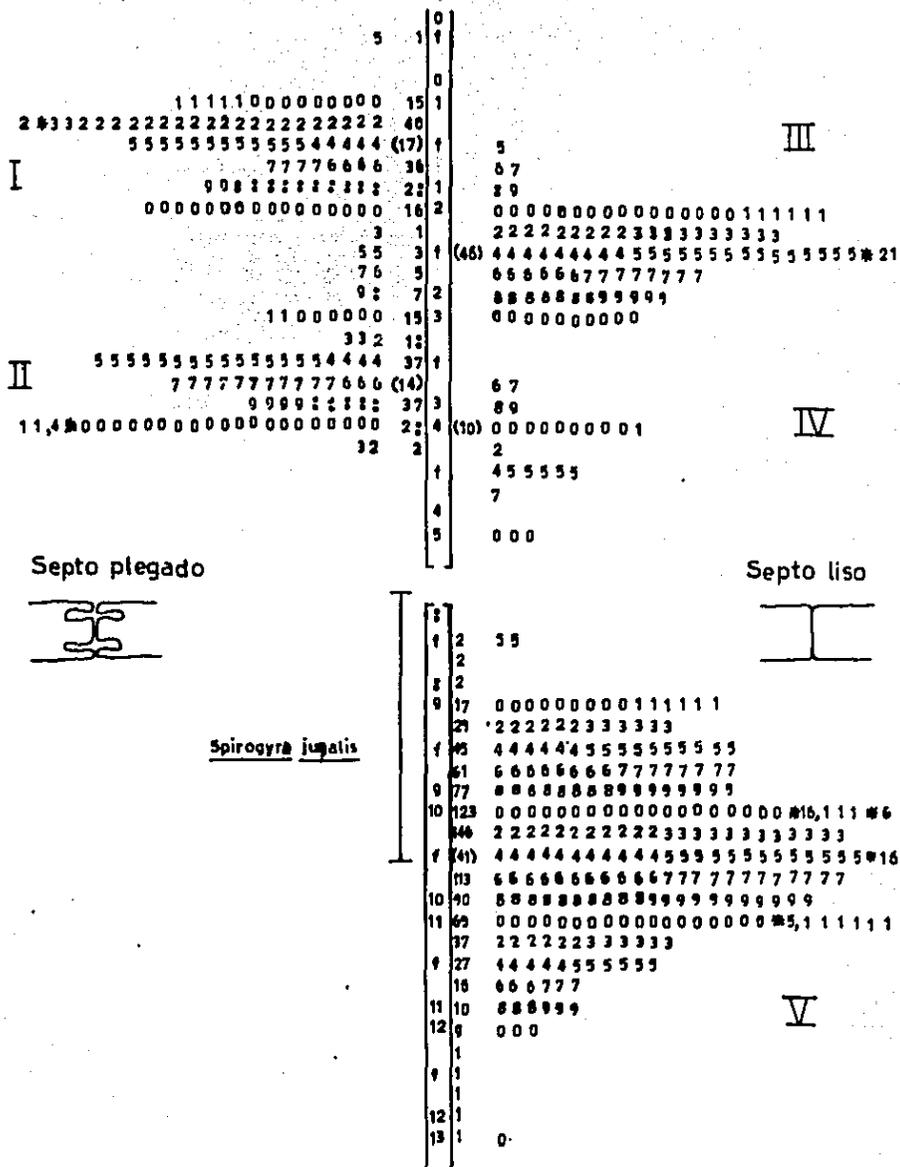


Fig. 4 Diagrama de Tallo-y-hoja en espejo del género *Spirogyra*. A la izquierda las formas con septo plegado. A la derecha con septo liso. Los números romanos indican a las unidades diferenciadas. Se muestra el ámbito del diámetro del filamento de *S. jugalis*.

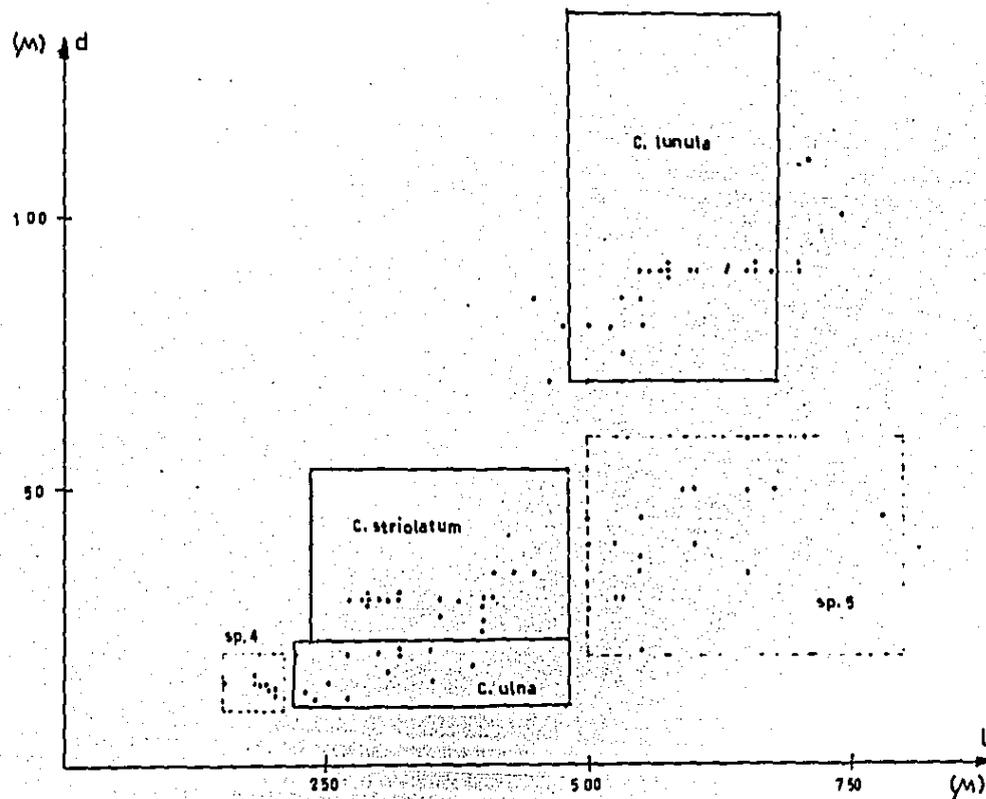
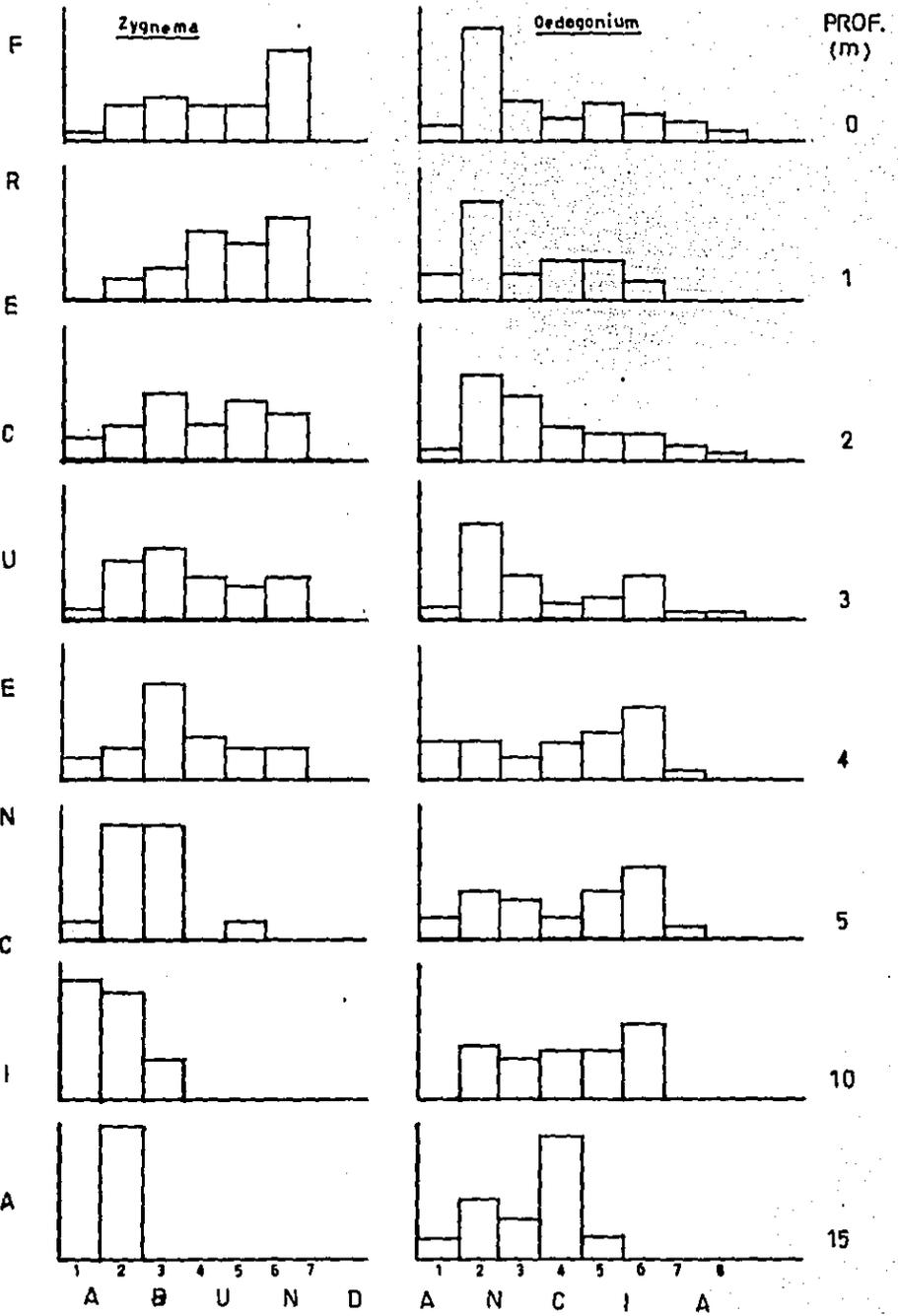


Fig. 5 Diagrama de dispersión de la relación alométrica del género *Closterium*. Los recuadros con línea sólida demarcan los ámbitos de las dimensiones evaluadas en las especies identificadas. Los recuadros con línea discontinua muestran a las otras formas no identificadas.

Fig. 7 Distribuciones de frecuencia de las abundancias ordinales de los géneros más abundantes y frecuentes en el perfil vertical del lago (columna extrema izquierda). Ejes verticales, frecuencia relativa; los ejes horizontales, abundancias, los valores son los mismos para las barras correspondientes en sentido vertical. El cambio del sesgo al incrementarse la profundidad es notable.....



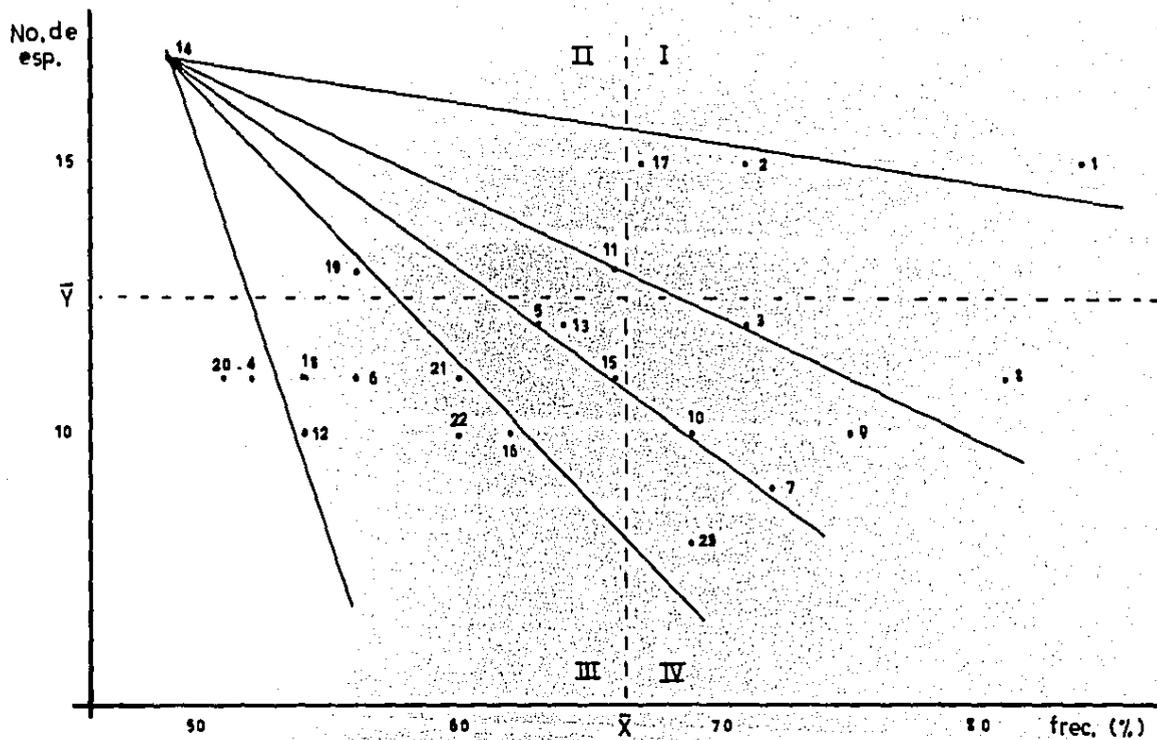


Figura 9.- Relación entre frecuencia explicada y número de especies incluidas del cuadro 5.

$$\bar{X} = 84 + 49/2 = 66.5; \quad \bar{Y} = 17 + 19/2 = 12.5$$

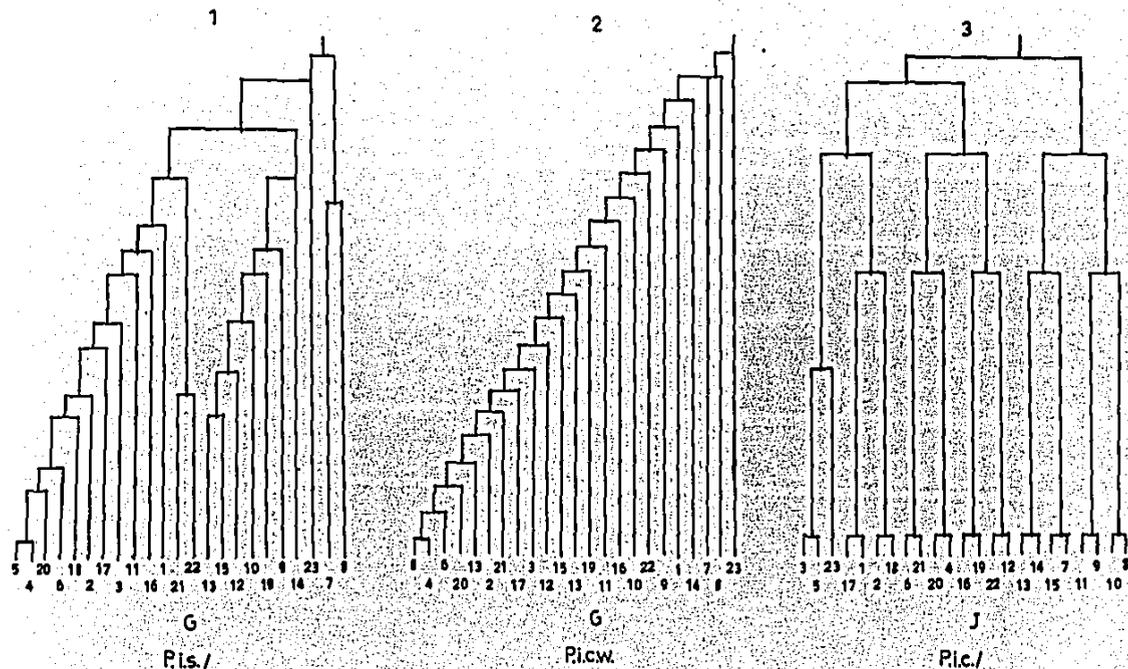


Figura 10.- Árboles de similitud para los datos de frecuencia relativa y presencia-ausencia anual de las especies, entre las 23 estaciones de muestreo. A la izquierda con el índice de Gower (1 y 2) para estados múltiples (frecuencias) y la derecha con el Jaccard (3) para presencia-ausencia. Las técnicas aplicadas fueron: Promedio intragrupal sin la diagonal (1), promedio intragrupal con pesos (2), y promedio intragrupal con la diagonal (3).

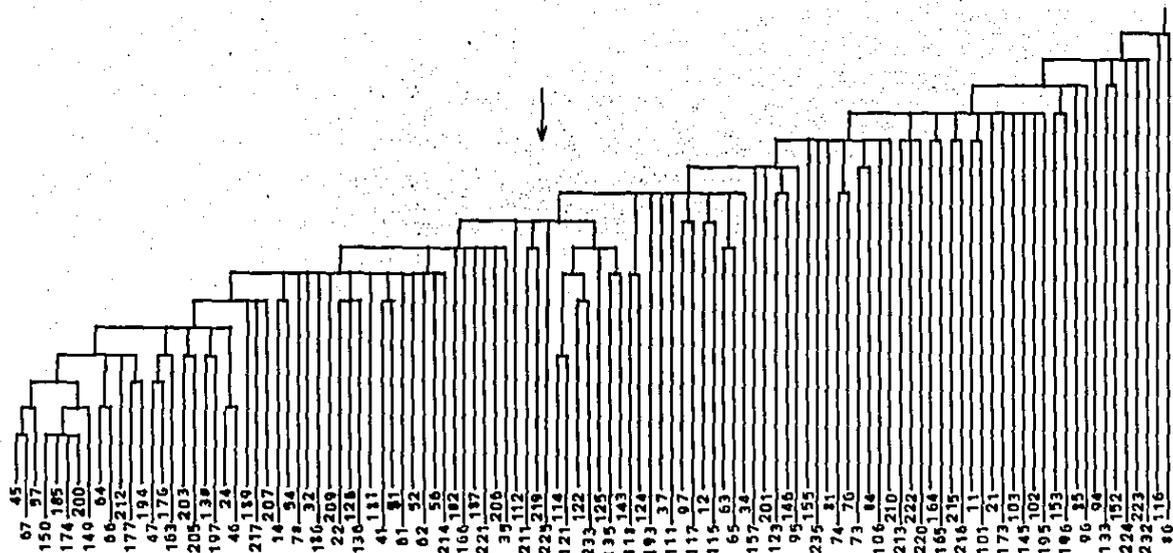


Figura 11.- Arbol de similitudes obtenido a partir de las 112 muestras colectadas durante el periodo de estudio. La flecha separa al nivel del 50% de la máxima similitud a los grupos definidos en la figura 12. La técnica de agrupamiento fue el Promedio Intergrupar con el índice de similitud Presencias Comunes. Los valores de similitud fueron: Máxima = 12; mínima = 3.66. Las series de números en el dendrograma corresponden a la estación y mes de colecta (última cifra).

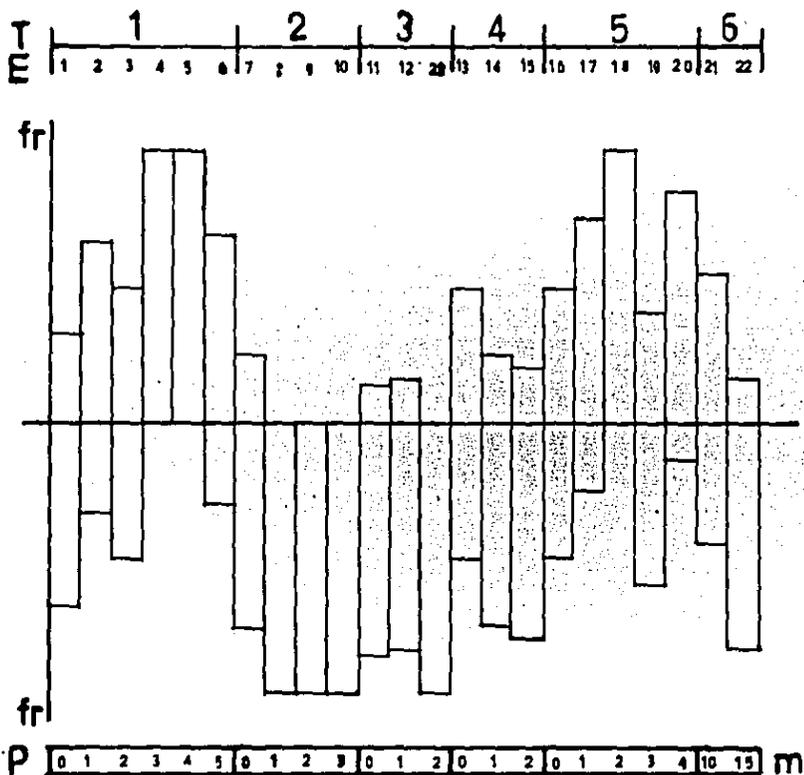


Fig. 12 Distribución de frecuencias de cada estación en los dos grupos definidos por el 50% de similitud en la Fig. 11

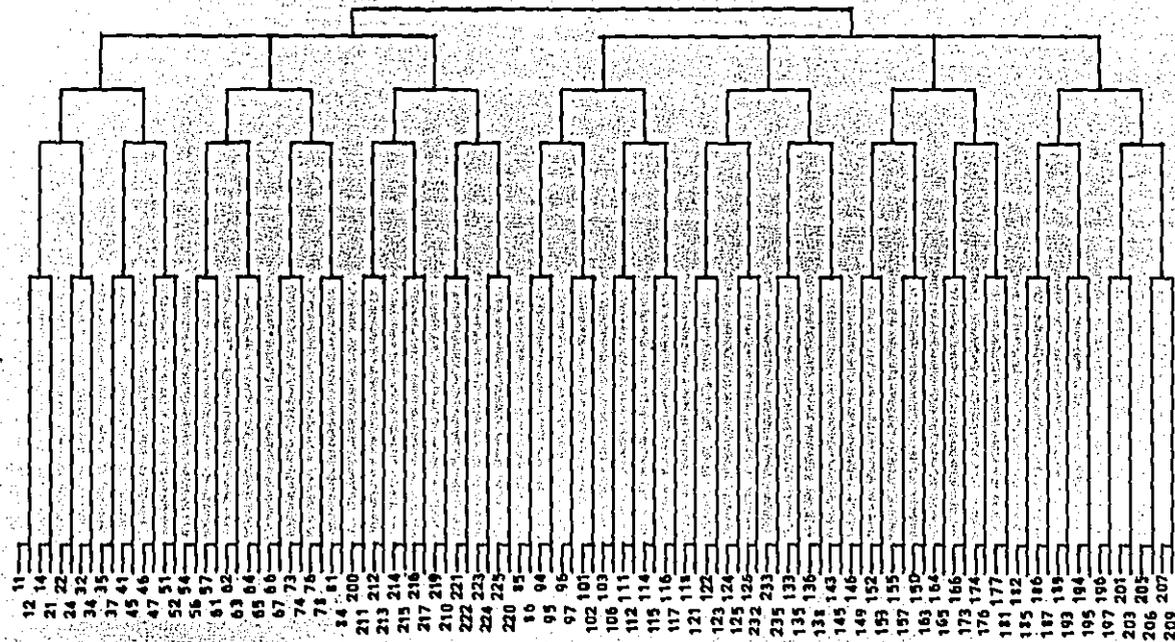


Figura 13.- Agrupamiento de las estaciones de muestreo usando el índice de Jaccard. La frecuencia de las estaciones en cada uno de los siete subgrupos demuestra la constancia de la composición de la flora algal del lago durante el año.

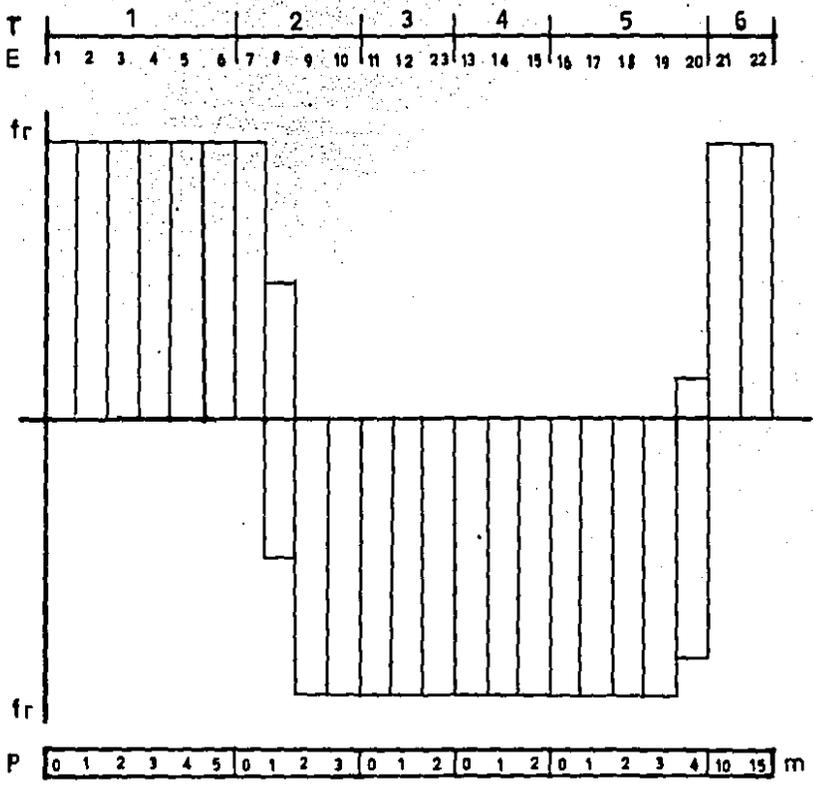


Figura 14. Frecuencia de las estaciones en cada grupo de la figura 13. Valores de los ejes como en la figura 12. T- transecto; E - estación; P - profundidad (m); fr - frecuencia relativa.

Cuadro 1.- Imágen del muestreo realizado. Las muestras están distribuidas en espacio - tiempo como se ve en el cuadro. El tiempo está en el eje vertical y las estaciones en el horizontal. Los números en las intersecciones indican la profundidad a la que se ubicó la estación. El total de muestras obtenidas fue 112.

		ESTACION																							
MES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	Σ	
1	0	1	3	4	5		1		3	0	1								2	4	10	15		13	
2	0	1	2	4	5				3	0	1			2				2				10	15	2	13
3					5	0			3	1	0	1	2	0	1				3	4	10	15	2		14
4	0	1	2	4	5	0	1	2		0	1				0	1			3		10	15			15
5			2	3	5	1	2			0	1	0	1	2	0				2	3	4	10	15	2	17
6				3	4	5	0	1	2	3	0	1	0	1		0	1		2	3	4	10			17
7			2	3	4	5		2	0					2		1	2	3	4	10					12
8						0				0	0											10			3
9														1					2	4					4
10															2						4	10	15		4
Σ	3	3	4	4	5	7	4	4	4	4	7	6	4	4	5	4	4	6	5	7	9	6	3		112

P R O M E D I O :

4.87 muestras · estación⁻¹

11.2 muestras · mes⁻¹

CUADRO 2.- Lista de las especies fitobentónicas del lago El Sol.

Incluye algas y fanerógamas. Ø - diámetro; L - longitud; pp - septo plegado; pl - septo liso. Ø y L en micras.

Cyanophyceae

- 001 *Tolypothrix nodosa* Bharadw
- 002 *Pseudonabaena constricta* (Szafer) Lauterborn
- 003 *Nostoc paludosum* Kützing
- 004 *Oscillatoria mougeoti* Kützing
- 005 *Lyngbya perelegans* Lemmermann

Chlorophyceae

- 010 Ulotrichales Kützing
- 011 *Draparnaldia glomerata* (Vaucher) Agardh
- 012 *Microthamnion* sp. Nägeli
- 013 *Thamniochaete huberi* Gay
- 014 *Aphanochaete repens* Wolle
- 015 *Chaetosphaeridium pringsheimii* Klebahn
- 020 *Bulbochaete congener* Hirn
- 021 *B. debaryana* Wittrock & Lund
- 022 *B. murile* Wittrock & Lund
- 023 *B. repanda* Wittrock
- 030 *Oedogonium acrasponum* De Bary
- 031 *O. equinospermum* A. Braun
- 032 *O. flavescens* (Hass.) Wittrock
- 033 *O. grande* v. *majus* Hansgirg
- 034 *O. rufescens* Wittrock
- 035 *O. sexangulare* Cleve (Wittrock)
- 036 *O. sociale* Wittrock
- 037 *O. suecicum* Wittrock
- 038 *Oedogonium* spp.
- 040 *Cladophora* spp. Kützing
- Zygnema* Agardh
- 050 sp. 1, Ø 10
- 051 sp. 2, Ø 20
- 052 sp. 3, Ø 30
- Spirogyra* Link
- 053 sp. I, pp, Ø 5-20
- 054 sp. II, pp, Ø 23-43
- 055 sp. III, pl, Ø 15-30
- 056 sp. IV, pl, Ø 36-50
- 057 *Spirogyra jugalis* Kützing + sp. V, Ø 90
- 058 *Sirogonium sticticum* Kützing
- 059 *Desmidium swartzii* Agardh
- 060 *Closterium lunula* (Müll.) Nitzsch
- 061 *C. striolatum* Ehrenberg
- 062 *C. ulna* Focke
- 063 sp. 4, L 50-200, Ø 13-16
- 064 sp. 5, L 500-780, Ø 20-60
- 065 sp. 6, extremos en forma de clava.
- 066 *Gonatozygon aculeatum*
- 067 *Pleurotaenium ehrenbergii* (Brébisson) De Bary

Cuadro 2.- Continúa.

070 *Nitella* spp. Agardh

Bacillariophyceae

080 Diatomeas epifitas

Angiosperma

090 *Elatine brachysperma* Gray

091 *Eleocharis* sp.

Fitoplancton

100 *Scenedesmus* sp. Heyen

101 *S. quadricauda* (Turp.) Brébisson

110 *Euglena* sp. Ehrenberg

120 Algas unicelulares varias

Cuadro 4. Ordenamiento de las especies de acuerdo a su frecuencia relativa de aparición anual (FRA). La tercera columna muestra la frecuencia acumulada (Σ FRA) que debe ser igual a 1 ó al 100% de la cobertura. El número de taxa corresponde con el del Cuadro 2.

TAXA	FRA	Σ FRA	X	TAXA	FRA	Σ FRA
51	6.32	6.32		4	0.96	11.22
52	5.70	12.02		120	0.96	19.18
59	5.36	17.38		100	0.91	20.09
66	4.80	22.18		2	0.85	20.94
23	4.71	26.89		61	0.85	21.79
31	4.71	31.60		90	0.95	22.64
38	4.71	36.31		10	0.79	23.43
57	4.50	40.81		21	0.79	24.22
67	4.10	44.91		36	0.79	25.01
34	4.03	48.94		40	0.68	25.69
33	3.70	52.64		64	0.68	26.37
14	3.52	56.16		65	0.57	26.94
55	3.30	59.46		1	0.51	27.45
54	3.24	62.71		62	0.45	27.90
53	3.12	65.83		63	0.40	28.30
20	2.95	68.78		32	0.28	28.58
50	2.73	71.51		58	0.28	28.86
60	2.67	74.18		3	0.23	29.09
70	2.55	76.73		11	0.23	29.32
101	2.38	79.11		13	0.17	29.49
80	2.30	81.41	15	0.17	29.66	
30	1.59	83.00	37	0.17	29.83	
5	1.08	84.08	35	0.11	29.94	
22	1.08	85.16	12	0.06	29.99	
56	1.08	86.24	91	0.05	29.95	
110	1.02	87.26				

Cuadro 5. Comparación entre el valor de importancia calculado (V.I.) y la FRA en las especies más frecuentes en el lago. Se muestra también el valor de la esperanza matemática de cada especie (E.M.).

Taxa	VI	FRA	EM
* <i>Nitella</i> spp.	14.4	2.55	51.6
<i>Zygnema</i> sp. 2	10.2	6.30	26.2
* <i>Oedogonium</i> spp.	9.24	4.71	21.4
<i>Zygnema</i> sp. 3	8.97	5.68	20.1
<i>O. equinospermum</i>	8.42	4.71	17.8
* <i>E. brachysperma</i>	8.32	0.85	17.6
<i>D. swartzii</i>	8.22	5.34	16.9
<i>G. aculeatum</i>	7.32	4.77	13.4
<i>B. repanda</i>	7.12	4.71	12.7
<i>O. grande</i> v. <i>majus</i>	7.01	3.69	12.3

- * Especies que adquieren mayor importancia gracias a su abundancia.

Cuadro 6. Distribución del número de especies por grupos. Se muestra el número de especies y el porcentaje que representa del total.

Taxa	<u>SPP.</u> Div.	<u>SPP.</u> Fam.	<u>SPP.</u> Gen.	% del Total
Cyanophyceae	5			9.8
Chlorophyta	42			
Oedogoniales		12		23.5
<i>Oedogonium</i>			8	
<i>Bulbochaete</i>			4	
Zygnemales		18		35.3
<i>Zygnema</i>			3	
<i>Spirogyna</i>			5	
<i>Closterium</i>			6	
Totales	47	30	26	68.6%

Cuadro 7.- Frecuencias absolutas y porcentuales de presentación de estructuras de reproducción sexual. Se incluye el hábito de la especie. La codificación se encuentra en la parte inferior.

REPRODUCCION SEXUAL

Hábito	Nombre	NMR	FRT
R	<i>Elatine brachyssp.</i>	3	2.7
R	<i>Nitella spp.</i>	24	21.43
e°	<i>O. acrosporum</i>	28	25
e°	<i>O. sociale</i>	14	12.5
e°	<i>O. equinosperrum</i>	10	8.93
e°	<i>O. rufescens</i>	7	6.25
e°	<i>B. debaryana</i>	3	2.7
e°	<i>O. suecicum</i>	3	2.7
e°	<i>B. congener</i>	2	1.8
e°	<i>B. monile</i>	2	1.8
e°	<i>O. flavescens</i>	2	1.8
e°	<i>O. sexangulare</i>	2	1.8
L	<i>B. repanda</i>	8	7.14
L	<i>O. grande v. majus</i>	5	4.46
EM	<i>Spirogyra jugalis</i>	3	2.7
EM	<i>P. ehrenbergii</i>	1	0.9
e**	<i>Aphanoch. repens</i>	1	0.9

NMR - Número de muestras en que se le observó en reproducción sexual.

FRT - Fracción respecto al total de muestras (%).

R - Rizobentos.

e° - Epífito 1er. grado.

e** - Epífito 2o. grado.

L - Epilítico.

EM - Epipélico - Metafítico.

Cuadro 8.- Asociaciones algales considerando a las especies más frecuentes en el perfil vertical del lago. FRA-Frecuencia de aparición - anual de las especies por nivel de profundidad (j). A la derecha solamente se incluye a las especies con distribución restringida.

PROFUNDIDAD	0	1	2	3	4	5	10	15		0	1	2	3	4	5	10	15	m	
TAXA																			
<i>A. repens</i>			4.2	4	5.1	5.3	4.1												
<i>B. congener</i>					4.7	5.3	6.2	4.8											
<i>B. lepanda</i>	6.6	4.4	5.2	5	4.3														
<i>O. equinispennis</i>	5.4	3.6	4.8	4	4.7	5.3	6.2	4.8											
<i>O. grande v.m.</i>					5.1	5.3	5.5	4.8											
<i>O. rubescens</i>	5.0	3.3	3.8	4.5			5.5												
<i>Oedogonium spp</i>	5.7	4.4	5.2	5		9.3	5.5	4.8											
<i>Zygnema 1</i>	5.4	4.2																	
<i>Zygnema 2</i>	6.9	6.4	6.8	6.5	5.1	5.3	5.5	7.3											
<i>Zygnema 3</i>	6.9	6.4	6.8	6.5	4.3	4.5													
<i>Spinogyna I</i>	5.4																		
<i>Spinogyna II</i>		5.3																	
<i>Spinogyna III</i>			4.5			4.5													
<i>Spinogyna j + V</i>		4.4	5.5	5.5	4.7	5.3	4.1	6.1											
<i>O. Swartzii</i>	3.8	5.5	6.2	6	5.1	4.5	6.2	6.1											
<i>G. oculatum</i>	6	5.5	5.2	5	4.8														
<i>P. charnbergii</i>	4.1	3.9		4	5.1			7.3											
<i>Sticillariophyta</i>							4.6	6.1											
<i>Nitzella spp.</i>					4.3	5.3	6.2	7.3											
No. de especies	11	12	11	11	12	11	11	10		6	6	6	5	7	6	6	4		
ΣFRAj	61.8	57.3	51.1	56	54.0	55.9	59.0	59.6		35.3	29.1	29.5	25	32.1	30.2	32.3	23.2		

Cuadro 9. Arupamiento de las estaciones acorde a los dendrogramas de la figura 10.

TAXA	1	2	3
EPIFITON ^{oo}			
<i>A. repens</i>	22222123 222 2	222221223 2 2 2
EPIFITON ^o			
<i>B. congener</i>	2222 232	2222 3 2 2
<i>O. equinospermum</i>	2222212323222 2 1 4	222221323 22223 2 214
<i>O. rufescens</i>	2 2 2 2 22 2 22 42	22 22 222 2 2 42
<i>Oedogonium</i> spp.	2 222 2232223 2221 44	22 222 2 322232223144
Bacillariophyceae	12 3 23	122 3 3
EPILITON			
<i>B. repanda</i>	22 2223333 222221 42	22 22 22232232 23142
<i>O. grande v. majus</i>	2222 123 222 2 2	2222 1223 222 2
EPIPELON-			
METAFITON			
<i>Zygnema</i> 1	2 3 2 2 2 2 1442	2 2 223 21424
<i>Zygnema</i> 2	22222233332 3324353445	2222222 323333343533454
<i>Zygnema</i> 3	22 2222 3333 3324353 45	222 22 232333334 53345
<i>Spirogyra</i> I	232 2 3 45	2 23 32 45
<i>Spirogyra</i> II	22 322 2224	2 2 2232 2 2 4
<i>Spirogyra</i> III	2 221 2 2322 33 2	2 2 21 2232 2 3 23
<i>S. jugalis</i> + V	2 22212 2 23 3233334	2 222122 23 32 333 3 4
<i>D. swartzii</i>	22222222 333323353	22222232223332 335 3
<i>C. lunula</i>	222	22 2
<i>G. aculeatum</i>	222 2222223 2224 52 44	22 222 22212 224 53244
<i>P. erhenbergii</i>	222 122223 3 2 4	22 2 1 22 222 3 3 4
<i>P. constricta</i>		
<i>O. mougeotii</i>	2	2	.
RIZOBENTOS			
<i>Nitella</i> spp.	22 33	22 3 3

BIBLIOGRAFIA

- Alcocer, D.J. 1980. Aportaciones limnológicas al estudio del "Lago del Sol" y "Lago de la Luna", Nevado de Toluca, Edo. de Méx. Servicio Social, Licenciatura en Biología, U.A.M.-I.
- Amat, F. 1985. Biology of Artemia. Inf. Tec. Inst. Invest. Pesq. 0 (126/127): 3-59.
- Archibald, R.E.M. 1972. Diversity in some South-African diatom associations and its relation to water quality. Wat. Res. 6: 1229-1238.
- Armijo, O.A., J.L. Enríquez y C. Vázquez, 1982. Piscicultura: Folleto para la capacitación. Dir. Gral. Org. Capac. Pesq., Srfa. de Pesca. México.
- Banderas, A. 1984. Estudio anual de la limnología y el Fitobentos del "Lago El Sol", Nevado de Toluca. Tesis Lic. Fac. de Ciencias, U.N.A.M. 69p., 6 cuadros y 22 figuras.
- Banderas, A. 1986 (Ined.). Colección de algas bentónicas del lago "El Sol" en el cráter del Volcán "Nevado de Toluca" México: Guía de Consulta. Instituto de Biología, Herbario MEXU, U.N.A.M. 11p. 3 figuras y 125 cuadros.
- Banderas, A. 1988. Difusión, adaptación y evolución de las algas unicelulares. En prep.
- Beeton, A.M. y W.T. Edmondson, 1972. The eutrophication problem J. Fish. Res. Bd. Can. 29: 673-682.

- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend, 1987. Ecology. Fac. de Ciencias. 876 p.
- Bernardi, R. de, 1981. Biotic interactions in freshwater and effect on community structure. Boll. Zool. 48: 353-371.
- Bloomfield, K. y S. Valastro, 1974. Late pleistocene eruptive history of Nevado de Toluca Volcano, Central México. Geol. Soc. Am. Bull. 85: 901-903.
- Bohr, R., M. Luścińska y A.S. Oleksowics, 1983. Phytosociological associations of algal periphyton. In: Wetzel R.G. (Ed.). Periphyton of Freshwater Ecosystems. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Bourreli, P. 1972. Les Algues d' Eau Douce. Initiation a la Systématique. Tome I: Les Algues Vertes. N. Boubée et Cie. Paris. 572 p.
- Brandham, P.E. 1965. Polyploidy in Desmids. Can. J. Bot. 43: 405-417.
- Brylinsky, M.K. y H. Mann, 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. Limnol. Oceanogr. 18 (1): 1-14.
- Brooks, J.L. y S.I. Dodson, 1965. Predation, body size and composition of plankton. Science 150: 28-35.
- Cairns, J. Jr., G.R. Lanza y B.C. Parker, 1972. Pollution related structural and functional changes in aquatic communities with emphasis on freshwater algae and protozoa. Proc. Ac. Nat. Sci. Pha. 124 (5): 79-127.

- Carlson, R.E. 1977. A trophic state index for lakes. Limnol. Oceanogr. 22: 361-369.
- Castro, T., L. Sánchez y R. de Lara, 1985. Natural sources of brine shrimp (Artemia) in México. Second Internat. Symp. on Brine Shrimp Artemia. Antwerpen (Belgium), September 1-5, 1985.
- Chávez, E.A. 1979. Diagnósis de la pesquería del camarón del Golfo de Tehuantepec, Pacífico Sur de México. An. Centro Cienc. Mar. Limnol. U.N.A.M. 5(2): 7-14.
- Connell, J.H. y R. Slatyer, 1977. Mechanisms of sucesion in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111 (1977): 1119-1144.
- Clark, J.W, W. Viessman Jr. y M.J. Hammer, 1971. Wates Supply and Pollution Control. International Textbook Company. 661 p.
- Cronquist, A. 1968. The Evolution and Classification of Flowering Plants. William C. Steere (Ed.), Thomas Nelson (Printers) Ltd. Great Britain.
- Curts, J. 1985-1986. El Diagrama de Tallo y Hoja. Biología 15 (1-4): 7-12.
- Desikachary, T.V. 1959. Cyanophyta. Indian Council of Agricultural Research, New Delhi. 686 p.
- Dresscher, G.N. y H. Van der Mark, 1976. A simplified method for the biological assessment of the quality of freshwater and slightly brackish water. Hydrobiologia 48: 199-201.

- Drury, W.H. e I.C.T. Nisbet, 1973. Succession. J. Arnold Arboretum 54: 351-369.
- Dussart, B. 1966. Limnologie. L' Etude des Eaux Continentales. Gauthier - Villars. Paris. 677 p.
- Feldman, J. 1937. Recherches sur la végétation de la Méditerranée. Rev. Algol. 10: 1-339.
- Fjerdingsstad, E. 1971. Microbial criteria of environment qualities. Ann. Rev. Microbiol. 25: 563-582.
- González-V., R. 1984. Estudio de la Productividad Primaria del "Lago El Sol", en el Volcán Nevado de Toluca, Edo. de México. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias, U.N.A.M. 53 p. 6 cuadros y 18 figuras.
- González-V., R. (en Prep.). Modelo Descriptivo y Predictivo de la Productividad Primaria de un Cuerpo de Agua de Alta Montaña Tropical. Tesis Maestría. Fac. Ciencias, U.N.A.M.
- Goulden, C.E. 1969. Temporal changes in diversity. In: Brookhaven Symposia in Biology 22: 96-100.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 32: 107-145.
- Halperin, D.R. de, 1971. Las Algas en la Alimentación Humana. Contrib. Técn. No. 10, Centro de Inv. de Biología Marina (CIBIMA), Buenos Aires, Rep. de Argentina.

- Harper, J.L. 1977. The contribution of terrestrial plant studies to the development of the Theory of Ecology. Ac. Nat. Sci. Special Publication 12: 139-157.
- Harper, J.L. 1982. After description. In: Newman, E.I. (Ed.). The Plant Community as a Working Mechanism. Special Publications Series of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Pub. Oxford. pp. 11-16.
- Henrikson, L., H.G. Nyman, H.G. Oscarson y J.A.E. Stenson, 1980. Trophic changes without changes in the external nutrient loading. Hydrobiologia 68 (3): 257-264.
- Hoel, P.G., S.C. Port. y C.J. Stone, 1971. Introduction to Probability Theory. Houghton Mifflin Co. Boston. 258 p.
- Hoshow, R.W. 1968. Biology of filamentous conjugating algae. In: Jackson, D.F. (Ed.). Algae, Man and Environment. Syracuse Univ. Press. 135-184.
- Hutchinson, G.E. 1975. A Treatise on Limnology. Vo. I-III. John Wiley and Sons.
- Johansson, C. 1982. Attached algal vegetation in running waters of Jämtland, Sweden. Acta Phytogeogr. Suec. 71. Uppsala.
- Kasai, F. y T. Ichimura, 1986. Morphological variabilities of three closely related mating groups of Closterium ehrenbergii Meneghini (Chlorophyta). J. Phycol. 22: 158-168.
- Kusel-Fetzmann, E. 1973. Beiträge zur Kenntnis der algen flora der hochgebirge Zentralamerikas und der Nordilichen Anden. Hochgebirgsterschng, Heft 3, 5. 29-68.

- Larson, D.W. 1981. Factors contributing to the maintenance of oligotrophy in an alpine glacial moraine lake (Wallowa Lake) in Northeast Oregon, U.S.A. Nortwest Sci. 55 (2): 95-107.
- Leclercq, L. y R. Fabri, 1982. Flore et végétation algales des eaux oligotrophes du bassin de la Shwalm (Belgique, Province de Liège). Bull. Soc. R. Bot. Belg. 115 (1): 53-68.
- Likens, G.E. y F.H. Bormann, 1974. Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. Bioscience 24 (8): 447-456.
- Lot, A. y A. Novelo, (en prensa). Vegetación y flora acuática del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. South-West. Nat.
- Margalet, R. 1983. Limnología. Omega, Barcelona. 1010 p.
- Marshall-Darley, W. 1987. Biología de las Algas. Enfoque Fisiológico. LIMUSA, México. 518 p.
- May, R.M. 1977. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M.L. and J.M. Diamond (Ed.). Ecology and Evolution of Communities. Chap 4. The Belknap Press of Harvard University. Cambridge, Mass. and London. pp. 81-120.
- Mendoza, G.C. 1973. Estudio Florístico Ficológico de la Laguna de Victoria o Santiago Tilapa, Edo. de México. Tesis Li cenciatura. Esc. Nal. Cien. Biol., I.P.N. 153 p.

Mosiño, A.P.A. y E. García, 1974. The climate of México. In: Bryson, R.A. y F.K. Hare (Eds.). World Survey of Climatology. Vol. II: Climates of North America. Elsevier Scientific Publ. Co.

Mueller-Dombois, D. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. D. Mueller-Dombois y H. Ellenberg (Eds.). John Wiley and Sons, Inc. 547 p.

Mueller, C. 1980. The influence of some environmental factors on the horizontal distribution of periphyton in a Southern Swedish brook, Sven. Bot. Tidskr. 74 (5): 339-344.

Nash, O. 1975. Log-Linear analysis: Procedure HILOGLINEAR. In: Nie, N.H., C.H. Hull, J.G. Jenkins, K. Steinbrenner y D.H. Bent (Eds.). SPSS. Mc. Grow-Hill Book Company.

Nygaard, G. y K. Sand-Jensen, 1981. Light climate and metabolism of Nitella Flexilis (L) Ag. in the bottom waters of oligotrophic Lake Grane Langso Denmark. Int. Rev. Ges Hydrobiol. 66 (5): 685-699.

Ortega, M. 1985. Catálogo de Algas Continentales Recientes de México U.N.A.M. 559 p.

- Patrick, R. 1977. Structure of streams communities. In: Cody, M.L. y J.M. Diamond (Eds.). Ecology and Evolution of Communities. Ch. 15. The Belknap Press of Harvard Univ. pp. 445-459.
- Pianka, E.R. 1974. Evolutionary Ecology. Harper and Row. 356 p.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: and evolutionary interpretation. Am. Nat. 110 (971): 107-119
- Pielou, E.C. 1975. Ecological Diversity. Wiley-Interscience Publication. 165 p.
- Ramírez, P. y A. Novelo, 1984. La vegetación acuática vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. Bol. Soc. Bot. México 46: 75- 88.
- Randawa, M.S. 1959. Zygnemaceae. Indian Council of Agricultural Research, New Dehli. 478 p.
- Rangel, C.O. y J. Aguirre, 1983. Comunidades acuáticas Altoandinas I: Vegetación sumergida y de rívera en el lago de Tota, Boyaca, Colombia Caldasia 13 (65): 719-742.

- Raven, J.A., F.A. Smith y S.M. Glidewell, 1979. Photosynthetic capacities and biological strategies of giant-celled and small-celled macroalgae. New Phytol. 83 (2): 299-310.
- Reid, G.K. y R.D. Wood, 1976. Ecology of Inland Waters and Estuaries. 2d. Ed. D. Van Nostrand Company. 485 p.
- Reyes, L., A. López y G. Espinosa, 1980. Análisis/Cúmulos. Un programa para el Análisis de cúmulos. Com. Tec. IIMAS, UNAM. Serie Amarilla 1 (6). 27 p.
- Reynolds, C.S. 1984. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge Univ. Press. London, Great Britain. 384 p.
- Richerson, P.J., P. Neale, R. Wrtshaugh, T. Alfaro y W. Vinsent, 1984. Patterns of temporal variation in primary production and other limnological variables in Lake Titicaca, a high altitude tropical lake. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 1232-1236.
- Round, F.E. 1964. The ecology of benthic algae. Int. Jackson, D.F. (Ed.). Algae and Men. Plenum Press. New York. p: 138-184.
- Round, F.E. 1981. The Ecology of Algae. Cambridge Univ. Press. Great Britain. 653 p.

- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA. México. 432 p.
- Sand-Jensen, K. y M. Sondergaard, 1981. Phytoplankton and epiphyte development and their shading effect on submerged macrophytes in lake of different nutrient status. Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol. 66 (4): 529-552.
- Shoesmith, E.A. y A.J. Brook, 1983. Monovalent-divalent cation ratios and the occurrence of phytoplankton, with special reference to the desmids. Freshwater Biol. 13 (2): 151-155.
- Shubert, L.E. (Ed.), 1984. Algae as Ecological Indicators. Academic Press. London. 434 p.
- Sorsa, K. 1979. Primary production of apipellic algae in lake Suomunjarvi, Finnish, North Karelia. Ann. Bot. Fenn. 16 (4): 351-366.
- Stevenson, R.J. y Stoermer, E.F. 1981. Quantitative differences between benthic algal communities along a depth gradient in Lake Michigan. J. Phycol. 17: 29-36.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16: 284-307.

- Taylor, Jr. F.G. 1974. Phenodynamics of production in a mesic deciduous forest. In: Lieth, H. (Ed.). Phenology and Seasonality Modeling. Ecol. Stud. 8: 237-254. Springer-Verlag, New York.
- Thomasson, K. 1956. Reflections on arctic and alpine lakes. Oikos 7 (1): 119-143.
- Tiffany, L.H. 1930. The Oedogoniaceae. A Monograph. Published by the autor. Columbus, Ohio, 253 p.
- Tilman, D. 1977. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. Ecology 58: 338-348.
- Tukey, J.W. 1977. Exploratory Data Analysis. Addison-Wesley Publ. Co. Reding, Massachusetts. 688 p.
- Vázquez, A., N. Macedo y E. Solís, 1986. La pesquería de Daphnia pulex, actividad productiva al servicio de la valorización del capital. Cuad. Inv. UAEM. No. 14. 331 p.
- Verneaux, J. 1976. Fondements biologiques et écologiques de l'étude de la qualité des eaux continentales: Principales méthodes biologiques. In: Pesson, P. (Ed.). La Pollution des Eaux Continentales. Gauthier-Villars. pp. 229-285.

- Villalpando, O. 1968. Algunos Aspectos Ecológicos del Volcán Nevado de Toluca. Tesis Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM.
- Vincent, W.T., C.L. Vincent, M.T. Downes y P.J. Richerson, 1985. Nitrate cycling in lake Titicaca (Perú-Bolivia): The effects of high altitude and tropicality. Freshwater Biol. 15 (1):
- Wang, J.C., R.W. Hoshow, y R.M. Mc Court 1986. A polyploid species complex of Spirogyra communis (Chlorophyta) occurring in nature. J. Phycol. 22: 102-107
- West, W. y G.S. West, 1904. British Desmidiaceae. A Monograph. Vol. I. The Ray Society. Reprint for Johnson Reprint Corp. 1971.
- Wetzel, R.G. 1983. Limnology. Saunders College. 1101 p.
- Williams, L.G. 1964. Possible relationships between plankton diatom species number and water-quality estimates. Ecology 45: 809-823.
- Wittaker, R.H. 1975. Communities and Ecosystems. McMillan. New York. 2d. Ed. 385 p.

Wood, R.D. e Imahori, K. 1964. A Revision of the Characeae.

Weingheim. Verlag von J. Cramer. With 394 icones.

Yanney, E.J. 1980. Elements of Tropical Ecology. Ch. 5: Periodicity
in tropical populations.