

Clorofila *a* fitoplanctónica en el lago tropical profundo Alchichica: un registro de largo plazo (1999-2010)

Phytoplanktonic chlorophyll *a* in the tropical deep lake Alchichica: a long-term record (1999-2010)

Circe Guadalupe González Contreras¹, Javier Alcocer² y Luis Alberto Oseguera²

¹ Programa de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. A.P 70-305. Colonia Universidad Nacional Autónoma de México. Delegación Coyoacán. México, D.F. 04510. México

² Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Proyecto de Investigación en Limnología Tropical. Av. de los Barrios No.1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 54090. México
e-mail: jalcocer@unam.mx

González Contreras C. G., J. Alcocer y L. A. Oseguera. 2015. Clorofila *a* fitoplanctónica en el lago tropical profundo Alchichica: un registro de largo plazo (1999-2010). *Hidrobiológica* 25 (3): 347-356.

RESUMEN

La variación temporal de la biomasa del fitoplancton ha sido ampliamente estudiada en los lagos templados; sin embargo, los estudios en los sistemas acuáticos tropicales son escasos y más aún las investigaciones a largo plazo. Con el fin de reconocer los patrones temporales y en la vertical, de la concentración de la clorofila *a* fitoplanctónica en el lago tropical Alchichica (Puebla), se estudiaron doce años (1999-2010) de registros de clorofila *a* obtenidos con una frecuencia aproximadamente mensual, mediante un perfilador de fluorescencia natural PNF-300 (Biospherical). Se encontró un patrón intranual claro en la concentración de la clorofila *a* concentración elevada durante: a) la época de circulación a lo largo de la columna de agua, b) al inicio del periodo de estratificación acumulado cerca de la superficie y c) durante la estratificación, asociada al desarrollo de un máximo profundo de clorofila en el metalimnion. Dicho patrón está claramente relacionado con el régimen térmico de monomixis cálida del lago. Se observó una correlación positiva con la capa de mezcla y una negativa con la zona eufótica. Un análisis de series de tiempo ratificó la ciclicidad anual, pero no mostró patrones ni tendencias a largo plazo, es decir, el lago se comporta de una manera regular año con año, sin presentar diferencias interanuales importantes en el periodo estudiado.

Palabras clave: Clorofila *a*, dinámica a largo plazo, lago oligotrófico, lago tropical, PNF-300.

ABSTRACT

The temporal fluctuation of phytoplankton biomass has been well studied in temperate lakes. Opposite, tropical lakes lack equivalent studies, particularly those considering long-term monitoring. The aim of the present study is to uncover patterns in the temporal and vertical variation of the phytoplankton biomass in Lake Alchichica, Puebla, through considering twelve years (1999-2010) of vertical chlorophyll *a* profiles recorded on a monthly basis with a PNF-300 natural fluorescence profiler (Biospherical). We recognize a clear seasonal pattern in the chlorophyll *a* concentration with three maxima: a) during the winter circulation period throughout the water column, b) at the onset of the stratification, accumulated close to the surface, and c) along the well-established stratification, located at the metalimnetic deep chlorophyll maximum. This pattern is clearly related with the thermal behavior of the lake corresponding to warm-monomixis. It was observed a positive correlation with the mixed layer and a negative correlation with the euphotic zone. A time-series analysis ratified the annual cycle, however it did not identify interannual patterns or long-term trends; this is, Alchichica is regular and predictable year after year, with no relevant interannual differences along the studied period.

Key words: Chlorophyll *a*, long term dynamics, oligotrophic lake, PNF-300, tropical lake.

INTRODUCCIÓN

Las fluctuaciones en los factores físicos tienen un fuerte efecto en la estructura de las comunidades y en la dinámica de los ecosistemas acuáticos (Steele, 1985). Dos de los factores más importantes que afectan la dinámica fitoplanctónica son la temperatura y la luz (Pollingher, 1986). Por un lado, la temperatura influye en el patrón de circulación de los ecosistemas acuáticos y éste a su vez en la dinámica fitoplanctónica; la estratificación térmica de las masas de agua permite al fitoplancton mantener una distribución vertical diferencial mientras que la mezcla vertical lo distribuye a lo largo de la columna de agua y transporta nutrientes desde las capas más profundas y ricas en éstos hasta las capas someras y carentes de los mismos (Tilzer & Goldman, 1978).

Por otro lado, se ha observado una variedad de respuestas del fitoplancton ante la fluctuación de la luz, tales como que la tasa fotosintética aumenta, disminuye o incluso algunas veces no cambia (Litchman, 2000), a diferencia de cuando no existe dicha fluctuación. Se ha observado que diversos regímenes en la variación temporal de la luz pueden estimular a diferentes especies o a diferentes grupos taxonómicos, produciendo cambios en la composición de la comunidad fitoplanctónica (Litchman, 1998).

Los efectos mencionados dependen de la escala de tiempo considerada (Reynolds, 1984); por ejemplo, las variaciones a largo plazo, que pueden estar determinadas por el clima, provocan cambios en la flora fitoplanctónica; las oscilaciones anuales son capaces de producir cambios estacionales en la composición y productividad de las comunidades, los cuales, hasta cierto punto, pueden repetirse en años sucesivos. En una menor escala, las fluctuaciones diarias en el ambiente físico (estructura térmica o radiación), afectan a las poblaciones ya existentes; las variaciones aún menores, provocan cambios en la tasa y dirección del transporte de células, dichas oscilaciones ocurren en metros y minutos. La relevancia de las escalas de tiempo mencionadas depende del objetivo de estudio, sin embargo es importante tomar en cuenta que éstas interactúan inevitablemente y que nunca son mutuamente independientes.

Al analizar un periodo de cuatro años, Adame *et al.* (2008) encontraron dos patrones temporales en la concentración de la clorofila *a* (Clor-*a*) fitoplanctónica en el lago Alchichica: el primero -anticipado- ciclo anual (estacional) y el segundo -inesperado- con periodicidad bienal. En este último, la concentración de la Clor-*a* durante la época de circulación y asociado a un florecimiento de diatomeas fue mayor en los años pares (2000 y 2002) y menor en los noches (1999 y 2001). El resto del tiempo, durante el periodo de estratificación del lago, las concentraciones registradas de Clor-*a* fitoplanctónica fueron menores y similares en todos los años.

Estos mismos autores explican que la ciclicidad bienal parece estar en función de la disponibilidad de silice y de la relación Si/N. Los meses que preceden a los periodos de circulación más productivos mostraron mayores concentraciones de silice hipolimnético que los menos productivos.

Sin embargo, con tan solo cuatro años no es factible aseverar la presencia de una ciclicidad bienal (dos ciclos). Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue reconocer los patrones temporales de variación en la concentración de Clor-*a* del lago tropical Alchichica al analizar un periodo de 12 años (1999-2010), así como su relación con la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y la temperatura. Lo anterior permitirá

contar con un mejor entendimiento de la dinámica temporal a corto y largo plazo de la concentración de la Clor-*a* fitoplanctónica en los lagos tropicales.

Área de estudio. Alchichica ($19^{\circ} 24.7' N$, $97^{\circ} 24.0' O$, 2 350 m s.n.m.) es un lago cráter tropical localizado en Oriental, una cuenca endorreica del extremo oriental del Altiplano Mexicano. El clima de la zona es semiárido con una temperatura ambiental que varía de -5.5 a $30^{\circ} C$, con un promedio anual de $14.4^{\circ} C$ (García, 1988). La precipitación anual es menor a los 500 mm, mientras que la tasa de evaporación anual es de 1,690 mm (Adame *et al.*, 2008). Carece de afluentes y efluentes superficiales y su principal aporte de agua es a través del manto freático (García, 2010). De acuerdo con Alcocer & Escobar-Briones (2007), este déficit hídrico aunado a otros factores ha contribuido a la disminución en el nivel del lago a largo plazo. Sin embargo, la fluctuación del nivel del agua es imperceptible en la escala anual aun y cuando se ha visto afectado por fenómenos extremos (p.ej., tormentas tropicales) que han aportado cantidades extraordinarias de agua de forma súbita haciendo subir el nivel del lago mismo que en pocos días vuelve al nivel original (Alcocer & Filonov, 2007).

La forma de Alchichica es casi circular con un diámetro de 1.8 km, un área de 2.3 km^2 , una profundidad máxima de 62 m y una profundidad promedio de 40.9 m. Tiene un volumen de $94,214,080 \text{ m}^3$ de agua salina ($8.5 \pm 0.2 \text{ g L}^{-1}$) y con pH básico (9.0 ± 0.1), cuyos iones predominantes son sodio, magnesio, cloro y bicarbonato (Vilaclara *et al.*, 1993; Filonov *et al.*, 2006). Es un lago oligotrófico; la capa de mezcla tiene una concentración de nitrógeno inorgánico disuelto que va de 9.8 a $53.2 \mu\text{g L}^{-1}$, de fósforo reactivo soluble de 3.1 a $18.6 \mu\text{g L}^{-1}$ y la Clor-*a* está entre 0.2 y $2.2 \mu\text{g L}^{-1}$ (Ardiles *et al.*, 2012).

Su régimen térmico corresponde al de un lago monomictico cálido (Alcocer *et al.*, 2000). La mezcla de toda la columna de agua (época de mezcla o de circulación) sigue un patrón recurrente, regularmente ésta inicia a finales de diciembre o principios de enero y termina en marzo. En los meses de abril y mayo se observa una fase de transición en la cual el lago comienza a estratificarse, de esta forma, de junio a noviembre se presenta la etapa de estratificación en la que existe una termoclina bien definida; finalmente en diciembre, la termoclina comienza a desaparecer y la columna de agua a circular. Durante el periodo de circulación, el oxígeno disuelto (OD) es alto ($6.0-8.1 \text{ mg L}^{-1}$) a lo largo de la columna de agua. En cuanto se estratifica, aparecen condiciones anóxicas cerca del fondo que se incrementan hasta ocupar todo el hipolimnion de julio a diciembre (Alcocer *et al.*, 2000).

El ensamble fitoplanctónico de Alchichica está compuesto por 19 especies (Oliva *et al.*, 2001), entre las de mayor talla ($\geq 2 \mu\text{m}$) están *Cyclotella alchichica* Oliva, Lugo, Alcocer *et al.* Cantoral, *C. choctawhatcheeana* Prasad, *Chaetoceros elmorei* Boyer y *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet *et al.* Flahault; las de talla menor ($< 2 \mu\text{m}$) son *Monoraphidium minutum* (Nägeli) Komárková-Legnerová, *Synechocystis aquatilis* Sauvageau, *Oocystis parva* W. *et al.* G. S. West y *O. submarina* Lagerheim.

Adame *et al.* (2008) reportaron que en Alchichica el fitoplancton grande contribuye con $183 \pm 204 \text{ mg Clor-}a \text{ m}^{-2}$ mientras que el pequeño aporta sólo $37 \pm 26 \text{ mg Clor-}a \text{ m}^{-2}$. Ortega-Mayagoitia *et al.* (2011) confirmaron lo anterior al encontrar que las especies de talla $\geq 20 \mu\text{m}$ (diatomeas principalmente) dominan la biomasa fitoplanctónica, mientras que las pequeñas (mayoritariamente clorofitas), aunque muy numerosas, contribuyen con una fracción menor al grado de restringir el desarrollo del zooplancton (Ej. rotíferos).

MATERIALES Y MÉTODOS

De 1999 a 2010, con una frecuencia de muestreo mensual, se registraron perfiles verticales de PAR, temperatura y fluorescencia natural de la Clor-a con ayuda de un perfilador de fluorescencia natural marca Biospherical modelo PNF-300. Todos los muestreos se realizaron a la misma hora (12-13 hrs) y en el mismo sitio, ubicado en la porción central y más profunda del lago.

Temperatura y Z_{mix} . Con el fin de reconocer las etapas principales del régimen térmico del lago, así como identificar la zona o capa de mezcla (Z_{mix}), se utilizaron los perfiles de temperatura. Adicionalmente, se contó con los perfiles de oxígeno disuelto (no incluidos en el presente trabajo) obtenidos con un equipo de monitoreo de calidad de agua marca Hydrolab modelos DS3 y DS4, para identificar si en el lago, realmente, había circulación de las masas de agua. Se consideró al lago realmente en circulación cuando además de encontrar los perfiles de temperatura verticalmente homogéneos, no se observó una capa anóxica en el fondo; por el contrario, cuando se observó una capa anóxica en el fondo, se consideró que el lago aún no estaba circulando. Lo anterior debido a que la presencia de un perfil térmico homogéneo denota que el lago está propenso a circulación, pero hace falta la fuerza motriz del viento para iniciar la mezcla. Con la finalidad de conocer la tendencia general de la dinámica intransitual de la Z_{mix} se construyó un “año tipo” haciendo el promedio para cada uno de los meses.

PAR y Z_{eu} . Se eliminaron los registros de PAR de los primeros 5 m debido a que en esta zona se presenta una dispersión elevada en intervalos de profundidad muy cortos que afectan el cálculo de la zona eufótica (Z_{eu}), ya que como referencia se emplea la PAR en superficie (SPAR).

Para estimar la SPAR se realizó una extrapolación de los registros por debajo de los cinco metros con un modelo exponencial. Mediante la ecuación de esta curva se obtuvo la SPAR y con base en ella se calculó el 1% para delimitar la Z_{eu} ; también se eliminaron los registros de PAR en la porción inferior de la columna de agua con valores menores a 0.1 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ya que debajo de este valor de PAR no es posible llevar a cabo la fotosíntesis. Para conocer la tendencia general de la dinámica intransitual de la Z_{eu} se construyó un año tipo haciendo el promedio para cada uno de los meses.

Concentración de Clor-a. La concentración de Clor-a se calculó a partir del flujo de fluorescencia natural F_f y de la irradianza incidente:

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

Donde:

F_f = Volumen del flujo de fluorescencia natural

Hay dos asunciones ópticas usadas:

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

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

$E(\text{PAR})$ = Radiación escalar de la PAR

Al igual que para la PAR, se omitieron los registros de fluorescencia natural de los cinco metros superficiales ya que los algoritmos empleados por el software del equipo para calcular la concentración de Clor-a a partir de la fluorescencia natural, interpretan que todo el flujo de luz roja que se dirige hacia arriba proviene de la fluorescencia de la Clor-a, sin embargo cerca de la superficie del agua (los primeros cinco metros en aguas transparentes), esta interpretación es incorrecta debido a la dispersión de la longitud de onda roja (Kiefer *et al.*, 1989).

Mediciones realizadas de concentración de Clor-a de los primeros cinco metros obtenidas por la técnica de fluorometría *in vitro* mediante extracción directa de la Clor-a en acetona, método EPA 445.0 (Arar & Collins, 1997), revelaron que salvo durante los breves períodos en que se dan los florecimientos de diatomeas y cianobacterias, la presencia de fitoplancton en la capa superficial es muy escasa.

Se integró por unidad de área (m^2) la concentración de Clor-a en la columna vertical y con esta información se construyó un año tipo, asimismo, se hizo la integración de la Clor-a total para cada año, con el objetivo de conocer la variación interanual de la cantidad total de Clor-a. Las integraciones de Clor-a se realizaron a partir de los cinco metros de profundidad (debido a las razones expuestas anteriormente) y hasta los 50 m de profundidad. Por debajo de los 50 m ya no hay luz (Z_{eu} máxima registrada en todo el periodo fue de 33.57 m) y el hipolimnion es anóxico por lo cual no se lleva a cabo la fotosíntesis. Adame *et al.* (2008) han mostrado que la Clor-a se encuentra en concentraciones despreciables por debajo de los 50 m.

Para determinar si había una relación entre la concentración de Clor-a con la Z_{mix} y con la Z_{eu} , se hizo una correlación bivariada de Spearman con ayuda del programa SPSS v21 y, con la finalidad de comprobar la existencia de patrones intra y/o interanuales, se realizó un análisis de series de tiempo mediante la función de autocorrelación (FAC) utilizando el programa MATLAB el cual es una herramienta utilizada para caracterizar la estructuración temporal de un sistema (Turchin, 2003).

RESULTADOS

Patrón térmico y Z_{mix} . Alchichica es un lago monomictico cálido, en 2000, 2004 y 2009, la mezcla de toda la columna de agua se dio a finales de diciembre del año anterior, mientras que en 2001 y 2010 inició hasta febrero, en tanto que en 1999, 2002, 2003, 2005, 2006, 2007 y 2008, la circulación comenzó en enero (Fig. 1). Por otro lado, la culminación de la circulación fue más homogénea, esta se llevó a cabo en marzo de 1999 a 2006 o en abril de 2007 a 2010. En promedio, el periodo de circulación duró 2.4 ± 0.8 meses y el de estratificación 9.8 ± 0.8 meses. No se detectó ningún patrón o tendencia interanual referente al patrón térmico.

La capa de mezcla (Z_{mix}) ocupó –generalmente– toda la columna de agua durante los meses de enero, febrero y marzo; posteriormente, durante la transición de mezcla a estratificación, la Z_{mix} disminuyó para abarcar su menor profundidad (9.6 m) en abril y posteriormente se fue haciendo más profunda a lo largo de la estratificación, hasta alcanzar 32.6 m en diciembre, durante la etapa de transición entre la estratificación y la mezcla (Fig. 2).

PAR y Z_{eu} . El año tipo de la Z_{eu} mostró la presencia de dos épocas significativamente diferentes ($p < 0.5$): la primera abarcó de enero a

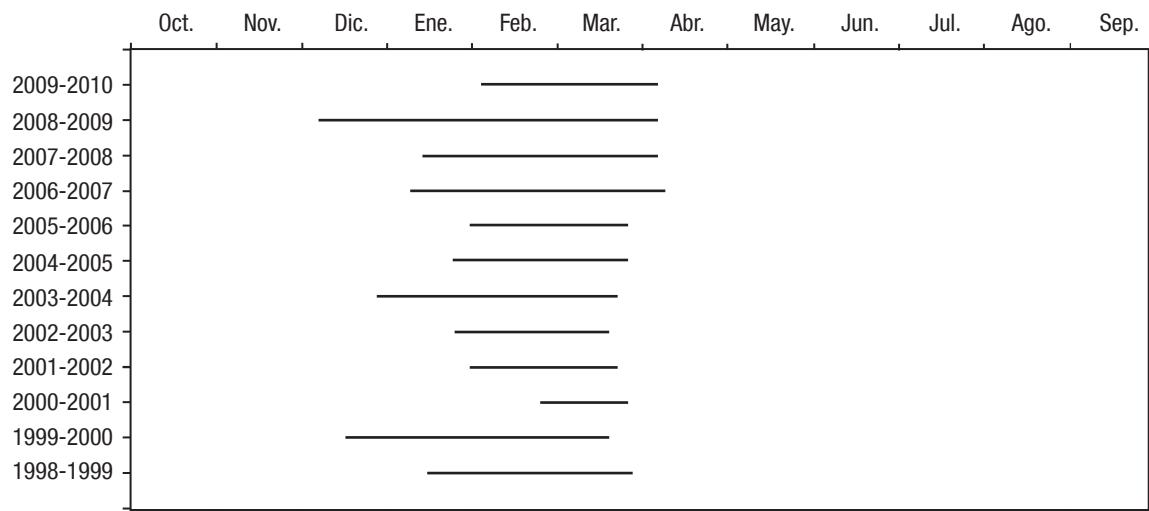


Figura 1. Duración del periodo de mezcla del lago Alchichica, México de 1998 a 2010. (Las líneas negras representan el tiempo en el que se presentó el periodo de mezcla).

marzo durante la época de mezcla, la Z_{EU} fue menor (18 ± 1 m) por lo que se denominó época de aguas turbias; la segunda se presentó de abril a diciembre, durante la época de estratificación, y en ella, la Z_{EU} fue más profunda (23 ± 2 m), por lo cual se denominó época de aguas claras. A lo largo de este segundo periodo, se observó una tendencia general de la Z_{EU} a aumentar; sin embargo, alrededor del mes de mayo se presentó una disminución en la Z_{EU} (21 ± 3 m), para posteriormente volver a retomar la tendencia hasta que, a fin del año (diciembre), hubo decremento, indicando la proximidad del periodo de circulación. En la mayoría de los casos, la Z_{EU} alcanzó su menor profundidad en febrero (17 ± 2 m) y su máxima en noviembre (26 ± 4 m) (Fig. 3).

Durante el periodo de estudio, la profundidad de la Z_{EU} varió de 15 m durante marzo de 2004, hasta 34 m en noviembre de 1999; el promedio fue de 22 ± 3 m. Aunque el comportamiento estacional en

todos los años fue muy similar, la disminución de la Z_{EU} observada a inicios de la estratificación: a) no se registró en 2000, 2002 y 2006 y b) en el resto de los años, el momento preciso de la disminución varió entre abril y junio.

Por otro lado, la profundidad máxima que alcanzó la Z_{EU} en cada año mostró una tendencia gráfica a disminuir (Fig. 4), no así con la profundidad mínima que fue similar a lo largo de todo el periodo.

Clor-a. El año tipo de la concentración de Clor-a integrada por unidad de área indicó que el promedio de concentración de Clor-a en toda la columna de agua fue de 28.29 ± 11.54 mg m⁻². De enero a marzo se presentó una concentración de Clor-a alta, mayor o cercana al promedio general. Posteriormente, de abril a agosto disminuyó la concentración de Clor-a, aunque se presentó un ligero incremento entre mayo y junio, para posteriormente volver a aumentar desde septiembre y hasta fin de año, una vez más con concentraciones por encima o cercanas al promedio general (Fig. 3). Los meses con la mayor cantidad de Clor-a fueron enero, que corresponde a la época de mezcla y septiembre a la de estratificación, ambos meses tuvieron casi la misma concentración de Clor-a en promedio, con 39.93 ± 15.17 mg m⁻² en enero y 37.01 ± 14.88 mg m⁻² en septiembre.

A lo largo de todo el periodo de estudio la mayor concentración de Clor-a se registró en septiembre de 2004 (77.44 mg m⁻²) seguida de enero de 2001 (67.57 mg m⁻²), mientras que la mínima se encontró en junio de 2001 (13.03 mg m⁻²) (Fig. 5). El año tipo de la concentración de Clor-a integrada por unidad de área, mostró el comportamiento general de los doce ciclos anuales, sin embargo, al analizar los detalles, se encontraron algunas diferencias que se mencionan a continuación. En 2002, 2003 y 2007 la concentración de Clor-a durante la época de circulación estuvo por debajo de la media, en 2009 el periodo de mezcla empezó desde diciembre de 2008 y justo en este mes se observó una concentración de Clor-a mayor a la media, lo cual no ocurrió de enero a marzo de 2009 (Fig. 5).

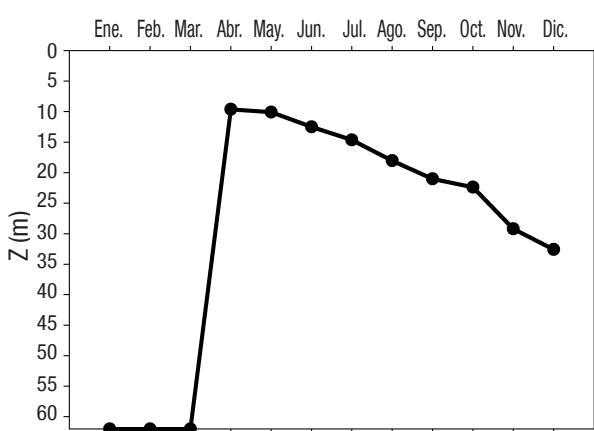


Figura 2. Año tipo de la capa de mezcla en el Lago Alchichica durante el periodo entre 1999 y 2010.

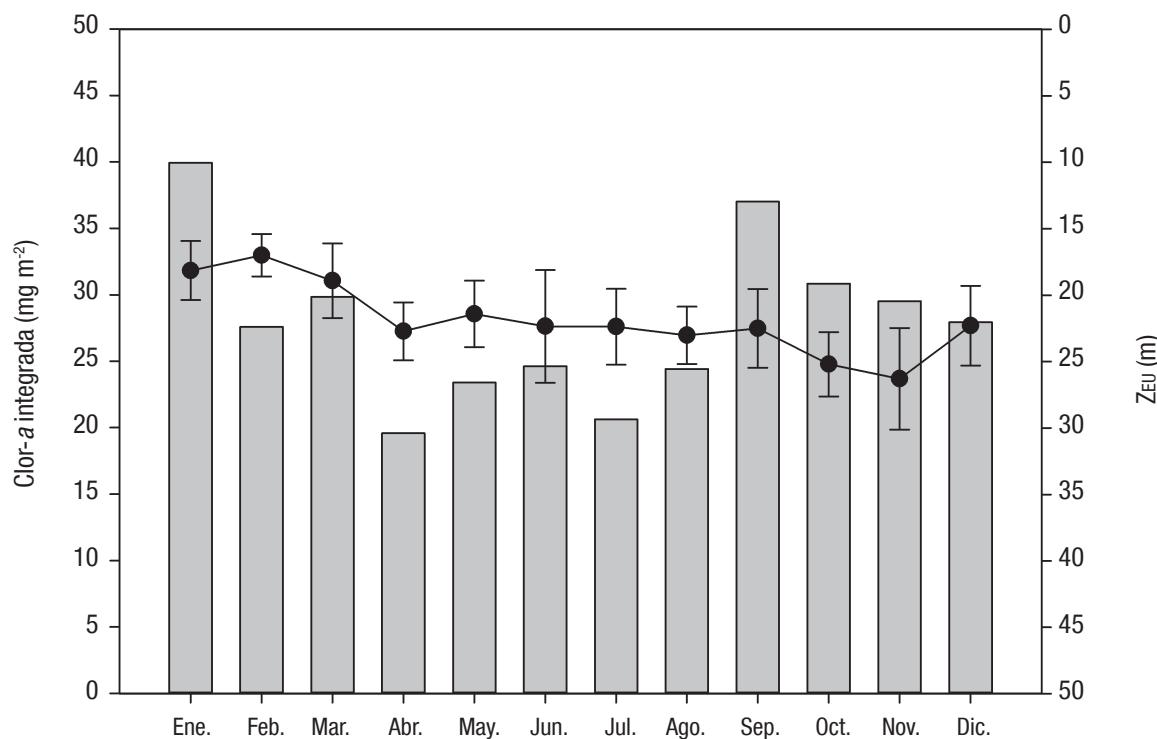


Figura 3. Años tipo de la concentración de Clor-*a* integrada por área y la Z_{EU} del Lago Alchichica durante el periodo 1999 - 2010.

Los años cuya concentración entre septiembre y noviembre estuvieron por debajo de la media fueron 2001, 2007 y 2008, mientras que los años en los que no se registró un leve incremento de Clor-*a* durante mayo o junio fueron 2000, 2002 y de 2006 a 2007 (Fig. 5). La concentración de Clor-*a* durante la circulación fue generalmente mayor que la de septiembre a noviembre (máximo profundo de clorofila, DCM), excepto en los años de 2002 a 2004 y 2010 (Fig. 5). En 1999, 2003, 2004 y 2005 la concentración de Clor-*a* integrada por año estuvo por encima de la media; por otro lado, en 2006 se registró la concentración más baja de Clor-*a* integrada por año (Fig. 6).

En resumen, se encontró un patrón anual (estacional) en la dinámica de la Z_{EU} y de la Z_{MIX} con la de la Clor-*a*; en cuanto a la dinámica de la Z_{EU} , se registró una menor Z_{EU} durante época de mezcla y una Z_{EU} mayor durante la época de estratificación; en la Z_{MIX} , la capa de mezcla abarcó toda la columna de agua en enero, febrero y marzo, posteriormente tuvo su menor profundidad en abril y se fue haciendo más profunda a lo largo del año; en cuanto a la concentración de Clor-*a*, se observó una máxima de enero a marzo durante la fase de circulación, posteriormente disminuyó y hubo un incremento ligero durante mayo o junio y de nuevo un aumento en los meses de septiembre a diciembre.

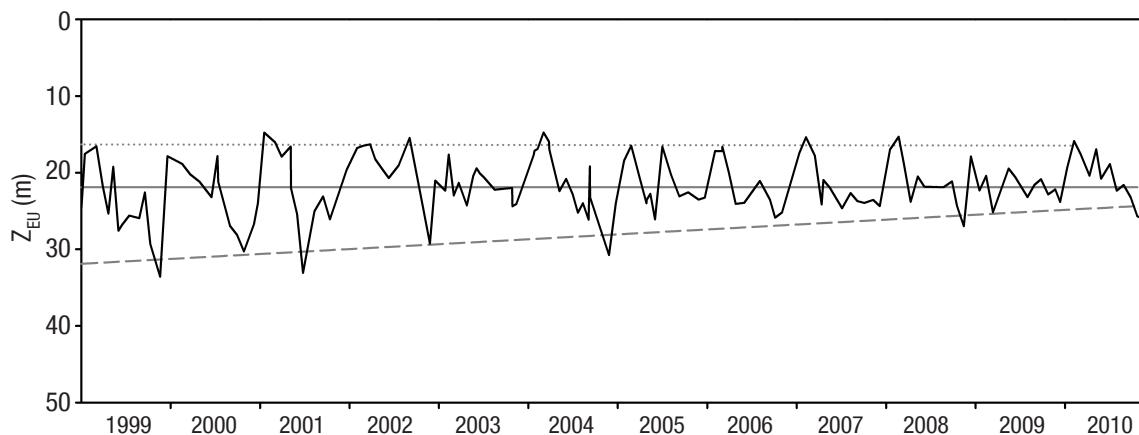


Figura 4. Variación de la Z_{EU} mensualmente en el Lago Alchichica durante los muestreos comprendidos entre 1999 y 2010. La línea continua representa la Z_{EU} promedio y la línea superior (puntos) e inferior (rayas) muestran la tendencia de las profundidades máximas y mínimas respectivamente.

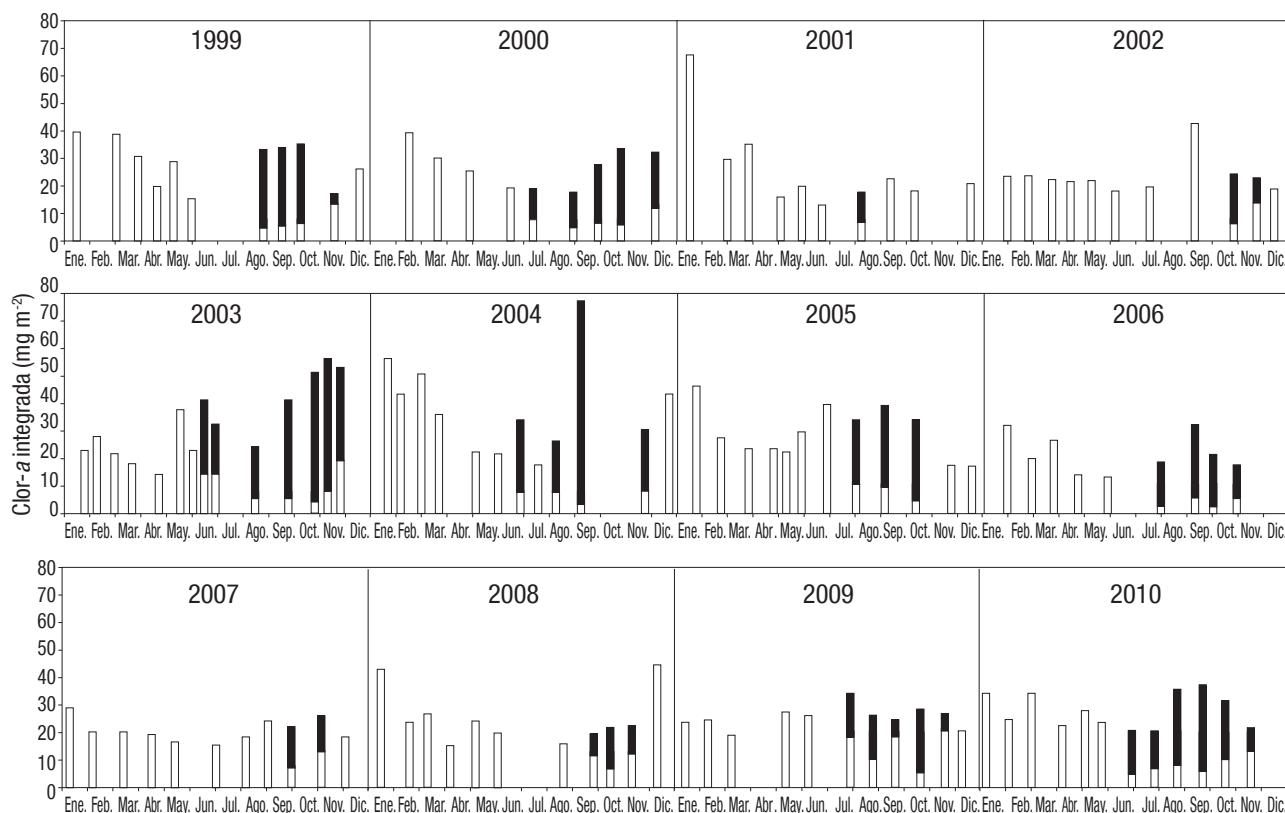


Figura 5. Variación de la Clor-a integrada en la columna de agua del Lago Alchichica a lo largo del periodo de estudio (1999-2010). El aporte del DCM (máximo profundo de clorofila) está representado en negro.

La concentración de Clor-a aumentó cuando la Z_{mix} fue más profunda ($r_s = 0.335, p < 0.01$) y disminuyó cuando la Z_{eu} presentó sus valores más bajos ($r_s = -0.313, p < 0.01$).

Por otro lado, no se encontraron patrones interanuales para la Z_{eu} , ni para la Z_{mix} , y tampoco para la Clor-a, sin embargo, la Z_{eu} mostró una tendencia hacia la disminución de la máxima profundidad alcanzada en cada año. El análisis de series de tiempo (Fig. 7) mostró una periodicidad para valores de $\tau = 12$ meses, lo que equivale a un año del periodo estudiado. Este valor sugiere la existencia de ciclos anuales en la concentración de Clor-a. Es probable que la mayor señal se debe al aumento en la concentración de Clor-a, durante la mezcla invernal.

Como se observa, tanto las gráficas de Clor-a (Fig. 5) como el análisis de series de tiempo (Fig. 7) mostraron que no hay patrones interanuales ni tendencias a largo plazo en la concentración ni en la distribución de Clor-a; el único patrón que se observó tanto en las gráficas como en el análisis de series de tiempo fue el intranual (i.e., estacional), descrito anteriormente, y que refleja el patrón térmico característico del lago Alchichica, la monomixis cálida.

DISCUSIÓN

Se observa un patrón estacional claro en la concentración de Clor-a en el que, a lo largo del ciclo anual, se presentan tres períodos con mayor concentración de Clor-a: 1) durante la época de mezcla (enero-marzo),

2) al inicio de la estratificación (mayo y junio) y 3) de septiembre a noviembre, durante la estratificación; el primero y el tercero muestran concentraciones de Clor-a alrededor o por arriba del promedio global. Este comportamiento difiere de lo que se ha observado para otros lagos como el subtropical Kinneret (Israel), en donde las mayores concentraciones de Clor-a se presentan sólo durante el florecimiento de dinoflagelados, que abarca de la mitad del periodo de circulación hasta inicios de la estratificación (Berman et al., 1995). En general este último patrón es típico de lagos tropicales y subtropicales donde el incremento de nutrientes, producto de la mezcla, predomina fomentando el crecimiento fitoplanctónico (Talling, 1993).

En el caso de Alchichica, el primer pico de Clor-a se debe al florecimiento invernal de diatomeas asociado a la circulación y que está dominado por *C. alchichiciana* (Oliva et al., 2006); este se distribuye a lo largo de la columna de agua (Adame et al., 2008; Ardiles et al., 2012). El segundo pico, más pequeño, se observa entre mayo-junio (estratificación temprana) y se debe al florecimiento primaveral de la cianobacteria *N. spumigena* que se ubica predominantemente cerca de o en la superficie del lago (Oliva et al., 2001; Adame et al., 2008; Oliva et al., 2009). Es importante hacer notar que *N. spumigena* tiende a acumularse en la superficie del lago en días soleados y sin viento, formando una densa capa de pocos centímetros de espesor. Sin embargo, durante el proceso de limpieza de los datos se eliminaron los primeros cinco metros superficiales, lo cual seguramente llevó a subvalorar el aporte de esta especie durante su florecimiento de finales de abril a

principios de junio. El tercer pico se asocia al desarrollo de un máximo profundo de clorofila a (DCM por sus iniciales en inglés), característico de ambientes acuáticos oligotróficos, que se ubica en el metalimnion de agosto a principios de diciembre. El DCM está dominado por las diatomeas *C. alchichicana* y *C. choctawhatcheeana* (Oliva *et al.*, 2001; Ardiles *et al.*, 2012).

Los dos picos principales (el primero y el tercero) están asociados al desarrollo de florecimientos de diatomeas. En ambos casos se conjuntan las características que favorecen a este grupo algal: disponibilidad de nutrientes, baja intensidad lumínica, baja temperatura y un mecanismo que les permite mantenerse en la columna de agua. Sin embargo, estas características se reúnen por diferentes razones que explican el porqué de que el primer pico de Clor-a se presente en el invierno y a lo largo de la columna de agua, mientras que el otro pico de Clor-a se observe a fines de verano y principios de otoño en el metalimnion.

El florecimiento de diatomeas se da en el invierno toda vez que se reúnen las condiciones que favorecen el desarrollo de este grupo algal como: mayor turbulencia e incremento en la disponibilidad de nutrientes asociados a la mezcla, así como temperatura baja y menor intensidad de luz. Ramírez-Olvera *et al.* (2009) encontraron que la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) y de fósforo reactivo soluble (SRP) es mayor durante la fase de mezcla. Algo similar encontró Pollingher (1986) en el Lago Kinneret, el cual presenta las concentraciones máximas anuales de nitrógeno y fósforo durante el periodo de mezcla.

La elevada concentración de Clor-a registrada de septiembre a noviembre es resultado del desarrollo de un DCM descrito para el lago Alchichica por Oliva *et al.* (2001), entre otros. Este florecimiento se ve favorecido por la transferencia que hacen las ondas internas de los nutrientes acumulados en el hipolimnion hacia el metalimnion, ya que prácticamente son inexistentes en el epilimnion. En el lago Alchichica se generan ondas internas que alcanzan los 1.4 m de amplitud y un periodo de 3.1 horas (Filimonov & Alcocer, 2002) y, como lo menciona Wetzel (2001), en los lagos profundos y estratificados las ondas internas son frecuentemente el único mecanismo que incrementa el intercambio de nutrientes, los cuales quedan disponibles para el fitoplancton. En el metalimnion se conjuntan, entonces, baja temperatura, poca luz, estabilidad de la columna de agua por encontrarse en el gradiente de densidad (termoclina) y presencia de nutrientes.

Por último, el florecimiento de la cianobacteria *N. spumigena* en el lago Alchichica, se debe a la combinación de condiciones óptimas para su crecimiento, como son: alta radiación solar, escasez de nitrógeno (su capacidad de fijar nitrógeno le confiere una alta competitividad), salinidad de 8.5 a 9 g L⁻¹, la cual se encuentra dentro del rango de máximo crecimiento (5 a 10 g L⁻¹) y, adicionalmente, está cerca de los rangos de crecimiento óptimo de temperatura y pH (Oliva *et al.*, 2009).

El patrón anual de mezcla y estratificación que se presenta en el lago Alchichica (p.ej., monomixis cálida), determina el patrón estacional (anual) de la concentración de Clor-a observado de forma repetitiva a lo largo de los doce años que abarca este estudio. La regularidad del patrón de mezcla se refleja en la regularidad de la dinámica estacional

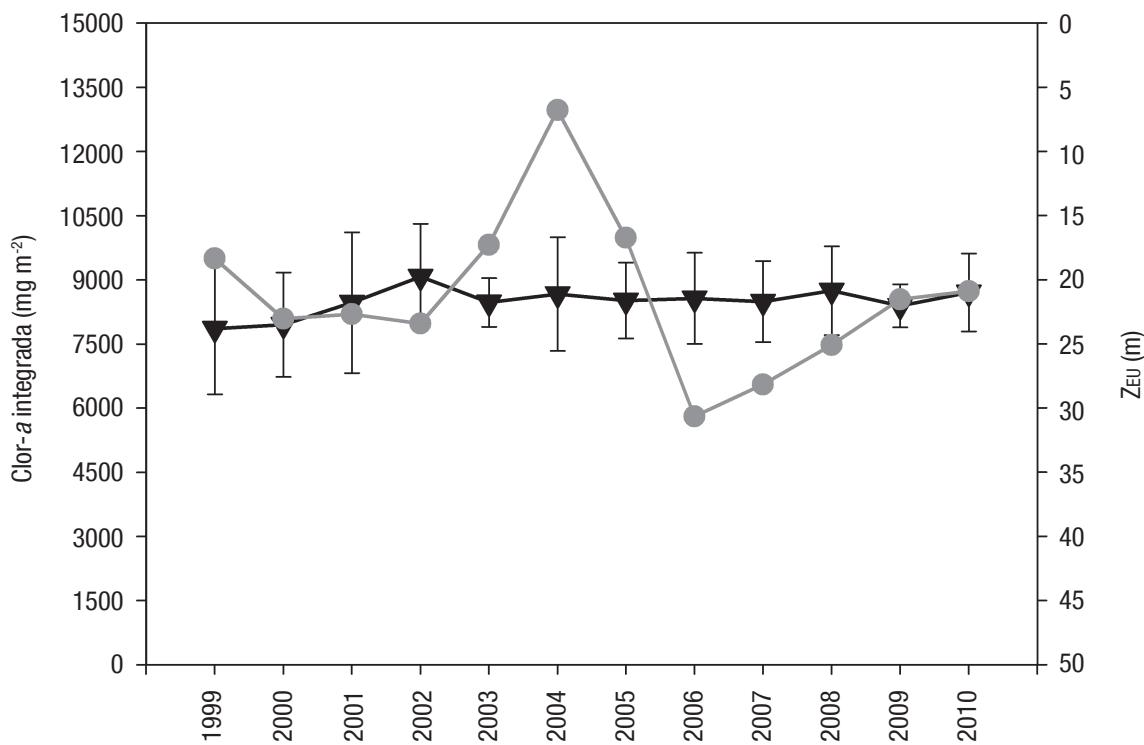


Figura 6. Integración anual de la concentración de Clor-a de toda la columna de agua (●) y promedio anual de la Z_{EU} (▼) en el Lago Alchichica, México.

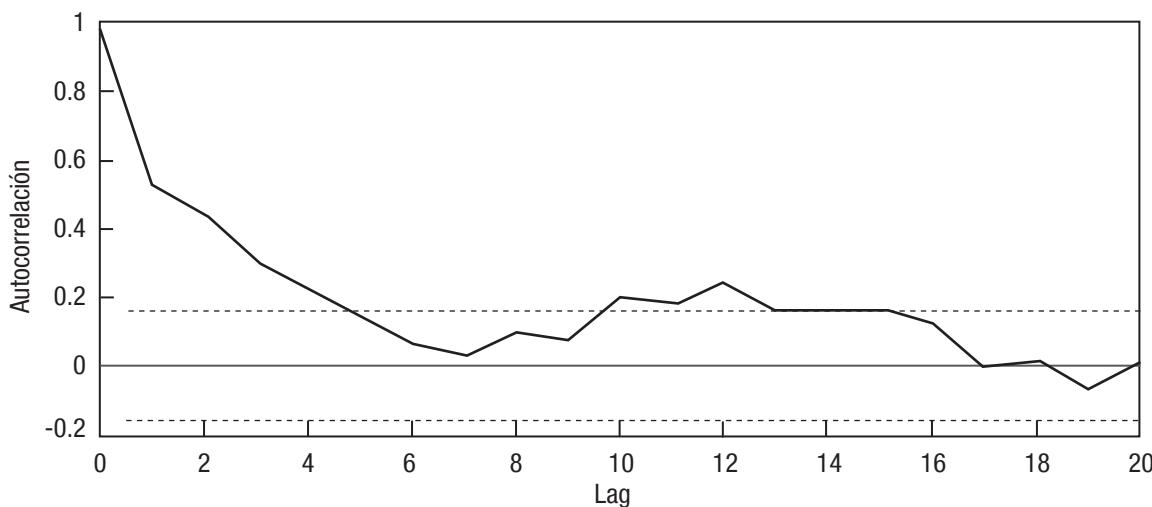


Figura 7. Función de autocorrelación de la serie temporal de concentración de Clor-a durante el periodo 1999 – 2010 en el Lago Alchichica. Las líneas interrumpidas representan los valores a partir de los cuales la autocorrelación es estadísticamente significativa.

de la biomasa fitoplanctónica, al respecto, Talling (1986) menciona que aunque muchos factores, algunos biológicos, influyen en la estacionalidad del fitoplancton, los cambios periódicos en la estructura hidrográfica de la columna de agua son los que tienen mayor influencia en los lagos profundos de África.

En diversos trabajos se ha observado la relación entre la variación hidrográfica estacional y la estacionalidad fitoplanctónica; por ejemplo, en el Lago Nyasa, Iles (1960) y Harding (1963) encontraron mayor cantidad de fitoplancton durante la estación fría y de mezcla, en tanto que la menor durante la más cálida y estratificada. Coulter (1963) encontró que en el Lago Tangañica se presentan florecimientos de diatomeas asociados a períodos de surgencia inducidas por fuertes vientos; para el mismo lago Dubois, (1958) reportó máximos fitoplanctónicos de la cianobacteria flotadora *Anabaena flos-aquae* Brébisson ex Bornet et Flauhault, durante septiembre y octubre, después de las principales lluvias cuando la estratificación superficial se restableció. Lewis (1986) registró la mayor biomasa fitoplanctónica en el Lago Valencia, Venezuela durante la primera mitad del periodo de estratificación, debido a la disponibilidad de luz y nutrientes aportados por el periodo anterior de mezcla.

Como se explicó anteriormente, en el lago Alchichica también es claro que existe una estrecha relación entre el patrón anual de mezcla-estratificación y la variación estacional de la concentración de Clor-a. Cada año, durante la fase de mezcla se presenta el florecimiento de *C. alchichicana* debido, principalmente, a la disponibilidad de nutrientes y turbulencia que la mezcla provoca; posteriormente cuando comienza la estratificación, disminuye la turbulencia generada por la mezcla y el nutriente limitante es el nitrógeno (Ramírez-Olvera et al., 2009) así, se desarrolla entonces el florecimiento de la cianobacteria *N. spumigena*. Por último, a mediados y hacia el fin de la estratificación, cuando el epilimnion carece de nutrientes y la termoclina es profunda, se observa el DCM en el que las diatomeas aprovechan los nutrientes transportados a través del metalimnion por las ondas internas.

Macek et al. (2009) encontraron que a lo largo de cinco ciclos anuales, el picoplancton del lago Alchichica mostró un patrón estacional similar al descrito en el presente estudio y que sigue el ciclo de circulación-estratificación de la monomixis cálida. Durante la circulación invernal y estratificación temprana, se presentan las densidades más elevadas del picoplancton a lo largo de la columna y epilimnion, respectivamente. Los números descenden en la estratificación bien establecida alcanzando densidades mínimas en la estratificación tardía.

La diferencia en magnitud de la concentración de Clor-a entre los florecimientos de cada año, probablemente está vinculada con la variación de los nutrientes la cual, está directamente relacionada, con el patrón de mezcla-estratificación.

Como se mencionó anteriormente, en Alchichica, Adame et al. (2008) observaron un patrón bienal en la concentración de Clor-a, particularmente en la duración e intensidad del florecimiento invernal de diatomeas, con una alternancia entre años con mayor concentración y años con menor. Estos autores lo relacionan con la concentración de silice disponible ya que las concentraciones en el lago son reducidas y, al parecer, su disponibilidad regula la intensidad y duración de los florecimientos invernales de diatomeas. A pesar de lo anterior, en este trabajo no se evidenció este patrón bienal ni algún otro patrón interanual o tendencia a largo plazo. De la misma manera, Berman et al. (1995) tampoco observaron patrones ni tendencias a largo plazo en el Lago Kinneret, en un periodo de registros de veintidós años.

En conclusión, Alchichica mostró una ciclicidad anual recurrente y predecible asociada a la monomixis cálida con la presencia de tres picos en la concentración de Clor-a: en la circulación invernal, al inicio de la estratificación (de finales de abril a principios de junio) y en la estratificación, de septiembre a noviembre, (finales de verano y principios de otoño). Los dos primeros se asocian con florecimientos fitoplanctónicos (uno invernal de diatomeas y otro primaveral de cianobacterias) y el tercero con el desarrollo de un DCM (de agosto a principios de

diciembre). Como se mencionó, el comportamiento estacional anterior se repite año tras año y está asociado con la regularidad del patrón de circulación (monomixis cálida) del lago, lo cual también se confirma con la correlación donde a mayor Z_{mix} y menor Z_{EU} mayor es la concentración de Clor-a. Sin embargo, a largo plazo, las variaciones que se presentan en este patrón estacional son menores y no se revela ninguna tendencia o patrón interanual. Es probable que las diferencias interanuales sean producto de la disponibilidad de nutrientes pero, desafortunadamente, no se cuenta con un seguimiento de nutrientes paralelo al de la concentración de Clor-a, como el que se discute en la presente investigación. La única tendencia vislumbrada es gráfica pero no apoyada estadísticamente, es que la Z_{EU} parece tender a disminuir en la máxima profundidad alcanzada año tras año.

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación fue apoyada por diversos proyectos en el transcurso del periodo de muestreo y de análisis de la información. Estos son CONACYT 25430-T, 34893-T, 41667 y 103332; PAPIIT IN204597, IN210806-3, IN221009 y IN215512; y FES-Iztacala PAPCA 2006, 2007, 2009 y 2013. Los autores agradecen a Laura Peralta y Armando Rodríguez, por su apoyo en el trabajo de campo.

REFERENCIAS

- ADAME, M. F., J. ALCOCER & E. ESCOBAR. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* 53: 22-31.
- ALCOCER, J., A. LUGO, E. ESCOBAR, M. R. SÁNCHEZ & G. VILA CLARA. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologie* 27: 3166-3169.
- ALCOCER, J. & E. ESCOBAR-BRIONES. 2007. On the ecology of *Caecidotea williamsi* Escobar-Briones & Alcocer (Crustacea: Isopoda: Asellidae) from Alchichica saline lake, Central Mexico. *Hydrobiologia* 576: 103-109.
- ALCOCER, J. & A. E. FILONOV. 2007. A note on the effects of an individual large rainfall event on saline Lake Alchichica, Mexico. *Environmental Geology* 53: 777-783.
- ARAR, E. J. & G. B. COLLINS. 1997. *Method 445.0. In vitro determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence*. U.S. Environmental Protection Agency, Cincinnati.
- ARDILES, V., J. ALCOCER, G. VILA CLARA, L. A. OSEGUERA & L. VELASCO. 2012. Diatom fluxes in a tropical, oligotrophic lake dominated by large-sized phytoplankton. *Hydrobiologia* 679: 77-90.
- BERMAN, T., L. STONE, Y. Z. YACOBI, B. KAPLAN, M. SCHLICHTER, A. NISHRI & U. POLLINGHER. 1995. Primary production and phytoplankton in Lake Kinneret. A long-term record (1972-1993). *Limnology and Oceanography* 40: 1064-1076.
- COULTER, G. W. 1963. Hydrological changes in relation to biological production in southern Lake Tanganyika. *Limnology and Oceanography* 8: 463-477.
- DUBOIS, J. T. 1958. Evolution de la température de l'oxygène dissous et de la transparence dans la baie Nord du lac Tanganyika. *Hydrobiologia* 10: 215-240.
- FILONOV, A. & J. ALCOCER. 2002. Internal waves in a tropical lake: Alchichica, Central Mexico. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologie*. 28: 1857-1860.
- FILONOV, A., I. TERESHCHENKO & J. ALCOCER. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33: 07404, DOI:10.1029/2006GL025901.
- GARCÍA, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 4^a ed. Offset Larios. México. 217 p.
- GARCÍA MARTÍNEZ, J. 2010. Efectos climáticos sobre el agua subterránea y el Lago Alchichica, Puebla, México. Tesis de Maestría en Ciencias de la Tierra. UNAM, México. 144 p.
- HARDING, D. 1963. Report on the hydrology of Lake Nyasa and associated rivers. In: Jackson P. B. N., D. Hading, G. Fryer & T. D. Iles (Eds.). *A report on the fish and fisheries of Northern Lake Nyasa*. Government Printer, Nyasaland, pp. 8-44.
- ILES, T. D. 1960. Activities of the Organization in Nyasaland. In: Annual Report No. 9 for 1959. Joint Fisheries Research Organization, Northern Rhodesia. Government Printer. Lusaka, pp. 7-41.
- KIEFER, D. A., W. S. CHAMBERLIN & C. R. BOOTH. 1989. Natural Fluorescence of chlorophyll a: relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific gyre. *Limnology and Oceanography* 34: 868-881.
- LEWIS, JR. W. M. 1986. Phytoplankton succession in lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia* 138: 189-203.
- LITCHMAN, E. 1998. Population and community responses of phytoplankton to fluctuating light. *Oecologia* 117: 247-257.
- LITCHMAN, E. 2000. Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshwater Biology* 44: 223-235.
- MACEK, M. J. ALCOCER, A. LUGO VÁZQUEZ, M. E. MARTÍNEZ-PÉREZ, L. PERALTA SORIA & G. VILA CLARA FATJO. 2009. Long term picoplankton dynamics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *Journal of Limnology* 68: 182-192.
- OLIVA, M. G., A. LUGO, J. ALCOCER, L. PERALTA & M. R. SÁNCHEZ. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hypersaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.
- OLIVA, M. G., A. LUGO, J. ALCOCER, L. PERALTA & L. A. OSEGUERA. 2009. Planktonic bloom Forming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, 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 Research Library, published in conjunction with the Utah State University College of Natural Resources, pp. 121-126.
- ORTEGA-MAYAGOITIA, E., J. CIROS & 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.

- POLLINGHER, U. 1986. Phytoplankton periodicity in a subtropical lake (Lake Kinneret, Israel). *Hydrobiologia* 138: 127-138.
- RAMÍREZ-OLVERA, M. A., J. ALCOCER, M. MERINO-IBARRA & A. LUGO. 2009. Nutrient limitation in a tropical saline lake: a microcosm experiment. *Salt lake research* 626: 5-13.
- REYNOLDS, C. S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge. 384 p.
- STEELE, J. H. 1985. A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature* 313: 355-358.
- TALLING, J. F. 1986. The seasonality of phytoplankton in African lakes. *Hydrobiologia* 138: 139-160.
- TALLING, J. F. 1993. Comparative seasonal changes, and inter-annual variability and stability, in a 26-year record of total phytoplankton biomass in four English lake basins. *Hydrobiologia* 268: 65-98.
- TILZER, M. M. & C. R. GOLDMAN. 1978. Importance of mixing, thermal stratification and light adaptation for phytoplankton productivity in Lake Tahoe (California-Nevada). *Ecology* 59: 810-821.
- TURCHIN, P. 2003. *Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey. 472 p.
- VILACLARA, G., M. CHÁVEZ, A. LUGO, H. GONZÁLEZ & M. GAYTÁN. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla state, Mexico. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und ange-wandte Limnologie* 25: 435-440.
- WETZEL, R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press. San Diego. 1006 p.

Recibido: 11 de enero de 2015.

Aceptado: 28 de septiembre de 2015.