

# Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical

## Nitrogen: The limiting nutrient for phytoplankton growth in an oligotrophic, tropical lake

Erik Ramos-Higuera<sup>1</sup>,  
Javier Alcocer<sup>2</sup>,  
Elizabeth Ortega-Mayagoitia<sup>2</sup>  
y Antonio Camacho<sup>3</sup>

1. Programa de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

2. Proyecto de Investigación en Limnología Tropical (PILT), FES Iztacala, UNAM.

Av. de Los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, C.P. 54090 Edo. México, México.

3. Departamento de Microbiología y Ecología & Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia. E-46100 Burjassot-Valencia. España.

Autor para correspondencia: jalcocer@servidor.unam.mx

---

Ramos-Higuera E., J. Alcocer, E. Ortega-Mayagoitia y A. Camacho. 2008. Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica* 18 (1 Suplemento): 105-113.

### RESUMEN

El presente estudio tuvo como propósito evaluar si las concentraciones naturales de fósforo y nitrógeno limitaban la biomasa fitoplanctónica en el Lago Alchichica. Se aplicaron tratamientos de enriquecimiento con nitrógeno, fósforo y nitrógeno + fósforo durante las dos etapas características de la hidrodinámica del lago: estratificación y mezcla. Se dio seguimiento al potencial de crecimiento algal mediante la evaluación fluorométrica *in vivo* de los cambios diarios de la concentración de clorofila *a* expresados como porcentaje de cambio relativo con respecto al testigo (T). Durante la época de mezcla la respuesta al enriquecimiento fue limitada y la comunidad de fitoplancton no modificó su composición ni abundancia. Contrariamente, durante la época de estratificación la adición de nutrientes favoreció el crecimiento del fitoplancton modificando su composición y abundancia. Los resultados muestran que el nitrógeno es el nutriente que principalmente podría limitar el crecimiento algal en el lago Alchichica como ha sido encontrado en otros lagos tropicales, a diferencia de los lagos templados en donde se ha encontrado que el nutriente limitante es el fósforo. La adición de un solo nutriente produjo sólo un breve incremento en el crecimiento en tanto el otro nutriente se agotó. Sin embargo, cuando ambos nutrientes fueron añadidos, el crecimiento fue sostenido y se produjo una respuesta importante y detectable.

**Palabras clave:** Fitoplancton, nutrientes, clorofila *a*, Alchichica, lago salino

### ABSTRACT

The purpose of the present study was to evaluate if the available phosphorus and nitrogen concentrations were limiting the phytoplankton biomass in Lake Alchichica. Here we present a series of nutrient enrichment experiments (nitrogen,

phosphorus, nitrogen + phosphorus) conducted in the two characteristic stages of the lake's hydrodynamics: stratification and mixing. We followed up the algal growth potential through *in vivo* fluorometric analysis of chlorophyll *a* changes expressed as relative change percentage regarding the control. The nutrient enrichment experiment during the circulation period did not modify significantly the phytoplankton growth or the species. Opposite, during the stratification period, the nutrient addition promoted the phytoplankton growth significantly by modifying its composition and abundance. The results showed that nitrogen is the most likely nutrient limiting phytoplankton growth in Lake Alchichica as has been found in other tropical lakes, opposite to temperate lakes where phosphorus has been found to be the limiting nutrient. The enrichment of one nutrient without the other produced only a brief growth enhancement until depletion of the other nutrient occurred. However, when both nitrogen and phosphorus were added, enhanced algal growth were sustained and produced substantial and detectable responses.

**Key words:** Phytoplankton, nutrients, chlorophyll *a*, Alchichica, saline lake.

## INTRODUCCIÓN

El fitoplancton como productor primario juega un papel importante tanto en la circulación de materiales como en el flujo de energía de los ecosistemas acuáticos. Su presencia controla a menudo el crecimiento, la capacidad reproductora y las características de las poblaciones de otros organismos acuáticos (Kuang *et al.*, 2004). La variación de la tasa de producción primaria del fitoplancton en los lagos templados está regulada por factores como la temperatura, la radiación solar disponible, la concentración de nutrientes, el consumo por parte de los herbívoros, el parasitismo y la competencia (Wetzel, 2001). En los lagos tropicales la temperatura no es importante debido a su poca variación, siendo los factores principales la cantidad de radiación subacuática y la disponibilidad de nutrientes (Esteves, 1988).

La cantidad de luz disponible para el fitoplancton está influenciada por la frecuencia y la profundidad de la mezcla vertical, que puede determinar la intensidad de luz dentro del lago (Melack, 1996). Por otro lado, el fitoplancton de la mayoría de los lagos tropicales presenta variaciones estacionales pronunciadas que generalmente corresponden con variaciones en la precipitación, salida de agua o la mezcla vertical del lago, variables que influyen de manera directa en la concentración de nutrientes. El reciclamiento de nutrientes depende, en gran medida, de la mezcla (regeneración en la capa de mezcla, regeneración en los sedimentos en contacto con la capa de mezcla y transferencia de nutrientes a la capa de mezcla desde la columna de agua debajo de la capa de mezcla) la cual controla, para una carga de nutrientes y tiempo de residencia hidráulica dados, la disponibilidad de nutrientes (Lewis, 1996).

Los nutrientes tales como el nitrógeno y el fósforo resultan de suma importancia para la producción primaria y su escasez limita la fotosíntesis del fitoplancton. Esta limitación involucra la concentración de nutrientes por debajo de los niveles que per-

miten al fitoplancton mantener su tasa máxima de crecimiento (Lampert & Sommer, 1997).

Para evaluar la intensidad de la limitación del crecimiento fitoplanctónico causada por la escasez de uno o varios nutrientes se han utilizado bioensayos con microalgas en los que se adicionan nutrientes en concentraciones elevadas. Un aumento en la biomasa algal se considera indicativo de que el nutriente añadido limitaba el crecimiento. Sin embargo, la adición de nutrientes no sólo origina cambios en la biomasa algal, sino también en las especies dominantes (López & Dávalos-Lind, 1998). Los bioensayos realizados en cuerpos acuáticos de latitudes templadas han identificado al fósforo como el nutriente que a menudo limita el crecimiento algal (Golterman, 1983). En contraste, algunos estudios realizados en lagos de áreas tropicales muestran al nitrógeno como el nutriente limitante del crecimiento algal (Lewis, 2002), por ejemplo en el lago Titicaca, Bolivia-Perú (Wurtsbaugh *et al.*, 1985).

El presente estudio tuvo como propósito evaluar si las concentraciones naturales de fósforo y nitrógeno limitaban la biomasa fitoplanctónica en el lago Alchichica, durante dos etapas contrastantes de su hidrodinámica: una larga estratificación y un breve periodo de mezcla (Alcocer *et al.*, 2000), para lo cual se realizaron bioensayos de enriquecimiento en condiciones experimentales controladas (i. e., microcosmos). Lo anterior proporcionó evidencia para dilucidar el papel que juega el nitrógeno sobre el crecimiento fitoplanctónico de los lagos tropicales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** Alchichica es un lago cráter ubicado en la región central de México (19° 24' N, 97° 24' W) a una altitud de 2,345 m s.n.m. La temperatura ambiental anual varía de -5.5 °C a 30 °C, con un valor medio de 14.4 °C. El clima es templado seco, con verano seco y poca oscilación térmica (BS1w'k(i)g; García,

1988), con una precipitación anual menor a 400 mm y una tasa de evaporación de 1,600 mm (promedio de datos de 1996-2002 del Servicio Meteorológico Nacional).

El lago tiene 62.0 m de profundidad máxima y 40.9 m de profundidad media, un área superficial de 2.3 km<sup>2</sup>, su longitud de línea de costa es 5.06 km y alberga un volumen 94,214,080 m<sup>3</sup> de agua salina ( $8.5 \pm 0.2$  g L<sup>-1</sup>) y de pH básico ( $9.0 \pm 0.1$ ), en la que predominan los iones de sodio, magnesio, cloro y bicarbonato (Filonov *et al.*, 2006; Vilaclara *et al.*, 1993).

Su hidrodinámica lo caracteriza como un lago monomictico cálido tropical. La mezcla se lleva a cabo de finales de diciembre a principios de enero durante la época fría y seca, permaneciendo estratificado el resto del año, que corresponde a la época cálida de lluvias (finales de marzo a principios de diciembre; Alcocer *et al.*, 2000). Con base en su concentración promedio de clorofila *a* ( $< 5 \mu\text{g L}^{-1}$ ), Alchichica está catalogado como oligotrófico (Oliva *et al.*, 2001).

**Diseño experimental.** Los bioensayos se realizaron durante dos estadios contrastantes y característicos de la hidrodinámica del lago, estratificación y mezcla, que correspondieron a los meses de julio de 2004 y febrero de 2005, respectivamente. Las muestras de agua con fitoplancton nativo se tomaron a lo largo de la capa de mezcla en la zona central del lago, a 18 m durante la estratificación y de toda la columna durante la mezcla, empleando una bomba de diafragma marca Jabsco modelo 36680 (12V, 7-10A, 20.8 LPM) para evitar daño mecánico a los organismos. Las muestras fueron filtradas *in situ* a través de una malla de 63  $\mu\text{m}$  para eliminar el zooplancton filtrador, debido a que al alimentarse del fitoplancton podría interferir en el desarrollo del bioensayo. El agua con el fitoplancton se almacenó en condiciones de oscuridad y a baja temperatura (4°C) hasta el momento de realizar el experimento en un laboratorio de campo, el cual se llevó a cabo lo más pronto posible (i. e., de 3 a 4 horas después de la toma de muestra).

Las submuestras de agua (1 L) con el fitoplancton nativo se incubaron en matraces Erlenmeyer en posición vertical sobre un agitador orbital marca Bigger Bill (21" x 21") que proporcionó agitación constante a 50 rpm para evitar la sedimentación del fitoplancton. Los bioensayos se mantuvieron iluminados con luz blanca fluorescente ( $120 \mu\text{E m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ), valor medio de luz de saturación para la fotosíntesis (Lewis, 1987); el fotoperiodo fue similar al medido en el lago (12 h luz : 12 h oscuridad). La temperatura de los cultivos se mantuvo a  $18 \pm 1$  °C, la cual corresponde a la temperatura promedio anual registrada en la capa de mezcla del lago Alchichica (Alcocer *et al.*, 2000).

El bioensayo incluyó cuatro réplicas de cada uno de los cuatro tratamientos siguientes: un testigo (T) sin adición de nutrientes, adición de N (NaNO<sub>3</sub>) a una concentración de 2.5  $\mu\text{mol L}^{-1}$ , adición de P (KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>) a una concentración de 0.3  $\mu\text{mol}$

L<sup>-1</sup> y adición simultánea de N y P (NP) en las mismas concentraciones.

La concentración de clorofila *a in vivo* se determinó al inicio de cada bioensayo y cada 24 horas hasta el final del experimento, empleando un fluorómetro de campo (Turner Designs) calibrado con un estándar primario Turner Designs liquid chlorophyll "a" standard in 90% Acetone (10-850).

Para determinar el potencial de crecimiento algal (AGP por sus siglas en inglés) los resultados de las lecturas de clorofila *a* se expresaron como porcentaje de cambio con respecto a los testigos (Bernal-Brooks *et al.*, 2003), utilizando la lectura del último día en el que se observó un incremento sostenido de clorofila *a*. Estos valores de fluorescencia máxima de clorofila *a* se analizaron estadísticamente con un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía y *post hoc* de Tukey, para determinar diferencias significativas entre los tratamientos y el testigo, empleando software estadístico (SPSS 13.0).

Para determinar la densidad y composición del fitoplancton se tomaron muestras al inicio y final de cada bioensayo, fijándolas con solución ácida de lugol (1% concentración final). Los conteos se realizaron en un microscopio invertido Leica mediante el método de Utermöhl (1958). La biomasa se determinó con el cálculo del biovolumen para cada una de las especies presentes, empleando formas geométricas similares a las células del fitoplancton (Hillebrand *et al.*, 1999; Sun & Liu, 2003).

**Parámetros limnológicos.** En el lago Alchichica se realizaron simultáneamente con los bioensayos, mediciones de temperatura, conductividad estandarizada a 25 °C, pH y oxígeno disuelto en intervalos de un metro, empleando una sonda multiparamétrica Hydrolab modelo Datasonde 4 conectada a un analizador de datos Hydrolab modelo Surveyor 4.

Se tomaron muestras de agua a diez profundidades a lo largo de la columna de agua para la determinación de P-PO<sub>4</sub> (fósforo soluble reactivo) y N-NO<sub>3</sub> las cuales fueron filtradas *in situ* a través de un filtro de membrana de policarbonato de 0.45  $\mu\text{m}$  de apertura de poro y depositadas directamente en viales de plástico, almacenándose en condiciones de oscuridad y congelación hasta su análisis posterior en el laboratorio. Para el análisis de los nutrimentos se siguieron métodos estándar (Strickland & Parsons, 1972) adaptados para su uso en un sistema autoanalizador de flujo segmentado (SFA) Skalar Sanplus (Føyn *et al.*, 1981).

## RESULTADOS

**Variables limnológicas.** En el mes de julio de 2004 el lago se encontró estratificado térmicamente (Fig. 1), el epilimnion (análogo a la capa de mezcla) se extendió hasta los 18 m y el metalimnion se localizó entre 18 y 28 m. La variación de la temperatura

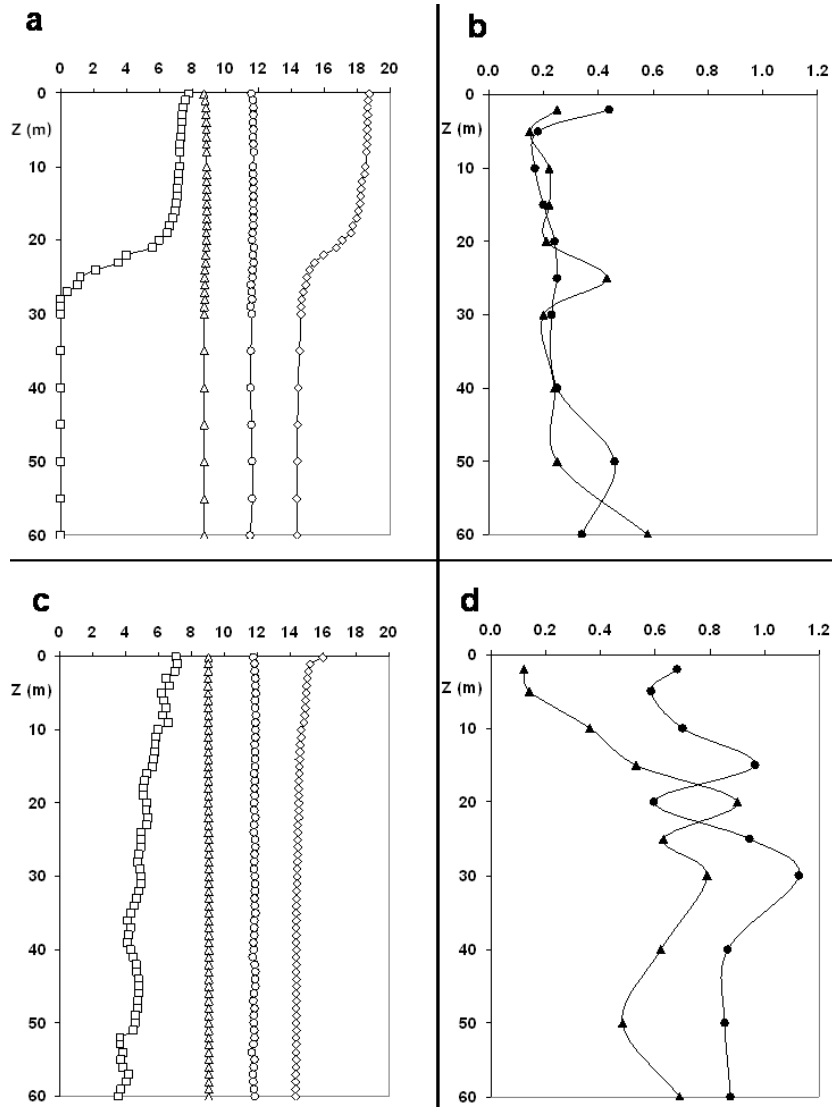


Fig. 1 Perfiles verticales de variables físicas y químicas en el Lago Alchichica durante las épocas de estratificación: julio, 2004 (a-b) y mezcla: febrero, 2006 (c-d).  $\diamond$  = Oxígeno ( $\text{mg L}^{-1}$ ),  $\Delta$  = pH (unidades),  $\circ$  = Conductividad ( $\text{mS cm}^{-1}$ ),  $\square$  = Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $\blacktriangle$  =  $\text{N-NO}_3$  ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ),  $\blacksquare$  =  $\text{P-PO}_4$  ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ).

entre la superficie y el fondo fue de  $18.7^{\circ}\text{C}$  a  $14.3^{\circ}\text{C}$ , con una variación de  $3^{\circ}\text{C}$  en la termoclina. La concentración de oxígeno disuelto en el epilimnion varió de  $7.7$  a  $6.6 \text{ mg L}^{-1}$  disminuyendo en el metalimnion hasta llegar a  $0.3 \text{ mg L}^{-1}$  a los  $27 \text{ m}$  y a partir de los  $28 \text{ m}$  el hipolimnion del lago permaneció anóxico. El valor promedio de pH en la columna fue de  $8.7$  y la conductividad fue de  $11.6 \text{ mS cm}^{-1}$ , ambos con reducida variación. La concentración promedio de  $\text{N-NO}_3$  y  $\text{P-PO}_4$  disponible en la capa de mezcla fue de  $0.21$  y  $0.25 \mu\text{mol L}^{-1}$ , respectivamente.

En el mes de febrero de 2005 el lago se encontró mezclado, la temperatura varió de  $16^{\circ}\text{C}$  a  $14.3^{\circ}\text{C}$  entre la superficie y el fondo, con el mayor cambio en el primer metro de profundidad con  $0.8^{\circ}\text{C}$ . La concentración de oxígeno disuelto en la

columna disminuyó de  $7.1 \text{ mg L}^{-1}$  en superficie a  $3.4 \text{ mg L}^{-1}$  en el fondo. El valor promedio de pH en la columna fue de  $9$  y la conductividad fue de  $11.8 \text{ mS cm}^{-1}$ , ambos parámetros con una reducida variabilidad. La concentración promedio de  $\text{N-NO}_3$  y  $\text{P-PO}_4$  disponible en la columna fue de  $0.53$  y  $0.82 \mu\text{mol L}^{-1}$ , respectivamente.

**Bioensayos.** En la época de estratificación (julio; Fig. 2) las lecturas de clorofila *a* disminuyeron al día 7 del bioensayo en los tratamientos T, P y NP, por lo cual el AGP se determinó al día 6, cuando se registraron los valores máximos de clorofila *a*. El tratamiento que presentó un valor máximo de AGP fue el enriquecido con NP en un 75%, el cual fue significativamente mayor (Tabla 1;  $F = 46.525$ ,  $n = 16$ ,  $p < 0.05$ ) que los demás tratamientos. El

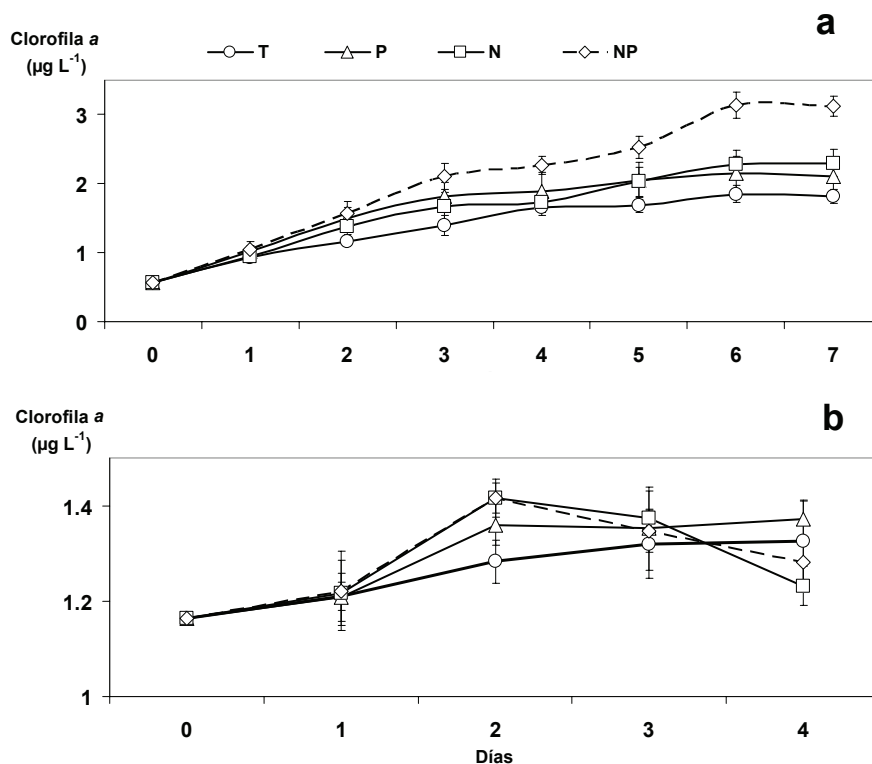


Fig. 2 Variación de la concentración de clorofila *a* (media  $\pm$  1 desviación estándar) en el Lago Alchichica en respuesta al enriquecimiento con nutrientes en condiciones experimentales de microcosmos para las épocas de estratificación: julio, 2004 (a) y mezcla: febrero, 2005 (b). T = testigo, P = fósforo, N = nitrógeno, NP = nitrógeno + fósforo

tratamiento con N, segundo en crecimiento con un AGP de 24%, presentó diferencias significativas con respecto a T. Por último, el tratamiento con P generó la menor respuesta (17%) sin mostrar diferencia significativa con respecto a T.

En la época de mezcla (febrero; Fig. 2) las lecturas de clorofila *a* disminuyeron al día 3 del bioensayo en los tratamientos P, N y NP, por lo cual el AGP se determinó al día 2. Los valores máximos de AGP se presentaron en los tratamientos con NP y N con un 10% en ambos casos, no mostrando diferencias significativas entre ellos pero sí con respecto a T (Tabla 1;  $F = 8.362$ ,  $n = 16$ ,  $p < 0.05$ ). El tratamiento P nuevamente generó la menor respuesta con un 6%, sin llegar a ser diferente significativamente con respecto al tratamiento T.

**Fitoplancton.** Las especies más representativas (expresadas como biovolumen) de la comunidad fitoplanctónica presente en la capa de mezcla durante la estratificación (Fig. 3) fueron dos especies de clorofitas del género *Oocystis*, *O. parva* W. West & G.S. West y *O. submarina* Lagerheim; ambas constituyeron el 85% del biovolumen de fitoplancton total (70% y 15%, respectivamente). La siguiente especie en importancia fue la clorofita *Monoraphidium minutum* (Nägeli) Komárková-Legnerová con 12% y el resto estuvo constituido

por la cianobacteria *Nodularia* cf. *spumigena* Mertens ex Bornet et Flahault y las diatomeas *Chaetoceros elmorei* Boyer y *Cymbella mexicana* (Ehrenberg) Cleve. El enriquecimiento con nutrientes dio como resultado un aumento en la biomasa fitoplanctónica y cambios en la dominancia de las especies, siendo *M. minutum* la que presentó el mayor crecimiento, cercano al 40% en el tratamiento con P y por arriba del 60% en los tratamientos con N y NP. *O. parva* y *O. submarina* se mantuvieron sin cambios aunque su importancia porcentual relativa al total del fitoplancton disminuyó a un 50% aproximadamente en el tratamiento P y a menos de un 30% en los tratamientos N y NP.

Durante la época de mezcla, las especies más representativas en biomasa fueron la diatomea *Cyclotella alchichicana* Oliva, Lugo, Alcocer et Cantoral, *M. minutum*, *O. parva* y *O. submarina*, con un 19%, 43%, 28% y 8%, respectivamente y el resto estuvo constituido por las diatomeas *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad y *C. elmorei*. El enriquecimiento con nutrientes incrementó la biomasa fitoplanctónica, pero no modificó la dominancia de especies. Las especies del fitoplancton se mantuvieron, en los distintos tratamientos, en proporciones similares a las del inicio del bioensayo.

Tabla 1. Diferencias significativas entre los tratamientos (ANDEVA de una vía y post hoc de Tukey) de los bioensayos realizados con muestras de agua de la capa de mezcla del Lago Alchichica. (AGP = Potencial del crecimiento algal en % respecto al testigo). T = testigo, P = adición de fósforo, N = adición de nitrógeno, NP = adición de nitrógeno + fósforo.

Época	Tratamiento	Diferencias significativas (F = 46.525, n = 16, p < 0.05)	AGP (%)
Estratificación	T	N, NP	
	P	NP	17
	N	T, NP	24
	NP	T, P, N	75
Diferencias significativas (F = 8.362, n = 16, p < 0.05)			
Mezcla	T	N, NP	
	P		6
	N	T	10
	NP	T	10

## DISCUSIÓN

La concentración de nutrimentos en un lago está asociada a los periodos de mezcla y estratificación de la columna de agua, como puede constatarse comparando las concentraciones de N-NO<sub>3</sub> y P-PO<sub>4</sub> medidas en el lago Alchichica en este estudio, que fueron más altas durante la mezcla de la columna de agua. Esto responde a que durante la estratificación se establece un gradiente de densidad en la columna, el cual reduce el flujo de nutrimentos a los estratos superiores del lago (Camacho *et al.*, 2003), situación que limita el crecimiento fitoplanctónico y permite mantener condiciones de oligotrofia durante la mayor parte del año. Durante la mezcla, en contraparte, los nutrimentos disueltos en la zona profunda del lago se difunden hacia las zonas superficiales, incrementando su concentración a lo largo de la columna y favoreciendo el crecimiento fitoplanctónico (Wetzel, 2001).

A menudo, la estimación del nutrimento limitante para el crecimiento del fitoplancton se realiza comparando la proporción de los nutrimentos N:P respecto al cociente de Redfield (1958) establecido en 16:1. En el caso del lago Alchichica la relación N:P varió entre 0.2 y 1.7 en la columna de agua durante la estratificación y mezcla, lo cual supone una deficiencia de N.

Talling y Talling (1965), con base en información de lagos del este y centro de África, concluyen que regionalmente prevalecía una limitación de N y no de P. Adicionalmente, como se mencionó en la introducción, existe evidencia creciente (Lewis, 1996; Talling & Lemoalle, 1998) de que la limitación por N es de amplia distribución en los lagos y ríos tropicales (e. g., África, Asia, América del Sur). Lewis (2002) indica que esta evidencia es "mostly circumstantial rather than experimental, but involves

several kinds of indicators that are known to correlate well with experimental evidence". En este caso, los resultados de los bioensayos con enriquecimiento de nutrientes proporcionaron evidencias experimentales complementarias a las obtenidas por medio del cociente de Redfield.

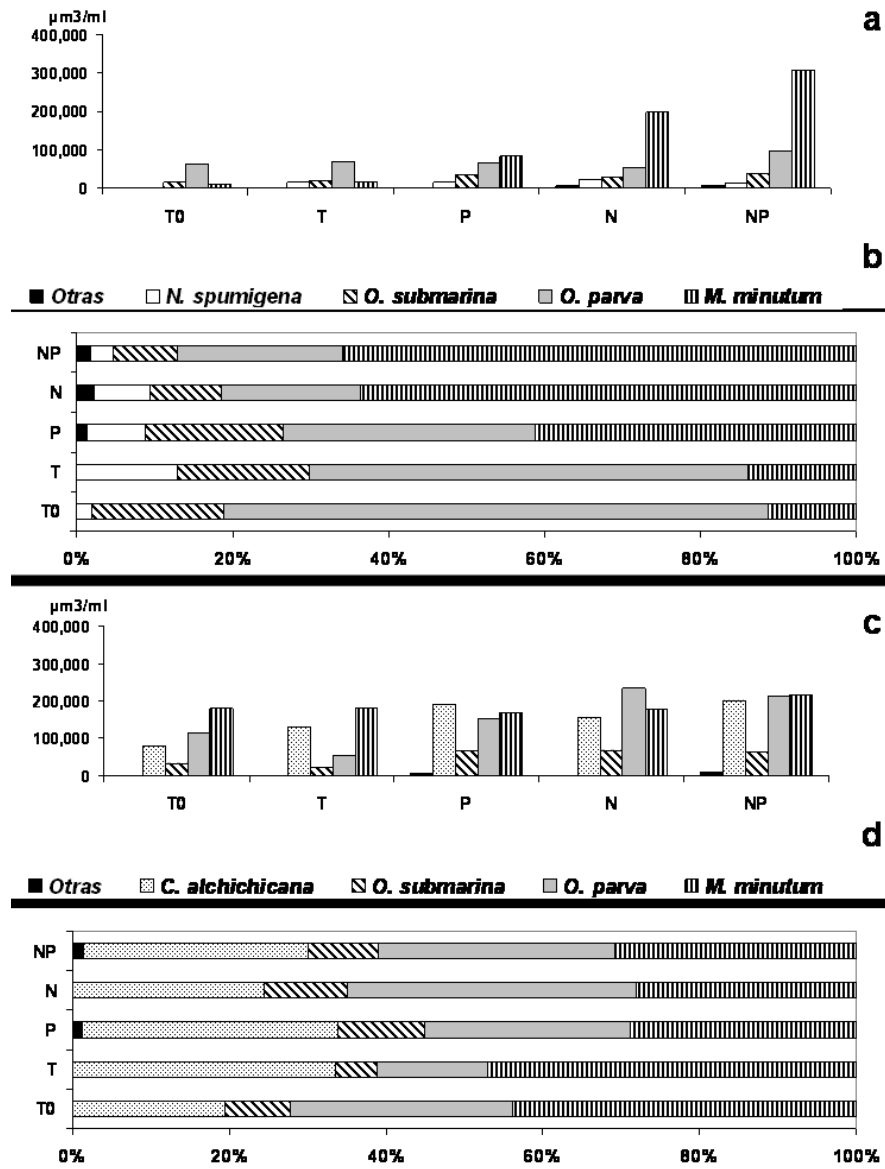
Los valores máximos de AGP, que es un indicador de la intensidad de la limitación del crecimiento fitoplanctónico, se registraron durante la estratificación, época en la cual los nutrientes en la capa de mezcla son limitados. En estas condiciones la biomasa fitoplanctónica disminuyó considerablemente, por lo tanto el incremento de nutrimentos en los bioensayos generó una respuesta favorable con respecto al crecimiento algal. Los valores mínimos de AGP se registraron en el mes de febrero, época en la cual el lago se encuentra en su fase de mezcla y la concentración de nutrimentos es mayor y homogénea en la columna de agua, lo que genera un incremento en la biomasa fitoplanctónica. Debido a lo anterior, la adición de nutrientes en los bioensayos realizados durante la mezcla (febrero) tuvo un efecto menor en el crecimiento de fitoplancton y por consecuencia en los valores de AGP.

Los resultados encontrados en el lago Alchichica concuerdan con los reportados por Elser *et al.* (1990) para 60 lagos templados, en los cuales se realizaron bioensayos de enriquecimiento con nutrientes empleando, al igual que en esta investigación, comunidades fitoplanctónicas nativas, en las que el enriquecimiento con NP generó una mayor respuesta en el crecimiento de la biomasa fitoplanctónica (47%). Sin embargo, en el estudio de Elser *et al.* (1990) fue el P (27%) y no el N (11%) el nutrimento que añadido de forma individual generó un crecimiento diferencial en el mayor porcentaje de los casos.

La baja respuesta del enriquecimiento con un solo nutrimento con respecto al enriquecimiento combinado es consistente, ya que la adición de un solo nutrimento genera una respuesta en tanto que el otro nutrimento se agota, por lo que cuando ambos nutrimentos son añadidos, el crecimiento es sostenido y la respuesta detectable (Elser *et al.* 1990). Por tanto, fue el crecimiento diferencial con respecto al testigo, la respuesta que reveló más claramente cual era el nutrimento limitante en el bioensayo. Consistentemente los tratamientos N generaron un crecimiento de la biomasa fitoplanctónica significativamente mayor (Tabla 1) que el tratamiento T, en los dos bioensayos. El crecimiento en el tratamiento con P en los dos bioensayos no fue significativamente mayor que ningún otro tratamiento. Así pues, concluimos que el nitrógeno es el elemento que principalmente podría limitar el crecimiento algal en el lago Alchichica, lo cual confirma lo sugerido por un cociente de Redfield <16.

La limitación del crecimiento del fitoplancton por deficiencia de N es común en los lagos tropicales debido principalmente a la pérdida de este elemento por procesos de desnitrificación pro-

Fig. 3. Ejemplo de un tratamiento de la variación del biovolumen fitoplanctónico (panel superior en  $\mu\text{m}^3 \text{ mL}^{-1}$ , panel inferior en % relativo) en respuesta al enriquecimiento de nutrientes (T0= Tiempo inicial, T = testigo, P = fósforo, N = nitrógeno, NP = nitrógeno + fósforo) en condiciones experimentales de microcosmos para las épocas de estratificación: julio, 2004 (a-b) y mezcla: febrero, 2005 (c-d).



movidos por temperaturas más elevadas así como por los largos periodos de anoxia hipolimnética (Lewis, 2002). Otra condición que favorece esta limitación es la abundancia de P en el terreno volcánico joven de las regiones tropicales y subtropicales (Carignan & Planas, 1994). Sin embargo, bioensayos de enriquecimiento con nutrientes realizados en lagos mexicanos muestran resultados contradictorios: limitación por deficiencia de N en el caso del lago de Chapala (Dávalos *et al.*, 1989), limitación por deficiencia de P para el Río Grande de Morelia y algunos embalses del mismo

sistema (López & Dávalos-Lind, 1998) y co-limitación en el lago de Pátzcuaro (Bernal-Brooks *et al.*, 2003). Desafortunadamente las características de estos sistemas acuáticos (i.e., someros, eutróficos y dulceacuícolas) no permiten contrastar los resultados aquí obtenidos. Sin embargo, estudios en ambientes templados como en los lagos Walker (Beutel *et al.*, 2001) y Mono (Jellison & Melack, 2001), que presentan características similares a las del lago Alchichica (i.e., profundos y salados), concluyen que el nutrimento limitante del crecimiento algal es el N.

Las especies más representativas del fitoplancton identificadas en este trabajo tales como *Cyclotella alchichicana* (Oliva et al., 2006), *Oocystis parva* y *O. submarina* (Galat et al., 1981), *Monoraphidium minutum* (Comas, 1996) y *Nodularia cf. spumigena* (Oliva et al., 2001), son habitantes de ambientes salinos. Durante la estratificación, los nutrientes se agotan en la capa de mezcla del lago y debido a esto, las especies que pueden adaptarse mejor a un déficit de nutrimentos pueden mantener sus poblaciones; en este caso las clorofitas *O. parva* y *O. submarina* parecen ser las que mejor responden. El mayor crecimiento de *M. minutum* y la disminución de *O. parva* y *O. submarina* en los distintos tratamientos, es una consecuencia de la capacidad superior de la primera para obtener y asimilar nutrimentos a una mayor velocidad que las últimas, confirmando su clasificación como una especie oportunista que explota con éxito los pulsos repentinos de nutrimentos (Reynolds, 1988).

En conclusión, durante la época de mezcla los nutrimentos no limitaron el desarrollo del fitoplancton ya que la respuesta de crecimiento al enriquecimiento fue limitada y las especies presentes (*Cyclotella alchichicana*, *Monoraphidium minutum* y en mucho menor medida *Oocystis parva* y *O. submarina*) no modificaron su abundancia por la adición de nutrimentos. Por el contrario, durante la época de estratificación (julio) la adición de nutrimentos promovió significativamente el crecimiento del fitoplancton y favoreció a *M. minutum* quien dominó sobre *O. parva* y *O. submarina*. Los resultados encontrados indican que el N es el nutrimento que más probablemente esté limitando la producción primaria en el lago Alchichica, lo cual apoya lo encontrado para otros lagos de la zona tropical a diferencia de los de la templada en los que el limitante es el P. Sin embargo, el mayor crecimiento se obtuvo cuando ambos nutrimentos fueron añadidos ya que, al parecer, la adición de un solo nutrimento genera una respuesta breve en tanto que el otro nutrimento se agota.

## AGRADECIMIENTOS

La presente investigación fue parcialmente apoyada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-41667). Los autores agradecen a L. Peralta (FES Iztacala, UNAM) por su apoyo en el campo, S. Castillo (ICMyL, UNAM) por el análisis de nutrimentos y L.A. Oseguera (FES Iztacala, UNAM) por el apoyo en campo y escritorio.

## REFERENCIAS

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 der Internationalen Vereinigung der Limnologie* 27: 3166-3169.

BERNAL-BROOKS, F. W., L. DÁVALOS-LIND & O. T. LIND. 2003. Seasonal and spatial variations in algal growth potential and growth-limiting nutrients in a shallow endorheic lake: Lake Pátzcuaro (México). *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 8: 83-93.

BEUTEL, M. W., A. J. HORNE, J. C. ROTH & N. J. BARRATT. 2001. Limnological effects of anthropogenic desiccation of a large, saline lake, Walker Lake, Nevada. *Hydrobiologia* 46: 91-105.

CAMACHO, A., W. A. WURTSBAUGH, M. R. MIRACLE, X. ARMENGOL & E. VICENTE. 2003. Nitrogen limitation of phytoplankton in a spanish karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach. *Journal of Plankton Research* 25(4): 397-404.

CARIGNAN, R. & D. PLANAS. 1994. Recognition of nutrient and light limitation in turbid mixed layers: Three approaches compared in Paraná floodplain (Argentina). *Limnology and Oceanography* 39: 580-596.

COMAS, A. 1996. *Las clorococales dulceacuicolas de Cuba*. Biblioteca Phicologica. Band 99. J. Cramer. Berlín. 192 p.

DÁVALOS, L., O. T. LIND & R. D. DOYLE. 1989. Evaluation of phytoplankton-limiting factors in lake Chapala, Mexico: turbidity and spatial and temporal variations in algal assay response. *Lake and Reservoir Management* 5(2): 99-104.

ELSER, J. J., E. R. MARZOLF & C. R. GOLDMAN. 1990. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwater of North America: a review and critique of experimental enrichments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1468-1477.

ESTEVEZ, F. DE A. 1988. *Fundamentos de limnología*. Interciencia/FINEP. Río de Janeiro. 575 p.

FILONOV, A., I. TERESHCHENKO & J. ALCOCER. 2006: Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33, L07404, doi:10.1029/2006GL025901

FØYN, L., M. MAGNUSSEN & K. SEGLEM. 1981. Automatic analysis of nutrients with on-line data processing. A presentation of the construction and functioning of the systems used at the Institute of Marine Research. *Fisken Havet*. (In Norwegian), Serie B 4: 1-39

GALAT, D. L., E. L. LIDER, S. VIGG & S. R. ROBERTSON. 1981. Limnology of a large, deep, North American terminal Lake, Pyramid Lake, Nevada, USA. *Hydrobiologia* 82: 281-317.

GARCÍA, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. García. México, 217 p.

GOLTERMAN, H. L. 1983. Algal bioassays and algal growth controlling factors in eutrophic shallow lakes. *Hydrobiologia* 100: 59-64.

HILLEBRAND, H., C. DÜRSELEN, D. KIRSCHTEL, U. POLLINGER & T. ZOHARY. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.



- JELLISON, R. & J. M. MELACK. 2001. Nitrogen limitation and particulate elemental ratios of seston in hypersaline Mono Lake, California, USA. *Hydrobiologia* 466: 1-12.
- KUANG, Q., Y. BI, Y. XIA & Z. HU. 2004. Phytoplankton community and algal growth potential in Taipinghu Reservoir, Anhui Province, China. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 9: 119-124.
- LAMPERT, W. & U. SOMMER. 1997. *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, Oxford. 382 p.
- LEWIS, W.M. JR. 1987. Tropical limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 59-84.
- LEWIS, W.M. 1996. Tropical lakes: How latitude makes a difference. In: F. Schiemer & K.T. Boland (Eds.). *Perspectives in Tropical Limnology*. SPB, Amsterdam, pp. 43-64.
- LEWIS, W. M. 2002. Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung der Limnologie* 28: 210-213.
- LÓPEZ, L. E. & L. DÁVALOS-LIND. 1998. Algal growth potential and nutrient limitation in a tropical river-reservoir system of the Central Plateau, México. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1: 345-351.
- MELACK, J. 1996. Recent developments in tropical limnology. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung der Limnologie* 26: 211-217.
- OLIVA, M. G., A. LUGO, J. ALCOCER, L. PERALTA & M. R. SÁNCHEZ. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 466: 299-306.
- OLIVA, M. G., A. LUGO, J. ALCOCER & E. A. CANTORAL-URIZA. 2006. *Cyclotella alchichicana* sp. nov. from a saline Mexican lake. *Diatom Research* 21(1): 81-89.
- REDFIELD, A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46: 205-222.
- REYNOLDS, C. S. R. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: Sandgren, C.D. (Ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 388-433.
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada* 167: 1-311.
- SUN, J. & D. LIU. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.
- TALLING, J. F. & T. B. TALLING. 1965. The chemical composition of African lake waters. *Internationale Revue der Gesamen Hydrobiologie* 50: 421-463.
- TALLING, J. F. & J. LEMOALLE. 1998. *Ecological dynamics of tropical waters*. Cambridge University Press, Cambridge, 441 p.
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur Vervollkomung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung der Limnologie* 9: 1-38.
- VILA CLARA, 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 der Limnologie* 25: 435-440.
- WETZEL, R. G. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. Third Edition. Academic Press, USA. 1006 p.
- WURTSBAUG, W., W. F. VINCENT, R. ALFARO-TAPIA, C. L. VINCENT & P. J. RICHEISON. 1985. Nutrient limitation of algal growth and nitrogen fixation in a tropical alpine lake, Lake Titicaca (Peru/Bolivia). *Freshwater Biology* 15: 185-195.

Recibido: 8 de enero de 2007

Aceptado: 23 de enero de 2008

