



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(LIMNOLOGÍA)

DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LOS MACROINVERTEBRADOS
BENTÓNICOS DE LA ZONA PROFUNDA DE UN LAGO MONOMÍCTICO CÁLIDO

T E S I S
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
M A E S T R O E N C I E N C I A S
P R E S E N T A:
J O S É D A V I D P I N E D A R O J A S

TUTOR PRINCIPAL:
DR. JAVIER ALCO CER DURAND
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:
DRA. MAITÉ MASCARÓ MIQUELAJAÚREGUI
Unidad Multidisciplinaria de docencia e Investigación de la Fac.
de Ciencias, UNAM (Sisal Yucatán)
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
Unidad Multidisciplinaria de docencia e Investigación de la Fac.
de Ciencias, UNAM (Sisal Yucatán)
DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM
DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA
Instituto de Biología, UNAM

Los Reyes, Iztacala, Tlalnepantla, Edo. de México. Noviembre 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A mi asesor de Tesis, el Dr. Javier Alcocer Durand por haber confiado en mí y aceptarme para formar parte de su equipo de trabajo para la realización de este proyecto.

A mis sinodales por su paciencia, disposición y sabios consejos:

Dra. Maité Mascaró Miquelajaúregui,
Dr. Xavier Chiappa Carrara,
Dr. Alfonso Lugo Vázquez,
Dr. Fernando Álvarez Noguera

Por todas las facilidades brindadas para la realización de este trabajo, su incondicional apoyo y su participación en los muestreos a mis compañeros:

M. en C. Ma. del Carmen Hernández Fonseca
M. en C. Armando Rodríguez Rocha
Dr. Luis A. Oseguera Pérez
M. en C. León Felipe Álvarez Sánchez
Biól. Vania J. J. Pérez Rodríguez

Por el apoyo financiero otorgado para la realización de la presente investigación:

Dinámica de los almacenes de carbono en un lago tropical: ¿Fuente o sumidero de carbono?
Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA- IN215512). UNAM.

Dinámica Ecológica a Largo Plazo del Lago Alchichica, Puebla. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-103332).

FES Iztacala (PAPCA 2009-2010). Dinámica estacional del flujo sedimentario de fitoplancton en un lago tropical profundo: Implicaciones para el reciclamiento del carbono y el trofismo. Universidad Nacional Autónoma de México.

TABLA DE CONTENIDO

Índice General	1
Índice de Figuras	3
Índice de Tablas	4
Resumen	5
Abstract	6
Introducción	7
Antecedentes	10
Justificación	11
Objetivo y metas	12
Hipótesis	12
Área de estudio	13
Materiales y métodos	15
i. Trabajo de Campo	15
ii. Trabajo de Laboratorio	16
ii.i. Caracterización Ambiental	16
ii.ii. Caracterización Biológica	17
iii. Análisis de Datos	18
Resultados	19
Parámetros Ambientales	19
Temperatura	19
Oxígeno Disuelto	20
Textura sedimentaria	21
Materia orgánica y carbonatos sedimentarios	22
Comunidad de Macroinvertebrados Bentónicos (MIB)	23

Composición taxonómica	23
Densidad de la comunidad de MIB	24
Variación espacio-temporal por taxón (densidad)	25
Biomasa de la comunidad de MIB profundos	31
Variación espacio-temporal por taxón (biomasa)	32
Discusión	38
Conclusiones	46
Literatura citada	48

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización y mapa batimétrico del Lago Alchichica, Puebla.	14
Figura 2. Variación de la temperatura promedio en cada estación de la zona profunda del Lago Alchichica.	20
Figura 3. Variación de la concentración de oxígeno disuelto promedio en cada estación de la zona profunda del Lago Alchichica.	21
Figura 4. Densidad promedio de la comunidad de MIB profundos del Lago Alchichica.	25
Figura 5. Variación de la densidad promedio de la comunidad de MIB profundos del Lago Alchichica.	26
Figura 6. Densidad promedio de <i>C. patzcuaro</i> y <i>C. stigmaterus</i> en la zona profunda del Lago Alchichica.	26
Figura 7. Variación de la densidad promedio mensual de <i>C. patzcuaro</i> en la zona profunda del Lago Alchichica.	27
Figura 8. Densidad promedio mensual de <i>C. stigmaterus</i> en la zona profunda del Lago Alchichica.	28
Figura 9. Variación temporal de la densidad promedio de <i>C. patzcuaro</i> y <i>C. stigmaterus</i> en las cuatro estaciones estudiadas de la zona profunda del Lago Alchichica.	30
Figura 10. Biomasa promedio de <i>C. patzcuaro</i> y <i>C. stigmaterus</i> en la zona profunda del Lago Alchichica.	31
Figura 11. Variación de la biomasa promedio de la comunidad de MIB de la zona profunda del Lago Alchichica.	32
Figura 12. Variación de la biomasa promedio de <i>C. patzcuaro</i> en la zona profunda del Lago Alchichica.	33
Figura 13. Variación de la biomasa promedio mensual de <i>C. stigmaterus</i> en la zona profunda del Lago Alchichica.	34
Figura 14. Variación temporal de la biomasa promedio de <i>C. patzcuaro</i> y <i>C. stigmaterus</i> en la zona profunda del Lago Alchichica.	35
Figura 15. Comparativo de la distribución de la densidad de <i>Chironomus stigmaterus</i> y la concentración de OD (mg·L) durante el estudio.	37

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Localización de las estaciones de muestreo establecidas en el Lago Alchichica.	15
Tabla 2. Textura sedimentaria en las cuatro estaciones de muestreo en la zona profunda del Lago Alchichica.	21
Tabla 3. Materia orgánica y carbonatos sedimentarios en las cuatro estaciones de muestreo en la zona profunda del Lago Alchichica.	22
Tabla 4. Rango de las características ambientales de la zona profunda del Lago Alchichica.	23
Tabla 5. Composición taxonómica del macrobentos profundo del Lago Alchichica.	23
Tabla 6. Distribución espacial y temporal del ostrácodo <i>C. patzcuaro</i> y el quironómido <i>C. stigmaterus</i> en la zona profunda del Lago Alchichica.	24
Tabla 7. Cuadro comparativo de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa del Lago Alchichica y otros lagos profundos.	40

Resumen

Se estudió la dinámica espacial y temporal de la composición, densidad y biomasa de los macroinvertebrados bentónicos (MIB) de la zona profunda del Lago Alchichica a lo largo de un ciclo anual (octubre 2009 a diciembre 2010). Se midieron temperatura y oxígeno disuelto del agua supradyacente al fondo, así como textura, porcentaje de materia orgánica y de carbonatos sedimentarios en 4 estaciones de muestreo de la zona profunda del lago (E1 = 62 m, E2 = 61 m, E3 = 60 m y E4 = 50 m). Asimismo, se tomaron muestras de sedimento con una draga tipo Ekman para reconocer la composición, riqueza, densidad y biomasa de los MIB en cada estación. Para cuantificar la densidad de los MIB se tamizó la muestra de sedimento con una malla de 0.59 mm de apertura y después se procedió a la separación de los organismos con ayuda de un microscopio estereoscópico. El cálculo de biomasa fue por biovolumen o por peso seco de acuerdo a la talla (pequeños y grandes respectivamente). Se identificaron 2 especies de MIB: un ostrácodo (*Candona patzcuaro*) y un quironómido (*Chironomus stigmaterus*). *C. patzcuaro* se presentó en todas las estaciones durante todo el estudio mientras que *C. stigmaterus* sólo se encontró en el periodo de circulación del lago. En este mismo periodo y en respuesta a la disponibilidad de OD en el fondo y alimento fresco (sedimentación del florecimiento de diatomeas), se presentó un incremento importante en la densidad de ambas especies. Durante la estratificación temprana, cuando descendió la concentración de OD en el fondo del lago, la densidad de ambos grupos bajó. *C. stigmaterus* sólo se encontró en el fondo durante su fase larvaria para emerger como adulto aéreo con posterioridad. Durante la estratificación bien establecida y tardía, al agotarse la concentración de OD en el fondo del lago se encontró *C. patzcuaro* como única especie presente en el bentos profundo. Las comparativamente más altas temperaturas ($14.51 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$) prevalencias en el hipolimnion de Alchichica, favorecen condiciones bajas de OD disponible y altas tasas de consumo del mismo, resultando en comunidades menos complejas, constituidas por pocas especies que se presentan en bajo número y biomasa. La simplificación de la comunidad de MIB se debe, entonces, a la combinación de un largo periodo de anoxia hipolimnética asociada a la presencia de concentraciones altas de (H_2S), representando un hábitat hostil para las comunidades bentónicas comparada con otros lagos templados oligotróficos, en donde el oxígeno persiste a lo largo del año.

Abstract

We studied the spatial and temporal dynamics of the benthic macroinvertebrates (BMI) assemblage composition, density and biomass of Lake Alchichica over an annual cycle (October 2009 to December 2010). The temperature and dissolved oxygen (DO) of the overlying water, and the sediment texture, organic matter (OM) and sedimentary carbonates of the deep area of the lake were measured at four sampling stations (E1 = 62 m, E2 = 61 m, E3 = 60 m and E4 = 50 m). Sediment samples were taken with an Ekman grab to evaluate the BMI species richness, density and biomass. To quantify the BMI density, the sediment sample was sieved through a mesh opening of 0.59 mm to retain the MIB; the organisms were later separated using a stereomicroscope. Biomass was estimated using biovolume or dry weight according to size (small and large organisms respectively). Two species of BMI were identified: the ostracod (*Candona patzcuaro*) and the chironomid (*Chironomus stigmaterus*). *C. patzcuaro* is present in all sampling sites throughout the whole study, while *C. stigmaterus* was found only during the circulation season while DO is present at the bottom. The higher DO concentrations and the fresh food supply (winter diatom bloom) in the bottom resulted in a significant increase in the density of the BMI. During the early stratification when DO concentration reduced in the lake bottom, the density of both groups decreased. *C. stigmaterus* inhabited the sediments in larval stage while DO is present and after that, they emerge as pupae and further aerial adults. Later on, during the well-established and late stratification, the lake bottom turned anoxic and only *C. patzcuaro* remained in the deep benthos. The comparatively higher temperatures ($14.51 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$) of Alchichica's hypolimnion leads to reduced DO concentrations and higher consumption rates, resulting in a less complex community, consisting of few species presented in low number and biomass. The simplification of the MIB community of Lake Alchichica is associated to the long period of hypolimnetic anoxia and the presence of high concentrations of hydrogen sulfide (H_2S), which represents a hostile habitat to benthic communities compared to oligotrophic temperate lakes that remained oxygenated throughout the year.

Introducción

Las comunidades zoobentónicas son el conjunto de organismos que viven sobre o inmersos en el sustrato de un cuerpo acuático y aprovechan para su desarrollo la materia orgánica que se deposita en el fondo de los mismos (SIBAJA-CORDERO y UMAÑA-VILLALOBOS, 2008). La fauna correspondiente a este tipo de hábitats abarca principalmente diversos grupos de invertebrados, con grandes variaciones y adaptaciones anatómicas (JÓNASSON, 1969 *in* SULLIVAN y REYNOLDS, 2005).

Las comunidades zoobentónicas se han dividido en tres categorías de acuerdo a su tamaño. Los macroinvertebrados bentónicos (MIB) están integrados por aquellos organismos que son retenidos en un tamiz de 0.59 mm de apertura de malla (APHA *et al.*, 1985; WEBER, 1973; WETZEL y LIKENS, 1979); a los que pasan a través de esta malla pero que son retenidos por una de 0.062 mm, se les denomina meiobentos. Finalmente, el microbentos está constituido por organismos de tamaño inferior a los 0.062 mm (GRAY, 1981).

Los MIB cumplen un papel de gran importancia en la estructura y funcionamiento de los lagos como procesadores de la materia orgánica que se deposita en el fondo y como fuente de alimento para niveles tróficos superiores, por ejemplo, peces y anfibios. Su composición específica y abundancia, así como su dinámica dependen en gran medida de la cantidad de materia producida en el lago y exportada al fondo (VALDOVINOS y FIGUEROA, 2000). A pesar de su relevancia, es un grupo de organismos que ha sido poco estudiado, particularmente en los lagos tropicales profundos (SIBAJA-CORDERO y UMAÑA-VILLALOBOS, 2008).

Se han identificado diversas relaciones entre los MIB y los factores ambientales que los afectan. Con base en dichas interacciones se han podido establecer diferencias entre los organismos de la zona litoral y los de la zona profunda (WETZEL, 1981). Las diferencias entre las comunidades de MIB de la zona litoral y de la zona profunda son claras. En la primera, la heterogeneidad del sustrato aumenta, así como la diversidad de especies y las

interacciones competitivas entre éstas se hacen más complejas (WETZEL, 1981), mientras que en la zona profunda el sustrato se torna más homogéneo en la medida en que los lagos se hacen más productivos y la diversidad de especies disminuye (JÓNASSON, 1969 *in* SULLIVAN y REYNOLDS, 2005; MARGALEF, 1983 y WETZEL, 1981). Por otro lado, la composición de los MIB es afectada también por factores asociados a la batimetría del lago (GOLDMAN y HORNE, 1983).

Según MARGALEF (1983), algunos de los principales factores que determinan o afectan la distribución de los MIB en cuerpos de agua epicontinentales son el oxígeno disuelto (OD), el cual es esencial para el metabolismo de organismos acuáticos aeróbicos, así como la materia orgánica particulada (MOP), la cual se encuentra en mucho mayor cantidad en sistemas lenticos que en oceánicos (JUÁREZ e IBÁÑEZ, 2003).

Cuando aumenta la productividad de los lagos, la MOP que se deposita en el fondo se descompone y consume el oxígeno disuelto de la capa hipolimnética. Consecuentemente, el número de animales adaptados a estas condiciones –concentraciones reducidas o nulas de oxígeno disuelto- disminuye marcadamente (WETZEL, 1981). Sin embargo, los organismos que se adaptan a estas condiciones encuentran condiciones relativamente homogéneas de temperaturas y sustrato, además de que la presión de depredación y la competencia por las fuentes de alimento disminuyen (MARGALEF, 1983).

Las comunidades bentónicas generalmente dependen para obtener su energía de la producción primaria que se lleva a cabo en las capas superficiales de la columna de agua (HOBSON *et al.*, 1995). El fitoplancton incluye a los principales productores primarios de la zona pelágica de los cuerpos acuáticos y esta producción primaria es esencial para el flujo de energía dentro de los sistemas acuáticos (KUANG *et al.*, 2004). El reciclamiento de nutrientes en el lago se lleva a cabo principalmente durante el proceso de mezcla vertical de la columna de agua, que controla para una carga de nutrimentos y tiempo de residencia hidráulica dados, la disponibilidad de nutrimentos (LEWIS, 1996).

La sedimentación de la MOP constituye uno de los principales mecanismos de exportación de carbono desde la capa superficial o pelágica de los sistemas acuáticos hacia el fondo. Los florecimientos fitoplanctónicos forman parte importante en la exportación del carbono orgánico particulado (COP), ya que al desarrollarse en gran cantidad, no toda la biomasa producida se consume ni se remineraliza por completo y consecuentemente, la mayoría de ésta se sedimenta y alcanza el fondo del cuerpo acuático (PESANT *et al.*, 1998).

El carbono biogénico (CB) resultante de la producción fitoplanctónica puede ser remineralizado dentro de la zona fótica o en la capa de mezcla, o ser exportado fuera de ella hacia la zona afótica, por debajo de la termoclina hasta llegar al hipolimnion donde se da la remineralización profunda. Los flujos de CB son independientes de procesos como la advección lateral que determinan el contenido de MO en los sedimentos, ya que, con advección o sin ella, el CB sólo puede seguir dos rutas, su remineralización en la zona fótica o bien su extracción fuera de ésta (LEGENDRE y RASSOULZADEGAN, 1996).

En relación a la concentración de OD del fondo, ésta ha sido utilizada para estimar la tasa de consumo de materia orgánica por los organismos bentónicos y la oxidación del material orgánico (BOUCHER *et al.*, 1994).

Según LEWIS (1996), los lagos tropicales profundos (como Alchichica) son, en su mayoría, monomícticos cálidos y presentan un periodo de circulación (mezcla) corto durante el invierno hemisférico permaneciendo estratificados el resto del año. Durante el periodo de estratificación el epilimnion permanece casi saturado en OD, mientras que el hipolimnion se puede tornar anóxico durante la mayor parte del mismo.

El Lago Alchichica, Puebla, representa un sitio propicio para investigar la dinámica de la comunidad bentónica profunda de un lago tropical ya que, además de ser monomíctico cálido, desarrolla condiciones anóxicas desde mediados o finales de la estratificación temprana -alrededor de mayo- que se extiende rápidamente por todo el hipolimnion hasta aproximadamente los 30 m de profundidad y persiste hasta cuando inicia la circulación a fines de diciembre o principios de enero (ALCOCER, *et al.*, 2000; ALCOCER y LUGO, 2003).

Antecedentes

Los estudios realizados en Alchichica sobre la comunidad bentónica son diversos; todos ellos realizados en la zona litoral. Entre ellos se encuentra el de ALCO CER *et al.* (1993a) quienes realizaron un estudio sobre los quironómidos de la zona litoral del Lago Alchichica. En este estudio se reconocieron 10 especies, ocho de las cuales corresponden a la subfamilia Chironominae, una a la Orthocla diinae y otra más a Tany podinae, siendo *Tanypus (Apelopia)* sp. la especie más representativa tanto en abundancia (47%) como en biomasa (80%).

Asimismo, ALCO CER *et al.* (1993b) describieron los integrantes principales de MIB litorales de Alchichica. Este lago alberga 15 grupos taxonómicos entre los cuales los tubificidos, anfípodos, hirudíneos y quironómidos fueron los taxa más representativos con base en su abundancia. Las diferencias encontradas a lo largo del litoral de Alchichica estuvieron asociadas a zonas con menor salinidad y presencia de macrófitas sumergidas enraizadas, mayor concentración de oxígeno disuelto y porcentaje de carbonatos. ALCO CER *et al.* (1998) identificaron 44 taxa de MIB para el Lago Alchichica siendo los oligoquetos, anfípodos, quironómidos e hirudíneos los grupos más representativos tanto en abundancia como en biomasa.

HERNÁNDEZ (2001) estudió la meiofauna de la zona litoral de Alchichica. La riqueza específica fue baja con tan solo seis especies de oligoquetos, nematodos y ostrácodos. Por otro lado, PERALTA *et al.* (2002) realizaron una descripción de los oligoquetos presentes en la zona litoral de Alchichica. En esta investigación se encontraron sólo dos especies (i.e., *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède y *Tubifex tubifex* Müller).

ALCO CER *et al.* (2002) describieron la estructura poblacional de *Hyalella azteca*, la única especie de anfípodo presente en la zona litoral de Alchichica. En dicho estudio no se encontró ninguna correlación estadísticamente significativa entre los factores abióticos medidos y la abundancia del anfípodo. Por otro lado, ALCO CER y ESCOBAR-BRIONES (2007)

y ESCOBAR-BRIONES y ALCOCER (2002) realizaron la descripción y estudiaron la ecología de una nueva especie de asélido (*Caecidotea williamsi*) endémico del Lago Alchichica.

Justificación

En las últimas décadas, los estudios sobre biodiversidad han sido un tema recurrente en la comunidad científica. Se han originado revisiones nuevas, actualizadas y constantes de diversos grupos biológicos dirigidas a los sistemas de agua epicontinentales. De los estudios que han tratado intensivamente pero por separado a los diversos grupos taxonómicos, sólo unos pocos han considerado el estudio de la biodiversidad tomando como punto de partida el tipo de hábitat y menos aún en los que se refieren a estudios enfocados a comunidades bentónicas profundas de ambientes tropicales (SIBAJA-CORDERO y UMAÑA-VILLALOBOS, 2008).

Con base en lo anterior, la caracterización de la dinámica espacio temporal de MIB profundos de aguas epicontinentales tropicales ha sido casi nula y por consiguiente resulta poco conocida tanto la composición como la dinámica misma de las comunidades y su interacción con los factores abióticos. Estudios encauzados a este respecto brindan información inédita que posteriormente encaminarán investigaciones cada vez más especializadas tendientes a reconocer el papel que tienen estas comunidades en los lagos tropicales profundos.

Objetivo y metas

El objetivo principal de esta investigación fue describir la dinámica espacio-temporal de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de la zona profunda del Lago Alchichica, Puebla.

Para lograr dicho objetivo se consideraron las siguientes metas:

- a) Reconocer la variación de la temperatura y el oxígeno disuelto del agua suprayacente, así como la textura, porcentaje de materia orgánica y porcentaje de carbonatos del sedimento de la zona bentónica profunda a lo largo de un ciclo anual.
- b) Describir la composición, riqueza específica, densidad, biomasa y diversidad de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos profundos a lo largo de un ciclo anual.
- c) Asociar los cambios en la composición y estructura de los macroinvertebrados bentónicos descritos con las variables ambientales identificadas como principales.

Hipótesis

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos se verá afectada en su riqueza taxonómica, densidad y biomasa así como en su distribución espacial debido a las condiciones de anoxia que prevalecen en la zona profunda durante el periodo de estratificación del Lago Alchichica. La colonización de MIB se favorecerá durante el periodo de circulación debido a un desfase que conjuntará la presencia de OD en la zona profunda y la disponibilidad de alimento fresco procedente de la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas.

Área de estudio

La Cuenca Oriental (18° 56' 51" – 19° 43' 25" N y 97° 07' 10" – 98° 03' 04" W) está ubicada en la porción sur-oriental del Altiplano Mexicano (ALCOCER *et al.*, 1998) en los límites de los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Esta cuenca endorreica limita al este por el volcán Citlaltépetl (Pico de Orizaba), al oeste y noroeste por la Sierra Madre de Puebla y al norte por el Cerro Pizarro (ALCOCER, 1995).

Alchichica (19° 24' 13" N y 97° 24' 00" W) (Figura 1) es un lago cráter localizado en esta cuenca a una altitud de 2,345 m s.n.m. (ALCOCER *et al.*, 2008). Es considerado uno de los lagos más profundos del país con una profundidad máxima medida de 62 m y profundidad media de 40.9 m; el perímetro del lago es de 5.06 km, con un área de 2.3 km² y un volumen estimado de 94,214.080 m³ (FILONOV *et al.*, 2006). La morfología del lago corresponde a la de un cono cinerítico.

El clima del área se considera como semiárido, con un régimen de precipitación anual menor a 500 mm y una evaporación anual de 1,690 mm (ADAME *et al.*, 2008). Es un lago salino con una conductividad (K₂₅) de 13 mS/cm (VILA CLARA *et al.*, 1993) y pH básico con 8.9–9.1 (ALCOCER *et al.*, 2002). El tipo de sus aguas (alcalino sódicas) deriva de que el agua subterráneas rica en sodio procedente de los materiales volcánicos y la presencia de bicarbonatos procedentes de rocas calizas de origen Cretácico. Además, el clima árido favorece la evaporación, lo que incrementa la concentración de los minerales disueltos en el lago (CABALLERO *et al.*, 2003).

Alchichica es un lago monomíctico cálido (ALCOCER *et al.*, 2000) con un periodo de mezcla que toma lugar desde finales de diciembre o inicios de enero y hasta finales de marzo o principios de abril durante la época fría y seca del año. Por otro lado, el lago se mantiene estratificado el resto del año, es decir, de finales de abril y hasta finales de diciembre, durante la época cálida de lluvias (ALCOCER *et al.*, 2000).

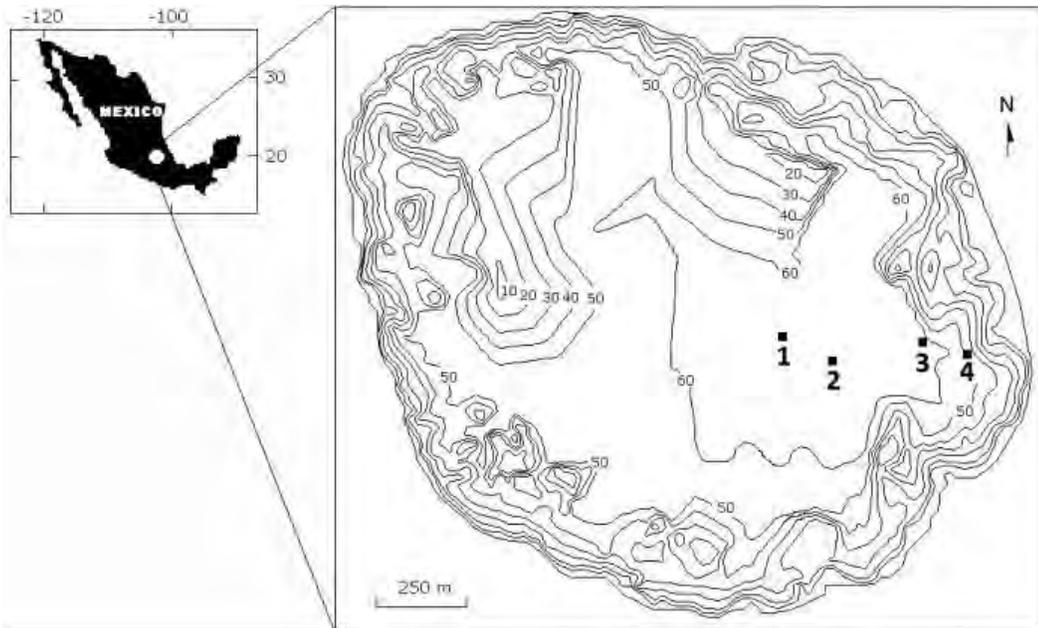


Figura 1. Localización y mapa batimétrico del Lago Alchichica (tomado y modificado de FILONOV *et al.*, 2006). Los puntos negros muestran la posición de las estaciones de muestreo durante el estudio.

Materiales y métodos

i. Trabajo de Campo

Se seleccionaron cuatro estaciones en la zona profunda (Tabla 1) a lo largo de un transecto cuyo origen fue la zona central y más profunda del lago y orientado a sotavento, con la finalidad de reconocer: a) la influencia de la distancia de la zona litoral y b) las diferencias respecto al transporte de COP, fuente de alimento para los MIB, por el transporte a través de corrientes de agua inducidas por los vientos dominantes.

Tabla 1. Localización de las estaciones de muestreo establecidas en el Lago Alchichica.

Estaciones	E1	E2	E3	E4
Latitud (N)	19° 24' 752''	19° 24' 723''	19° 24' 732''	19° 24' 721''
Longitud (W)	97° 24' 076''	97° 24' 019''	97° 23' 832''	97° 23' 761''
Profundidad (m)	62	61	60	50
Distancia a la orilla (m)	900	760	275	140

Los muestreos se realizaron a lo largo de quince meses (de octubre de 2009 a diciembre de 2010) realizando un doble muestreo en mayo de 2010 para identificar con mayor precisión tanto el final del periodo de circulación como el principio del de estratificación y así reconocer la dinámica de los organismos asociada a la ciclicidad anual. En cada estación de muestreo se tomaron tres réplicas de sedimento para la obtención de los MIB utilizando para ello una draga tipo Ekman (0.0225 m² de área, 15 x 15 x 15cm). Este tipo de muestreador es adecuado para sedimentos suaves, como los encontrados en la zona profunda de Alchichica, además de que se considera un método de tipo cuantitativo debido a que le permite estandarizar los parámetros ecológicos refiriéndolos a un área lo que involucra una estimación del número y/o biomasa de los componentes de la comunidad de MIB por unidad de área, brindando información relativizada y comparable sobre su composición, abundancia y riqueza específica (ALCOCER, 1995).

Cada muestra se redujo en volumen *in situ* con un tamiz de apertura de malla de 0.51 mm y posteriormente se fijaron con alcohol etílico [70°] adicionado con rosa de bengala como colorante vital (APHA *et al.*, 1985). Se tomaron muestras adicionales de sedimento para determinar la textura y porcentaje de materia orgánica y carbonatos.

Adicionalmente, en cada una de las cuatro estaciones se tomaron los perfiles de temperatura y OD, metro a metro, mediante una sonda multiparamétrica de monitoreo de calidad de agua marca Hydrolab modelo DS4 conectado a una unidad de almacenaje y captura de información marca Hydrolab modelo SVR4. Los valores de fondo empleados para la caracterización fueron el promedio de la lectura de la sonda de los últimos 3 metros.

ii. Trabajo de Laboratorio

ii.i. Caracterización Ambiental

Con los perfiles de temperatura y OD se determinaron los periodos de mezcla y estratificación, así como la delimitación de las diferentes capas del lago (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) cuando éste se encontró estratificado.

Para la caracterización de la textura del sedimento se siguió la metodología propuesta por FOLK (1969). Las muestras se tamizaron en seco para las partículas gruesas como arenas y gravas, mientras que para las partículas finas como limos y arcillas se realizaron por el método de pipeteo en húmedo. Posteriormente el tamaño de las partículas se clasificó mediante la escala de Wenworth.

El contenido de materia orgánica (MO) y carbonatos (CO₃) presentes en el sedimento se determinó por el método de pérdida en combustión (“Lost On Ignition”, LOI), para lo cual se secó la muestra de sedimento en una estufa a 65°C durante 24 horas para eliminar la humedad hasta alcanzar un peso seco constante (DW). Para eliminar los carbonatos la muestra se sometió a un tratamiento con HCL y después se dispuso en una estufa a 65° C por otras 24 horas. Posteriormente ésta se calcinó a 550°C durante 4 horas para eliminar la

MO. Las diferencias de peso se expresaron en porcentaje del peso seco inicial (DW). La pérdida de peso de la muestra a 550°C es proporcional al contenido porcentual de MO en la muestra, mientras que la pérdida de material debido al tratamiento con HCL correspondió al contenido de carbonatos (%) en el sedimento (CABALLERO *et al.*, 2003).

ii.ii. Caracterización Biológica

En el laboratorio se llevó a cabo la separación y pre-clasificación de los organismos a nivel de grupo, para ello se utilizó un microscopio estereoscópico. Los organismos se transfirieron a viales y preservaron en alcohol etílico [70°]. Posteriormente, los organismos se clasificaron al nivel taxonómico más bajo posible mediante las claves de identificación de DELORME (1970) para los ostrácodos y EPLER (2001) para los quironómidos.

Los organismos se cuantificaron para calcular su densidad, la cual se expresó por unidad de superficie (individuos·m⁻²), mientras la abundancia se expresó como total de organismos por especie por estación. Para la determinación de biomasa de MIB se consideraron dos métodos dependiendo la talla de los organismos disponibles para procesar de cada grupo. Por su mayor talla, la estimativa de la biomasa del grupo de los quironómidos se obtuvo utilizando el método de pérdida en combustión (LOI), para lo cual primero se colocó el material a secar en un horno a 105°C hasta alcanzar peso constante (peso seco = DW) y posteriormente se calcinó en una mufla a 550°C durante 1 hora. El peso una vez calcinado (cenizas = A) se restó del peso seco para calcular el peso seco libre de cenizas (AFDW):

$$AFDW = DW - A$$

En el caso de ostrácodos, la biomasa se calculó con base en biovolumen, para lo que se midió longitud y ancho del cuerpo del organismo ya que su volumen, talla y peso es notablemente menor a la de los quironómidos. Una vez hecho esto el biovolumen se transformó a peso seco (μm³/m²) y posteriormente a carbono (mg C/m²) mediante los factores propuestos por GIERE (1993) y FELLER y WARWICK (1988) y para poder realizar comparaciones con otros estudios.

iii. Análisis de Datos

Los parámetros ambientales de las 4 estaciones de muestreo se analizaron mediante un análisis de varianza de dos vías (ANDEVA) entre estaciones y por mes. Las variables ambientales por cada estación también se analizaron usando un análisis de varianza de una vía (ANDEVA) por medio del programa estadístico SPSS v. 13.0 (Statistical Package for Social Sciences).

La abundancia de especies entre cada estación de muestreo se agrupó en tres categorías para su análisis; abundancia total de todos los organismos muestreados (ostrácodos y quironómidos), ostrácodos y quironómidos. Los datos de abundancia se transformaron a raíz cuarta para satisfacer el supuesto de homogeneidad y normalidad de la varianza (ZAR, 1984) y analizados utilizando una ANDEVA de dos vías (SPSS v. 13.0) entre las estaciones del muestreo y el mes.

Resultados

El Lago Alchichica presenta un régimen térmico correspondiente al monomítico cálido, con un periodo de estratificación que abarcó, durante el periodo de estudio, de octubre de 2009 a enero de 2010 y después de mayo a diciembre de 2010. El periodo de circulación o mezcla abarcó los meses de febrero a mayo de 2010. Cabe hacer notar que enero, mes que normalmente corresponde ya a la etapa de circulación, presentó todavía una capa anóxica en el fondo, indicaciones claras de que el lago en ese momento no estaba circulando aún.

Parámetros Ambientales

Temperatura

La temperatura promedio anual en el fondo del lago fue de $14.51 \pm 0.1^\circ\text{C}$ (Figura 2); la temperatura máxima se obtuvo en el mes de diciembre de 2010 con 14.68°C en la estación E4, mientras que la mínima se fue de 14.42°C en E1, E2, y E3 en el mes de marzo de 2010.

La temperatura en todas las estaciones ($14.61 \pm 0.03^\circ\text{C}$) fue más elevada entre octubre de 2009 y hasta enero de 2010, para luego descender en febrero y marzo de 2010 cuando el lago se mezcló profunda y completamente alcanzando las temperaturas mínimas (14.42°C). Posteriormente, la temperatura registró un aumento no significativo y se mantuvo constante ($14.48 \pm 0.04^\circ\text{C}$) hasta finales de 2010 (Figura 2). Las cuatro estaciones mostraron el mismo patrón temporal salvo la E4 que por ser la menos profunda mostró un aumento a $14.68 \pm 0.01^\circ\text{C}$ en diciembre 2010.

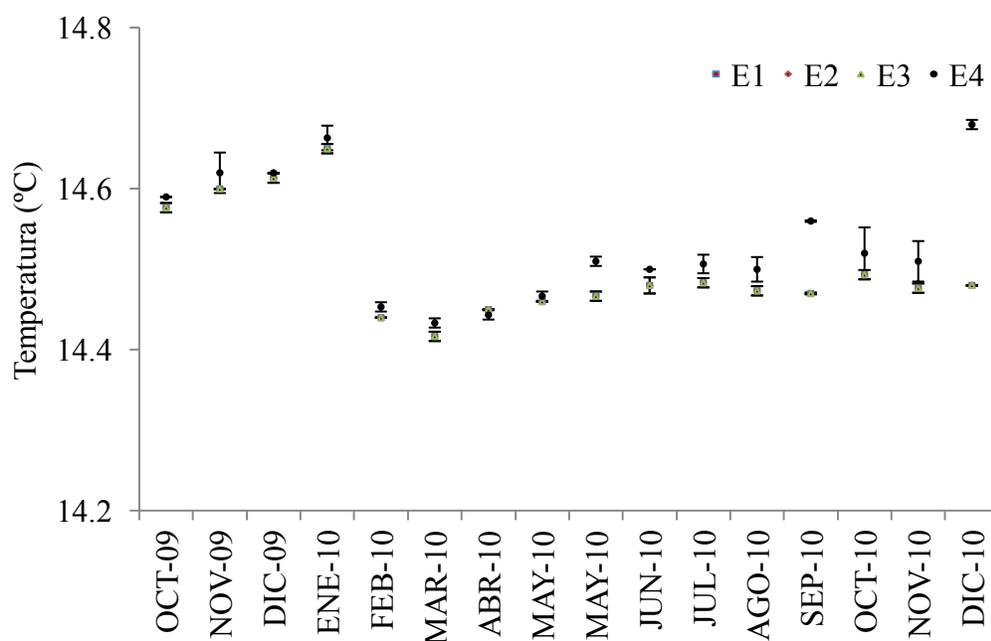


Figura 2. Variación de la temperatura promedio (°C) (\pm desviación estándar) en cada estación de la zona profunda del Lago Alchichica.

Oxígeno Disuelto

En lo referente al oxígeno disuelto (OD), su concentración promedio a lo largo del estudio fue $< 1 \text{ mg OD L}^{-1}$, con un amplio intervalo de variación con un máximo de $5.40 \pm 0.3 \text{ mg L}^{-1}$ en las cuatro estaciones y mínimo de valores anóxicos, es decir, valores por debajo del límite de detección ($< 1 \text{ mg OD L}^{-1}$). En el periodo de circulación, la concentración de OD aumentó alcanzando su valor máximo en el mes de marzo de 2010 con un valor promedio de $5.84 \pm 0.02 \text{ mg L}^{-1}$ en la estación E4 y en ese mismo mes de $5.25 \pm 0.3 \text{ mg L}^{-1}$ para las estaciones más centrales (E1, E2 y E3) (Figura 3). Posteriormente, el OD fue descendiendo hasta alcanzar valores de anoxia en mayo para las estaciones E1, E2 y E3 y en junio de 2010 para la E4. Mientras que las otras tres estaciones presentaron anoxia, en la E4 se registró OD tanto en enero ($0.54 \pm 0.04 \text{ mg L}^{-1}$), a principios y finales de mayo (1.79 ± 0.13 y $0.92 \pm 0.20 \text{ mg L}^{-1}$) así como en diciembre (0.60 mg L^{-1}) de 2010.

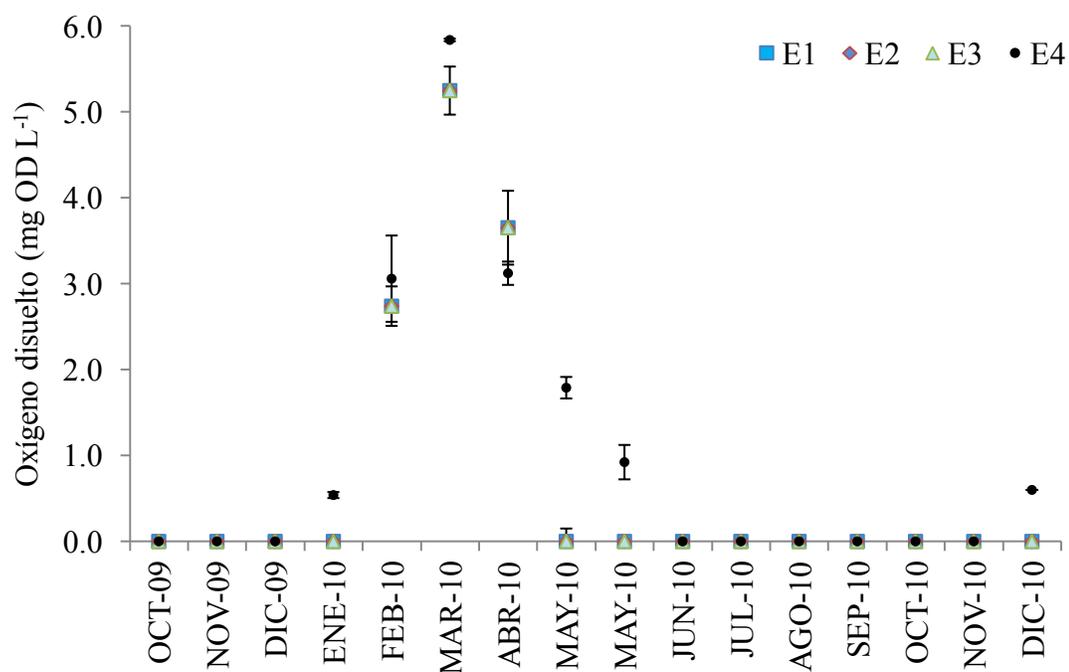


Figura 3. Variación de la concentración de oxígeno disuelto promedio (mg/L) (\pm desviación estándar) en cada estación de la zona profunda del Lago Alchichica.

Textura sedimentaria

Con respecto a la textura sedimentaria, el tamaño de grano estuvo dominado por los limos. El sedimento en la zona profunda para las cuatro estaciones se compone principalmente de limos y esta característica fue constante a lo largo del muestreo (Tabla 2).

Tabla 2. Textura sedimentaria (%) en las cuatro estaciones de muestreo en la zona profunda del Lago Alchichica.

Tamaño de grano	Estaciones			
	E1	E2	E3	E4
Arcillas	0	0	0	0
Limos	74	63-78	62-71	72-78
Arenas finas	26	22-37	29-38	18-22
Textura del sedimento	Limo-arenoso	Limo-arenoso	Limo-arenoso	Limo-arenoso

Materia orgánica y carbonatos sedimentarios

La materia orgánica (MO) sedimentaria fue elevada (32-38%) por lo que el sedimento se cataloga como orgánico ($MO > 3\%$). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones, la MO del sedimento numéricamente presentó un porcentaje mayor en las estaciones cercanas a la zona litoral (E3 y E4) en comparación con las estaciones centrales (E1 y E2). El porcentaje de CO_3 tuvo un patrón similar al de la MO donde la E1 y E2 tuvieron menores concentraciones que E3 y E4.

Tabla 3. Materia orgánica y carbonatos sedimentarios (%) en las cuatro estaciones de muestreo en la zona profunda del Lago Alchichica.

	Estaciones			
	E1	E2	E3	E4
MO	32 ± 3%	32 ± 4%	38 ± 4%	36 ± 2%
CO₃	11 ± 4%	11 ± 3%	15 ± 5%	14 ± 6%

Las variables ambientales de la zona profunda de Alchichica presentan una fluctuación reducida salvo la concentración de oxígeno disuelto que varió desde valores cercanos a la saturación hasta la anoxia (Tabla 4). La temperatura del agua de fondo es relativamente fría y constante. El sedimento es limo arenoso con un contenido de MO y CO_3 sedimentarios elevados. Sin presentarse diferencias estadísticamente significativas, la estación E4, la menos profunda y más cercana a la costa presentó temperatura ligeramente más elevada, dos meses más de presencia de oxígeno disuelto y concentraciones de MO y CO_3 sedimentarios ligeramente más elevadas. En resumen, la única variable que mostró una amplia fluctuación temporal fue la concentración de OD (< 1 a 5.40 ± 0.29 mg/L) misma que diferenció la E4 con presencia de OD por 1-2 meses más del resto de las estaciones.

Tabla 4. Intervalo de variación de las características ambientales de la zona profunda del Lago Alchichica. Est: estación de muestreo, Dist: distancia a la orilla, Z: profundidad, Temp: temperatura de fondo, OD: oxígeno disuelto del fondo, Text: textura, MO: materia orgánica sedimentaria, CO₃: carbonatos sedimentarios, Mín: mínimo, Máx: máximo.

Est	Dist (m)	Z (m)	Temp (°C)		OD (mg·L ⁻¹)		Text	MO (%)		CO ₃ (%)	
			Mín	Máx	Mín	Máx		Mín	Máx	Mín	Máx
E1	900	62	14.42	14.65	< 1	5.25	Limo - Arenoso	29	36	6.2	15.0
E2	760	61	14.42	14.65	< 1	5.25	Limo - Arenoso	29	38	8.6	16.3
E3	275	60	14.42	14.65	< 1	5.25	Limo - Arenoso	31	42	9.5	21.2
E4	140	50	14.43	14.68	< 1	5.84	Limo - Arenoso	34	37	7.4	24.5

Comunidad de Macroinvertebrados Bentónicos (MIB)

Composición taxonómica

Se reconocieron 2 taxa de MIB en la zona profunda del Lago Alchichica (Tabla 5); ambos taxa pertenecen al Phylum Arthropoda y están representados por un ostrácodo (*Candona patzcuaro*) y un quironómido (*Chironomus stigmaterus*).

Tabla 5. Composición taxonómica del macrobentos profundo del Lago Alchichica. [Clasificación según TRESSLER (1954) para *C. patzcuaro* y SAY (1823) para *C. stigmaterus*].

Clase	Ostracoda	Insecta
Orden	Podocopida	Diptera
Superfamilia	Cypridoidea	---
Familia	Candonidae	Chironomidae
Subfamilia	---	Chironominae
Género	<i>Candona</i>	<i>Chironomus</i>
Especie	<i>C. patzcuaro</i> (TRESSLER, 1954)	<i>C. stigmaterus</i> (SAY, 1823)

El número de taxa no presentó variación con relación al incremento en la profundidad, es decir, las dos especies se registraron en las cuatro estaciones. *Candona patzcuaro* estuvo presente en las cuatro estaciones durante todo el estudio. *Chironomus stigmaterus* se encontró a partir de febrero y hasta mayo en la estación E4 y en el resto de las estaciones en marzo y abril de 2010, mientras el fondo permaneció oxigenado (Tabla 6).

Tabla 6. Distribución espacial y temporal del ostrácodo *C. patzcuaro* y el quironómido *C. stigmaterus* en la zona profunda del Lago Alchichica. (X = presencia)

Año	<i>Candona patzcuaro</i>				Mes	<i>Chironomus stigmaterus</i>			
	E1	E2	E3	E4		E1	E2	E3	E4
2009	X	X	X	X	Oct				
	X	X	X	X	Nov				
	X	X	X	X	Dic				
2010	X	X	X	X	Ene				
	X	X	X	X	Feb				X
	X	X	X	X	Mar		X	X	X
	X	X	X	X	Abr	X		X	X
	X	X	X	X	May			X	X
	X	X	X	X	May		X		X
	X	X	X	X	Jun				
	X	X	X	X	Jul				
	X	X	X	X	Ago				
	X	X	X	X	Sep				
	X	X	X	X	Oct				
	X	X	X	X	Nov				
	X	X	X	X	Dic				

Densidad de la comunidad de MIB

La densidad de los MIB profundos de Alchichica presentó un promedio de 196 ± 339 ind·m⁻². La tendencia de la densidad fue a disminuir con el incremento de la profundidad y lejanía de la costa; los valores promedio más altos (439 ± 535 ind·m⁻²) se reconocieron en la E4 y fueron ~3.8 veces mayores a los de las demás estaciones en conjunto (115 ± 179 ind·m⁻²) (Figura 4). La E3 (186 ± 251 ind·m⁻²) tuvo una densidad promedio menor que E4 pero mayor que para E1 y E2. Los valores promedio menores fueron para E1 y E2 (63 ± 92 y 97 ± 133 ind·m⁻² respectivamente).

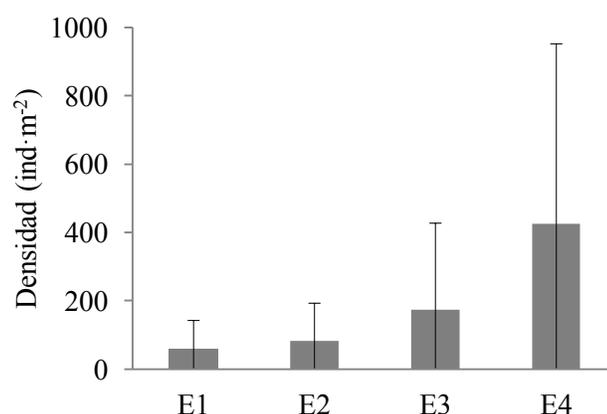


Figura 4. Densidad promedio (\pm desviación estándar) de la comunidad de MIB profundos del Lago Alchichica.

Variación espacio-temporal por taxón (densidad)

La especie más abundante a lo largo del estudio fue *C. patzcuaro* (93.15% de la densidad total) con una densidad promedio de 372 ± 397 ind·m⁻², mientras que *C. stigmaterus* (6.85% de la abundancia total) tuvo una densidad promedio menor con 21 ± 106 ind·m⁻². Durante la estratificación solo se presentó *C. patzcuaro* con una densidad promedio de 326 ± 182 ind·m⁻². A lo largo de la circulación, *C. patzcuaro* (411 ± 498 ind·m⁻²) presentó valores promedios más altos que los de *C. stigmaterus* (67 ± 182 ind·m⁻²).

Se observan valores más altos durante los meses correspondientes al periodo de circulación (Figura 5). La densidad promedio menor se encontró en el mes de diciembre de 2009 con 94 ± 158 ind·m⁻²; mientras que para el mes de marzo de 2010 alcanzó 400 ± 630 ind·m⁻², que fue el mes en el que se registró la densidad mayor de MIB.

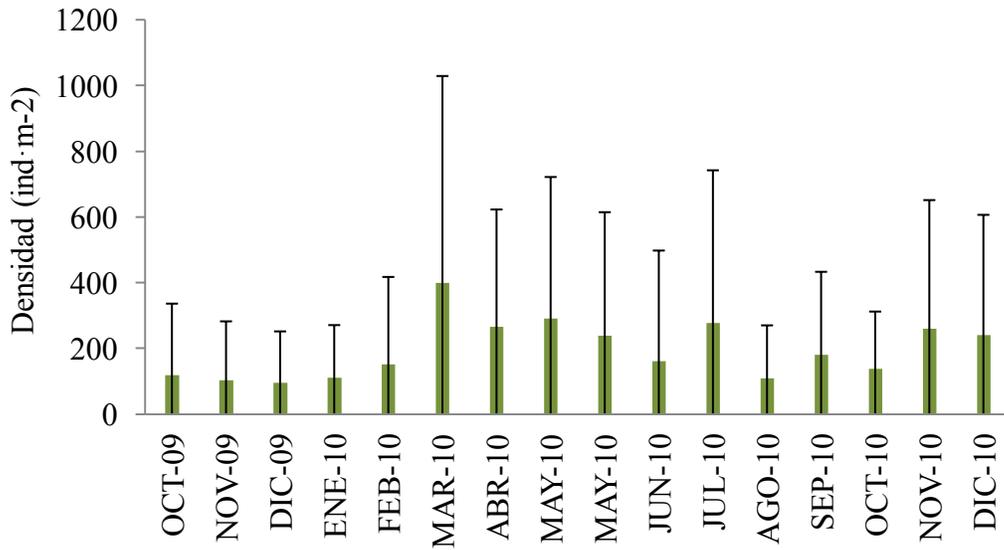


Figura 5. Variación de la densidad promedio (\pm desviación estándar) de la comunidad de MIB profundos del Lago Alchichica.

La densidad promedio para *C. patzcuaro* fue menor en la estación E1 con 118 ± 85 ind·m⁻² y la más elevada en la E4 con 806 ± 508 ind·m⁻² con diferencias estadísticas significativas entre ambas ($p < 0.05$). Por otro lado, la E4 también registró los valores más altos de densidad promedio de *C. stigmaterus* con 78 ± 217 ind·m⁻² y la más baja con 1 ± 6 ind·m⁻² en la E1 (Figura 6); sin embargo, en este caso, no hubieron diferencias significativas ($p > 0.05$).

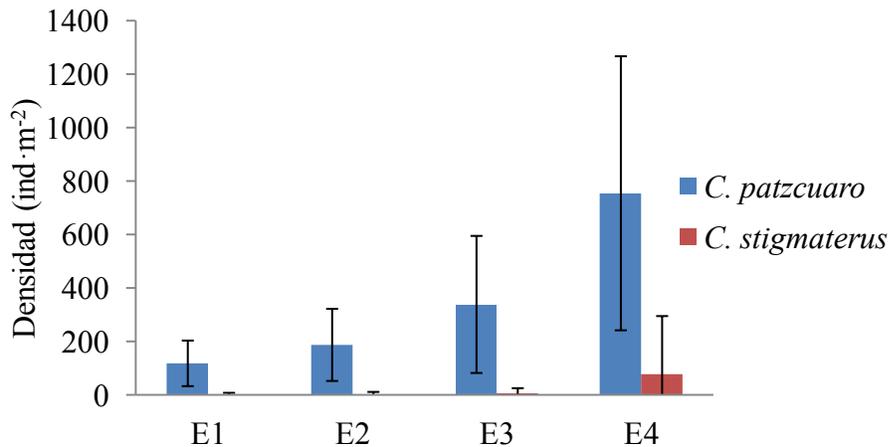


Figura 6. Densidad promedio (\pm desviación estándar) de *C. patzcuaro* y *C. stigmaterus* en la zona profunda del Lago Alchichica.

Tanto *C. patzcuaro* como *C. stigmaterus* registraron los valores más altos durante la época de circulación del lago (Figura 7 y 8), aunque la densidad de *C. patzcuaro* no presentó diferencias estadísticamente significativas ($p > 0.05$) respecto a la época de estratificación. *C. patzcuaro* presentó sus valores más bajos en diciembre 2009 ($189 \pm 181 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$), mientras que su densidad promedio mayor se registró en marzo 2010 con $785 \pm 710 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ durante el periodo de circulación del lago.

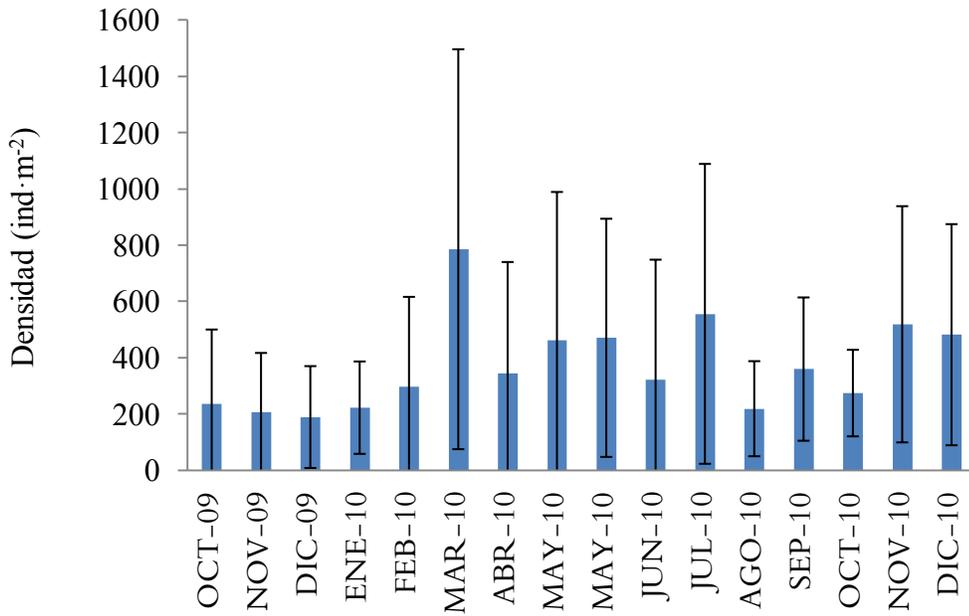


Figura 7. Variación de la densidad promedio mensual (\pm desviación estándar) de *C. patzcuaro* en la zona profunda del Lago Alchichica.

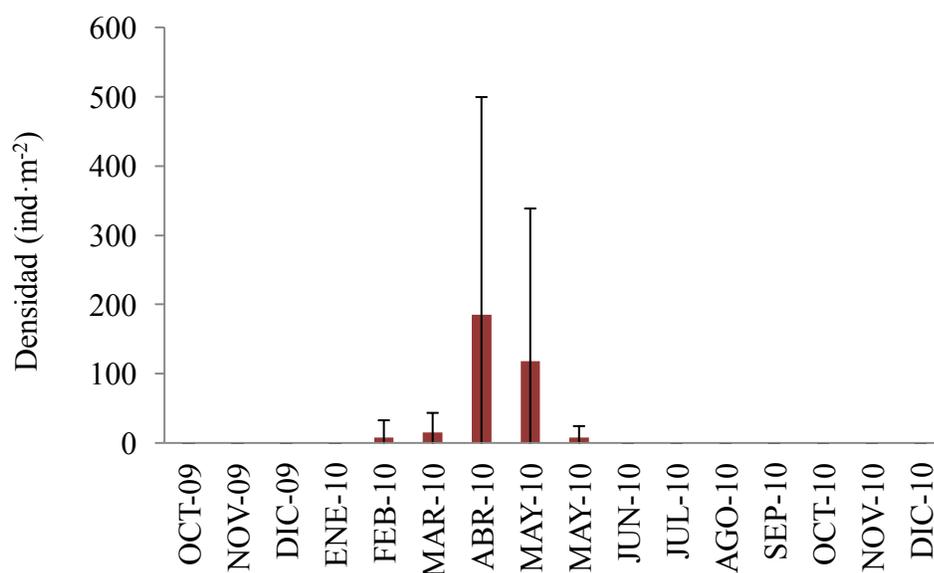


Figura 8. Densidad promedio mensual (\pm desviación estándar) de *C. stigmaterus* en la zona profunda del Lago Alchichica.

C. stigmaterus sólo se presentó durante el periodo de circulación del lago cuando el fondo se encontró oxigenado. Su densidad promedio menor se presentó en el mes de febrero 2010 con $7 \pm 26 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y a finales del mes de mayo 2010 con $7 \pm 17 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. La densidad de *C. stigmaterus* alcanzó su mayor densidad promedio en abril ($185 \pm 315 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) (Figura 8).

En la estación E1 *C. patzcuaro* registró las densidades menores; su densidad promedio menor fue durante los meses de noviembre de 2009 ($74 \pm 68 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y mayo de 2010 ($74 \pm 93 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$); por el contrario su densidad promedio mayor se registró durante los meses de enero y marzo de 2010 con 148 ± 136 y $148 \pm 68 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, respectivamente. Por su parte, *C. stigmaterus* solo se registró en el mes de abril 2010 con $15 \pm 26 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Figura 9).

En E2 *C. patzcuaro* tuvo su densidad menor durante el mes de agosto de 2010 con $74 \pm 93 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, mientras que su mayor densidad fue durante el mes de abril y julio 2010 y éstas fueron de 237 ± 68 y $237 \pm 135 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. En el caso de *C. stigmaterus* solo se registró su presencia en el mes de marzo y mayo de 2010, siendo en ambos casos con una densidad de $15 \pm 26 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (Figura 9).

Para E3 se observó una diferencia significativa entre meses ($p < 0.05$) en la densidad de organismos. *C. patzcuaro* tuvo una densidad baja en los tres primeros meses del estudio (178 ± 77 , 178 ± 160 y 178 ± 118 ind·m⁻² en octubre, noviembre y diciembre de 2009, respectivamente). Posteriormente, durante el mes de marzo de 2010 se alcanzó el pico máximo con un promedio de 859 ± 244 ind·m⁻². Para *C. stigmaterus* la densidad promedio mínima fue de 15 ± 26 ind·m⁻² a principios de mayo de 2010 y su máxima fue en abril 2010 con 59 ± 26 ind·m⁻² (Figura 9).

La estación E4 tuvo las densidades más altas tanto de *C. patzcuaro* como de *C. stigmaterus*. La densidad menor de *C. patzcuaro* fue de 267 ± 347 ind·m⁻² durante el mes de diciembre de 2009 y su densidad mayor de $1,777 \pm 578$ ind·m⁻². *C. stigmaterus* por su parte registró su mayor densidad durante el mes de abril de 2010 con 637 ± 356 ind·m⁻²; su densidad menor fue de 14.81 ind·m⁻² a finales del mes de mayo (Figura 9).

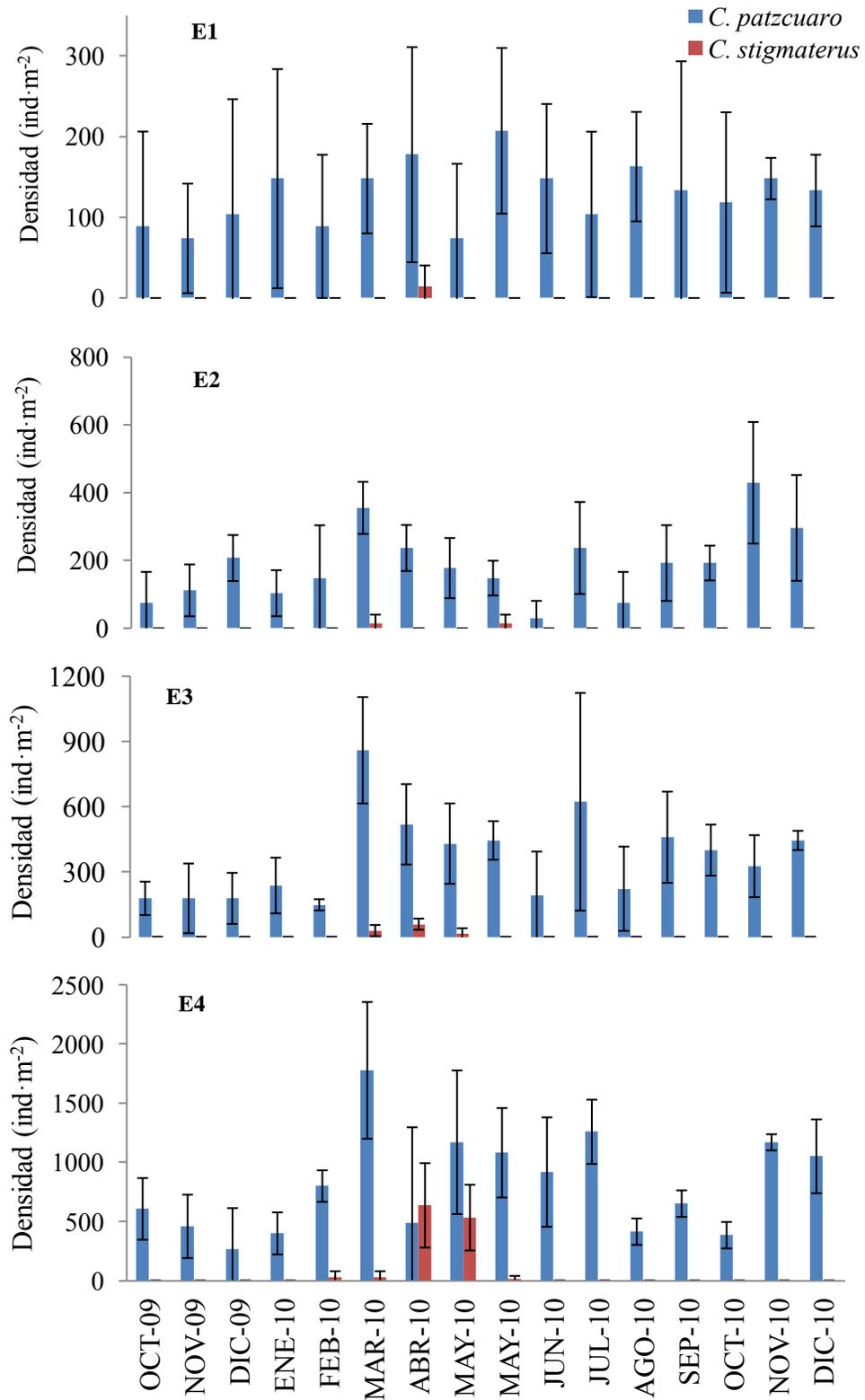


Figura 9. Variación temporal de la densidad promedio (\pm desviación estándar) de *C. patzcuaro* y *C. stigmaterus* (ind·m⁻²) en las 4 estaciones estudiadas de la zona profunda del Lago Alchichica.

Biomasa de la comunidad de MIB profundos

La biomasa de ambos taxa (*C. patzcuaro* y *C. stigmaterus*) fue mayor en la estación E4 y disminuye conforme la profundidad y distancia a la costa aumenta (de 50 a 62 m). La biomasa promedio de *C. patzcuaro* fue menor en la estación E1 con $2.6 \pm 1.9 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$ y la más elevada en la E4 con $15.9 \pm 10.1 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$ presentando diferencias estadísticas significativas entre ambas estaciones ($p < 0.05$). Asimismo, la E4 también registró los valores más altos de biomasa promedio de *C. stigmaterus* con $5.1 \pm 8.4 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$ y la biomasa más baja con $0.1 \pm 0.4 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$ en la E1 (Figura 10) sin presentarse diferencias estadísticas entre ambas ($p > 0.05$).

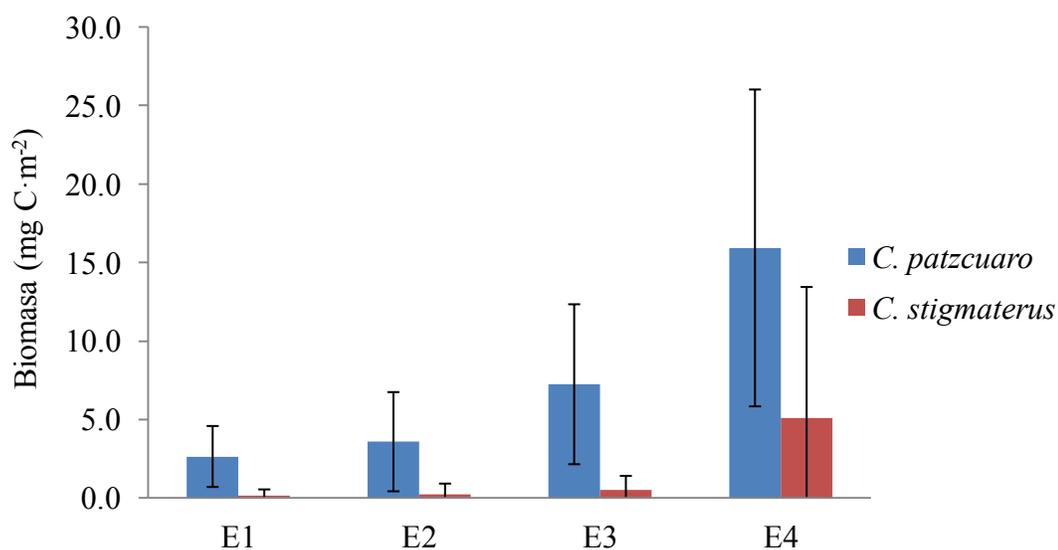


Figura 10. Biomasa promedio (\pm desviación estándar) de *C. patzcuaro* y *C. stigmaterus* en la zona profunda del Lago Alchichica.

La biomasa promedio de los MIB fue mayor durante los meses correspondientes al periodo de circulación (febrero a mayo de 2010); así, la mayor biomasa promedio se dio en el mes de marzo con $8 \pm 12 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$ seguido de abril con $6 \pm 7 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$.

Los valores promedio mínimos se dieron en el periodo de estratificación (Figura 13), en donde los meses de noviembre y diciembre en 2009 se registraron valores de 2 ± 3 y $2 \pm 2 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$, respectivamente, así como en enero y agosto de 2010 con $2 \pm 3 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$, todavía en el periodo de estratificación (Figura 11).

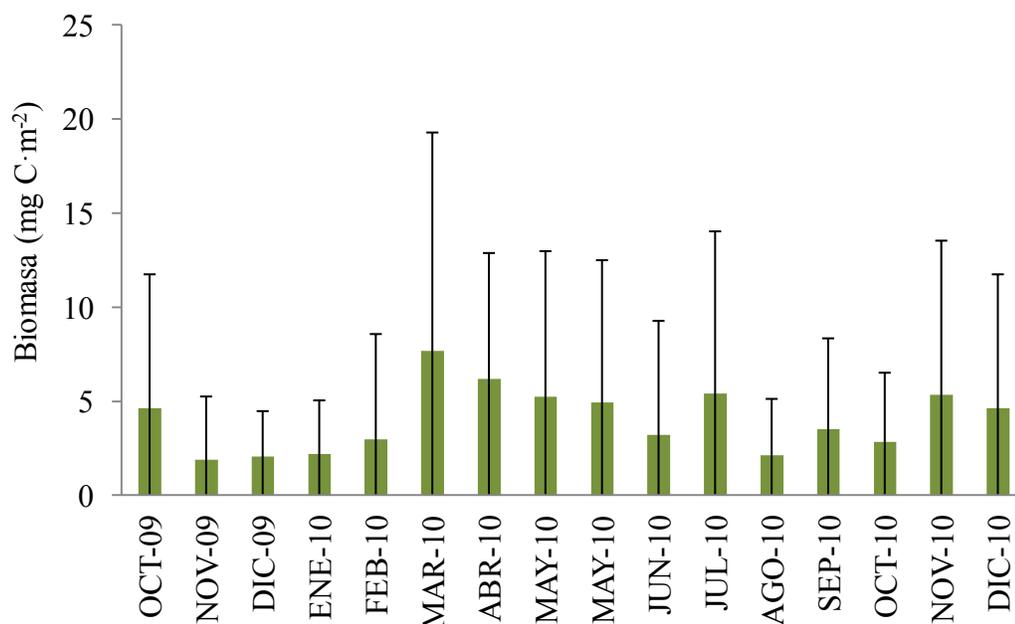


Figura 11. Variación de la biomasa promedio (\pm desviación estándar) de la comunidad de MIB de la zona profunda del Lago Alchichica.

Variación espacio-temporal por taxón (biomasa)

La biomasa de *C. patzcuaro* varió de 3.76 ± 4.16 mg C·m⁻² en el mes de noviembre de 2009, hasta alcanzar su valor máximo promedio durante marzo de 2010 que fue de 15.03 ± 13 mg C·m⁻². Los valores promedio más altos fueron nuevamente durante el periodo de mezcla de febrero 2010 (5.90 ± 7.11 mg C·m⁻²), e incluso hasta llegar al mes de julio cuando el lago se encontraba en la estratificación bien establecida donde tuvo una biomasa de 10.83 ± 9.78 mg C·m⁻². Para el mes de agosto los valores de biomasa descendieron a 4.25 ± 3 mg C·m⁻² (Figura 14). La biomasa de *C. patzcuaro* de octubre 2009 presentó diferencias estadísticamente significativas en E1 (1.80 ± 2.13 mg C·m⁻²), E2 (1.57 ± 1.68 mg C·m⁻²) y E3 (3.30 ± 1.33 mg C·m⁻²) con respecto a E4 (11.89 ± 5.14 mg C·m⁻²) ($p < 0.05$) (Figura 14).

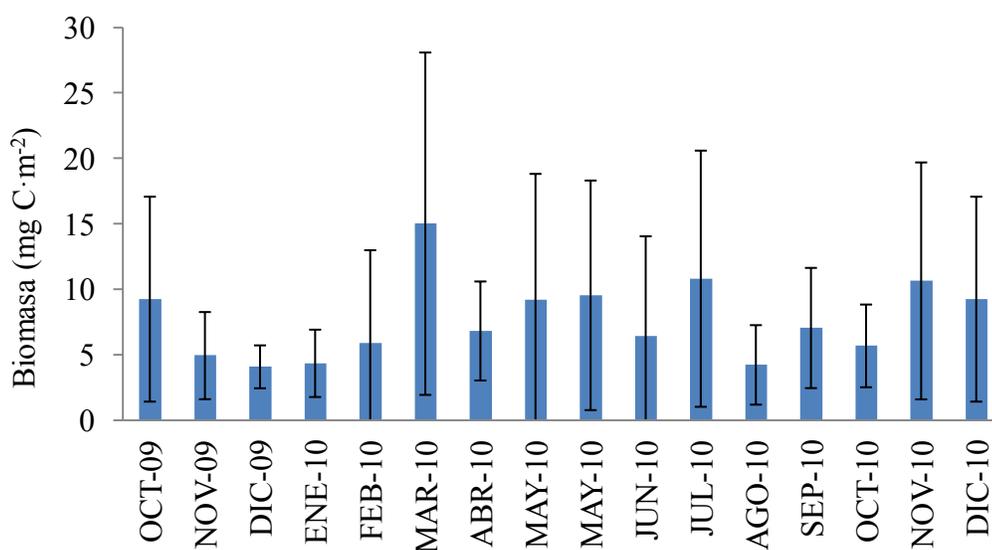


Figura 12. Variación de la biomasa promedio (\pm desviación estándar) de *C. patzcuaro* en la zona profunda del Lago Alchichica.

Durante el periodo de circulación la biomasa de los MIB fue de 5.4 ± 7.84 mg C·m⁻². La biomasa promedio de *C. patzcuaro* fue de 9.3 ± 8.64 mg C·m⁻² y la de *C. stigmaterus* de 1.5 ± 4.41 mg C/m². Por otro lado, durante la estratificación la biomasa registrada fue menor. Para los MIB durante este último periodo fue de 3.49 ± 5.46 mg C·m⁻² y para *C. patzcuaro* 6.99 ± 5.95 mg C·m⁻² (Figura 12).

Por el otro lado, *C. stigmaterus* alcanzó su valor más alto durante la época de circulación en el mes de abril 2010 con 5.50 ± 9.50 mg C·m⁻² mientras que durante la época de estratificación sólo se presentó durante mayo 2010 y su valor más bajo se registró a finales de este mismo mes y fue de 0.31 ± 0.22 mg C·m⁻². Durante el resto del periodo de estratificación (octubre 2009 a enero 2010 y de junio a diciembre 2010) no se registraron organismos (Figura 13)

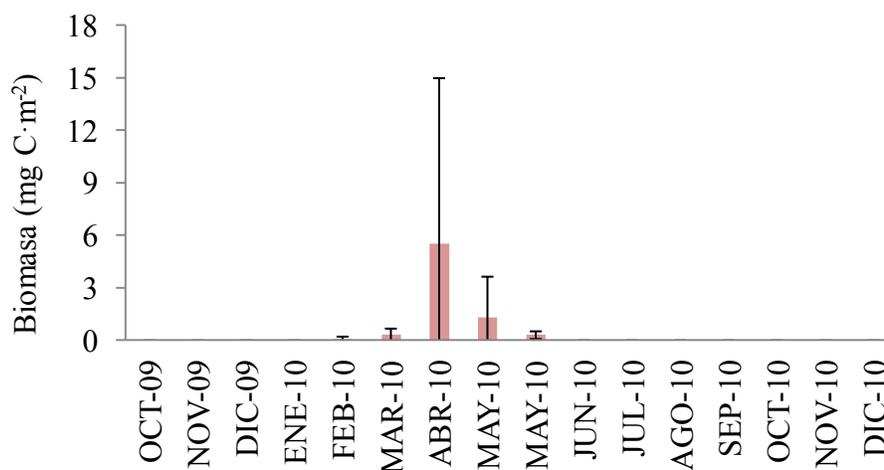


Figura 13. Variación de la biomasa promedio mensual (\pm desviación estándar) de *C. stigmaterus* en la zona profunda del Lago Alchichica.

C. patzcuaro en la E1 registró su biomasa mayor a finales del mes de mayo de 2010 con un valor promedio de 4 ± 1.89 mg C m⁻². Para *C. stigmaterus* en esta estación sólo se presentó en los muestreos correspondientes a los meses de abril y finales de mayo en los que en ambos casos su valor fue de 0.37 ± 0.65 mg C·m⁻² (Figura 14)

En E2 *C. patzcuaro* mostró dos picos de biomasa, el primero en noviembre de 2010 con 8.84 ± 4.69 mg C·m⁻² y el segundo en marzo de 2010 con 7.38 ± 1.83 mg C·m⁻². *C. stigmaterus* sólo se presentó en marzo y abril con 0.83 ± 1.43 mg C·m⁻² y 0.36 ± 0.62 mg C·m⁻², respectivamente (Figura 14).

En la E3, en el mes de marzo de 2010 se registró la mayor biomasa de *C. patzcuaro* y fue de 16.36 ± 5.86 mg C·m⁻²; por otro lado, en diciembre de 2009 se registró su menor biomasa promedio con 3.3 ± 2.54 mg C·m⁻². Para *C. stigmaterus* su valor máximo fue de 2 ± 0.77 mg C·m⁻² (Figura 14).

En la E4 se registraron los valores más altos de biomasa para ambas especies. *C. patzcuaro* alcanzó 32.89 ± 11.45 mg C·m⁻² en marzo y su biomasa promedio menor en diciembre de 2009 con 6.07 ± 7.22 mg C·m⁻². Para *C. stigmaterus* su biomasa promedio mayor fue de 19.67 ± 8.04 mg C·m⁻² durante el mes de abril 2010 (Figura 14).

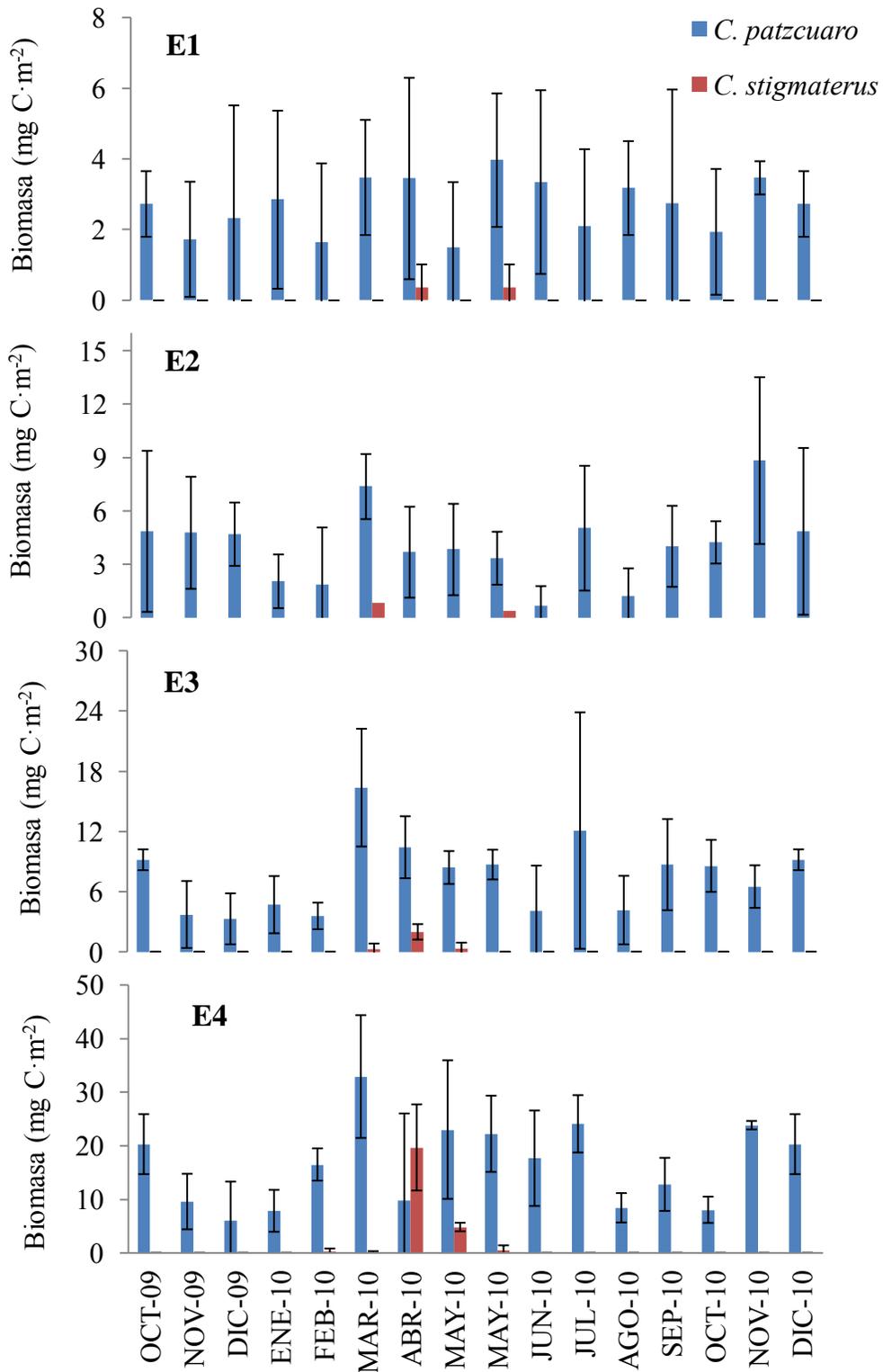


Figura 14. Variación temporal de la biomasa promedio (\pm desviación estándar) de *C. patzcuaro* y *C. stigmaterus* (mg C m⁻²) en la zona profunda del Lago Alchichica.

En resumen, la comunidad de MIB de la zona profunda del Lago Alchichica estuvo constituida por un ostrácodo (*Candona patzcuaro*) y un quironómido (*Chironomus stigmaterus*), riqueza taxonómica muy reducida comparada con otros lagos. El ostrácodo estuvo presente todo el periodo mientras que el quironómido solo mientras se registró OD en el fondo. El ostrácodo dominó tanto en densidad como en biomasa. Aunque no existieron diferencias estadísticamente significativas, gráficamente la estación E4 presentó valores más altos de densidad y biomasa disminuyendo progresivamente hacia la estación E1 la cual presentó los valores más reducidos. Temporalmente, el mes de marzo seguido del mes de abril de 2010 presentaron mayor densidad y biomasa para ambas especies (*C. patzcuaro* y *C. stigmaterus*).

Dado que *C. stigmaterus* sólo se presentó durante el periodo de mezcla, el análisis de varianza no puede ser aplicado; sin embargo, la inspección de los datos de *C. stigmaterus* muestra un pico en abril 2010 el cual está desplazado un mes con respecto al máximo de oxígeno disuelto (Figura 15). Por otro lado, se observa una clara coincidencia entre el máximo de oxígeno disuelto y el máximo de densidad de *C. patzcuaro* en marzo de 2010 (Figura 15).

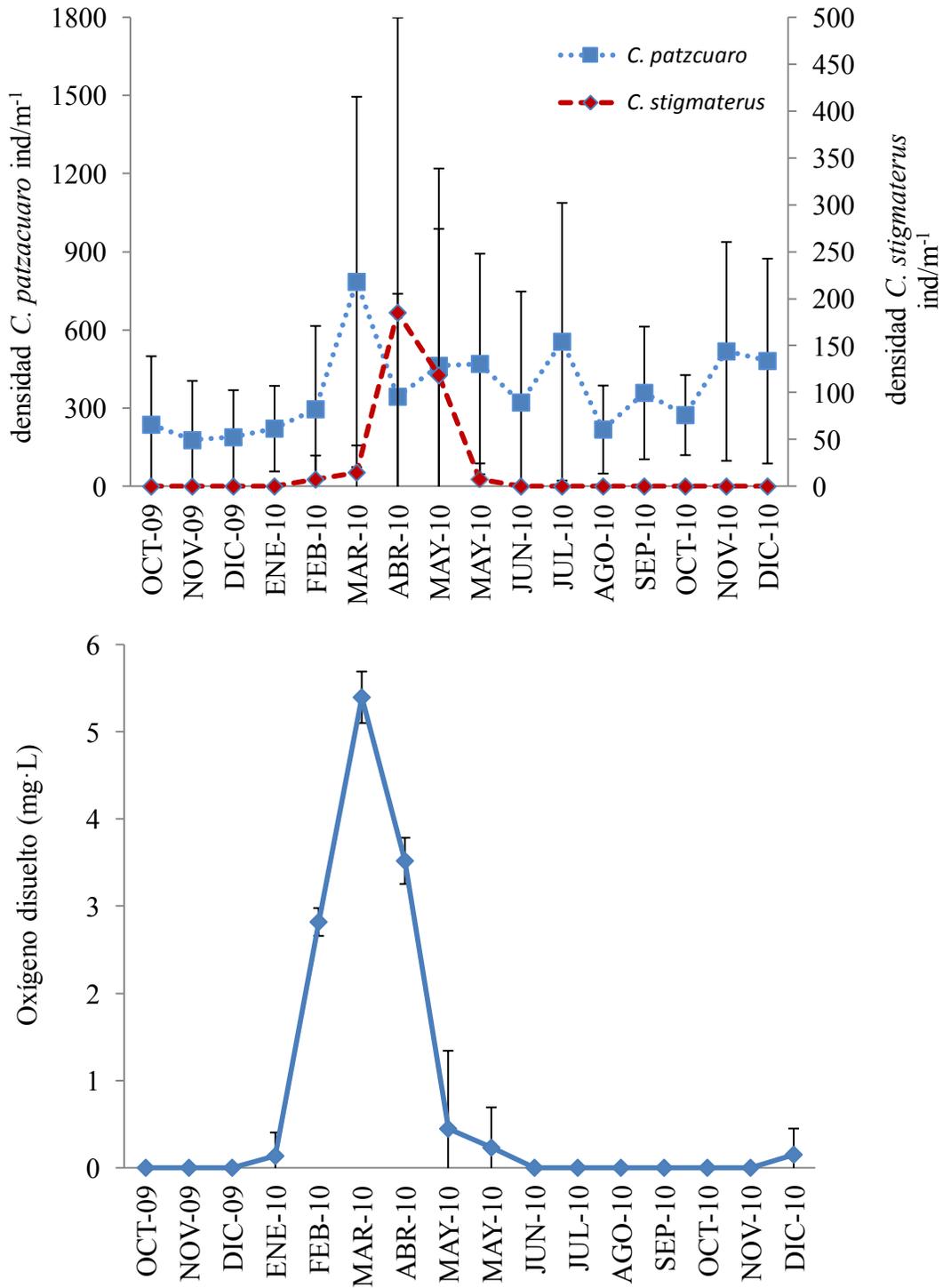


Figura 15. Comparativo de la distribución de la densidad de *Candona patzcuaro* y *Chironomus stigmaterus* y la concentración de OD ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) (\pm desviación estándar) durante el estudio.

Discusión

Las comunidades bentónicas son moldeadas por parámetros ambientales tales como las propiedades físicas del sedimento (CONSTABLE, 1999), por las adaptaciones biológicas derivadas de las interacciones específicas en ambientes relativamente estables y por variables hidrológicas (BARLEY *et al.*, 2006; BERG *et al.*, 1962).

El gradiente batimétrico influye de manera importante en la distribución, el número de especies, la densidad y biomasa de los organismos bentónicos (HEINIS y DAVIDS, 1993). La profundidad limita la distribución de los organismos al actuar como barrera para su dispersión. Asociados a ésta, se reconocen cambios en la temperatura, oxígeno disuelto, la cantidad de COP que se deposita y en la textura del sustrato. Todos estos factores determinan patrones en la comunidad bentónica a lo largo del gradiente batimétrico (BERG *et al.*, 1962 y HEINIS y DAVIDS, 1993).

Para la mayoría de los lagos, tanto la abundancia de los organismos bentónicos como el número de taxa son mayores en la zona litoral y decrecen conforme la profundidad aumenta (BRINKHURST, 1974; KAJAK, 1987; SALMOIRAGHI *et al.*, 2001). La disminución en los valores de densidad y de biomasa con relación al gradiente batimétrico es reportada comúnmente en los lagos profundos, en donde los valores de biomasa de MIB son reducidos (DEEVEY, 1941).

Ejemplos de lo anterior se presentan en el Lago Vico, Italia, donde SEMINARA *et al.* (1990) encontraron que la densidad y biomasa de los quironómidos disminuían con el incremento en la profundidad, así como en el Reservorio de Mantovo, Macedonia, donde SMILJKOV *et al.* (2008) reportaron que la distribución y estructura de la comunidad de MIB fue determinada tanto cuantitativa como cualitativamente por el gradiente de profundidad.

Este mismo comportamiento se observa en Alchichica cuando se compara, por ejemplo, la riqueza taxonómica de los MIB que en la zona litoral alcanza 44 taxa (ALCOCER *et al.*,

1998) respecto a la zona profunda con solo 2 especies en las cuatro estaciones muestreadas donde el rango va desde los 50 m hasta los 62 m de profundidad.

Adicionalmente a la riqueza taxonómica, la simplificación de la comunidad de MIB profundos en Alchichica se aprecia también en los valores bajos de densidad ($196 \pm 339 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y biomasa ($3.91 \pm 6.77 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}$) comparados, por ejemplo, con los observados en la zona litoral (ALCOCER *et al.*, 1998) donde se han reportado hasta 44 especies con densidades ($12,068 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ a $122,577 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$) y biomásas (de $0.9175 \text{ g AFDW m}^{-2}$ a $9.1506 \text{ g AFDW m}^{-2}$) más elevados.

Tanto la riqueza taxonómica como las densidades y biomásas de MIB profundos registradas en Alchichica son reducidas aún cuando se compara con otros lagos similares, en los que se ha reportado tanto baja riqueza taxonómica como la nula presencia de MIB profundos debido al déficit de oxígeno disuelto en el fondo (Tabla 7).

Tabla 7. Cuadro comparativo de riqueza taxonómica (RT), densidad (Den) y biomasa (Bio) del Lago Alchichica y otros lagos profundos.

Lago	Z (m)	RT	Grupos dominantes	Den (ind·m ⁻²)	Bio (mg C·m ⁻²)	Ref.
Alchichica, México	50 – 62	2	<i>Chironomus stigmaterus</i> <i>Candona patzcuaro</i>	372 ± 397 21 ± 106	7.6 ± 7.0 1.5 ± 4.4	Este estudio
Päijänne, Finlandia	36 – 94	11	<i>Aelosoma quaternarium</i> <i>Chaetogaster langi</i>	1160 ± 3156 2398 ± 3941	¿?	SÄRKKÄ, 1989
Simcoe, Canadá	> 30	> 6	quironómidos, tubificidos, gusanos, ostrácodos y almejas	¿?	¿?	LSFAU, 1991; SC Ltd., 2006
Eadove pleso, Slovakia	18	3	<i>Microspectra radialis</i> , <i>Heterotrissocladius marcidus</i> , <i>Pseudodiamesa nivosa</i>	1243 531 126	¿?	TÁTOSOVÁ y STUHLÍK, 2006
Kizaki, Japón	28	3	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Limnodrilus claparediamus</i>	8441 ± 7527 1333 ± 524	31.81 ± 28.17 7.98 ± 3.44	HIRABAYASHI <i>et al.</i> , 2007
De Gijster y Pretusplaat, Alemania	26	13 y 6	Quironómidos y Oligoquetos	500-3250 4000-11700	¿?	KATELAARS <i>et al.</i> , 1992
Poyang, China	17.3	3	<i>Aulophrus furcatus</i> <i>Limnodrilus</i> cf. <i>grandisetosus</i> <i>Branchiura sowerbyi</i>	¿?	¿?	WANG y LIANG, 2001
Tavropos, Grecia	28 - 43	5	<i>L. hoffmeisteri</i> <i>Tubifex tubifex</i> <i>onomus</i> sp. <i>P</i> (<i>Holotanypus</i>)	52	¿?	PETRIDIS y SINIS, 1993
Ness, Escocia	50	6	Ostracoda	262	¿?	GRIFFITHS <i>et al.</i> , 1993
Banyoles, España	20	4	<i>Candona neglecta</i> , <i>Cypria ophtalmica</i> , <i>Isocypris beauchampi</i> , <i>Cyclocypris ovum</i>	786	¿?	RIERADEVALL y ROCA <i>et al.</i> , 1995
Towada, Japón	40	3	<i>Rhyacodrilus komarovi</i> , <i>Limnodrilus immature</i> , otros tubificidos	207	0.07	OHTAKA, 2001
Towada, Japón	60	2	<i>Rhyacodrilus komarovi</i> , <i>Tubifex tubifex</i>	1674	0.58	OHTAKA, 2001

Finalmente, aunque la riqueza taxonómica fue la misma, la densidad y la biomasa de los MIB mostraron una tendencia a disminuir desde la estación menos profunda (50 m) y cercana a la costa a la estación central y más profunda (62 m). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones de la zona profunda de Alchichica lo que indica que la comunidad de MIB profunda del Lago Alchichica es simplificada y homogénea; en contraste, temporalmente la riqueza, densidad y biomasa de MIB mostraron marcados cambios entre el periodo de circulación y el periodo de estratificación donde se ve un aumento de dichos parámetros cuando el fondo del lago se encuentra oxigenado.

Es muy probable que lo anterior esté asociado con las condiciones ambientales que se presentan en la zona profunda de Alchichica, la mayoría de las cuales son relativamente homogéneas. De las variables medidas, la temperatura y la textura, el contenido de materia orgánica y de carbonatos del sedimento fueron similares en todas las estaciones y no variaron a lo largo del ciclo de muestreo. Solamente el oxígeno disuelto mostró una variación temporal importante por lo que se asume que es el factor clave que explica las características y dinámica temporal de la comunidad de MIB profundos en Alchichica.

Al respecto, ARDILES *et al.* (2012) encontraron una elevada tasa de exportación de COP al fondo del Lago Alchichica, principalmente en forma de diatomeas, lo que explica el elevado (> 30%) contenido de MO encontrada en los sedimentos profundos. Este contenido alto de MO se puede atribuir principalmente a la elevada cantidad de materia orgánica sedimentada durante y después de los florecimientos fitoplanctónicos de diatomeas (p.ej., *Cyclotella alchichicana*) (VELASCO *et al.*, 2011). Por otro lado, Adame *et al.* (2008) calculan que la degradación de esta MO es suficiente para explicar la generación de la anoxia hipolimnética que se presenta tan pronto el lago se estratifica y perdura hasta que éste circula. Lo anterior hace pensar que si bien la disponibilidad de alimento, expresado por el contenido de MO en el sedimento, no es un factor limitante para la comunidad de MIB profundos, si lo es la anoxia producto de su degradación.

Los lagos oligotróficos templados se caracterizan por presentar hipolimnia bien oxigenados. Por el contrario, los lagos oligotróficos tropicales presentan hipolimnia anóxicos (LEWIS, 2002) tal y como se encontró en Alchichica. En lagos profundos con condiciones de hipoxia y/o anoxia, el oxígeno disuelto es la mayor influencia en la estructura y baja diversidad de la comunidad bentónica (MULI, 2005). Asimismo, WILHM y MCCLINTOCK (1978) reportan cambios en la composición de especies, diversidad y densidad de MIB relacionados significativamente con las concentraciones de oxígeno disuelto.

Muchas especies de MIB pueden sobrevivir hasta varios meses sin oxígeno, ya que han desarrollado los mecanismos fisiológicos necesarios para sobrevivir a condiciones anaeróbicas por largos periodos de tiempo (PENNAK, 1985). Entre la comunidad de MIB de la zona litoral de Alchichica se presentan tres grupos – quironómidos, oligoquetos y ostrácodos- (ALCOCER *et al.*, 1998) que tienen el potencial de colonizar y habitar el bentos profundo de Alchichica.

Quironómidos y oligoquetos son habitantes comunes en lagos profundos. Por ejemplo, en el Lago Orta, Italia, se observó que por debajo de los 40 m el bentos está dominado por *Tubifex tubifex* y en menor medida, por *Chironomus thummi*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, algunos lumbricúlidos y ocasionalmente por los quironómidos *Procladius* y *Polypedilum* (BAUDO *et al.*, 2001).

Las larvas de quironómidos son típicamente los primeros colonizadores de nuevos hábitats bentónicos en parte debido a las habilidades de dispersión y fecundidad de los adultos (CANTRELL y MCLACHLAN, 1977; STREET y TITMUS, 1979). Sin embargo, usualmente viven en profundidades menores a 10 metros y sólo pocas especies van más allá de los 30 metros de profundidad (BAUDO, 1996; SALMOIRAGHI *et al.*, 2001;).

La presencia de algunas especies de *Chironomus* es frecuente en lagos y embalses profundos (MALMQUIST *et al.*, 2002), lo cual muy probablemente esté asociado al hecho de que son especialmente tolerantes a condiciones típicas de anoxia (STREET y TITMUS,

1979). La alta sedimentación, particularmente de fitodetrito, los favorece debido a que son capaces de aprovechar este alimento en la interfase agua-sedimento (WIEDERHOLM, 1984).

Resulta claro que en Alchichica *C. stigmaterus*, residente habitual de la zona litoral, toma ventaja de la disponibilidad de la zona profunda del lago en cuanto se oxigena, constituyendo un hábitat prácticamente vacío, sin competencia ni depredadores y con alimento fresco disponible (diatomeas recientemente sedimentadas procedentes del florecimiento invernal). De esta manera, las larvas se alimentan y crecen en el fondo mientras éste se mantiene oxigenado. Unos meses después, cuando el fondo se torna anóxico, es el momento en el cual el organismo asciende como pupa para emerger como adulto, dejando el lago y pasando al medio aéreo.

Por otro lado, los oligoquetos son otro grupo comúnmente presente en el bentos de los lagos profundos tal y como mostró, por ejemplo, el estudio realizado por SÄRKKÄ (1978) en la zona profunda de 36 lagos de Finlandia. Este autor encontró que *Tubifex tubifex* y *Limnodrilus hoffmeisteri* eran dominantes o al menos se encontraron presentes en todos los lagos. Es importante mencionar que ambas especies se encuentran en la zona litoral de Alchichica (ALCOCER *et al.*, 1998), pero no así en la zona profunda.

La dominancia de *T. tubifex* está asociada a la capacidad de la especie de tolerar condiciones de baja concentración de oxígeno disuelto, es decir, que es capaz de regular su ritmo de consumo de oxígeno a una concentración de tan sólo 0.6 mg L^{-1} (BERG *et al.*, 1962). A pesar de lo anterior, *T. tubifex* prefiere habitar lagos oligotróficos mientras que *L. hoffmeisteri* se encuentra raramente a profundidades mayores a 20 m en lagos oligotróficos (SÄRKKÄ, 1978).

De igual forma en el lago Towada en Japón (OHTAKA, 2001), se reportó que en la zona profunda del lago ($> 40 \text{ m}$) la presencia de tres tubificidos (*Rhyacodrilus komarovi*, *Tubifex tubifex* y así como otros organismos pertenecientes a la familia Tubificidae) además de un lumbricúlido (*Lumbriculus variegatus*) está asociada al ambiente rico en oxígeno de la zona

profunda del lago lo que permitió la colonización de estas especies desde la zona litoral a la zona profunda.

Con base es lo anterior, es claro que si bien *Tubifex tubifex* y *Limnodrilus hoffmeisteri* podrían incursionar en la zona profunda del Lago Alchichica debido a su oligotrofia, característica que parece favorecer a estas especies, el largo periodo que permanece en anoxia la zona profunda del lago, impide la colonización y permanencia de estos oligoquetos. Al igual que los quironómidos, este hábitat representaría un ambiente favorable con relación a la ausencia de depredadores y competidores, así como a la elevada cantidad de alimento disponible.

En otro lago japonés, el Ikeda (OTHAKA, *et al.*, 2006), no se encontró ningún MIB en los sitios más profundos (233 m); sin embargo, a profundidades menores que variaron de 43 a 120 m donde se registraron dos oligoquetos (*T. tubifex* y *L. hoffmeisteri*) además de un quironómido (*Procladius* sp.) los cuales se distribuyeron a lo largo de estas profundidades, la ausencia de MIB en la máxima profundidad (230 m) se asoció principalmente a la anoxia en el hipolimnion.

En algunos embalses españoles la ausencia de bentos profundo se ha asociado tanto a la anoxia como a las concentraciones elevadas de H₂S presentes en el hipolimnion (REAL *et al.*, 2000; REAL y PRAT, 1992). Esta combinación hace que la zona profunda de los lagos sea un hábitat que presenta condiciones ambientales y biológicas adversas para el establecimiento de la comunidad de MIB.

De la misma manera, durante la estratificación cuando el hipolimnion del Lago Alchichica se torna anóxico, se genera H₂S, una condición que asociada a la anoxia prolongada seguramente está limitando de forma similar a lo encontrado en embalses españoles, aún más el potencial de colonización y/o persistencia de la comunidad de MIB ya que la concentración de H₂S en Alchichica podría alcanzar valores similares o incluso más elevados a los registrados en otros lagos como Banyoles, España (REAL *et al.*, 2000).

La comunidad de MIB profundos del lago oligotrófico Banyoles, España, está constituida principalmente de *Chironomus* y ostrácodos (Rieradevall y Prat, 1991). Estos autores asociaron, como se mencionó, tal simplificación al déficit de OD y la presencia de sulfuro de hidrógeno (H_2S). En otro estudio, la ausencia de ostrácodos para el mismo lago se justificó con base en los bajos niveles de oxígeno en el hipolimnion y al periodo de anoxia (Rieradevall y Roca, 1995). Lo anterior es exactamente lo opuesto a lo encontrado en el Lago Alchichica, ya que en Banyoles *Chironomus* es el género presente durante todo el año mientras que los ostrácodos, entre ellos el género *Candona*, sólo se encuentran cuando hay OD.

En resumen, la presencia de un largo periodo de anoxia hipolimnética junto con elevadas concentraciones de H_2S seguramente son las responsables de la reducida riqueza específica y bajas densidad y biomasa de la comunidad de MIB profundos del Lago Alchichica. Las dos especies coexisten solo cuando hay OD presente en el fondo del lago mientras que el ostrácodos seguramente sobrevive el prolongado periodo de anoxia entrando seguramente en estado de latencia.

A pesar de que existe un gran número de especies de MIB que habitan la zona litoral de Alchichica y que podrían potencialmente colonizar la vasta zona bentónica profunda, son las difíciles condiciones impuestas por el extenso periodo de anoxia y la presencia de H_2S las que seguramente han impedido que otros MIB colonicen y aprovechen el hábitat y alimento disponible en la zona profunda del lago y que los que lo hacen, lo hagan con densidades y biomazas reducidas. La diferencia entre los máximos de densidad de *C. stigmaterus* y *C. patzcuaro* seguramente se debe a que el ostrácodo -por encontrarse en el sedimento- aprovecha inmediatamente las buenas condiciones que representan la re-oxigenación del fondo, mientras que el díptero tiene que colonizar el fondo viniendo del entorno atmosférico.

Conclusiones

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos (MIB) de la zona profunda del Lago Alchichica está constituida por dos especies: el ostrácodo *Candona patzcuaro* y el díptero *Chironomus stigmaterus*. Ambas especies se presentaron en todas las estaciones de muestreo a lo largo del transecto centro-orilla. Temporalmente, *C. patzcuaro* se presentó durante todo el periodo de estudio mientras que *C. stigmaterus* sólo durante la circulación.

Tanto la riqueza específica (2) como la densidad ($196 \pm 339 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$) y la biomasa ($5.96 \pm 7.6 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2}$) de los MIB son menores en comparación con otros lagos similares. *C. patzcuaro* es la especie dominante tanto en densidad como en biomasa.

Aunque existió una tendencia a presentar mayores valores de densidad y biomasa en la estación más cercana a la orilla, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las 4 estaciones.

La variación temporal de la densidad y la biomasa de *C. patzcuaro* y de *C. stigmaterus* están relacionadas con la concentración de oxígeno disuelto aumentando ambas durante la circulación cuando se presentan las mayores concentraciones de OD y disminuyendo a lo largo del periodo de estratificación, conforme el hipolimnion se torna anóxico.

La simplificación de la comunidad de MIB de la zona profunda del Lago Alchichica es resultado, muy probablemente, de la combinación de un periodo largo (8 meses) de anoxia hipolimnética junto con la presencia de elevadas concentraciones de sulfuro de hidrógeno (H_2S).

La zona bentónica profunda de los lagos oligotróficos tropicales representa un hábitat hostil para la comunidad de macroinvertebrados bentónicos, ya que en comparación con los lagos templados, las mayores temperaturas prevalecientes en el hipolimnion favorecen una menor cantidad de oxígeno disuelto disponible, por un lado, así como mayores tasas de consumo lo cual implica el desarrollo de condiciones de anoxia prolongada. Lo anterior da por

resultado en comunidades más simplificadas constituidas por pocas especies que se presentan en bajo número y biomasa.

Literatura citada

ADAME, M., ALCOCER, J., y ESCOBAR, E., 2008: Size-fractioned phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. –*Freshwater Biology*. 53:22-31

ALCOCER, J., 1995: Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad. –*Tesis de Doctorado en Ciencias*. UNAM, Facultad de Ciencias, México. 106 pp

ALCOCER, J., y ESCOBAR-BRIONES, E., 2007: On the ecology of *Caecidotea Williamsi* Escobar-Briones & Alcocer (Crustacea: Isopoda: Asellidae) from Alchichica saline lake, Central Mexico. –*Hydrobiologia*. 576:103-109.

ALCOCER, J., ESCOBAR, E., LUGO, A. y PERALTA, L., 1998: Littoral benthos of the saline crater lakes of the Basin of Oriental, Mexico. –*Int. J. Salt Lake Res.* 7: 87-108.

ALCOCER, J., ESCOBAR, E., y OSEGUERA, L., 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: 115-122.

ALCOCER, J., ESCOBAR, E., PERALTA, L. y ÁLVAREZ F., 2002: Population structure of the macrobenthic amphipod *Hyaella azteca* Saussure (Crustacea: Peracarida) on the littoral zone of six crater lakes. In ESCOBAR-BRIONES E. & F. ÁLVAREZ (eds), *Modern Approaches to the Study of Crustacea*. Kluwer, The Netherlands. 11-115 ***

ALCOCER, J., y LUGO, A., 2003: Effects of El Niño on the dynamics of lake Alchichica, Central, Mexico. –*Geofis. Int.* 42: 523-528.

ALCOCER, J., LUGO, A., ESCOBAR, E., SÁNCHEZ, M., y VILA CLARA, G., 2000: Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic Lake Alchichica, Puebla, Mexico. -*Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 444-447

ALCOCER, J., LUGO, A., ESTRADA, S., UBEDA, M. y ESCOBAR, E. 1993(a): Littoral chironomids of a Mexican Plateau athalassohaline lake. -*Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25:444-447.

ALCOCER, J., LUGO, A., ESTRADA, S., UBEDA, M. y ESCOBAR, E. 1993(b): La macrofauna bentónica de los axalapazcos mexicanos. - *Actas VI Congreso Español de Limnología.* Granada. 409-415 pp.

APHA, AWWA y WPCF, 1985: Standard methods for the examination of water and wastewater. -*American Public Health Association.* Nueva York: 1193 pp

ARREDONDO, J. L., BORREGO, L. E., CASTILLO, R. M. y VALLADOLID, M. A. 1983: Batimetría y morfometría de los lagos maars de la Cuenca de Oriental, Puebla, México. - *Biótica.* 8:37-47.

BAUDO, R., OCCHIPINTI, A., NOCENTINI, A. M. y SABOLLA, M., 2001: Benthos of Lake Orta in the year 1996. -*J. Limnol.* 60: 241-248.

BERG, K., JONASSON, P. M. y OCKELMANN, K. W., 1962: The respiration of some animals from the profundal zone of a lake. -*Hydrobiologia,* 19:1-39.

BOUCHER, G., CLAVIER, J., y CARRIGUE, C., 1994: Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. -*Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107: 185-193.

BRODERSEN, K. P., PEDERSEN, O., LINDEGAARD, C. y HAMBURGER, K., 2004: Chironomids (Diptera) and Oxy-Regulatory Capacity: An Experimental Approach to Paleolimnological Interpretation. -*Limnology and Oceanography.* 49: 1549-1559

BUTLER, M. G., 1982: A 7 year life-cycle for two *Chironomus* species in Arctic Alaskan tundra ponds (Diptera: Chironomidae). -*Can. J. Zool.* 60: 58-70

CABALLERO, M., VILA CLARA, G., RODRÍGUEZ, A., y JUÁREZ, D., 2003: Short-term climatic change in lake sediments from lake Alchichica, Oriental, México. -*Geofis. Int.* 42: 529-537.

DELORME L. D., 1970, Freshwater ostracodes of Canada, part II: Subfamilies Cypridopsinae, Herpetocypridinae and family Cycloocyprididae. Part III: Family Candonidae. Part V: Family Limnocytheridae, Loxoconchidae. -*Canadian Journal of Zoology*. 48: 253 – 266; 1099 – 1127. 49: 43–64.

CRAEYMEERSCH, J., 1999: The use of macrobenthic communities in the evaluation of environmental change. -*PhD thesis*. University of Ghen.

EINARSSON, A., STEFÁNSDÓTTIR, G., JÓHANNESSON, H., ÓLAFFSON, J., GÍSLASON, G., WAKANA, I., GUDBERGSSON, G., y GARDARSSON, A., 2004: The ecology of lake Myvatn and the River Láxa: Variation in space and time. -*Aquatic Ecology*. 38: 317-348

EPLER, J. H., 2001. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, including Florida. -*Spec. Publ. SJ 2001-SP 13. North Carolina Dept. Envir. Nat. Resources, Raleigh, NC and Sr. Johns Water Management District, FL*, 526 pp.

ESCOBAR, E., ALCOCER, J., CIENFUEGOS, E., y MORALES, P., 1998: Carbon stable isotopes ratios of pelagic and littoral communities in Alchichica crater-lake, Mexico. -*Int. J. Salt Lake Res.* 7: 345-355.

ESCOBAR-BRIONES, E. y ALCOCER, J., 2002: *Caecidotea williamsi* (Crustacea: Isopoda: Asellidae), a new species from a saline crater-lake in the eastern Mexican Plateau. - *Hydrobiologia*. 477: 93-105.

FILONOV, A., TERESHCHENKO, I., y ALCOCER, J., 2006: Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. -*Geophysical Research Letters* 33 107404, DOI: 10.1029/2006GL025901.

GIERE, O., 1993: The microscopic fauna in Aquatic sediments. -*Spring-Verlag*. Germany. 328 pp

GOLDMAN, C.R; HORNE, A.J., 1983: Limnology. -*MacGraw-Hill*. New York. 464 pp

GRAY, J.S., 1981: The ecology of marine sediments. Cambridge Studies in Modern Biology 2. -*Cambridge University Press*. Cambridge. 185 pp

HEINIS, F. y DAVIDS C., 1993: Factors governing the spatial and temporal distribution of chironomid larvae in the Maarseveen Lakes with special emphasis on the role of oxygen conditions. -*Neth. J. Aquat. Ecol.* 27: 21–34

HERNÁNDEZ, M. C., 2001: Densidad y biomasa del a meiofauna de la zona litoral de los lagos-cráter Alchichica, Quechulac y Tecuitlapa, Puebla, México. -*Tesis de Licenciatura en Biología*. UNAM, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, México. 51 pp

HERNÁNDEZ, M. C., ESCOBAR, E., ALCOCER, J., 2010: Ensamble de crustáceos bentónicos en un lago salino tropical. -*Rev. Mex. Biodiver*: 81: S133-S140.

HIRABAYASHI, K., OGA, K y YAMAMOTO, M., 2007: Seasonal changes in depth distribution of aquatic Oligochaeta in Southern Lake Kizaki, Central Japan. -*Act. Hydrobiol. Sinica*. 31: 109 -116

HOBSON, K. A., AMBROSE, W. G., y RENAUD, P. E., 1995: Sources of primary production, benthic-pelagic coupling, and trophic relationships within the Northeast Water Polynya: insights from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. -*Mar. Ecol. Prog. Ser.* 128: 1-10.

HOPKINSON, C.S. y WETZEL, R.L., 1982: In situ Measurements of nutrient and oxygen fluxes in a coastal marine benthic community. –*Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 29-35

ITO, T., 1980: Longterm change of benthic macroinvertebrates and high contents of organic matters of bottom sediments in Lake Akan, Hokkaido, Japan. –*Report of Hokkaido Fish Hatchery.* 35:11-19

JUÁREZ, J. e IBÁÑEZ, A. L., 2003: Abundance and first record of benthic macroinvertebrates in lake Metztlán, Hidalgo, Mexico. –*Hidrobiológica.* 13: 137-144.

JÓNASSON, P., Benthic Invertebrates. En: SULLIVAN’O., P. E. y REYNOLDS, C.S. 2005: The lakes handbook limnology and limnetic ecology. –*Blackwell.* Reino Unido. 699 pp

KETELAARS, H. A. M., KUIJPERS, A.M. J. P., y VAN BREEMEN L. W. C. A. 1992: Temporal and spatial distribution of chironomid larvae and oligochaetes in two dutch storage reservoirs. –*Neth. J. Aquat. Ecol.* 26: 361-369

KONSTANTINOV, A. S., 1971: Ecological factors affecting respiration in chironomid larvae. –*Limnologica.* 8: 127–134

KUANG, Q., BI, Y., XIA, Y. y HU, Z. 2004: Phytoplankton community and algal growth potential in Taipinghu Reservoir, Anhui Province, China. –*Lakes & Reservoirs: Research and Management.* 9: 119-124.

LAVENTER, C. H., DAGAN, Y. y MIRES, D. 1968: Biological observations in fish ponds in the Na’aman region. –*Bamidgeh* 20:16-30

LEGENDRE, L., y RASSOULZADEGAN, F., 1996: Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control. –*Mar. Ecol. Prog. Ser.* 145: 179-193.

LEVEQUE, C., DEJOUX, C. y LAUZANNE, L., 1983: The benthic fauna, ecology, biomass and communities. In: Lake Chad ecology and productivity of shallow tropical ecosystem, 233-272 (*Carmouze, P.J., Durand, R. J. and leveque, C. eds*). *Monographiae Biologicae* 53, Dr.W.Junk publishers, The Hague.

LEWIS, W. M., 1996: Tropical lakes: how latitude makes a difference. *-Perspectives in tropical limnology*. 43-64

LEWIS, W.M., 2002: Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 2010-2013.

MANDAVILLE, M. S., 2002: Benthic Macroinvertebrates in Freshwaters-Taxa Tolerance Values, Metrics, and Protocols. www.chebucto.ca/Science.

MARGALEF, F.R., 1983: Limnología. *-Omega*. Barcelona, España. 1010 pp

MARTIN, C. D. y NEELY, K. R., 2001. Benthic macroinvertebrate response to sedimentation in a *Typha angustifolia* L. wetland. *-Wetlands Ecology and Management* 9: 441-454

MASON, W. T. 1973: An introduction to the identification of chironomid larvae. *-Analytical/Quality Control laboratory National Environmental Research Center. U.S. Environmental Protection Agency*. Cincinnati, Ohio. E.U.A. 98 pp

MULI, R. J., 2005: Spatial variation of benthic macroinvertebrates, and the environmental factors influencing their distribution in Lake Victoria, Kenya. *-Aquatic Ecosystem Health and Management*. 8:147–157.

NALEPA, T., HARTSON, D., BUCHANAN, J., CAVALETTO, J., LANG, G., y LOZANO., S., 2000: Spatial variation in density, mean size, and physiological condition of the holarctic amphipod *Diporeia* spp. in Lake Michigan. *-Freshwater Biology*. 43: 107-119

OHTAKA, A., 2001. Oligochaetes in Lake Towada, Japan, an oligotrophic caldera. - *Hydrobiologia* 463:83-92

PERALTA, L., ESCOBAR, E., ALCOCER, J. y LUGO, A., 2002: Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central Mexico: species composition, density and biomass. - *Hydrobiologia*. 467:109-116

PESANT, S., LEGENDRE, L., GOSSELIN, M., ASHJIAN, C., BOOTH, B., DALY, K., FORTIER, L., HIRCHE, H.J., MICHAUD, J., SMITH, R. E. H., SMITH, S. y SMITH, W. O. 1998: Pathways of carbon cycling in the euphotic zone: the fate of largesized phytoplankton in the Northeast Water Polynya. - *J. Plankton Res.* 20: 1267-1291.

PETRIDIS, D. y SINIS, A., 1993: Benthic macrofauna of Tavropos reservoir (central Greece). - *Hydrobiologia*. 262: 1-12

PINDER, L. C. V. 1986: Biology of freshwater chironomidae. - *Ann. Rev. Ent.* 31:1-23

PINDER, L. C. V. 1995: The habitats of chironomid larvae. In: Armitage, P., Cranston, P.S. & Pinder, L.C.V. (Eds) - *The Chironomidae: the Biology and Ecology of Non-biting Midges*. 108-135. Chapman and Hall, London

POINER, I.R. y KENNEDY, R. 1984: Complex patterns of change in the macrobenthos of a large sandbank following dredging. - *Mar. Biol.* 78: 335-352.

RAMOS-HIGUERA, E., ALCOCER, J., ORTEGA-MAYAGOITIA, E., y CAMACHO, A., 2008: Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. - *Hidrobiológica*. 18: 105-113.

RAMSEY, B. J. y WHITE, S. D., 2007: Spatial Distribution of Benthic Macroinvertebrates in a Sidearm Embayment of Kentucky Lake. - *Journal of the Kentucky Academy of Science*, 68(1): 50-58.

REAL, M. y PRAT, N., 1992: Factors influencing the distribution of chironomids and oligochaetes in profundal areas of Spanish reservoirs. –*Neth. J. Aquat. Ecol.* 26: 405-410

REAL, M., RIERADEVALL, M. y PRAT, N., 2000: Chironomus species (Diptera: Chironomidae) in the profundal benthos of Spanish reservoirs and lakes: factors affecting distribution patterns. –*Fresh. Biol.* 43: 1-18

RIERADEVALL, M. y PRAT, N., 1991: Benthic fauna of Banyoles lake (NE Spain). –*Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1020-1023

RIERADEVALL, M., y ROCA, J. R., 1995: Distribution and population dynamics of ostracodes (Crustacea, Ostracoda) in a karstic lake: Lake Banyoles (Catalonia, Spain). –*Hydrobiologia* 310: 189–196

SALMOIRAGHI, G. P., GUMIERO, B., PASTERIS, A., PRATO, S., BONACINA, C. y BONOMI, G., 2001: Breakdown rates and macroinvertebrate colonisation of alder (*Alnus glutinosa*) leaves in an acid lake (Lake Orta, N. Italy), before, during and after a liming intervention. –*J. Limnol.* 60: 127-133

SÄRKKÄ, J., 1989: Meiobenthic naidid and aeolosomatid oligochaetes from the profundal zone, and relations of species to eutrophication. –*Hydrobiologia.* 180: 185-190

SÄRKKÄ, J., 1978: New records of profundal Oligochaeta from Finnish lakes, with ecological observations. –*Ann. Zool. Fennici.* 15: 235-240

SEMINARA, M., BAZZANTI, M. y TAMORRI, C., 1990: Sublittoral and profundal chironomid (Diptera) communities of Lake Vico (Central Italy): relationship to the trophic level. –*Annis. Limnol.* 26: 183-193

SIBAJA-CORDERO, J., y UMAÑA-VILLALOBOS, G., 2008: Invertebrados bentónicos del lago Cote, Costa Rica. –*Rev. Biol. Trop.* 56: 205-213

SMILJKOV, S., SLAVEVSKA-STAMENKOVIC, V., PRELIC, D. y PAUNOVIC, M., 2008: Distribution of benthic macroinvertebrates in Mantovo Reservoir (South-East part of the Republic of Macedonia). -*Balwois Ohrid*, Republic of Macedonia.

TUDORACEA, C. y HARRISON. A. D., 1988: The benthic communities of the saline Lakes Abijata and Shala (Ethiopia). -*Hydrobiologia*. 158:117-123

VALDOVINOS, C., y FIGUEROA, R., 2000: Benthic community metabolism and trophic conditions of four South American Lakes. -*Hydrobiologia*. 429: 151-156.

VELASCO, L., ARDILES, V., VILACLARA, G. y ALCOCER, J., 2011: Sedimentación de las principales especies de fitoplancton en el Lago Alchichica, México. pp. 161-173. En: F.R. Gío Argaez y M.T.L. Rosales Hoz (eds.). -*Interacciones en el Planeta Tierra. ICML, UNAM*. México. 250 pp.

VERNEAUX, V., VERNEAUX, J., SCHMITT, A. y LAMBERT , J., 2004: Relationships of macrobenthos with dissolved oxygen and organic matter at the sediment water interface in ten French lakes. -*Arch. Hydrobiol*. 160: 247-259

VILACLARA, G., CHÁVEZ, M., LUGO, A., GONZÁLEZ, H., Y GAYTÁN, M., 1993: Comparative description of crater-lakes basic chemistry in Puebla State, México. -*Verh. Internat. Verein. Limnol*. 25:435-440.

WANG, H., y LIANG, Y., 2001: A preliminary study of oligochaetes in Poyang Lake, the largest freshwater lake of China, and its vicinity, with description of a new species of *Limnodrilus*. -*Hydrobiologia*. 463: 29-38

WEBER, C.I., 1973: Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface waters and effluents macroinvertebrates. -*U. S. Environmental Protection Agency*. Cincinnati, EU. 38 pp.

WETZEL, R.G., 1981: Limnología. –*Omega*. Barcelona, España. 679 pp.

WETZEL, R.G., y LIKENS, G.E., 1979: Limnological analyses. –*W.B. Saunders*. Philadelphia, EU. 357 pp

WILHM, J. y MCCLINTOCK, N. 1978: Dissolved oxygen, concentration and diversity of benthic macroinvertebrates in an artificially destratified lake. –*Hydrobiologia*. 57: 163-166

WILLIAMS, D. y FELTMATE, B., 1992: Aquatic Insects. –*CAB International*. Wallingford. Reino Unido. 358 pp.