



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación espacial y temporal de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en los
componentes base de la estructura trófica del Lago de Pátzcuaro,
Michoacán, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

Rodrigo Pacheco Muñoz



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Luis Zambrano González

Cd. Universitaria, D. F. 2014



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.

Hoja de Datos del jurado

1. Datos del alumno

Pacheco

Muñoz

Rodrigo

55 73 67 88

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

305585589

2. Datos del tutor

Dr.

Luis

Zambrano

González

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Silvia

Castillo

Argüero

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Zenón

Cano

Santana

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Elizabeth

Ortega

Mayagoitia

6. Datos del sinodal 4

Biol.

Fernando

Córdova

Tapia

7. Datos del trabajo escrito

Variación espacial y temporal de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

en los componentes base de la estructura trófica del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México

39p

2014

“Una cosa es correcta cuando tiende a preservar la integridad, estabilidad y belleza de la comunidad biótica. Es incorrecto cuando tiende a lo contrario.”

- Aldo Leopold

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, pues sin su financiamiento e interés en la recuperación ambiental del Lago de Pátzcuaro, este trabajo no hubiera sido posible.

A los miembros de mi jurado, Dra. Silvia Castillo Argüero, Dr. Zenón Cano Santana, Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia y Biol. Fernando Córdova Tapia, cuyas pacientes observaciones, comentarios y recomendaciones, me hicieron reflexionar, analizar y comprender de una mejor forma este trabajo.

A Luis Zambrano, quien desde el inicio de mi carrera me brindó grandes oportunidades para mi desarrollo profesional, por compartir su experiencia y por su amistad.

A Karen Levy, Fish Córdova y Chips Merlo, cuyos trabajos previos, experiencia y amistad, me han servido enormemente en mi formación.

A mis compañeros y amigos del taller, Daniel, Nuria, Pablo y Kenia, cuya compañía en este viaje fue invaluable.

A mi padre y madre, quienes gracias a su paciencia, amor e interés por mi formación, me dieron el obsequio máspreciado: educación.

A mi hermano, quien me ha acompañado toda mi vida. Sin él no sería el mismo y no estaría aquí.

A Karen, con quien hago el mejor equipo del mundo. Encontrarme con ella en este tiempo/espacio siempre será la mejor coincidencia que me pudo haber ocurrido. Gracias por estar ahí.

A mi pandilla, Javi, Gabo, Daniel, Sando y Fel, quienes hicieron de la universidad una de las etapas más agradables y memorables de mi vida.

A Iván, Azul, Alex, Juanc, Regis, Car, Ale, Ricky, Maria, Juanc y Teno, cuyas amistades siempre las tengo conmigo esté donde esté.

A mi equipo de Historias Cientificas, Sof, Vic y Emi, quien con su visión, entusiasmo y amistad, me han ayudado a hacer realidad uno de mis sueños.

Al Laboratorio de Restauración Ecológica, cuyos miembros, conversaciones y espacio, son lo mejor que un estudiante podría pedir. Le agradezco a cada uno de sus miembros por ser como son.

¡De verdad, muchas gracias!

ÍNDICE

1. Introducción
 - 1.1 El detritus y la variabilidad en el ecosistema
 - 1.2 El uso de los isótopos estables de ^{13}C y ^{15}N en los ecosistemas
 - 1.3 La problemática del Lago de Pátzcuaro
2. Objetivos e hipótesis
3. Materiales y método
 - 3.1 Sitio de estudio
 - 3.2 Muestreo en campo
 - 3.3 Firmas isotópicas
 - 3.4 Análisis estadísticos
4. Resultados
 - 4.1 Abundancia de quironómidos
 - 4.2 Isótopos estables
 - 4.3 Materia orgánica particulada
 - 4.4 Sedimento
 - 4.5 Quironómidos
 - 4.6 Diferencias isotópicas entre quironómidos que habitan sustratos distintos
 - 4.7 Relación entre $\delta^{15}\text{N}$ MOP y nutrientes
 - 4.8 Análisis de cluster
5. Discusión y conclusiones
 - 5.1 Densidad de quironómidos
 - 5.2 Heterogeneidad isotópica del Lago de Pátzcuaro
 - 5.3 Firmas isotópicas
 - 5.4 Conclusiones
6. Literatura citada
7. Anexos

RESUMEN

En los lagos como Pátzcuaro una ruta importante de movimiento de materia y energía es la del detritus, pues sustenta distintos niveles de la red trófica. Por lo tanto, conocer la entrada y producción de detritus y nutrientes es fundamental para entender la dinámica del ecosistema. Esta dinámica posee heterogeneidad espacial y temporal que puede relacionarse con la estructura trófica del sistema. En ocasiones, el uso de suelo aledaño a los cuerpos de agua puede ser un disturbio para esta dinámica. En el Lago de Pátzcuaro, los usos de suelo varían en distintas zonas. En la zona Norte predomina el suelo agrícola y urbano, en la zona Centro predomina el suelo forestal y en la zona Sur el suelo urbano. Asimismo, en los últimos años y de manera general se ha observado un aumento en los aportes de materia orgánica e inorgánica, en la erosión y asolvamiento de los suelos. Esto ha ocasionado cambios en la comunidad biótica y el lago se ha eutrofizado paulatinamente. En este estudio se identificó la heterogeneidad isotópica de los elementos base de la red trófica: sedimentos, materia orgánica particulada (MOP) y quironómidos, del Lago de Pátzcuaro con base en los isótopos estables de ^{13}C y ^{15}N obtenidos en las tres zonas del lago (Norte, Centro y Sur). Se colectó durante septiembre y diciembre de 2011 y abril de 2012 para abarcar las temporadas de lluvias, secas frías y secas cálidas, respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP y sedimento, entre zonas durante la temporada de lluvias, en los isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ de los sedimentos, entre zonas durante las temporadas de secas frías y cálidas, y en los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ de la zona Centro, entre temporadas. La zona Centro mostró una menor perturbación de origen antropogénico en relación con las zonas Sur y Norte. Por otro lado, la zona Norte mostró aportes de naturaleza agrícola ($\delta^{15}\text{N}$ Sedimento en secas cálidas: 5.46 ± 2.67 desviación estándar). En la zona Sur se encontraron aportes que sugieren un origen en el drenaje o en los desechos animales y en los fertilizantes agrícolas (6.10 ± 1.01 d.e.). Todos los sitios mostraron aportes provenientes del drenaje. También se identificó una relación negativa entre los isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP con el nitrógeno total en la zona Norte ($r = -0.76$) y con el amonio en la zona Centro ($r = -0.69$), lo que sugiere un enriquecimiento de ^{15}N puntual en cada zona. Los resultados sugieren que las zonas interactúan poco entre sí y en cada una ocurren procesos distintos que las caracterizan a lo largo del tiempo.

INTRODUCCIÓN

Todos los ecosistemas poseen heterogeneidad espacial y temporal que puede influir en las interacciones que existen entre los organismos que conforman las comunidades (Begon *et al.* 2006). De estas interacciones, unas de interés mayor en un ecosistema son las tróficas que, de acuerdo con Wetzel (1983), se refieren a aquellas que existen entre los organismos, en las que los nutrientes y la energía se transfieren y utilizan de uno a otro. De esta forma, la heterogeneidad se podría observar en la variabilidad de las interacciones de los organismos a lo largo de un ecosistema (Wagner y Fortin 2005). En los ecosistemas acuáticos continentales, las características del suelo aledaño pueden ocasionar heterogeneidad, por lo tanto, si el uso de suelo es modificado, este puede ser un disturbio que puede perturbar a la red trófica (Polis *et al.* 1997; Meyers 2003; Lövgren *et al.* 2006; Freedman *et al.* 2012).

Las redes tróficas se pueden conceptualizar como interacciones que se componen de eslabones conformados por grupos de organismos que coinciden en el lugar que ocupan en el flujo de energía, formando en su conjunto un nivel trófico. En un ecosistema, los niveles tróficos usan como fuente de recursos a otros niveles tróficos transfiriendo de esta manera la energía y los nutrientes presentes, dando como resultado la estructura trófica de la red (Wetzel 1983; Begon *et al.* 2006). Además, las redes tróficas son sensibles a los disturbios en los ecosistemas, ya sean naturales o antropogénicos, por lo que su estudio proporciona una herramienta útil para entender sus efectos (Guimerà *et al.* 2010).

En los ecosistemas, la materia y la energía se genera a través de la producción primaria de los organismos fotosintéticos (Begon *et al.* 2006). En los ecosistemas acuáticos continentales, la materia y la energía entra al sistema mediante dos vías principales: la alóctona y la autóctona. La vía alóctona se refiere a aquella cuyo origen se da en otro sitio (por ejemplo, la materia orgánica de las plantas terrestres), mientras que la autóctona se refiere a la que se genera dentro del mismo ecosistema (por ejemplo, la materia orgánica del fitoplancton) (Wetzel 1983; Begon *et al.* 2006). En la vía alóctona la naturaleza de la materia y energía que llega a los ecosistemas acuáticos dependen de las características de las zonas aledañas (Lövgren *et al.* 2006; Zambrano *et al.* 2009). Además, en estos sistemas que tienen como limitante la entrada de nutrientes de fuentes alóctonas, el reciclaje de nutrientes es fundamental (DeAngelis *et al.* 2009)

El detritus y la variabilidad en el ecosistema

En los ecosistemas, el reciclaje de nutrientes por medio de la vía del detritus y el consumo de este (detritívoros) forma una dinámica fundamental en la red trófica (Moore *et al.* 2004), al ser la ruta por la cual una parte de la materia y energía se torna disponible para los organismos (Rich y Wetzel 1978). El detritus se entiende como aquella materia orgánica inerte compuesta por tejido y exudado de plantas y animal, heces, y restos de microbiota (Moore *et al.* 2004). De esta forma, la vía del detritus proporciona mayor energía y materia a las redes tróficas (Mann 1988; Moore *et al.* 2004) generando estabilidad en la red trófica (Wetzel 1983).

En los lagos, el detritus se puede encontrar tanto en la columna de agua como en los sedimentos y su ruta representa un factor de importancia relevante para la biota de dichos ecosistemas (Rich & Wetzel 1978). En la columna de agua, el detritus se puede encontrar de dos formas que divergen por su constitución física: en materia orgánica disuelta (MOD), conformada por moléculas orgánicas simples o complejas, y en materia orgánica particulada (MOP), la cual abarca todas las partículas de mayor tamaño que las que se encuentran en la MOD (Moore *et al.* 2004). Generalmente, se considera que gran parte de la MOP se encuentra constituida por la materia orgánica proveniente del fitoplancton (Gu *et al.* 2006; Marty y Planas 2008). El detritus presente en los sedimentos está constituido por toda la materia que se precipita en el cuerpo de agua. La tasa de formación del sedimento puede variar dependiendo del sitio, además puede ser modificada gracias a su resuspensión por acción de las corrientes causadas por fenómenos físicos como las termoclinas, las corrientes de viento y las haloclinas, entre otras (Fortino *et al.* 2008).

El detritus que se encuentra en la columna de agua y en los sedimentos de los lagos es consumido por diversos grupos de organismos como bacterias, hongos e invertebrados. Dentro del último grupo se encuentran las larvas de los dípteros de la familia Chironomidae, consideradas eslabones fundamentales de la red trófica por su contribución en el reciclaje de nutrientes (Gonçalves *et al.* 2003; Vescovi *et al.* 2011). Los quironómidos constituyen el grupo de invertebrados más denso y diverso involucrado en el consumo, transformación e interacción con el detritus (Pinder 1986; Gonçalves *et al.* 2003; Porinchi y Macdonald 2003). Su hábitat es variado y muestran una alta tolerancia a valores extremos de concentración de oxígeno, temperatura, profundidad, productividad, salinidad y pH, por lo que, en algunos casos, la composición de sus comunidades es utilizada para la clasificación de cuerpos de agua (Porinchi y Macdonald 2003). Esta familia contiene entre 8,000 y 20,000 especies clasificadas en diez subfamilias, de entre las cuales tres son las más comunes en los ecosistemas de agua dulce: Tanypodinae, Orthoclaadiinae y Chironominae (Porinchi y Macdonald 2003). Estos organismos son holometábolos, pues pasan por cuatro etapas en su ciclo de vida: huevo, larva, pupa y adulto, siendo el estadio larval el que abarca un mayor tiempo y el estado adulto el único que tiene hábitos terrestres (Porinchi y Macdonald 2003). Su tipo de alimentación es variada pero el detritus es dominante (Pinder 1986). Las larvas de los quironómidos forman parte de la alimentación de los peces, lo que los convierte en un enlace entre los niveles tróficos de un ecosistema. Además, sus ciclos de vida rápidos, su escasa vagilidad y su alta capacidad de vivir en ambientes extremos, los hace útiles como bioindicadores de perturbaciones (Pinder 1986; Porinchi y Macdonald 2003).

La entrada de detritus y nutrientes alóctonos puede tener repercusiones en la productividad primaria y secundaria de los ecosistemas (Meyers e Ishiwatari 1993; Polis *et al.* 1997; Kellman y Hillaire-Marcel 2003; DeAngelis *et al.* 2009). Es por eso que conocer cómo se presentan las entradas de energía y materia en un lago es fundamental para mejorar el entendimiento de las redes tróficas de los sistemas acuáticos. Tradicionalmente, el estudio de las redes tróficas se ha llevado a cabo mediante el análisis del contenido estomacal de los organismos o eslabones que se pretenden estudiar. El uso del análisis de contenido estomacal presenta diversas deficiencias como la necesidad de contar con grandes tamaños de muestra (García *et al.* 2006), la limitación a

sólo observar la dieta del organismo en un momento preciso, la dificultad de observar lo que ya ha sido asimilado (Davis *et al.* 2012) y la imposibilidad de integrar en el análisis a los eslabones de niveles tróficos que involucran el reciclaje de nutrientes, como el sedimento, los organismos fotosintéticos o, en el caso de los lagos, la materia orgánica particulada. Es por eso que para entender de mejor manera la integración y flujo de la materia y energía en las redes tróficas se han desarrollado nuevos métodos. El de mayor aceptación es el método basado en el análisis de isótopos estables debido a que ofrece información acerca de la alimentación temporal de los organismos, la dieta asimilada, la transferencia de energía, y la interacción entre la fuente de alimento y el consumidor (Vander Zanden y Rasmussen 2001; Post 2002; Fry 2006; Davis *et al.* 2012). Por medio de ellos, es posible determinar los niveles tróficos que posee un ecosistema (Vander Zanden y Fetzer 2007), las relaciones tróficas entre los organismos, los efectos causados por las especies invasoras (Zambrano *et al.* 2010; Cordova-Tapia 2011), las historias de vida de los organismos, sus migraciones (Fry 2006), el ingreso de materia con origen antropogénico (Meyers y Ishiwatari 1993; Kellman y Hillaire-Marcel 2003; Lehmann *et al.* 2004; Fry 2006; Gu *et al.* 2006; Ángel 2010) y las condiciones históricas del ingreso de nutrientes en los lagos (Schelske y Hodell 1995).

El uso de los isótopos estables de ^{13}C y ^{15}N en los ecosistemas

Los isótopos son formas de un mismo elemento que difieren en el número de neutrones que poseen en su núcleo, teniendo diferencias en sus propiedades químicas casi imperceptibles. Todos los elementos de la tabla periódica cuentan con una o más formas isotópicas. Un aumento en el número de neutrones en el núcleo puede desestabilizar los átomos de ciertos elementos, provocando un decaimiento radioactivo, lo que hace que la mayor parte de los isótopos sean de vida corta. Los isótopos que no tienen un decaimiento radioactivo se les conoce como isótopos estables (Fry 2006). Para nombrar a los isótopos estables se utiliza la letra griega delta “ δ ”, simbolizando que el valor dado es un valor de diferencia con base en la composición isotópica de un material estándar de referencia internacional, el cual se expresa con la fórmula siguiente:

$$\delta^h X = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}} - 1)] * 1000$$

Donde X es el elemento con el que se trabaja, h es la masa del isótopo estable y R representa la proporción del isótopo estable con respecto al elemento común del que forma parte. Finalmente, la multiplicación por 1000 se utiliza para amplificar las pequeñas diferencias entre la muestra y el material de referencia, dando como unidad un valor por mil (‰) (Fry 2006).

En el estudio de las redes tróficas, los isótopos estables de carbono y nitrógeno son los más utilizados para observar y analizar los flujos de energía y materia en los ecosistemas (Das *et al.* 2007), sobre todo de los sistemas lacustres (Gu *et al.* 2006). En el caso del carbono, el isótopo estable que se utiliza es el ^{13}C y su material estándar de referencia internacional es la Pee Dee Belemnita (PDB), mientras que en el nitrógeno se utiliza el ^{15}N y su material estándar de referencia es el nitrógeno atmosférico (UC Davis Stable Isotope Facility 2013). El isótopo estable ^{13}C resulta

de gran utilidad debido a la forma en la que se distribuye y mantiene su composición a lo largo del ecosistema ya que prácticamente no es afectado por procesos diagénicos o posfotosintéticos (Fry 2006). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se mantienen desde la base y a lo largo de los niveles de la red trófica, resultando útil para identificar el origen de la materia orgánica y los cambios en la productividad de los lagos (Das *et al.* 2007). Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ en la materia orgánica (MO) de los productores primarios son el resultado del fraccionamiento isotópico producido por la forma en la que su metabolismo incorpora el carbono (Meyers y Ishiwatari 1993) y por la pequeña diferencia de masa que existe entre el ^{12}C y el ^{13}C (O'Leary 1988). En los organismos fotosintéticos con metabolismo C_3 , la fijación y la captura de CO_2 está dada por la enzima Rubisco, la cual se encuentra limitada por su capacidad de carboxilar la ribulosa bifosfato (O'Leary 1988; Farquhar *et al.* 1989) y, como resultado, la MO orgánica proveniente de plantas terrestres presenta valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -28‰ aproximadamente (Meyers y Ishiwatari 1993; Torres *et al.* 2012), mientras que la MO proveniente de fitoplancton presenta valores de -20 a -30‰ (Meyers 2003; Lehmann *et al.* 2004; Das *et al.* 2007; Torres *et al.* 2012). En las plantas C_4 , la captura de CO_2 se da en las células mesófilas, en donde es tomado por la fosfoenolpiruvatocarboxilasa, y luego es dividido en compuestos químicos distintos y posteriormente se fija por la Rubisco, cuya discriminación de carbono es alta, siendo estos dos pasos fundamentales en su fraccionamiento dando valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -14‰ (O'Leary 1988). Las plantas que presentan la vía CAM absorben el CO_2 durante la noche usando la fosfoenolpiruvatocarboxilasa y la malato deshidrogenasa formando ácido málico, que luego es descarboxilado y tomado por la Rubisco. Por la tarde, muchas plantas realizan la fotosíntesis por la vía C_3 , lo que resulta en valores de $\delta^{13}\text{C}$ de entre -10 y -20‰ (O'Leary 1988). Sin embargo, las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de las muestras pueden verse alteradas por el tipo de especie, diversos factores físicos y químicos del ambiente, luz, pH y la cantidad del CO_2 presente en el ecosistema (Bratkič *et al.* 2012).

Los isótopos estables de ^{15}N , por su parte, proveen de información para identificar el flujo de energía de la red trófica de forma que el consumidor se enriquece de una fuente de $\delta^{15}\text{N}$ (3—4‰), lo que permite identificar la posición del consumidor en dicha red trófica (Vander Zanden *et al.* 1999). Durante la asimilación del nitrógeno, los organismos tienden a incorporar el isótopo de mayor peso (^{15}N) y desechan, en mayor medida, el de menor peso (^{14}N), por lo que, a medida que consume más isótopos pesados, la proporción de $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos y en sus desechos será mayor (Schoeller 1999). Así, el uso de estos isótopos como rastreadores o marcadores para identificar fuentes alóctonas de nitrógeno en los cuerpos de agua resulta ser una buena herramienta (Vander Zanden *et al.* 2005). Por ejemplo, las aguas residuales de origen humano presentan un alto enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$ (10—20‰) (Acclerland y Valiela 1998; Meyers 2003; Vander Zanden *et al.* 2005; Bratkič *et al.* 2012), mientras que los agroquímicos sintéticos, al ser producidos con nitrógeno atmosférico (Townsend-Small *et al.* 2007), tienen un enriquecimiento bajo (-3—3‰) (Vander Zanden *et al.* 2005; Bratkič *et al.* 2012). Sin embargo, el nitrógeno atmosférico que se encuentra en los suelos, por acción de organismos nitrificadores presenta un enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$ un poco más elevado (2—8‰) (Acclerland y Valiela 1998; Vander Zanden *et al.* 2005). El nitrógeno inorgánico disuelto en el agua cuenta con un enriquecimiento de 7 a 10‰ (Meyers y Ishiwatari 1993; Meyers 2003; Das *et al.* 2007). El nitrógeno de la MO proveniente de plantas

terrestres con respecto al encontrado en el fitoplancton suele estar menos enriquecido en $\delta^{15}\text{N}$ (Meyers y Ishiwatari 1993; Meyers 2003; Das *et al.* 2007; Torres *et al.* 2012). Recientemente se ha observado que a través de una correlación directa con alguna de las diferentes fracciones de nitrógeno inorgánico disuelto (nitrógeno total, nitratos, nitritos y amonio) presentes en los cuerpos de agua continentales, con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP, es posible realizar la identificación de la fuente de nitrógeno asimilada por el fitoplancton (Bratkič *et al.* 2012).

La problemática del Lago de Pátzcuaro

Desde hace 2 mil años, las tierras aledañas al Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México han estado sujetas a diversas modificaciones provenientes de las actividades antropogénicas (Fisher *et al.* 2003) y fue en 1936 cuando la cuenca del Lago de Pátzcuaro fue decretada como Zona Protectora Forestal Vedada. Entre 1931 y 1955, las primeras investigaciones que se llevaron a cabo en el Lago de Pátzcuaro consideraban que presentaba condiciones intermedias entre un lago oligotrófico y uno eutrófico, además de presentar una cantidad moderada de contaminantes (Chacon-Torres *et al.* 1993; Rosas *et al.* 1993). Sin embargo, estudios recientes indican que la cubierta de uso de suelo agrícola y urbano han aumentado, aunado a la disminución de la cobertura de bosques y el incremento de su área perturbada (Huerto *et al.* 2008). Tanto, que en el 2012, el estado ocupó el primer lugar en deforestación.

Por otro lado, la comunidad íctica del lago ha sufrido cambios en las últimas décadas (Chacón-Torres *et al.* 1993). Una de las causas es la alta extracción de peces por parte de las pesquerías (Córdova-Tapia, 2011). En 1988, la extracción de peces en el lago llegó a su pico máximo, teniendo un decline en los años posteriores que se mantiene hasta nuestros días (Orbe-Mendoza *et al.* 2002). Otra de las causas de la modificación de la comunidad se debe a la introducción de las especies exóticas *Oreochromis niloticus* y *Cyprinus carpio*, cuya fecha de introducción es desconocida, pero se sabe que compiten con las especies nativas (Córdova-Tapia 2011).

Todo lo anterior sugiere que las actividades humanas de los últimos años han aumentado la contaminación orgánica e inorgánica, la erosión y asolvamiento de los suelos, los cambios en las comunidades ecológicas y la eutrofización del lago (Sánchez-Chávez *et al.* 2011). Además, actualmente dos tercios de las aguas que son vertidas al lago no son tratadas de forma apropiada (CCLP, 2007) y existe una desecación paulatina que provoca que el cuerpo de agua pierda terreno año tras año (Orozco *et al.* 2010).

Los disturbios en el Lago de Pátzcuaro y en sus zonas aledañas no son homogéneos. En la zona Norte predomina el uso de suelo agrícola, en la zona Centro el boscoso y en la zona Sur el urbano (Huerto *et al.* 2008). Del mismo modo, con base en parámetros físico-químicos, el lago cuenta con distintos grados de perturbación en estas tres zonas: la zona Sur tiene el menor índice de calidad de agua (ICA), mientras que la zona Centro cuenta con el mejor ICA de entre las tres zonas (Sánchez-Chávez *et al.* 2011). Además, también se ha observado que la diversidad de componentes tróficos es distinta: la zona Sur posee la menor diversidad y la zona Centro tiene la

mayor (Cordova-Tapia 2011). De esta forma, se esperaría que ciertos aportes al lago que influyen en la red trófica de la comunidad, como el carbono o el nitrógeno, sean distintos en las distintas zonas del lago. Por lo tanto, la identificación de la heterogeneidad del Lago de Pátzcuaro, con base en la entrada de materia orgánica y de nutrientes en distintas zonas, por medio del uso de los isótopos estables de ^{13}C y ^{15}N en eslabones base de la red trófica, resulta útil para entender la dinámica y perturbación actual (Vander Zanden *et al.* 2005).

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de esta tesis es determinar las diferencias espacio-temporales de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los componentes base de la estructura trófica del Lago de Pátzcuaro. Por otra parte, los objetivos particulares, derivados del anterior, son los siguientes:

1. Determinar la variación espacio-temporal de la densidad de quironómidos.
2. Conocer la firma isotópica de la materia orgánica particulada, de los sedimentos y de los quironómidos. Determinar si existe una relación entre los isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los tres componentes mencionados.
3. Conocer las diferencias entre los quironómidos que habitan el sedimento y los que habitan la vegetación acuática en sus firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.
4. Determinar la relación entre las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la materia orgánica particulada y la concentración de amonio, nitratos y nitrógeno total en el lago.

Se formula como hipótesis que si las actividades antropogénicas alrededor del Lago de Pátzcuaro generan una heterogeneidad ambiental, entonces esa heterogeneidad se verá reflejada en las firmas isotópicas de los componentes base de la estructura trófica del lago.

MATERIALES Y MÉTODO

Sitio de estudio

El Lago de Pátzcuaro está localizado en los municipios de Pátzcuaro, Quiroga, Erongarícuaro y Tzintzuntzan, todos ellos en el estado de Michoacán, México ($19^{\circ}31' - 19^{\circ}41' \text{ N}$ y $101^{\circ}32' - 101^{\circ}43' \text{ O}$) (Orbe-Mendoza *et al.* 2002; Figura 1). Se encuentra dentro de la cuenca del mismo nombre y ahí cubre una extensión de 75.96 km^2 , que representan el 8.1% de ésta (Huerto *et al.* 2008). El Lago de Pátzcuaro es eutrófico (Sánchez-Chávez *et al.* 2011), y tiene una profundidad promedio de 4 m y una máxima de 12.2 m (Orbe-Mendoza *et al.* 2002). La temperatura promedio de la columna de agua es de 19.4°C y no presenta estratificaciones en términos de pH, conductividad eléctrica, temperatura y oxígeno disuelto, por lo que se considera un lago mezclado (Rosas *et al.* 1985; Sánchez-Chávez *et al.*, 2011). Desde 2004, el lago cuenta con 707 ha de la zona suroeste consideradas como sitio RAMSAR (Chacón-Torres *et al.* 2004).



Figura 1. Localización geográfica del Lago de Pátzcuaro en el estado de Michoacán.

La cuenca de Pátzcuaro se encuentra a una altitud de entre 2,000 y 3,200 ms.n.m.(Chacón-Torres *et al.* 2004) y, forma parte del Eje Neovolcánico y de la región hidrológica Lerma-Chapala-Santiago (RH12G; Huerto *et al.* 2008). Se trata de una cuenca endorreica de origen tectónico (Sánchez-Chávez *et al.* 2011) sujeta a una precipitación anual de 900—1,250 mm y a una temperatura media anual de 16°C (Orbe-Mendoza *et al.* 2002; Fisher *et al.* 2003). Su clima es templado subhúmedo extremo con un auge de temperatura durante junio (Huerto *et al.* 2008) y, con lluvias de junio—septiembre (Servicio Meteorológico Nacional 2010) .

La cuenca tiene distintos usos de suelo: agrícola (45.4%), boscoso (18.5%), boscoso perturbado (17.6), y urbano-residencial (3.1%) (Huerto *et al.* 2011). Ésta se extiende por siete municipios (Erongarícuaro, Huiramba, Nahuatzen, Pátzcuaro, Quiroga, Tingambato y Tzintzuntzan) y alberga a 190,546 habitantes (INEGI 2010).

Actividades tales como el uso de fertilizantes, las descargas de aguas residuales, el aporte de MO y sedimentos al lago por asolvamiento generan acumulación de materiales en el cuerpo de agua debido a su característica endorreica(Orbe-Mendoza *et al.* 2002). Además, en las últimas décadas, el espejo de agua ha sufrido una desecación progresiva, teniendo una dirección que va del sureste al noroeste del lago (Orozco *et al.* 2010). Actualmente el lago recibe una descarga de aguas residuales de 226 L/s provenientes, principalmente, de cuatro descargas municipales ubicadas en Janitzio, Tzintzuntzan, Pátzcuaro y Erongarícuaro. Sin embargo, tan sólo el 27.8% de ese aporte es agua tratada (CCLP, 2007) y rebasa los límites máximos permisibles que dicta la norma NOM-001-SEMARNAT-1996 (Chávez-Martínez datos no pub.). Estos impactos no son homogéneos a lo largo del lago y se ha identificado, con base en las características físico-químicas (Sánchez-Chávez *et al.* 2007) y de rutas tróficas (Córdova-Tapia 2011), tres zonas distintas: zona sur, zona centro y zona norte (Sánchez-Chávez *et al.* 2007; Córdova-Tapia 2011). En la zona sur se ubican tres de las cuatro descargas de aguas residuales mencionadas(Sánchez-Chávez *et al.* 2007). Además, concentra la mayor cantidad de habitantes (INEGI 2010) y presenta el uso de suelo urbano de mayor extensión de la cuenca, sumado a la actividad turística de la zona y al traslado continuo de embarcaciones que vierten combustibles y aceites al lago. En comparación con las otras zonas del lago, la zona sur concentra la mayor cobertura de vegetación acuática (Huerto D. & Amador G. 2011), presenta la mayor densidad de especies exóticas (Zambrano *et al.* 2014.), tiene el menor Índice de Calidad de Agua (ICA: 60.33; Sánchez-Chávez *et al.* 2011), tiene la menor diversidad de componentes tróficos (Córdova-Tapia 2011) y presenta la mayor concentración de nutrientes (Chávez-Martínez datos no pub.). La zona centro, por su parte, concentra la menor cantidad de habitantes de la cuenca (INEGI, 2010). Es la zona que posee la mayor cobertura forestal y, por consiguiente, se considera como la zona menos perturbada (Huerto *et al.* 2008). La única descarga de aguas residuales es la que se encuentra en Erongarícuaro(Sánchez-Chávez *et al.* 2007). En relación con las otras zonas del lago, la zona centro cuenta con el mayor Índice de Calidad de Agua (ICA: 68.28) (Sánchez-Chávez *et al.* 2011), tiene la mayor diversidad de componentes tróficos (Cordova-Tapia 2011), cuenta con la menor densidad de especies exóticas (Zambrano *et al.* 2014) y la menor concentración de nutrientes (Chávez-Martínez datos no publicados).

La zona norte se caracteriza por sus suelos predominantemente agrícolas y es una zona con una cantidad intermedia de habitantes. La zona cuenta con la descarga de aguas residuales de Tzintzuntzan (Sánchez-Chávez *et al.* 2007). La zona norte cuenta con valores intermedios entre las zonas sur y centro en el Índice de Calidad de Agua (ICA: 63.73; Sánchez-Chávez *et al.* 2011), en la diversidad de componentes tróficos (Córdova-Tapia 2011) y en la concentración de nutrientes (Chávez datos no publ.). Esta zona tiene una baja densidad de peces exóticos (Zambrano *et al.* 2014) y tiene la menor cobertura de vegetación acuática (Huerto y Amador 2011).

Muestreo en campo

El muestreo se realizó en septiembre y diciembre de 2011 y en abril de 2012 para abarcar las temporadas de lluvias, secas frías y secas cálidas, respectivamente. El trabajo de campo se realizó en horario diurno, entre la 9:00 y las 16:00 h. Para obtener las muestras, se eligieron diez localidades a lo largo del lago para representar tres zonas: Zona Norte (Tzintzuntzan y San Jerónimo), Zona Centro (Cuello y Pacanda) y Zona Sur (Camino Hitzio, Janitzio, Napízaro, Jarácuaro, Hihuatzio y Embarcadero). La división del lago se hizo con base en la regionalización fisicoquímica propuesta por Sánchez-Chávez (2007) y la regionalización trófica propuesta por Córdova-Tapia (2011) (Figura 2; Tabla 1).

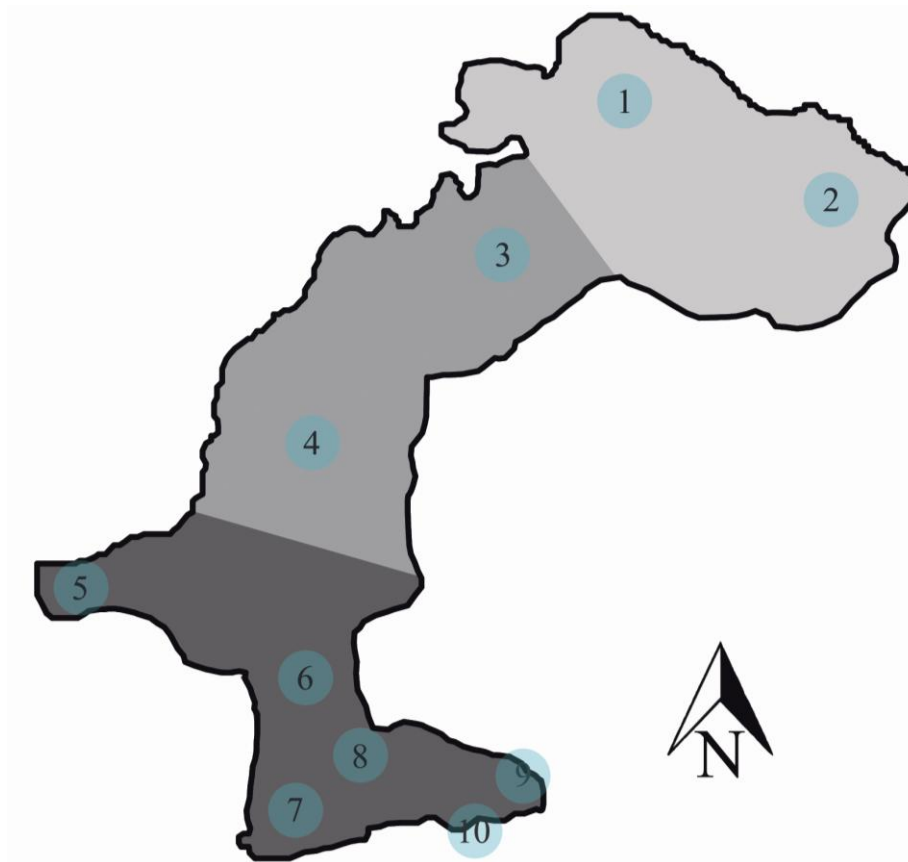


Figura 2. Sitios de muestreo y zonificación del Lago de Pátzcuaro con base en los estudios realizados por Sánchez-Chávez (2007) y Córdova-Tapia (2011). Zona Norte: Tzintzunzan (1) y San Jerónimo (2); Zona Centro: Cuello (3) y Pacanda (4); Zona Sur: Napízaro (5), Janitzio (6), Jarácuaro (7), Camino Hitzio (8), Hihuatzio (9) y Embarcadero (10).

Tabla 1. Coordenadas (UTM) de los puntos de muestreo en las distintas localidades y durante las distintas temporadas. Las coordenadas se obtuvieron en donde el equipo lo permitía .

Sitio	Nombre de localidad	Zona	Lluvias		Secas frías		Secas cálidas	
			Norte	Este	Norte	Este	Norte	Este
1	Tzintzunzan	Norte	232192	2175336	231961	2176272	231988	2175984
2	San Jerónimo	Norte	229491	2176861	226791	2177958	227552	2178218
3	Cuello	Centro	225760	2174806	224569	2173104	225070	2174568
4	Pacanda	Centro	221751	2169898	221805	2170325	221759	2170099
5	Napízaro	Sur	222361	2166649	218375	2168660	218621	2168486
6	Janitzio	Sur	218663	2168445	222312	2166382	222418	2166578
7	Jarácuaro	Sur	221900	2164817	221954	2163881	---	---
8	Camino Hitzio	Sur	223005	2164817	223357	2165433	223326	2165319
9	Hihuatzio	Sur	225496	2164651	225440	2164876	225446	2164652
10	Embarcadero	Sur	224562	2163629	225348	2163296	224488	2163642

Para el análisis de los componentes base de la estructura trófica se eligieron los siguientes eslabones representativos: la materia orgánica particulada (MOP), el sedimento superficial y larvas de la familia Quironomidae. Todas las muestras se mantuvieron en refrigeración a -4°C durante 3—5 días; posteriormente se almacenaron en el laboratorio hasta su procesamiento para obtener su firma isotópica. La MOP se extrajo a partir de una muestra de un litro de agua colectada a 1 m de profundidad. Se tomaron dos muestras para cada una de las localidades y se almacenaron en contenedores de 1 L. Para remover la mayor cantidad de zooplancton, previo al almacenamiento, las muestras se filtraron con una malla con luz de 150 µm.

Las muestras de sedimento se colectaron mediante el uso de una draga tipo Ekman de 3.5 L. Se tomaron dos muestra por localidad y se utilizó únicamente el sedimento que se encontraba dentro de la draga a una profundidad de <0.5 cm con el objetivo de obtener el sedimento más reciente. El volumen de cada muestra fue de 1.5 ml.

Las larvas de la familia Quironomidae se colectaron de dos sustratos diferentes: sedimento y lirio. Para fines del estudio no se consideró la especie ni el estadio larvario, ya que su especialización y variación alimenticia, tanto a nivel de especie como de estadio no afecta el propósito del estudio. Para obtener las larvas que se encontraban en los sedimentos se utilizó una draga tipo Ekman de 3.5 L, la cual se arrojó de tres a cuatro veces por localidad, en cada uno de los muestreos. El peso del sustrato varió entre localidad, entre 5 y 10 kg peso fresco. Para la colecta de los quironómidos el sustrato se filtró con mallas de 1.5 mm, 1 mm y 300 µm de luz. Las larvas se colectaron manualmente y se colocaron en tubos Eppendorf de 1.5 ml. La densidad se obtuvo estandarizando el número de quironómidos presentes en 1 kg de peso fresco de sustrato. Por otro lado, la colecta de quironómidos que habitan el lirio varió entre localidades debido a que el patrón de distribución de esta planta fue distinto a lo largo del lago. Por ejemplo, no se registró la presencia de lirio en la Zona Norte en ninguna de las tres colectas. Como la abundancia de lirios y de quironómidos extraídos varió entre localidades, únicamente se colectó la cantidad necesaria de esos insectos para obtener la firma isotópica (0.8—1.2 mg). Los lirios se tomaron de forma manual en el lago. La colecta de los quironómidos adheridos al lirio se realizó manualmente y únicamente de las raíces. Las muestras se colocaron en tubos Eppendorf de 1.5 ml. La densidad se obtuvo estandarizando el número de quironómidos presentes en un kilogramo de lirio.

Todas las muestras colectadas se almacenaron a -18°C en el laboratorio hasta su procesamiento para obtener sus firmas isotópicas.

El análisis de nutrientes se realizó como parte del proyecto “Sitios Para la Sobrevivencia de Achoques y Peces Nativos, y Análisis Poblacional de Peces Exóticos en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán” y fue realizado por el laboratorio de Ecología Química del Instituto de Ecología de la UNAM (Chávez-Martínez datos no publ.).

Firmas isotópicas

Para obtener las firmas isotópicas las muestras se procesaron de acuerdo a los lineamientos del Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis (UC Davis Stable Isotope Facility 2013). Los quironómidos se colocaron en el horno de secado a 50°C por 48 h, y una vez secos, se pulverizaron con la ayuda de un mortero y pistilo. Posteriormente, se encapsularon muestras de 0.8—1.2mg. La materia orgánica particulada (MOP) se obtuvo utilizando un filtro de fibra de vidrio Millipore APFF (0.7 μm) con ayuda de una bomba de vacío a una presión de 0.6 kg/cm^2 hasta el punto de saturación del filtro. Posteriormente, los filtros con MOP fueron puestos en un horno de secado a 50°C por 48 h. Una vez secos, los filtros saturados se perforaron para obtener muestras de 2.0—2.5mg (peso sin filtro). El sedimento se puso a secar de manera directa en un horno de secado a 50°C durante 48 h. Una vez seco, se pulverizó con el uso de mortero y pistilo. Se encapsularon muestras de 8—9 mg.

Algunas muestras de sedimento y MOP se humedecieron con dos gotas de agua destilada y se humidificaron con 100 ml de HCl a 12 M dentro de una cámara de vacío durante 8 h para remover el carbono inorgánico (Harris *et al.* 2001). Al terminar la fumigación, ambas muestras se secaron en el horno a 50°C por 4 h para remover el HCl y la humedad. La cantidad de muestras acidificadas se presentan en la Tabla 2.

Una vez secas, todas las muestras se encapsularon en recipientes de estaño de 9 × 10 mm, excepto las de quironómidos, para las cuales se usaron recipientes de 1 × 2 mm. Las muestras encapsuladas de MOP, sedimento y quironómidos se enviaron a la Stable Isotope Facility en la University of California, Davis, y se analizaron de acuerdo al método de obtención de firmas isotópicas por medio de espectrofotometría de masas (UC Davis Stable Isotope Facility 2013).

Tabla 2. Número de muestras acidificadas de MOP y sedimento por cada zona del lago y temporada.

Temporada	Tipo de muestra	Norte	Centro	Sur
Lluvias	MOP	2	2	6
	Sedimento	2	2	6
Secas frías	MOP	1	1	4
	Sedimento	2	2	7
Secas Cálidas	MOP	1	1	3
	Sedimento	2	2	7

Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ provenientes de muestras de MOP y sedimento acidificadas se promediaron por zona con el objetivo de obtener la diferencia entre muestras acidificadas y no

acidificadas por temporada. Este valor se utilizó para realizar un ajuste a las muestras que no fueron acidificadas.

Análisis estadísticos

Se probó si los datos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP, los sedimentos y los quironómidos se comportaban de manera normal mediante pruebas de Shapiro-Wilk. Con el fin de determinar si existen diferencias entre las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP, los sedimentos y los quironómidos; entre las tres zonas del lago por cada temporada; y entre temporadas, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. En caso de observar diferencias, los datos se sometieron a una prueba de Mann-Whitney con corrección de Bonferroni para determinar las diferencias entre los grupos. La misma prueba fue usada para establecer las diferencias entre las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los quironómidos entre los dos sustratos (lirio y sedimento). Todas las pruebas se realizaron con el software STATISTICA 8.0 de Statsoft, Inc. y con el Software Paleontological Statistics Package for Education and Data Analysis (Past 3.0). Las pruebas estadísticas de Kruskal-Wallis se usaron con el fin de obtener una aproximación de las posibles diferencias isotópicas entre los sitios. Los resultados que arrojaron se tienen que tomar con precaución, ya que el tamaño de muestra es reducido y su colecta fue anidada.

Por otro lado, se realizaron correlaciones de Pearson y Spearman entre las firmas isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP, el sedimento y los quironómidos. También se realizaron correlaciones de Pearson entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de MOP y la concentración de nutrientes (amonio, nitratos y nitrógeno total). Las pruebas se realizaron con el software STATISTICA 8.0 de Statsoft, Inc y con el Software Paleontological Statistics Package for Education and Data Analysis (Past 3.0.).

Las únicas temporadas o zonas en las que no se utilizaron las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de quironómidos para el análisis estadístico fueron la temporada de secas cálidas y la zona sur, debido a que la muestra colectadas no fueron suficientes para la obtención de su valor isotópico (<1 mg).

Las similitudes entre las zonas del lago se obtuvieron a partir de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP y el sedimento. La distancia de similitud se calculó por medio de la correlación de Pearson. El análisis se realizó con el software STATISTICA 8.0 de Statsoft, Inc.

RESULTADOS

Abundancia de quironómidos

Todas las localidades registraron la presencia de quironómidos en los sedimentos y durante la temporada de lluvias. En la temporada de secas frías no se registraron quironómidos en Cuello y durante secas cálidas no se registraron en Tzintzuntzan, Cuello ni Camino Hitzio. La zona con mayor densidad de quironómidos varió entre temporadas; sin embargo, la menor densidad se mantuvo en la zona Sur durante todas las temporadas (Figura 3). En la temporada de lluvias, la mayor abundancia se registró en la zona Centro (4.73 ± 0.37 No./kg pf), mientras que durante las temporadas de secas frías y secas cálidas, se registró en la zona Norte (2.28 ± 1.28 y 2.71 ± 3.83 No./kg pf, respectivamente).

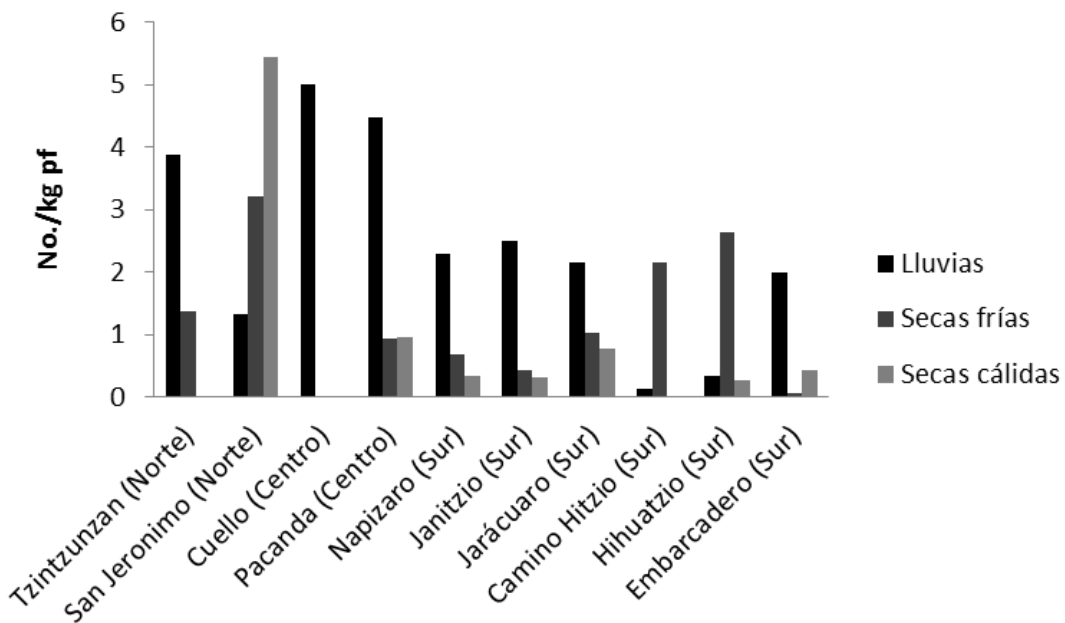


Figura 3. Densidad de quironómidos (No./kg pf) de sedimento en diez localidades del Lago de Pátzcuaro durante la temporada de lluvias y secas frías de 2011, y durante la temporada de secas cálidas de 2012.

En la zona Norte no se registró la presencia de lirio en ninguna de las tres temporadas y tampoco en la localidad de Janitzio, durante las temporadas de lluvias y secas frías. Durante la temporada de secas cálidas no se registró la presencia de lirio en la zona Norte ni en la zona Centro. Durante todas las temporadas, la mayor densidad de quironómidos se registró en la zona Sur durante la temporada de lluvias (301.62 ± 193.8 No./kg pf) (Figura 4).

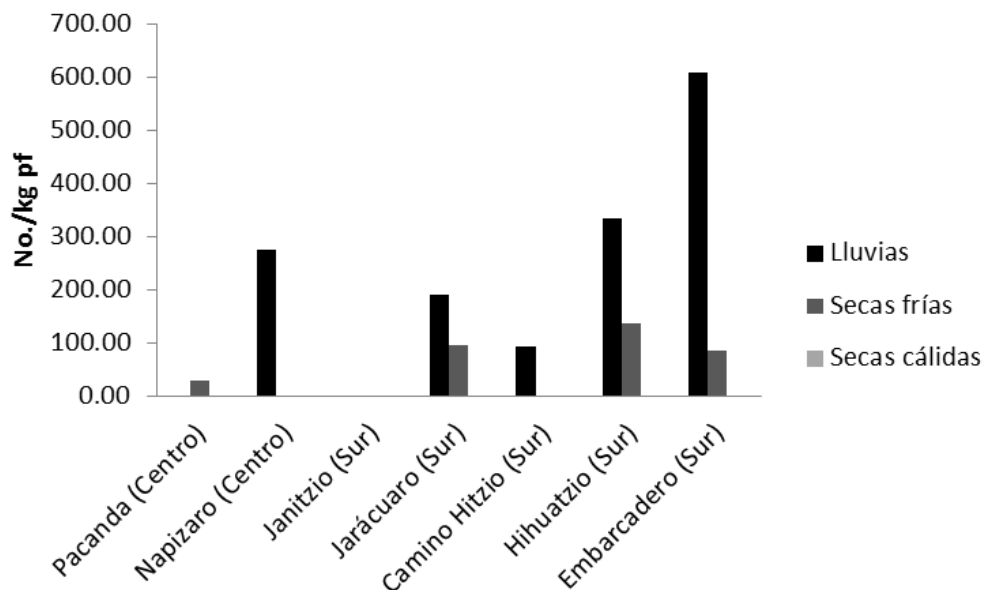


Figura 4. Densidad de quironómidos (No./kg pf de tejidos vegetales) en lirios de siete localidades del Lago de Pátzcuaro durante la temporada de lluvias y secas frías de 2011, y durante la temporada de secas cálidas de 2012.

Isótopos estables

El valor promedio más alto de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ se observó en los sedimentos, seguido por la MOP, en tanto que el valor promedio más bajo se obtuvo en los quironómidos (Tabla 3). En las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$, el valor promedio más alto se obtuvo en las muestras de quironómidos, seguido por la MOP. El valor promedio más bajo se obtuvo en las firmas isotópicas del sedimento (Tabla 3). Las diferencias promedio de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de sedimento y MOP acidificadas y no acidificadas variaron por temporada y tipo de muestra. En lluvias, la diferencia promedio entre las muestras de MOP fue de -5.5‰ y en los sedimentos fue de -2.6‰. En secas frías, la diferencia promedio de la MOP fue de -7.89‰ y en los sedimentos fue de -3.83‰. En secas cálidas, la diferencia promedio de la MOP fue de -9.02‰ y en los sedimentos fue de -4.48‰.

Tabla 3. Promedio y desviación estandar de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los sedimentos, la MOP y los quironómidos de los tres sitios y las tres temporadas.

Tipo de muestra	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Sedimento	64	-23.84 ± 2.93	6.83 ± 1.56
MOP	53	-26.11 ± 2.52	8.25 ± 2.63
Quironómidos	33	-28.96 ± 1.43	11.55 ± 2.11

No se encontraron correlaciones significativas entre los eslabones usando ambos isótopos ($\delta^{13}\text{C}$: MOP-quironómidos, $g.l.=31$, $r^2=-0.05$, $P=0.2$; MOP-sedimento, $g.l.=51$, $r_s=-0.18$, $P=0.18$; sedimento-quironómidos, $g.l.=31$, $r_s=-0.23$, $P=0.18$; $\delta^{15}\text{N}$:MOP-quironómidos, $g.l.=31$, $r^2=0.07$, $P=0.13$, MOP-sedimento, $g.l.=51$, $r^2=0.02$, $P=0.3$; sedimento-quironómidos, $g.l.=31$, $r^2=0.03$, $P=0.33$).

Todos los valores promedio y desviaciones estándar de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, obtenidos a partir de las muestras de materia orgánica particulada (MOP), sedimentos y quironómidos, de las zonas norte, centro y sur del Lago de Pátzcuaro, durante las temporadas de lluvias, secas cálidas y secas frías se encuentran en las tablas 4, 5 y 6.

Materia orgánica particulada

Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP fueron significativamente diferentes entre zonas durante la temporada de lluvias ($H=6.51$, $P<0.05$), pues la Zona Centro registró valores menores de este isótopo que la Zona Norte ($U=0$, $Z=-2.16$, $P<0.05$; Figura 5). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP no tuvieron diferencias significativas entre zonas en esta temporada (Tabla 4; Anexo 1). Tampoco hubo tanto en los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ como en los de $\delta^{15}\text{N}$ durante la temporada de secas frías y secas cálidas (Tabla 4; Anexo 1).

Las firmas isotópicas de la MOP de $\delta^{13}\text{C}$ fueron significativamente diferentes entre temporadas en la zona Centro ($H=4.1$, $P<0.05$), ya que las temporadas de secas cálidas y secas frías fueron distintas a la temporada de lluvias ($U=0$, $Z=-1.94$, $P<0.05$, en ambos casos). Los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP no tuvieron diferencias significativas entre temporadas en esta zona (Tabla 4; Anexo 1). Tampoco se encontraron diferencias significativas en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP entre temporadas, en la Zona Norte y en la Zona Sur (Tabla 4; Anexo 1).

Tabla 4. Valores promedio y desviación estándar (‰±d.e.) de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP en las distintas zonas y temporadas del Lago de Pátzcuaro. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre zonas y las letras minúsculas entre temporadas con $P<0.05$ (Prueba de Mann-Whitney).

Zona	Tipo de muestra	n	Lluvias		Secas frías		Secas cálidas			
			$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Norte	MOP	4	-24.07±1.46 ^{A,a}	7.06±1.29 ^{A,a}	3	-26.1±2.31 ^{A,a}	8.95±2.38 ^{A,a}	3	-28.46±1.79 ^{A,a}	7.82±1.23 ^{A,a}
				^{B,b}						
Centro	MOP	4	-27.19±1.39 ^{AB,a}	7.04±1.31 ^{A,a}	3	-23.21±4.34 ^{A,a}	10.32±4.84 ^{A,a}	3	-24.47±1.30 ^{A,a}	6.8±1.04 ^{A,a}
Sur	MOP	12	-25.78±1.66 ^{AB,a}	7.78±2.13 ^{A,a}	11	-26.76±2.64 ^{A,a}	9.62±3.58 ^{A,a}	10	-26.83±2.96 ^{A,a}	8.02±2.40 ^{A,a}

Sedimento

Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de los sedimentos fueron significativamente distintas entre zonas durante la temporada de lluvias ($H=8.09$, $P<0.05$), pues la zona Sur tuvo valores más altos que la zona Norte ($U=2$, $Z=-2.6$, $P<0.05$). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los sedimentos también tuvieron diferencias significativas entre zonas en la temporada de secas frías ($H=7.46$, $P<0.05$), siendo la zona Sur distinta a la zona Centro ($U=4$, $Z=-2.49$, $P<0.05$) y durante la temporada de secas cálidas ($H=6.54$, $P<0.05$), ya que la zona Centro tuvo valores más altos que los de la zona Sur ($U=3$, $Z=-2.60$, $P<0.05$). No hubo diferencias significativas en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ durante la temporada de secas frías, ni en secas cálidas (Tabla 5; Anexo 2). Tampoco hubo diferencias significativas entre los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ entre zonas durante la temporada de lluvias (Tabla 5; Anexo 2).

Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de los sedimentos fueron significativamente distintas entre temporadas en la Zona Norte ($H=6.61$, $P<0.05$), pues la temporada de secas cálidas tuvo un mayor enriquecimiento, en comparación con la temporada de lluvias ($U=0$, $Z=-2.16$, $P<0.05$). Los valores isotópicos $\delta^{15}\text{N}$ de esta zona no tuvieron diferencias significativas entre temporadas (Tabla 5; Anexo 2). Tampoco hubo diferencias significativas en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre temporadas, en la zona Centro y en la zona Sur (Tabla 5; Anexo 2)

Tabla 5. Valores promedio y desviación estándar (‰/d.e.) de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los sedimentos en las distintas zonas y temporadas del Lago de Pátzcuaro. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre zonas y las letras minúsculas entre temporadas con $P<0.05$ (Prueba de Mann-Whitney).

Zona	Tipo de muestra	n	Lluvias		Secas frías		Secas cálidas			
			$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Norte	Sedimento	4	-25.66±0.65 ^{B,a}	7.52±2.01 ^{A,a}	4	-21.57±6.13 ^{A,a}	5.82±1.88 ^{AB,a}	4	-20.73±7.00 ^{A,a}	5.46±2.67 ^{AB,a}
				^{AB,a}						
Centro	Sedimento	4	-24.87±1.07 ^{AB,a}	8.09±1.65 ^{A,a}	4	-25.56±1.13 ^{A,a}	8.79±1.19 ^{A,a}	4	-25.75±0.72 ^{A,a}	8.33±1.26 ^{A,a}
				^{A,a}						
Sur	Sedimento	12	-23.56±1.49 ^{A,a}	6.75±1.1 ^{A,a}	14	-24.00±2.02 ^{A,a}	6.75±0.99 ^{B,a}	14	-23.59±2.63 ^{A,a}	6.10±1.01 ^{B,a}

Quironómidos

Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los quironómidos no tuvieron diferencias significativas entre zonas en ninguna de las tres temporadas y tampoco entre temporadas en la zona Sur (Anexo; Tabla 6). En la temporada de secas cálidas, y en las zonas Norte y Sur no se encontró material suficiente para tomar obtener las firmas isotópicas (ver métodos).

Tabla 6. Valores promedio y desviación estándar (‰/d.e.) de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los quironómidos en las distintas zonas y temporadas del Lago de Pátzcuaro. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre zonas y las letras minúsculas entre temporadas con $P < 0.05$ (Prueba de Mann-Whitney).

Zona	Tipo de muestra	n	Lluvias		Secas frías		Secas cálidas			
			$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Norte	Quironómidos	2	-28.25±0.44 ^{A,a}	9.13±1.25 ^{A,a}	2	-30.67±3.03 ^{A,a}	7.52±0.96 ^{A,a}	1	-29.74 ^{A,a}	11.12 ^{A,a}
Centro	Quironómidos	2	-26.96±0.36 ^{A,a}	12.65±1.88 ^{A,a}	2	-28.98±1.68 ^{A,a}	12.62±0.56 ^{A,a}	-	-	-
Sur	Quironómidos	9	-28.96±0.82 ^{A,a}	10.85±1.66 ^{A,a}	9	-29.58±1.11 ^{A,a}	12.657±2.35 ^{A,a}	6	-28.21±1.71 ^{A,a}	12.43±0.55 ^{A,a}

Diferencias isotópicas entre quironómidos que habitan sustratos distintos

Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ en los quironómidos que se encontraba en el sedimento (-28.51 ± 1.65‰) fueron significativamente más elevadas que las de los quironómidos en el lirio (-29.65 ± 0.54‰) ($U=41$, $P \leq 0.05$; Figura 6). Las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ en lirio (12.44 ± 0.54‰) y sedimento (10.96 ± 1.65‰) no presentaron diferencias significativas ($U=80$, $P > 0.05$).

Relación entre $\delta^{15}\text{N}$ MOP y nutrientes

Usando los datos de todas las temporadas y todas las zonas, no se registró una correlación significativa entre las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP con las concentraciones de amonio, nitratos y nitrógeno total. Sin embargo, el análisis separado por cada zona sí registró correlaciones significativas. Las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP en la zona Norte, agrupando los datos de las temporadas de lluvias y secas frías, presentaron una correlación negativa con el nitrógeno total ($N=7$, $P < 0.05$, $r = -0.76$; Figura 5; Anexo 5). La inclusión de los datos de la temporada de secas cálidas al análisis no mantiene la correlación significativa (Anexo 4).

Los isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP en la zona Centro se correlacionaron negativa y significativamente con el amonio agrupando los datos de todas las temporadas ($N=7$, $p \leq 0.05$, $r = -0.69$; Figura 6; Anexo 4).

En la Zona Sur no se observó la correlación significativa entre la $\delta^{15}\text{N}$ y la MOP con ninguno de los nutrientes (amonio: $r=0.05$; nitratos: $r=0.02$; nitrógeno total: $r=0.08$), en las tres temporadas (Anexo 4 y 5).

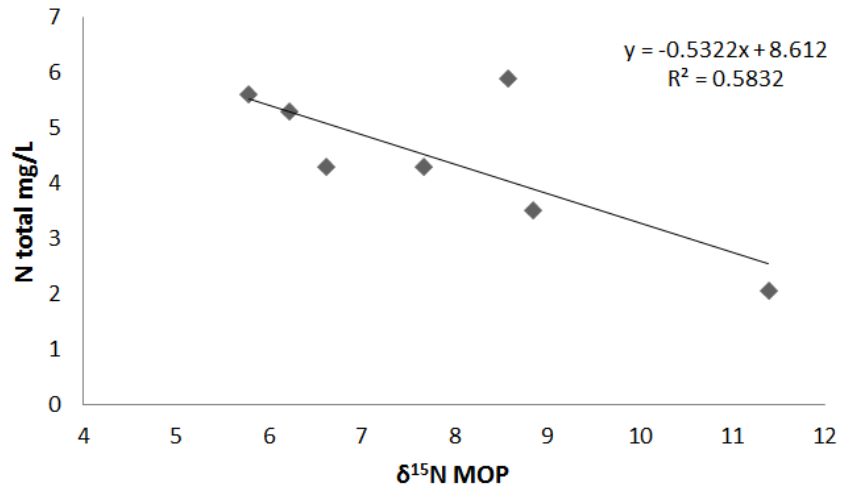


Figura 5. Correlación entre las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de la MOP y el nitrógeno total (mg/L) en la Zona Norte del Lago de Pátzcuaro. Datos agrupados de lluvias y secas frías.

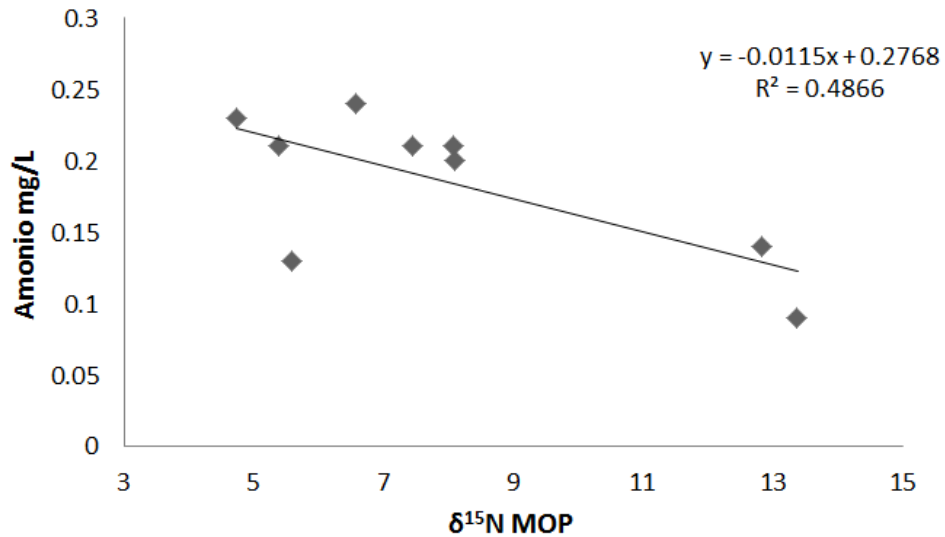


Figura 6. Correlación entre las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP (‰) y el amonio (mg/L) en la Zona Centro del Lago de Pátzcuaro. Datos agrupados de lluvias y secas frías.

Análisis de cluster

Los análisis cluster, con base en todas las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP y el sedimento de todas las temporadas, muestran que las zonas Norte y Sur tienen una mayor similitud entre si que con la zona Norte en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, tanto en la MOP como en los sedimentos. Las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ indican que las zonas Norte y Centro tienen una mayor similitud entre si que con la Sur, tanto en la MOP como en los sedimentos (Figura 7).

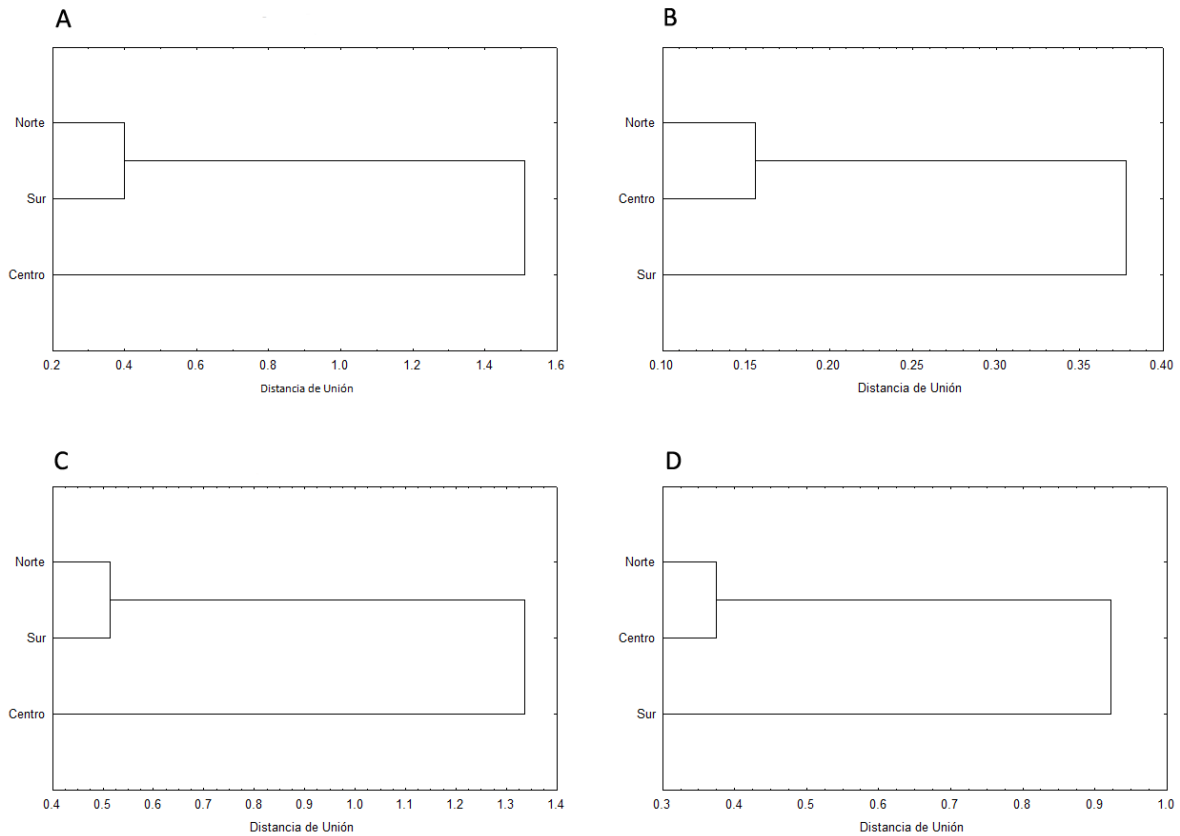


Figura 7. Dendrogramas que muestran la similitud de las zonas Norte, Centro y Sur. La figura A contiene todas las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP, la figura B contiene todas las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP, la figura C contiene todas las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de los sedimentos y la figura D contiene todas las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de los sedimentos. La distancia entre ellos se obtuvo con base en la distancia de correlación de Pearson.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Densidad de quironómidos

La densidad de quironómidos en la zona sur puede sugerir un aumento en los recursos alimentarios para los quironómidos. Esto puede significar una mayor entrada de MO orgánica en esta zona, por lo que el aumento en la densidad de quironómidos en zonas en donde hay lirio puede indicar que otros factores influyen en la presencia de ambos. En este caso, probablemente gracias a la presencia de afluentes de aguas residuales. Además, al parecer existe una relación con la ausencia de lirio y una mayor densidad de quironómidos en el sedimento, pero se requeriría un estudio más detallado para establecer con precisión esta relación, ya que la mayor densidad de quironómidos que habitaba el sustrato lirio fue colectada en la zona Sur del lago, misma que presentó la menor densidad de quironómidos en el sustrato sedimento en todas las temporadas. La zona Sur representa la zona con el menor índice de calidad de agua (60.33 ± 1.16 unidades ICA; Sánchez-Chávez *et al.* 2011) y de acuerdo con Córdova-Tapia (2011) no presenta la ruta béntica. Si bien la zona Sur no presenta una pérdida total de la ruta béntica, se puede pensar que se está perdiendo.

Heterogeneidad isotópica del Lago de Pátzcuaro

La nula relación entre los elementos tróficos del lago, con base en sus firmas isotópicas, indica que no existe interacción entre ellos. La relación sedimento-MOP concuerda con Sanchez- Chávez *et al.* (2011) quienes concluyen que el fitoplancton no influye en los sedimentos. De igual forma, el no haber encontrado una relación entre las firmas isotópicas de los quironómidos con las firmas isotópicas de la materia orgánica particulada y los sedimentos, sugiere que no son una parte importante de la dieta de estos organismos o la toman de forma combinada (Ángel 2010). Sin embargo, el análisis incluye datos de todo el lago, por lo que se sugiere que en estudios posteriores se tomen en cuenta los siguientes factores: 1) los quironómidos pueden estar consumiendo recursos distintos en cada zona del lago, 2) los quironómidos pueden cambiar su fuente de recursos dependiendo de la temporada (Grey *et al.* 2004) o 3) que en cada zona existen procesos distintos, los cuales no fueron analizados por el número de muestras disponibles.

Por su parte, las diferencias observadas en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP en la zona Centro muestran que es distinta en la temporada de lluvias a las temporadas secas frías y cálidas. Estas diferencias probablemente son causadas, con base en sus firmas isotópicas, por un aporte de plantas terrestres de tipo C3, como lo indican valores similares encontrados por Meyer e Ishiwatari (1993) en MO de otros lagos, probablemente con origen en la zona boscosa que predomina en esta zona. Este mismo aporte es el causante de la diferencia en los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ de MOP con la zona Norte en la temporada de lluvias. Además, a pesar de que no existen diferencias entre las zonas Centro y Sur, el dendograma muestra que la zonas Norte y Sur tienen

una mayor similitud entre sí que con la zona Centro, ya que en ambas zonas tienen firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de MOP que sugieren un mayor aporte de MO con origen en el fitoplancton (Meyer e Ishiwatari 1993); sin embargo, también indican una mezcla con plantas terrestres (Torrer *et al.* 2012), al menos durante la temporada de lluvias y con un mayor una mayor proporción de este aporte en la zona Sur. Lo que probablemente provoque similitudes con la zona Centro.

Por otro lado, las diferencias observadas en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de los sedimentos en la zona Norte con la zona Sur en temporada de lluvias, es probable que se deba a una mayor productividad primaria en la zona Sur. Los valores isotópicos enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ sugieren un aumento en la productividad primaria (Torres *et al.* 2012) y durante todas las temporadas la zona Sur contó con la mayor concentración de nutrientes (amonio, nitratos y nitrógeno total) entre las zonas (Chávez datos no pub), factor que probablemente incrementó la productividad en el fitoplancton (Twomey *et al.* 2005). Sin embargo, la zona Norte, por separado, muestra un comportamiento distinto en los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ de los sedimentos entre la temporada de lluvias con secas cálidas. Esta diferencia se sugiere, con base en los valores de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, que se podría dar por dos razones durante la temporada de secas cálidas: 1) la entrada de MO de plantas de tipo C4 (Das *et al.* 2004) o por el uso de carbonatos como fuente de carbono por parte del fitoplancton (Gu *et al.* 2006). En este caso, las plantas de tipo C4 son la razón más viable, ya que en esta zona predomina el uso de suelo agrícola (Sánchez-Chávez *et al.* 2007) y el cultivo de *Zea mays* (Chacón-Torres *et al.* 2004), que es de tipo C4. El enriquecimiento por carbonatos únicamente se da cuando hay un $\text{pH} \geq 9$ (Moss 1988), valor que nunca se observó. Además, durante esta temporada y esta zona se observó la firma isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ con el menor enriquecimiento de todo el estudio, lo que sugiere aportes de fertilizantes agrícolas (Vander Zanden *et al.* 2005; Batkič *et al.* 2012).

Las diferencias entre las zonas Centro y Sur en las temporadas de secas frías y secas cálidas, en las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de los sedimentos, sugieren un aporte de nitrógeno distinto y continuo durante las dos temporadas. La zona Centro cuenta con el mayor enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ en los sedimentos en ambas temporadas. Se sugiere, con base en las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de los sedimentos, que la zona Sur cuenta con una mezcla de aportes de nitrógeno autóctono (Meyer e Ishiwatari 2003), desechos humanos o de animales de pastoreo (Terranes y Bernasconi 2000; Meyer 2003; Bratkič *et al.* 2012) y fertilizantes agrícolas (Vander Zanden *et al.* 2005; Batkič *et al.* 2012), siendo estos últimos los que influyen en mayor proporción. La zona Centro, en cambio, tiene valores isotópicos que indican una mezcla de aportes autóctonos (Meyer e Ishiwatari 2003) y de desechos humanos o de animales de pastoreo (Terranes y Bernasconi 2000; Meyer 2003; Bratkič *et al.* 2012).

Lo anterior muestra que cada zona se comporta distinto en alguno de los tres eslabones. Esto sugiere que ocurren procesos distintos en cada zona y que varían a lo largo del tiempo. También indica la posibilidad de que ocurra poca interacción de procesos entre zonas ya que, con base en la relación de las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP de cada zona con los nutrientes, se observó una relación negativa en la zona Norte con el nitrógeno total de la temporada de lluvias a secas frías y en la zona Centro una relación negativa con el amonio de la temporada de lluvias a secas

cálidas. Esto concuerda con la posibilidad de que se mantengan los procesos por temporadas en cada zona y sugiere que hay pocas corrientes en el lago. El no encontrar una relación en la zona Norte en temporada de secas cálidas puede sugerir la existencia de otros procesos, por lo que se requieren más estudios. El no haber encontrado una relación de las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP con algún nutriente en la zona Sur, sugiere que suceden diversos procesos en la zona. Esto puede deberse a la diversidad de nitrógeno que ocurre en la zona, al ser la que contó con una mayor concentración en todas las fracciones de nitrógeno o una mayor fragmentación de procesos. Esta zona es considerada la de mayor perturbación en estudios anteriores (Sánchez-Chávez *et al.* 2011; Córdova-Tapia 2011) y la diversidad de disturbios que la afectan pueden ocasionar perturbaciones puntuales en distintas partes de la zona. Además, los dendogramas de las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ muestran a la zona Sur como la más distante de las tres, por lo que se recomienda realizar estudios de mayor resolución en esta zona.

Firmas isotópicas

En todas las zonas del lago se observaron valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ que sugieren un enriquecimiento con origen en el drenaje o en los desechos humanos ($\geq 10\text{‰}$) (Acclelland y Valiela 1998; Meyers 2003; Lehmann *et al.* 2004), al igual que de nitrógeno autóctono (Vander Zanden *et al.* 2005).

Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de los sedimentos en la Centro mostraron la menor variación a lo largo de las temporadas y sugieren una fuente constante de MO. Por el contrario, la zona Sur contó con la mayor variación en los mismos datos, por lo que se sugiere que esta cuenta con una diversidad mayor de fuentes de MO.

Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de los quironómidos sugieren como fuente de MO a las plantas terrestres con fotosistema C3 (Torres *et al.* 2012). Resulta interesante que no muestren valores isotópicos con un enriquecimiento similar a los sedimentos y la MOP de todo el lago y, por el contrario, muestren una afinidad por recursos aún menos enriquecidos que los registrados, ya que son organismos omnívoros y no presentan especificidad aparente por su fuente de recursos (Grey *et al.* 2004). Sin embargo, Las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ tuvieron una mayor variación en los quironómidos de sedimento, en comparación con los del lirio (Ver *Diferencias isotópicas entre quironómidos que habitan sustratos distintos* en resultados). Grey y Harper (2002) reportaron que el lirio, en el lago de Naivasha, Kenya, poseen una firma isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de alrededor -24.5‰ . Lo que sugiere, con base en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, que los quironómidos que habitan este sustrato no se alimentan o se alimentan en una proporción muy baja de esta fuente. El valor más bajo que se reportó en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de los sedimentos es mayor al reportado en la MOP. Esto sugiere que los quironómidos que habitan los lirios utilizan la MOP como fuente de alimento en una mayor proporción y tienen un número más limitado de recursos.

Conclusiones

En el Lago de Pátzcuaro existe una heterogeneidad espacial y temporal. La zona Centro fue la que presentó una menor variación en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los elementos muestreados a largo de las tres temporadas, en comparación con lo que se registró la zonas Norte y Sur. La zona Sur fue la que contó con la mayor variación. Cada zona contó procesos característicos que probablemente tienen origen en el uso de suelo aledaño. La zona Norte mostró perturbaciones que sugieren un disturbio de naturaleza agrícola, la zona Centro mostró perturbaciones relacionadas con la zona de bosques aledaño y la zona Sur mostró una diversidad de factores de los cuales no fue posible determinar alguno.

LITERATURA CITADA

Acclelland J. W. y Valiela I. (1998) Linking nitrogen in estuarine producers to land-derived sources. *Limnology and Oceanography* **43**, 577–585.

Ángel M. G. (2010) Variación espacial de la firma isotópica de quironómidos, MOP y sedimentos en los canales de Xochimilco, México: implicaciones en la red trófica. Tesis profesional, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.

Begon M., Townsend C.R. y Harper J.L. (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Massachusetts, EE.UU.

Bratkich a., Šturm M., Faganeli J. y Ogrinc N. (2012) Semi-annual carbon and nitrogen isotope variations in the water column of Lake Bled, NW Slovenia. *Biogeosciences* **9**, 1–11.

Chacón-Torres A., Ayala R. G.L., Rendón López M.B., Rosas M. C. y Ruiz S. G. (2004) Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR). Extraído de http://ramsar.conanp.gob.mx/docs/sitios/FIR_RAMRAR/Michoacan/Humedales_del_Lago_de_Patzcuaro/Humedales%20del%20Lago%20de%20P%C3%A1tcuaro.pdf, consultado por última vez el 12 de mayo del 2014.

Córdova-Tapia F. (2011) Caracterización de la estructura trófica del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis Profesional, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Das S.K., Routh J., Roychoudhury A.N. y Klump J.V. (2007) Elemental (C, N, H and P) and stable isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) signatures in sediments from Zeekoevlei, South Africa: a record of human intervention in the lake. *Journal of Paleolimnology* **39**, 349–360.

Davis A.M., Blanchette M.L., Pusey B.J., Jardine T.D. y Pearson R.G. (2012) Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river. *Freshwater Biology* **57**, 2156–2172.

DeAngelis D.L., Mulholland P.J., Palumbo A. V., Steinman A.D., Huston M.A. y Elwood J.W. (2009) Nutrient dynamics and food-web stability. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**, 71–95.

Farquhar G.D., Ehleringer J.R. y Hubick K.T. (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Molecular Biology* **40**, 503–537.

Fisher C.T., Pollard H.P., Israde-Alcántara I., Garduño-Monroy V.H. y Banerjee S.K. (2003) A reexamination of human-induced environmental change within the Lake Pátzcuaro Basin, Michoacán, México. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**, 4957–62.

Fortino K., Hershey A.E., Keyse M.D. y Whalen S.C. (2008) Summer sedimentation in six shallow arctic lakes. *Hydrobiologia* **621**, 75–84.

Freedman J.A., Curry R.A. y Munkittrick K.R. (2012) Stable isotope analysis reveals anthropogenic effects on fish assemblages in a temperate reservoir. *River Research and Applications* **18**, 1804–1819.

Fry B. (2006) Stable isotope ecology. Springer, Nueva York, EE.UU.

García A.M., Hoeninghaus D.J., Vieira J.P., Winemiller K.O., Marques D.M.L.M. y Bemvenuti M.A. (2006) Preliminary examination of food web structure of Nicola Lake (Taim hydrological system, south Brazil) using Dual C and N stable isotope analyses. *Neotropic Ichthyology* **4**, 279–284.

Gonçalves J., Esteves F.A. y Castillo M. (2003) Chironomids colonization on *Nymphaea ampla* L. detritus during a degradative ecological succession experiment in a Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnológica* **15**, 21–27.

Grey J. y Harper D.M. (2002) Using stable isotope analyses to identify allochthonous inputs to Lake Naivasha mediated via the hippopotamus gut. *Isotopes in environmental and health studies* **38**, 245–50.

Grey J., Kelly A. y Jones R.I. (2004) High intraspecific variability in carbon and nitrogen stable isotope ratios of lake chironomid larvae. *Limnology and Oceanography* **49**, 239–244.

Gu B., Chapman A.D., Drive Z. y Schelske C.L. (2006) Factors controlling seasonal variations in stable isotope composition of particulate organic matter in a soft water eutrophic lake. *Limnology and Oceanography* **51**, 2837–2848.

Guimerà R., Stouffer D.B., Sales-Pardo M., Leicht E., Newman M.E.J. y Amaral L. N. (2010) Origin of compartmentalization in food webs. *Ecology* **91**, 2941–51.

Harris D., Horwa W.R. y Kessel C. Van (2001) Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon. *Soil Science Society of America Journal* **65**, 1853–1856.

Huerto D. R.I., Alonso P.E., Velázquez V. S., Mijangos A. M. y García A. A. (2008) Manejo integral para el control de malezas acuáticas, especies invasoras y remoción de sedimentos en apoyo a la recuperación de especies emblemáticas y mejora de la calidad del agua del lago. Informe final. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua-Fundación Gonzalo Río Arronte I.A.P., México.

Huerto D. R.I. & Amador G. A. (2011) Evaluación y análisis de la vegetación acuática y bases para su control. En: Estudio ecosistémico del Lago de Pátzcuaro: aportes en gestión ambiental para el fomento del desarrollo sustentable. p. 308. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, México.

Huerto D. R.I., Vargas V. S., Ortiz P. C.F. y Amador G. A. (2011) Introducción. En: Estudio ecosistémico del Lago de Pátzcuaro: Aportes en gestión ambiental para el fomento del desarrollo sustentable, primera edición. p. 308. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, México.

INEGI (2010) Censo de Población y Vivienda 2010. Extraído de <http://www.inegi.org.mx/>. Consultado por última vez el 11 de enero del 2014.

- Kellman L.M. y Hillaire-Marcel C. (2003) Evaluation of nitrogen isotopes as indicators of nitrate contamination sources in an agricultural watershed. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **95**, 87–102.
- Lehmann M.F., Bernasconi S.M., McKenzie J.A., Barbieri A., Simona M. y Veronesi M. (2004) Seasonal variation of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of particulate and dissolved carbon and nitrogen in Lake Lugano: constraints on biogeochemical cycling in a eutrophic lake. *Limnology and Oceanography* **49**, 415–429.
- Lövgren J., Reinikainen M. y Persson L. (2006) Allochthonous input and trophic level heterogeneity : impact on an aquatic food web. *Oikos* **1**, 141–147.
- Mann K.H. (1988) Production and use of detritus in various freshwater , estuarine , and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* **33**, 910–930.
- Marty J. y Planas D. (2008) Oceanography : methods comparison of methods to determine algal $\delta^{13}\text{C}$ in freshwater. *Limnology and Oceanography: Methods* **6**, 51–63.
- Meyers P. a (2003) Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian great lakes. *Organic Geochemistry* **34**, 261–289.
- Meyers P.A. y Ishiwatari R. (1993) Lacustrine organic geochemistryman overview of indicators of organic matter sources and diagenesis in lake sediments. *Limnology and Oceanography* **20**, 867–900.
- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., Ruitter P.C., Dong Q., Hastings A., *et al.* (2004) Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* **7**, 584–600.
- O’Leary M.H. (1988) Carbon isotopes in photosynthesis. *Biogeochemistry* **38**, 328–336.
- Orbe-Mendoza A.A., Acevedo-García J. y Lyons J. (2002) Lake Pátzcuaro fishery management plan. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **12**, 207–217.
- Orozco L.E.M., García C.N.E.G., García F.O. e Ikkonen E. (2010) Evaluación de la desecación del Lago De Pátzcuaro, Michoacán, mediante técnicas de percepción remota y sistemas de información geográfica. Extraído de http://www.inecc.gob.mx/descargas/cuencas/2011_cnch2_cartel_lmedina2.pdf. Consultado por última vez el 11 de enero de 2014
- Pinder L.C. V (1986) Biology of freshwater chironomidae. *Annual Review of Entomology* **31**, 1–23.
- Polis G. a., Anderson W.B. y Holt R.D. (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**, 289–316.

- Porincho D.F. y Macdonald G.M. (2003) The use and application of freshwater midges (Chironomidae: Insecta: Diptera) in geographical research. *Progress in Physical Geography* **3**, 378–422.
- Post D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**, 703.
- Quirós R. (2003) The relationship between nitrate and ammonia concentrations in the pelagic zone of lakes. *Limnetica* **22**, 37–50.
- Rich P.H. y Wetzel R.G. (1978) Detritus in the lake ecosystem. *The American naturalist* **112**, 57–71.
- Rosas I., Mazari M., Saavedra J. y Báez A.P. (1985) Benthic organisms as indicators of water quality in Lake Pátzcuaro, México. *Water, Air, and Soil Pollution* **25**, 401–414.
- Rosas I., Velasco A., Belmont R., Báez A. y Martínez A. (1993) The algal community as an indicator of the trophic status of Lake Pátzcuaro, México. *Environmental Pollution* **80**, 255–264.
- Sánchez-Chávez J., Bravo-Inclán L., Tomasini-Ortiz C. y Bernal-Brooks F. (2011) Calidad del agua del Lago de Pátzcuaro. En: estudio ecosistémico del Lago de Pátzcuaro: aportes en gestión ambiental para el fomento del desarrollo sustentable. p. 308. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, México.
- Sánchez-Chávez J., Bravo-Inclán L., Tomasini-Ortiz C., Córdova R. M.Á., Sandoval V. A.M. y Salado H. E. (2007) Monitoreo periódico de la calidad del agua del Lago de Pátzcuaro y de las descargas. Informe final. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua-Fundación Gonzalo Río Arronte I.A.P., México.
- Schelske C.L. y Hodell D. (1995) Using carbon isotopes of bulk sedimentary organic matter to reconstruct the history of nutrient loading and eutrophication in Lake Erie. *Limnology and Oceanography* **40**, 918–929.
- Schoeller D. a. (1999) Isotope fractionation: why aren't we what we eat? *Journal of Archaeological Science* **26**, 667–673.
- Torres I.C., Inglett P.W., Brenner M., Kenney W.F. y Ramesh Reddy K. (2012a) Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) values of sediment organic matter in subtropical lakes of different trophic status. *Journal of Paleolimnology* **47**, 693–706.
- Townsend-Small A., McCarthy M.J., Brandes J., Yang L., Zhang L. y Gardner W.S. (2007) Stable isotopic composition of nitrate in Lake Taihu, China, and major inflow rivers. *Hydrobiologia* **581**, 135–140.
- Twomey L.J., Piehler M.F. y Paerl H.W. (2005) Phytoplankton uptake of ammonium, nitrate and urea in the neuse river estuary, NC, USA. *Hydrobiologia* **533**, 123–134.

UC Davis Stable Isotope Facility (2013) Stable Isotope Facility. Extraído de <http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/13cand15n.html>. Consultado por última vez el 11 de enero de 2014.

Vescovi R. B.F.J., Campos V. y da Gama R. (2011) Structure and spatial distribution of the chironomidae community in mesohabitats in a first order stream at the Poço D'anta Municipal Biological Reserve in Brazil. *Journal of Insect Science* **11**, 36.

Wagner H.H. y Fortin M.-J. (2005) Spatial analysis of landscapes: concepts and statistics. *Ecology* **86**, 1975–1987.

Wetzel R.G. (1983) *Limnology*, Segunda edición. Saunders College Publishing, Florida, EE.UU.

Zambrano L., Contreras V., Mazari-Hiriart M. y Zarco-Arista A.E. (2009) Spatial heterogeneity of water quality in a highly degraded tropical freshwater ecosystem. *Environmental Management* **43**, 249–63.

Zambrano L., Scheffer M. y Martínez-Ramos M. (2001) Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos* **94**, 344–350.

Zambrano L., Valiente E. y Vander Zanden M.J. (2010) Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions* **12**, 3061–3069.

Zambrano L., Córdova-Tapia F., Pacheco-Muñoz R. y Levy K. G. (2014) La comunidad de peces del Lago de Pátzcuaro. En: Estudio ecosistémico del lago de pátzcuaro: aportes en gestión ambiental para el fomento del desarrollo sustentable, Volumen II Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, México, .p 79-93.

Vander Zanden M.J., Essington T.E. y Vadeboncoeur Y. (2005) Perspective: is pelagic top-down control in lakes augmented by benthic energy pathways? **1431**, 1422–1431.

Vander Zanden M.J. y Rasmussen J.B. (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* **46**, 2061–2066.

Vander Zanden M.J., Shuter B.J., Lester N. y Rasmussen J.B. (1999) Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *The American naturalist* **154**, 406–416.

Vander Zanden M.J., Vadeboncoeur Y., Diebel M.W. y Jeppesen E. (2005) Primary consumer stable nitrogen isotopes as indicators of nutrient source. *Environmental Science & Technology* **39**, 7509–15.

Vander Zanden M.J y W. Fetzer W. (2007) Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* **16**, 1378–1388.

ANEXOS

Anexo 1.

Resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis realizados con los datos de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP entre zonas por temporada y entre temporadas por zona.

Temporada o zona	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Lluvias	$H=6.51, P<0.05$	$H=0.51, P>0.05$
Secas frías	$H=2.81, P>0.05$	$H=0.53, P>0.05$
Secas cálidas	$H=3.66, P>0.05$	$H=1.77, P>0.05$
Norte	$H=4.4, P>0.05$	$H=2.88, P>0.05$
Centro	$H=4.1, P<0.05$	$H=0.7, P>0.05$
Sur	$H=1.61, P>0.05$	$H=2.11, P>0.34$

Anexo 2.

Resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis realizados con los datos de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del sedimento entre zonas por temporada y entre temporadas por zona.

Temporada o zona	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Lluvias	$H=8.09, P<0.05$	$H=2, P>0.05$
Secas frías	$H=2.67, P>0.05$	$H=7.46, P<0.05$
Secas cálidas	$H=4.84, P>0.05$	$H=6.54, P<0.05$
Norte	$H=6.61, P<0.05$	$H=1.84, P>0.05$
Centro	$H=2.19, P>0.05$	$H=0.46, P>0.05$
Sur	$H=1.44, P>0.05$	$H=4.32, P>0.05$

Anexo 3.

Resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis realizados con los datos de las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los quironómidos entre zonas por temporada y entre temporadas por zona.

Temporada o zona	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Lluvias	$H=5.26, P>0.05$	$H=3.23, P>0.05$
Secas frías	$H=0.26, P>0.05$	$H=3.23, P>0.05$
Secas cálidas	----	----
Norte	----	----
Centro	----	----
Sur	$H=2.65, P>0.05$	$H=5.85, P>0.05$

Anexo 4.

Relación entre las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP con los nutrientes (mg/L), incluyendo la temporada de secas cálidas.

Zona	N	Amonio	Nitratos	Nitrógeno total
Norte	9	$R=0.44, P>0.05$	$R=-0.19, P>0.05$	$R=-0.33, P>0.05$
Centro	9	$R=-0.69, P<0.05$	$R=0.12, P>0.05$	$R=-0.40, P>0.05$
Sur	29	$R=-0.05, P>0.05$	$R=-0.02, P>0.05$	$R=-0.08, P>0.05$

Anexo 5.

Relación entre las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP con los nutrientes (mg/L), sin incluir a la temporada de secas cálidas.

Zona	N	Amonio	Nitratos	Nitrógeno total
Norte	7	$R=0.45, P>0.05$	$R=-0.27, P>0.05$	$R=-0.76, P<0.05$
Centro	7	$R=-0.92, P<0.05$	$R=0.14, P>0.05$	$R=0.07, P>0.05$
Sur	23	$R=0.00, P>0.05$	$R=-0.11, P>0.05$	$R=-0.01, P>0.05$