



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**PRODUCCIÓN PRIMARIA EN ALCHICHICA, PUEBLA, UN
LAGO OLIGOTRÓFICO TROPICAL**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

EINYE YUNIVA VILLARREAL QUINTERO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JAVIER ALCO CER DURAND

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Agradecimientos

Agradezco el apoyo brindado a este trabajo por el Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica, DGAPA, UNAM (PAPIIT IN215512), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT 103332), al Programa de Apoyo a los Profesores de Carrera para la Formación de Grupos de Investigación (PAPCA 2013-2014) de la FES Iztacala.

Al Dr. Javier Alcocer Durand por su dedicación y paciencia en éste proyecto. Por la oportunidad que me brindó de trabajar con él, por motivarme a esforzarme para concluir este documento, porque nunca me dejó a la deriva y siempre estuvo pendiente de mí.

Al Dr. Luis A Oseguera Pérez que me apoyo durante los muestreos de campo y en el laboratorio. Agradezco su disposición, paciencia y sobre todo, su dirección en el procesamiento de datos y la redacción de éste documento.

A mi amigo y compañero el Biol. Vania Jonathan Jair Pérez Rodríguez por su apoyo durante cada muestreo, por hacerlo tan ameno y divertido.

Dedicatorias

A mis padres Arturo Villarreal y María del Rosario Quintero, quienes siempre me motivaron y apoyaron, gracias por su paciencia durante todos estos años, no fue en vano tanto esfuerzo.

A mi hermana Harumy porque siempre me motivó y me apoyó.

A Josue Alinares, quien me ha acompañado y ha sido muy importante en este recorrido, porque siempre me animó y motivó en todo momento, porque sin su ayuda y apoyo, esto no hubiera sido posible. Gracias por creer en mí.

Índice

	Pág.
Agradecimientos	2
Dedicatoria	3
Resumen	5
Abstract	6
1 Introducción	7
2 Área de Estudio	12
4 Objetivos	15
5 Material y Métodos	16
6 Resultados	21
7 Discusión	29
8 Conclusiones	33
9 Literatura citada	35

RESUMEN

La producción primaria (PP), la respiración (R) y el equilibrio entre ambos procesos varían ampliamente entre los ecosistemas acuáticos. Estos procesos apenas comienzan a ser evaluados en lagos tropicales. Alchichica es un lago oligotrófico tropical cuya biomasa fitoplanctónica, a diferencia de la mayoría de los sistemas oligotróficos epicontinentales y marinos, está dominada por fitoplancton de talla grande ($> 2 \mu\text{m}$, predominantemente de $35\text{-}50 \mu\text{m}$). Con el fin de generar una línea base respecto a las tasas de PP y R, se evaluó la PP neta, PP bruta y R en Alchichica. Este estudio es pionero en evaluar estos procesos en lagos mexicanos –son contados los que existen- y el primero en medirlos en lagos mexicanos profundos, monomícticos cálidos. El promedio anual para la PPB y PPN fue de 110 ± 86 y $15 \pm 143 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, respectivamente y se observaron picos a lo largo del año, asociados a los tres eventos fitoplanctónicos más relevantes: el florecimiento de diatomeas en la época de circulación, el de cianobacterias a inicio de la estratificación y el máximo profundo de clorofila durante la estratificación. El promedio de la R fue de $2,029 \pm 1,642 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ observándose tres picos a lo largo del periodo de muestreo que coincide cuando la PPN mostró valores negativos porque es más intensa la descomposición de la MO (materia orgánica) que la PP.

ABSTRACT

Primary production (PP), respiration (R) and the balance between both processes vary widely between aquatic ecosystems. These processes have been evaluated in tropical lakes just recently. Alchichica is an oligotrophic tropical lake whose phytoplankton biomass is dominated by large-size phytoplankton ($> 2 \mu\text{m}$, predominantly 35-50 μm), contrarily to most oligotrophic inland and marine aquatic ecosystems where the small-size phytoplankton dominates. I measured the net PP, gross PP and R in Lake Alchichica along a year. This study is pioneer in evaluating these processes in Mexican lakes and the first one in a deep, warm monomictic lake. The annual average for PPB and PPN was 110 ± 86 y $15 \pm 143 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ respectively, and three peaks were observed throughout the year, associated to the three most relevant phytoplankton events: a diatom bloom during the mixing period, a cyanobacteria bloom at the onset of the stratification period and the deep chlorophyll maximum along the stratification. The average value of the R was $2,029 \pm 1,642 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ with three peaks observed during the sampling period, when the PPN showed negative values.

INTRODUCCIÓN

La producción primaria (PP) es una medida que indica la tasa de incorporación como biomasa del carbono inorgánico (CO_2) a través del proceso de la fotosíntesis (o quimiosíntesis) y es realizada por organismos autótrofos (algas y bacterias) que sintetizan materia orgánica (MO). La cantidad de biomasa que los productores primarios forman en un determinado intervalo de tiempo se denomina producción primaria bruta (PPB) (GPP por sus siglas en inglés). A esta cantidad de biomasa hay que restarle lo que el organismo emplea para su respiración y mantenimiento; lo que queda de energía fijada como MO es la producción primaria neta (PPN) (NPP por sus siglas en inglés). La PPN es la fuente de energía alimentaria para el ecosistema (Roldán, 2008).

La PP es dinámica y diversos factores ambientales interactúan para regular el crecimiento en tiempo y espacio del fitoplancton en un lago, que son el tipo principal de productores primarios en el ambiente limnético. Entre estos factores se encuentran la luz, la temperatura, el pH y la disponibilidad de nutrientes (Lampert, 2007; Edding *et al.*, 2006). De los anteriores, los requerimientos primordiales para el desarrollo del fitoplancton son la luz y los nutrientes y de estos últimos, sobresalen el fósforo y el nitrógeno principalmente, así como el sílice, solo para algunos grupos de algas como las diatomeas (Rattan *et al.*, 1979).

La radiación solar es la fuente energética del proceso de la fotosíntesis. La luz que incide sobre la superficie del lago puede ser reflejada y no penetrar en el medio acuático o bien, una vez en el seno del líquido, atenuarse por dispersión y absorción (Cole, 1994; Horne, 1994). El espectro e intensidad de luz solar que alcanza la superficie del lago depende de varios fenómenos transitorios en la atmósfera como la composición de la misma así como la presencia de nubes, polvo y niebla que al interactuar con la luz determinan que longitudes de ondas serán absorbidas o dispersadas (Horne, 1994).

La disminución (atenuación) de la radiación solar en la columna de agua es determinada principalmente por las propiedades ópticas de las masas de agua,

donde las moléculas de agua, la presencia de material orgánico disuelto colorido (MODc), la clorofila *a* y otros pigmentos fotosintéticos, así como la presencia de partículas en suspensión influyen en los coeficientes de absorción y dispersión de las diferentes longitudes de ondas (Franklin *et al.*, 1997; Häder *et al.*, 1997). En los sistemas acuáticos la luz que penetra es atenuada diferencialmente; por ejemplo, virtualmente todo el infrarrojo es transformado en calor en los primeros centímetros (Gross, 1982).

Conforme se profundiza, decrece la cantidad de luz disponible en el lago lo que tiene efectos importantes tanto para la PP como para el resto de la biota, ya que la atenuación de luz es exponencial y disminuye rápidamente (Lampert, 2007; Falkowski *et al.*, 2007). En general, a mayor cantidad de luz disponible mayor es la actividad fotosintética; sin embargo, en casi todos los lagos, durante los días soleados la radiación solar al mediodía es muy intensa y por ende, se inhibe la fotosíntesis –fotoinhibición- en las capas superficiales (Horne, 1994).

Solo un pequeño intervalo de toda la radiación solar es útil para realizar la actividad fotosintética; este rango abarca aproximadamente de 400 a 700 nm y se conoce como radiación fotosintética activa o PAR por sus siglas en inglés (Edding *et al.*, 2006). La intensidad de luz mínima que se considera para que pueda llevarse a cabo la fotosíntesis es, por definición, del 1% de la radiación solar incidente en la superficie del cuerpo acuático (SPAR por sus siglas en inglés). En un gradiente vertical de luz, la capa por encima de la profundidad de compensación (donde el oxígeno producido por la PP es igual al consumido por la respiración –R-) es aproximadamente donde se alcanza el 1% de la SPAR y se denomina zona eufótica (Z_{EU}) o productiva mientras que la capa por debajo de ésta es llamada zona afótica (Lampert, 2007).

La atenuación diferencial de la luz propicia –asimismo- una estratificación térmica que es el proceso que rige –en gran medida- la hidrodinámica de un cuerpo acuático a través de la formación de tres regiones o estratos en el perfil vertical. La capa superior de agua más caliente y frecuentemente bien iluminada y homogénea se llama epilimnion. La capa intermedia donde la tasa de cambio de temperatura es

mayor en una profundidad reducida (termoclina) se llama metalimnion. Por último, la capa de agua más profunda, fría y normalmente oscura se denomina hipolimnion. La implicación directa de la estratificación térmica es que representa una barrera física para el intercambio de materia y energía entre el epilimnion y el hipolimnion. De esta manera, la estratificación térmica interviene, por ejemplo, en la disponibilidad de nutrientes que frecuentemente son uno de los factores que limitan el crecimiento algal en la zona productiva y con ello las tasas de PP.

La latitud es uno de los factores que determinan la estructura y funcionamiento de los lagos ya que determina la cantidad de radiación solar que alcanza la superficie de un lago; la radiación disminuye del Ecuador hacia los polos. La radiación se expresa directamente sobre la energía disponible para la fotosíntesis, así como indirectamente sobre la temperatura media anual del lago y con ello, su hidrodinámica (patrón térmico, esto es, el patrón de estratificación y circulación), así como en el metabolismo de los organismos (Lewis, 1996).

La producción primaria se ve acoplada al gradiente lumínico, reconociéndose tres zonas: la zona de fotoinhibición, la zona de producción máxima y la zona de declive progresivo de la producción. La fotoinhibición se da cuando los grupos de fitoplancton no pueden fotosintetizar bajo altas tasas de radiación solar. La fotoinhibición de la fotosíntesis ocurre en las capas de agua superiores de casi todos los cuerpos acuáticos. La zona de producción máxima se presenta por debajo de la zona de fotoinhibición; esta zona se caracteriza por presentar una producción alta debido a que se encuentran las condiciones necesarias de luz para que se lleve a cabo la fotosíntesis. Finalmente, por debajo de esta última se encuentra la zona de declive progresivo, que es aquella zona en la cual la disponibilidad de luz va disminuyendo hasta que son mínimas como para que se lleve a cabo la fotosíntesis (Horne, 1994; Payne, 1986).

En aguas oligotróficas tanto de los océanos como de los lagos, donde la luz puede penetrar a mayor profundidad, se encuentra frecuentemente una concentración de organismos fotosintéticos acoplados a la termoclina. A este fenómeno se le conoce como máximo profundo de clorofila (Deep Chlorophyll

Maximum o DCM por sus siglas en inglés). El DCM resulta de un incremento en la concentración de clorofila celular con la profundidad; también es un indicativo de un máximo de biomasa en el cuerpo acuático (Barbiero y Tuchman, 2004; Abbott y Denman, 1984).

De acuerdo a Lewis (1996), en la zona tropical se presentan las condiciones óptimas para alcanzar altas tasas de crecimiento fitoplanctónico ya que no se presenta una periodicidad tan marcada como en los lagos templados, debido a que las temperaturas tienden a ser más altas y sus variaciones estacionales son menores. También se ha encontrado que, en general, la eficiencia del reciclamiento de los nutrientes es más alta en latitudes bajas –tropicales- debido a que se presentan temperaturas medias más altas, las cuales ayudan a tener tasas de regeneración de nutrientes más elevadas; ésta es la característica principal por la cual los lagos tropicales se consideran más productivos que los templados.

Si se consideran también las condiciones en las cuales existe una saturación de nutrientes y los efectos de la temperatura en la fotosíntesis, en conjunto pueden permitir que la PP anual en un lago tropical sea dos veces mayor que en un lago templado. Por otro lado, el periodo de mezcla también es importante ya que promueve el reciclamiento o transporte de nutrientes a lo largo de la columna de agua de tal manera que la capa de mezcla en los lagos tropicales es más dinámica que en lagos templados y esto permite un mayor reciclamiento de nutrientes en los primeros y por la misma eficiencia de los mismos, se tiene una mayor PP (Vincent *et al.*, 1986; Lewis, 1996).

Diversos estudios (p.ej., Lewis 1987, 1996) evidencian diferencias importantes en los procesos fundamentales -la producción primaria entre ellos- de los lagos templados y tropicales. Estas diferencias derivan de que en las latitudes tropicales: a) la radiación solar anual es más elevada, b) existe una menor variación en la radiación solar y c) el efecto de Coriolis es reducido y por ende la capa de mezcla (Z_{MIX}) es mayor. De gran relevancia para la PP son sus interacciones con la radiación solar y la temperatura, particularmente.

Los estudios de PP realizados en lagos tropicales son aún reducidos a nivel mundial y prácticamente desconocidos para lagos mexicanos tanto profundos como someros. Sin embargo, la información disponible sugiere que los lagos tropicales son más eficientes para generar biomasa fitoplanctónica que los templados. Por lo anterior, el presente estudio evaluó la PP en el lago tropical Alchichica así como su dinámica temporal con el fin de contribuir con información sólida que sirva para sentar una línea base del comportamiento de los lagos mexicanos así como de los lagos tropicales con respecto a este importante proceso y saber si son más productivos, como lo hipotetiza la literatura.

ÁREA DE ESTUDIO

El lago Alchichica (19°24.7' N, 97°24.0' W, 2,300 m s.n.m.) se ubica en la cuenca endorreica Oriental (18°57'-19°44' N, 97°10'-98°05' W), entre los estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Fig. 1), la cual tiene una superficie total de 4,981,742 km² (Alcocer *et al.*, 2005).

El lago presenta dos épocas climáticas bien definidas: una de lluvias y con temperaturas promedio más elevadas (14.5-15.4°C) y otra de secas y con temperaturas promedio más bajas (9.2-13.0 °C). El clima es templado seco, la temperatura anual oscila entre -5.5 y 30°C con una temperatura media anual de 14.4°C (García, 1988); la precipitación media anual es menor a 500 mm y la evaporación de 1,690 mm (Adame *et al.*, 2008).

Alchichica es un lago profundo, con una profundidad máxima de 62 m y una profundidad media de 40.9 m; su área es de 2.3 km², el perímetro mide 5.06 km y su volumen es de 94,214,080 m³ (Filonov *et al.*, 2006). Presenta un pH básico de alrededor de 9 y aguas hiposalinas ($\approx 8.5 \text{ g L}^{-1}$), con una dominancia iónica de sodio, cloruros, bicarbonatos, carbonatos, sulfatos y magnesio (Vilaclara *et al.*, 1993).

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

Alchichica es un lago oligotrófico de acuerdo con el criterio de Margalef (1983), ya que la concentración de clorofila *a* en la columna de agua es generalmente inferior a 5 $\mu\text{g L}^{-1}$ durante la mayor parte del año. El fitoplancton del

lago Alchichica está constituido por cerca de 23 especies (Rosiles, 2005), las diatomeas representan la mayor riqueza específica y biomasa; sin embargo las cianobacterias y clorofitas son los grupos que alcanzan las mayores densidades (Oliva *et al.*, 2001). La biomasa fitoplanctónica está dominada por especies de talla grande ($> 2\mu\text{m}$ y particularmente $> 40\mu\text{m}$) como *Cyclotella alchichicana* (Adame *et al.*, 2008).

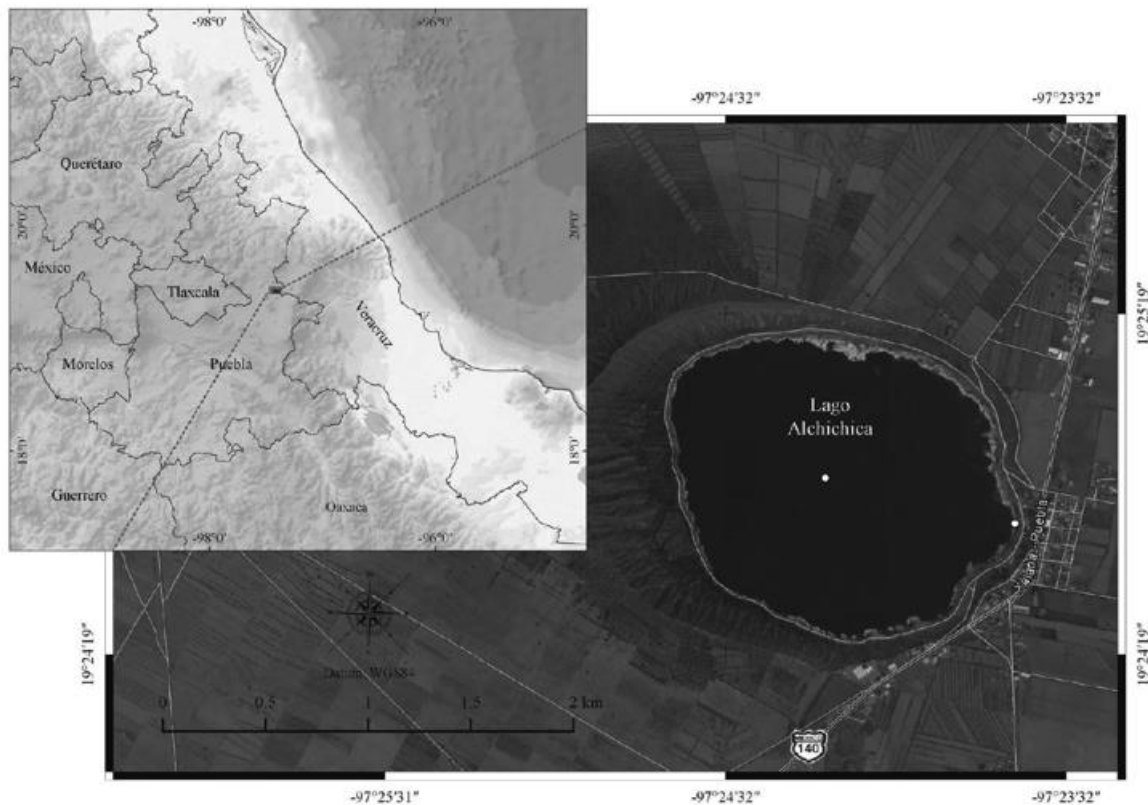


Figura 1. Imagen satelital del Lago Alchichica, México. (El punto blanco indica el sitio de muestreo).

Durante enero a marzo se desarrolla un florecimiento de diatomeas, -p. ej., *Cyclotella alchichicana*- que se distribuyen en toda la columna de agua y cuya presencia está favorecida por la turbulencia y nutrientes disponibles durante el periodo de circulación invernal (Alcocer *et al.*, 2008). Alrededor del mes de abril-junio, durante la estratificación temprana, se presenta otro florecimiento, en este

caso de la cianobacteria *Nodularia spumigena* (Oliva *et al.*, 2001; Oliva *et al.*, 2009). Finalmente, a lo largo de la estratificación se desarrolla un DCM entre el piso del meta y el techo del hipolimnion (Alcocer y Lugo, 2003; Adame *et al.* 2008).

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la dinámica de la producción primaria del lago Alchichica, un lago oligotrófico tropical y profundo, en el perfil vertical y a lo largo de un ciclo anual.

Objetivos particulares

- Evaluar la dinámica de los perfiles de temperatura, oxígeno disuelto y radiación fotosintéticamente activa (PAR), así como de la capa de mezcla (Z_{MIX}) y de la zona eufótica (Z_{EU}) a lo largo del ciclo anual en el lago Alchichica.
- Medir la producción primaria bruta, la producción primaria neta así como la respiración en la columna de agua del lago Alchichica a lo largo del ciclo anual.
- Comparar los valores de producción primaria medidos en Alchichica con otros lagos oligotróficos tropicales similares.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizaron muestreos mensuales a lo largo de un ciclo anual (enero-diciembre de 2011). Con la ayuda de una estación meteorológica marca Davis modelo Vantage Pro2 ubicada en la orilla del lago, se cuantificó la cantidad de luz (400-1,100 nm) que llegó a la superficie del lago durante todo el periodo que duró cada incubación. Las integraciones de la cantidad de luz recibida durante cada incubación se realizaron utilizando el programa Sigma Plot 12.0.

La estación de muestreo se ubicó en la zona central y más profunda del lago. En cada muestreo se obtuvieron perfiles verticales de temperatura y oxígeno disuelto con una sonda multiparamétrica de calidad de agua marca Hydrolab modelo DS5 y de radiación fotosintética activa (PAR) y concentración de clorofila *a* (Clor-*a*) con base en las lecturas de fluorescencia natural de la Clor-*a* con un perfilador de fluorescencia natural marca Biospherical modelo PNF-300.

A partir de las variables medidas se reconocieron las clinas de temperatura y oxígeno disuelto, así como la distribución en el perfil vertical de la PAR y de Clor-*a*. Con base en éstos, se seleccionaron mes con mes entre 6 y 9 profundidades que mejor describieran la heterogeneidad vertical del lago y en las cuales se evaluaron las tasas de producción primaria y respiración.

Para la medición de la PP y la R se siguió el método de las botellas claras y oscuras que miden las tasas de cambio en la concentración de oxígeno (Gaarder y Gran, 1927; Wetzel y Likens, 1991). Se montó un anclaje de metal que partía del fondo del área de muestreo hasta la superficie, en dicho anclaje se colocaron las botellas claras y oscuras según correspondía con las profundidades previamente designadas y las mismas variaron mes con mes dependiendo de la heterogeneidad de la columna de agua. (Fig. 2). Se tomaron las muestras de agua correspondientes a cada una de las profundidades y se colocaron en las botellas claras y oscuras. En los primeros niveles que abarcaron la zona fótica se colocaron dos botellas claras (PP) y dos oscuras (R), mientras que los últimos dos niveles ubicados en la zona afótica solo se pusieron las dos botellas oscuras (R).

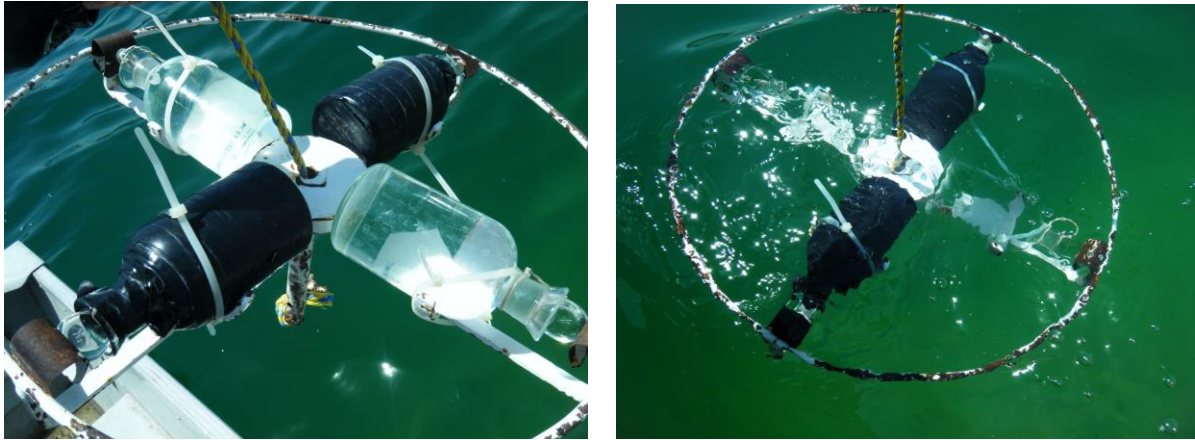


Figura 2. Imágenes de anclaje de botellas claras y oscuras.

Antes de colocar las botellas en los soportes e iniciar la incubación, se midió la concentración de oxígeno disuelto inicial en cada una de ellas con ayuda de un oxímetro marca HACH modelo HQ40d portátil con Sonda LDO (oxígeno disuelto luminiscente por sus siglas en inglés), concentración que se utilizó como la concentración de OD al tiempo cero (T_0).

Una vez colocado el anclaje, se incubaron las botellas entre 8 horas (8 a 16 horas), tiempo necesario para que se llevara a cabo la liberación química de oxígeno en el caso de la producción primaria y la fijación química de oxígeno en el caso de la respiración. Transcurrido el periodo de incubación, las botellas se recuperaron y de inmediato se midió la concentración de oxígeno disuelto presente en cada una de las botellas (T final). Con base en estas mediciones se determinó el consumo y la producción de oxígeno disuelto en cada una de ellas.

Para determinar las tasas de producción primaria neta (PPN), producción primaria bruta (PPB) y respiración (R) se consideró el método de Wetzel y Likens (1991).

$$\text{Producción primaria bruta} = \mathbf{PPB} = (O_c - O_i) + (O_i - O_o) = \mathbf{PPN} + \mathbf{R} = O_c - O_o$$

$$\text{Producción primaria neta} = \mathbf{PPN} = O_c - O_i$$

Dónde:

O_i → Concentración de oxígeno inicial

O_o → Concentración de oxígeno tras la incubación oscura

O_c → Concentración de oxígeno tras la incubación clara

El cociente fotosintético (PQ) y el cociente respiratorio (RQ) expresan las cantidades de carbono y oxígeno que participan en el proceso de la fotosíntesis y la respiración de acuerdo a las siguientes relaciones (Wetzel, 2001).

$$PQ = \frac{+\Delta O_2}{-\Delta CO_2} = \frac{\text{Moléculas de } O_2 \text{ liberadas durante la fotosíntesis}}{\text{Moléculas de } CO_2 \text{ asimilado}}$$
$$RQ = \frac{+\Delta CO_2}{-\Delta O_2} = \frac{\text{Moléculas de } CO_2 \text{ liberadas durante la respiración}}{\text{Moléculas de } O_2 \text{ consumidas}}$$

Se calcularon la PQ y la RQ para expresar los cambios en la concentración de oxígeno en términos de carbono. Los PQ y RQ indican sumas relativas de oxígeno y carbono involucradas en el proceso de fotosíntesis y respiración (Wetzel, 2001).

$$PPG \left[\frac{mgC}{m^3h} \right] = \frac{1000 * 0.375 [(O_2, LB) - (O_2, DB)]}{PQ * T}$$

$$PPN \left[\frac{mgC}{m^3h} \right] = \frac{1000 * 0.375 [(O_2, LB) - (O_2, LB)]}{PQ * T}$$

$$R \left[\frac{mgC}{m^3h} \right] = \frac{1000 * 0.375 * RQ [(O_2, LB) - (O_2, DB)]}{T}$$

Dónde:

T = horas de incubación.

O_2 = oxígeno en mg L⁻¹.

$LB (O_c)$ = concentración de oxígeno de botella clara.

$DB (O_o)$ = concentración de oxígeno de botella oscura.

$IB (O_I)$ = concentración de oxígeno de botella inicial.

PQ = cociente fotosintético.

RQ = cociente respiratorio.

Con el fin de obtener las tasas de producción y respiración por unidad de área (mg C m⁻² h⁻¹) se realizaron integraciones verticales utilizando el programa Sigma Plot 12.0. Posteriormente, se graficaron y observaron los cambios temporales de la PPB, PPN y R.

Los perfiles de temperatura se emplearon para reconocer la presencia de la termoclina en los periodos de estratificación. En los perfiles de OD se designó como zona anóxica la región del lago donde la concentración de OD fue < 1 mg L⁻¹. Considerando los perfiles de temperatura en forma conjunta con los de OD de la columna de agua se determinó la capa de mezcla (Z_{MIX}).

Con respecto a la Z_{EU} , se define como aquella zona desde la superficie y hasta donde la profundidad donde se alcanza el 1% de la SPAR. Sin embargo, en el presente estudio se registró actividad fotosintética a intensidades de luz por debajo del 1% de PAR, por lo que se extendió el límite inferior de la Z_{EU} hasta donde se llegó al 0.1% de SPAR. Este hecho no es inédito, ya ha sido reportado previamente en la literatura (p.ej., Rodríguez, 2011 y trabajos ahí referidos).

Finalmente, se realizaron integraciones por unidad de área de las tasas de PPB y PPN ($\text{mgC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) desde la superficie y hasta donde se alcanzó el 0.1% del SPAR. Para el caso de las integraciones por unidad de área de las tasas de R la columna considera fue de 0 a dónde acabe el OD.

RESULTADOS

Caracterización ambiental

La cantidad de luz que incidió sobre la superficie del lago en el lapso en que se realizaron los experimentos varió a lo largo del año (Fig. 3). La incidencia menor de luz se encontró en enero a partir del cual se observa un ascenso en la cantidad de luz hasta abril (periodo de invierno-primavera); en mayo hay una disminución asociada a la presencia de nubosidad y lluvias (observados en el campo) (ver luz integrada). Durante junio se registró la mayor incidencia de luz y a partir de julio se da un descenso asociado a la presencia de lluvias, posteriormente se presenta un aumento ligero en septiembre y vuelve a descender en octubre para finalmente aumentar nuevamente en noviembre y diciembre.

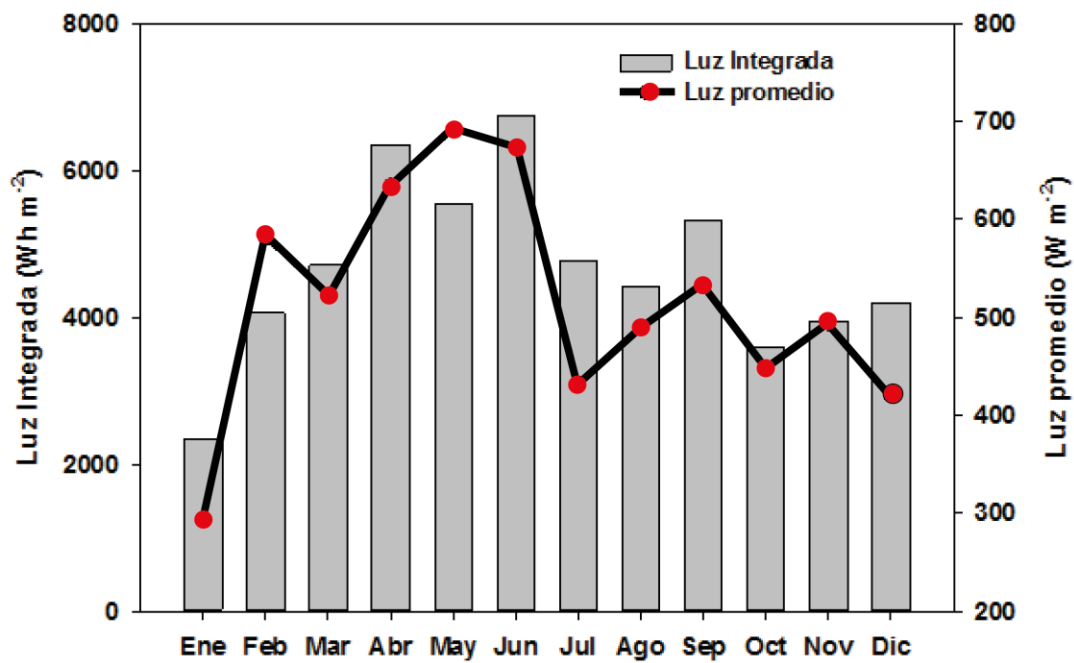


Figura 3. Variación temporal de la luz promedio ($W\ m^{-2}$) e integrada ($Wh\ m^{-2}$) que incidió sobre la superficie del lago durante los periodos de incubación (8 a 16 hrs).

La Z_{EU} varió de los 22 m en enero a los 39 m durante septiembre, se observaron dos épocas, la de aguas turbias, que corresponden al periodo de mezcla y la de aguas claras, que se presentan durante la estratificación. Durante el periodo de aguas claras, se presenta una reducción de la Z_{EU} en los meses de abril y mayo correspondiente al florecimiento de cianobacterias. La línea punteada corresponde a la variación de la profundidad de la zona eufótica (Fig. 4).

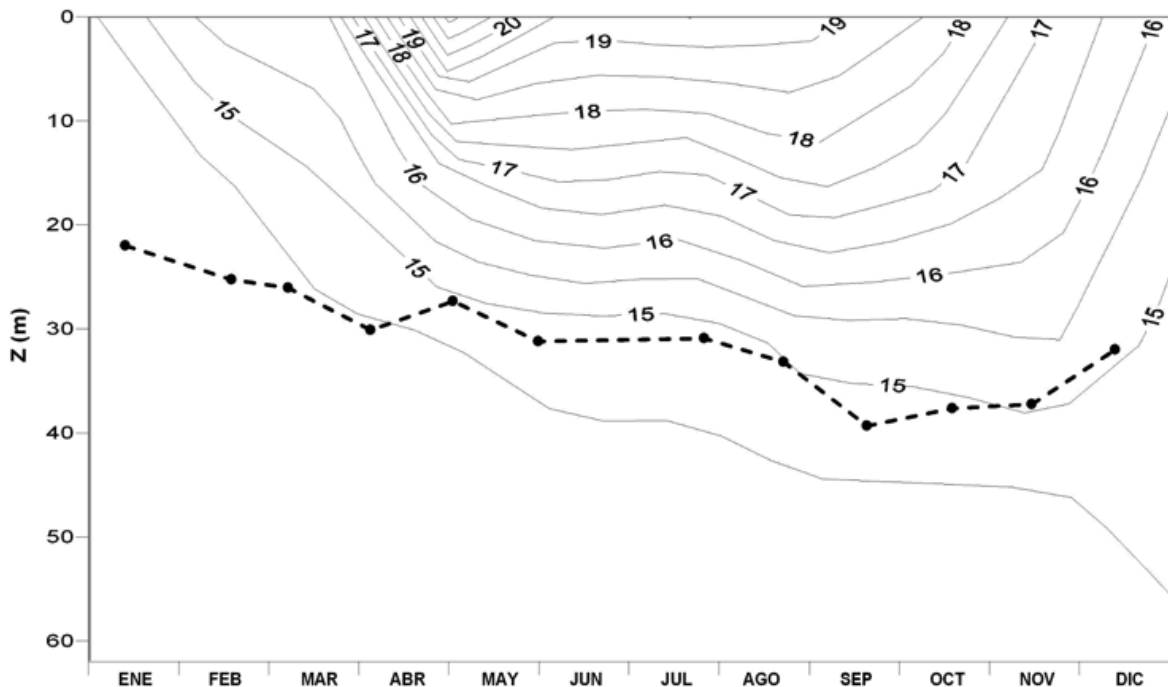


Figura 4. Diagrama profundidad-tiempo de isoterma (°C) en el Lago Alchichica durante 2011. La línea punteada corresponde al límite de la zona eufótica.

PPB, PPN y R en el perfil vertical

El promedio anual para la PPB y PPN fue de 110 ± 86 y 15 ± 143 mg C m⁻³ d⁻¹, respectivamente. La distribución vertical de PPB y PPN varió a lo largo del año, lo cual estuvo asociado con los principales eventos fitoplanctónicos (presencia de grupos fitoplanctónicos en un periodo de tiempo que pueden estar asociados al clima, presencia de nutrientes por dinámica del lago) que a su vez están estrechamente relacionados con la hidrodinámica del lago. Se encontraron tres

meses representativos de los eventos fitoplanctónicos (enero, mayo y octubre) en los que tanto la PPB y la PPN tuvieron los valores máximos en la columna de agua.

Durante la época de circulación (enero) se observaron valores elevados de PPB y PPN a lo largo de la Z_{EU} . Tanto la PPB como la PPN tuvieron su valor máximo a los 5 m (277 y $243 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ respectivamente) para disminuir a la mitad a los 10 m. A partir de esta profundidad la PPB empieza a aumentar gradualmente hasta casi alcanzar su valor máximo.

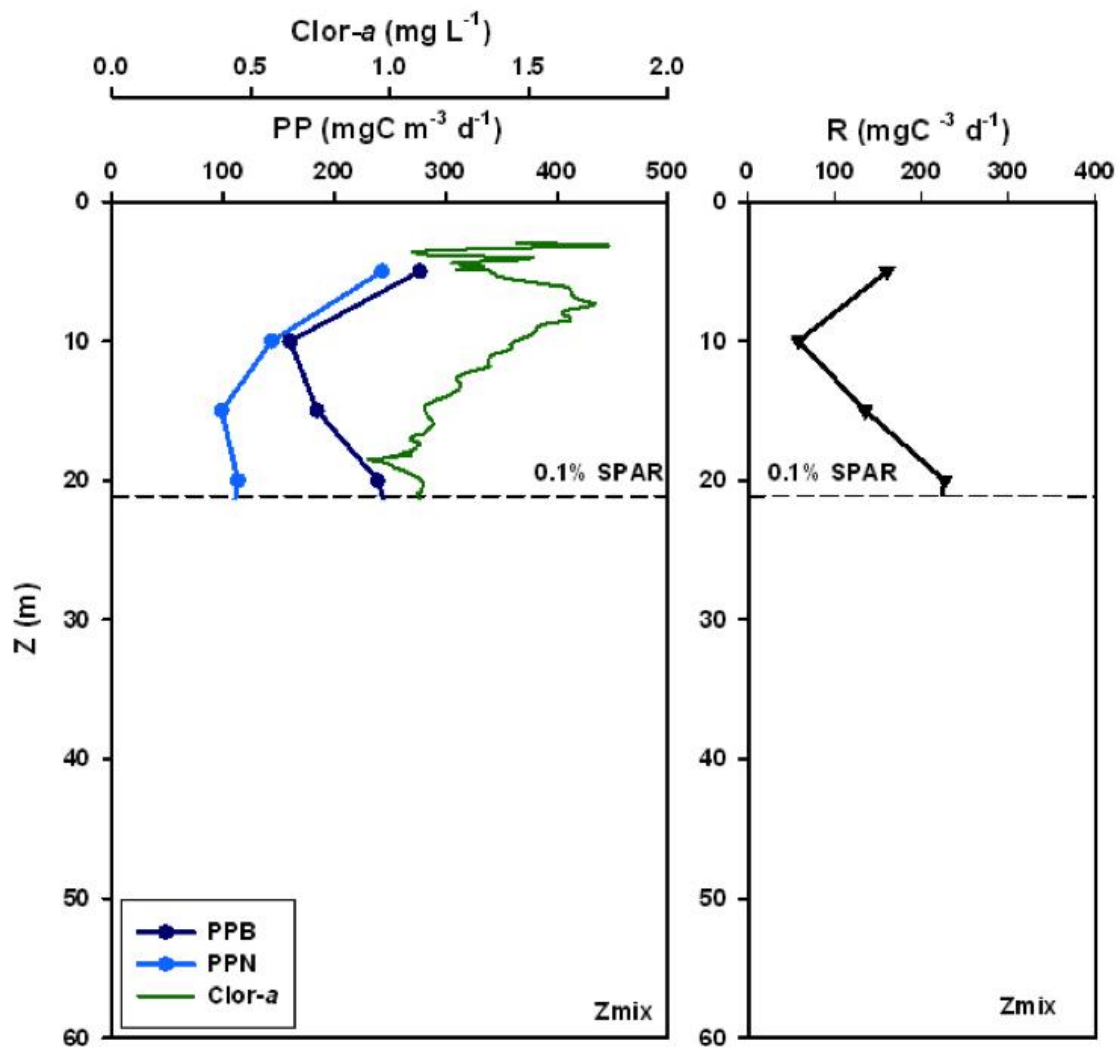


Figura 5. Variación vertical de la PPB ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), PPN ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), Clor-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) y la R durante el periodo de circulación en lago Alchichica. (Z_{mix} = límite de la capa de mezcla, y Z_{EU} = límite de la zona eufótica).

Por el contrario, la PPN continúa disminuyendo hasta llegar a su valor mínimo ($99 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) a los 15 m. La R presentó una distribución muy similar a la de la PPB, sin embargo, su valor máximo ($226 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) se observó a los 20 m (Fig. 5). La concentración de clorofila *a* mostró una distribución similar a la PPN con concentración máxima cerca de superficie y disminuyendo gradualmente a lo largo de la Z_{EU}.

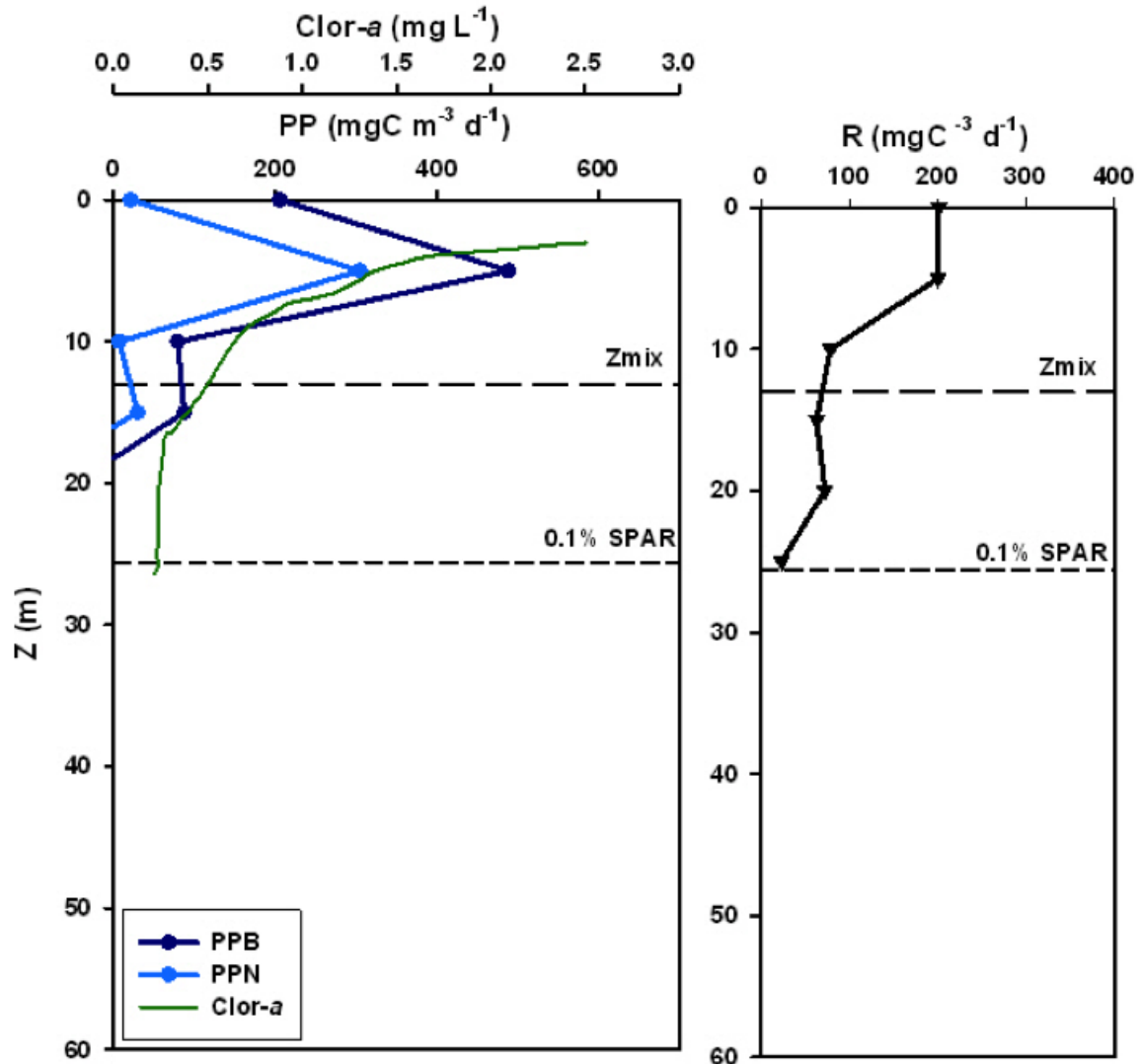


Figura 6. Variación vertical de la PPB ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), PPN ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), Clor-*a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) y la R durante la estratificación temprana en lago Alchichica. (Z_{mix} = límite de la capa de mezcla, y Z_{EU} = límite de la zona eufótica).

A inicios de la estratificación (mayo) la PPB y PPN alcanzaron los valores máximos de todo el ciclo de muestreo (488 y 304 mg C m⁻³ d⁻¹ respectivamente) a los 5 m. Sin embargo, por debajo de esta profundidad la producción disminuye drásticamente hasta llegar a valores muy cercanos a cero antes de los 20 m. La clorofila *a* también mostró el mismo comportamiento vertical que la PPB y PPN con su valor máximo a los 5 m y disminuyendo rápidamente con la profundidad (Fig. 6).

A diferencia de la época de circulación y de la estratificación temprana durante la estratificación bien establecida, los valores máximos de producción primaria (148 y 122 mg C m⁻³ d⁻¹) se observaron en el metalimnion (29 m) mientras que los valores de la Z_{MIX} son menores a 50 mg C m⁻³ d⁻¹. Adicionalmente el pico máximo se encontró a los 23 m un pico de menor magnitud tanto para la PPB (47 mg C m⁻³ d⁻¹) y PPN (45 mg C m⁻³ d⁻¹). La concentración de clorofila *a* mostró dos picos en el metalimnion siendo mucho mayor el encontrado a los 29 m. (Fig. 7).

Al respecto de la dinámica en la vertical de R durante el periodo de mezcla, se observa que, presenta un patrón similar al que muestra la producción primaria. En la circulación R tiende a comportarse como la PPB con valores mayores a los 5 m (160 mg C m⁻³ d⁻¹) y a los 20 m (226 mg C m⁻³ d⁻¹) (Fig. 5).

En la estratificación temprana R se concentra en la capa de mezcla alcanzando valores máximos en 0 y 5 m (201 mg C m⁻³ d⁻¹). Por debajo de la capa de mezcla los valores van disminuyendo hasta llegar a cero justo donde se encuentra el 0.01 % del PAR (Fig. 6).

En la estratificación bien establecida los valores de R en la Z_{MIX} fueron muy cercanos a cero y aumentando en el metalimnion hasta registrar el valor mayor de (307 mg C m⁻³ d⁻¹) de todo el ciclo de muestreo. Este valor se encontró justo donde se termina la Z_{EU} y empieza el hipolimnion (Fig. 7).

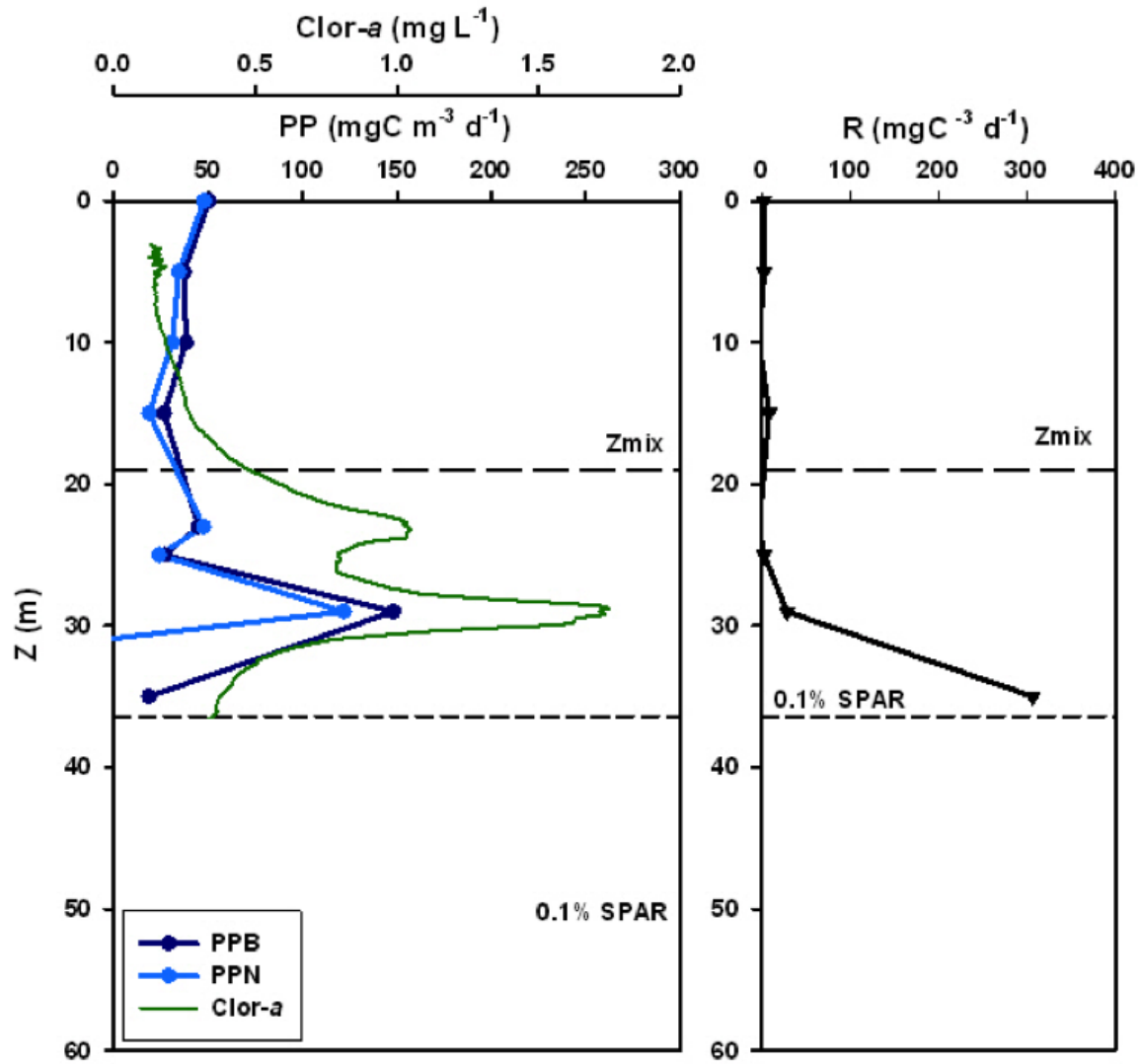


Figura 7. Variación vertical de la PPB ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), PPN ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), Clor-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) y la R durante la estratificación bien establecida en lago Alchichica. (Z_{mix} = límite de la capa de mezcla, y Z_{EU} = límite de la zona eufótica)

El promedio anual de la PPB y la PPN integradas por unidad de área fue de $2,915 \pm 796 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $842 \pm 2,296 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ respectivamente. Las integraciones por unidad de área de la PPB y PPN a lo largo del ciclo anual muestran 4 picos bien definidos. El primer pico para la PPB ($3,496 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y para PPN ($2,322 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) se observaron al inicio del periodo de circulación durante el mes de enero (Fig. 8). En la estratificación temprana se encontró el segundo pico

para PPB en el mes de mayo ($3,782 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y para la PPN en junio ($2,758 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). El tercer pico se presentó durante la estratificación bien establecida (octubre) con valores de $3,433$ y $3,163 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para la PPB y PPN respectivamente. A finales de la época de estratificación e inicios de la circulación (diciembre) se registraron los valores máximos para la PPB ($4,195 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y la PPN ($2,592 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Fig. 6). La PPN presentó valores negativos en los meses de febrero ($-579 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), abril ($-2,914 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y noviembre ($-4,100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Fig. 8).

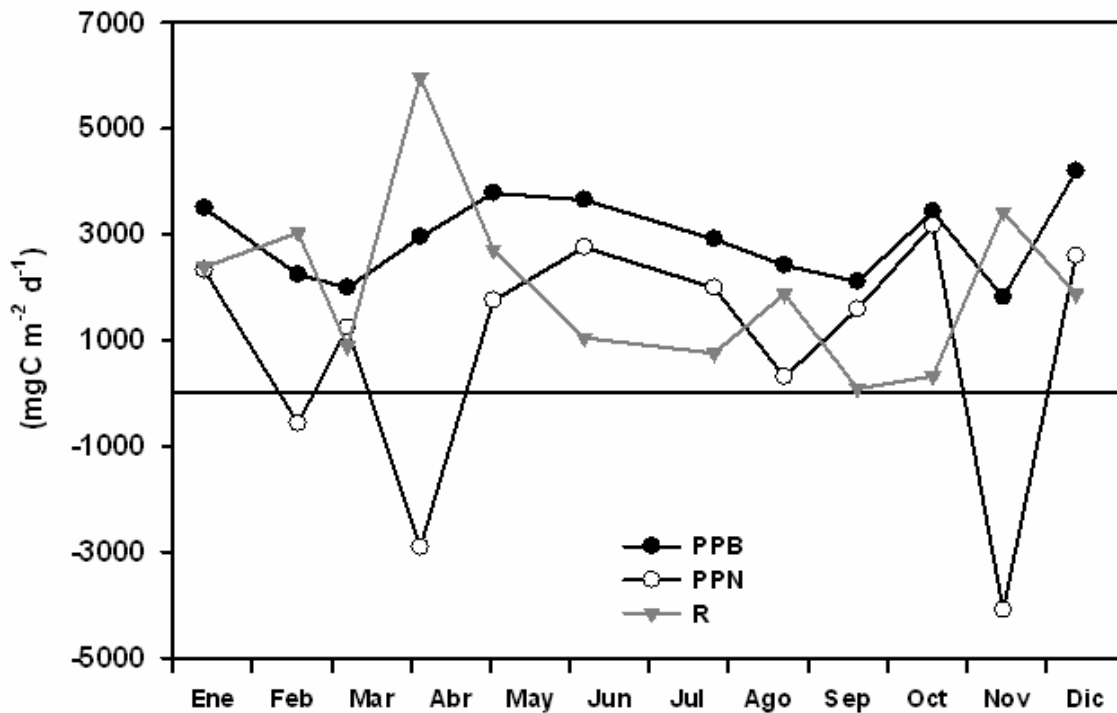


Figura 8. Variación temporal de la PPB, PPN y R integrada por unidad de área ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) del lago Alchichica a lo largo del ciclo anual.

El promedio de la R fue de $2,029 \pm 1,642 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ observándose tres picos a lo largo del periodo de muestreo que coinciden cuando la PPN mostró valores negativos (Fig. 8). El primero se encontró a mediados del periodo de circulación (febrero = $3,028 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) mientras que en la transición de la mezcla

y la estratificación se observó el segundo pico (abril = 5,996 mg C m⁻² d⁻¹) que duplicó el valor del registrado en la circulación y fue el mayor de todo el año. Finalmente, el tercer pico y segundo en magnitud a lo largo del año (noviembre = 3,421 mg C m⁻² d⁻¹) se registró a finales de la época de estratificación (Fig. 8).

DISCUSIÓN

La dinámica estacional del fitoplancton y de la PP respectiva en los cuerpos acuáticos en general está influenciada por el patrón térmico del lago, esto es, los periodos de estratificación y circulación (Schallenberg y Burns, 2010), dado que estos periodos están relacionados con la disponibilidad de nutrientes que a su vez son un factor que regula la PP.

En Alchichica se observaron valores de PP integrados por unidad de área elevados a inicios de la época de mezcla y finales del periodo de estratificación cuando se ensancha la Z_{MIX} para dar paso al nuevo periodo de circulación (Figs. 4 y 8). Esta elevada producción está relacionada con la liberación de nutrientes remineralizados en el hipolimnion y que inducen el desarrollo del florecimiento invernal de diatomeas. De acuerdo con Ramos-Higuera *et al.* (2008), durante esta época no son limitantes ni el nitrógeno ni el fosforo, lo que favorece el florecimiento de diatomeas, siendo *Cyclotella alchichicana* (~ 50 μm) la especie que domina la biomasa fitoplanctónica (Oliva *et al.*, 2001).

El consumo de los nutrimentos por parte del fitoplancton conlleva una disminución de nutrientes en la capa de mezcla a inicios de la estratificación (Oliva *et al.*, 2001; Ramírez-Olvera *et al.*, 2009). Justo en esta época se observó un incremento en la PPB integrada por unidad de área. Este florecimiento se debe principalmente a *Nodularia spumigena* (Oliva *et al.*, 2001, 2009). El florecimiento de esta cianobacteria se presenta comúnmente en los lagos tropicales oligotróficos, cuando el nitrógeno en la zona de mezcla ya no está disponible y aún persiste algo de fósforo (Lewis, 1986). A diferencia del periodo de circulación donde la PPB se lleva a cabo de forma más o menos homogénea a lo largo de la Z_{EU} , la PPB asociada al florecimiento de cianobacterias se ubica en los primeros metros de la columna de agua debido a que esta cianobacteria genera aerotopos y mucílago que garantizan su flotabilidad para poder fijar el nitrógeno atmosférico y garantizar su crecimiento.

El aumento de PPB integrada por unidad de área durante la estratificación bien establecida se asoció con la presencia de un máximo profundo de clorofila

(DCM por sus siglas en inglés), el cual generalmente se desarrolla en el metalimnion, justo en la base de la Z_{EU}. El DCM está compuesto una vez más por las diatomeas grandes (*Cyclotella alchichicana*) y otro tipo de diatomeas como *Cyclotella chotawhatcheena* que no es tan grande como *C. alchichicana*. Estas diatomeas aprovechan los nutrientes que pasan del hipolimnion hacia el metalimnion inducido por la turbulencia creada por las ondas internas. En el lago Alchichica se ha encontrado que las ondas internas alcanzan los 1.4 m de amplitud y llegan a durar un periodo de 3.1 horas (Filonov y Alcocer, 2002) y, como lo menciona Wetzel (2001), en los lagos profundos y estratificados las ondas internas son comúnmente el único mecanismo que puede aumentar el intercambio de nutrientes, los cuales quedan disponibles para el fitoplancton.

En cuanto a la R el pico encontrado en la época de mezcla se asocia a la presencia zooplancton (Fig. 8). En el lago Alchichica existe un incremento de la abundancia del copépodo *Leptodiptomus garciai* asociada al florecimiento de diatomeas durante el periodo circulación (Lugo *et al.*, 1999; Ortega *et al.*, 2011). El segundo pico observado a finales del periodo de estratificación se debe por una parte a la presencia de zooplancton (del Giorgio y Peters, 2011; del Giorgio y Williams, 2005) y por otra a la oxidación de materia orgánica procedente del hipolimnion. Se ha encontrado a *L. garciai* en la base del epilimnion y al rotífero *Brachionus* grupo *plicatilis* dentro del metalimnion (Ortega *et al.*, 2011) justo donde se está desarrollando el DCM. Adicionalmente una parte de la materia orgánica generada por el fitoplancton del DCM es oxidada en esta capa antes de ser exportada hacia el fondo del lago.

De acuerdo al criterio de Wetzel (2001) en relación al intervalo mostrado de PP, Alchichica correspondería a un estado trófico principalmente oligotrófico asociado principalmente a los florecimientos fitoplanctónicos (Tabla 1).

Nivel trófico	PPN (mg C m ⁻² d ⁻¹)
Ultraoligotrófico	< 50
Oligotrófico	50 – 300
Mesotrófico	250 – 1000
Eutrófico	> 1000
Distrófico	50 – 5000
Alchichica	842

Tabla 1. Intervalos generales de PP de lagos con diferente categoría trófica (tomado de Wetzel, 2001).

En la Tabla 2 se presentan los valores de PPB de algunos lagos tropicales y subtropicales con relación a los observados en el lago Alchichica.

Lago	PPB (mg C m ⁻² d ⁻¹)	R (mg C m ⁻² d ⁻¹)	Estado Trófico	Referencia
Kinneret, Israel	1,800 (1,200 – 2,300)	n/d	O	Berman et al., (1995)
Alchichica, México	2,915 (1,809 – 4,195)	2,029 (87 – 5,966)	O	Este trabajo
Quebrada Seca, Venezuela	2,700 (1,800 – 3,500)	n/d	H	González et al., (2003)
Biwa, Japón	800 (210 – 1,480)	700 (350 – 1070)	M	Takahashi et al., (1995)
Shahidullan Hall, Bangladesh	4,200 (1,600 – 6,800)	3,700	M	Khondker & Kabier (1995)

Tabla 2. Producción primaria bruta (PPB) y respiración (R) en lagos tropicales y subtropicales con diferentes estados tróficos. O = Oligotrófico, M = mesotrófico y H = Hipertrófico.

La PPB observada en el lago Alchichica es casi el doble a la encontrada para el lago Kinneret, Israel, con el cual comparte el mismo estado trófico y el mismo comportamiento de monomixis. Sin embargo, es muy similar a la PPB registrada en la Quebrada Seca, Venezuela, que se considera hipertrófico y que tiene un gran aporte de nutrientes alóctonos. Alchichica no presenta una fuente de nutrientes alóctonos por lo que la PPB es de origen principalmente autóctono.

Por otro lado, Wetzel (2001) clasifica el estado trófico de los lagos con base a la PPN en la cual se consideraría a Alchichica ($842 \pm 2,296 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) como un lago mesotrófico ($250 - 1,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). En cuanto a la R los valores encontrados para Alchichica fueron mayores a los encontrados en el lago oligotrófico Biwa, Japón, pero menores a los encontrados en el lago mesotrófico Shahidullan Hall, Bangladesh.

CONCLUSIONES

Estudios anteriores han catalogado a Alchichica como un lago oligotrófico considerando la concentración de nutrientes, la concentración de clorofila *a* e incluso la transparencia. Los valores obtenidos de PPN en el presente estudio ($842 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) si bien confirman su categoría de lago predominantemente oligotrófico, presenta periodos de mesotrofia que están asociados a los florecimientos fitoplanctónicos.

La PPB en Alchichica resultó ser bastante dinámica y estuvo determinada por diversos factores ambientales, disponibilidad de nutrientes e incluso por la misma naturaleza y ubicación geográfica del lago.

Las tasas de PP y R están íntimamente ligadas a la disponibilidad de nutrientes y a eventos fitoplanctónicos del lago (i.e., florecimiento invernal de diatomeas, florecimiento primaveral de cianobacterias, máximo profundo de clorofila durante la estratificación) los cuales, a su vez, están regidos por la hidrodinámica regular de Alchichica (monomixis cálida).

Durante el periodo de mezcla y finales del periodo de estratificación se observaron valores de PP elevados, que están relacionadas con la liberación de nutrientes que a su vez se relacionan también con el florecimiento invernal de diatomeas.

Se registraron cuatro picos de PP que se asocian con el comportamiento térmico de monomixis cálida del lago así como los principales eventos fitoplanctónicos (Oliva *et al.*, 2001, 2009): a) el florecimiento de diatomeas durante el periodo de circulación (PPN $2,322$ y PPB $3,496 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), b) el florecimiento de cianobacterias durante la estratificación temprana (PPN $2,758$ y PPB $3,782 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), c) la formación de un DCM durante la estratificación bien establecida y parte de la tardía (PPN $3,163$ y PPB $3,433 \text{ 496 mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y d) el reinicio del florecimiento invernal de diatomeas que se da al final de la estratificación tardía (PPN $2,592$ y PPB $4,195 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

De igual manera se distinguieron tres picos para la R que corresponden con los valores más bajos de PPN a) 3,028 mg C m⁻² d⁻¹ durante el florecimiento de diatomeas con la presencia abundante de zooplancton, b) 5,996 mg C m⁻² d⁻¹ durante el florecimiento de *N. spumigena* y durante la estratificación temprana c) 3,421 mg C m⁻² d⁻¹ presencia de zooplancton y oxidación de Materia Orgánica procedente de hipolimnion durante la estratificación tardía.

Alchichica latitudinalmente se considera un lago tropical, pero si se considera la altitud, la latitud corregida, entonces Alchichica corresponde a un lago subtropical.

La PP determinada en Alchichica se comparó con diferentes lagos tropicales y subtropicales con diferente estado trófico. Los valores de Alchichica fueron similares a los encontrados en Quebrada Seca a pesar de no compartir el mismo estado trófico, ya que Quebrada Seca es hipertrófico. Con respecto al lago Kinneret, que se trata de un lago oligotrófico, los valores de la PP de Alchichica fueron muy elevados con respecto a Kinneret, a pesar de que en éste último se llevan a cabo muchas actividades humanas de tipo turísticas.

Los valores de PP estuvieron relacionados con los eventos fitoplanctónicos más sobresalientes del lago y confirman la periodicidad de dichos eventos a través de este estudio.

LITERATURA CITADA

- Abbot, M. y Denman, K., 1984. Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in lake Tahoe. *Limnol. Oceanogr.* 29:862-878.
- Adame, F., J. Alcocer y E. Escobar. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* 53: 22-31.
- Alcocer, J., E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 3166-3169.
- Alcocer, J., A. Lugo. 2003. Effects of El niño on the dynamics of Lake Alchichica, central Mexico. *Geofísica Internacional* 42: 523-528.
- Alcocer, Javier., Ó. Escolero y L. Marín. 2005. Problemática del agua de la cuenca oriental, estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. *El agua en México vista desde de la Academia.* 57:77.
- Alcocer, J., E. Escobar y L. A. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico bentónico: respuesta de la zona béntica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18:115-122.
- Barbiero, R.P. y Tuchman, M.L., 2004. The Deep Chlorophyll Maximum in Lake Superior. *J. Great Lakes Res.* 30: 256-268.
- Berman, T., L. Stone, Y. Z. Yacobi, B. Kaplan, M. Schlichter, A. Nishiri y U. Pollinger. 1995. Primary Production and phytoplankton in Lake Kinneret: a long-term record (1972-1993). *Limnology and Oceanography* 4: 1064.1076.
- Cole, G. A. 1994. *Textbook of limnology.* Weaveland Press. 4^a ed. 412 pp.
- Del Giorgio P.A. y P. J. Le B. Williams. 2005. *Respiration in Aquatic Ecosystems.* Oxford, Nueva York. 315 p.
- Edding, M., F. Talia y J. Vázquez. 2006. *Fotosíntesis, Productividad y Algas Marinas.* Fisiología Vegetal. Ediciones Universidad de La Serena.
- Falkowski, PG., J.A. Raven. 2007. *Aquatic photosynthesis.* Princeton University Press. 2^a ed.

- Filonov, A., I. Y. Tereshchenko y J. Alcocer. 2002. Internal waves in a tropical crater-lake: Alchichica, Central Mexico. *Verhandlungen International Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 28: 1857-1860.
- Filonov, A., I. Tereshchenko y J. Alcocer. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 66: 1-4.
- Franklin, L., R.M. Foster. 1997. The changing irradiance environment: consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. *European Journal of Phycology* 32: 207-232.
- Gaarder, T. y Gran, HH. 1927. Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 42:1-48.
- González, E.J., M. Orta, C. Peñaherrera, E. Montes, M.L. Matos, y J, Mendoza. 2003. Fitoplancton de cinco embalses de Venezuela con diferentes estados tróficos. *Limnetica*. 22: 15-35.
- Gross, Grant. 1982. *Oceanography: A view of the Earth*. Prentice Hall Inc. 497 pp.
- Häder, D., F.L. Figueroa. 1997. Photoecophysiology of marine microalgae. *Photochemistry and Photobiology* 66: 1-14.
- Horne, A., Charles R. G. 1994. *Limnology*. McGraw Hill, Inc. 2^a ed. 576 pp.
- Khonder, M. y M.A. Kabir. 1995. Phytoplankton primary production in a mesotrophic pond in sub-tropical Bangladesh. *Hydrobiologia* 304: 39-47.
- Lampert, W., U. Sommer. 2007. *Limnoecology*. Oxford University Press. 2^a ed. 335 pp.
- Lewis, W.M. Jr. 1973. The thermal regime of lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnology and Oceanography* 18: 200-217.
- Lewis, W.M., 1987. Tropical Limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 159-184.
- Lewis, W.M. Jr. 1996. Tropical lakes: How latitude makes a difference. In *Perspectives in Tropical Limnology* (Eds F. Shiemer & K.T. Boland), pp 43-64. Academic Publishing.

- Lugo, A, M. E. González, M. del R. Sánchez y J. Alcocer. 1996. Distribution of *Leptodiptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoidea) in Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical* 17: 145-152.
- Lugo, A. 2000. Variación espacial y temporal de estructura de la comunidad planctónica del Lago Alchichica, Puebla con algunos aspectos de interacciones tróficas. Tesis profesional doctoral (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 98 pp.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona. 1010 pp.
- Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M. R. Peralta. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.
- Oliva, M.G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y L. A. Oseguera. 2009. Planktonic bloom-forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, Mexico. In Oren, A., D.L. Naftz, & W. A. Wurtsbaugh (eds), *Saline Lakes Around the World: Unique Systems with Unique Values*. Natural Resources and Environmental Issues XV. The S.J. and Jessie E. Quinney Natural Resources Library, published in conjunction with the Utah State University College of Natural Resources, Utah: 121-126.
- Ortega-Mayagoitia E., J. Ciro-Pérez y M. Sánchez- Martínez. 2011. A story of famine in the pelagic realm: temporal and spatial patterns of food limitation in rotifers from an oligotrophic tropical lake. *Journal of Plankton Research* 33: 1574-1585.
- Payne, A.I. 1986. *The Ecology of Tropical Lakes and Rivers*. Wiley. Nueva York. 301 pp.
- Ramos-Higuera, E., J. Alcocer, E. Mayagoitia, y A. Camacho. Nitrógeno: Elemento limitante para el crecimiento del fitoplancton en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica* 18 (1 suplemento), 105-113.
- Ramírez-Olvera, M. A., J. Alcocer, M. Merino y A. Lugo. 2009. Nutrient limitation in a tropical saline lake: a microcosm experiment: *Hydrobiologia* 626: 5-13.
- Rattan, S., 1979. Possible relation between phytoplankton numbers and saprolegnioid fungi in Shatt Al-Arab near Basrah, Iraq. *Hidrobiologia* 62: 57-62.

- Roldán, G., J. Ramírez. 2008. Fundamentos de limnología neotropical. Editorial de la Universidad de Antioquía. 2ª ed. 440 pp.
- Rosiles, G. 2005. Estudio comparativo del picofitoplancton y fitoplancton de talla mayor en el lago Alchichica. Tesis profesional de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, 103 pp.
- Schallenberg, M., C.W. Burns. 2010. Phytoplankton biomass and productivity in two oligotrophic lakes of short hydraulic residence time. *New Zealand Journal of Marine and Fresh Water Research* 31: 1, 119-134.
- Takashi, M., T. Hama, K. Matsunaga y N. Handa. 1995. Photosynthetic organic carbón production and respiratory organic carbon consumption in the trophogenic layer of Lake Biwa. *Journal of Plankton Research*. 17: 1017-1025.
- Vilaclara, G., M. Chávez, A. Lugo, H. González y M. Gaytán. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla state, Mexico. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 25:435-440.
- Vincent, W.F., W. Wurtsbaugh, P.J. Neale y J. Richerson. 1986. Polymixis and algal production in a tropical lake: latitudinal effects on the seasonality of photosynthesis. *Freshwat. Biol.* 16: 781-803.
- Wetzel, R. 2001. *Limnology*. Elsevier Academic Press. 3ª ed. 1006 pp.
- Wetzel, R. G. y G. E. Likens, G. 1991. *Limnological Analyses*. W.B. Saunders. NY, USA. 391 pp.