

Ordenación de comunidades de fitoplancton en el lago de Chapala, Jalisco-Michoacán, México

Ordination of phytoplankton communities in the Chapala Lake, Jalisco-Michoacan, Mexico

Ma. del Refugio Mora-Navarro
J. Antonio Vázquez-García
y Yalma Luisa Vargas-Rodríguez

Instituto de Botánica, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Km. 15.5 carr. Guadalajara-Nogales, Las Agujas, Nextipac. Apartado postal 1-139. Zapopan 45110, Jalisco, México. E. mail: jvazquez@cucba.udg.mx

Mora-Navarro M. R., Vázquez-García J.A. y Vargas-Rodríguez Y. L. 2004. Ordenación de comunidades de fitoplancton en el lago de Chapala, Jalisco-Michoacán, México. *Hidrobiológica* 14 (2): 91-103.

RESUMEN

Se investigó cuales variables fisicoquímicas explican mejor los ejes de composición florística de las comunidades de fitoplancton en el lago de Chapala. Con base en datos de presencia-ausencia, se ordenaron 96 muestras de fitoplancton, con 116 especies. El gradiente primario de la composición de comunidades, generado mediante la ordenación de Bray-Curtis regresión de varianza, fue explicado por la concentración de sulfatos ($r=0.751$) y en relación inversa por la alcalinidad total ($r=-0.635$). El gradiente secundario de la estructura de comunidades, el cual es independiente del primario, fue explicado por la dureza debida al calcio ($r=-0.617$) y por la dureza total ($r=-0.602$). Las restantes variables medidas (16) no mostraron relación con los principales ejes de la ordenación de las comunidades. Los datos sugieren para la mayoría de las comunidades de fitoplancton una preferencia de hábitat hacia altas concentraciones de sulfatos y baja alcalinidad total, mientras que para ciertas especies una especialización hacia alta alcalinidad y bajas concentraciones de sulfatos. Se reconocen dos grupos de comunidades, los cuales además de estar separados por diferencias en concentración de sulfatos y alcalinidad total muestran una relación con el último periodo de colecta. La disminución del azufre, disponible como sulfatos y el incremento de alcalinidad de 1996-1998, debida a la disminución del nivel del lago, asociados al fenómeno de El Niño (1996-1998), explican también la disminución de la riqueza de especies observada en dicho periodo. En conclusión, los sulfatos y la alcalinidad fueron más importantes para la composición y riqueza de las comunidades de fitoplancton en el lago de Chapala.

Palabras clave: Bray-Curtis, Composición, Diversidad, Ordenación sociológica, Variables fisicoquímicas.

ABSTRACT

We investigated what environmental variables explained major axes of compositional variation in phytoplankton communities at the Chapala lake. We used presence-absence data for the ordination analysis, which included 96 phytoplankton samples and 116 species. The primary gradient of the phytoplankton community structure, obtained from Bray-Curtis variance-regression, was explained by sulfates ($r=0.751$) and inversely by total alkalinity ($r=-0.635$). The secondary compositional gradient of phytoplankton communities, which was independent from the primary one, was explained by hardness of water due to Calcium ($r=-0.617$) and by total hardness ($r=-0.602$). The remainder of environmental variables (16) showed no relationship to any of the ordination axis. These data suggest habitat preference for most communities of phytoplankton toward higher sulfate concentration and toward low total alkalinity levels. Only few species showed specialization toward low sulfate concentration and toward high total alkalinity. Two groups of community were shown, which are

separated from each other on differences on sulfates and total alkalinity levels. In addition these data showed a relationship to the last sampling period. A decrease in sulfur, in the form of sulfate, and an increase of total alkalinity from 1996 to 1998, due in part to a decrease of the lake level, associated to the El Niño effect, explained also a decline in species diversity through this period. In conclusion, alkalinity and sulfates seem to be major environmental factors explaining relevant compositional gradients as well as species richness of the phytoplankton communities at the Chapala Lake.

Key words: Bray-Curtis, Composition, Diversity, Sociological ordination, Chemical and physical variables.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de las algas, en particular su ecología en aguas continentales ha sido muy limitado. Esto es en parte debido a la visión antropocéntrica dominante, que asigna mayor importancia a aspectos utilitarios relacionados con el desarrollo económico que al conocimiento y conservación de la biodiversidad; así como a la preferencia por estudiar organismos conspicuos (plantas vasculares, vertebrados etc.). No obstante, durante la segunda mitad del siglo pasado se ha manifestado un interés creciente por el estudio del fitoplancton, dada la importancia que tiene como primer eslabón en la cadena trófica, productor de oxígeno, depurador de sustancias contaminantes y como bioindicador, entre otras propiedades (Palmer 1962; Prescott 1973; Wetzel 1981; Margalef 1983; Reynolds 1986; Streble y Krauter 1987; González-González 1992).

Los estudios limnológicos en México son numerosos y abordan aspectos diversos de florística, taxonomía y ecología (Ortega 1987; Ortega y Godínez 1994; Tavera-Sierra *et al.* 1994; Parra y Bicudo 1996; Tavera-Sierra 1996; Valadez-Cruz *et al.* 1996; Banderas-Tarabay 1997; Ibarra-Vazquez y Novelo 1997; Alcocer *et al.* 1998; Novelo-Maldonado 1998). Otros estudios refieren a la formación de florecimientos algales y a su toxicidad, principalmente la originada por algas azul-verde (cianobacterias) (Mennes y Stanier 1968; Compère 1974; Lacoste *et al.* 1987; Anand 1988; Carmichael 1994; Watanabe y Komárek 1994; Komárková-Legnerová y Tavera-Sierra 1996; Guzmán-Arroyo *et al.* 2000).

Las investigaciones biológicas del lago de Chapala, aún las de carácter general son todavía escasas (Lind y Dávalos-Lind 1991; Guzmán-Arroyo y Merino-Nambo 1992; Lind *et al.* 1992; Guzmán-Arroyo 1995; Philips *et al.* 1995), más escasas son las que contemplan particularidades de su fitoplancton (Márquez-Núñez y Reyes-González 1995; Mora-Navarro y Castro-Cruz 1999; Mora-Navarro *et al.* 2000) y ninguna ha aplicado un enfoque multivariado para examinar la organización de comunidades de algas con base en datos de presencia ausencia de sus especies, con relación en los gradientes fisicoquímicos. Esta información ayudaría a guiar la toma de decisiones de manejo y de conservación de fitoplancton del lago de Chapala.

En este trabajo se pretende generar hipótesis sobre las variables fisicoquímicas que podrían explicar la composición y organización de las comunidades de fitoplancton en el lago de Chapala.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El lago de Chapala se ubica en la parte centro-oriente del estado de Jalisco, en el occidente de México, entre los 20° 7' -20° 21' N y los 102° 40' 45" -103° 25' 30" W, y a una altitud de 1,524 m s.n.m (Estrada *et al.* 1983) (Fig. 1). El lago comprende una superficie de 5,127.43 km², con una profundidad máxima de siete metros y una profundidad media de cuatro metros. El río Lerma es su influente y el río Santiago su efluente. El lago ha tenido variaciones en sus niveles, con sequías en 1950, 1980 y 1985. El 90% de su superficie corresponde al estado de Jalisco y el 10% restante al estado de Michoacán (Estrada *et al.* 1983; García-Velasco 2001). El lago de Chapala (el más grande de la República Mexicana), constituye la principal fuente de abasto de agua para la zona metropolitana de Guadalajara, influye favorablemente en los regímenes de temperatura y precipitación regional y es una fuente importante de trabajo para los lugareños de la rivera, beneficiados principalmente por la pesca y el turismo.

Materiales y métodos: En el lago de Chapala se ubicaron un total de 16 estaciones aproximadamente equidistantes (Fig. 1). En cada estación se obtuvieron seis muestras en total: tres durante 1996 (septiembre, octubre y diciembre: 1-48), dos durante 1997 (febrero y junio: 49-80), y una muestra durante 1998 (marzo: 81-96); el total de muestras fueron 96. Con un punto de corte de dos desviaciones estándar ninguna de las muestras fue separada como discordante. El criterio utilizado para la selección de los períodos de colecta fue: a) septiembre de 1996, período en el cual se inicia la entrada más importante de agua pluvial por el río Lerma, la cual acarrea cargas contaminantes elevadas y sedimentos acumulados durante la estación estival en la cuenca hidrológica; b) octubre de 1996, aquí se presenta el caudal máximo de entrada de agua de lluvia, hasta 30 m³/s; c) diciembre de 1996, se disminuyen significativamente los caudales de entrada al lago de Chapala y se presentan crecimientos masivos de cianobacterias y clorofíceas, con impacto al uso del agua; d) febrero

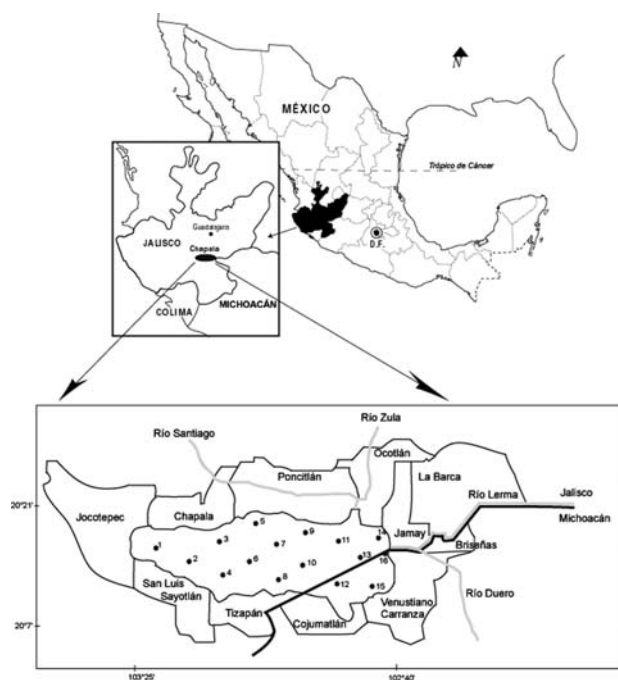


Figura 1. Ubicación del lago de Chapala, Jalisco-Michoacán, México y de 16 estaciones de muestreo (●).

de 1997, período en el cual las entradas de caudal al lago son muy limitadas y la hidrodinámica del lago depende de condiciones meteorológicas únicamente; e) junio de 1997, período final de la época estival, el lago presenta niveles mínimos de agua con respecto al ciclo anual dadas las extracciones realizadas para agricultura y para uso urbano y f) marzo de 1998, período complementario al de febrero de 1997, de condición similar a este último.

Mediante ordenación sociológica es posible realizar un análisis multivariado que permita reflejar las relaciones entre grupos de muestras con base en su similitud en composición y en características fisicoquímicas. Es decir, las "diferencias de especies entre dos muestras reflejan sus diferencias ambientales, pero de una manera altamente integrada, la cual incluye diferencias en interacciones bióticas y en eventos históricos" (Beals 1984). Para la colecta de fitoplancton superficial (1 a 45 cm de profundidad) se utilizó una red de plancton estándar con 45 centímetros de diámetro de boca, un m de longitud y luz de malla de 50 μm . Se realizaron arrastres circulares durante tres minutos a una velocidad de un nudo, en una embarcación de propela con motor fuera de borda. Las muestras colectadas se vaciaron en frascos de 100 ml, se fijaron con formalina al 4 % final y acetato de cobre de acuerdo con Schwöerbel (1975), James y Hicks (1978) y King (1980).

La identificación de las especies se realizó con ayuda de claves taxonómicas de fitoplancton (Smith 1950; Prescott 1973 y 1978; James y Hicks 1978; Ortega 1984; Bourrelly 1972 y 1985; Krammer y Lange-Bertalot 1986, 1988 y 1991; Parra y Bicudo 1996) (Tabla 1). Las colecciones fueron depositadas en el laboratorio de Ficología, en el Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG).

Se determinaron *in situ* algunas variables fisicoquímicas (FQ I): temperatura del agua, pH y oxígeno disuelto con un equipo Hidrolab (Khalsico), transparencia con disco de Secchi. Se tomaron muestras de agua con una botella Van Dorn de 3 l. Para la determinación de otras variables fisicoquímicas se usaron métodos espectrofotométricos (FQ II): alcalinidad total, alcalinidad a la fenolftaleína, cloruros, color, dureza cálcica, dureza magnésica, dureza total, fósforo en ortofosfatos, fósforo total, sólidos totales, sólidos suspendidos, sólidos disueltos totales y sulfatos. Además, la turbiedad (UTN) fue determinada con disco de Secchi, mientras que la demanda química de oxígeno y la conductividad eléctrica se determinaron con un equipo Hidrolab (Khalsico). Los parámetros se midieron en superficie y fondo (Schwöerbel 1975; Streble y Krauter 1987; García-Velasco 2001) (Tabla 2).

Análisis de datos: La matriz principal consistió en datos de presencia ausencia de especies, los cuales tienden a mostrar una relación más monotónica con la distancia ambiental que los datos de abundancia (Beals 1984). La matriz principal consistió de 116 especies y 96 muestras (seis muestras en cada una de las 16 estaciones) (Tabla 1). La matriz secundaria consistió de datos de 20 variables ambientales de cada una de las 96 muestras, correspondientes a las mismas épocas y estaciones.

Mediante análisis multivariado, los datos de composición de fitoplancton y de los factores fisicoquímicos se ordenaron sociológicamente (Beals 1984) y se relacionaron mediante regresiones lineales con las variables ambientales medidas. Se usó la técnica de Bray-Curtis regresión de varianza (BC-rv), por ser eficaz para la detección de gradientes ecológicos de alta heterogeneidad y de variada dinámica (Beals 1984; Ludwig y Reynolds 1988; McCune y Beals 1993; McCune y Mefford 1999; McCune y Grace 2002).

La medida de similitud utilizada fue la distancia Sørensen, la cual se considera una medida robusta de distancia ecológica (Faith *et al.* 1987).

$$S=1-(2w/a+b)$$

Donde S es la distancia Sørensen, a es el número de especies en el sitio A; b es el número de especies en el sitio B;

Tabla 1. Especies de fitoplancton en cada período de colecta, abundancia relativa y riqueza de especies promedio

Especies	Código	1996	1996	1996	1997	1997	1998
		Sep	Oct	Dic	Feb	Jun	Mar
<i>Achnanthes</i> sp.	ACHNSP		0.06	0.06	0.19		
<i>Amphora ovalis</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1895	AMPHOV				0.19	0.19	
<i>Anabaena flos-aquae</i> Brebisson & Godey	ANAFLO	1.00	1.00	0.94	0.94	0.94	
<i>Anabaena solitaria</i> (Bronthaler) Komárek, 1903	ANASOL			0.75			
<i>Anabaena spiroides</i> (Klebahn) Forschungsber, 1895	ANASPI				0.94		
<i>Ankistrodesmus bibraianus</i> (Reinsch) Korchikoff, 1953	ANKBIB	0.19	0.19	0.13			
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs, 1848	ANKFAL	0.31	0.25			0.31	0.31
<i>Ankistrodesmus gracilis</i> (Reinsch) Horchiscov, 1953	ANKGRA	0.25	0.19				
<i>Ankistrodesmus spiralis</i> (W. Turner) Lemmermann 1908	ANKSPI		0.13	0.06			
<i>Aphanocapsa elachista</i> W. West & G. S. West, 1846	APHELA	0.06			0.06		
<i>Aphanocapsa grevillei</i> (Berk.) Rabenhorst, 1865	APHGRE					0.06	0.13
<i>Aphanocapsa rivularis</i> (Carmichael) Rabenhorst, 1865	APHRIV	0.63	0.06	0.31	0.06	0.13	0.38
<i>Aphanotece stagnina</i> (K. Sprangel) A. Brawn 1865	APHSTA	0.13	0.13		0.06	0.13	0.06
<i>Aphanotece nidulans</i> (L.) P. Richter, 1884	APHANI	0.31	0.44	0.31	0.75	0.19	1.00
<i>Astasia dangeardii</i> Lemmermann, 1910	ASTDAN	0.38	0.19			0.19	0.44
<i>Asterococcus limneticus</i> G.M. Smith, 1918	ASTLIM		0.06			0.06	0.06
<i>Aulacoseria granulata</i> var. Gramulata (Ehrenberg) Simonsen 1979	AULAGR	0.50	0.38	0.50	0.25	0.31	
<i>Aulacoseria italica</i> (Ehrenberg) Simonsen 1979	AULAIT	0.94	0.38	0.81	0.19	0.63	0.25
<i>Botridiopsis arhiza</i> Sted, 1889	BOTARH	0.31	0.25		0.06	0.06	0.31
<i>Botryococcus</i> sp.	BOTRSP	0.13	0.31				
<i>Botryosphaerella</i> sp.	BOTPHA	0.25	0.38		0.06	0.06	0.25
<i>Caloneis</i> sp.	CALONS	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
<i>Campilodiscus</i> sp.	CAMPSP	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
<i>Ceratium hirundinella</i> (O.F. Müller) Dujard., 1841	CERAER	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>Chlamidomona globosa</i> Snow, Bull, 1903	CLAMGL	0.19					0.13
<i>Chlamidomona incerta</i> Pascher, Süssw, 1927	CLAMIN	0.19	0.13	0.06		0.06	0.31
<i>Chlorococcum infusorium</i> (Schränk) Meneghini, 1842	CLORCC	0.31	0.25				
<i>Chlorella miniata</i> (Kützing) Olmanns, 1904	CLORMI	0.19	0.25			0.06	0.13
<i>Chlorella saccharophila</i> Fot at Nováková, 1969	CLORSA	0.06	0.06			0.06	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beijerinck Nováková, 1890	CLORVU		0.06				0.19
<i>Closterium aciculare</i> T. West, 1860	CLOSAC			0.81	0.63	0.13	1.00
<i>Closterium cetaceum</i> Ehrenberg ex Ralfs, 1848	CLOSSC	1.00	0.50				
<i>Closterium gracile</i> Bréb. ex Ralfs, 1848	CLOSSG			0.19	0.06	0.13	
<i>Closterium lineatum</i> Ehrenberg ex Ralfs, 1848	CLOSLI	0.31	0.38			0.50	1.00
<i>Closterium pronum</i> Bréb., 1856	CLOSPR	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.94
<i>Closterium</i> sp.	CLOSSP	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli 1855	COELMI	0.25	0.06				
<i>Coelastrum sphaericum</i> Nägeli ex Kützing, 1849	COELSH			0.13	0.06		
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing, 1844	CYCLME	0.44	0.13		0.13		
<i>Cymbella aspera</i> (Ehrenberg) Cleve, 1894	CYMASP	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
<i>Cymbella cistula</i> (Ehrenberg) Kirchner 1878	CYMBCI	0.25	0.06				

Tabla 1. Continuación.

Especies	Código	1996	1996	1996	1997	1997	1998
		Sep	Oct	Dic	Feb	Jun	Mar
<i>Cymbella mexicana</i> (Ehrenberg) Cleve, 1894	CYMMEX	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06
<i>Cymbella prostrata</i> (Berkeley) Cleve, 1894	CYMPRO		0.06				
<i>Chrococcus limnetica</i> Lemmermann, 1898	CHRLIM	0.19	0.19	0.19		0.13	0.19
<i>Chrococcus turgidus</i> (Kützing) Nägeli, 1849	CHRTUR	0.50	0.50		0.13	0.13	0.06
<i>Diatoma mesodon</i> (Ehrenberg) Kützing, 1849	TABLSP	0.31	0.06		0.06	0.13	
<i>Diatoma</i> sp.	DIATSP					0.06	
<i>Diploneis puella</i> Cleve, K. Svenska, 1894	DIPLPU	0.06					
<i>Ephithemia</i> sp.	EPITSP	0.06					
<i>Eudorina elegans</i> Ehrenberg, var. <i>acus</i> 1832	EUDEL	0.06					
<i>Euglena acus</i> (O. F. Müller) Ehrenberg, 1830	EUGLAC	0.69	0.38	0.81	0.50	0.50	
<i>Euglena acus</i> var. <i>longissima</i> Deflandre, 1924	EUGLLG	0.38	0.13			0.50	
<i>Euglena ehrenbergi</i> Klebs, 1883	EUGLEH					0.25	
<i>Euglena gracilis</i> Klebs, 1883	EUGLGA					0.25	
<i>Euglena granulata</i> (Klebs) Schmitz, Jahrb, 1884	EUGLGR	0.25					
<i>Euglena guntherii</i> Gojdics, 1953	EUGLGU		0.19				
<i>Euglena</i> sp.	EUGLSP	1.00	0.63				
<i>Euglena limnophyla</i> var. <i>sulcata</i> (Lemmermann) Ortega, 1960	EUGLLI	0.44	0.19				
<i>Fragillaria construens</i> Lingbye, 1819	FRAGCO		0.06	0.06	0.13		
<i>Fragillaria</i> sp.	FRAGSP	0.25	0.06				
<i>Fragillaria virescens</i> Ralfs, 1843	FRAGV	0.13	0.06				
<i>Gleocapsa aeruginosa</i> (Carmichael) Kützing, 1843	GLEOAE			0.19			
<i>Gleocystis ampla</i> (Kützing) Rabenhorst, 1863	GLEOCA	0.19					
<i>Gleocapsa</i> sp.	GLEOSP	0.31	0.25				
<i>Golenkinia radiata</i> (Chodat) Wille.	GOLERA		0.06				
<i>Gomphonema angustatum</i> var. <i>productum</i> Grunow, 1880	GOMPHA		0.13				
<i>Gomphonema parvulum</i> Kützing, 1849	GOMPHP	0.06	0.19				
<i>Gomphonema ventricosa</i> Grunow, 1856	GOMPHV	0.25	0.19				
<i>Haematococcus pluvialis</i> Flotow, 1844	HEMAPL		0.06				
<i>Lyngbia</i> sp.	LYNGSP	0.13					
<i>Mallomonas caudata</i> Lwanoff, 1899	MALLCA		0.13				
<i>Mallomonas producta</i> (Zacharias) Lwanoff, 1899	MALLPR		0.13				
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing, 1846	MICAER	1.00	0.94	1.00	1.00	0.88	
<i>Microcystis flos-aquae</i> (Lemmermann) Ralfs, 1850	MICFLS	1.00	0.94	1.00	1.00	0.88	
<i>Navicula cuspidata</i> (Kützing) Kützing, 1844	NAVCUS				0.13		
<i>Navicula gracilis</i> Ehrenberg, 1831	NAVGRA				0.19		
<i>Navicula</i> sp.	NAVISP	0.25	0.06				
<i>Navicula radiosa</i> Kützing, Bacilarien, 1844	NAVRED	0.13					
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W. Smith, 1853	NITZAC				0.19	0.19	
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow, 1862	NITZAM				0.13	0.13	
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) GrGrunow, 1862	NITZDI				0.19	0.13	
<i>Nitzschia linearis</i> (C. Agardh) W. Smith, 1853	NITZLI	0.13					
<i>Nitzschia longissima</i> (Bréb.) Grunow, 1862	NITZLO	0.31	0.19				
<i>Nitzschia longissima</i> var. <i>reversa</i> (Bréb.) Grunow, 1862	NITZRE	0.19	0.19				
<i>Oocystis</i> sp.	OOCYGB	0.31	0.38				
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat, Bull, 1897	OOCYLA		0.25				

Tabla 1. Continuación.

Especies	Código	1996	1996	1996	1997	1997	1998
		Sep	Oct	Dic	Feb	Jun	Mar
<i>Oocystis solitaria</i> Wittrock 1879	OOCYSO	0.06	0.06	0.06		0.06	
<i>Pandorina</i> sp.	PANDSP	0.06					
<i>Pediastrum boriyanum</i> (Turpin) Menenghini, 1842	PEDBOR	0.38	0.25		1.00		
<i>Pediastrum duplex</i> var. <i>clathratum</i> (A. Braun) Lagerheim, 1882	PEDDCL			0.06			
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen, 1829 var. <i>duplex</i>	PEDDUP	1.00	0.56		1.00	0.88	
<i>Pediastrum duplex</i> var. <i>reticulatum</i> Lagerheim, Öfvers, 1882	PEDDRE	0.19	0.06				
<i>Pediastrum simplex</i> var. <i>duodenarium</i> (Bailey) Rabenhorst, 1868	PEDSDU	0.19	0.06		0.06		
<i>Pediastrum simplex</i> var. <i>radians</i> Lemmermann, 1899	PEDSRA	0.38	0.13				
<i>Pediastrum simplex</i> var. <i>simplex</i> (Meyen) Lemmermann, 1829	PEDSSI			0.13	0.25		
<i>Phacus acuminatus</i> (Prescot) Stokes, 1883	PHACAC	0.13					
<i>Phacus longicaudus</i> (Dujard.) Ehrenberg, 1841	PHACLO	0.19		0.25			
<i>Phacus pleuronectes</i> (O. F. Müller) Dujardin, 1925	PHACPL	0.38					
<i>Phormidium fragile</i> (Menenghini) Gomont, 1892	PHORFR	0.06					
<i>Pinnularia</i> sp.	PINNSP					0.13	
<i>Planctonema lauterbornii</i> Schmide, 1903	PLANLA	1.00	0.94	1.00	1.00	1.00	
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerhim) Chodat, 1903	SCENAC			0.13		0.19	
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Chodat, Turpin) Bréb., 1835	SCENQU	0.44				0.25	
<i>Scenedesmus</i> sp.	SCENSP	0.19				0.06	
<i>Scytonema hofmanii</i> Agardh ex Bonnet et Flahult, 1887	SCYTHO			0.06			
<i>Staurastrum longirradiatum</i> West, 1896	STAULO	0.88	0.94	0.75	0.88	0.81	0.13
<i>Stephanodiscus niagre</i> (Herenberg) Fricke, 1901	STEPNI	0.06				0.06	
<i>Strombomonas costata</i> Deflander, 1930	STROMB	0.06					
<i>Surirella capronii</i> Bréb., 1883	SURICA	0.06	0.06				
<i>Surirella nervosa</i> (A. Smitdh) Mayer, 1913	SURINE	0.13	0.06				
<i>Surirella spiralis</i> Kützing, 1844	SURISP	0.13	0.06				
<i>Synedra acus</i> Kützing, 1844	SYNEAC				0.13		
<i>Synedra parasitica</i> (W. Smi.) Hust, 1930	SYNEPA				0.13	0.06	
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehrenberg, 1862	SYNEUL				0.13		
<i>Trachelomona hispida</i> Ehrenberg, 1833	TRAHIS	0.06	0.06			0.13	1.00
RIQUEZA PROMEDIO		27	79	14	16	15	11

y *w* es el número de especies compartidas entre los sitios A y B.

Resultados: El fitoplancton encontrado en las 16 estaciones incluyó 116 especies en 56 géneros y 28 familias. Los géneros con más especies incluyeron *Euglena* (8); *Pediastrum* (7); *Closterium* (6) y *Nitzschia* (6). El 31% de las especies se reportan en Ortega y Godínez (1994) con algún índice de saprobiedad; 13 se reportan como oligosaprobias; 16 como beta-mesosaprobias; cinco como alfa mesosaprobias y dos como polisaprobias. Un análisis florístico detallado se presenta en otro trabajo (Mora-Navarro *et al.*, en prep.). La riqueza de fitoplancton en el lago disminuyó de septiembre de 1996 a marzo de 1998 ($r=-0.525$, $p<0.001$, $gl=94$) (Tabla 1, Fig. 2).

Ordenación: La ordenación de BC-rv de 96 muestras extrajo un total de varianza acumulada para los tres ejes de 60%. No se reconocieron muestras discordantes (Fig. 3).

Para el eje uno los extremos asignados fueron la muestra 92 y la muestra 12. Este eje extrajo el 38 % de la varianza en la matriz de distancia original. Intrínsecamente, sobre este eje la ordenación mostró una marcada discontinuidad, la cual permitió distinguir dos grupos. Extrínsecamente la variación en este eje fue explicada por la concentración de sulfatos ($r=0.751$) e inversamente por la alcalinidad total ($r=-0.635$) (Fig. 4).

El primer grupo se integró por las muestras 80 a 96, las cuales, con excepción de la muestra 80 (colectada en Junio

de 1997) corresponden a colectas realizadas en marzo de 1998. Este grupo incluye especies encontradas en un nivel más bajo de sulfato (28 mg/l en promedio) y de más alcalinidad (405 mg/l de CaCO_3 , en promedio) que el resto de las muestras. Las especies encontradas en el nivel más bajo de sulfato y de más alta alcalinidad incluyen: *Trachelomona hispida* Ehrenberg, 1833, *Chlorella vulgaris* Beijerinck, 1890 y *Aphanocapsa grevillei* (Berk.) Rabenhorst, 1865 (Fig. 3).

El segundo grupo se integró por las muestras 1 a 79, un grupo grande y heterogéneo integrado por muestras obtenidas en los cuatro períodos restantes. Este grupo incluye especies encontradas en un nivel relativamente alto de sulfatos (89 mg/l en promedio) y de relativa baja alcalinidad (323 mg/l de CaCO_3 , en promedio). Las especies encontradas en los niveles más altos de sulfatos y más bajos de alcalinidad total incluyen: *Phormidium fragile* (Menenghinii) Gomont, 1892, *Strombomonas costata* Deflander, 1930, *Pediastrum duplex* var. *reticulatum* Lagerheim, Öfvers, 1882 y *Phacus pleuronectes* (O. F. Müller) Dujardin 1925.

Para el eje dos, los extremos asignados fueron la muestra 59 y la muestra 16. Este eje extrajo el 13% de la varianza en la matriz de distancia original. Intrínsecamente, solamente el grupo dos mostró importante variación sobre este eje. En particular sólo hubo una marcada discontinuidad entre el sitio 16 y el resto del grupo dos. Extrínsecamente la variación de este eje fue explicada por la dureza total ($r=-0.602$), y por

la dureza debida al calcio ($r=-0.617$) ambas relacionadas entre sí (Fig. 5). Las especies representativas en lugares de baja dureza total (99 mg/l CaCO_3 , en promedio) incluyeron: *Diploneis puella* Cleve, 1894, *Epithemia* sp., 1838, *Eudorina elegans* Ehrenberg, 1832, *Strombomonas costata* y *Pediastrum duplex* var. *reticulatum*; mientras que las especies representativas en lugares de alta dureza total (288 mg/l de CaCO_3 , en promedio,) fueron *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg, 1862, *Synedra acus* Kützing, 1844, *Synedra parasitica* (W. Smith.) Hust, 1930, *Nitzschia dissipata* (Kützing) Grunow, 1862 y *Anabaena spiroides* (Klebahn) Forschungsber, 1895 (Fig. 3).

Para el eje tres, los extremos asignados fueron la muestra 85 y la muestra 64. Este eje extrajo el 9% de la varianza en la matriz de distancia original. Intrínsecamente, para el eje tres la variación observada para cada grupo fue mínima. Extrínsecamente, la variación del eje tres no fue explicada por ninguna de las variables medidas.

DISCUSIÓN

Los análisis de ordenación (BC-rv) de fitoplancton en el lago de Chapala correspondientes a los años 1996, 1997 y 1998, sugieren que la concentración de sulfatos y la alcalinidad total explican la mayor parte de variación en la estructura de estas comunidades. Sobre el eje uno, los dos grupos de comunidades además de ser explicados por los sulfatos y por

Tabla 2. Variables fisicoquímicas (valores promedio de 16 estaciones) en seis períodos de colecta en el lago de Chapala

Variable físico-química	Unidad	Código	1996 Sep	1996 Oct	1996 Dic	1996 Feb	1997 Jun	1998 Mar
Alcalinidad a la fenoltaleína	mg/l CaCO_3	ALCFEN	21.3	10.3	47.8	40.9	30.8	36.6
Alcalinidad total	mg/l CaCO_3	ALCTOT	280.4	295.3	332.4	354.8	355.6	406.9
Cloruros	mg/l	CLORUR	45.6	49.1	52.6	51.8	59.6	61.2
Color	Esc. Pt-Co	COLOR	98.9	172.1	137.4	176.0	242.6	256.3
Conductividad eléctrica	$\mu\text{mhos/cm}$	CONDUC	629.4	643.3	734.4	778.7	950.3	946.9
Demanda química de oxígeno	mg/l	D.Q.O.	33.8	33.1	31.6	25.0	52.1	48.1
Dureza cálcica	mg/l CaCO_3	DURCAL	113.5	117.5	135.3	151.4	122.9	111.6
Dureza magnésica	mg/l CaCO_3	DURMAG	83.1	89.9	99.6	115.1	109.6	108.7
Dureza total	mg/l CaCO_3	DURTOT	196.6	207.3	234.9	266.5	232.5	220.6
Fósforo de ortofosfatos	mg/l P- PO_4	FOSFOR	0.3	0.4	0.4	0.3	0.2	0.4
Fósforo total	mg/l P- PO_4	FOSTOT	0.5	0.4	0.5	0.5	0.5	0.5
Oxígeno disuelto	mg/l	OXIDIS	4.6	4.0	6.3	6.7	7.4	8.1
pH	pH	pH	8.6	8.4	8.8	8.9	8.9	8.7
Sólidos disueltos totales	mg/l	SOLDTO	613.9	606.9	625.8	615.6	673.9	763.9
Sólidos suspendidos	mg/l	SOLSUS	24.3	11.0	18.3	51.9	58.6	49.7
Sólidos totales	mg/l	SOLTOT	638.1	617.9	643.8	667.6	737.5	810.5
Sulfatos	mg/l SO_4	SULFAT	78.3	83.0	81.7	92.4	109.6	22.8
Temperatura	$^{\circ}\text{C}$	TEMPER	24.4	21.2	19.6	21.0	24.5	19.3
Turbiedad	UTN	TURBIE	20.9	31.9	25.4	37.3	43.3	49.9

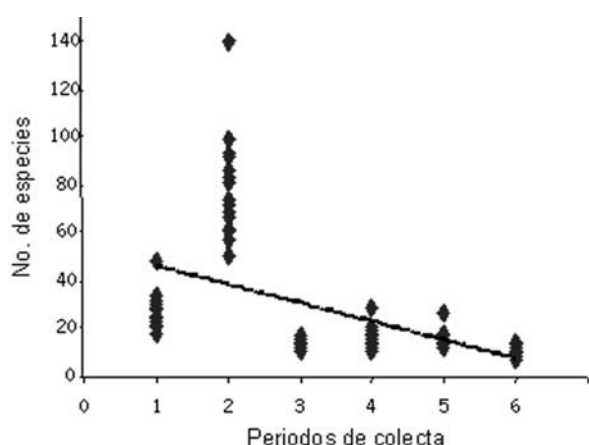


Figura 2. Disminución de la riqueza del fitoplancton del lago del Chapala con el tiempo ($r=-0.525$, $p<0.001$, $GL=94$), con base en datos disponibles de seis periodos de colecta (1=septiembre de 1996, 2=octubre de 1996, 3=diciembre de 1996, 4=febrero de 1997, 5=junio de 1997, y 6=marzo de 1998).

la alcalinidad muestran una correspondencia temporal con los periodos de colecta (Fig. 2).

La disminución observada en la riqueza de especies al disminuir la concentración de sulfatos puede deberse a que la deficiencia de este compuesto reduce el crecimiento y la fotosíntesis de las algas (Giordano *et al.* 2000) (Fig. 3). Ya que el azufre, considerado como un macro nutriente es además importante por sus funciones estructurales y enzimáticas, ya que es un componente principal de aminoácidos como cistina y metionina y por tanto de proteínas, así como un componente de la coenzima A, la cual interviene en el inicio del ciclo de Krebs (Raven *et al.* 1999).

Las concentraciones de sulfatos en el lago, podrían tener su origen en las descargas de aguas domésticas y agrícolas de la zona (Guzmán-Arroyo 1997; Arriaga *et al.* 2002). Los iones sulfatos contribuyen a la salinidad del lago, estos tienden a formar sales con los metales pesados disueltos en el agua, así, un incremento de los sulfatos presentes en el medio hídrico puede indicar la existencia de un vertido cercano (Guzmán-Arroyo 1997; García-Velasco 2001). Otro posible origen de los sulfatos es a través de la oxidación de los sulfuros de las capas anóxicas del lago que se mezclan con el agua rica en oxígeno durante el intercambio vertical de agua del otoño (Guzmán-Arroyo 1997), el cual se efectúa por las descargas acuíferas del río Lerma, que son más intensas durante ese período (García-Velasco 2001). Como respuesta a esta producción de sulfatos, el fitoplancton se incrementa ya que obtiene la cantidad de sulfato necesaria para su crecimiento y reproducción (Cole 1975; Abalde 1995; Raven *et al.* 1999) (Fig. 2). Las muestras con altas concentraciones de sulfatos se caracteri-

zaron por una flora eutrófica que incluyó especies como *Cyclotella meneghiniana* Kützing, 1844 y *Synedra ulna*, las cuales se relacionan con episodios de contaminación del agua (O'farrell 1994) y *Gomphonema parvulum* Kützing, 1849 que se relaciona con episodios de mayor descarga de metales, después de la estación lluviosa (Monteiro *et al.* 1995). Adicionalmente, *Anabaena aff. spiroides*, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, 1846, *Nitzschia dissipata*, *Nitzschia amphibia* Grunow, 1862 (diatomea saprofítica asociada a la contaminación orgánica), y *Pediastrum duplex* var. *reticulatum* se observaron en este grupo de muestras (Brown y Olive 1995; Monteiro *et al.* 1995; Stoyneva 2003).

El aumento de nutrimentos como el nitrógeno y sulfatos en el lago, permiten cambios en la distribución y abundancia del fitoplancton. Estos cambios a su vez modifican las interacciones entre especies, las cuales compiten por recursos y promueven florecimientos de una o pocas especies (Huszar *et al.* 1998). Además, la dominancia de las especies varía de acuerdo a su capacidad para explotar la misma fuente de nutrimentos, como es el caso de *Pediastrum duplex* y *Anabaena aff. spiroides* (Berman y Chava 1999). Estos atributos de la comunidad de fitoplancton están relacionados con su nivel trófico. Con el incremento del nivel trófico, la biomasa de fitoplancton muestra marcadas fluctuaciones estacionales, relacionadas a su vez con variables físicas (Reynolds 1998). Se sugiere en este trabajo, que estas variaciones pueden ser

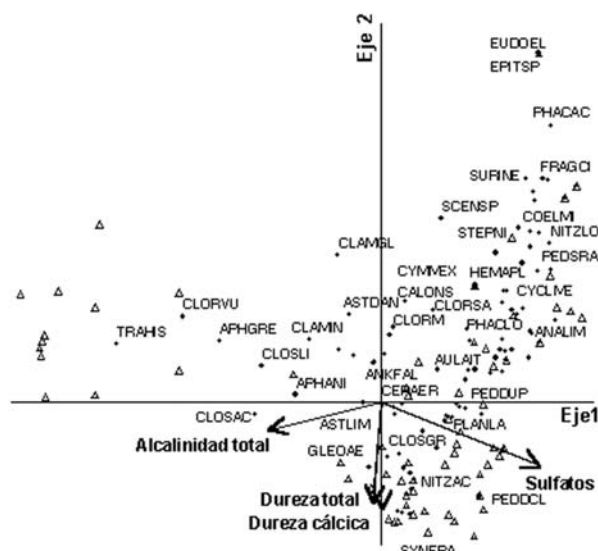


Figura 3. Ordenación de Bray-Curtis regresión de varianza de comunidades de fitoplancton en el lago de Chapala, con base en presencia ausencia de especies. El ángulo y la longitud de las flechas indican la dirección y la fuerza de la relación de las variables fisicoquímicas. Los triángulos muestran la ubicación de los sitios. Los puntos (círculos) muestran la posición óptima de las especies en los ejes de la ordenación

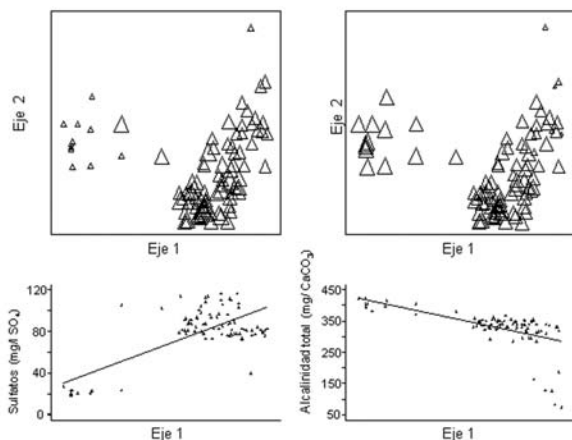


Figura 4. Ordenación de Bray-Curtis regresión de varianza. El gradiente composicional del eje 1 fue explicado por la concentración de sulfatos ($r=0.751$) y en forma inversa por la alcalinidad total ($r=-0.635$). El tamaño de los triángulos refleja la abundancia de la variable ambiental en cuestión

estacionales y cíclicas, y estar correlacionadas con variables como sulfatos, dureza y salinidad.

De este estudio, los datos muestran como en el último año (marzo 1998), el nivel de alcalinidad total rebasó los 375 mg/l de CaCO_3 , mayor al nivel registrado en los otros cinco períodos de colecta. Esto corresponde con el más bajo nivel de riqueza de especies observado (11 especies en promedio) (Tabla 1, Fig. 2). Aunque el global de los datos actuales sugieren una declinación de la riqueza de especies, estos distan de ser representativos y requieren más repeticiones en los mismos períodos y a largo plazo a fin de poder demostrar dicha hipótesis (Fig. 2). La disminución de la riqueza también corresponde con una notoria disminución del nivel del lago durante el semestre de enero a junio de 1998, atribuida principalmente, al fenómeno de El Niño (Tereshchenko *et al.* 2002), debido a que durante este periodo (1996-1998), la temperatura del aire y la evaporación se incrementaron causando la disminución del nivel del lago observada durante enero a junio de 1998. Esto es, las temperaturas del verano y otoño de 1998 fueron 1.5°C mayores que en 1996. La temperatura superficial del lago en el invierno 1997/1998 fue en promedio 1°C menor que en 1996 (Tereshchenko *et al.* 2002). De manera similar, otros lagos como el de Coatetelco, Morelos, mostró una tendencia de disminución de fitoplancton a través del tiempo conforme el lago se reducía en profundidad y volumen y sus valores de diversidad fueron los más bajos en el mes de febrero (Peña-Mendoza *et al.* 2002).

Se sugiere que aunque algunas especies de algas pueden estar adaptadas en su metabolismo a ambientes salinos, o bien pueden tener la capacidad de tolerar pequeños cambios de salinidad (Raven *et al.* 1999), otras especies sin embargo pueden ser incapaces de tolerar considerables niveles de salinidad (Raven *et al.* 1999). Un exceso de sales en el lago puede crear un diferencial osmótico de tal magnitud que podría al menos limitar el éxito relativo de ciertas especies poco tolerantes a la salinidad (Raven *et al.* 1999). El considerable cambio en salinidad, debido en parte a la disminución del nivel del lago y éste último relacionada con el fenómeno de El Niño, pudo haber resultado en una comunidad más pobre, como la observada, caracterizada por especies tolerantes a altas concentraciones de salinidad tales como *Trachelomona hispida*, *Chlorella vulgaris* y *Aphanocapsa grevillei* (Tereshchenko *et al.* 2002), especies que contribuyeron al reconocimiento de un grupo distinto del resto. También es consistente con el hecho de que los niveles de mayor salinidad, al igual que las temperaturas altas, reducen la saturación de gases, incluyendo CO_2 , indispensable para el desarrollo óptimo del fitoplancton. Pérdidas de CO_2 modifican las condiciones de pH, lo cual selecciona las especies con mayor eficiencia en sus mecanismos de captura de carbono. La concentración de CO_2 y la competencia por el carbono inorgánico disuelto juegan un papel importante en la determinación de la composición de fito-

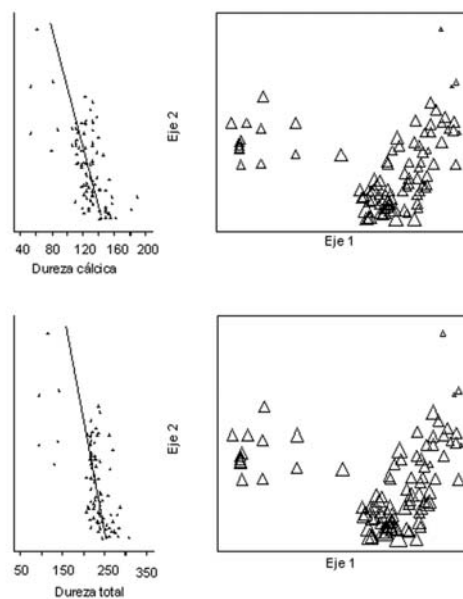


Figura 5. Ordenación de Bray-Curtis regresión de varianza. El gradiente composicional en el eje 2 fue explicado por la dureza cálcica ($r=-0.617$) y por la dureza total ($r=-0.602$); el tamaño de los triángulos refleja la abundancia de la variable ambiental en cuestión.

toplancton y en la capacidad de las especies en usar bicarbonatos como fuentes de carbón (Huszar *et al.* 1998).

De esta manera, las variaciones en salinidad afectan la disponibilidad de carbono (ya sea como gas disuelto o como carbonatos) lo cual, se convierte en uno de los factores limitantes en el crecimiento de fitoplancton y de la acumulación de biomasa. Este factor, puede además estar influenciado por la contaminación ambiental, movimientos del agua y la morfología e hidrología del cuerpo de agua, los cuales en su conjunto determinan la estructura trófica de la comunidad (Huszar *et al.* 1998). Estos mecanismos selectivamente determinan la presencia o ausencia de las especies en un ambiente dado (Reynolds 1998; Naselli-Flores y Barone 2000).

La dureza debida al calcio y la dureza total, mostraron en el eje dos de la ordenación un efecto menor que el mostrado por concentración de sulfatos o que el nivel de alcalinidad sobre el eje uno, y explicaron parte de la varianza en composición no explicada por los últimos. La dureza total representa la cantidad de calcio y magnesio que contiene el agua y está ligada al pH, ya que, aguas de dureza baja (blandas) suelen ser al mismo tiempo ácidas (pH bajo) y aguas de dureza elevada (duras) son por lo general alcalinas (pH alto). La dureza puede ser temporal o permanente. Por lo tanto, se espera que el efecto que tienen estas variables sobre el fitoplancton sea el mismo que el mencionado para la alcalinidad total. Además esta concentración de sales puede servir como fuente de suministro importante de los elementos esenciales como Ca y Mg (Raven *et al.* 1999). Una especie comúnmente observada en lugares de mayor dureza total fue *Synedra ulna*, especie codominante durante estados tempranos de desarrollo de la comunidad (Monteiro *et al.* 1995; Alam *et al.* 2001; De Fabricius *et al.* 2003).

El hecho de que la varianza extraída por el eje tres, aunque mínima (9.1%), no fue explicada por las variables medidas, sugiere que deben medirse otras variables ambientales esperando que alguna(s) de ella(s) pueda(n) explicarla.

Con relación a la permanencia del fitoplancton en el cuerpo de agua, los resultados sugieren que los niveles bajos de sulfatos y los niveles altos de alcalinidad podrían ser desfavorables para la mayor parte de fitoplancton, principalmente a través de disminuir su riqueza (aumentando su densidad), de cambiar su composición y de limitar el desarrollo de especies poco tolerantes a la alta salinidad, modificando la dinámica y la productividad, lo cual eventualmente repercute sobre la actividad pesquera en el cuerpo de agua (García-Velasco 2001).

En conclusión, se hipotetiza: a) que las concentraciones de sulfatos y de alcalinidad total son los factores más importantes que determinan el gradiente principal de composición

del fitoplancton en el lago de Chapala y b) que la dureza cálcica y la dureza total explican el gradiente secundario de composición de dicho fitoplancton. Más variables fisicoquímicas deben ser incluidas en futuros análisis, en vista de que ninguna de las variables medidas explicó el gradiente terciario de composición. Un enfoque comparativo con estudios como el presente en lagos tropicales similares podría permitirnos demostrar tales hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado en parte por el proyecto "Ordenamiento ecológico territorial de la vegetación, flora vascular, ficoflora y micobiota de Jalisco" (Universidad de Guadalajara, SIMORELOS-CONACyT 96-06-002 y SEMARNAP). La autora principal agradece el apoyo recibido por el programa PROMEP de la Universidad de Guadalajara. A los doctores Eduardo Ríos Jara y David Siqueiros Beltrones, así como a revisores anónimos de Hidrobiológica por sus constructivas sugerencias al manuscrito. Al personal del Instituto de Limnología, del Departamento de Ecología de la Universidad de Guadalajara, en especial al Dr. Manuel Guzmán Arroyo por haber coordinado los muestreos en campo. A Kandis Elliot y al Dr. Manuel Guzmán Arroyo por la elaboración de los mapas. Al personal del Departamento de Ciencias Ambientales, de la Universidad de Guadalajara, en particular al Dr. Javier García Velasco, por los análisis de aguas para la determinación de las variables fisicoquímicas. Al Dr. Arturo Curiel Ballesteros, del Departamento de Ciencias Ambientales, coordinador del Estudio Integral del lago de Chapala (1996-1998), por invitarnos a colaborar en dicho proyecto.

REFERENCIAS

- ABALDE, J., 1995. *Microalgas: cultivo y aplicación*. Monografía 26. Universidad de Coruña. La Coruña, España. 210 p.
- ALAM, M. G. M., N. JAHAN, L. THALIB, B. WEI & T. MAEKAWA, 2001. Effects of environmental factors on the seasonal change of phytoplankton populations in a closed freshwater pond. *Environmental International* 25(5): 363-371.
- ALCOCER, J., A. LUGO, M. R. SÁNCHEZ & E. ESCOBAR, 1998. Isabela Crater-Lake: a Mexican insular saline lake. *Hydrobiologia* 381: 1-7.
- ANAND, N., 1988. Culture studies and taxonomy of blue-green algae: certain identification problems. *Algological Studies* 50-53: 141-147.
- ARRIAGA, L., V. AGUILAR, C. AGUILAR, J. M. ESPINOZA & L. GÓMEZ, 2002. *Evaluación de la biodiversidad y estado de conservación de la cuenca Lerma-Chapala. Resúmenes II Congreso Nacional de la Asociación Mexicana de Limnología*. 23 al 25 de octubre, México D. F. 115 p.

- BANDERAS-TARABAY, A. G., 1997. Phycoflora of the tropical high-mountain lake El Sol, central Mexico, and some biogeographical relationships. *Hydrobiologia* 354: 17-40.
- BEALS, E. W., 1984. Bray Curtis ordination: An effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Advances in Ecological Research* 14: 1-55.
- BERMAN, T. & S. CHAVA, 1999. Algal growth on organic compounds as nitrogen sources. *Journal of Plankton Research* 21(8): 1423-1437.
- BOURRELLY, P., 1972. *Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. T 1: Les algues vertes*. Éditions N. Boubée et Cie. Paris. 572 p.
- BOURRELLY, P., 1985. *Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. T 3: Les algues bleues et rouges; les eugléniens, peridiniens et cryptomonadines*. Éditions N. Boubée & Cie. Paris. 606 p.
- BROWN, B. J. & J. H. OLIVE, 1995. Diatom communities in the Cuyahoga river (USA): changes in species composition between 1974 and 1992 following renovations in waste-water management. *Ohio Journal of Science* 95(3): 254-260.
- CARMICHAEL, W. W., 1994. The toxins of Cyanobacteria. *Scientific American* 270(1): 78-86.
- COLE, G. A., 1975. *Textbook of Limnology*. The C. V. Mosby Company. Saint Louis Missouri. 283 p.
- COMPÈRE, P., 1974. Algues de la Région du lac Tchad. Cyanophycés. *Hydrobiologia* 8(3-4): 165-198.
- DE FABRICIUS, A. L. M., N. MAIDANA, N. GOMEZ & S. SABATER, 2003. Distribution patterns of benthic diatoms in a Pampean river exposed to seasonal floods: the Cuarto River (Argentina). *Biodiversity and Conservation* 12(12): 2443-2454.
- ESTRADA-FAUDON, E., E. FLORES-TRITSCHLER & J. R. MICHEL, 1983. *Lago de Chapala, investigación actualizada*. Instituto de Geografía y Estadística-Instituto de Astronomía y Meteorología, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 67 p.
- FAITH, D. P., P. R. MINCHIN & L. BELBIN, 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69: 57-68.
- GARCÍA-VELASCO, J., 2001. Estudio de los contaminantes en el proceso de sedimentación en el lago de Chapala, México. Tesis de Doctorado. Universidad de Valencia, España. 120 p.
- GIORDANO, M., V. PEZZONI & R. HELL., 2000. Strategies for the allocation of resources under sulfur limitation in the green alga *Dunaliella salina*. *Plant Physiology* 124(2): 857-864.
- GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, J., 1992. Flora ficológica de México: Concepciones y estrategias para la integración de una flora ficológica nacional. *Revista Ciencias* (número especial) 6: 13-33.
- GUZMÁN-ARROYO, M. (Ed.), 1995. *La pesca en el lago de Chapala: hacia su ordenamiento y explotación racional*. Comisión Nacional del Agua-Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México. 302 p.
- GUZMÁN-ARROYO, M., 1997. *Las aguas superficiales. Diagnóstico*. Programa de Ordenamiento Ecológico y Territorial del Estado de Jalisco, Marco Físico. Instituto de Limnología, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México. 125 p.
- GUZMÁN-ARROYO, M. & E. MERINO-NAMBO, 1992. *El lago de Chapala, información básica*. Instituto de Limnología, Universidad de Guadalajara. Chapala, México. 13 p.
- GUZMÁN-ARROYO, M., M.R. MORA-NAVARRO, E.S. ROBLES-JARERO & J.G. MICHEL-PARRA 2000. El alga *Anabaena* spp. en el lago de Chapala. Un problema de calidad del agua. pp. 145-155. In: A. Valdéz-Zepeda, M. Guzmán-Arroyo S. Peniche-Campos (eds.). *Chapala en Crisis*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco.
- HUSZAR, V. L. M., L. H. S. SILVA, P. DOMINGOS, M. MARINHO & S. MELO, 1998. Phytoplankton species composition is more sensitive than oecd criteria to the trophic status of three brazilian tropical lakes. *Hydrobiologia* 369/370: 59-71.
- IBARRA-VÁZQUEZ, C. & E. NOVELO, 1997. Diatomeas de Texcala, Puebla. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61: 49-57.
- JAMES, A. & P. M. HICKS, 1978. A selected bibliography of plant collection and herbarium curation. *Taxon* 27 (1): 63-99.
- KING, J. M., 1980. Ecology and distribution of algae: Techniques. Phyco-logical Seminar – Workshop. U.S.A. – México. 22 p.
- KOMÁRKOVA-LEGNEROVÁ, J. & R. TAVERA-SIERRA, 1996. Cyanoprokaryota (Cyanobacteria) in the phytoplankton of lake Catemaco (Veracruz, Mexico). *Algological Studies* 83: 403-422.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT, 1986. Bacillariophyceae. 1. Naviculaceae. In: Pascher, A. B. Von H., H. Von Ettl, J. Garloff, H. Heyning, y D. Mollenhauer (eds.). SüBwasser flora von Mitteleuropa. Band 2/1. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 876 p.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT, 1988. Bacillariophyceae. 2. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In: Pascher, A. B. Von H., H. Von Ettl, J. Garloff, H. Heyning, y D. Mollenhauer (eds.). SüBwasser flora von Mitteleuropa. Band 2/2 Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 576 p.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT, 1991. Bacillariophyceae. 3. Centrales, Fragillariaceae, Eunotiaceae. In: Pascher, A. (op. cit.), SüBwasser flora von Mitteleuropa. Band 2/3 Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 578 p.
- LACOSTE, E. N., M. S. VIGNA, S. MAC CARTHY & N. I. MAIDANA, 1987. Algas de aguas continentales de Argentina VII. Entre ríos II. *Darwiniana* 28(1-4): 105-145.
- LIND, O. T. & L. DÁVALOS-LIND, 1991. Association of turbidity and organic carbon with bacterial abundance and cell size in a large, turbid, tropical lake. *Limnology and Oceanography* 36: 1200-1208.
- LIND, O. T., R. DOYLE, D. S. VODOPICH, B. G. TROTTER, J. G. LIMÓN & L. DÁVALOS-LIND, 1992. Clay turbidity: regulation of phytoplankton pro-

- duction in a large, nutrient-rich tropical lake. *Limnology and Oceanography* 37: 549-565.
- LUDWIG, J. A. & J. F. REYNOLDS, 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York, U.S.A. 337 p.
- MARGALEF, R., 1983. *Limnología*. Editorial Omega, Barcelona. 1010 p.
- MCCUNE, B. & E. BEALS, 1993. History of the development of the Bray-Curtis ordination pp. 67-79. In: Fralish, R.P. McIntosh, O. L. Louckes (eds.) John T. Curtis: Fifty years of Wisconsin plant ecology. Wisconsin Academy of Sciences Art and Letters, Madison Wisconsin.
- MCCUNE, B. & J. B. GRACE, 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 300 p.
- MCCUNE, B. & M. J. MEFFORD, 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Versión 4. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon, USA. 300 p.
- MENNES, A. M. & R. Y. STANIER, 1968. Selective Isolation of blue-green algae from water and soil. *Journal Genetic Microbiology* 51: 203-209.
- MONTEIRO, M. T., R. OLIVEIRA & C. VALE, 1995. Metal stress on the plankton communities of Sado river (Portugal). *Water Research* 29(2): 695-701.
- MORA-NAVARRO, M. R. & T. CASTRO-CRUZ, 1999. El fitoplancton del lago de Chapala. *DeVinci* 1(1): 39-42.
- MORA-NAVARRO, M. R., M. GUZMÁN-ARROYO, & E. G. ROBLES-JARERO, 2000. El alga *Anabaena* sp. en el lago de Chapala. Estudios sobre Plancton en México y el Caribe. Reunión del X Aniversario de la Sociedad Mexicana de Planctología, A. C., Mayo 2-4, Chapala, Jalisco. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México. 155 p.
- NASELLI-FLORES, L. & R. BARONE, 2000. Phytoplankton dynamics and structure: a comparative analysis in natural and man-made water bodies of different trophic state. *Hydrobiologia* 438: 65-74.
- NOVELO-MALDONADO, E., 1998. Flora ficológica del Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México. D. F. 599 p.
- NÚÑEZ-MÁRQUEZ, I. G. & M. E. REYES-GONZÁLEZ, 1995. Contribución al conocimiento del fitoplancton del lago de Chapala, Jalisco, México. Durante el período de febrero a mayo de 1989, 1990 y 1991. Tesis de Licenciatura (Biología). Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México. 69 p.
- OFARRELL, I., 1994. Comparative analysis of the phytoplankton of 15 lowland fluvial systems of the River Plate Basin (Argentina). *Hydrobiologia* 289(1-3): 109-117.
- ORTEGA, M. M., 1984. *Catálogo de algas continentales recientes de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 566 p.
- ORTEGA, M. M., 1987. Doce años de ficología en México (1971-1983). In: *Contribuciones en Hidrobiología*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. pp. 15-18.
- ORTEGA, M. M. & L. GODÍNEZ, 1994. *Ficología de México. Algas continentales*. Ed. AGT México, D.F. 221 p.
- PALMER, M., 1962. *Algas de abastecimiento de agua*. Departamento de Sanidad, Educación y Bienestar de Estados Unidos. Servicio de Sanidad Pública. Ed. Interamericana, S. A. 91 p.
- PARRA, O. O. & C. E. M. BICUDO, 1996. *Algas de aguas continentales: Introducción a la biología y sistemática*. Ed. Universidad de Concepción, Chile. 268 p.
- PEÑA-MENDOZA, B., J. L. GÓMEZ-MÁRQUEZ, I. H. SALGADO-UGARTE & J. L. ARREDONDO-FIGUEROA, 2002. Variación temporal del fitoplancton en el lago Coatetelco, Morelos. Resúmenes II Congreso Nacional de la Asociación Mexicana de Limnología, 23 al 25 de octubre de 2002, México, D. F. 115 p.
- PHILIPS, E. J., F. J. ALDRIDGE, C. L. SCHELSKE & T. L. CRISMAN, 1995. Relationships between light availability, chlorophyll a, and tripton in a large, shallow subtropical lake. *Limnology and Oceanography* 40: 416-421.
- PRESCOT, G. W., 1973. *Algae of the western Great Lakes area*. W. M. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa. 977 p.
- PRESCOT, G. W., 1978. *How to know the freshwater algae*. 3rd ed. W. M. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa. 293 p.
- RAVEN, P., R. F. EVERT & S. E. EICHHORN, 1999. Biology of plants. Company Worth Publishers, New York. 944 p.
- REYNOLDS, C. S., 1986. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge. 384 p.
- REYNOLDS, C. S., 1998. What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? *Hydrobiologia* 369/370: 11-26.
- SCHWÖERBEL, J., 1975. *Métodos de hidrobiología (biología de agua dulce)*. Hermann Blume Ediciones, Madrid. 237 p.
- SMITH, G. M., 1950. *The fresh-water algae of the United States*. McGraw-Hill Book Company, New York-Toronto-London. 637 p.
- STOYNEVA, M. P., 2003. Steady-state phytoplankton assemblages in shallow Bulgarian wetlands. *Hydrobiologia* 502(1-3): 169-176.
- STREBLE, H. & D. KRAUTER, 1987. *Atlas de los microorganismos de agua dulce. La vida en una gota de agua*. Editorial Omega, Barcelona. 366 p.
- TAVERA-SIERRA, R., 1996. Phytoplankton of the tropical lake Catemaco. Ph. D. Thesis. Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia. ^Ceské Budejovice, Czech Republic. 108 p.
- TAVERA-SIERRA, R., J. ELSTER & P. MARVAN, 1994. Diatoms from Papaloapan basin communities, Mexico. *Algological Studies* 74: 35-65.

- TERESHCHENKO, I., A. FILONOV, A. GALLEGOS, C. MONZÓN & R. RODRÍGUEZ, 2002. El Niño 1996-98 and the hydrometeorological variability of Chapala, a shallow tropical lake in México. *Journal of Hydrology* 264: 133-146.
- VALADEZ-CRUZ, F., J. CARMONA-JIMÉNEZ & E. A. CANTORAL-URIZA, 1996. Algas de ambientes lóticos en el estado de Morelos, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, Serie Botánica* 67(2): 227-282.
- WATANABE, M. & J. KOMÁREK, 1994. Several cyanoprocaryotes from Sargamatha National Park, Nepal Himalayas. *Bulletin of the Natural Science Museum, Tokyo (Ser. B)* 20(1): 1-31.
- WETZEL, R. G., 1981. *Limnología*. Editorial Omega, Barcelona. 679 p.

Recibido: 1 de octubre de 2003.

Aceptado: 2 de junio de 2004.