

Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México

Pelagic-benthic coupling: deep benthic zone response to winter diatom bloom sinking in oligotrophic Lake Alchichica, Puebla, Mexico

Javier Alcocer¹,
Elva Escobar²
y Luis A. Oseguera¹

1. Proyecto de Investigación en Limnología Tropical (PILT), FES Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de Los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, C.P. 54090 Edo. México, México. 2. Unidad Académica Sistemas Oceanográficos y Costeros. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. A:P. 70-305. Ciudad Universitaria 04510, Mexico, D.F. Autor para correspondencia: jalcocer@servidor.unam.mx

Alcocer J., E. Escobar y L. A. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* 18 (1 Suplemento): 115-122.

RESUMEN

El objetivo del presente estudio es reconocer la existencia de un acoplamiento pelágico-bentónico en el lago oligotrófico tropical Alchichica evaluando la respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas. Se midió la biomasa fitoplanctónica en la columna de agua a lo largo de un ciclo anual, al igual que la concentración de clorofila *a* sedimentaria. Alchichica es un lago monomíctico cálido con un periodo de circulación invernal y estratificación el resto del año. La presencia de turbulencia y nutrimentos durante el periodo de circulación favorecen el desarrollo de un florecimiento de diatomeas compuesto por especies de talla grande (p. e., *Cyclotella alchichicana*), las cuales se sedimentan al no ser consumidas en su totalidad. La zona bentónica profunda del lago responde a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas con el desarrollo y permanencia por un periodo prolongado de anoxia hipolimnética, lo que a su vez, impide el establecimiento y desarrollo de fauna bentónica en el Lago Alchichica, favorece la pérdida interna de nitrógeno por desnitrificación y consecuentemente, conlleva a que el nitrógeno sea el elemento que más frecuentemente limite el crecimiento fitoplanctónico.

Palabras clave: Clorofila *a*, Puebla, México, lago salino

ABSTRACT

The aim of this study is to recognize the existence of a pelagic-benthic coupling in the oligotrophic, tropical Lake Alchichica through analysis of the response of the deep benthic zone to the winter diatom bloom deposition. The water column phytoplankton biomass and the sedimentary chlorophyll *a* were analyzed along an annual cycle. Alchichica is a warm monomictic lake circulating in winter and stratified over the rest of the year. The presence of turbulence and nutrient availability during the mixing period, favor the development of a diatom bloom composed by large species (e. g., *Cyclotella alchichicana*) which are not totally consumed and settle down. The deep benthic zone responds to the sinking of the winter diatom bloom with the prompt development –and permanence for an extended period– of hypolimnetic anoxia, which in turns prevents the establishment and development of the benthic fauna in Lake Alchichica, and favors

the internal loss of nitrogen through denitrification, and accordingly, promotes nitrogen to be the limiting nutrient for phytoplankton growth.

Key words: Chlorophyll *a*, Puebla, Mexico, saline lake

INTRODUCCIÓN

Una vez que el carbono biogénico es generado en un cuerpo acuático a partir de la actividad fotosintética, éste puede ser transformado por el circuito microbiano dentro de la zona fótica o exportado fuera de la red trófica. Las rutas reconocidas para la exportación son: a) transferencia a otros miembros de la red trófica, esto es, consumo por animales grandes tales como peces y su exportación posterior como cadáveres y b) sedimentación del carbono biogénico particulado principalmente en forma de heces fecales de rápido hundimiento y fitoplancton no consumido hacia aguas profundas por debajo de la termoclina (Legendre & Rassoulzadegan, 1996).

El camino que sigue el carbono biogénico depende fundamentalmente de la estructura de tallas de los productores primarios y de la presión de depredación. En general, se asume que existe un control hidrodinámico sobre las fracciones del fitoplancton a través de una sedimentación diferencial en la que las células de talla pequeña a grande ($\geq 2 \mu\text{m}$) se sedimentan más fácilmente que las de talla muy pequeña ($\leq 2 \mu\text{m}$) (Frenette *et al.*, 1996).

La producción de carbono biogénico en los ecosistemas pelágicos refleja eventos estacionales tales como los florecimientos resultado de la mezcla de la columna de agua (primaverales en la zona templada, o invernales en la zona tropical), así como florecimientos episódicos de corta duración producto de mezclas más restringidas como por ejemplo, la atelomixis. Después de estos florecimientos es común que el nanofitoplancton (2-20 μm ; Reynolds, 1997) se sedimente en forma masiva ya que no fue consumido en su totalidad debido a la abundancia de éste con respecto al mesozooplancton. Sin embargo, cuando no hay florecimientos, la presión de depredación del mesozooplancton sobre el nanofitoplancton es muy importante e impide su exportación. Por otro lado, el microzooplancton consume el picofitoplancton individual (0.2-2 μm) que tiene una velocidad de sedimentación comparativamente menor, por lo que su consumo y remineralización se presentan en la zona fótica (Legendre & Rassoulzadegan, 1996).

La fracción de la producción primaria pelágica "perdida" (por su exportación por debajo de la termoclina) para el sistema a través de su sedimentación al bentos es lo que, de acuerdo con Goedkoop y Johnson (1996), corresponde al acoplamiento pelágico-bentónico, el cual tiene importantes consecuencias para el reciclamiento de nutrientes, las interacciones depredador-presa y la estructura y estabilidad de las redes alimenticias (Schindler & Scheuerell, 2002).

Los lagos tropicales profundos son típicamente monomíticos cálidos, esto es, presentan una etapa de circulación asociada al invierno hemisférico, permaneciendo estratificados el resto del año (Lewis, 1996). El fitoplancton muestra una sucesión estacional asociada a esta hidrodinámica, presentando un florecimiento invernal de diatomeas (fitoplancton comúnmente de gran talla) producto de la circulación y un florecimiento primaveral de cianobacterias (fitoplancton de talla pequeña a grande) al inicio del periodo de estratificación. La biomasa fitoplanctónica disminuye durante la fase estratificada del lago. En general, este es el patrón que se ha encontrado para el lago Alchichica, Puebla (Alcocer *et al.*, 2000; Oliva *et al.*, 2001).

Adicionalmente y de acuerdo con los resultados obtenidos por los mismos autores, el decaimiento de la concentración de oxígeno del hipolimnion de Alchichica inicia tan pronto se establece la estratificación, observándose condiciones anóxicas en la capa profunda. Presumiblemente, la desoxigenación del hipolimnion estaría asociada a la materia orgánica fitoplanctónica producida durante el florecimiento invernal de diatomeas, cuyas grandes células son exportadas al hipolimnion donde generarían el consumo del oxígeno hipolimnético para su remineralización. La hipótesis anterior se basa, entre otros estudios, en el de Goedkoop y Johnson (1996) donde se analizó la respuesta del bentos profundo a la sedimentación de los florecimientos de diatomeas. Aunque es evidente que existe un componente estacional en el consumo de oxígeno disuelto en aguas profundas y una respuesta rápida de los organismos del Lago Alchichica al flujo de fitodetrito, la escala temporal de la respuesta de éstos se desconocía hasta ahora.

Con base en lo anterior, el objetivo del presente estudio fue reconocer la existencia del acoplamiento pelágico-bentónico en el lago Alchichica a través de la evaluación de la respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas, considerando que el análisis de la clorofila *a* del sedimento superficial es una herramienta valiosa que permite detectar la sedimentación que no es detectada a través del uso de trampas de sedimentos cilíndricas tradicionales (Goedkoop & Jonson, 1996).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Alchichica es un lago cráter localizado a los 19° 24' 13" N y 97° 24' 00" O, a una altura de 2,345 m.s.n.m. El lago posee una longitud máxima de 1.8 km en dirección noroestes-

te-sureste, una profundidad media de 40.9 m y una profundidad máxima de 62 m. El perímetro del lago corresponde a 5.06 km, su área es de 2.3 km² y su volumen es de 94,214,080 m³ (Filonov *et al.*, 2006). Alchichica es un lago salino con predominancia de NaCl (8.5 ± 0.2 g L⁻¹ de salinidad; 13 ± 0.5 mS cm⁻¹ de conductividad) y pH básico (9.0 ± 0.1 ; Vilaclara *et al.*, 1993).

Trabajo de campo: En la zona central y más profunda del Lago Alchichica se midieron *in situ*, a lo largo de un ciclo anual (noviembre de 2000 a febrero de 2002), perfiles de temperatura y oxígeno disuelto metro a metro, mediante un instrumento multi-sonda de monitoreo de calidad de agua marca Hydrolab modelo DS4, acoplado a un sistema de captura y almacenaje de información marca Hydrolab modelo SVR4. Con base en los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto se seleccionaron diez profundidades de muestreo, de acuerdo a la presencia de la termoclina y/o oxiclina. En todos los casos donde se presentó estratificación, se obtuvieron muestras de las tres regiones de la columna de agua: epilimnion, metalimnion e hipolimnion. Adicionalmente, se midieron perfiles *in situ* de radiación fotosintéticamente activa -PAR- (resolución vertical 1 s) con un perfilador de fluorescencia natural marca Biospherical modelo PNF-300.

Para la determinación de clorofila *a* (Cla) en la columna de agua se tomaron, en cada una de las diez profundidades, muestras de agua de 0.5 litros con una botella de acrílico tipo Van Dorn con capacidad de 1.5 litros. Las muestras fueron transportadas en oscuridad y refrigeración 4°C hasta su procesamiento en el laboratorio.

Para la determinación de Cla sedimentaria se utilizó una draga tipo Ekman de 0.0225 m² de área de muestra; con cuidado de no perturbar la capa más superficial del sedimento, se tomaron dos submuestras de 1 cm² por un cm de profundidad con un nucleador manual (10 x 1 cm). Las muestras fueron transferidas inmediatamente a tubos de centrifuga de 15 ml con tapa y se transportaron en oscuridad y refrigeración 4°C al laboratorio donde fueron conservadas en congelación -10°C hasta su procesamiento.

Trabajo de laboratorio: A través de los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto se determinaron los periodos de mezcla y estratificación, así como las fronteras de los distintos estratos o capas del lago (epilimnion, metalimnion y hipolimnion); con los de la PAR se delimitó la profundidad de la zona eufótica (Z_{EU}) correspondiente al 1% de la PAR superficial.

La determinación de la concentración de Cla se llevó a cabo por fluorimetría. La evaluación del contenido de Cla total y de las dos fracciones de talla de fitoplancton se realizó con base en la técnica de Arar y Collins (1997). Para la Cla total se filtraron 50 ml de muestra a través de un filtro Whatman de fibra de vidrio GF/F (0.7 µm de apertura nominal de poro). Para el análisis de la Cla fraccionada se filtraron otros 50 ml de muestra a través de un filtro Millipore TTP (2 µm de apertura de poro) para retener la

fracción grande y posteriormente a través de un filtro Whatman de fibra de vidrio GF/F, para retener a la fracción pequeña.

Los filtros GF/F se desintegraron con un macerador con punta de teflón con la finalidad de garantizar la extracción mediante el rompimiento de las células fitoplanctónicas. Los filtros TTP y los GF/F desintegrados se colocaron por separado en tubos para centrifuga y se les adicionaron 10 ml de acetona al 90%, para la extracción de Cla durante un periodo de 20 horas en la oscuridad y a 4°C. Después de la extracción, las muestras se centrifugaron y se leyó la fluorescencia del sobrenadante en un fluorómetro Turner Designs 10-AU (Welschmeyer, 1994), previamente calibrado con estándares primarios de Cla de concentraciones conocidas.

Para el caso de la Cla en los sedimentos superficiales, el análisis se hizo por extracción directa; a las muestras se les agregaron 10 ml de acetona al 90%. A continuación se siguió el mismo procedimiento de extracción (20 horas en la oscuridad y a 4°C, centrifugación y lectura del sobrenadante que para la Cla de columna.

RESULTADOS

Alchichica muestra el comportamiento térmico de un lago monomítico cálido (Fig. 1) con el periodo de circulación asociado al invierno hemisférico, el cual en este caso, abarca desde finales de diciembre o principios de enero hasta finales de marzo o inicios de abril. La estratificación se extiende desde finales de marzo o inicios de abril hasta finales de diciembre o principios de enero. Este comportamiento hidrodinámico es regular y predecible, como lo han mencionado Alcocer *et al.* (2000).

Al patrón de mezcla del lago se relaciona la dinámica de la zona eufótica Z_{EU} (Fig. 1) dividida en dos periodos: a) el de "aguas turbias" asociado a turbidez biogénica resultado de la presencia de fitoplancton con valores reducidos de Z_{EU} (<20 m) y que se presenta durante el periodo de circulación, y b) el de "aguas claras" con valores elevados de Z_{EU} (>20 m) y que se genera durante la estratificación.

A finales de año, cuando el proceso de circulación da inicio, la Z_{EU} disminuye rápidamente conforme se desarrolla el florecimiento invernal de diatomeas [p. e., dominado por *Cyclotella alchichicana* Oliva, Lugo, Alcocer *et Cantoral* (Adame *et al.*, 2008)] producto de la turbulencia y la disponibilidad de nutrimentos. Posteriormente, conforme aumenta la temperatura y disminuyen la turbulencia y los nutrimentos, la Z_{EU} aumenta en forma continua hasta diciembre, con excepción de mayo (estratificación temprana) cuando se observa una disminución de la Z_{EU}, para retomar en junio la tendencia creciente. Esta disminución puntual se asocia al florecimiento primaveral de la cianobacteria *Nodularia cf. spumigena* Mertens *ex* Bornet *et* Flahault, la cual se ve favorecida por el incremento en la tem-

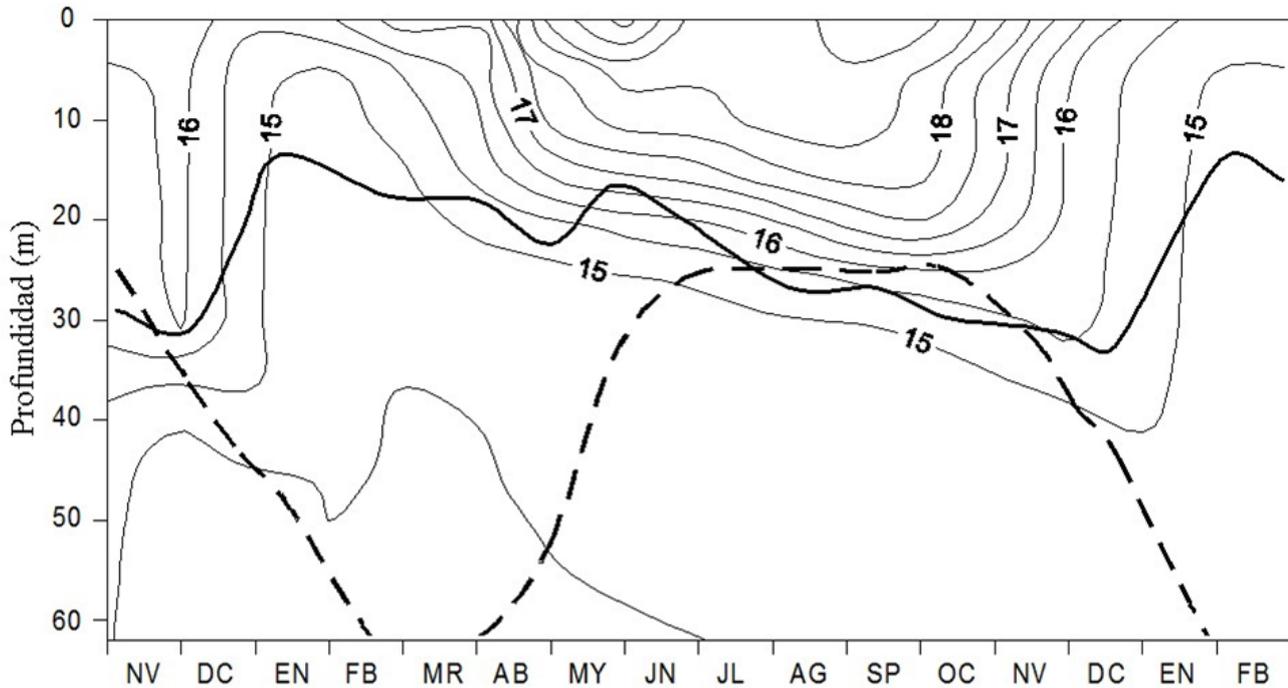


Fig. 1. Diagrama profundidad-tiempo de isothermas del Lago Alchichica. El límite de la zona eufótica (Z_{EU}) se indica con la línea gruesa continua y el límite de zona anóxica ($OD < 1 \text{ mg L}^{-1}$) con la línea gruesa punteada.

peratura del agua, el inicio de la estabilización de la columna de agua y el agotamiento diferencial de nutrientes. *N. cf. spumigena* forma vacuolas de gas lo que le permite mantenerse cerca de la superficie y heterocistos que le permite fijar nitrógeno atmosférico (Horne & Galat, 1985; Kononen *et al.*, 1996). Los florecimientos de cianobacterias fijadoras de nitrógeno al inicio de la estratificación después del periodo de mezcla son comunes en los lagos tropicales (Talling & Lemoalle, 1998). En Alchichica, el florecimiento de *N. cf. spumigena* se desarrolla con una variable intensidad interanual, por un breve periodo de tiempo, para posteriormente decaer (Alcocer *et al.*, 2000; Alcocer, observaciones personales).

La Cla promedio anual $< 5 \text{ mg m}^{-3}$ indicó la condición oligotrófica del lago. De la misma manera, la Cla integrada por unidad de área en Alchichica fue baja variando de 40 a 769 mg m^{-2} , con un promedio de $221 \pm 234 \text{ mg m}^{-2}$ (Fig. 2). Los valores más altos de biomasa fitoplanctónica integrada por unidad de área ($> 400 \text{ mg m}^{-2}$) se encontraron durante el periodo de circulación y estuvieron asociadas al florecimiento invernal de diatomeas. A lo largo de la estratificación la Cla integrada por unidad de área disminuyó ($< 200 \text{ mg m}^{-2}$) y se concentró en el metalimnion, formando un máximo profundo de clorofila (DCM, por sus siglas en inglés).

El fitoplancton en Alchichica está compuesto sobre todo por organismos de talla grande, principalmente diatomeas (p.e., *Cyclotella alchichicana*) y cianobacterias filamentosas (p.e.,

Nodularia cf. spumigena) (Oliva *et al.*, 2001; Adame *et al.*, 2008). Las diatomeas grandes contribuyen, así mismo, al DCM. La fracción pequeña de la biomasa fitoplanctónica ($< 2 \mu\text{m}$) sólo resultó dominante ($> 60\%$) durante un periodo breve al inicio de la estratificación temprana (Fig. 3), antes del florecimiento de *N. cf. spumigena*, mientras que la fracción grande ($\geq 2 \mu\text{m}$) dominó prácticamente a lo largo de todo el periodo de muestreo (75%).

La Cla sedimentaria varió de 145 a 327 mg m^{-2} , con un promedio de $228 \pm 58 \text{ mg m}^{-2}$ (Fig. 2). Las concentraciones de biomasa fitoplanctónica sedimentaria más altas ($> 300 \text{ mg Cla m}^{-2}$) ocurrieron a inicios de la estratificación y nuevamente a finales de diciembre y principios de enero; ambos picos están asociados, con cierto grado de desfase, al florecimiento invernal de diatomeas. Durante la estratificación, los valores de biomasa se mantuvieron bajos ($\approx 200 \text{ mg Cla m}^{-2}$) y relativamente estables. Es muy probable que esto último se derive de una exportación continua de las diatomeas grandes que constituyen el DCM, y posiblemente, de heces fecales del zooplancton, por debajo de la termoclina y hacia el sedimento en el transcurso del periodo de estratificación.

DISCUSIÓN

El desfase que existió entre la generación del pulso invernal de diatomeas (enero 2001) y su presencia en el registro

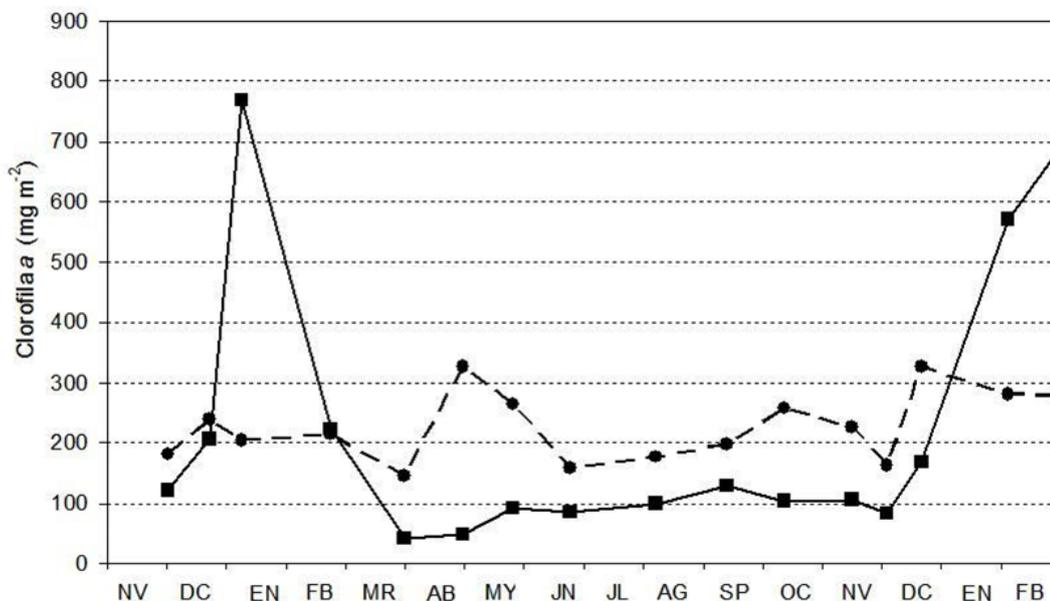


Fig. 2. Concentración de clorofila *a* de columna de agua integrada por unidad de área (-■-) y de clorofila *a* sedimentaria (-●-) del Lago Alchichica.

sedimentario (abril 2001) fue de aproximadamente tres meses. Sin embargo, habría que considerar que durante la circulación, la sedimentación del fitoplancton es menor debido a la elevada turbulencia característica de la época. Durante la estratificación temprana (marzo) aumenta la exportación al fondo del lago debido a que la columna de agua se estabiliza.

Un cálculo teórico (Padisák *et al.*, 2003) con base en la Ley de Stokes de la tasa de sedimentación estimada para la talla ($\approx 50 \mu\text{m}$) y forma de *C. alchichicana* (la diatomea dominante del florecimiento invernal en el Lago Alchichica) es de alrededor de $44 \mu\text{m s}^{-1}$. Lo anterior indica que un organismo de *C. alchichicana* recorrería casi cuatro metros por día, por lo que, en teoría, tardaría unos quince días en llegar desde la superficie del lago hasta el sedimento. Sin embargo, el transporte de material orgánico particulado a la profundidad no sólo depende de las regulaciones del forzamiento físico ("bottom-up"), sino también de la estructura y función de la red trófica planctónica prevaleciente (Wassmann, 1997), por lo cual el registro sedimentario se da en un periodo de tiempo más largo, en este caso de aproximadamente un mes. Se desconoce si los copépodos del Lago Alchichica, *Leptodiaptomus novamexicanus* (Herrick 1895), consumen esta diatomea grande, pero el incremento de la abundancia del copépodo asociada al florecimiento de diatomeas, (Lugo *et al.*, 1999) proporciona evidencia circunstancial a favor de ello.

De acuerdo con Legendre (1999), el fitoplancton de talla grande, que es el que domina la biomasa fitoplanctónica en

Alchichica (Adame *et al.*, 2008), al no poder ser consumido por los herbívoros (ya sea por tamaño o por su gran abundancia), se agrega y hunde junto con el fitodetrito "exportándose" por debajo de la termoclina hasta el sedimento. Seguramente, una cantidad importante de biomasa fitoplanctónica producida no puede ser consumida y es exportada y posteriormente degradada, con lo cual contribuye a generar las condiciones anóxicas que prevalecen en el hipolimnion del Lago Alchichica durante la mayor parte de la época de estratificación (Alcocer *et al.*, 2000).

La capa anóxica de Alchichica (Fig. 1) perduró aún en las etapas iniciales de la circulación (enero y en algún momento de febrero) y es hasta que la mezcla se dio de forma completa, que la columna entera se encontró totalmente oxigenada (entre febrero y marzo). Sin embargo, esta capa anóxica del fondo se volvió a generar casi tan pronto como inició la estratificación (entre marzo y abril) y rápidamente alcanzó una altura considerable hasta que alrededor de junio, durante la estratificación bien establecida, el hipolimnion se tornó totalmente anóxico y perduró así hasta el siguiente periodo de circulación. El grosor de la capa anóxica llegó a abarcar hasta 35 m, esto es, desde los 25 m de profundidad y hasta el fondo.

Un cálculo teórico considerando la concentración de oxígeno hipolimnético al inicio de la estratificación (con promedio de $2.52 \pm 0.88 \text{ mg L}^{-1}$) y el correspondiente volumen del hipolimnion ($41,674,209 \text{ m}^3$, 26 - 62 m) indicó que la cantidad total de oxígeno disponible en esta capa para oxidar la materia orgánica

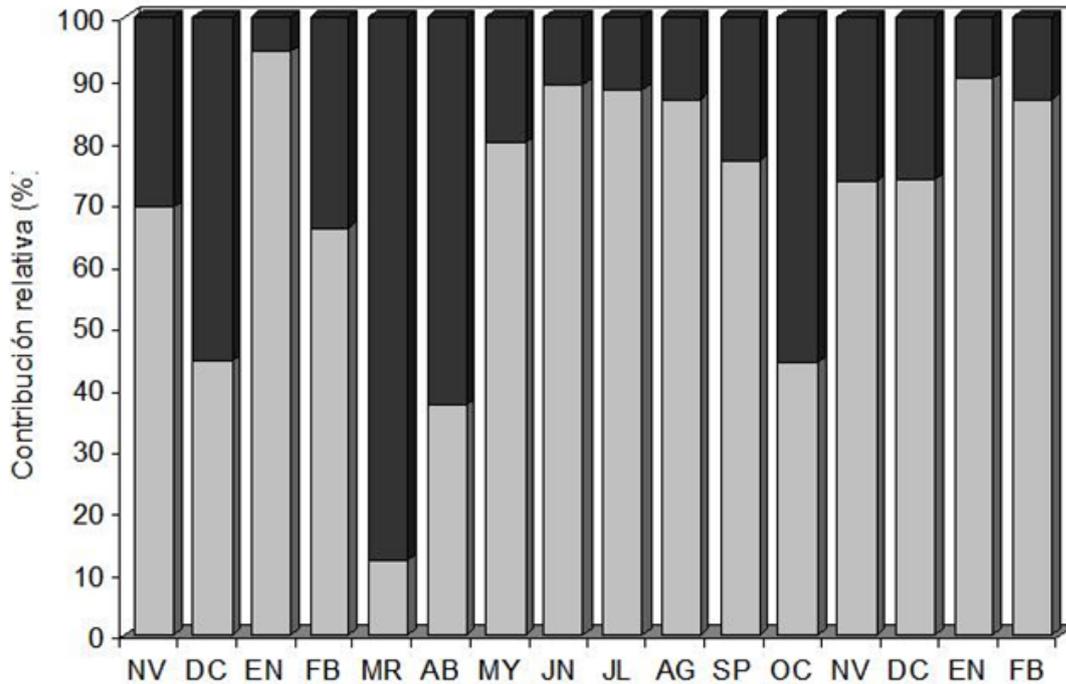


Fig. 3. Porcentajes de contribución de las dos fracciones de talla (grande $\geq 2 \mu\text{m}$ en claro, chica $< 2 \mu\text{m}$ en oscuro) a la concentración de clorofila *a* total de la columna de agua del lago Alchichica.

era de aproximadamente 117 ton. Por otro lado, al integrar en área (del tope hasta la base del hipolimnion) y tiempo (desde el inicio de la estratificación hasta que el hipolimnion es completamente anóxico) la concentración de la *Cla* hipolimnética, dio por resultado una concentración total de 1.344 ton *Cla*.

Ahora bien, al estimar el carbono fitoplanctónico (C) a partir de la concentración de *Cla* y asumiendo un cociente C: *Cla* de 30 (cociente promedio para ensambles de diatomeas en florecimiento y a una temperatura de 15-20°C; Geider 1987), resultaron 40 ton C. Si se requieren 2.7 g de oxígeno para oxidar 1 g C, la cantidad total de oxígeno disuelto necesario para oxidar todo el carbono fitoplanctónico hipolimnético sería de unas 107 toneladas.

Con base en lo anterior, este balance resulta apenas positivo (+10 ton de oxígeno); sin embargo, hay que recordar que el fitoplancton no es la única fuente de materia orgánica que se exporta al hipolimnion, sino también el zooplancton y sus heces fecales, entre otros, lo cual también contribuye al consumo de oxígeno hipolimnético. Estos números indican que la biomasa fitoplanctónica podría ser la responsable principal de la anoxia hipolimnética que se desarrolla en el Lago Alchichica así como de los procesos asociados.

Lewis (2002) afirma que el desarrollo de un hipolimnion anóxico es más común en lagos tropicales debido a que pre-

sentan temperaturas hipolimnéticas más elevadas y, por ello, la cantidad de oxígeno que pueden mantener en disolución es menor, aunado a que las tasas metabólicas microbianas pueden ser hasta cuatro veces más elevadas en comparación con la de los lagos templados.

Diversos estudios (Goedkoop & Jonson, 1996; Johnson & Wiederholm, 1992) muestran que la abundancia y biomasa de los organismos bentónicos de aguas epicontinentales se incrementa en cuanto el fitodetrito pelágico llega al sedimento. La abundante y diversa fauna bentónica litoral (Alcocer *et al.*, 1998) podría colonizar la zona profunda del Lago Alchichica en la cual existe gran cantidad de alimento (p.e., fitodetrito). Sin embargo, el bentos profundo del Lago Alchichica está ausente prácticamente todo el año (Alcocer, observaciones personales) lo cual se atribuye al periodo prolongado de anoxia que presenta el lago, que evita el establecimiento y desarrollo de una comunidad bentónica profunda, aún durante el breve lapso en que existe oxígeno disuelto, al parecer insuficiente para una colonización exitosa.

Por otro lado, durante la anoxia prolongada, los lagos tropicales pierden una porción substancial de su dotación de nitrógeno por desnitrificación y consecuentemente, el nitrógeno es el elemento que más frecuentemente limita el crecimiento fitoplanctónico en los lagos tropicales (Lewis, 2002). Ramos-

Higuera *et al.* (2008) demuestran experimentalmente que el nitrógeno es el elemento limitante del fitoplancton en el Lago Alchichica. La potencial pérdida de nitrógeno por desnitrificación hipolimnética, el desarrollo del florecimiento primaveral de *N. cf. spumigena*, una cianobacteria fijadora de nitrógeno y la disminución de las tasas de fijación de nitrógeno llevada a cabo por las cianobacterias de los estromatolitos de Alchichica después del florecimiento de *Nodularia cf. spumigena* (Falcón *et al.*, 2002), proporcionan evidencia indirecta adicional a favor de que el nitrógeno es el elemento que está limitando el crecimiento fitoplanctónico en Alchichica.

En resumen, la zona bentónica profunda responde a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas (dominado por *Cyclotella alchichicana*) con el desarrollo y permanencia por un periodo prolongado de anoxia hipolimnética lo cual, a su vez, impide el establecimiento y desarrollo de fauna bentónica profunda en el Lago Alchichica y favorece la pérdida interna de nitrógeno por desnitrificación y consecuentemente, conlleva a que el nitrógeno sea el elemento que más frecuentemente pueda estar limitando el crecimiento fitoplanctónico.

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación fue apoyada por el Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica, DGAPA, UNAM (PAPIIT IN210806), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-41667) y al Programa de Apoyo a los Profesores de Carrera para la Formación de Grupos de Investigación (PAPCA 2006-2007) de la FES Iztacala, UNAM. Los autores agradecen a L. Peralta (FES Iztacala, UNAM) por su apoyo en el campo y a B. Badillo y M. F. Adame por su apoyo en el procesado de muestras y los análisis de laboratorio. Un agradecimiento especial al Dr. Anatoliy Filonov por los datos de áreas y volúmenes detallados del Lago Alchichica.

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., E. ESCOBAR, A. LUGO & L. PERALTA. 1998. Littoral benthos of the saline crater-lakes of the basin of Oriental, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research* 7(2): 87-108.
- ALCOCER, J., A. LUGO, E. ESCOBAR, M. R. SÁNCHEZ, & G. VILACLARA. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla Mexico. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologiae* 27: 3166-3169.
- 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. 22 p.
- FALCÓN L. I., E. ESCOBAR-BRIONES & D. ROMERO. 2002. Nitrogen fixation patterns displayed by cyanobacterial consortia in Alchichica crater-lake, Mexico. *Hydrobiologia* 467: 71-78.
- 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.
- FRENETTE, J. J., S. DEMERS, L. LEGENDRE & M. BOULÉ. 1996. Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system. *Journal of Plankton Research* 18(1): 45-61.
- GEIDER, R. J. 1987. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytologist* 106: 1-34.
- GOEDKOOP, W. & R. K. JOHNSON. 1996. Pelagic-benthic coupling: profundal benthic community response to spring diatom deposition in mesotrophic Lake Erken. *Limnology and Oceanography* 41(4): 636-647.
- HORNE, A.J. & D.L. GALAT. 1985. Nitrogen fixation in an oligotrophic, saline desert lake: Pyramid Lake, Nevada. *Limnology & Oceanography* 30: 1229-1239.
- JOHNSON, R. K. & T. WIEDERHOLM. 1992. Pelagic-benthic coupling-The importance of diatom interannual variability for population oscillations of *Monoporeia affinis*. *Limnology and Oceanography* 37(8): 1596-1607.
- KONONEN, K., J. KUPARINEN, K. MÄKELÄ, J. LAANEMETS, J. PAVELSON & S. NÖMMANN. 1996. Initiation of cyanobacterial blooms in a frontal region at the entrance to the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Limnology & Oceanography* 41: 98-112.
- LEGENDRE, L. 1999. Environmental fate of biogenic carbon in lakes. *Japan Journal of Limnology* 60: 1-10.
- LEGENDRE, L. & F. RASSOULZADEGAN. 1996. Food-wed mediated export of biogenic carbon in oceans: Hydrodynamic control. *Marine Ecology Progress Series* 145: 179-193.
- LEWIS, W. M., JR. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *In*: F. Schiemer y 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 Internationalis Vereinigung Limnologiae* 28: 210-213.
- LUGO, A., M.E. GONZÁLEZ, M. DEL R. SÁNCHEZ & J. ALCOCER. 1999. Distribution of *Leptodiatomus novamexicanus* (Copepoda:

- Calanoidea) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical* 17: 145-152
- 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.
- PADISÁK, J., E. SORÓCZKI-PINTÉR & Z. REZNER. 2003. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia* 500: 243–257.
- RAMOS-HIGUERA, E., J. ALCOCER, E. ORTEGA-MAYAGOITIA Y A. CAMACHO. 2008. Nitrógeno: elemento limitante en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica* 18(1) suplemento: 105-113.
- REYNOLDS, C. 1997. *Vegetation Processes in the Pelagic: a Model for Ecosystem Theory*. Ecology Institute. Oldendorf, Alemania. 371 p.
- SCHINDLER D. E. & M. D. SCHEUERELL. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98: 177-189.
- TALLING, J.F. & J. LEMOALLE. 1998. *Ecological dynamics of tropical waters*. Cambridge University Press. Cambridge. 441 p.
- VILA CLARA, G., M. CHÁVEZ, A. LUGO, H. GONZÁLEZ & M. GAYTÁN. 1993. Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, Mexico. *Verhandlungen Internationalis Vereinigung Limnologiae* 25: 435-440.
- WASSMANN, P. 1997. Retention versus export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems. *Hydrobiologia* 363(1-3): 29-57.
- WELSCHEMEYER N. A. 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnology and Oceanography* 39(8): 1985-1992.

Recibido: 8 de enero de 2007

Aceptado: 15 de febrero de 2008