

IN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
Instituto de Investigaciones de la Universidad Nacional Autónoma de México



***ECOLOGÍA DE LAS COMUNIDADES BENTÓNICAS DE
DOS LAGOS TROPICALES DE ALTA MONTAÑA***

T e s i s

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias

(Limnología)

P r e s e n t a:

Luis Alberto Oseguera Pérez

Director de Tesis:

Dr. Javier Alcocer Durand

Comité Tutorial:

Dra. Elva Escobar Briones

Dra. Margarita Caballero Miranda

Dr. Luis Marín Stillman

Dr. Miroslav Macek

Ciudad Universitaria, México D.F.

Noviembre de 2004



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.

Si tú crees que estás derrotado, lo estás;
sí tú crees que no te atreves, no lo harás.
sí te gusta ganar, pero crees que no puedes vencer,
es casi un hecho que vas a perder.

Si tú crees que vas a perder, estás perdido;
porque en este mundo encontramos
que el éxito empieza en la voluntad del hombre,
y que reside en una actitud personal.

Si tu crees que eres inferior, lo eres;
tienes que pensar en grande para elevarte,
tienes que estar seguro de tí mismo
antes de poder alcanzar la cumbre.

Las batallas no siempre las gana
el más fuerte o el más veloz,
tarde o temprano el hombre que triunfa es
aquél que cree que puede triunfar.

Vince Lombardi

Dedicatoria

A **Nora Martha Pérez**, mi Mamá, porque todos mis logros son la cosecha de los principios que ha sembrado en mí y por los cuales he podido llegar hasta aquí.
¡Con mucho Amor para ti Mamá!

A **Luis Oseguera** ⚔, mi Papá, por prepararme para poder triunfar en el difícil camino de la vida.
¡Con Cariño y Admiración para ti Papá!

A mi Hermana, **Mayra Oseguera**
quien ha crecido conmigo en todos los aspectos en los que nos hemos enfrentado durante nuestra vida y de los cuales siempre hemos salido victoriosos
¡Te quiero Enana!

A **Denis Calderón** por demostrarme que fácil y divertida puede ser la vida.
¡Te quiero Moustro!

A mi compañera, mi amiga, mi Vida
Cristina González
Por permitirme conocer el fascinante mundo del Amor a su lado

Para tí mi Inspiración

Necesito de tus besos,
para poder respirar de ese sentimiento
que tu inspiras en mí.

Necesito que lo comprendas,
necesito que lo compartas, que lo hagas tuyo.

Porque ese sentimiento, vale por felicidad,
pero tiene su camino de sufrimiento.

Te Amo, qué más da.

Finalmente a mi abuela (Sr. Chelo), a mis tíos (Rene, Paty, Ramiro, Irene), a mis primos (en especial a Jessica, Vanía y Talía), y a Gerardo Calderón.
Por supuesto a mis amigos (Tere, Paty, Diana, Yoli, Javier, Alejandro, Rodolfo ⚔ y Juan).

Agradecimientos

- ✓ De manera especial al Dr. Javier Alcocer Durand por la acertada dirección de este trabajo, pero sobre todo por su gran amistad y su constante impulso en el progreso de mi conocimiento del maravilloso mundo de la Limnología.
- ✓ A la Dra. Elva Escobar Briones por el tiempo invertido en el desarrollo de este trabajo y durante toda mi formación académica.
- ✓ A la Dra. Margarita Caballero Miranda, al Dr. Luis Marín Stillman y al Dr. Miroslav Macek, integrantes del Comité Tutorial por sus observaciones y acertadas correcciones a este trabajo.
- ✓ A la Biól. Laura Peralta Soriano por toda la ayuda brindada en el campo y en el laboratorio durante el desarrollo de este trabajo, pero principalmente por compartir todas las aventuras vividas durante nuestra gran amistad, y por todas las que nos faltan.
- ✓ A la M. en C. Citlali Díaz y al Biól. José Antonio Salas por su ayuda en el trabajo de campo.
- ✓ A la Dra. Ma. del Rosario Sánchez Rodríguez y al Dr. Alfonso Lugo Vázquez por su apoyo incondicional y gran amistad que hemos creado durante todo este tiempo de convivencia.
- ✓ A todos los integrantes del Proyecto de Investigación en Limnología Tropical (PILT) por el constante intercambio de conocimientos.
- ✓ A la Dra. Mercedes Marchese (Oligoquetos), Dr. Carl M Way (Bivalvo), Dr. Endre Willassen (quironómidos) y Dr. Richard D. Campbell (Hidrozoario) por la ratificación y/o identificación específica de los organismos.
- ✓ A la Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna (CEPANAF), Secretaría de Ecología del Estado de México el permiso otorgado para la toma de muestras para la realización de este trabajo.
- ✓ Al Sistema Meteorológico Nacional por la base de datos de la estación meteorológica Nevado de Toluca.
- ✓ Este trabajo fue realizado gracias al apoyo proporcionado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), UNAM a través del proyecto “Lagos de alta montaña en México. Estudio de la factibilidad para considerar los lagos del Nevado de Toluca, México como sitios de referencia para la detección y análisis del cambio climático global” ES-209301 y por el PAPCA 2002, FES Iztacala, UNAM.
- ✓ Al PAPIIT (ES-2093014) y al Programa de Becas Económicas Complementarias para Posgrado, COMECyT (2002) por las beca otorgadas para la culminación de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURA	V
ÍNDICE DE TABLAS	VIII
RESUMEN	XI
INTRODUCCIÓN	1
JUSTIFICACIÓN	6
OBJETIVO	6
METAS	6
HIPÓTESIS	7
ÁREA DE ESTUDIO	7
METODOLOGÍA	10
TRABAJO DE CAMPO	10
TRABAJO DE LABORATORIO	12
TRATAMIENTO DE DATOS	13
RESULTADOS	15
PARÁMETROS AMBIENTALES	15
La Luna	16
El Sol	18
CLASIFICACIÓN Y ORDENAMIENTO AMBIENTAL	22
La Luna	22
El Sol	24
PARÁMETROS BIOLÓGICOS	30
Composición Faunística	30
Riqueza Específica	30
Frecuencia	32
Abundancia	33
Relación abundancia-frecuencia	35
Densidad	35
<i>La Luna</i>	<i>39</i>
<i>El Sol</i>	<i>39</i>
Biomasa	44
<i>La Luna</i>	<i>47</i>

<i>El Sol</i>	48
CLASIFICACIÓN Y ORDENAMIENTO BIOLÓGICO	51
La Luna	51
El Sol	54
TIPO DE DISTRIBUCIÓN	58
COMPARACIÓN ENTRE ESTACIONES	59
ANÁLISIS DE CORRELACIÓN CANÓNICA	60
La Luna	60
El Sol	62
DISCUSIÓN	67
PARÁMETROS AMBIENTALES	67
PARÁMETROS BIOLÓGICOS	71
Composición Faunística	71
Riqueza Específica	72
Frecuencia	74
Abundancia	75
Relación abundancia-frecuencia	76
Densidad	77
Biomasa	80
VARIACIÓN TEMPORAL	82
Sucesión	82
Densidad	82
Clasificación y Ordenamiento Biológico	84
<i>Luna</i>	84
<i>El Sol</i>	85
Biomasa	86
CONCLUSIONES	87
LITERATURA CITADA	89
ANEXOS	100

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. A. Ubicación geográfica del Estado de México en la República Mexicana. B. Localización del Parque Nacional "Nevado de Toluca". C. Vista aérea de los lagos El Sol y La Luna, los números muestran las estaciones de muestreo _____ 8

Figura 2. Distribución de los submuestreros tomados en la primera draga de las estaciones profundas. Tex = textura, M. O. = materia orgánica y Clorof = Clorofila a. _____ 12

Figura 3. Variación temporal de los parámetros fisicoquímicas del agua cercana al sedimento de los lagos El Sol y La Luna en el volcán Nevado de Toluca, México. Luna _____ Sol1 Sol2 _ _ _ _ Sol3 y Sol3v _ _ _____ 19

Figura 4. Variación temporal de las variables del sedimento de los lagos El Sol y La Luna en el volcán Nevado de Toluca, México. _____ 20

Figura 5. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de los parámetros ambientales del lago La Luna, Nevado de Toluca, México. _____ 23

Figura 6. Análisis de Componentes Principales de los parámetros ambientales del lago La Luna, Nevado de Toluca, México. _____ 24

Figura 7. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de los parámetros ambientales de la zona profunda del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____ 25

Figura 8. Análisis de Componentes Principales de los parámetros ambientales de la zona profunda del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____ 25

Figura 9. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de los parámetros ambientales de la zona litoral sin vegetación (Sol3) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. ____ 27

Figura 10. Análisis de Componentes Principales de los parámetros ambientales de la zona litoral sin vegetación del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____ 27

Figura 11. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de los parámetros ambientales de la zona litoral con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. 28

Figura 12. Análisis de Componentes Principales de los parámetros ambientales de la zona litoral con vegetación del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____ 29

Figura 13. Variación temporal de la Riqueza Especifica de los MIB en las estaciones de la zona profunda (A) y de la zona somera (B) con vegetación y desnuda del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____ 32

Figura 14. Abundancia acumulativa de los oligoquetos de los lagos tropicales La Luna y El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México. _____ 34

Figura 15. Abundancia acumulativa de los oligoquetos de los lagos tropicales La Luna y El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.	34
Figura 16. Gráficos bivariados de frecuencia versus abundancia de los MIB del lago El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México. A = Sol1, B = Sol2, C = Sol3 y D = Sol3v	36
Figura 17. Densidad promedio anual de los MIB de las estaciones de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna del volcán Nevado de Toluca, México	37
Figura 18. Variación temporal de la densidad de los MIB en la zona profunda de dos lagos tropicales de alta montaña, El Sol y La Luna, México.	38
Figura 19. Variación temporal de la densidad de los MIB en las estaciones de la zona profunda (A) y de la zona somera (B) con vegetación y desnuda del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.	39
Figura 20. Variación temporal de las densidades de las especies de MIB de la zona profunda del lago La Luna (Luna) del volcán Nevado de Toluca, México.	40
Figura 21. Variación temporal de la densidad de las especies de los MIB de la zona profunda del lago El Sol (Sol1 = A, Sol2 = B), Nevado de Toluca, México.	43
Figura 22. Variación temporal de la densidad de las especies de los MIB de la zona somera desnuda (Sol3 = A) y con vegetación (Sol3v = B) del lago El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.	43
Figura 23. Biomasa acumulativa de los grupos de MIB de los lagos tropicales La Luna y El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.	44
Figura 24. Biomasa acumulativa de los oligoquetos de los lagos tropicales La Luna y El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.	45
Figura 25. Biomasa promedio de los MIB de las estaciones de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna del volcán Nevado de Toluca, México.	46
Figura 26. Variación temporal de la biomasa de los MIB en la zona profunda de dos lagos tropicales de alta montaña, El Sol y La Luna, México.	47
Figura 27. Variación temporal de la biomasa de los MIB en la zona profunda (Sol1 y Sol2) y en la zona somera con vegetación (Sol3v) y desnuda (Sol3) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México	47
Figura 28. Variación temporal de la biomasa de las especies de MIB de la zona profunda del lago La Luna (Luna) del volcán Nevado de Toluca, México.	48
Figura 29. Variación temporal de la biomasa de las especies de los MIB de la zona profunda del lago El Sol (Sol1 = A, Sol2 = B), Nevado de Toluca, México.	49

Figura 30. Variación temporal de la biomasa de las especies de los MIB de la zona somera desnuda (Sol3 = A) y con vegetación (Sol3v = B) del lago El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México _____	52
Figura 31. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de las densidades de las especies de MIB del lago La Luna, Nevado de Toluca, México. _____	53
Figura 32. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las densidades de las especies de MIB del lago La Luna, Nevado de Toluca, México. _____	53
Figura 33. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de las densidades de las especies de MIB de la zona profunda (Sol1 y Sol2) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____	54
Figura 34. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las densidades de las especies de MIB de la zona profunda (Sol1 y Sol2) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____	55
Figura 35. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de las densidades de las especies de MIB de la zona somera desnuda (Sol3) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____	56
Figura 36. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las densidades de las especies de MIB de la zona somera desnuda (Sol3) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____	56
Figura 37. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de las densidad de las especies de macroinvertebrados bentónicos de la zona somera con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____	57
Figura 38. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las densidad de las especies de macroinvertebrados bentónicos de la zona somera con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. _____	58
Figura 39. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para el lago La Luna, México. _____	61
Figura 40. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para la zona profunda (Sol1 y Sol2) del lago El Sol, México. _____	63
Figura 41. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para la zona desnuda (Sol3) del lago El Sol, México. _____	65
Figura 42. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para la zona con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, México. _____	66

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos de los lagos tropicales de alta montaña La Luna y El Sol, volcán Nevado de Toluca, México. (ND = no determinado). (* = disco de Secchi)	10
Tabla 2. Factores de conversión para la transformación de los valores de densidad y biomasa a un metro cuadrado.	14
Tabla 3. Arreglo para la comparación de estaciones de los lagos cráter del Nevado de Toluca. (X señala las dos estaciones comparadas.	15
Tabla 4. Características ambientales del agua del fondo y del sedimento de los lagos El Sol y La Luna. (Prom = Promedio, DE = Desviación estándar, Máx = Valor máximo, Mín = Valor mínimo, Temp. = Temperatura, O.D. = Oxígeno Disuelto, K25 = Conductividad estandarizada a 25°C, Cloro. a = Clorofila a y M.O. = Materia Orgánica).	17
Tabla 5 Listado y ordenamiento taxonómico de los MIB de los lagos cráter del Nevado de Toluca, México.	31
Tabla 6. Frecuencia (%) de aparición de los MIB durante el muestreo en los lagos de alta montaña del Nevado de Toluca, México.	33
Tabla 7. Densidad (org m ²) de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna, México. Prom = Promedio, DE = Desviación estándar, Máx = Valor promedio máximo, Mín = Valor promedio mínimo	41
Tabla 8. Biomasa (mgC m ⁻²) de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna, México. Prom = Promedio, DE = Desviación Estándar, Máx = Valor promedio máximo, Mín = Valor promedio mínimo.	50
Tabla 9. Valores de la variable normal teórica con una p = 0.01 (dt), la calculada (dc) y su tipo de distribución para cada estación y las especies dominantes de los MIB de los lagos del Nevado de Toluca.	58
Tabla 10. Resultados de la prueba de t-Student obtenidos de la comparación de las medias de las comunidades de MIB de los lagos cráter del Nevado de Toluca. tc = t calculada, p = nivel de significancia, g.l. = grados de libertad y tt = t de tablas.	59
Tabla 11. Cuadro del análisis de varianza para la comparación de la media de las comunidades de MIB en las estaciones del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. S.C. = suma de cuadrados, g.l. = grados de libertad, M.C. = media de los cuadrados, Fc = F calculada y Ft = F de tablas.	60

Tabla 12. Cuadro de comparación múltiple (Tukey) de las media de las poblaciones de MIB en las estaciones de El Sol, Nevado de Toluca. (D.M. = diferencia de medias, * = nivel de significancia del 0.05).	60
Tabla 13. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de La Luna, Nevado de Toluca, México.	61
Tabla 14. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos del ACC efectuado con las variables ambientales y los MIB del lago La Luna, Nevado de Toluca.	61
Tabla 15. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de la zona profunda (Sol1 y Sol2) de El Sol, México.	62
Tabla 16. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos de los dos primeros ejes obtenidos del ACC realizado con las variables ambientales y los MIB de la zona profunda (Sol1 y Sol2) del lago El Sol, México.	63
Tabla 17. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de la zona somera desnuda (Sol3) del lago El Sol, México.	64
Tabla 18. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos de los dos primeros ejes obtenidos del ACC realizado con las variables ambientales y los MIB de la zona somera desnuda (Sol3) del lago El Sol, México.	64
Tabla 19. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de la zona somera con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, México.	65
Tabla 20. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos de los dos primeros ejes obtenidos del ACC realizado con las variables ambientales y los MIB de la zona somera con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, México.	66
Tabla 21. Temperatura (Temp.), pH, conductividad (K25) y oxígeno disuelto (O.D.) de algunos lagos de alta montaña de diferentes regiones del mundo.	68

RESUMEN

El conocimiento de la limnología de los lagos tropicales de alta montaña es escaso, especialmente en México. El Sol y La Luna son los únicos dos lagos tropicales de alta montaña perennes en México. Estos lagos están sujetos a condiciones extremas tales como temperatura baja y pH ácido. El objetivo del presente trabajo fue el de reconocer la variación espacial y temporal de la riqueza taxonómica, la densidad y la biomasa de los macroinvertebrados bentónicos (MIB) de estos dos lagos, así como su relación con las variables ambientales. Se muestrearon tres estaciones profundas (dos en El Sol y una en La Luna) así como dos litorales en El Sol (una desnuda y la otra con vegetación). Los lagos mostraron una marcada estacionalidad ambiental, con dos épocas reconocibles: una cálida de lluvias y la otra fría de secas. Con relación a los MIB, se identificaron ocho especies: cuatro oligoquetos (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus* y *Nais parvialis*), un bivalvo (*Pisidium casertanum*), un hidrozooario (*Hydra vulgaris*), así como dos quironómidos (*Pagastia* sp. y *Tanytarsus* sp.). Se encontró una diferencia significativa entre el número de especies para ambos lagos (El Sol 8, La Luna 2). La densidad y biomasa promedio anual de los MIB fueron similares (no se encontraron diferencias estadísticamente significativas) en la zona profunda de ambos lagos (La Luna 7955 ± 7349 org m^{-2} y 50.44 ± 54.33 mgC $\cdot m^{-2}$, El Sol 5526 ± 3807 org m^{-2} y 39.5 ± 26.09 mgC $\cdot m^{-2}$). Por otro lado, no existió una diferencia significativa de la riqueza específica entre la zona profunda y la zona litoral (con y sin vegetación). La densidad de la zona somera de El Sol fue de 38249 ± 33077 org m^{-2} y de 25247 ± 18997 org m^{-2} para la parte desnuda y con vegetación respectivamente, mientras que la biomasa fue de 268.87 ± 232.13 mgC $\cdot m^{-2}$ para la zona sin vegetación y de 185 ± 159.58 mgC $\cdot m^{-2}$ para la parte con vegetación. Tampoco se encontró una diferencia estadísticamente significativa de la densidad y la biomasa total de los MIB entre las estaciones someras de El Sol (con y sin vegetación). Por otro lado, existió una diferencia significativa de la densidad y biomasa total de los MIB entre la zona profunda y la somera de El Sol, siendo mayor en la zona somera. No se presentó un patrón de variación temporal de la densidad ni de la biomasa de los MIB, no obstante existe una correlación entre la temperatura y el pH principalmente, y la densidad y biomasa de los MIB; los valores menores de densidad y biomasa se encontraron en la época fría de secas, cuando la temperatura y el pH son más bajos. No se reconoció patrón sucesional alguno de MIB, los oligoquetos dominaron todo el tiempo tanto en densidad como en biomasa, específicamente *L. hoffmeisteri* en La Luna, *T. tubifex* en la zona profunda de El Sol y *P. casertanum* y *L. variegatus* para la zona somera con y sin vegetación respectivamente.

INTRODUCCIÓN

Los lagos tropicales de alta montaña se caracterizan por ubicarse por arriba de la cota de vegetación arbórea ("timberline" = TL). La altitud a la que se observa la TL depende de la latitud, encontrándose a mayor altitud en latitudes más bajas (Hutchinson 1975, Sommaruga 2001, Kernan *et al.* 2002). En la zona tropical se localiza por arriba de los 3,000 m.s.n.m. (Margalef 1983, Burgis y Morris 1987). Este tipo de lagos se encuentra en islas de clima frío dentro de las zonas tropicales. La mayor parte de los de alta montaña tropicales se localizan en la zona de los Andes y en menor cantidad en el este de África (Löffler 1964, Payne 1986); de éstos, son menos numerosos los que tienen un origen volcánico comparativamente con los de origen glaciar (Löffler 1964, Lewis 1996).

Los lagos de alta montaña han sido clasificados como polimícticos fríos dentro de la zona tropical y, en algunos casos donde se encuentran fuera de esta, como polimícticos cálido (Löffler 1964 y 1972). Sin embargo, Steinitz-Kannan *et al.* (1983) encontraron lagos polimícticos fríos y cálidos así como con otro tipo de circulación en el Ecuador. Estos lagos presentan un estado trófico que corresponde comúnmente a la oligotrofia y generalmente contienen poca cantidad de sales disueltas. Se encuentran en sitios aislados y remotos dentro de cuencas de drenaje endorréicas con condiciones asociadas a una limitada erosión química y biológica de las mismas (Löffler 1964, Margalef 1983, Burgis y Morris 1987, Nauwerck 1994, Wille *et al.* 1999, Clow *et al.* 2002). La superficie de los lagos de alta montaña es generalmente reducida y fluctúa entre los 5 y 10 km², aunque también se pueden encontrar de dimensiones menores (Margalef 1983, Burgis y Morris 1987). Su profundidad oscila entre los 5 y 50 m, presentando una tasa de renovación del agua baja y por lo tanto, un tiempo de residencia largo (Margalef 1983, Burgis y Morris 1987, Nauwerck 1994).

Los lagos tropicales de alta montaña presentan analogías ambientales con los lagos nórdicos de latitudes altas. La similitud principal entre estos dos tipos de lagos es la temperatura, la cual disminuye conforme incrementa la latitud y la altitud (Thomasson 1956, Lewis 1983, Steinitz-Kannan *et al.* 1983, Burgis y Morris 1987, Lewis 1987 y 1996). La diferencia principal que

se observa entre ambos tipos es la intensidad y distribución de la radiación solar durante el día y a lo largo del año. La curvatura e inclinación del eje de rotación de la Tierra producen un gradiente de radiación solar que va del Ecuador hacia latitudes más altas (Margalef 1983). Sin embargo, Lewis (1987 y 1996) menciona que aunque no hay una diferencia significativa en la radiación total anual, sí se observa una diferencia en la radiación mínima anual, siendo más elevada en los lagos tropicales. Otra diferencia importante es la incidencia de los rayos ultravioleta, siendo mayor en los lagos tropicales de alta montaña producto de una atmósfera reducida y la humedad baja (Thomasson 1956, Löffler 1964, Kinzie III *et al.* 1998, Vinebrooke y Leavitt 1999, Rhode *et al.* 2001, Sommaruga 2001).

Los lagos de alta montaña están frecuentemente alejados de las grandes ciudades y se encuentran en cuencas aisladas, por esta razón, es muy difícil que tengan influencia del acarreo de material y de la contaminación de otras cuencas (Löffler 1964, Mosello *et al.* 2002). La depositación atmosférica en estos lagos se da principalmente por la precipitación que potencialmente puede traer como consecuencia una acidificación (Catalan *et al.* 1994, Barbieri *et al.* 2001, Kernan *et al.* 2002). Las condiciones climáticas a las que están expuestos estos lagos son extremas (Nauwerck 1994). Por las características mencionadas anteriormente, estos lagos son considerados como buenos indicadores de acidificación (regional y global) y de contaminación aérea; de igual manera, pueden ser considerados como excelentes sensores de cambio climático global (Catalan *et al.* 1994, Marchetto *et al.* 1994 y 1995, Clow *et al.* 2001). Recientemente se han creados programas multinacionales como ALPE (Acidification of mountain Lakes: Paleolimnology and Ecology 1 y 2), MOLAR (MOuntain LAkes Research) y EMERGE (European Mountain lake Ecosystems: Regionalisation, diaGnostic & socio-economic Evaluation) para estudiar y evaluar las diferentes alteraciones provocadas por las actividades humanas o sucesos naturales a diferentes escalas.

Para evaluar el impacto del cambio climático y acidificación en los lagos tropicales de alta montaña se han utilizado tanto las variables ambientales como biológicas (actuales y pasadas) de los lagos de alta montaña (Catalan *et al.* 1994, Kernan *et al.* 2002, Mosello *et al.* 2002). Los principales parámetros ambientales utilizados para discernir los cambios ambientales

naturales y/o los causados por la actividad del hombre, son el pH, la acidez, la alcalinidad, la composición química y los nutrientes. Dentro de la composición biológica, el fitoplancton, el zooplancton y la concentración de clorofila *a* son los componentes más estudiados para determinar estas alteraciones. Sin embargo, también se ha estudiado a otros componentes biológicos como los peces y el bentos (Raðdum y Fjellheim 2002).

En general, los componentes animales del sustrato constituyen un conjunto de organismos de diversos grupos taxonómicos a los cuales en conjunto se les ha llamado bentos. Estos organismos pueden ser divididos –artificialmente– por su tamaño en dos grandes grupos: macrobentos y meiobentos. Dentro del macrobentos se considera a los organismos que son retenidos en una malla de 0.59 mm de apertura y los que pasan a través de ella se consideran como meiobentos (Lind 1979, Wetzel 1981). Los organismos bentónicos y especialmente los macroinvertebrados bentónicos (MIB) han sido objeto de diferentes tipos de estudios debido a que son de gran importancia en las comunidades acuáticas. Los MIB tienen participación relevante en la mineralización y el reciclamiento de la materia orgánica que es producida en la columna de agua, así como la que entra por fuentes externas. Además, tienen un papel principal dentro de los primeros eslabones de las redes alimenticias acuáticas (Lind 1979, Brinkhurst 1974, Simciic *et al.* 2001, Weatherhead y James 2001).

La colonización de los organismos bentónicos en los lagos de alta montaña ha sido principalmente por la transportación atmosférica a través de los vientos (anemocoria). El viento puede transportar un gran número de larvas y huevos de resistencia de diferentes invertebrados; sin embargo, su efecto es principalmente sobre los organismos voladores (p.e. dípteros, coleópteros) aumentando su capacidad de dispersión. Otra forma de dispersión es la zoocoria (dispersión por animales), que en el caso de los lagos de alta montaña se lleva a cabo, principalmente, a través de la migración de las aves acuáticas. Estos animales pueden llevar en su cuerpo (plumas, patas, pico, etc.) diferentes tipos de invertebrados acuáticos (Löffler 1964, Margalef 1983). Finalmente, la introducción de especies exóticas, por ejemplo truchas, es otro tipo de dispersión (no natural) y se debe a que en el agua donde se transportan los organismos introducidos, pueden estar presentes otras especies (Margalef 1983).

La variación temporal y espacial de la riqueza específica y la abundancia de los MIB es muy importante debido, principalmente, a su papel en la remineralización de la materia orgánica (Ivanov 2000, Simcic y Brancelj 2002). En los lagos de alta montaña estas variaciones están determinadas por los factores físicos (p.e., temperatura, transparencia, tamaño del sedimento), químicos (p.e., conductividad, pH, oxígeno disuelto, residuos orgánicos e inorgánicos) y ecobiológicos (p.e., alimento, cobertura vegetal e interacciones ecológicas) que se presentan en cada cuerpo acuático (Newrkla y Wijegoonawardana 1987, Colburn 1988, Williams *et al.* 1990, Williams 1996, Sheteinman *et al.* 1999). Sin embargo, es frecuente que dentro del mismo cuerpo acuático se presentan condiciones diferentes entre la zona profunda y la litoral o somera. El efecto del viento y el oleaje, la penetración de la luz, el calentamiento gradual del agua, el tipo de sustratos y la presencia de vegetación sumergida son sólo algunas de las variables que marcan la diferencia entre ambas zonas (Brinkhurst 1974, Ivanov 2000).

Estos factores también afectan la distribución batimétrica de los MIB dentro del lago, observándose generalmente un patrón de disminución en el número de especies con la profundidad (Löffler 1964, Brinkhurst 1974, Ivanov 2000). Otra variable que determina la distribución de los MIB es la presencia de vegetación sumergida y la enraizada emergente en las orillas de los lagos. Estas zonas son capaces de mantener un número de especies mayor, debido a que forman un hábitat que favorece la acumulación de sedimentos y materia orgánica, además de proporcionar un refugio que evita la depredación por parte de los organismos de tallas mayores. En contraparte, en las zonas carentes de vegetación o desnudas, es difícil el establecimiento de organismos debido principalmente a que éstos están expuestos a la depredación y en el sedimento se encuentra una cantidad menor de alimento, además, que el sedimento es muy inestable (Burgis y Morris 1987, Barbieri *et al.* 2001).

Todos estos factores inducen a las comunidades bentónicas a crear mecanismos adaptativos como entrar en un estado de latencia hasta el restablecimiento de condiciones fisiológicamente más favorables para un desarrollo mejor y con ello dominar o influir sobre otras especies (Wetzel 1981). Algunos de los mecanismos que adoptan los MIB les pueden ayudar a ser resistentes a condiciones extremas como las que se presentan generalmente en los

lagos de alta montaña (pH ácidos, temperaturas bajas y exposición a rayos UV), con lo cual evitan la depredación y competencia de otras especies no resistentes y por lo tanto incrementan su abundancia (Kobuszewski y Perry 1994, Hider *et al.* 1999).

No se ha encontrado que la abundancia y/o riqueza específica de los MIB tropical sea mayor que la templada, más aún, frecuentemente éstas son menores a las encontradas en los lagos templados (Lewis 1996). En el caso de los lagos de alta montaña los organismos que generalmente presentan una abundancia elevada son los quironómidos y los oligoquetos y en cantidad menor, otras larvas de dípteros, odonatos, gasterópodos, bivalvos, anfípodos y coleópteros (Löffler 1964, Brinkhurst 1974, Vranovský *et al.* 1994, Jhonson *et al.* 1996, Carlisle y Hawkins 1998, Cavalli *et al.* 1998, Weatherhead y James 2001). Las especies bentónicas encontradas en los lagos de alta montaña son comúnmente más parecidas a las especies halladas en lagos de latitudes templadas que a las presentes en lagos de latitudes tropicales de menor altitud (Burgis y Morris 1987).

JUSTIFICACIÓN

El estudio de los lagos tropicales de alta montaña –en general y en México– es importante debido a que se desconoce en gran medida su limnoecología debido a que son ambientes extremos, delicados y sensibles. Su estudio permitirá reconocer a) las diferencias fundamentales con los lagos templados de alta montaña y b) los lineamientos científicos básicos para garantizar su integridad ecológica y su preservación.

Por otro lado, los lagos de alta montaña son considerados sitios clave (ideales) para el estudio del cambio climático (regional y global) por ser muy sensibles a las perturbaciones humanas y particularmente, los efectos de la acidificación. Sin embargo, para poder reconocer las perturbaciones, es necesario primero, conocer la variabilidad natural de las comunidades.

OBJETIVO

El objetivo del presente trabajo fue reconocer la variación espacial y temporal de la comunidad de los MIB (composición taxonómica, densidad y biomasa) en dos lagos tropicales de alta montaña.

METAS

- ⇒ Caracterizar ambientalmente cada lago y describir la fluctuación temporal haciendo énfasis en las condiciones cercanas al fondo de los lagos El Sol y La Luna.
- ⇒ Determinar la composición taxonómica, riqueza específica, densidad ($\text{org}\cdot\text{m}^{-2}$) y biomasa ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$) de los MIB para ambos lagos.
- ⇒ Especificar la variación temporal de la composición taxonómica, riqueza específica, densidad ($\text{org}\cdot\text{m}^{-2}$) y biomasa ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$) de los MIB en ambos lagos.
- ⇒ Evaluar la posible relación entre la fluctuación temporal de la comunidad bentónica con la variación temporal de los parámetros ambientales.

HIPÓTESIS

H₀: Las condiciones extremas (p.e. pH ácido y temperatura baja) de ambos lagos han llevado a una simplificación en la composición taxonómica de los MIB.

H_a: La composición de los MIB no está simplificada por las condiciones extremas de estos lagos.

H₀: La estructura de la comunidad de los MIB de la zona litoral somera es diferente de la profunda por presentarse condiciones ambientales distintas.

H_a: Las condiciones ambientales de ambas zonas (litoral y profunda) de los lagos no modifican la estructura de la comunidad de los MIB debido a la someridad de los lagos (< 15m).

H₀: La presencia de vegetación sumergida ofrece mejores condiciones de vida (refugio, alimento etc.) dando como resultado una mayor riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de los MIB.

H_a: La presencia de la vegetación no influye de manera importante en la estructura de la comunidad de MIB.

H₀: La variación temporal de la estructura de la comunidad de MIB en ambos lagos está regida por el cambio de las condiciones ambientales a través del tiempo.

H_a: La variación en las densidades de los MIB en ambos lagos no está regulada por la variación de las condiciones ambientales, sino por otras variables ambientales y biológicas.

ÁREA DE ESTUDIO

En México se conocen sólo tres lagos de alta montaña; uno en el cráter del volcán Popocatepetl el cual ya no existe y otros dos (La Luna y El Sol) en el cráter del volcán Nevado de Toluca (Armenta *et al.* 2000). La Luna y El Sol son lagos cráter tropicales de alta montaña que se encuentran dentro de la Cuenca Hidrológica Prioritaria "Nevado de Toluca" (Arriega *et al.* 1998), localizada entre los 19° 06" 36' N y 18° 48" 00' N y los 99° 54" 36' W y 99° 28" 48' W ,

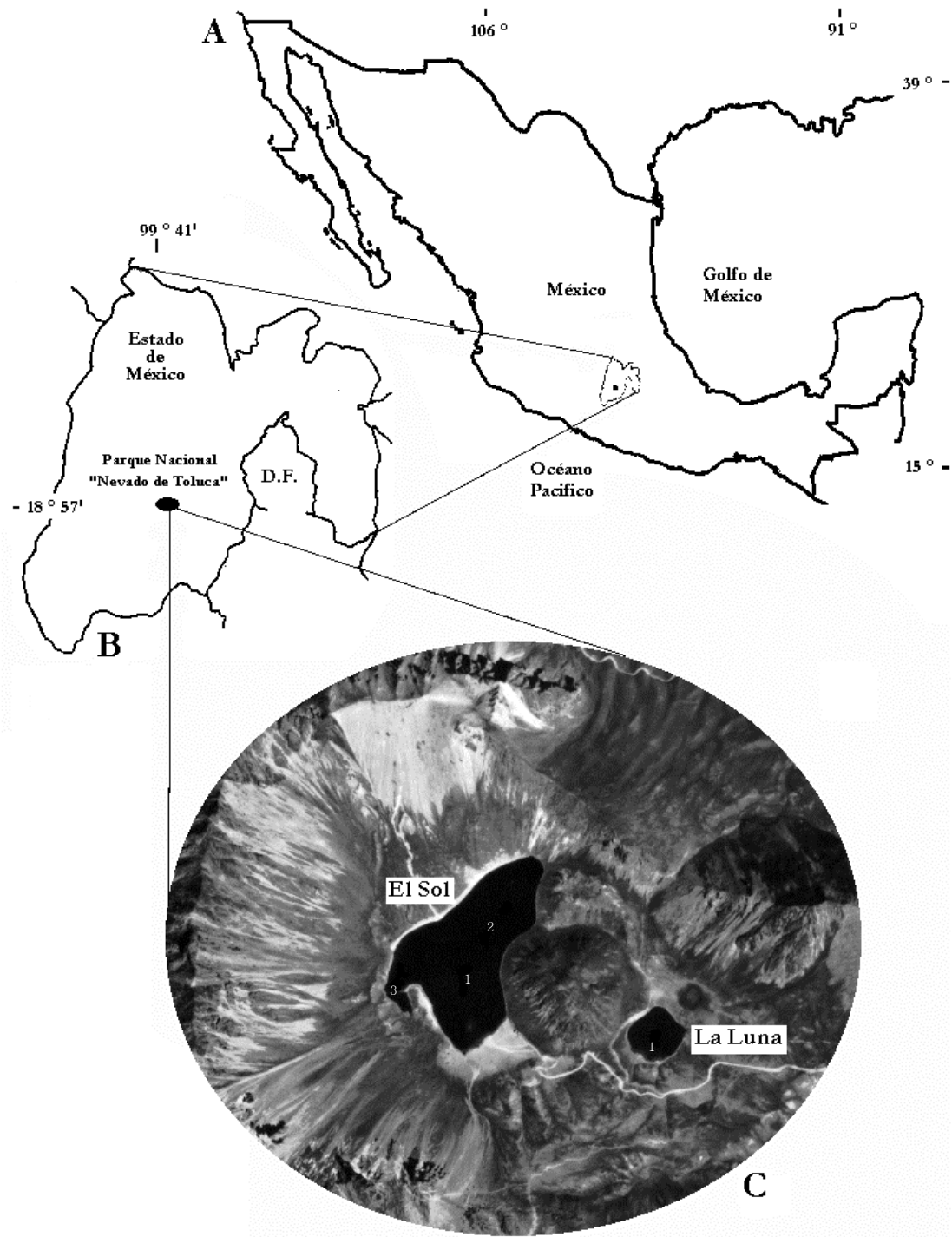


Figura 1. A. Ubicación geográfica del Estado de México en la República Mexicana. B. Localización del Parque Nacional "Nevado de Toluca". C. Vista aérea de los lagos El Sol y La Luna, los números muestran las estaciones de muestreo

a una altitud de 4,240 m.s.n.m. Esta cuenca ocupa 927.69 Km² y se localiza dentro del Parque Nacional Nevado de Toluca, en el Estado de México.

El clima de la zona va de frío a semifrío húmedo con una temperatura media mensual que oscila entre 2 y 12°C. Presenta una precipitación anual entre 1,200 y 2,000 mm y una evaporación potencial promedio anual de 990 mm (García 1988). Para los años en que se realizó el muestreo se presentó una temperatura promedio de 3.9°C, una precipitación de 1219.9 mm, así como una evaporación de 808 mm (información proporcionada por el Servicio Meteorológico Nacional). La vegetación terrestre alrededor de los lagos está fuertemente influenciada por el clima frío y de alta montaña de la zona, siendo el zacatonal alpino (algunas especies de pastos, musgos y líquenes) el predominante en la mayor parte del interior del cráter (Rzedowski 1981).

La Luna y El Sol son lagos cráter de origen volcánico formados aproximadamente hace 11,600 años después de que el volcán presentó su última erupción (Armienta *et al.* 2000). El cráter del volcán forma una cuenca cerrada (endorréica), siendo su principal aporte hídrico, las lluvias en verano, la nieve en invierno y el deshielo en primavera. En el centro del cráter se presenta un domo central (El Ombligo) que tapona la chimenea principal del volcán y separa a los dos lagos (Banderas *et al.* 1991).

La profundidad máxima de La Luna es de 10 m (profundidad media de 5 m) con una superficie de 31,083 m² (largo 227 m, ancho 209 m). La profundidad máxima de El Sol es de 15 m (profundidad media de 6 m), con una superficie de 237,321 m² (largo 795 m, ancho 482 m) (Alcocer *et al.* 2004).

Ambos lagos tienen generalmente aguas claras, un pH ácido y una capacidad de amortiguación baja. La temperatura del agua oscila entre los 9 y 11°C para La Luna y para El Sol entre los 7 y 13°C. El contenido de oxígeno disuelto es alto para ambos lagos y su conductividad baja (Tabla 1). Presentan un contenido bajo de materia orgánica disuelta y en suspensión (Caballero 1996, Armienta *et al.* 2000).

De acuerdo con la modificación a la clasificación de los lagos basada en el proceso de mezcla propuesto por Hutchinson y Löffler y modificada por Lewis (1983), tanto el lago La Luna como El Sol son polimícticos cálidos continuos. Ninguno de los lagos presenta una

estratificación que dure más de un día y su superficie nunca está completamente cubierta con hielo. El mecanismo de mezcla para ambos lagos es principalmente por los fuertes vientos de la zona (Banderas *et al.* 1991).

Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos de los lagos tropicales de alta montaña La Luna y El Sol, volcán Nevado de Toluca, México. (ND = no determinado). (* = disco de Secchi)

	Banderas <i>et al.</i> (1991)	Caballero (1996)		Sarma <i>et al.</i> (1996)		Armienta <i>et al.</i> (2000)
	Sol	Luna	Sol	Luna	Sol	Sol
Profundidad (m)	ND	8	12	9.15	10.7	ND
Visibilidad* (m)	9	8	8	9.15	3.7	ND
Temperatura (°C)	8.85	9	7	9-11	7-11	11.7
pH	6.96	4.87	5.90	5.2-5.7	5.0-6.4	5.59
O. D. (mg L ⁻¹)	7.4	ND	ND	4.4-7.8	6-7.2	ND
K ₂₅ (μS·cm ⁻¹)	19.3	17.3	24.6	15.30	21-30	18
Alcalinidad (mg·L ⁻¹)	ND	6.10	12.20	4-5	3-6	2.3

METODOLOGÍA

El muestreo se realizó mensualmente durante un ciclo anual de abril-2000 a marzo-2001. Las estaciones de muestro se eligieron con base en un muestreo prospectivo realizado en junio de 1999. En La Luna se estableció una estación de muestreo (Luna) en la zona profunda ya que en la zona litoral los sedimentos estaban muy compactados para el establecimiento de invertebrados bentónicos. En El Sol se establecieron dos estaciones profundas en la zona limnética (Sol1 y Sol2) y dos someras en la zona litoral, una en sustrato desnudo -sin vegetación- (Sol3) y la otra con vegetación enraizada sumergida (Sol3v) (Fig. 1C).

TRABAJO DE CAMPO

Se caracterizó ambientalmente la zona profunda de los lagos tomando los parámetros ambientales de la zona cercana al sedimento (0.5 m por encima del fondo en las profundas y 0.25 m en las litorales) para cada una de las estaciones. Se midieron *in situ* la temperatura, pH, concentración de oxígeno disuelto y conductividad específica (K₂₅). Las mediciones se tomaron

con ayuda de un equipo Multisensor de Monitoreo de Calidad del Agua marca Hydrolab modelos Datasonde-4 y Surveyor-4. Las muestras de sedimento de las estaciones profundas se tomaron con la ayuda de una draga Ekman (Fig. 2) y las de la zona litoral con un nucleador de mano directamente. Se extrajeron dos núcleos de sedimento de 30 mm de diámetro, uno para el análisis del tamaño de grano y el otro para determinar el contenido de materia orgánica. Las muestras se colocaron en bolsas de plástico previamente etiquetadas. Para analizar la concentración de clorofila *a* del sedimento se tomaron dos núcleos de 12 mm de diámetro obteniendo un volumen final de 1 ml de sedimento superficial. Las muestras de clorofila *a* sedimentaria se puso en tubos de centrifuga de 20 ml cubiertos con cinta negra para evitar la degradación de los pigmentos. Todas las muestras de sedimento se mantuvieron en congelación hasta el momento de su análisis en el laboratorio. Se eligieron los parámetros anteriores por la influencia que tienen sobre los MIB (Colburn 1988, Williams *et al.* 1990, Williams 1996).

La obtención de los MIB de las estaciones profundas se realizó con ayuda de una draga Ekman (0.0225 m² de área, 15x15x15 cm) propia para fondos de sedimentos compuestos por arenas finas, arcillas, limos y lodos, tomando los primeros 10 cm de sedimento (Weber 1973, Wetzel y Likens 1979). De la primera réplica de las estaciones profundas solo se ocupó la mitad de la draga, debido a que la otra mitad se empleó para la obtención de los parámetros del sedimento (Fig. 2). En las estaciones de la zona litoral se tomaron las muestras a mano con un nucleador de acrílico de 0.0019 m² de área, sacando tres réplicas por estación con una profundidad de penetración de 15 cm para garantizar la obtención de los organismos.

Todas las muestras para MIB se tamizaron en el campo a través de una malla de 0.42 mm (APHA *et al.* 1985, Wetzel y Likens 1979) lo cual garantizó retener aún los estadios juveniles de los organismos macrobentónicos y se colocaron en frascos de plástico previamente etiquetados. Posteriormente se fijaron las muestras de los primeros ocho meses con formol al 10% y los restantes cuatro meses con alcohol al 96%. Ambos fijadores contenían rosa de Bengala como colorante vital para facilitar la separación de los organismos del sedimento (APHA *et al.* 1985).

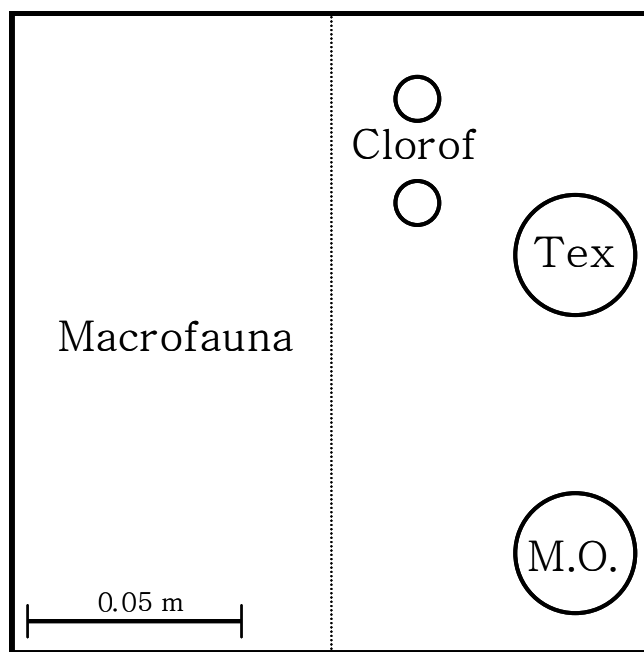


Figura 2. Distribución de los submuestreos tomados en la primera draga de las estaciones profundas.
Tex = textura, M. O. = materia orgánica y Clorof = Clorofila *a*.

TRABAJO DE LABORATORIO

Una vez en el laboratorio, se realizaron los análisis de tamaño de grano por el método de tamizado en seco (60°C) para las arenas y de pipeteo en húmedo para limos y arcillas. A todas las muestras de textura se les eliminaron los carbonatos y la materia orgánica (Folk 1969). Para determinar el porcentaje de materia orgánica sedimentaria se utilizó la técnica de pérdida de peso por combustión -LOI- (550°C) (APHA *et al.* 1985). En el caso de las muestras que presentaron vegetación, ésta se retiró para el cálculo de cobertura vegetal. El porcentaje de cobertura vegetal se realizó obteniendo el peso seco de la vegetación encontrada en cada uno de los núcleos de donde se separaron los macroinvertebrados bentónicos. Para obtener el 100 % de cobertura vegetal se tomó como referencia el peso seco promedio de la vegetación obtenido en tres núcleos cubiertos totalmente por vegetación. Finalmente, la determinación de la clorofila *a* del sedimento se hizo siguiendo el método de fluorimetría utilizando acetona como medio de extracción. Las mediciones se realizaron en un fluorómetro digital Turner Designs modelo 10-AU (Arar *et al.* 1997). Para obtener $\mu\text{g cm}^{-2}$ se tomó la concentración integrada de un núcleo de un cm cúbico.

En el laboratorio, las muestras de MIB se lavaron con agua corriente para quitar el exceso de fijador. Con ayuda de pinzas entomológicas, agujas de disección y un microscopio estereoscópico se llevó a cabo la separación de los organismos y su preclasificación a grandes grupos. Los organismos se identificaron en primera instancia con base en las claves generales de Thorp y Covich (1991), Edmondson (1959) y Pennak (1953). Posteriormente se emplearon claves específicas para los oligoquetos (Stimpson *et al.* 1982, Hiltunen y Klemm 1980, Brinkhurst y Marchese 1992) y quironómidos (Mason 1973, Wiederholm 1983). Todos los organismos fueron transferidos a frascos viales etiquetados y se conservaron con alcohol glicerinado al 70%. Para la identificación específica de los insectos en fase larvaria fue necesario contar con organismos adultos; para esto se emplearon trampas de luz negra, las cuales fueron colocadas en la orilla de los lagos durante la noche. Una vez separados e identificados los organismos por especie se cuantificaron y posteriormente se pesaron para calcular la biomasa con base en el peso húmedo de acuerdo a las constantes en APHA *et al.* (1985).

TRATAMIENTO DE DATOS

Con la información ambiental obtenida se realizaron gráficos bivariados para detectar visualmente cambios de éstos a través del tiempo. Para determinar la presencia de estacionalidad a lo largo del ciclo de muestro, se aplicó un análisis de cúmulos (AC) por el método de Ward con distancias euclidianas para agrupar los meses con características ambientales similares (Gauch 1982). Así mismo, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), con el fin de identificar los parámetros que más influencia tienen sobre el ordenamiento (Gauch 1982, García 1988) y determinar aquellos que aporten poca información (García 1988). Para realizar los análisis multivariados (AC y ACP) los datos ambientales se transformaron con "Z" para que los valores elevados no sesgaran los resultados y para mantener los valores dentro de una escala de comparación aceptable (Grimm y Yarnold 1995, Spatz 2001). Tanto los análisis multivariados como la estandarización de los datos se realizaron con la ayuda del paquete estadístico SPSS v10.

Se calculó la frecuencia de aparición y abundancia de cada uno de los MIB en las cinco estaciones de los lagos. Se realizaron gráficos bidimensionales de abundancia y frecuencia

(García 1988) para determinar las especies dominantes (con frecuencia y abundancia elevada), frecuentes (con frecuencia elevada y abundancia baja), abundantes (con frecuencia baja y abundancia elevada) y raras (con frecuencia y abundancia baja). La densidad se calculó por metro cuadrado multiplicando la abundancia de cada especie por un factor de conversión, dependiendo del área de muestreo (Tabla 2). Con los valores obtenidos de la densidad se determinó el tipo de distribución de los MIB presente en las estaciones de muestreo por medio de la prueba de χ^2 de acuerdo con la serie de Poisson (Elliot 1983). Los pesos obtenidos para cada taxón se convirtieron a gramos de carbono (gC), de acuerdo al criterio de Margalef (1983) y Weber (1973), quienes consideran que el 10% del peso húmedo es peso seco libre de cenizas y que el 3.5% de ese peso seco es carbono orgánico. Para la obtención de la biomasa por unidad de área se multiplicó por el factor de conversión correspondiente al área de muestro (Tabla 2).

La densidad y biomasa promedio por estación se graficó para observar las diferencias entre las estaciones de muestreo de los lagos. Se construyeron gráficas de barras múltiples con desviación estándar para observar la fluctuación temporal de los taxa de macroinvertebrados bentónicos por estación a lo largo del periodo de muestreo. Asimismo se emplearon gráficas de barras múltiples para ver la variación de cada uno de los grupos encontrados en cada estación a lo largo del año de muestreo.

Tabla 2. Factores de conversión para la transformación de los valores de densidad y biomasa a un metro cuadrado.

Muestreador	Área de muestreo (m ²)	Factor de conversión a un m ²
Draga Ekman	0.0225	44.4
Núcleo de acrílico	0.0019	526.3

Se realizó un AC y un ACP a los datos de densidad y biomasa por especie para cada estación (de manera similar a los realizados con la información fisicoquímica) para determinar similitudes y diferencias a través del tiempo. Para el análisis multivariado de la información biológica, las densidades y biomásas promedio de cada mes se transformaron a logaritmos $[\log_{10}(n+1)]$ para que los valores elevados no sesgaran los resultados (Elliot 1983, García 1988). Para

reconocer si las estaciones eran diferentes entre sí, se realizaron comparaciones como se muestra en la tabla 3. Para hacer las pruebas de comparación se utilizó la matriz transformada logarítmicamente con base 10 para obtener una distribución normal y poder hacer las comparaciones (Elliot 1983, Daniel 2002). Las pruebas estadísticas que se ocuparon para la comparación de la población de los MIB fueron: prueba t-Student para dos variables independientes cuando se tuvieron dos poblaciones y análisis de varianza (AnDeVA) de una vía para más de dos poblaciones (Elliot 1983). Para conocer qué poblaciones fueron las diferentes en la AnDeVA, se aplicó una prueba de Tukey (Daniel 2002). Todas las pruebas de comparación se realizaron con ayuda del paquete estadístico SPSS v10.

Para cada estación de muestreo se realizó un análisis de correlación canónica (ACC) entre las variables ambientales y las biológicas. El propósito de este análisis fue reconocer qué factores ambientales pudieran asociarse directamente con la variación temporal de los MIB (Jeffers 1978).

Tabla 3. Arreglo para la comparación de estaciones de los lagos cráter del Nevado de Toluca. (X señala las dos estaciones comparadas).

	Luna	Sol1	Sol2	Sol3	Sol3v
Luna		X	X		
Sol1	X		X	X	X
Sol2	X	X		X	X
Sol3		X	X		X
Sol3v		X	X	X	

RESULTADOS

PARÁMETROS AMBIENTALES

Se describe el comportamiento de los parámetros ambientales para cada lago durante el año de muestreo (abril del 2000 a marzo del 2001). Para todas las estaciones de muestreo solo se describió el comportamiento de las mediciones realizadas en del agua cercana al fondo del lago.

La Luna

La temperatura promedio de la estación Luna fue de $8.46 \pm 1.7^\circ\text{C}$ (Tabla 4). De abril a julio hay un incremento de 1.1°C presentándose la temperatura mayor (10.5°C) en julio. En agosto comienza a descender hasta llegar a la mínima en enero (5.52°C), presentándose una diferencia de 5°C entre ambas (Fig. 3). El pH de la Luna fue ácido con un promedio anual de 4.7 ± 0.4 (Tabla 4) con poca variación de mayo a marzo, observándose el valor menor (4.5) en enero. En abril se encontró un pH más elevado (5.8) que el resto de los meses (Fig. 3). La concentración y el porcentaje de saturación promedio anual de oxígeno disuelto fue de $6.74 \pm 0.84 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ y $94.71 \pm 8.65\%$, respectivamente (Tabla 4). En el período de abril a agosto se presentó una disminución del oxígeno disuelto hasta llegar al mínimo (5.84 mg L^{-1} , 85.13%), para después aumentar de septiembre a diciembre. En enero y febrero del 2001 disminuyó para incrementarse nuevamente en marzo alcanzando su valor máximo ($8.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, 114.27%) (Fig. 3). El valor promedio de conductividad fue de $13.7 \pm 0.7 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 4). De abril a diciembre se presentó un incremento gradual hasta llegar a su valor máximo en diciembre ($14.9 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). En enero se observó una disminución brusca y en marzo se registró el valor mínimo ($12.6 \mu\text{S cm}^{-1}$) (Fig. 3).

La textura del sedimento de La Luna fue limo durante todos los meses de muestreo con un tamaño promedio de $6.2 \pm 0.6 \phi$ (Tabla 4). El limo más grueso (5.2) se presentó en enero y el más fino (7.0) en agosto (Fig 4). La concentración promedio de la materia orgánica en el sedimento fue $17.9 \pm 4.18\%$ (Tabla 4). En mayo se encontró el valor más alto (24.1%) y en noviembre el menor (11.8%), sin presentarse un patrón temporal claro (Fig. 4). La concentración de clorofila *a* en el sedimento tuvo un valor promedio de $3.91 \pm 1.81 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (Tabla 4) y no se presentó tampoco un comportamiento temporal definido. Su concentración mayor ($6.72 \mu\text{g cm}^{-2}$) se encontró en enero y la menor ($1.16 \mu\text{g cm}^{-2}$) en junio (Fig. 4).

Tabla 4. Características ambientales del agua del fondo y del sedimento de los lagos El Sol y La Luna. (**Prom** = Promedio, **DE** = Desviación estándar, **Máx** = Valor máximo, **Mín** = Valor mínimo, **Temp.** = Temperatura, **O.D.** = Oxígeno Disuelto, **K₂₅** = Conductividad estandarizada a 25°C, Cloro. **a** = Clorofila *a* y **M.O.** = Materia Orgánica).

Agua	Luna			Sol1			Sol2			Sol3			Sol3v		
	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS
Temp. (°C)	5.52	10.51	8.46 1.73	5.35	10.74	8.58 1.96	5.02	10.63	8.55 1.94	5.96	13.96	10.10 2.74	5.96	13.96	10.10 2.74
pH	4.5	5.83	4.71 0.36	4.97	5.75	5.37 0.27	5.06	7.18	5.50 0.59	5.08	6.48	5.66 0.48	5.08	6.48	5.66 0.48
O. D. (mg·L ⁻¹)	5.84	8.50	6.74 0.84	5.65	7.67	6.72 0.77	5.65	7.62	6.70 0.74	5.91	7.99	6.91 0.70	5.91	7.99	6.91 0.70
O. D. (% Sat.)	85.13	114.27	94.71 8.65	82.95	105.95	93.30 7.31	82.95	105.81	94.29 6.97	90.87	115.37	101.02 7.08	90.87	115.37	101.02 7.08
K ₂₅ (μS·cm ⁻¹)	12.60	14.90	13.72 0.72	14.70	17.53	16.13 0.87	15.1	17.8	16.36 0.78	14.70	18.00	16.01 0.92	14.70	18.00	16.01 0.92
Sedimento	Luna			Sol1			Sol2			Sol3			Sol3v		
	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS
Cloro. "a" (μg·cm ⁻²)	1.16	6.72	3.91 1.81	2.00	18.74	7.49 5.35	2.86	24.50	9.17 6.33	0.58	7.99	3.58 2.28	1.37	11.94	4.58 2.85
M. O. (%)	11.8	24.1	17.9 4.18	9.2	15.3	12.35 2.94	8.4	22.0	13.94 4.41	0.8	4.4	2.51 1.58	1.7	3.6	2.78 0.78
Textura (ø)	5.17	7.15	6.16 0.64	4.70	7.30	6.21 0.95	5.73	7.14	6.32 0.49	1.37	3.67	2.81 0.83	1.93	4.70	3.07 0.99
Cob. Vegetal (%)	0	0	0 0	0	0	0 0	0	0	0 0	0	0	0 0	30.56	67.45	44.44 12.90

El Sol

Las estaciones el Sol1 y Sol2 se describirán simultáneamente debido a que ambas son de una región similar del mismo lago y la variabilidad entre ellas es baja. Para Sol1 el valor promedio de temperatura fue de $8.58 \pm 1.96^\circ\text{C}$ y para Sol2 de $8.55 \pm 1.94^\circ\text{C}$ (Tabla 4). La temperatura menor en ambas estaciones se presentó en el mes de enero (Sol1 5.35°C , Sol2 5.02°C). El valor mayor de temperatura en Sol1 (10.74°C) se registró en septiembre mientras que en Sol2 (10.63°C) en julio. El comportamiento temporal de la temperatura es el mismo para ambas estaciones, presentándose un incremento pequeño de abril a septiembre. En octubre inicia un decremento que llega a enero para en febrero y marzo incrementarse nuevamente (Fig. 3). El valor promedio del pH para Sol1 fue de 5.37 ± 0.27 y de 5.5 ± 0.59 para Sol2 (Tabla 4). Tanto para Sol1 como para Sol2 el valor mayor se encontró en abril, siendo, el valor de Sol2 (7.18) fue más elevado al de Sol1 (5.75). A partir de abril el pH inició un descenso hasta obtener su valor mínimo (Sol1 4.97, Sol2 5.06) en febrero (Fig. 3). La concentración y porcentaje de saturación promedio de oxígeno disuelto fueron muy parecidos para Sol1 ($6.72 \pm 0.77 \text{ mg L}^{-1}$, $93.30 \pm 7.31\%$) y Sol2 ($6.70 \pm 0.74 \text{ mg L}^{-1}$, $94.29 \pm 6.97\%$) (Tabla 4). Ambas estaciones presentaron una disminución de abril hasta agosto donde se registró el valor mínimo (5.65 mg L^{-1} , 82.95%). En septiembre dió inicio un incremento hasta alcanzar el valor máximo en diciembre para Sol1 ($7.67 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, 105.95%) y noviembre para Sol2 ($7.62 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, 105.81%). En marzo inició un descenso en ambas estaciones nuevamente (Fig. 3). Sol1 mostró una conductividad promedio de $16.13 \pm 0.87 \mu\text{S cm}^{-1}$ y Sol2 de $16.36 \pm 0.78 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 4). La conductividad tiene un incremento de abril a enero donde se registró el valor más alto (Sol1, $17.53 \mu\text{S cm}^{-1}$, Sol2 = $17.8 \mu\text{S cm}^{-1}$). En febrero se presentó un descenso y en marzo se registró la conductividad menor para Sol1 ($14.7 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) y Sol2 ($15.1 \mu\text{S cm}^{-1}$) (Fig. 3).

Tanto para Sol1 como para Sol2 la textura del sedimento correspondió a limo durante todo el periodo de muestreo con un promedio de 6.21 ± 0.95 y $6.32 \pm 0.49 \text{ phi}$, respectivamente (Tabla 4). Los limos más gruesos encontraron en el mes de junio para Sol1 (7.3 phi) y en mayo para Sol2 (7.14 phi) y los limos más finos se presentaron en septiembre (4.7 y 5.73 phi).

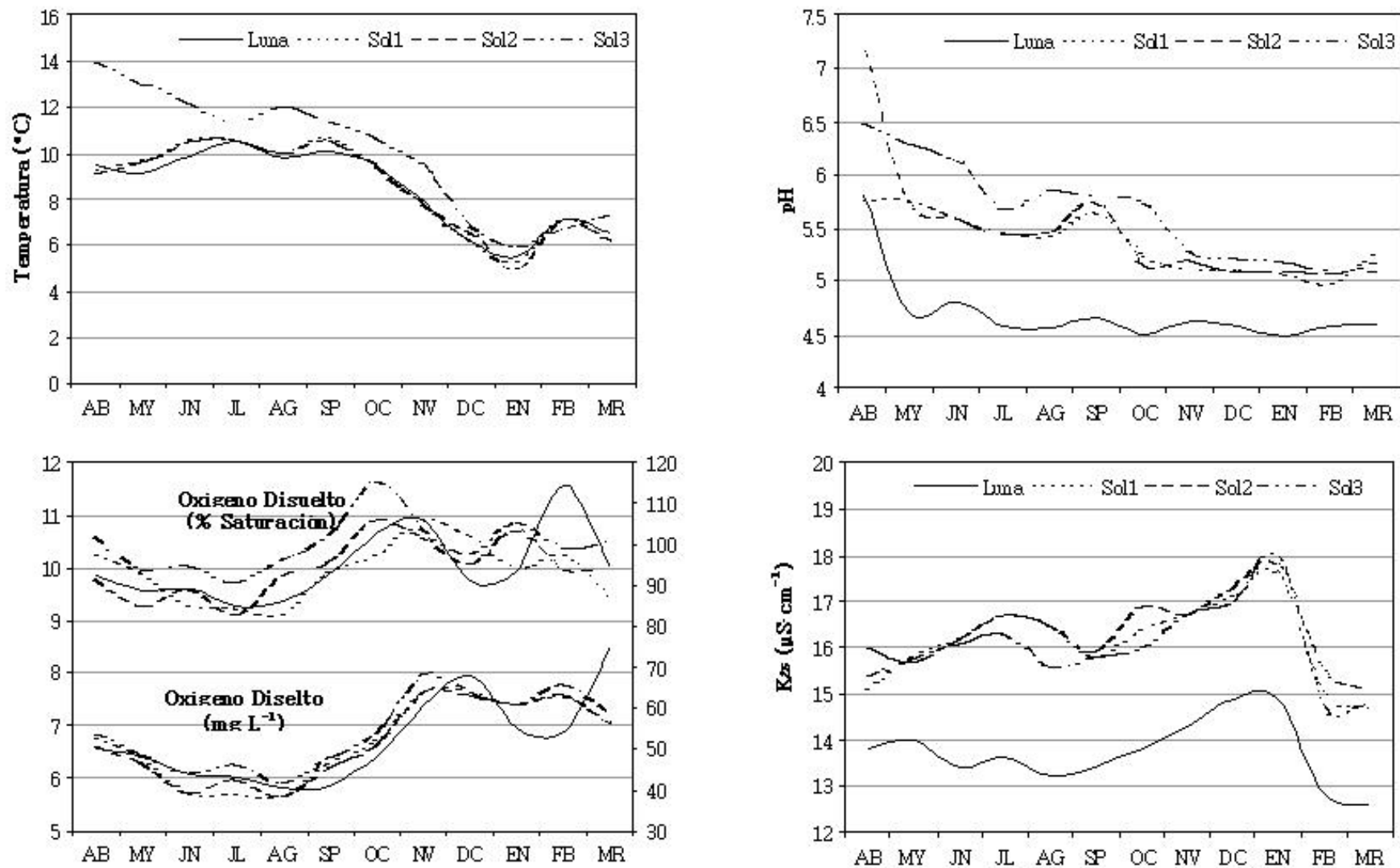


Figura 3. Variación temporal de los parámetros fisicoquímicos del agua cercana al sedimento de los lagos El Sol y La Luna en el volcán Nevado de Toluca, México. Luna _____ Sol1 Sol2 ---- Sol3 y Sol3v -

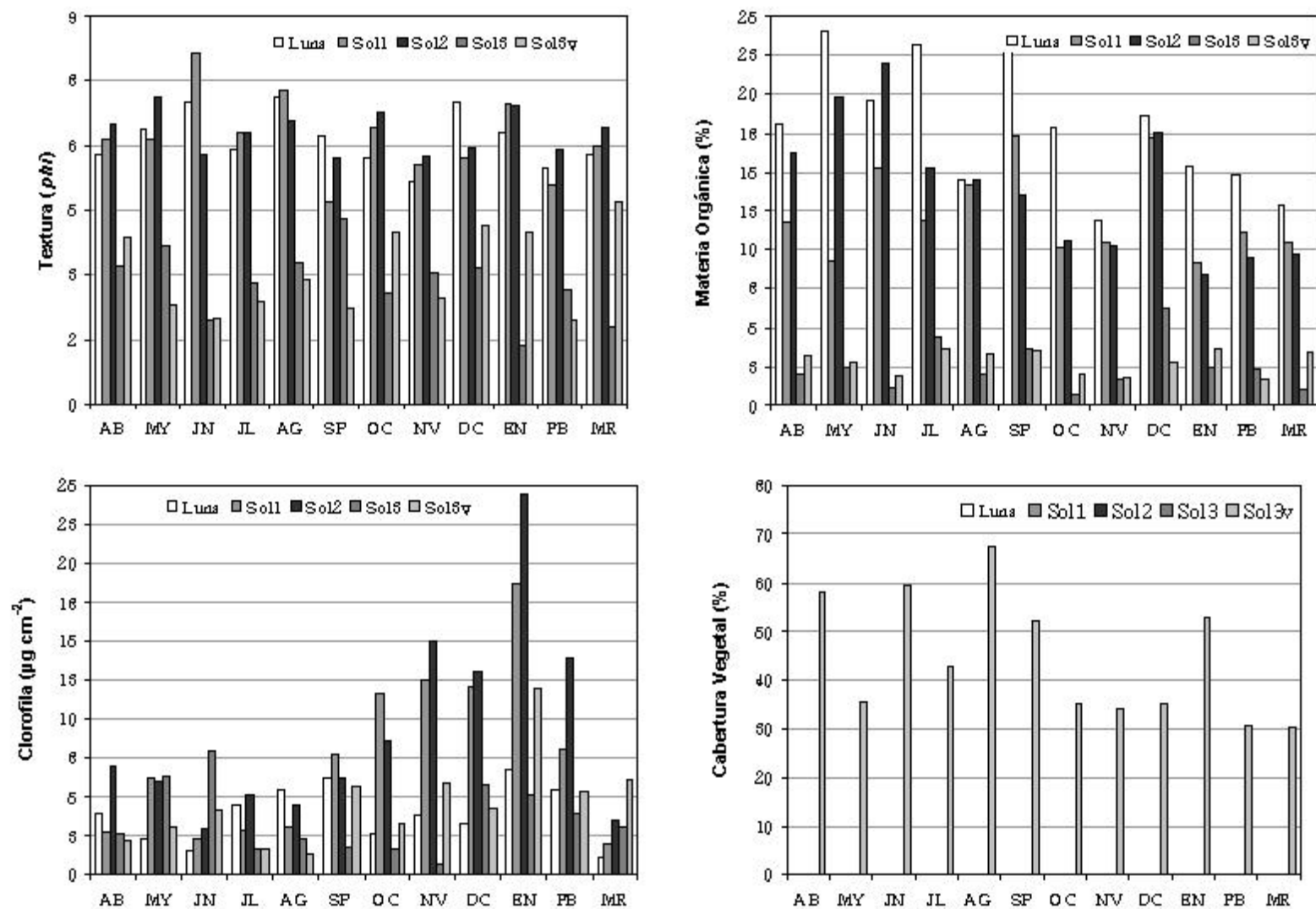


Figura 4. Variación temporal de las variables del sedimento de los lagos El Sol y La Luna en el volcán Nevado de Toluca, México.

respectivamente). No se observó un comportamiento estacional (Fig. 4). La concentración de materia orgánica promedio del sedimento en Sol1 fue $12.35 \pm 2.94\%$ y de $13.94 \pm 4.41\%$ en Sol2 (Tabla 4). No se mostró una variación temporal definida en los meses de muestreo y el valor máximo se obtuvo en septiembre para Sol1 (15.3%) y en junio para Sol2 (22%). Los valores mínimos se registraron en enero (Sol1 9.2%, Sol2 8.4%) (Fig. 4). Los valores promedio de la concentración de clorofila *a* sedimentaria para Sol1 y Sol2 fueron de 7.49 ± 5.35 y $9.17 \pm 6.33 \mu\text{g cm}^{-2}$ respectivamente (Tabla 4). En junio Sol2 presentó su valor mínimo ($2.86 \mu\text{g cm}^{-2}$) mientras que Sol1 en marzo ($2 \mu\text{g cm}^{-2}$). En julio dió inicio un incremento hasta obtener el valor máximo en enero, siendo más alto en Sol2 ($24.5 \mu\text{g cm}^{-2}$) que en Sol1 ($18.74 \mu\text{g cm}^{-2}$) (Fig. 4).

Las dos estaciones de la zona litoral, Sol3 y Sol3v, presentaron condiciones del agua con los mismos valores. Sin embargo, los parámetros del sedimento resultaron diferentes por lo que la descripción de estos últimos se presenta por separado.

La temperatura mayor del agua se midió en el mes de abril (13.96°C) y la menor (5.96°C) en noviembre, con un valor promedio de $10.1 \pm 2.74^\circ\text{C}$ (Tabla 4). La temperatura disminuyó de abril a enero, con una diferencia de 8°C . De enero a marzo aumentó la temperatura nuevamente (Fig. 3). El valor de pH mayor (6.48) se registro en el mes de abril y el menor (5.08) en marzo, con un promedio de 5.66 ± 0.48 (Tabla 4). Los valores de pH presentaron una tendencia a descender, con una diferencia de 1.4 unidades de pH entre abril y marzo (Fig. 3). El valor promedio del oxígeno disuelto fue de $6.91 \pm 0.70 \text{ mg L}^{-1}$ y $101.02 \pm 7.08\%$ de saturación (Tabla 4), el valor máximo (7.99 mg L^{-1} , 115.37%) se registró en el mes de noviembre y el mínimo (5.91 mg L^{-1} , 90.87%) en agosto. El oxígeno disuelto se mantuvo constante en los primeros meses (abril a septiembre) y luego se presentó un aumento de octubre a noviembre, donde comenzó a descender (Fig. 3). La conductividad tuvo un promedio de $16.01 \pm 0.92 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 4). De abril a enero aumentó en forma gradual hasta alcanzar su valor más alto ($18 \mu\text{S cm}^{-1}$); en febrero se presentó un descenso brusco llegando al valor más bajo ($14.7 \mu\text{S cm}^{-1}$) (Fig. 3).

En el sedimento de la parte somera del lago El Sol no observó ninguna tendencia temporal. Sol3 y Sol3v presentaron una textura entre limo grueso y arena fina, siendo la última la dominante en ambas estaciones. El valor promedio para Sol3 fue de $2.81 \pm 0.83 \text{ phi}$ y de $3.07 \pm 0.99 \text{ phi}$ para Sol3v (Tabla 4). La arena más fina (3.67 phi) para Sol3 se encontró en septiembre y la arena más gruesa (1.37 phi) en enero. Mientras que para Sol3v se obtuvo su valor de limo grueso (4.7 phi) en diciembre y la arena más gruesa (1.93 phi) en febrero (Fig. 4). La concentración de la materia orgánica en el sedimento de Sol3 fue de $2.51 \pm 1.58\%$ mientras que en Sol3v fue de $2.78 \pm 0.78\%$ (Tabla 4). El valor más alto para Sol3 se encontró en diciembre (4.4%) y para Sol3v en julio (3.6%) (Fig. 4). En octubre se obtuvo el valor menor para Sol3 (0.8%) y en diciembre para Sol3v (1.7%). En Sol3 se midió una concentración promedio de clorofila *a* del sedimento de $3.58 \pm 2.28 \mu\text{g cm}^{-2}$ (Tabla 4) La concentración mayor ($7.99 \mu\text{g cm}^{-2}$) se encontró en junio y la menor ($0.58 \mu\text{g cm}^{-2}$) en noviembre. La concentración de clorofila *a* promedio en Sol3v fue de $4.58 \pm 2.85 \mu\text{g cm}^{-2}$ (Tabla 4), presentándose su concentración mayor ($11.94 \mu\text{g cm}^{-2}$) en enero y la menor ($1.37 \mu\text{g cm}^{-2}$) en agosto (Fig. 4). El promedio de cobertura vegetal en Sol3v fue de $44.44 \pm 12.9\%$ (Tabla 4). La mayor cobertura se encontró en el mes de agosto (67.45%) donde comenzó un descenso hasta diciembre para aumentar en enero y disminuir nuevamente hasta marzo presentando la cobertura vegetal menor (30.56%) (Fig. 4).

CLASIFICACIÓN Y ORDENAMIENTO AMBIENTAL

De forma general, para la zona limnética se reconocieron dos épocas con base en las variables ambientales: una cálida de lluvias (abril-septiembre) y una fría de secas (octubre-marzo). En la zona litoral de El Sol no se distinguen estas estaciones y su comportamiento fue diferente, especialmente en la vegetada.

La Luna

De acuerdo con el dendrograma de similitud obtenido del AC de las variables ambientales de La Luna (Fig. 5) se forman dos épocas con una línea de corte en 15 de la escala de similitud. Dentro de la primera época se forman dos grupos. En el primero están abril, mayo y junio siendo más parecidos entre sí los dos primeros, mientras que el segundo lo conforman

julio, agosto y septiembre. En la segunda época, octubre y noviembre son similares, a los cuales se les unen el conjunto de diciembre, enero, febrero y marzo que son más parecidos (Fig. 5).

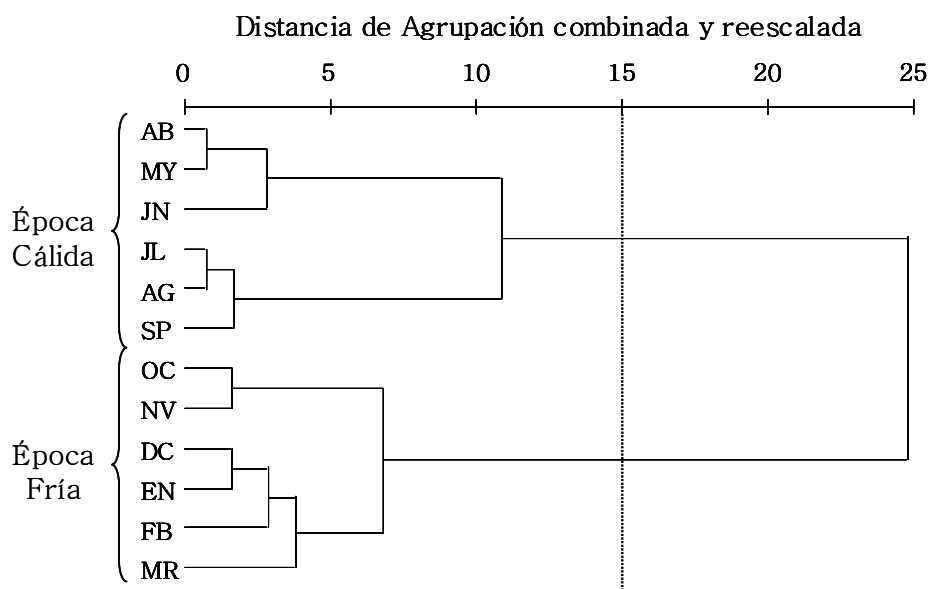


Figura 5. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de los parámetros ambientales del lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

En el ACP los primeros dos componentes explican casi el 100% de la varianza (Anexo 1), teniendo el mayor peso el primero (99.44%). La variable que mayor peso tiene en el primer componente es el oxígeno disuelto (mg L^{-1}) presentándose los valores mayores en la parte positiva del componente (Anexo 2). En la figura 6 se puede observar que los meses con una cantidad elevada de oxígeno disuelto se localizan a la derecha y los que tuvieron menores concentraciones se encuentran a la izquierda. En el segundo componente la variable dominante (hacia la parte negativa) fue la materia orgánica, presentándose el porcentaje mayor por debajo de cero del componente dos. Los meses que se encuentran por arriba de cero en la figura 6 son los que presentaron una menor cantidad de materia orgánica.

Por lo anterior se puede decir que la primera época (abril-septiembre) presentó un menor porcentaje oxígeno disuelto y una mayor cantidad de materia orgánica. Además, tuvo una temperatura elevada y una concentración de sólidos disueltos (K_{25}) baja. La segunda época (octubre-marzo) se caracterizó por tener un porcentaje de oxígeno disuelto elevado y una

cantidad de materia orgánica baja; así como una temperatura menor y una conductividad mayor.

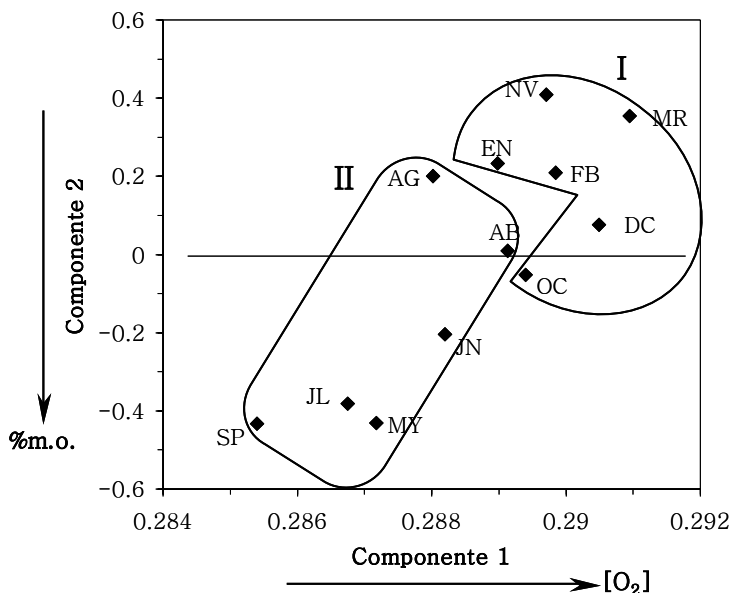


Figura 6. Análisis de Componentes Principales de los parámetros ambientales del lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

El Sol

Debido a que el comportamiento de los parámetros ambientales de las dos estaciones de la zona profunda de El Sol (Sol1 y Sol2) fueron muy similares (como se observó en la descripción de cada estación) se realizó un sólo AC y un ACP con los promedios de ambas estaciones.

Del AC de los parámetros fisicoquímicos se obtuvieron dos grupos en el dendrograma cuando se aplica una línea de corte en 15 de la escala de similitud (Fig. 7). Los meses de abril a septiembre se encuentran en la primera época junto con marzo. Dentro de este conjunto abril, mayo y septiembre son similares. A éstos se les une gradualmente julio, agosto, marzo y finalmente junio. (Fig. 7). En la segunda época están los meses de octubre a febrero. Octubre, noviembre y febrero son más parecidos y posteriormente se les unen diciembre y finalmente enero (Fig. 7).

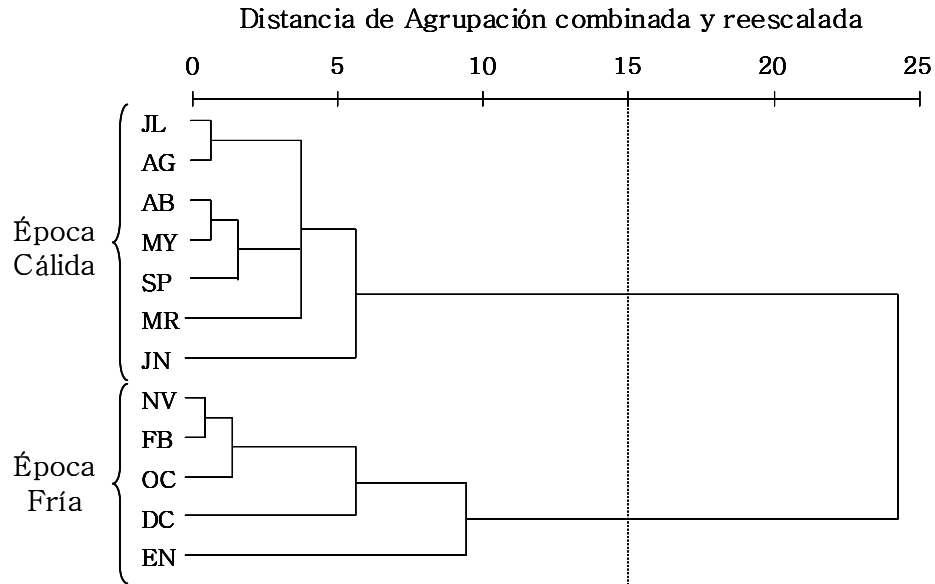


Figura 7. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de los parámetros ambientales de la zona profunda del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

Los primeros componentes del ACP de los parámetros ambientales de la zona profunda de El Sol (Sol1 y Sol2) explican el 99.89% de la varianza total, encontrándose el mayor porcentaje (98.90%) en el primer componente (Anexo 3). El oxígeno disuelto (mg L^{-1}) es la

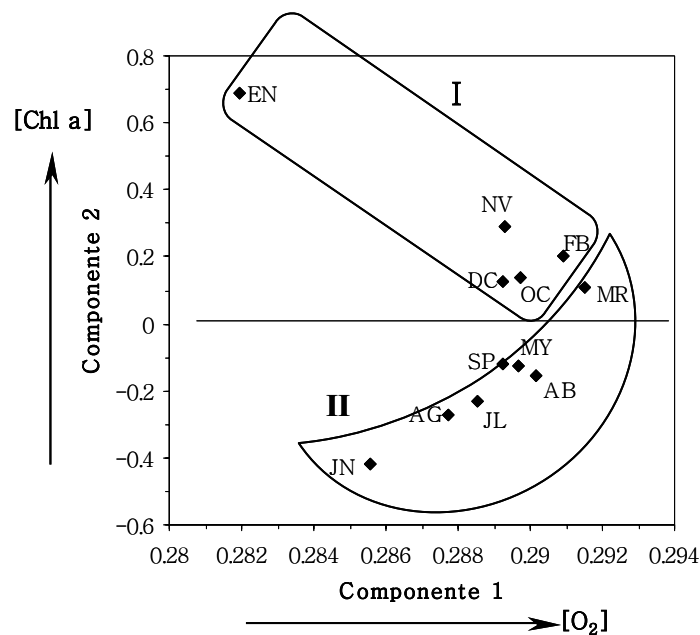


Figura 8. Análisis de Componentes Principales de los parámetros ambientales de la zona profunda del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

variable que mayor peso contribuye en el componente uno, donde se presentan los meses con una mayor concentración de oxígeno disuelto en el lado derecho del eje (Fig. 8). En el componente dos la concentración de clorofila *a* sedimentaria es la variable que mayor peso tuvo (Anexo 4). Las concentraciones mayores de clorofila *a* se encuentran hacia el lado positivo del componente dos (Fig. 8).

Para la zona profunda de El Sol se formaron dos épocas en el año de acuerdo al AC y el ACP. La primera (de abril a septiembre del 2000 y marzo del 2001) se determinó por una cantidad baja de oxígeno disuelto y clorofila *a*. Así mismo, presentaron valores de temperatura, pH y materia orgánica mayor y una conductividad baja. En la segunda época están los meses que tuvieron valores elevados de concentración de oxígeno disuelto y clorofila *a* (de octubre del 2000 a febrero del 2001). Estos meses también mostraron una conductividad y temperatura altas y pH y materia orgánica bajas.

Para la zona somera se realizó un AC y de ACP para cada estación (Sol3 y Sol3v) debido a que existen diferencias en algunas de las variables del sedimento (como se observó en la descripción de cada estación) de ambas estaciones.

En el dendrograma del AC realizado para Sol3 (Fig. 9) se observó que se forman dos grandes cúmulos al poner la línea de corte en 15 de la escala de similitud. Los meses de abril a octubre forman el primer conglomerado. Agosto, octubre y abril son similares, a los que después se les adhieren julio y septiembre y con casi 15 de similitud, se les unen mayo y junio. El segundo conglomerado estuvo integrado por los meses noviembre a marzo. Febrero y marzo son parecidos, agregándoseles posteriormente noviembre y finalmente el cúmulo de diciembre y enero (Fig. 9).

En el ACP respectivo, los primeros dos componentes explican el 99.75% de la varianza total, presentándose la mayor información en el primero con 99.71% (Anexo 5). En éste componente la mayor información es explicada por el oxígeno disuelto (mg L^{-1}) presentándose los meses con mayores concentraciones de oxígeno disuelto hacia la derecha del componente (Fig. 10). La temperatura fue la variable que mayor peso (negativo) tuvo para el componente dos

(Anexo 6). En la parte positiva de este componente se localizan los meses que presentaron las temperaturas más bajas (Fig. 10).

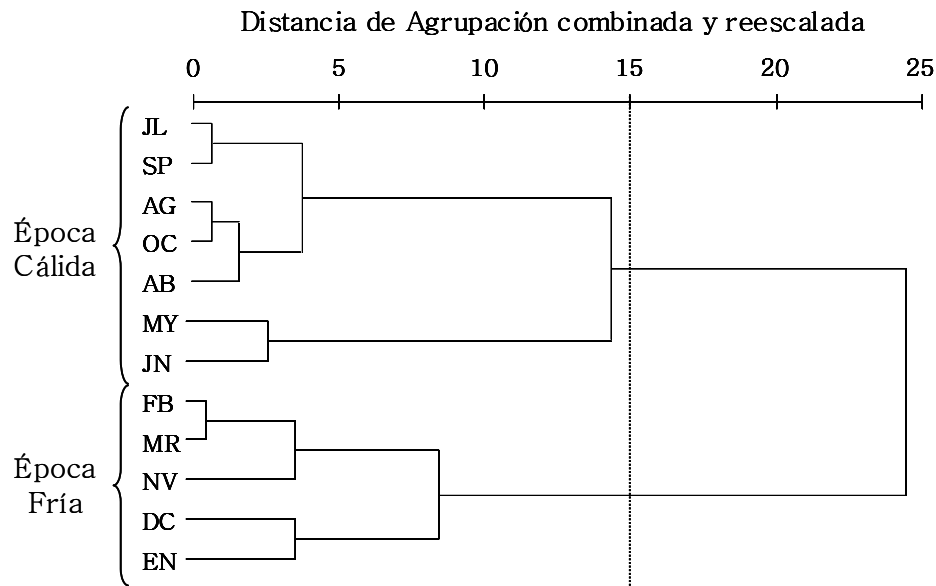


Figura 9. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de los parámetros ambientales de la zona litoral sin vegetación (Sol3) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

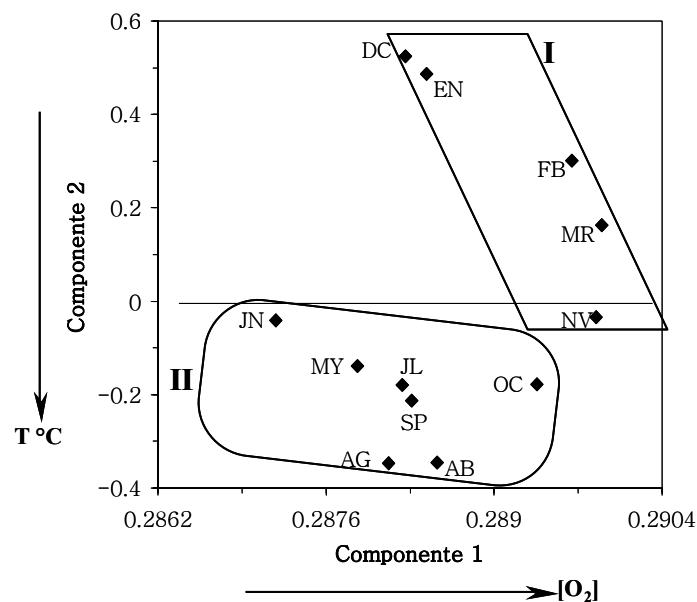


Figura 10. Análisis de Componentes Principales de los parámetros ambientales de la zona litoral sin vegetación del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

En la zona somera sin vegetación se establecieron dos estaciones de acuerdo con el AC y al ACP. Los meses de abril a octubre tuvieron un porcentaje bajo de oxígeno disuelto y una

temperatura elevada. Además, presentaron un pH alto y una conductividad elevada. Un porcentaje alto de oxígeno disuelto y temperatura baja fueron las principales características del segundo grupo (noviembre a marzo), que también presentó una conductividad baja y un pH menor.

En el dendrograma de similitud obtenido del AC realizado con la información ambiental de la zona litoral con vegetación (Sol3v) se observaron dos grupos al colocar la línea de corte en 15 de la escala de similitud (Fig. 11). En el primer cúmulo se presentan dos grupos con la misma similitud, el primero los conforman los meses de noviembre, diciembre, febrero y marzo y el segundo mayo y octubre. En el segundo cúmulo los meses con similitud mayor fueron abril y septiembre, a los que se les adhieren julio, posteriormente enero y finalmente a junio y agosto (Fig. 11).

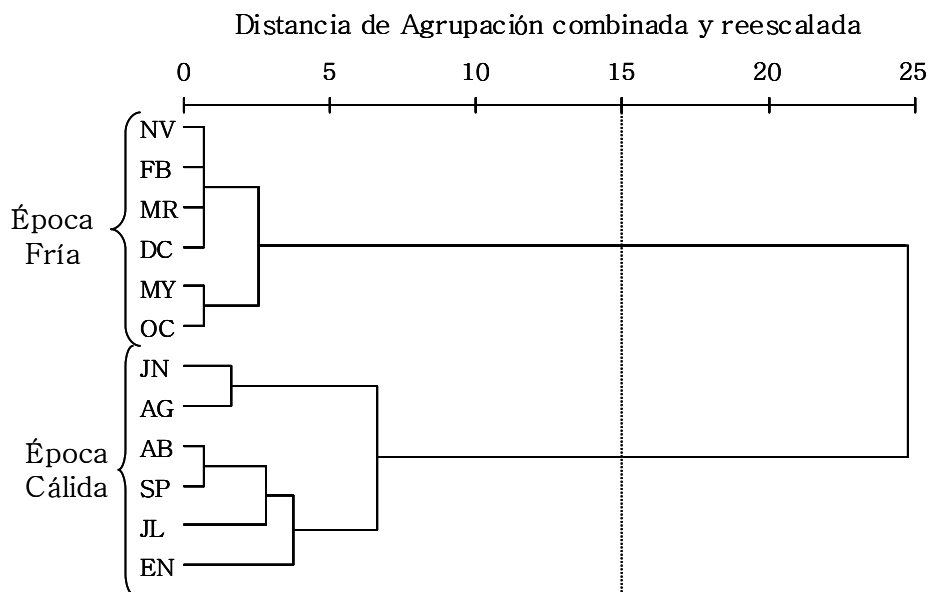


Figura 11. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de los parámetros ambientales de la zona litoral con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

En el ACP realizado con las variables ambientales de la zona litoral con vegetación (Sol3v), los primeros dos componentes explican el 99.75% de la varianza, siendo el primero el que mayor información aportó con 97.41% (Anexo 7). El oxígeno disuelto (mg L^{-1}) es el parámetro que mayor peso presentó en el primer componente (Anexo 8). Los meses donde se observaron los valores más altos de oxígeno disuelto se localizan en la parte más positiva del eje

del componente uno (Fig. 12). El porcentaje de cobertura vegetal fue la variable que mayor influencia tuvo en la parte positiva del componente dos, mientras que del lado negativo fue la temperatura. Los meses que presentaron un porcentaje mayor de cobertura vegetal y una temperatura menor se localizaron en la parte negativa del eje del componente dos (Fig. 12).

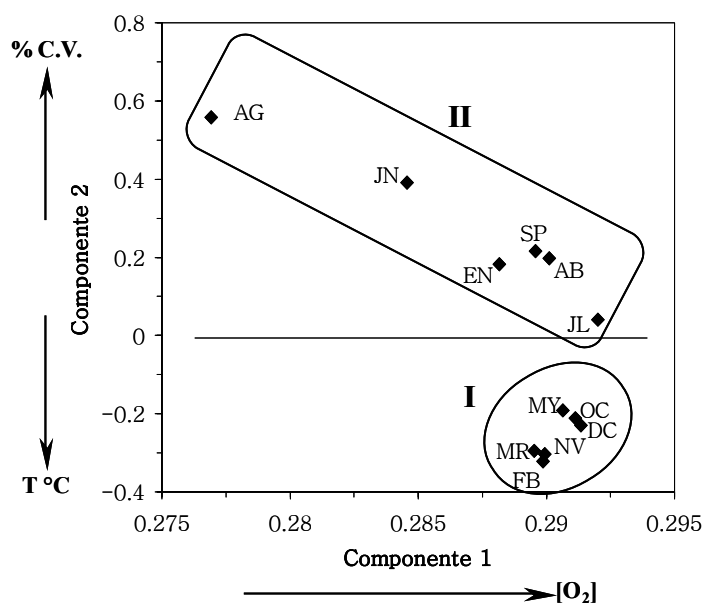


Figura 12. Análisis de Componentes Principales de los parámetros ambientales de la zona litoral con vegetación del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

De acuerdo con el AC y el ACP de la zona somera con vegetación se formaron dos estaciones. El primero estuvo conformado por los meses de junio a septiembre, abril y enero. Éste se caracterizó principalmente por tener un porcentaje de oxígeno disuelto bajo y una cobertura vegetal elevada. Sin embargo, también presentó una temperatura alta, una conductividad baja y un pH menos ácido. El segundo grupo constituido de octubre a diciembre, mayo, febrero y marzo tuvo una cobertura vegetal menor y un porcentaje mayor de oxígeno disuelto. Asimismo, mostró un pH más ácido, una conductividad alta y una temperatura baja. Es importante mencionar que tanto mayo como enero se agruparon en temporadas diferentes a las que se esperaba. Esto se debió principalmente a que mayo tuvo una cobertura vegetal menor mientras que enero tuvo una alta lo que afectó en el ordenamiento.

PARÁMETROS BIOLÓGICOS

Se revisó un total de sesenta muestras procedentes de cinco estaciones de muestreo por triplicado durante doce meses de colecta: doce de la parte profunda de La Luna, veinticuatro de la zona profunda de El Sol y veinticuatro de la zona somera del mismo de las cuales doce fueron con vegetación y doce sin vegetación.

Composición Faunística

Se identificó un total de ocho especies distribuidos en cuatro phyla, cuatro clases, cinco órdenes, seis familias y ocho géneros (Tabla 5). Las especies estuvieron constituidas por un cnidario (12.5%), un molusco (12.5%), dos artrópodos (25%) y cuatro anélidos (50%). Los artrópodos presentaron dos dípteros de la familia Chironomidae. El grupo más importante en cuanto al número de especies fue el de los anélidos con cuatro oligoquetos. Estos estuvieron constituidos por un lumbricúlido, un naídido y dos tubificidos (Tabla 5).

Riqueza Específica

La riqueza específica total de los MIB de los lagos El Sol y La Luna ascendió a ocho especies (Tabla 5). En Luna se encontró la riqueza específica menor con promedio de 2, un oligoqueto (*Limnodrilus hoffmeisteri*) y un quironómido (*Pagastia* sp.). En la zona profunda de El Sol se encontró una riqueza específica promedio de 4.7 ± 1.4 para Sol1 y de 3.9 ± 1.2 para Sol2. En ambas estaciones se encontraron las cuatro especies de oligoquetos (*L. hoffmeisteri*, *Nais parvalis*, *Tubifex tubifex* y *Lumbriculus variegatus*), una especie de bivalvo (*Pisidium casertanum*) y una de hidrozooario (*Hydra vulgaris*). En Sol1 se encontró, además, una especie de quironómido (*Pagastia* sp.). En la zona somera de El Sol se encontró una riqueza específica de 4.8 ± 0.62 para Sol3 y de 4.9 ± 0.9 para Sol3v siendo en esta última estación donde se encontró la mayor cantidad de especies. Tanto en Sol3 como en Sol3v se hallaron las mismas especies de oligoquetos (*N. parvalis*, *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *L. variegatus*), el bivalvo (*P. casertanum*) y el quironómido (*Pagastia* sp.). En Sol3v se encontró además, el hidrozooario (*H. vulgaris*) y otra especie de quironómido (*Tanytarsus* sp.) (Tabla 5).

Tabla 5 Listado y ordenamiento taxonómico de los MIB de los lagos cráter del Nevado de Toluca, México.

Phyllum: Annelida
Clase: Oligochaeta
Orden: Tubificida
Familia: Naididae
Género: <i>Nais</i>
Especie: <i>Nais pardalis</i> (Piguet 1906)
Familia: Tubificidae
Género: <i>Limnodrilus</i>
Especie: <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (Claparede 1862)
Género: <i>Tubifex</i>
Especie: <i>Tubifex tubifex</i> (Müller 1774)
Orden: Lumbriculida
Familia: Lumbriculidae
Género: <i>Lumbriculus</i>
Especie: <i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller 1774)
Phyllum: Arthropoda
Clase: Insecta
Orden: Diptera
Familia: Chironomidae
Género: <i>Pagastia</i> sp.
Género: <i>Tanytarsus</i> sp.
Phyllum: Mollusca
Clase: Pelecypoda
Familia: Sphaeriidae
Género: <i>Pisidium</i>
Especie: <i>Pisidium casertanum</i> (Poli 1791)
Phyllum: Cnidaria
Clase: Hydrozoa
Orden: Hydroida
Familia: Hydridae
Género: <i>Hydra</i>
Especie: <i>Hydra vulgaris</i> (Pallas 1766)

En La Luna no se presentó una variación temporal de la riqueza específica durante el período de muestreo, ya que en todos los meses se encontró a las dos mismas especies (Fig. 13). La variación temporal de la riqueza específica en las estaciones de la zona profunda de El Sol fluctuó entre dos y seis para Sol1 y entre tres y seis para Sol2. Para la zona somera la variación temporal de la riqueza específica fue entre cuatro y seis para Sol3 y de cuatro y siete para Sol3v. En ninguna de las estaciones se observó una tendencia general definida en la variación temporal de la riqueza específica de los MIB (Fig. 13).

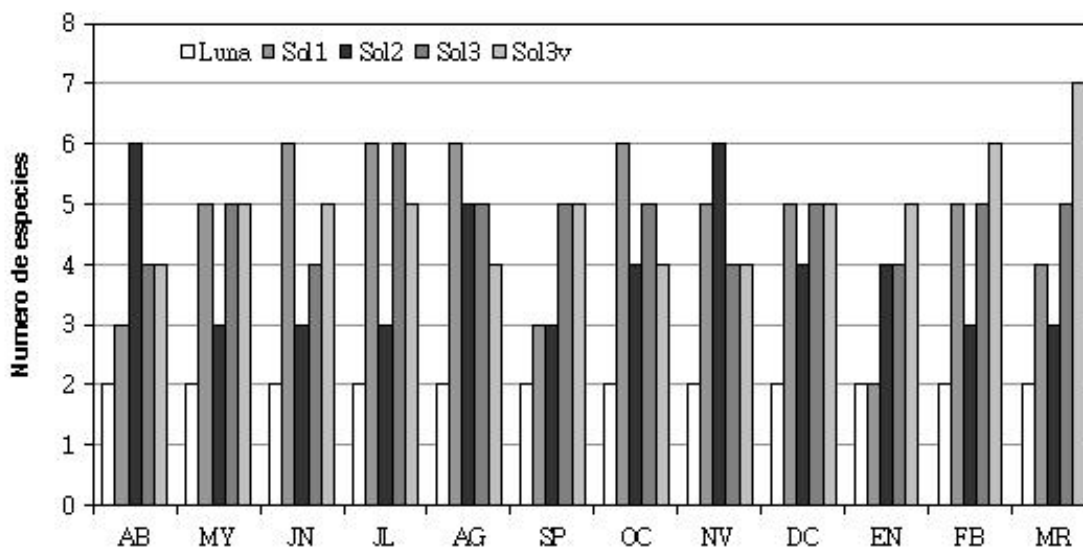


Figura 13. Variación temporal de la Riqueza Especifica de los MIB en las estaciones de la zona profunda (A) y de la zona somera (B) con vegetación y desnuda del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

Frecuencia

La frecuencia de aparición de las diferentes especies de los lagos del volcán Nevado de Toluca se presenta en la Tabla 6. En ésta se reconoce que en La Luna *L. hoffmeisteri* y *Pagastia* sp. tuvieron una frecuencia de aparición del 100%. En El Sol la especie que se presentó en las cuatro estaciones durante todos los meses de muestreo de fue *P. casertanum*, seguida de *L. variegatus* la cual sólo estuvo ausente en enero para Sol1. En la zona profunda de El Sol la especie que obtuvo el 100% de aparición fue *T. tubifex* mientras que *L. hoffmeisteri*, *N. pardalis* y *H. vulgaris* tuvieron una frecuencia mayor a 25% pero menor al 65% para esta zona. Para ambas estaciones de la zona litoral la especie que tuvo el 100% de aparición fue *L. hoffmeisteri*. Por otro lado, *N. pardalis*, *T. tubifex* y *Pagastia* sp. tuvieron una frecuencia mayor al 30% pero menor al 85% para ambas estaciones de la zona litoral. No obstante, es importante mencionar que en la parte sin vegetación *T. tubifex* se presentó en el doble de meses que en la vegetada. El resto de las especies tuvieron menos del 10% de frecuencia o estuvieron ausentes.

Tabla 6. Frecuencia (%) de aparición de los MIB durante el muestreo en los lagos de alta montaña del Nevado de Toluca, México.

Taxón	Luna	Sol1	Sol2	Sol3	Sol3v
<i>Nais pardalis</i>	0	41.7	25	58.3	75
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	100	66.7	41.7	100	100
<i>Tubifex tubifex</i>	0	100	100	83.3	41.7
<i>Lumbriculus variegatus</i>	0	91.7	100	100	100
<i>Pagastia sp.</i>	100	8.3	0	33.3	58.3
<i>Tanytarsus sp.</i>	0	0	0	0	8.3
<i>Pisidium casertanum</i>	0	100	100	100	100
<i>Hydra vulgaris</i>	0	58.3	25	0	8.3

Abundancia

De los cuatro grupos taxonómicos encontrados en los lagos del volcán Nevado de Toluca, los oligoquetos fueron el grupo que mostró la mayor abundancia contribuyendo con el 98.16% de la abundancia total de Luna, mientras que el quironómido *Pagastia sp.* sólo aportó el 1.84 %. En El Sol los oligoquetos tuvieron el 90.88 y el 85.71% del total de los organismos colectados para Sol1 y Sol2, respectivamente. El segundo grupo más abundante en la zona profunda fue el de los bivalvos (*P. casertanum*), siendo más abundante en Sol2 (13.97%) que en Sol1 (8.73%). En la zona litoral el aporte de abundancia de los oligoquetos fue muy parecido en ambas estaciones (Sol3 74.33%, Sol3v 70.34%). Al igual que en la zona profunda, los bivalvos fueron el segundo grupo más abundante con el 25.24 y el 26.19% para Sol3 y Sol3v, respectivamente. Los otros dos grupos encontrados en El Sol aportaron menos del 1% de la abundancia en las estaciones Sol1, Sol2 y Sol3, salvo en Sol3v en donde los insectos alcanzaron casi el 4% de la abundancia (Fig. 14).

En La Luna el oligoqueto *L. hoffmeisteri* contribuyó con el 100% de la abundancia de este grupo. Para la zona profunda de El Sol, *T. tubifex* fue la especie que mayor abundancia presentó en ambas estaciones (Sol1 80.86%, Sol2 83.57%). *L. variegatus* fue la segunda especie más abundante en la zona profunda con 17.97 y 15.18% para Sol1 y Sol2, respectivamente. Las otras dos especies que se encontraron en esta zona sólo aportaron el 1.17% para Sol1 y el 1.25%

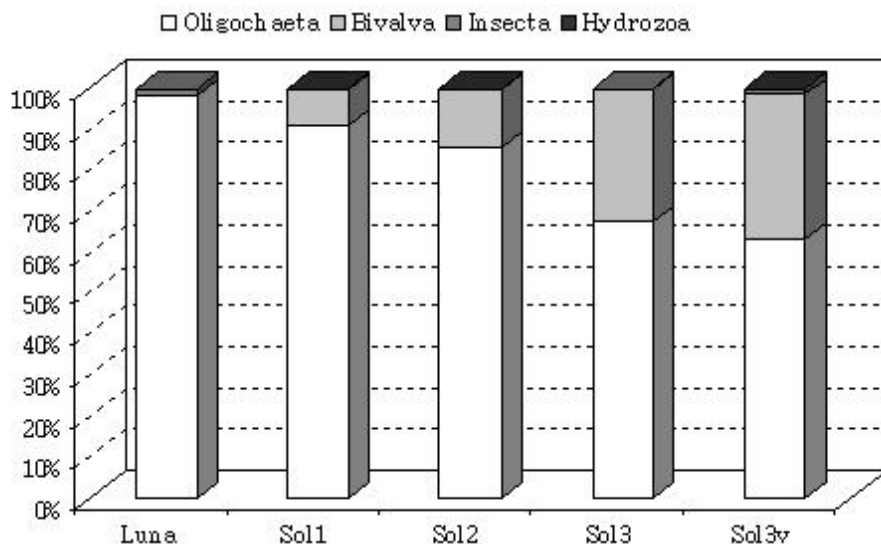


Figura 14. Abundancia acumulativa de los oligoquetos de los lagos tropicales La Luna y El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.

en Sol2 (Fig. 15). En la zona litoral sin vegetación (Sol3) los oligoquetos que tuvieron la abundancia mayor fueron *L. hoffmeisteri* (36.28%), *L. variegatus* (35.09%) y *T. tubifex* (26.85%), seguidos por *N. pardalis* (1.78%). *L. variegatus* contribuyó con más de la mitad de la abundancia (56.72%) en la zona somera con vegetación (Sol3v). La segunda especie más

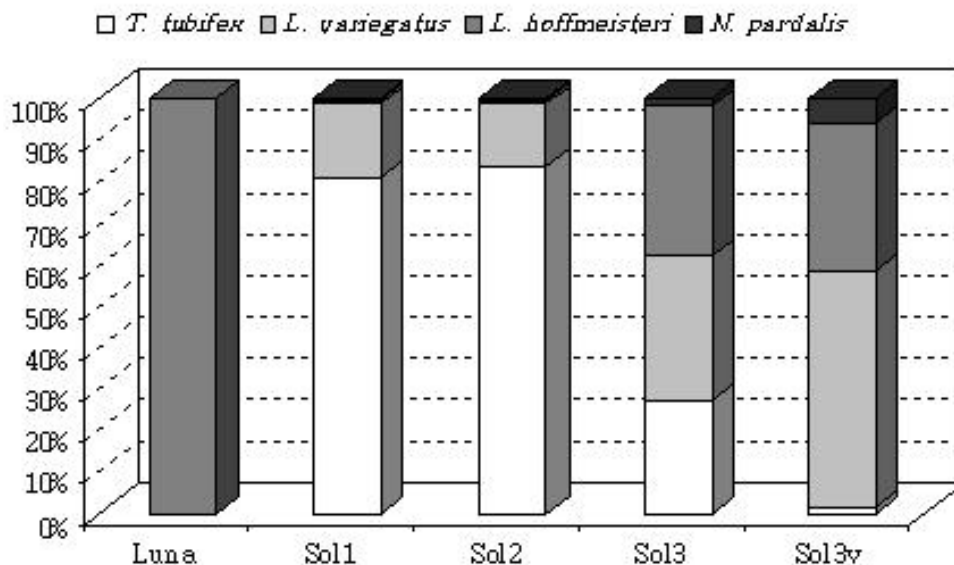


Figura 15. Abundancia acumulativa de los oligoquetos de los lagos tropicales La Luna y El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.

abundante fue *L. hoffmeisteri* con 35.54%, seguido de *N. pardalis* y *T. tubifex* con el 6.32 y 1.37% de la abundancia (Fig. 15).

Relación abundancia-frecuencia

Por su abundancia y frecuencia en La Luna, se encontró que *L. hoffmeisteri* fue la especie dominante y *Pagastia* sp frecuente. En Sol1 y Sol2 fueron tres las especies dominantes, dos oligoquetos (*T. tubifex* y *L. variegatus*) y un molusco (*P. casertanum*). Las otras especies encontradas en la zona profunda de El Sol se clasificaron como raras a excepción de *L. hoffmeisteri* en Sol1 que fue frecuente (Fig. 16A y B). Cuatro fueron las especies dominantes por su abundancia y frecuencia en la zona litoral desnuda (Sol3), tres oligoquetos (*L. hoffmeisteri*, *L. variegatus* y *T. tubifex*) y un bivalvo (*P. casertanum*). Las especies raras para esta estación fueron *N. pardalis* y *Pagastia* sp. (Fig. 16C). Para la zona litoral con vegetación (Sol3v) *L. hoffmeisteri*, *L. variegatus*, *N. pardalis* y *P. casertanum* fueron las especies dominantes mientras que *T. tubifex*, *H. vulgaris*, *Pagastia* sp. y *Tanytarsus* sp. se encontraron como raras (Fig. 16D).

Densidad

La densidad promedio anual de los MIB más elevada se encontró en las estaciones de la zona somera de El Sol, siendo más alta en la zona sin vegetación (Sol3 38249 ± 33077 org m⁻²) que en la con vegetación (Sol3v 25247 ± 18997 org m⁻²). Las estaciones de la zona profunda de El Sol y La Luna tuvieron entre cinco y seis veces menor densidad que las de la zona somera de El Sol, siendo Luna la que densidad mayor presentó (7955 ± 7349 org m⁻²), seguida de Sol1 (6541 ± 7414 org m⁻²) y Sol2 (4512 ± 8140 org m⁻²) (Tabla 7, Fig. 17).

La densidad de los MIB de las estaciones de la zona profunda de El Sol y La Luna no presentaron una variación temporal definida sin embargo, las densidades menores se encontraron entre diciembre y enero (Fig. 18). El resto de los meses de muestreo la densidad se mantuvo con poca variación en la zona profunda de ambos lagos. El valor máximo para La Luna fue de 15102 ± 13789 org m⁻² encontrándose en mayo mientras que el mínimo (803 ± 1013

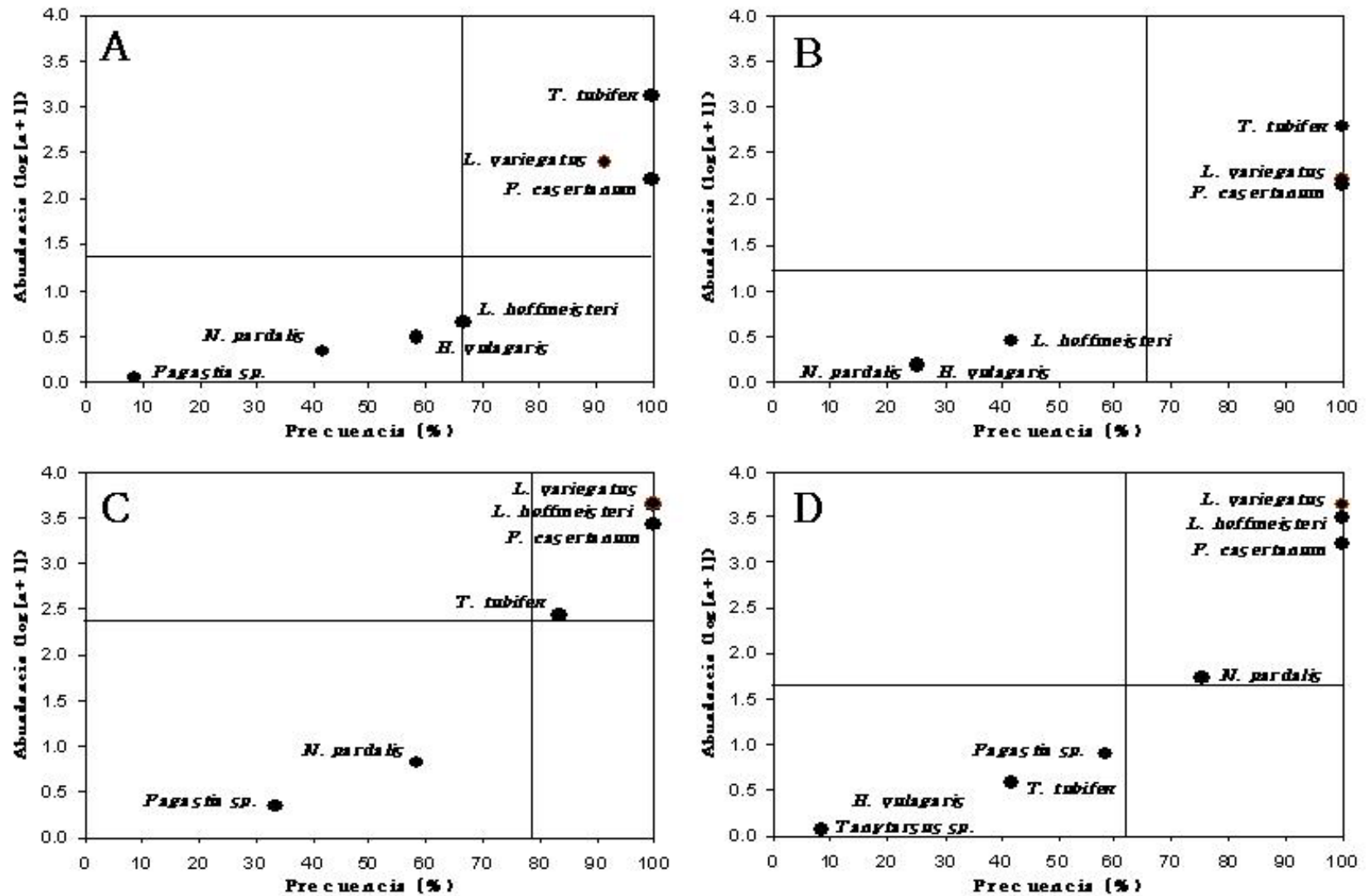


Figura 16. Gráficos bivariados de frecuencia *versus* abundancia de los MIB del lago El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México. A = Sol1, B = Sol2, C = Sol3 y D = Sol3v

encontró en diciembre (921 ± 287 y 550 ± 686 org m^{-2} , respectivamente) y su valor máximo en noviembre (Sol1 13809 ± 15517 org m^{-2} , Sol2 15743 ± 24 org m^{-2}) (Fig. 19A). En enero se observó la densidad menor para Sol3 (4912 ± 1096 org m^{-2}) y Sol3v (4912 ± 1608 org m^{-2}),

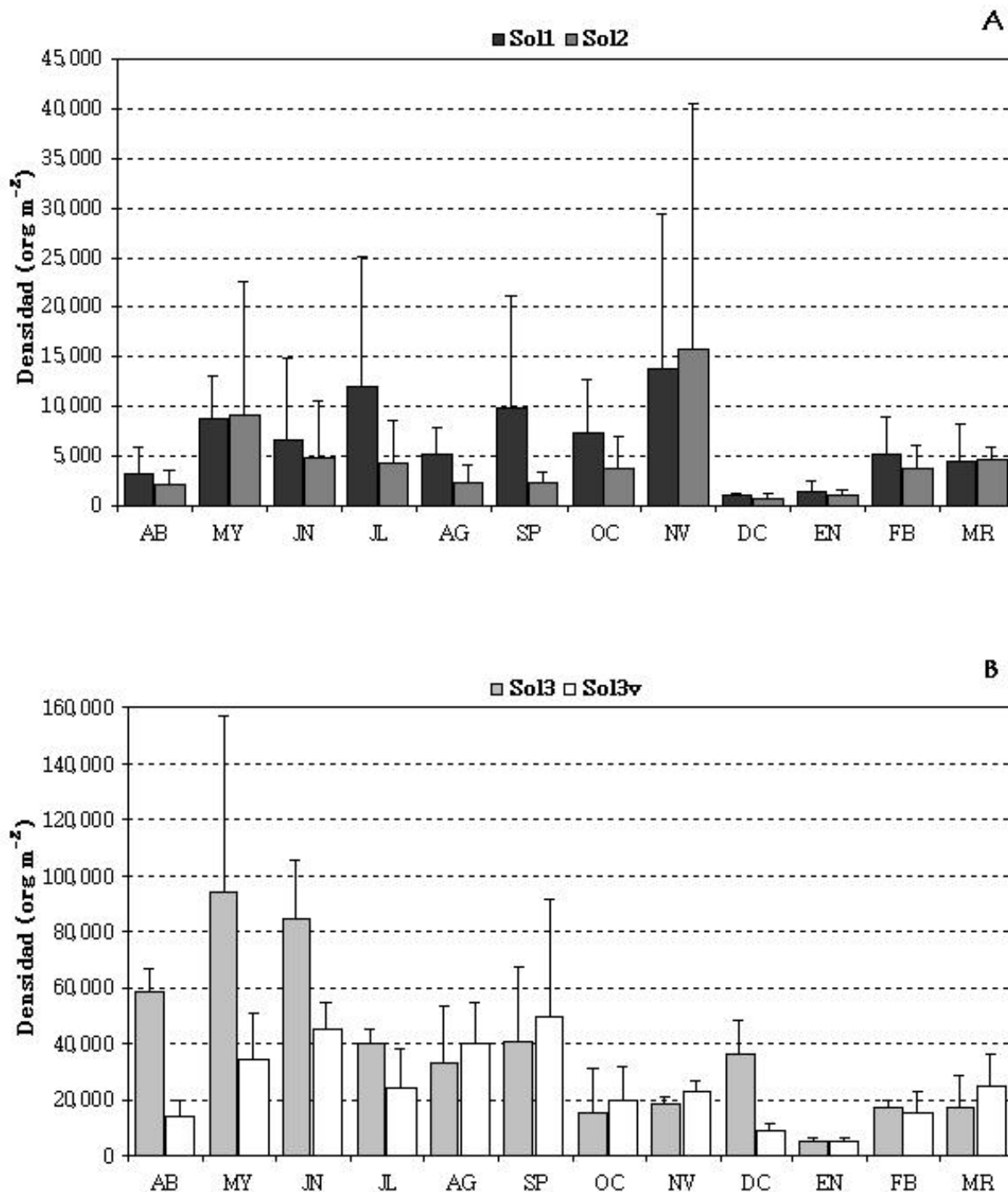


Figura 19. Variación temporal de la densidad de los MIB en las estaciones de la zona profunda (A) y de la zona somera (B) con vegetación y desnuda del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

mientras que su densidad mayor se presentó en mayo ($94208 \pm 62954 \text{ org m}^{-2}$) para Sol3 y en septiembre ($49472 \pm 42212 \text{ org m}^{-2}$) para Sol3v (Fig. 19B).

La Luna

En Luna, *L. hoffmeisteri* tuvo la densidad mayor promedio anual ($7808 \pm 7270 \text{ org m}^{-2}$) siendo cincuenta y dos veces mayor que la del quironómico *Pagastia* sp. ($146 \pm 162 \text{ org m}^{-2}$) (Tabla 7). *L. hoffmeisteri* presentó su mayor densidad ($14879 \pm 13776 \text{ org m}^{-2}$) en mayo, mientras que *Pagastia* sp. la registró en abril ($431 \pm 181 \text{ org m}^{-2}$). Las densidades menores para *Pagastia* sp. se encontraron en julio y septiembre con $30 \pm 51 \text{ org m}^{-2}$ y en enero para *L. hoffmeisteri* con $728 \pm 1071 \text{ org m}^{-2}$ (Fig. 20).

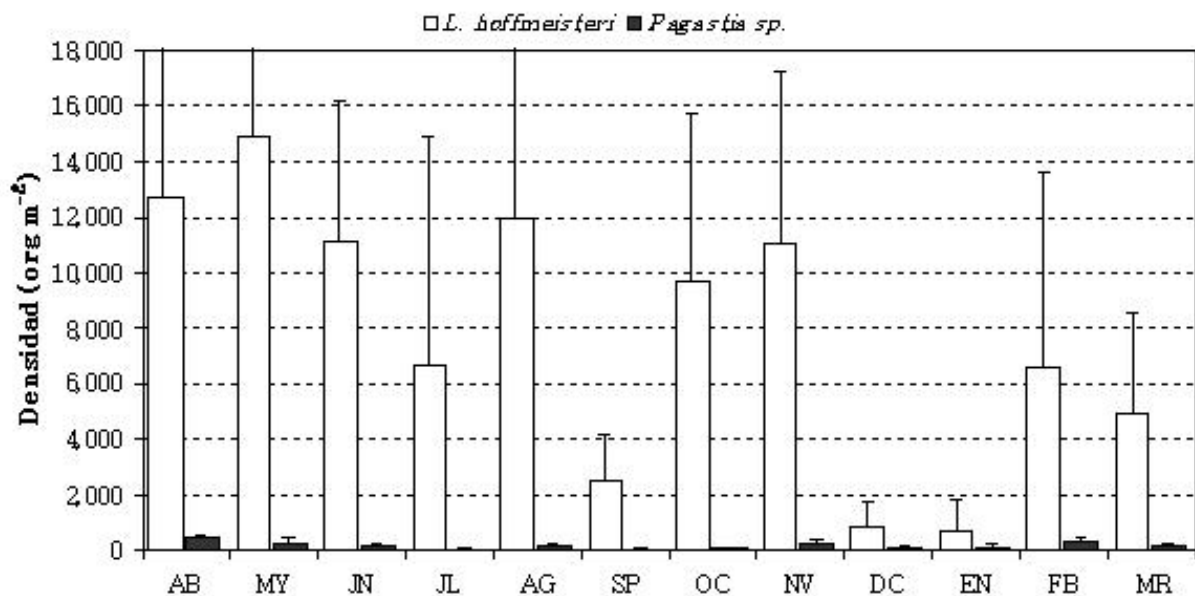


Figura 20. Variación temporal de las densidades de las especies de MIB de la zona profunda del lago La Luna (**Luna**) del volcán Nevado de Toluca, México.

El Sol

En la zona profunda de El Sol la especie que mayor densidad promedio anual presentó fue *T. tubifex* con 4807 ± 6557 y $3232 \pm 8019 \text{ org m}^{-2}$ para Sol1 y Sol2 respectivamente (Tabla 7). En el mes de noviembre ambas estaciones obtuvieron su densidad mayor para esta especie (Sol1 $12709 \pm 13862 \text{ org m}^{-2}$, Sol2 $14881 \pm 24811 \text{ org m}^{-2}$) y en diciembre la densidad menor (Sol1 $133 \pm 224 \text{ org m}^{-2}$, Sol2 $30 \pm 51 \text{ org m}^{-2}$) (Fig. 21A y B).

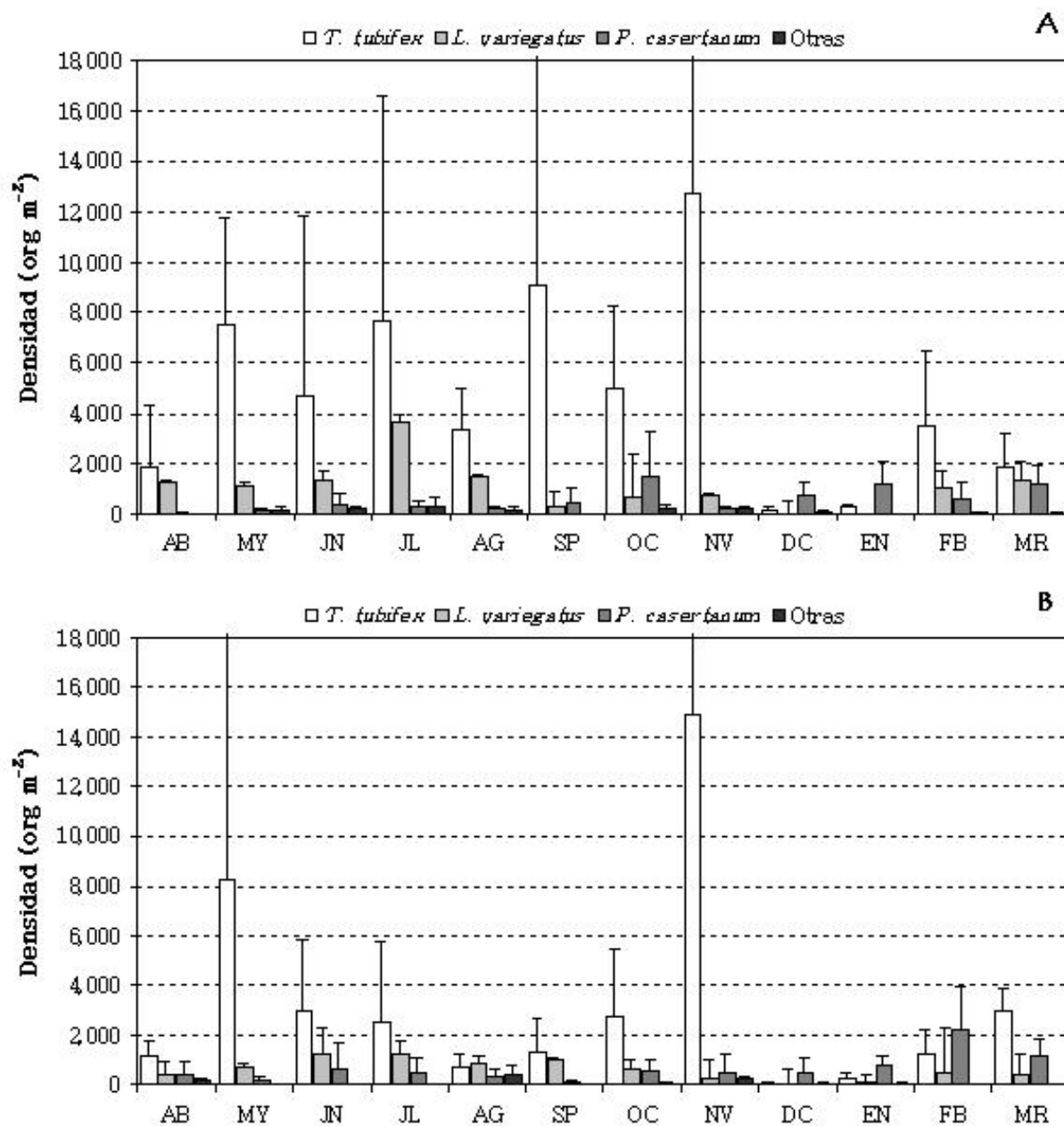


Figura 21. Variación temporal de la densidad de las especies de los MIB de la zona profunda del lago El Sol (Sol1 = A, Sol2 = B), Nevado de Toluca, México.

Para Sol1, *L. variegatus* fue la segunda especie con mayor densidad promedio anual ($1068 \pm 1426 \text{ org m}^{-2}$) presentando el valor máximo en el mes de julio ($3670 \pm 3218 \text{ org m}^{-2}$) y el mínimo en enero, donde no se encontró. La tercera especie con fue *P. casertanum* ($571 \pm 754 \text{ org m}^{-2}$) que obtuvo valores de densidad máxima en el mes de octubre ($1531 \pm 1708 \text{ org m}^{-2}$) y la mínima en abril ($30 \pm 50 \text{ org m}^{-2}$) (Tabla 7, Fig 21A).

Tabla 7. Densidad (org.m⁻²) de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna, México. **Prom** = Promedio, **DE** = Desviación estándar, **Máx** = Valor promedio máximo, **Mín** = Valor promedio mínimo

	Luna			Sol1			Sol2			Sol3			Sol3v		
	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS
<i>Nais pardalis</i>	-	-	-	0	89	19 47	0	59	10 35	0	4210	458 1307	0	4192	1007 1481
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	728	14879	7808 7270	0	163	51 106	0	342	38 137	1053	20350	9380 7573	877	13333	5382 4921
<i>Tubifex tubifex</i>	-	-	-	133	12709	4807 6557	30	14881	3232 8019	0	29473	6943 11407	0	1930	219 582
<i>Lumbriculus variegatus</i>	-	-	-	0	3670	1068 1426	15	1234	587 797	1403	22280	9075 8671	1579	31753	9070 12478
<i>Pagastia sp.</i>	30	431	146 162	0	15	1 7	-	-	-	0	175	49 147	0	1930	378 749
<i>Tanytarsus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	351	29 175
<i>Pisidium casertanum</i>	-	-	-	30	1531	571 754	59	2170	630 829	175	44736	12344 16425	175	30525	8846 10441
<i>Hydra vulgaris</i>	-	-	-	0	89	25 54	0	89	15 54	-	-	-	0	175	15 88

Para Sol2 las especies que le siguieron en densidad promedio anual a *T. tubifex* fueron *L. variegatus* y *P. casertanum* (587 ± 797 y 630 ± 829 org m⁻²) (Tabla 7). *L. variegatus* alcanzó la densidad mayor en el mes de junio (1234 ± 2022 org m⁻²) y la menor en diciembre (15 ± 26 org m⁻²). La densidad mayor para *P. casertanum* se encontró en el mes de febrero (2170 ± 1803 org m⁻²) y en septiembre (59 ± 51 org m⁻²) la menor (Tabla 7, Fig. 21B). Las demás especies presentes en Sol1 y Sol2 no superaron 100 org m⁻² (Fig. 21A y B).

En la zona litoral desnuda (Sol3) *P. casertanum* presentó la densidad promedio anual mayor (12344 ± 16425 org m⁻²). Esta especie registró valores de densidad máxima en el mes de mayo con 44736 ± 30453 org m⁻² y mínima en octubre con 175 ± 304 org m⁻². Tanto *L. hoffmeisteri* como *L. variegatus* presentaron densidades promedio anuales similares (9380 ± 7573 y 9075 ± 8671 org m⁻², respectivamente). Ambas especies tuvieron densidad menor en el mes de enero (*L. hoffmeisteri* 1053 ± 526 org m⁻², *L. variegatus* 1403 ± 1993 org m⁻²) mientras que la mayor se obtuvo en agosto (20350 ± 11119 org m⁻²) para *L. hoffmeisteri* y en septiembre (22280 ± 16242 org m⁻²) para *L. variegatus*. *T. tubifex* siguió en densidad con un promedio anual de 6943 ± 11407 org m⁻², presentando su valor máximo en el mes de junio (29473 ± 22105 org m⁻²) y estando ausente en octubre y noviembre (Fig. 22A). Las especies que presentaron una densidad menor promedio anual fueron *N. parvalis* (458 ± 1307 org m⁻²) y *Pagastia* sp. (49 ± 147 org m⁻²). Para *N. parvalis* la densidad mayor se registró en el mes de noviembre (4210 ± 2412 org m⁻²), estando ausente en los meses de abril, mayo, junio, enero y marzo. *Pagastia* sp. se encontró en cuatro meses de los cuales en tres se registró su valor máximo (175 ± 304 org m⁻²) (Tabla 7).

En la zona litoral con vegetación *L. variegatus* y *P. casertanum* fueron las especies que tuvieron una densidad promedio anual mayor (9070 ± 12478 y 8846 ± 10441 org m⁻² respectivamente). *L. variegatus* presentó su densidad máxima (31753 ± 32153 org m⁻²) en el mes de septiembre y la mínima (1579 ± 1392 org m⁻²) en enero, mientras que para *P. casertanum* se observó en agosto la mayor (30525 ± 14239 org m⁻²) y en octubre la menor (175 ± 304 org m⁻²). *L. hoffmeisteri* fue la tercera especie en densidad promedio anual (5382 ± 4921 org m⁻²). Su valor máximo se encontró en el mes septiembre y el mínimo en enero (13333 ± 9271 y

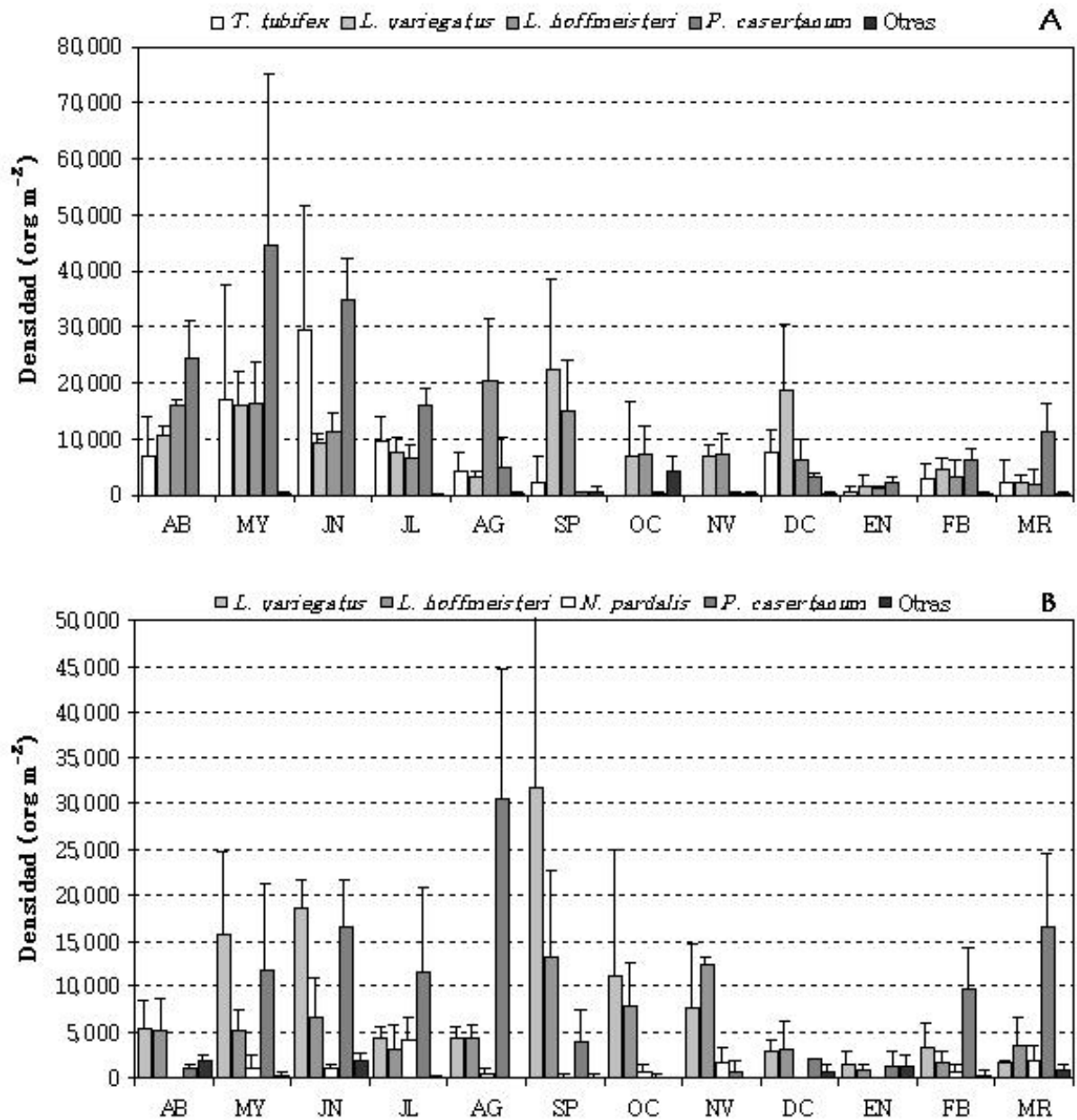


Figura 22. Variación temporal de la densidad de las especies de los MIB de la zona somera desnuda (Sol3 = A) y con vegetación (Sol3v = B) del lago El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.

$877 \pm 804 \text{ org m}^{-2}$). Las especies que menor densidad promedio anual presentaron fueron *N. pardalis* ($1007 \pm 1481 \text{ org m}^{-2}$), *Pagastia* sp. ($378 \pm 749 \text{ org m}^{-2}$), *T. tubifex* ($219 \pm 582 \text{ org m}^{-2}$), *Tanytarsus* sp. ($29 \pm 175 \text{ org m}^{-2}$) y *H. vulgaris* ($15 \pm 88 \text{ org m}^{-2}$). Para *N. pardalis* la densidad máxima se registró en el mes de julio ($4192 \pm 2405 \text{ org m}^{-2}$) y estuvo ausente en los meses de abril, diciembre y enero. *Pagastia* sp. no se encontró en cuatro meses de muestreo y su densidad

mayor ($1930 \pm 608 \text{ org m}^{-2}$) se observó en el mes de abril. Tanto *T. tubifex*, como *Tanytarsus* sp. y *H. vulgaris* no presentaron una variación temporal definida (Tabla 7, Fig. 22B).

Biomasa

El grupo de los MIB que mayor biomasa aportó en las cinco estaciones, fue el de los oligoquetos. En La Luna contribuyeron con el 94.76% mientras que en la zona profunda de El Sol fue de 81.56% y 74.96% para Sol1 y Sol2, respectivamente. Los oligoquetos de la zona somera contribuyeron con el 74.33% de la biomasa total para la zona sin vegetación (Sol3) y el 70.34% para la parte con vegetación (Sol3v). En La Luna el otro grupo presente (quironómido) sólo aportó el 5.24% de la biomasa total del lago. Para las cuatro estaciones de El Sol los bivalvos fueron el segundo grupo en aporte de biomasa. En la zona profunda contribuyeron con el 18.42% (Sol1) y el 25.03% (Sol2) del total de la biomasa, mientras que en la zona litoral fue del 25.24% y 26.19% (Sol3 y Sol3v). En la estación litoral con vegetación (Sol3v) el grupo de los insectos aportó el 3.47% de la biomasa. El resto de los grupos aportó menos del 1% de la biomasa total en cada una de las estaciones (Fig. 23).

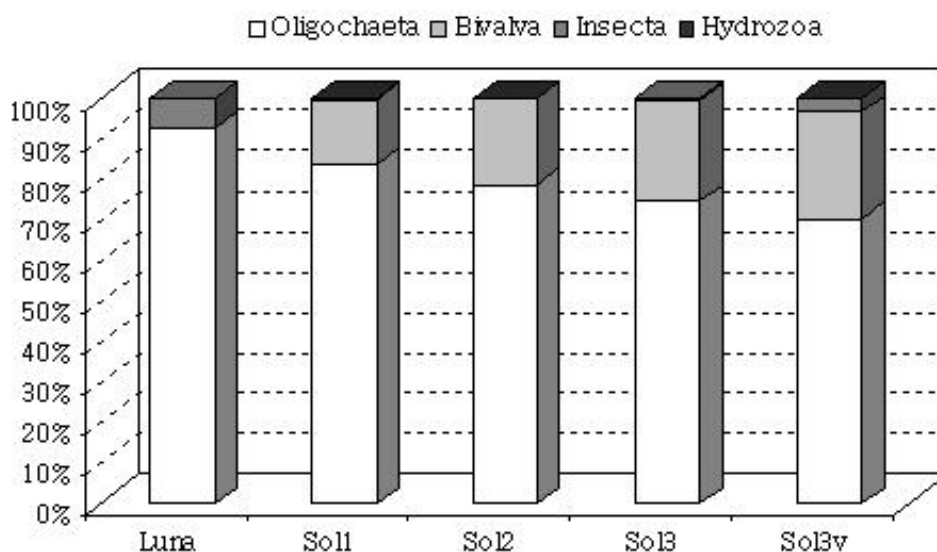


Figura 23. Biomasa acumulativa de los grupos de MIB de los lagos tropicales La Luna y El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.

De las cuatro especies de oligoquetos encontradas en los lagos cráter del Nevado de Toluca, *L. hoffmeisteri* aportó el 100% de la biomasa de este grupo en La Luna. En la zona

profunda de El Sol *T. tubifex* aportó más del 60% de la biomasa de los oligoquetos (Sol1, 65.1%, Sol2, 60.7%), seguida de *L. variegatus* con 34.2% en Sol1 y 38% en Sol2. *L. hoffmeisteri* y *N. pardalis* aportaron menos del 1% de la biomasa de oligoquetos de la zona profunda. En la parte litoral desnuda (Sol3) la especie que más biomasa aportó fue *L. variegatus* (42.95%) seguida de *L. hoffmeisteri* (34.38%), *T. tubifex* (22.49%) y la especie que menor biomasa tuvo fue *N. pardalis* (0.17%). *L. variegatus* fue la especie que contribuyó con más de la mitad (67.60%) de la biomasa de la zona con vegetación (Sol3v) seguida por *L. hoffmeisteri* con el 30.36%. Finalmente, *T. tubifex* y *N. pardalis* aportaron menos del 2% de del total de la biomasa (Fig. 24).

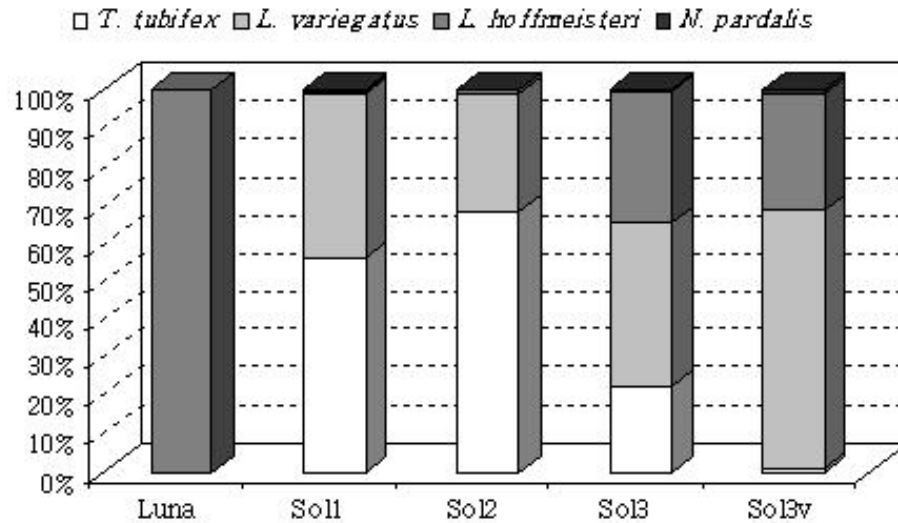


Figura 24. Biomasa acumulativa de los oligoquetos de los lagos tropicales La Luna y El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México.

La biomasa promedio anual de la macrofauna de las estaciones profundas de ambos lagos del Nevado de Toluca, fue similar (Tabla 8, Fig. 25). Luna tuvo un promedio anual de $50.44 \pm 54.33 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2}$, mientras que en El Sol fueron de 47.49 ± 54.28 y $31.02 \pm 52.91 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2}$ para Sol1 y Sol2, respectivamente. La zona litoral de El Sol presentó valores mayores que la zona profunda presentándose diferencias entre la parte con vegetación (Sol3v $185 \pm 159.58 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2}$) y la desnuda (Sol3, $268.87 \pm 232.13 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2}$), con mayor biomasa en ésta última (Tabla 8, Fig. 25).

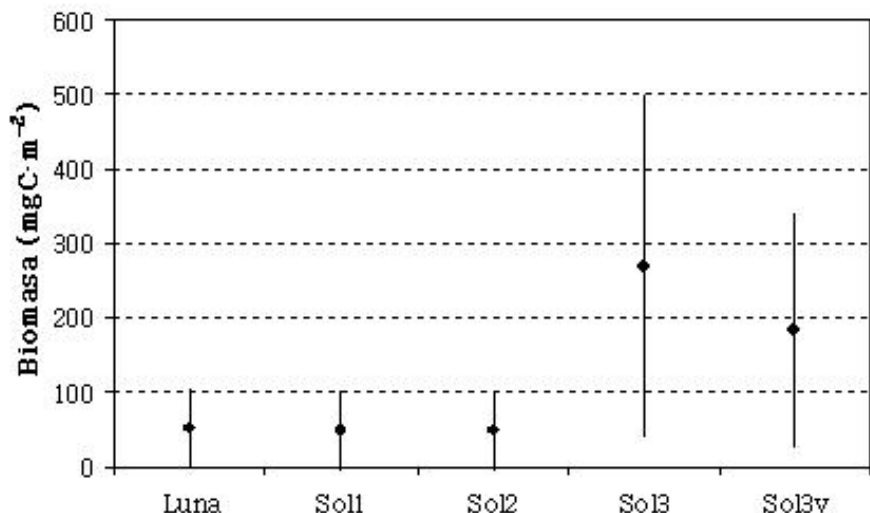


Figura 25. Biomasa promedio de los MIB de las estaciones de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna del volcán Nevado de Toluca, México.

En la zona profunda de La Luna y El Sol no se encontró un patrón de variación temporal definida de la biomasa. No obstante y como era de esperarse, al igual que para la densidad en diciembre ambos lagos registraron sus valores más bajos (La Luna 4.14 ± 3.34 mgC·m⁻², El Sol 8.66 ± 4.84 mgC·m⁻²), mientras que los más elevados se encontraron en mayo para La Luna (140.86 ± 121.61 mgC·m⁻²) y en noviembre para El Sol (114.51 ± 3.75 mgC·m⁻²) (Fig. 26).

La biomasa de las cuatro estaciones de El Sol tampoco presentó una estacionalidad definida. Las estaciones de la zona profunda tuvieron valores menores en el mes de diciembre (Sol1, 12.08 ± 10.90 mgC m⁻², Sol2, 5.23 ± 6.02 mgC m⁻²) y las más altas en noviembre para Sol1 (111.86 ± 148.37 mgC m⁻²) y Sol2 (117.40 ± 177.53 mgC m⁻²). En la parte somera la biomasa menor se encontró en el mes de enero para ambas estaciones (33.77 ± 8.59 mgC m⁻² para Sol3 y de 23.46 ± 14.99 mgC m⁻² para Sol3v). Los valores más elevados se observaron en mayo (547.52 ± 482.04 mgC m⁻²) para Sol3 y en septiembre (428.89 ± 369.07 mgC m⁻²) para Sol3v (Tabla 8, Fig. 27).

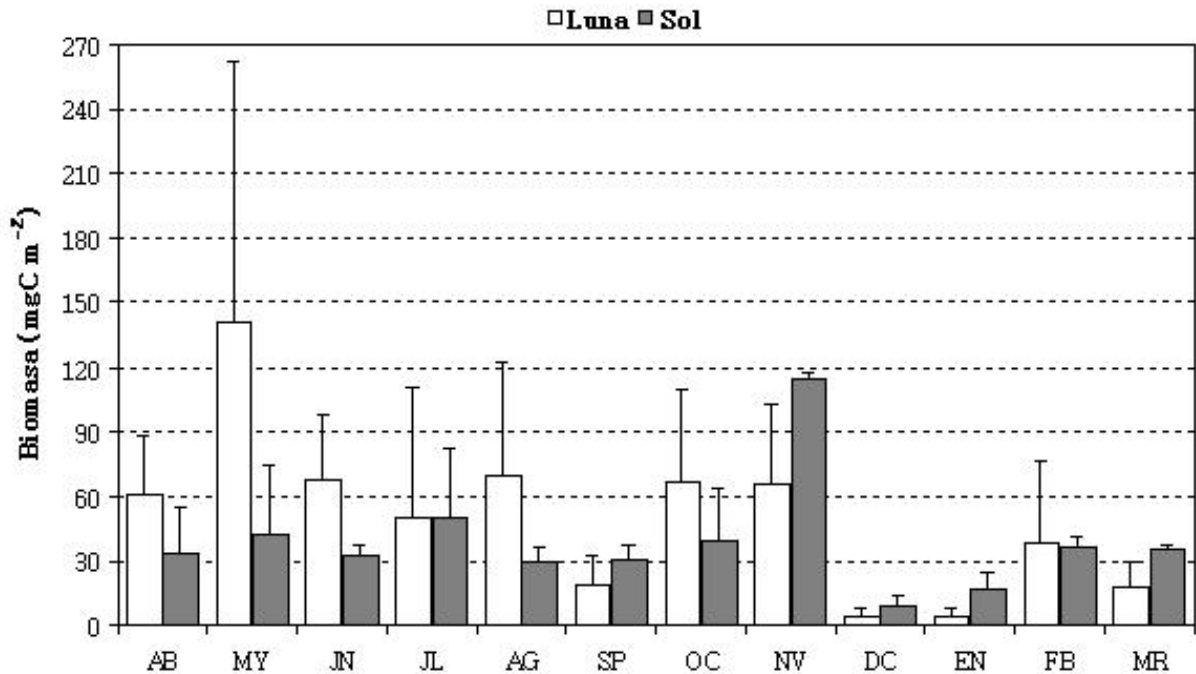


Figura 26. Variación temporal de la biomasa de los MIB en la zona profunda de dos lagos tropicales de alta montaña, El Sol y La Luna, México.

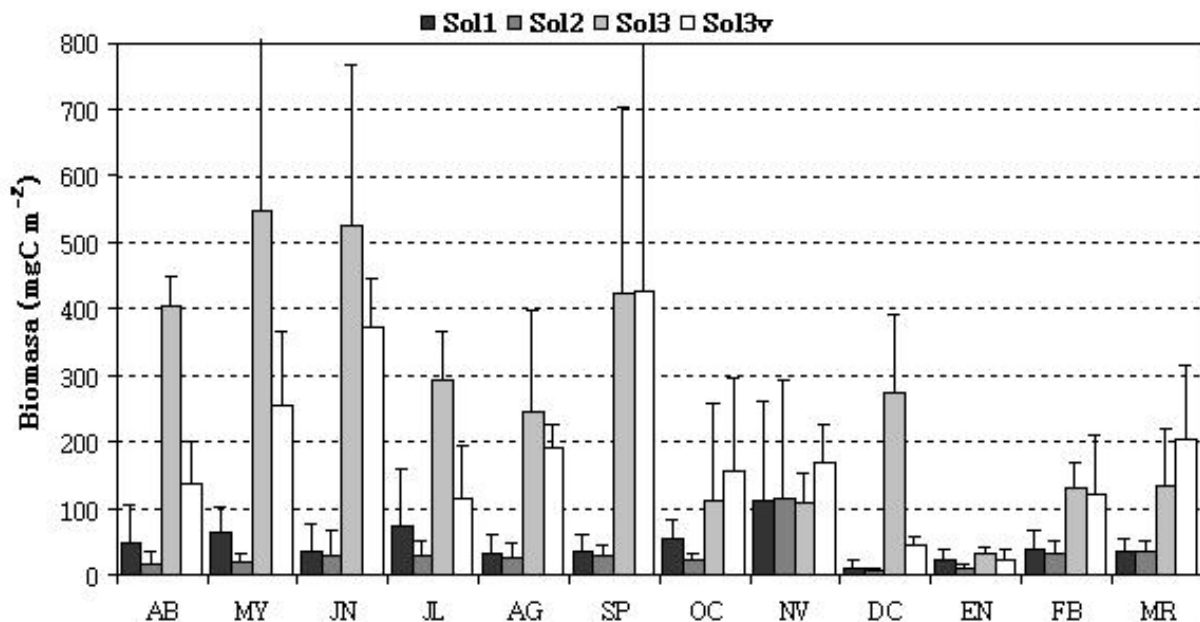


Figura 27. Variación temporal de la biomasa de los MIB en la zona profunda (Sol1 y Sol2) y en la zona somera con vegetación (Sol3v) y desnuda (Sol3) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México

La Luna

L. hoffmeisteri fue la especie que tuvo la biomasa promedio anual mayor ($47.80 \pm 53.48 \text{ mgC m}^{-2}$) presentándose el valor más alto en el mes de mayo con

137.47±120.26 mgC m⁻² y el menor en enero con 2.60±4.32 mgC m⁻². *Pagastia* sp presentó un promedio anual de 2.64±3.23 mgC m⁻² en La Luna siendo casi dieciocho veces menor que la de *L. hoffmeisteri*. Su valor máximo (7.63±8.16 mgC m⁻²) se encontró en febrero mientras que el mínimo (0.28±0.49 mgC m⁻²) se registró en julio (Tabla 8, Fig. 28).

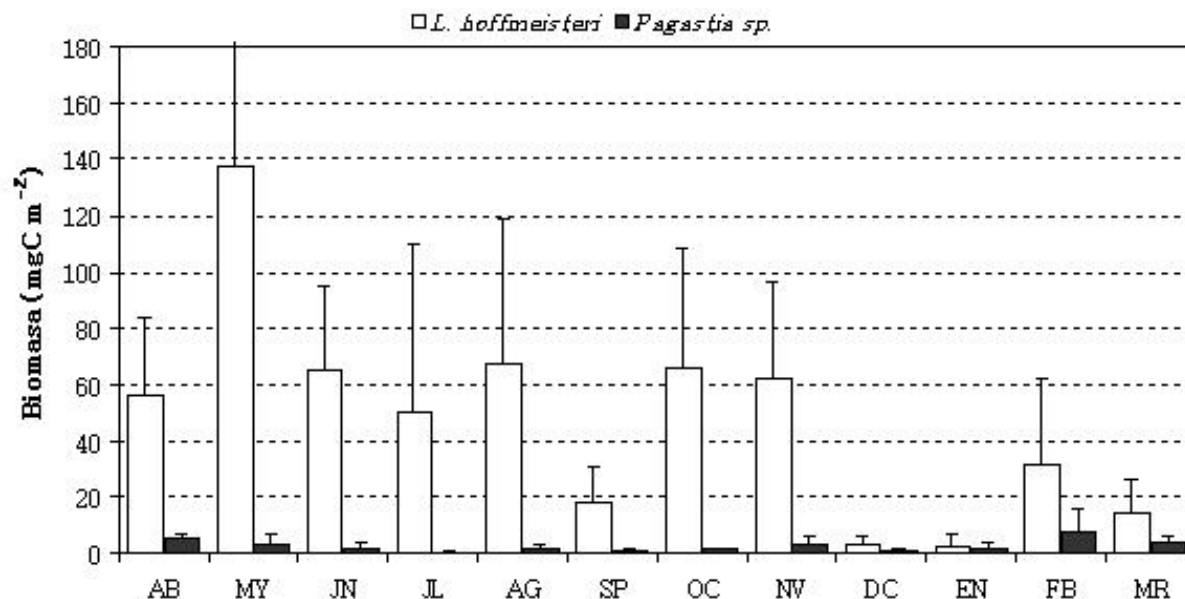


Figura 28. Variación temporal de la biomasa de las especies de MIB de la zona profunda del lago La Luna (Luna) del volcán Nevado de Toluca, México.

El Sol

T. tubifex fue la especie que mayor promedio anual de biomasa tuvo en la zona profunda de El Sol (Sol1 25.23±42.68, Sol2 con 14.29±51.14 mgC m⁻²). Tanto para Sol1 como para Sol2 esta especie presentó la mayor biomasa (89.17±118.20 y 105.38±177.46 mgC m⁻², respectivamente) en el mes de noviembre, mientras que la menor (Sol1 0.37±0.64 mgC m⁻², Sol2 0.09±0.16 mgC m⁻²) se encontró en diciembre. La segunda especie en aporte de biomasa fue *L. variegatus* con un promedio anual de 13.23±18.86 mgC m⁻² para Sol1 y de 8.95±12.40 mgC m⁻² para Sol2. Esta especie no se encontró en el mes de enero en Sol1 y su valor más elevado (41.02±46.09 mgC m⁻²) se registró en junio. En Sol2 presentó su valor de biomasa más elevado (17.87±12.85 mgC m⁻²) en agosto, mientras que el más bajo (0.15±0.25 mgC m⁻²) se observó en diciembre. Con una biomasa promedio anual de 8.74±11.44 mgC m⁻² para Sol1 y de 7.76±10.46 mgC m⁻² en Sol2, *P. casertanum* fue la tercera especie en importancia.

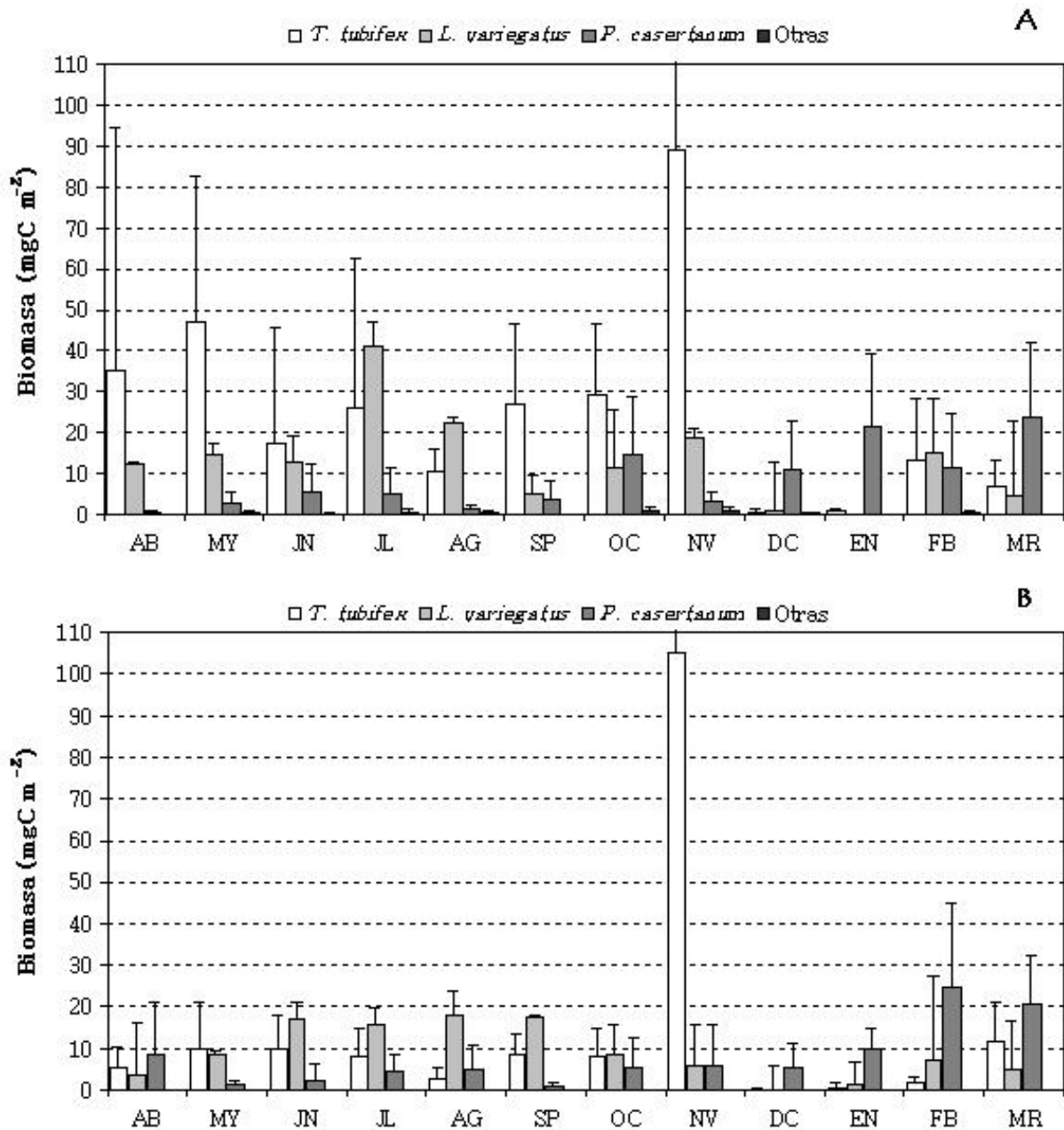


Figura 29. Variación temporal de la biomasa de las especies de los MIB de la zona profunda del lago El Sol (Sol1 = A, Sol2 = B), Nevado de Toluca, México.

Esta especie alcanzó su biomasa mayor en enero para Sol1 ($23.61 \pm 18.41 \text{ mgC m}^{-2}$) y en febrero para Sol2 ($24.79 \pm 20.23 \text{ mgC m}^{-2}$), mientras que la biomasa menor se registró en abril ($0.30 \pm 0.52 \text{ mgC m}^{-2}$) para Sol1 y en septiembre ($0.74 \pm 0.82 \text{ mgC m}^{-2}$) para Sol2. Las otras tres especies encontradas en la zona profunda de El Sol tuvieron un aporte de biomasa reducido ($< 3 \text{ mgC m}^{-2}$) (Tabla 8, Fig. 29).

Tabla 8. Biomasa (mgC m^{-2}) de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna, México. **Prom** = Promedio, **DE** = Desviación Estándar, **Máx** = Valor promedio máximo, **Mín** = Valor promedio mínimo.

	Luna			Sol1			Sol2			Sol3			Sol3v		
	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS	Mín	Máx	Prom DS
<i>Nais pardalis</i>	-	-	-	0.00	0.22	0.04 0.10	0.00	0.04	0.01 0.02	0.00	2.21	0.34 0.76	0.00	3.96	1.38 1.76
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	2.60	137.42	47.80 53.48	0.00	0.78	0.24 0.47	0.00	2.85	0.28 1.14	4.30	172.60	68.90 66.84	7.37	126.18	39.50 45.21
<i>Tubifex tubifex</i>	-	-	-	0.37	89.17	25.23 42.68	0.09	105.38	14.29 51.14	0.00	204.22	45.07 93.50	0.00	11.73	1.28 4.40
<i>Lumbriculus variegatus</i>	-	-	-	0.00	41.02	13.23 18.86	0.15	17.87	8.95 12.40	10.25	286.26	86.08 99.82	4.67	275.33	87.96 118.06
<i>Pagastia sp.</i>	0.28	7.63	2.64 3.23	0.00	0.07	0.01 0.03	-	-	-	0.00	2.58	0.42 1.42	0.00	27.57	6.01 15.81
<i>Tanytarsus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.00	4.97	0.41 2.49
<i>Pisidium casertanum</i>	-	-	-	0.30	23.61	8.74 11.44	0.74	24.79	7.76 10.46	0.55	227.98	68.06 89.53	0.55	122.25	48.45 52.25
<i>Hydra vulgaris</i>	-	-	-	0.00	0.03	0.01 0.02	0.00	0.03	0.004 0.015	-	-	-	0.00	0.06	0.01 0.03
TOTAL	4.14	140.86	50.44 54.33	12.08	111.86	47.49 54.28	5.22	117.40	31.02 52.91	33.77	547.52	268.87 232.13	23.46	428.89	185.00 159.58

De las cuatro especies de importancia en cuanto a su aporte de biomasa para la zona litoral sin vegetación (Sol3), *L. variegatus* fue la que presentó el promedio anual más alto ($86.08 \pm 99.82 \text{ mgC m}^{-2}$). El mes con valores de biomasa más altos para esta especie fue septiembre con $286.26 \pm 226.53 \text{ mgC m}^{-2}$ y en el que se encontró valores más bajos fue en enero con $10.26 \pm 12.86 \text{ mgC m}^{-2}$. *L. hoffmeisteri* y *P. casertanum* tuvieron un promedio anual de biomasa similar (68.90 ± 66.84 y $68.06 \pm 89.53 \text{ mgC m}^{-2}$ respectivamente). *L. hoffmeisteri* obtuvo su biomasa menor el mes de enero ($4.30 \pm 1.85 \text{ mgC m}^{-2}$) y la mayor en agosto ($172.60 \pm 107.41 \text{ mgC m}^{-2}$) mientras que para *P. casertanum* los valores de biomasa más bajos se encontraron en septiembre ($0.55 \pm 0.64 \text{ mgC m}^{-2}$) y la mayor en mayo ($227.98 \pm 201.72 \text{ mgC m}^{-2}$). La cuarta especie con importancia por su aporte en biomasa fue *T. tubifex* con un promedio anual de $45.07 \pm 93.50 \text{ mgC m}^{-2}$. Esta especie presentó los valores de biomasa más altos en el mes de junio ($204.22 \pm 236.65 \text{ mgC m}^{-2}$) y estuvo ausente en los meses de octubre y noviembre. *N. pardalis* y *Pagastia* sp. aportaron una biomasa menor a 1 mgC m^{-2} (Tabla 8, Fig. 30A). *L. variegatus* fue la especie que mayor promedio anual de biomasa presentó en Sol3v ($87.96 \pm 118.06 \text{ mgC m}^{-2}$). Su valor máximo se encontró en el mes de septiembre ($275.33 \pm 290.55 \text{ mgC m}^{-2}$) y el mínimo en enero ($4.67 \pm 5.59 \text{ mgC m}^{-2}$). La segunda especie en importancia fue *P. casertanum* con un promedio anual de $48.45 \pm 52.25 \text{ mgC m}^{-2}$. El valor más alto de biomasa para esta especie se encontró en marzo ($122.25 \pm 63.66 \text{ mgC m}^{-2}$) y el más bajo en octubre ($0.55 \pm 0.96 \text{ mgC m}^{-2}$). *L. hoffmeisteri* tuvo un promedio anual de biomasa de $39.50 \pm 45.21 \text{ mgC m}^{-2}$ presentando su mayor biomasa ($126.18 \pm 99.34 \text{ mgC m}^{-2}$) en el mes de septiembre y la menor ($7.37 \pm 6.03 \text{ mgC m}^{-2}$) en febrero. Las otras cuatro especies encontradas en esta estación alcanzaron un promedio anual de biomasa inferior a 2 mgC m^{-2} (Tabla 8, Fig. 30B).

CLASIFICACIÓN Y ORDENAMIENTO BIOLÓGICO

La Luna

La figura 31 muestra el dendrograma de similitud obtenido del AC con base en la densidad de las especies de MIB de La Luna. Se obtuvieron dos grupos al realizar un corte a 15 de

la escala de similitud. En el primer bloque, mayo, junio y agosto fueron los meses con mayor parecido. A estos se les unieron posteriormente abril y marzo. Finalmente los últimos meses en agruparse fueron octubre y noviembre. En el segundo grupo los meses más parecidos fueron julio y septiembre, los cuales se unieron a diciembre, enero y febrero.

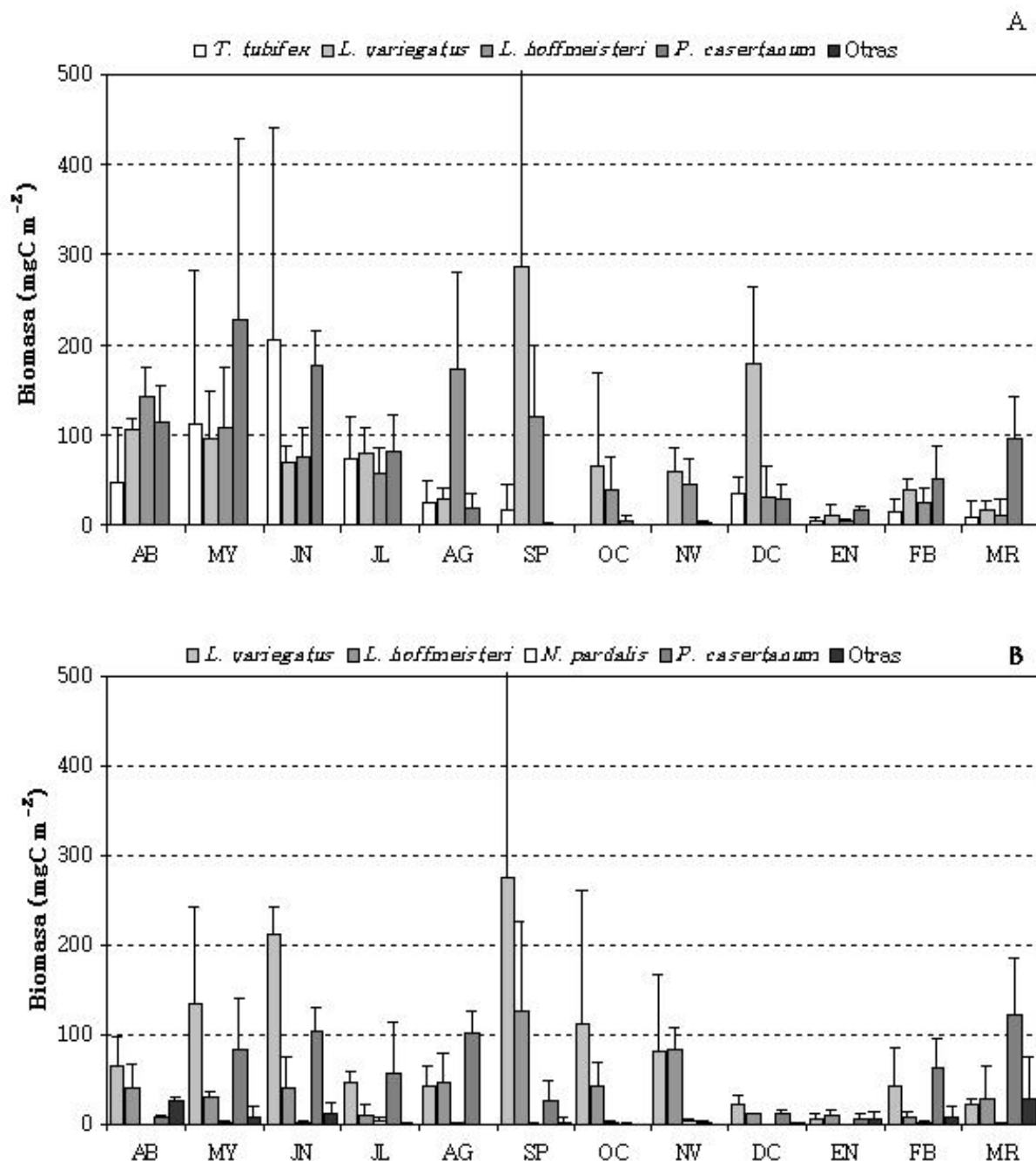


Figura 30. Variación temporal de la biomasa de las especies de los MIB de la zona somera desnuda (Sol13 = A) y con vegetación (Sol13v = B) del lago El Sol en el volcán Nevado de Toluca, México

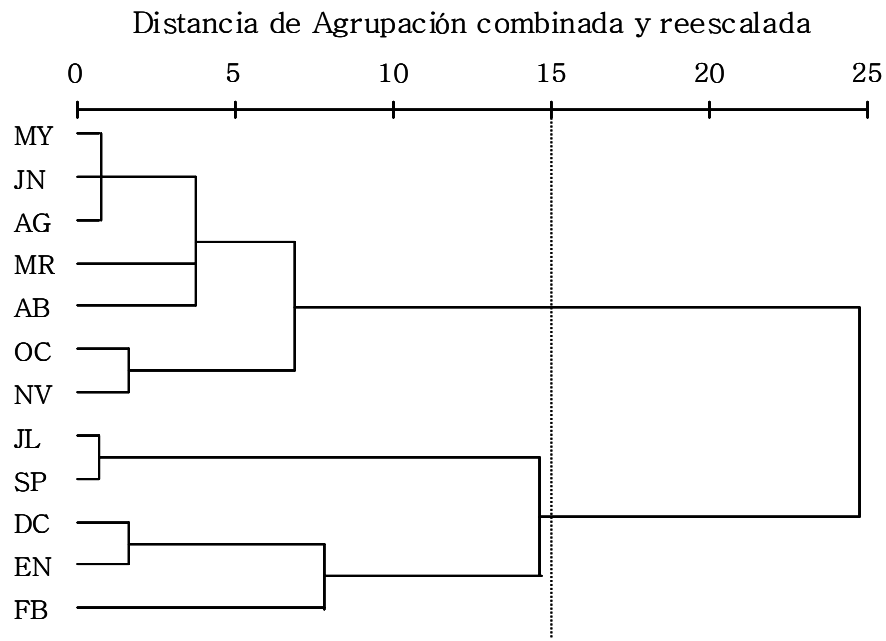


Figura 31. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de las densidades de las especies de MIB del lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

En el ACP el primero de los componentes explicó 99.99% de la varianza total (Anexo 9) La especie que mayor peso tuvo en el primer componente fue *L. hoffmeisteri* mientras en el

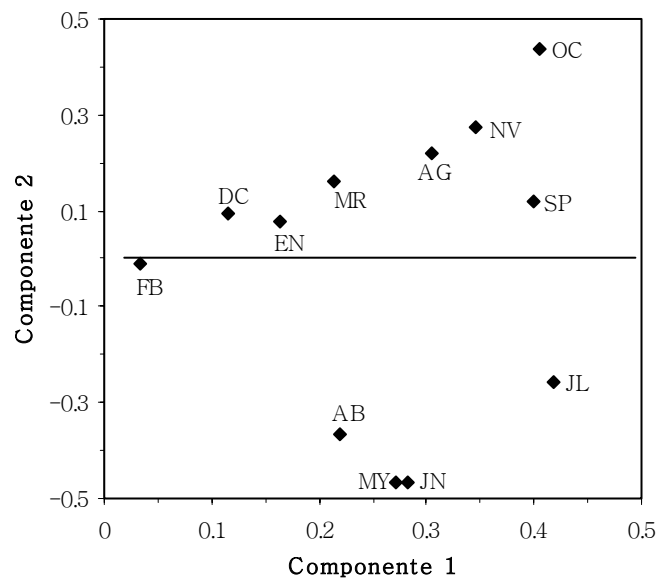


Figura 32. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las densidades de las especies de MIB del lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

segundo componente la especie de peso mayor fue *Pagastia* sp (Anexo 10). Sin embargo, no se observó tendencia alguna en ninguno de los dos componentes (Fig. 32).

El Sol

El comportamiento de la densidad de los MIB fue muy parecido para ambas estaciones de la zona profunda de El Sol por lo cual sólo se realizó un AC y un ACP con el promedio de las dos estaciones. Para el AC se formaron dos cúmulos con una línea de corte en 15 de la escala de similitud (Fig. 33). En el primer cúmulo se formaron dos subgrupos en 10 de la escala de similitud. En el primer subgrupo julio y octubre son similares entre sí, después se les unieron agosto y noviembre y finalmente febrero y marzo. El segundo subgrupo se forma por abril, junio, mayo y septiembre. El segundo cúmulo lo conformaron enero y diciembre (Fig. 33).

El primer componente del ACP explicó el 90.06% de la varianza total (Anexo 11). *T. tubifex* fue la especie que mayor peso aportó al componente uno, presentándose las densidades

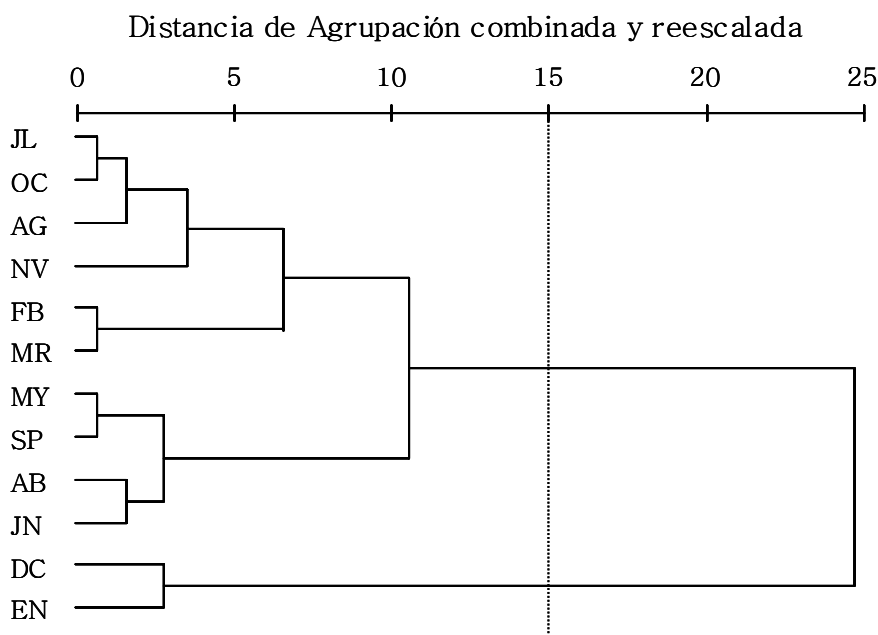


Figura 33. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de las densidades de las especies de MIB de la zona profunda (Sol1 y Sol2) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

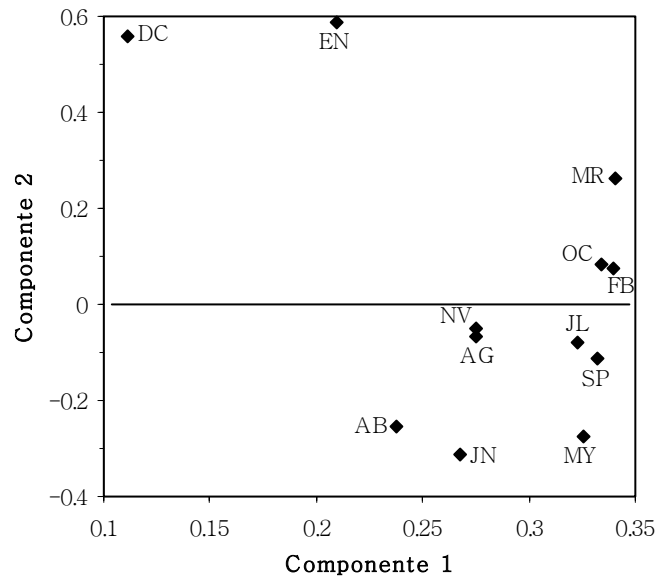


Figura 34. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las densidades de las especies de MIB de la zona profunda (Sol1 y Sol2) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

más bajas del lado izquierdo del eje. En el componente dos, *P. casertanum* fue la especie que mayor peso tuvo (Anexo 12). Hacia la parte positiva se encuentran los meses con densidades elevadas y hacia la parte negativa las bajas (Fig. 34).

En el AC realizado para la zona litoral sin vegetación (Sol3) se formaron dos grupos al cortar en 15 de la escala de similitud. En el primer grupo se observaron los meses de abril a julio que se parecen entre sí, a los que después se enlazaron agosto, diciembre y febrero, siendo más parecidos entre sí los dos primeros. En el segundo grupo se encontraron los meses de septiembre a octubre uniéndoseles después enero y febrero (Fig. 35).

Los dos primeros componentes para el ACP de Sol3 explicaron el 92.98% de la varianza; el primero aportó un 77.17% (Anexo 13). *N. parnalis* y *Pagastia* sp. fueron las especies que tuvieron el mayor peso sobre la parte negativa del componente uno (Anexo 14). Los meses con menor densidad se observan en la parte izquierda del componente. En el segundo componente la especie que mayor peso negativo presentó fue *T. tubifex* (Anexo 14) presentando las menores densidades hacia la parte positiva del eje (Fig. 36).

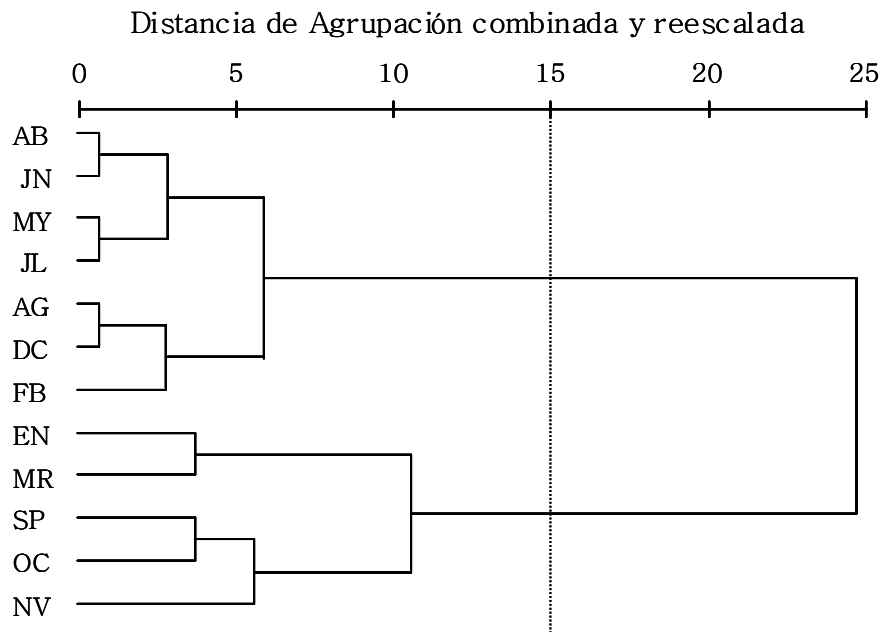


Figura 35. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de las densidades de las especies de MIB de la zona somera desnuda (Sol3) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

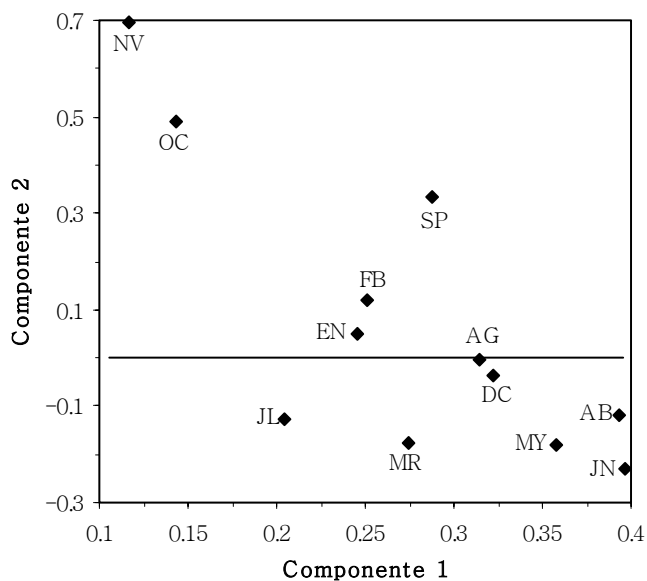


Figura 36. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las densidades de las especies de MIB de la zona somera desnuda (Sol3) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

El dendrograma obtenido para la zona litoral con vegetación (Sol3v) muestra tres conglomerados al realizar el corte en 15 de la escala de similitud. El primer cúmulo lo conformaron octubre y noviembre. En el segundo se observó que septiembre y diciembre son

parecidos uniéndoseles después abril y enero. El tercer grupo lo constituyeron los meses de mayo, junio, febrero y marzo siendo junio el más diferente de ellos (Fig. 37).

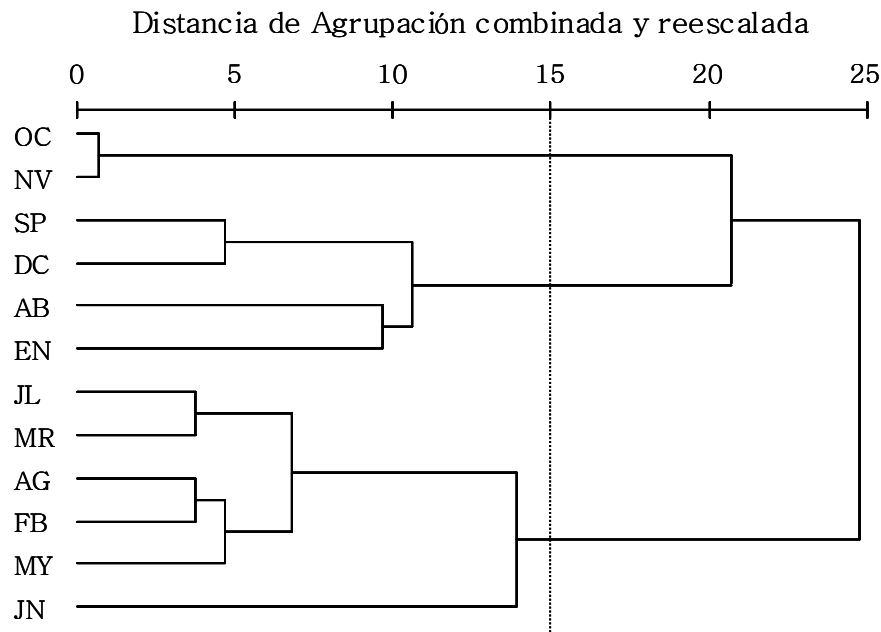


Figura 37. Dendrograma de similitud (Metodo de Ward) de las densidades de las especies de macroinvertebrados bentónicos de la zona somera con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

En el ACP realizado para las densidades de los MIB de la zona con vegetación se observó que los dos primeros componentes explicaron el 89.42% de la varianza; el primero explicó el 81.78% de la varianza (Anexo 15). En el primer componente las especies con mayor peso fueron *L. variegatus* y *L. hoffmeisteri* (Anexo 16) En la parte izquierda del componente se presentaron las densidades menores para ambas especies (Fig. 36). En el segundo componente la especie que mayor peso tuvo fue *N. pardalis* (Anexo 16) teniendo sus valores altos hacia la parte positiva del componente (Fig. 38).

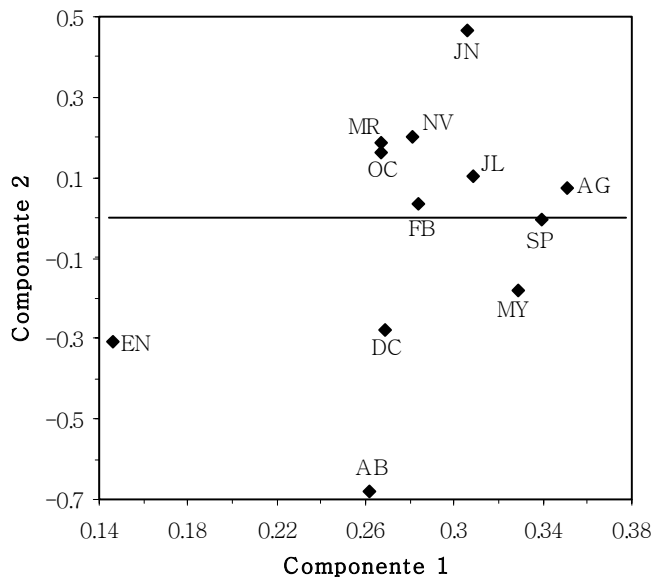


Figura 38. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las densidad de las especies de macroinvertebrados bentónicos de la zona somera con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

TIPO DE DISTRIBUCIÓN

La comunidad de MIB de las cinco estaciones de los lagos cráter del volcán Nevado de Toluca obtuvieron una variable normal calculada (d_c) mayor a la teórica (Tabla 9). Estos valores altos y positivos de d_c son un indicador fuerte de que la distribución de las poblaciones es

Tabla 9. Valores de la variable normal teórica con una $p = 0.01$ (d_t), la calculada (d_c) y su tipo de distribución para cada estación y las especies dominantes de los MIB de los lagos del Nevado de Toluca.

Población	Zona Profunda			Zona Litoral			
	d_t	d_c	Tipo de Distribución	Población	d_t	d_c	Tipo de Distribución
Luna	2.58	681	Contagiosa	Sol3	2.58	1407	Contagiosa
<i>L. hoffmeisteri</i>	2.58	680	Contagiosa	<i>L. variegatus</i>	2.58	753	Contagiosa
<i>Pagastia sp.</i>	2.58	104	Contagiosa	<i>L. hoffmeisteri</i>	2.58	646	Contagiosa
Sol1	2.58	759	Contagiosa	<i>P. casertanum</i>	2.58	1229	Contagiosa
<i>T. tubifex</i>	2.58	783	Contagiosa	<i>T. tubifex</i>	2.58	1137	Contagiosa
<i>L. variegatus</i>	2.58	357	Contagiosa	Sol3v	2.58	992	Contagiosa
<i>P. casertanum</i>	2.58	256	Contagiosa	<i>L. variegatus</i>	2.58	1088	Contagiosa
Sol2	2.58	1006	Contagiosa	<i>L. hoffmeisteri</i>	2.58	538	Contagiosa
<i>T. tubifex</i>	2.58	1172	Contagiosa	<i>P. casertanum</i>	2.58	920	Contagiosa
<i>L. variegatus</i>	2.58	267	Contagiosa	<i>N. pardalis</i>	2.58	382	Contagiosa
<i>P. casertanum</i>	2.58	268	Contagiosa				

contagiosa ($\sigma^2 > \mu$). Para las especies dominantes de cada una de las estaciones también se calculó su tipo de distribución. En todos los casos se encontró una d_c positiva mucho mayor a 2.58 (Tabla 9) lo que indica que todas las especies dominantes tienen una distribución contagiosa.

COMPARACIÓN ENTRE ESTACIONES

No se presentaron diferencias significativas ($p = 0.05$) entre las medias de las comunidades de los MIB de las dos estaciones profundas de El Sol ($t_c < t_t$, 70 g.l.) (Tabla 10). Por lo anterior para las comparaciones siguientes se consideró una sola estación para la zona profunda de El Sol obtenida del promedio de Sol1 y Sol2.

Tabla 10. Resultados de la prueba de t-Student obtenidos de la comparación de las medias de las comunidades de MIB de los lagos cráter del Nevado de Toluca. t_c = t calculada, p = nivel de significancia, **g.l.** = grados de libertad y t_t = t de tablas.

Estaciones	t_c	p	g.l.	t_t
Sol1 y Sol2	2.029	0.05	70	2.689
Luna y Sol	0.353	0.05	70	2.689

Para los valores promedio de densidad de las comunidades de los MIB de la zona profunda de los lagos El Sol y La Luna se encontró un valor de t_c menor al de tablas con 70 grados de libertad (Tabla 10). Por lo anterior, no se encontró evidencia significativa ($p = 0.05$) para decir que la densidad las poblaciones de los MIB de la zona profunda de los lagos cráter El Sol y La Luna son diferentes.

De acuerdo al análisis de varianza (ANdeVA, Tabla 11) se encontró que las medias de las comunidades de los MIB de la zona profunda y de la litoral con y sin vegetación de El Sol son diferentes ($F_c > F_t$, $p = 0.05$, 2 y 105 g.l.).

Para reconocer que promedios de las poblaciones de la macrofauna fueron diferentes se aplicó la prueba de comparación múltiple (Tukey). En la Tabla 12 se presentan las comunidades que fueron significativamente diferentes ($p = 0.05$). La zona profunda del lago El Sol (Sol) fue diferente significativamente de ambas estaciones de la zona litoral. Sin embargo, no se encontró evidencia para decir que la estación desnuda (Sol3) y la vegetada (Sol3v) fueran diferentes.

Tabla 11. Cuadro del análisis de varianza para la comparación de la media de las comunidades de MIB en las estaciones del lago El Sol, Nevado de Toluca, México. **S.C.** = suma de cuadrados, **g.l.** = grados de libertad, **M.C.** = media de los cuadrados, **F_c** = F calculada y **F_t** = F de tablas.

	S. C.	g.l.	M. C.	F _c	F _t
Entre estaciones	14.677	2	7.338	29.380	4.82
Dentro de las estaciones	26.226	105	0.250		
Total	40.903	107			

Tabla 12. Cuadro de comparación múltiple (Tukey) de las media de las poblaciones de MIB en las estaciones de El Sol, Nevado de Toluca. (**D.M.** = diferencia de medias, * = nivel de significancia del 0.05).

Grupo I	Grupo J	D.M. (I-J)
Sol	Sol3	-0.8412*
	Sol3v	-0.7049*
Sol3	Sol3v	0.1363
	Sol	0.8412*
Sol3v	Sol	0.7049*
	Sol3	-0.1363

ANÁLISIS DE CORRELACIÓN CANÓNICA

La Luna

En la tabla 13 se muestran las correlaciones canónicas, los eigenvalores y la proporción de la varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de La Luna. Las dos correlaciones canónicas explican el 13 y 35% respectivamente, de la varianza extraída para los conjuntos de variables biológicas y ambientales. La primera correlación canónica fue de 0.64 ($p < 0.05$) lo que indica que existe una correlación significativa entre ambos grupos de variables. Para el eje de la primera correlación se observó que *L. hoffmeisteri* y *Pagastia* sp. tuvieron una correlación positiva con la temperatura y negativa con la concentración de clorofila *a* del sedimento (Tabla 14, Fig. 39). En el segundo eje no se encontraron correlaciones significativas ($R = 0.52, p > 0.05$) (Tabla 14, Fig. 39).

Tabla 13. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de La Luna, Nevado de Toluca, México.

Eje	Eigenvalue	Correlaciones Canónicas (R)	Proporción de la Varianza	
			Biológicas	Ambientales
1	0.42	0.64	0.07	0.23
2	0.28	0.52	0.06	0.12

Tabla 14. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos del ACC efectuado con las variables ambientales y los MIB del lago La Luna, Nevado de Toluca.

Variables	Ambientales		Variables	Biológicas	
	Ejes 1	Ejes 2		Ejes 1	Ejes 2
Temperatura	0.49	0.26	<i>L. hoffmeisteri</i>	0.60	0.20
pH	0.15	-0.37	<i>Pagastia sp.</i>	0.32	-0.46
Oxígeno	-0.01	-0.33			
Conductividad	-0.12	-0.07			
Textura	0.02	-0.31			
M. Orgánica	-0.03	0.29			
Clorofila <i>a</i>	-0.33	-0.10			

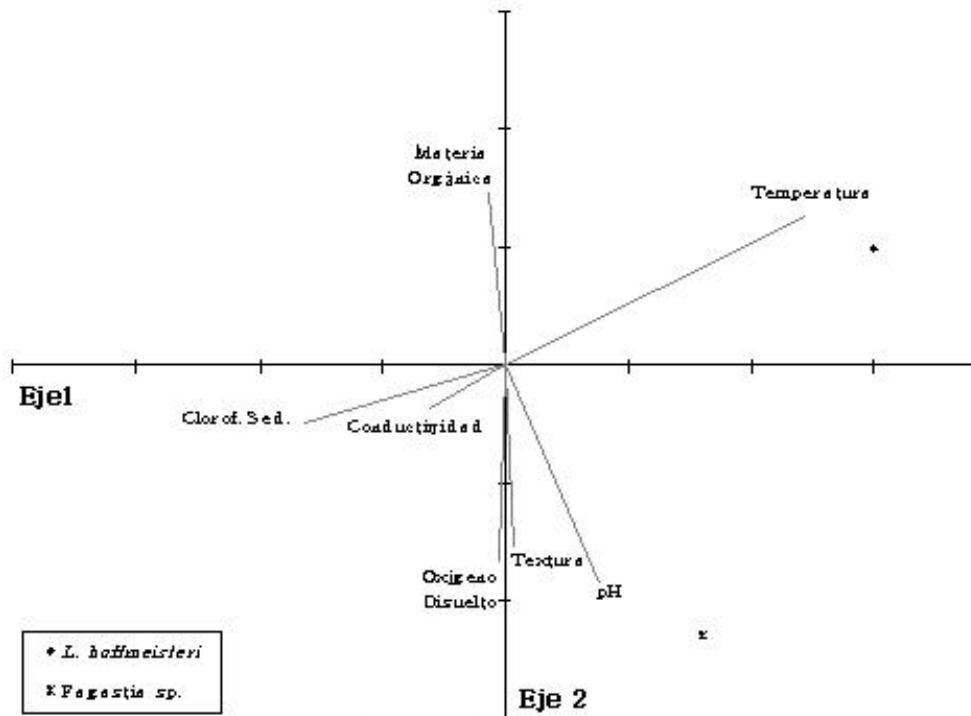


Figura 39. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para el lago La Luna, México.

El Sol

Al igual que para el AC y el ACP, en el ACC se usaron los promedios de las dos estaciones profundas (Sol1 y Sol2) para realizar el análisis. La varianza explicada para los MIB fue del 23%, mientras que para las variables ambientales fue del 22%. La tabla 15 indica que la primera correlación canónica fue de 0.81 con una $p < 0.01$ lo que significa que las variables biológicas y las ambientales tienen una fuerte correlación. Las restantes correlaciones no tuvieron una correspondencia significativa ($p > 0.05$).

En el primer eje se observó una correlación positiva de las dos especies de oligoquetos dominantes de la zona profunda de El Sol (*T. tubifex* y *L. variegatus*) con la temperatura y el pH. Estas mismas especies tuvieron una correlación negativa con la concentración de clorofila *a* del sedimento. Por otra parte, *P. casertanum* mostró correlaciones opuestas a la de los oligoquetos, es decir, una correlación positiva con la concentración de clorofila *a* sedimentaria y una negativa con el pH y la temperatura (Tabla 16, Fig. 40). En el segundo eje no se encontraron correlaciones significativas entre las variables ambientales y biológicas.

Tabla 15. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de la zona profunda (Sol1 y Sol2) de El Sol, México.

Eje	Eigenvalue	Correlaciones Canónicas (R)	Proporción de la Varianza	
			Biológicas	Ambientales
1	0.65	0.81	0.17	0.14
2	0.21	0.46	0.02	0.04
3	0.15	0.39	0.01	0.02
4	0.12	0.35	0.03	0.02
5	0.04	0.19	0.00	0.00
6	0.03	0.16	0.00	0.00
7	0.00	0.02	0.00	0.00

Tabla 16. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos de los dos primeros ejes obtenidos del ACC realizado con las variables ambientales y los MIB de la zona profunda (Sol1 y Sol2) del lago El Sol, México

Variables	Ambientales		Variables	Biológicas	
	Ejes 1	Ejes 2		Ejes 1	Ejes 2
Temperatura	-0.73	-0.09	<i>T. tubifex</i>	-0.54	-0.19
pH	-0.43	0.07	<i>L. hoffmeisteri</i>	-0.03	-0.37
Oxígeno	-0.12	-0.09	<i>L. variegatus</i>	-0.72	-0.10
Conductividad	-0.14	-0.22	<i>N. pardalis</i>	-0.05	-0.17
Textura	-0.27	0.01	<i>P. casertanum</i>	0.36	-0.19
M. Orgánica	-0.21	0.23	<i>H. vulgaris</i>	-0.14	-0.08
Clorofila <i>a</i>	0.58	-0.11	<i>Pagastia sp.</i>	0.00	0.16

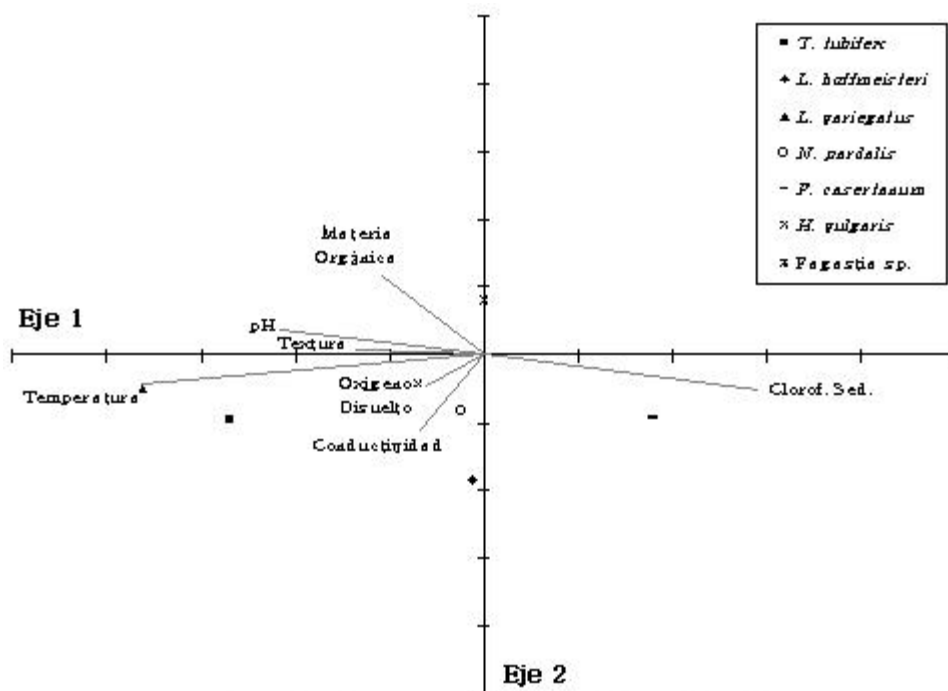


Figura 40. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para la zona profunda (Sol1 y Sol2) del lago El Sol, México.

Las dos primeras correlaciones canónicas obtenidas para el ACC realizado para los dos grupos de variables de la zona somera desnuda de El Sol fueron significativas ($R_1 = 0.92$, $p < 0.01$ y $R_2 = 0.72$, $p < 0.05$). El resto de las correlaciones tuvieron una significancia mayor a 0.05 (Tabla 17). El conjunto de las variables ambientales es explicado por el 46% de la varianza mientras que el conjunto de las variables biológicas expresa el 32% de la varianza. Para el primer eje se encontró una correlación positiva de la temperatura con los oligoquetos dominantes de

esta zona (*T. tubifex*, *L. hoffmeisteri*, *L. variegatus* y *P. casertanum*). Estas mismas especies mostraron una correlación negativa con el oxígeno disuelto, la conductividad y la textura (Tabla 18, Fig. 41). En el segundo eje se observó una correlación positiva de la temperatura, el pH y la textura con *L. hoffmeisteri*, *L. variegatus* y *N. pardalis*. Estas especies también tuvieron una correlación negativa con la clorofila *a* del sedimento (Tabla 18, Fig. 41).

Tabla 17. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de la zona somera desnuda (Sol3) del lago El Sol, México.

Eje	Eigenvalue	Correlaciones Canónicas (R)	Proporción de la Varianza	
			Biológicas	Ambientales
1	0.84	0.92	0.10	0.26
2	0.51	0.72	0.13	0.11
3	0.37	0.61	0.06	0.04
4	0.25	0.50	0.02	0.03
5	0.13	0.35	0.01	0.02
6	0.00	0.07	0.00	0.00

Tabla 18. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos de los dos primeros ejes obtenidos del ACC realizado con las variables ambientales y los MIB de la zona somera desnuda (Sol3) del lago El Sol, México

Variables	Ambientales		Biológicas		
	1	2	1	2	
Temperatura	-0.42	-0.41	<i>T. tubifex</i>	-0.78	0.019
pH	-0.07	-0.49	<i>L. hoffmeisteri</i>	-0.46	-0.49
Oxígeno	0.40	-0.23	<i>L. variegatus</i>	-0.45	-0.38
Conductividad	0.39	-0.18	<i>N. pardalis</i>	0.33	-0.41
Textura	0.30	-0.49	<i>P. casertanum</i>	-0.651	0.28
M. Orgánica	0.04	-0.21	<i>Pagastia sp</i>	0.11	-0.16
Clorofila <i>a</i>	-0.30	-0.40			

Para la zona somera con vegetación sólo la primera correlación canónica fue significativa ($R = 0.86$, $p < 0.01$). La varianza explicada para el conjunto de las variables ambientales fue de 33% y la del conjunto de los MIB fue de 32% (Tabla 19).

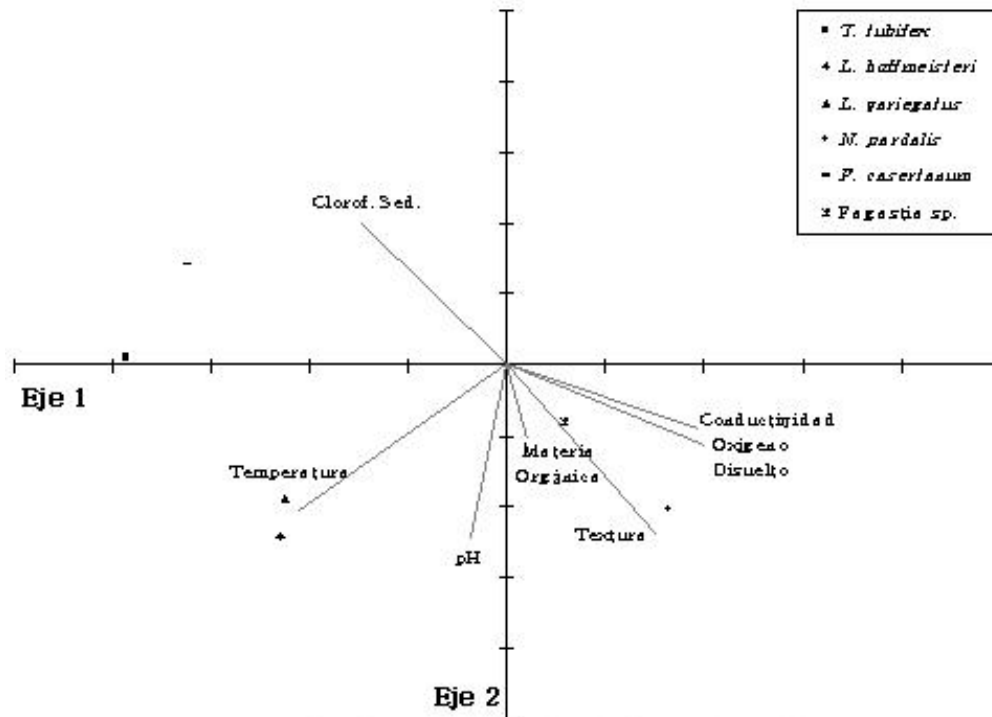


Figura 41. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para la zona desnuda (Sol3) del lago El Sol, México.

Tabla 19. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con las variables biológicas y ambientales de la zona somera con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, México.

Eje	Eigenvalue	Correlaciones Canónicas (R)	Proporción de la Varianza	
			Biológicas	Ambientales
1	0.75	0.86	0.10	0.12
2	0.63	0.79	0.10	0.11
3	0.46	0.68	0.06	0.03
4	0.35	0.59	0.04	0.04
5	0.15	0.39	0.01	0.01
6	0.07	0.26	0.01	0.01
7	0.03	0.18	0.00	0.01
8	0.00	0.01	0.00	0.00

En el primer eje para la zona con vegetación se encontró una correlación positiva de tres variables ambientales (temperatura, pH y oxígeno disuelto) con dos especies de oligoquetos (*L. hoffmeisteri* y *L. variegatus*). La concentración de clorofila *a* del sedimento y la cobertura vegetal mostraron una correlación negativa con *L. hoffmeisteri* y *L. variegatus*. *N. pardalis* y *P. casertanum* presentaron un comportamiento inverso a la de los otros dos oligoquetos. Tanto *P. casertanum* como *N. pardalis* tuvieron una correlación negativa con la temperatura, el pH y el oxígeno disuelto y una correlación positiva con la concentración de clorofila *a* del sedimento y

la cobertura vegetal (Tabla 20, Fig. 42). Debido a que la segunda correlación canónica no fue significativa no se tomaron en cuenta las correlaciones del segundo eje.

Tabla 20. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos de los dos primeros ejes obtenidos del ACC realizado con las variables ambientales y los MIB de la zona somera con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, México

Variables	Ambientales		Variables	Biológicas	
	Ejes 1	Ejes 2		Ejes 1	Ejes 2
Temperatura	-0.58	0.49	<i>T. tubifex</i>	0.17	-0.3
pH	-0.53	0.25	<i>L. hoffmeisteri</i>	-0.56	0.20
Oxígeno	-0.31	-0.19	<i>L. variegatus</i>	-0.41	0.33
Conductividad	0.01	-0.29	<i>N. pardalis</i>	-0.19	0.22
Textura	-0.17	-0.23	<i>P. casertanum</i>	0.375	0.66
M. Orgánica	-0.05	0.29	<i>H. vulgaris</i>	0.07	0.00
Clorofila a	0.37	-0.55	<i>Pagastia sp.</i>	-0.04	0.23
Cob. Vegetal	0.31	0.18	<i>Tanytarsus sp.</i>	0.35	-0.30

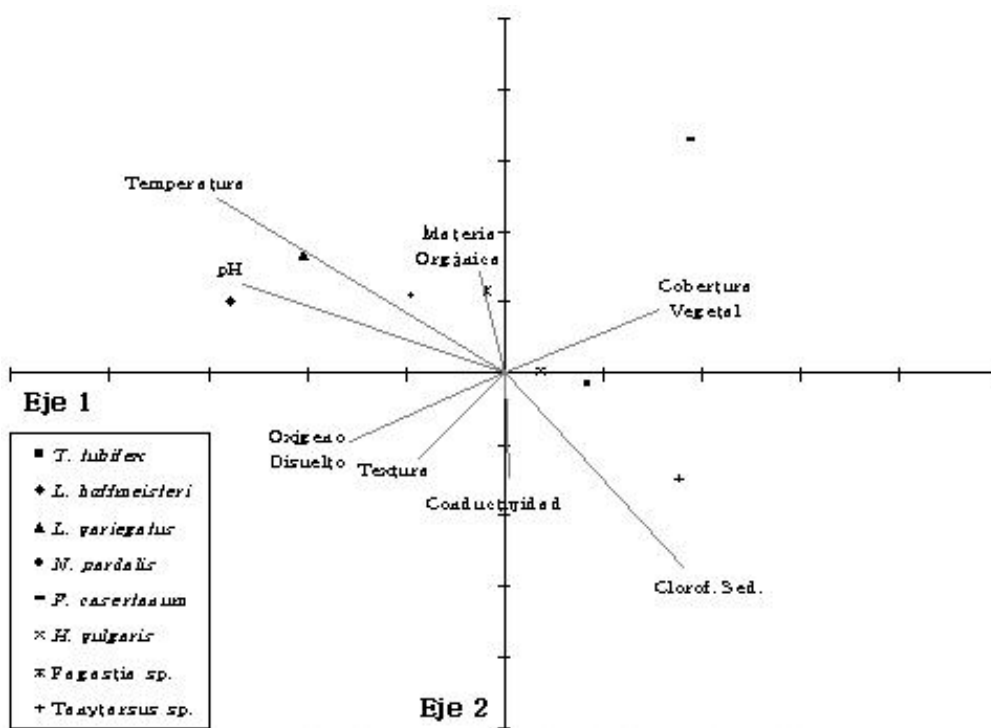


Figura 42. Ordenación de las especies de macroinvertebrados bentónicos con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para la zona con vegetación (Sol3v) del lago El Sol, México

DISCUSIÓN

PARÁMETROS AMBIENTALES

La temperatura encontrada para la zona profunda de El Sol (Sol1 y Sol2) fue similar a la que se presentó en La Luna. En la zona somera de El Sol se observó una temperatura mayor, a excepción de los meses fríos donde fue parecida a la de la zona profunda de los dos lagos. Esto se debe a que en la parte litoral la columna de agua es menor a un metro por lo que se calienta más rápidamente en los meses que recibe mayor cantidad de luz que en los que recibe poca (Wetzel 1981, Margalef 1983, Lewis 1983 y 1987, Burgis y Morris 1987). De acuerdo con la clasificación ambiental la temperatura del agua varía estacionalmente con las temperaturas menores en la época fría-seca y las más elevadas en la época cálida-lluvias.

La zona profunda tanto de El Sol como de La Luna tuvo un rango de temperatura similar a la registrada por otros autores (Banderas *et al.* 1991, Caballero 1996, Sarma *et al.* 1996, Armienta *et al.* 2000) para la columna de agua en estos lagos (Tabla 21). El rango de temperatura encontrado en este trabajo también fue parecido al de otros lagos de alta montaña de diferentes partes del mundo. Sin embargo, la temperatura mínima del lago Waiau y los lagos Suizos y Noruegos fue menor a la encontrada en este estudio (Tabla 21). De acuerdo a Lewis (1987, 1996), una de las diferencias entre los lagos de alta montaña templados y tropicales reside en las temperaturas mínimas, las cuales son menores en los templados (Burgis y Morris 1987).

El rango de pH encontrado en este estudio es similar al encontrado por otros autores (Banderas *et al.* 1991, Caballero 1996, Sarma *et al.* 1996 y Armienta *et al.* 2000) para estos mismos lagos, así como al registrado para otros lagos tropicales y templados (Tabla 21).

El pH de La Luna fue más ácido que el de El Sol, lo cual tal vez se deba a que La Luna tiene un menor volumen y por lo tanto podría haber sido más impactada por la precipitación ácida.

Tabla 21. Temperatura (Temp.), pH, conductividad (K_{25}) y oxígeno disuelto (O.D.) de algunos lagos de alta montaña de diferentes regiones del mundo.

Lago (País)	Tem. (°C)	pH	K_{25} ($\mu S\ cm^{-1}$)	O. D. ($mg\ L^{-1}$)	Referencia
7 Lagos del Páramo (Ecuador)	N.R.	4-7.74	43.4-288	N.R.	Steinitz-Kannan <i>et al.</i> (1983)
7 Lagos Europeos	N.R.	5.30-6.59	9-21.1	N.R.	Mosello <i>et al.</i> (2002)
8 Lagos Suizos	5.7-7.7	5.9-7	8.1-17.8	8.36-9.98	Barberi <i>et al.</i> (1999)
8 Lagos Europeos	N.R.	4.9-6.0	6.1-28.2	N.R.	The MOLAR (1999)
20 Lagos, Sequoia/Kings Canyon (Estados Unidos)	7-21	6-7.3	3.1-21	N.R.	Clow <i>et al.</i> (2002)
22 Lagos, Rocky Mountain (Estados Unidos)	4-11	6.3-7.3	6.3-23.9	N.R.	Clow <i>et al.</i> (2002)
56 Lagos (Noruega-Suiza)	3.2-14.1	5.1-5.6	6-140	N.R.	Nauwerck (1994)
85 Lagos (Reino Unido)	N.R.	4.81-7.56	11-77	N.R.	Kernan <i>et al.</i> (2002)
El Sol (México)	11.7	5.6	N.R.	N.R.	Armienta <i>et al.</i> (2000)
El Sol (México)	4-13	6.3-7.56	11.5-24.3	5.9-9.7	Banderas <i>et al.</i> (1991)
El Sol (México)	7	5.90	24.6	N.R.	Caballero (1996)
El Sol (México)	7-11	5.01-6.39	21-30	6-7.2	Sarma <i>et al.</i> (1996)
El Sol litoral (México)	5.96-13.96	5.08-6.48	14.70-18.00	5.91-7.99	Este estudio
El Sol profundo (México)	5.02-10.71	4.97-7.18	14.70-17.80	5.65-7.67	Este estudio
Emerald (Estados Unidos)	N.R.	5.5-6.5	6	N.R.	Sickman <i>et al.</i> (2003)
La Luna (México)	9	4.87	17.3	N.R.	Caballero (1996)
La Luna (México)	9-11	5.22-5.74	15-30	4.4-7.8	Sarma <i>et al.</i> (1996)
La Luna (México)	5.52-10.51	4.50-5.83	12.60-14.90	5.84-8.50	Este estudio
Laghetto Inferiore (Suiza)	4-18	6.4-7	12.5	N.R.	Barberi <i>et al.</i> (2001)
Lago C, Tambo (Suiza)	0.7-13.1	7.3-9.4	45.1-55.2	6.9-9.3	Mez <i>et al.</i> (1998)
Léman (Suiza)	5.6-16.9	N.R.	N.R.	N.R.	Lafont (1987)
Waiiau (Hawaii)	0-13	7.2-7.3	54-121	N.R.	Kinzie <i>et al.</i> (1998)

La mayoría de los lagos de alta montaña se encuentran en cuencas endorreicas con características geológicas peculiares (suelo delgado, ausencia de vegetación arbórea) y tienen

una baja capacidad amortiguadora. Por lo anterior, la principal causa de la acidificación en éstos es la precipitación ácida (Lerman *et al.* 1995, Barberi *et al.* 1999, Fott *et al.* 1999, Mosello *et al.* 2002). Diversos autores (p.e., Lerman *et al.* 1995, Mosello *et al.* 2002) han encontrado que los lagos cercanos a ciudades con consumo alto de combustible fósil presentan un pH más ácido. El Sol y La Luna se encuentran cerca de la ciudad de Toluca, donde existe una gran actividad industrial lo que podría explicar su pH ácido.

En lo referente al oxígeno disuelto, la concentración así como su variación temporal a lo largo del año en ambos lagos fue similar. Se observó una mayor cantidad de oxígeno en la temporada fría y una menor concentración en la cálida. Este comportamiento puede ser explicado por dos razones; a) que la disolución de los gases es más fácil a temperaturas menores y b) que existe un menor consumo de este gas al presentarse un menor número de organismos (Margalef 1983, Wetzel 1981).

El rango de concentración de oxígeno disuelto de El Sol y La Luna fue menor (0.25–2.03 mg L⁻¹) al encontrado por Banderas *et al.* (1991) y similar al registrado por Sarma *et al.* (1996) (Tabla 21). De igual manera, el rango de oxígeno encontrado en estos lagos fue similar a los que Barberi *et al.* (1999) encontraron en 5 lagos de las zonas de Maggiore y Laghetto Inferiore, Suiza.

El Sol y La Luna tuvieron una conductividad similar siendo ligeramente mayor la de El Sol. Esto tal vez se debe a que El Sol tiene una cuenca de captación superior a la de La Luna permitiendo una mayor incorporación de sólidos disueltos (Löffler 1964 y 1972, Burgis y Morris 1987). Los dos lagos mostraron el mismo comportamiento temporal presentándose los valores más altos en la temporada fría de secas, lo cual se puede atribuir a que durante esta temporada se presenta una evaporación alta (información proporcionada por el Servicio Meteorológico Nacional) con la consecuente concentración de sólidos disueltos. Posteriormente, al derretirse la nieve al comienzo de la época cálida se incrementa el volumen de los lagos y la conductividad vuelve a disminuir (Catalan *et al.* 1994, MOLAR 1999, Sickman *et al.* 2003).

Como se observa en la tabla 21 el rango de conductividad de ambos lagos fue ligeramente menor a la encontrada en estudios hechos anteriormente (Banderas *et al.* 1991, Caballero 1996, Sarma *et al.* 1996). La conductividad encontrada para El Sol y La Luna fue similar a la registrada en otros lagos de alta montaña en Estados Unidos, Ecuador y Europa (Tabla 21). Sin embargo, tuvieron una conductividad menor a la de otros lagos de alta montaña (Tabla 21). De acuerdo con varios autores (Löffler 1964 y 1972, Margalef 1983, Steinitz-Kannam *et al.* 1983, Burgis y Morris 1987, Nauwerck 1994, Wille *et al.* 1999, Clow *et al.* 2002) la conductividad de este tipo de lagos es muy baja debido a que existe muy poca erosión química y biológica, además que la principal entrada de iones es por la precipitación.

En lo referente a las características del sedimento, se encontró el mismo tipo de textura (limo) y un porcentaje similar de materia orgánica para la zona profunda de ambos lagos. Este tipo de sedimento es comúnmente reportado para la zona profunda de los lagos en general (Löffler 1964, Brinkhurst 1974). Para la zona somera de El Sol se encontró un sedimento más grueso (arena fina) y una menor cantidad de materia orgánica, como ha sido reportado para la zona litoral de otros lagos (Brinkhurst 1974). El Sol presentó una mayor concentración de clorofila *a* sedimentaria en la zona profunda con respecto a la somera. La zona profunda de La Luna tuvo una concentración de clorofila *a* sedimentaria similar a la de la zona profunda de El Sol. Sin embargo, en La Luna no se presentó un patrón de variación temporal como en El Sol. Lo anterior se puede atribuir a que en la zona limnética de El Sol existe una mayor cantidad de fitoplancton y de algas en el sedimento comparado con La Luna (Caballero 1996, Alcocer *et al.* 2004). La concentración elevada de la clorofila *a* del sedimento en la zona profunda de El Sol durante los meses fríos tal vez se deba a que en estos meses hay una menor cantidad de zooplancton permitiendo que una mayor cantidad de fitoplancton llegue al fondo donde además, el consumo de éste por parte de organismos detritívoros puede disminuir ya que se presenta un menor número de organismos.

PARÁMETROS BIOLÓGICOS

Composición Faunística

De los cuatro grupos taxonómicos encontrados en este estudio, los oligoquetos, los quironómidos y los bivalvos han sido reportados en distintos lagos de alta montaña de diferentes regiones del mundo (Brinkhurst 1964, Bretschko 1975, Rieradevall y Prat 1991, Juget y Lafont 1994, Vranovský *et al.* 1994, Petris y Sinis 1997, Rieradevall *et al.* 2000, Raddun y Fjellheim 2002). En la mayoría de los trabajos anteriormente citados, el grupo que mayor número de especies presenta es el de los oligoquetos, seguido del de los quironómidos, tal como sucede en El Sol y La Luna. De igual forma, los bivalvos son un grupo que muestra un número reducido de especies en este tipo de ambientes.

Las dos especies encontradas en La Luna (*L. hoffmeisteri* y *Pagastia* sp.) también estuvieron presentes en El Sol de las cuales *L. hoffmeisteri* es cosmopolita. Este oligoqueto se ha encontrado desde latitudes tropicales hasta latitudes elevadas, así como a lo largo de un amplio gradiente altitudinal (Kennedy 1965, Stimoson *et al.* 1983, Brinkhurst y Marchese 1992, Juget y Lafont, 1994 Timm, 1999 Milbrink *et al.* 2002). Por otro lado, *Pagastia* se ha reportado principalmente en latitudes árticas (Wiederholm 1983, Berg y Helleenthal 1991, Flory y Milner 2000).

De las otras seis especies encontradas en El Sol, el oligoqueto *T. tubifex* también tiene una distribución amplia. Esta especie se ha observado tanto en ambientes tropicales como templados y fríos (Brinkhurst 1964, Vranovský *et al.* 1994, Timm 1999, Milbrink *et al.* 2002). Dumnicka y Galas (2002) clasifican a esta especie como oportunista en este tipo de ambientes debido a que no existe mucha competencia y/o depredación y son capaces de resistir condiciones extremas. *N. pardalis* y *L. variegatus* se han encontrado principalmente en lagos con temperaturas bajas (Brinkhurst y Marchese 1992, Juget y Lafont 1994, Timm 1999, Ivanov 2000, Dumnicka y Galas 2002). *Tanytarsus* ha sido reportado más frecuentemente en zonas templadas y árticas (Wiederholm 1983, Kornijów 1988), pero, también se han encontrado un gran número de especies en latitudes bajas pero en ambientes salinos (Williams *et al.* 1990). Este

género tiene por lo tanto una amplia distribución por lo que es muy difícil relacionarlo con características ambientales específicas.

El bivalvo *P. casertanum* ha sido reportado especialmente para ambientes fríos (Vranovský *et al.* 1994, Hamburger *et al.* 2000, Raddum y Fjellheim 2002); no obstante, Jónsson (1984) lo observó en un lago templado. Finalmente, *H. vulgaris* es una especie de amplia distribución y frecuentemente es encontrada en aguas claras y con corriente (Beach y Pascoe 1998).

Riqueza Específica

La riqueza específica que se encontró en La Luna fue menor a la encontrada en El Sol (Tabla 5). Una posible explicación para ello es que La Luna presentó un pH más ácido. Lo anterior ha sido observado por varios autores (Schindler *et al.* 1985, Schindler 1987, Raddum y Fjellheim 2002) en otros lagos con pH bajo. Larsen *et al.* (1996) encontró una relación entre el pH y el número de especies presentes, disminuyendo el número de éstas cuando el pH es más ácido. No obstante, Vranovský *et al.* (1994) y Halvorsen *et al.* (2001) no encontraron una relación directa de disminución de la riqueza específica con el pH ácido. Otra posible causa de que la riqueza específica sea mayor en El Sol es la introducción de especies exóticas de peces (i.e., *Onchorrhynchus mykiss*) a este lago durante el siglo pasado. Este mismo fenómeno ha sido observado por algunos autores (Margalef 1983, Modenutti *et al.* 1998, Matthews y Knapp 1999, Hall y Mills 2000, Simon y Townsend 2003) en lagos de Canadá, Estados Unidos y Bolivia, donde han encontrado que al introducir truchas aparecieron especies bentónicas que no habían sido encontradas en estudios realizados anteriormente.

Sin embargo, ambos lagos tuvieron un número de especies por abajo del reportado para otros lagos de alta montaña con pH ácido, en los cuales se han reconocido entre 13 y 35 especies (Bretschko 1975, Vranovský *et al.* 1994, Johnson *et al.* 1996, Petridis y Sinis 1997, Rieradevall *et al.* 1999 y 2000, Raddum y Fjellheim 2002). Esto tal vez se deba a que, adicionalmente al pH, La Luna y El Sol se encuentran en altitud (4,200 m.s.n.m.) ya que se ha encontrado que la riqueza específica disminuye conforme aumenta la altitud (Dumnicka y Galas 2002). Esto se

debe a que los organismos están expuestos a una cantidad de radiación ultravioleta más elevada lo que puede reducir su establecimiento y desarrollo (Kinzie III *et al.* 1998, Vinebrooke y Leavitt 1999, Rhode *et al.* 2001).

Conforme con los resultados anteriores, se acepta la hipótesis nula de que "las condiciones extremas (pH ácido y temperatura baja) de ambos lagos han llevado a una simplificación en la composición taxonómica de los MIB".

Por otro lado, no se presentó una diferencia significativa ($p = 0.05$) en la riqueza específica entre las dos estaciones profundas de El Sol, lo cual se podría explicar con base en que en ambas estaciones se encontraron condiciones ambientales similares en agua y sedimento.

Tampoco se observó una diferencia significativa ($p = 0.05$) en la riqueza específica entre las estaciones de la zona somera con vegetación y la desnuda. Lo anterior es contradictorio con lo que se ha reportado en otros estudios donde existe un número mayor de especies en la zona con vegetación, debido a que ésta presenta una gran cantidad de microhábitats y sirve como refugio contra la depredación y el arrastre por la fuerza del oleaje y corrientes (Barbieri *et al.* 2001, Persson y Appelberg 2001, Weatherhead y James 2001). La similitud observada entre ambas estaciones litorales se puede atribuir principalmente a que en la zona desnuda tal vez no existe una fuerte presión de depredación por parte de vertebrados e invertebrados acuáticos, así como a que esta zona está protegida de la acción directa del oleaje (ya que presenta una forma de gancho) lo que favorece el establecimiento de más especies.

Asimismo, tampoco se encontró una diferencia significativa ($p = 0.05$) entre el número de especies de ambas zonas someras (Sol3 4.8 ± 0.62 , Sol3v 4.9 ± 0.9) con los de la zona profunda (Sol1 4.7 ± 1.4 , Sol2 3.9 ± 1.2), lo cual también ha sido observado en otros lagos con condiciones ambientales similares (Kornijów 1988, Vranovský *et al.* 1994, Ivanov 2000). No obstante, en otros lagos se han observado diferencias en el número de especies entre la zona profunda y la somera lo que se atribuye principalmente a las condiciones físicoquímicas del agua (p.e. oxígeno disuelto) y las características del sedimento (textura y materia orgánica) (Kornijów 1988, Rieradevall *et al.* 1999 y 2000). Sin embargo, la mayoría de estos lagos

presentan profundidades mayores a las encontradas en los lagos del Nevado de Toluca y aunque, el sedimento de la zona profunda es ligeramente diferente al de la zona somera (Tabla 4), las características de agua son iguales, debido principalmente a la mezcla continua derivada de la poca profundidad de la columna (< 12 m).

Frecuencia

La presencia constante de las dos especies en La Luna durante todo el periodo de muestreo se debe probablemente a que su ciclo de vida puede llegar a durar más de un año. *L. hoffmeisteri* vive de dos a tres años y se puede reproducir dos veces por año (Kennedy 1966, Lafont 1987). Sin embargo, esta especie en La Luna solo presentó una época de reproducción (mayo y junio), lo cual aseguró la presencia de organismos durante todo el año. Lang (1984) encontró una frecuencia de tan solo 23.4% para esta especie en la zona profunda de un lago suizo, donde existía competencia con otras especies de oligoquetos. Por otro lado, el ciclo de vida de *Pagastia* sp. puede prolongarse más de un año cuando las condiciones ambientales no presentan cambios muy bruscos (Wiederholm 1983, Berg y Hellenthal 1991). Finalmente, ambas especies son capaces de tolerar temperaturas bajas por lo que siguen estando presentes aún en los meses más fríos.

En El Sol las especies que se encontraron durante todo el año en ambas zonas (profunda y somera) fueron *P. casertanum* y *L. variegatus*. La causa de que estas especies estén presentes todo el tiempo está seguramente asociada a que tiene un ciclo de vida mayor a un año (Leppänen y Kukkonen 1998, Jónasson 1984). Además, *L. variegatus* tiene reproducción asexual por fragmentación lo cual permite que se encuentre esta especie durante todo el año. Asimismo, ambas especies son características de ambientes fríos (Timm 1999, Hamburger *et al.* 2000, Raddum y Fjellheim 2002) lo que aumenta la probabilidad de encontrarlos también durante la época fría.

En la zona profunda de El Sol la otra especie que estuvo presente durante todo el muestreo fue *T. tubifex*; el ciclo de vida de esta especie puede llegar a ser de dos años y presentar una reproducción asexual (Kennedy 1966). Esto coincide con Lang (1984) quién reportó una

frecuencia del 94.8% para esta especie en la zona profunda del lago Neuchâtel, Suiza. Otros autores (Lafont 1987, Rieraðevall y Real 1994) también han reportado esta especie como frecuente en diferentes lagos.

L. hoffmeisteri tuvo una frecuencia de aparición menor en El Sol que en La Luna debido probablemente a que, como encontró Lang (1984), en el primero existen otras especies de oligoquetos con las cuales compite.

La frecuencia de *H. vulgaris* fue menor a la de los otros taxa debido seguramente a que necesita condiciones particulares para desarrollarse, tales como aguas con una corriente constante y un pH mayor a 5 (Beach y Pascoe 1998).

Abundancia

En los lagos de alta montaña los oligoquetos y los quironómidos son los grupos más abundantes (Löffler 1964, Bretschko 1975, Vranovský *et al.* 1994 Carlisle y Hawkins 1998, Cavalli *et al.* 1998). Para el caso de los oligoquetos en los lagos del volcán Nevado de Toluca, aportaron casi el 100% de la abundancia en La Luna y entre el 85 y 90% en la zona profunda de El Sol; mientras que para la zona somera de El Sol su abundancia fue menor pero aún así mayor al 50% (Sol3 67.59% y Sol3v 63.29%).

Para el caso de El Sol, el segundo grupo en abundancia fue el de los bivalvos el cual ha sido encontrado en este tipo de lagos como abundante sin llegar a ser dominante (Jönsson 1984, Vranovský *et al.* 1994, Hamburger *et al.* 2000). Este grupo tuvo una abundancia mayor en la zona somera (Sol3, 32.3% y Sol3v, 35%) que en la profunda (Sol1 8.7% y Sol2 14%).

En La Luna toda la abundancia del grupo de los oligoquetos fue aportada por *L. hoffmeisteri* debido a que fue la única especie presente del grupo. De las cuatro especies de oligoquetos en El Sol, *T. tubifex* fue la especie que mayor abundancia mostró en la región profunda mientras que en la zona somera su aporte disminuyó. En contraparte, *L. hoffmeisteri* presentó menor abundancia en la zona profunda que en la región somera. Este comportamiento es similar al observado por varios autores (Probst 1987, Casellato y Caneva

1994, Rieradevall y Real 1994) para lagos subalpinos y alpinos de Europa, donde en la zona profunda *T. tubifex* tuvo una abundancia mayor y es remplazada por *L. hoffmeisteri* en la región somera. La menor abundancia de *T. tubifex* en la zona somera ha sido reportada por Vranovský *et al.* (1994) para los lagos de las montañas de Tatra. Al igual que en el presente estudio, Milbrink *et al.* (2002) encontraron en lagos europeos a altitudes elevadas que cuando *L. hoffmeisteri* no es la única especie de tubificido presente, ésta no alcanza abundancias grandes.

Existió una diferencia en la abundancia de las cuatro especies de oligoquetos entre las dos estaciones de la zona somera de El Sol. En la región desnuda, *T. tubifex*, *L. hoffmeisteri* y *L. variegatus* tuvieron una abundancia similar mientras que en la zona con vegetación *T. tubifex* estuvo casi ausente y *L. variegatus* fue la especie que mayor abundancia presentó. La abundancia elevada de *L. variegatus* en la zona somera ha sido relacionada con la presencia de sedimentos gruesos y se acrecienta con la presencia de vegetación (Ladle 1971), aunque también se puede encontrar en sedimentos finos con una abundancia importante (Grigelis 1984) lo cual coincide con lo encontrado en la zona profunda de El Sol.

Relación abundancia-frecuencia

Las especies encontradas como dominantes para los lagos del Nevado de Toluca han sido encontradas con la misma categoría tanto para lagos ácidos como para lagos de altitudes elevadas como se indica a continuación.

L. hoffmeisteri fue la especie dominante en La Luna, mientras que *Pagastia* sp. fue frecuente. Tanto para las estaciones de la zona profunda como para las de la zona somera de El Sol se encontraron dos especies dominantes: *L. variegatus* y *P. casertanum*. El bivalvo *P. casertanum* ha sido reportado como dominante en lagos de elevadas altitudes (Jónasson 1984, Vranovský *et al.* 1994, Hamburger *et al.* 2000, Raddum y Fjellheim 2002), mientras que el oligoqueto *L. variegatus* únicamente ha sido encontrado como dominante en la región somera de este tipo de lagos (Ladle 1971, Grigelis 1984, Ivanov 2000).

L. hoffmeisteri se encontró como dominante en la zona somera (con vegetación y desnuda) de El Sol. Esto ha sido observado frecuentemente por diversos autores (Kennedy 1965, Probst 1987, Casellato y Caneva 1994, Rieraðevall y Real 1994, Milbrink *et al.* 2002) para diferentes lagos alpinos del mundo. Tanto para la región profunda como para el área somera desnuda de El Sol la especie dominante fue *T. tubifex*; no obstante, esta especie sólo se ha reportado como dominante para la zona profunda de los lagos de alta montaña de Europa (Brinkurst 1964, Milbrink *et al.* 2002). Para la estación con vegetación también se encontró como especie dominante a *N. pardalis* lo cual es usual para ambientes con sedimentos gruesos y la presencia de plantas acuáticas, ya que una gran mayoría de especies nadan entre la vegetación y cerca de la superficie del sedimento (Learner *et al.* 1978, Verdonschot *et al.* 1982, Juget y Lafont 1994).

Densidad

La densidad de los MIB de la zona litoral de El Sol fue mayor a la encontrada por Kornijów (1988) para la zona litoral lago Piaseczno (3621 org m⁻²). Sin embargo, en la zona somera del lago Glebokie, el mismo autor observó una densidad de 18666 org m⁻², la cual es similar a la densidad registrada en El Sol. Kornijów (1988) atribuyó la diferencia en las densidades entre estos dos lagos a su estado trófico ya que Piaseczno era oligotrófico y Glebokie mesotrófico, a pesar de encontrarse en la misma cuenca. Lo anterior no puede explicar las diferentes densidades encontradas entre los lagos del Nevado de Toluca ya que ambos son considerados como oligotróficos. Una posible causa para explicar esta diferencia es que la zona somera de El Sol presentó casi seis veces más MIB que en la profunda, mientras que en la región litoral de La Luna no se encontraron organismos debido a que los sedimentos estaban muy compactados para el establecimiento de los MIB. Esto es apoyado por la comparación hecha para las densidades de los MIB de la zona profunda de ambos lagos, la cual no mostró una diferencia significativa ($p = 0.05$) entre las tres estaciones profundas (Luna, Sol1 y Sol2).

Sin embargo, si se encontraron diferencias significativas ($p = 0.05$) entre las densidades de los MIB de la zona profunda con las dos estaciones de la parte somera de El Sol. Densidades

mayores en la zona litoral en diversos lagos de alta montaña han sido encontradas por varios autores (p.e. Löffler 1964, Rieradevall y Prat 1991, Casellato y Caneva 1994, Slepukhina 1996, Petridis y Sinis 1997, Ivanov 2000, Persson y Appelberg 2001). Entre estos, algunos infieren varias causas para explicar este comportamiento, sin embargo, la mayoría se lo atribuye al tipo de sedimento y a la escasez de oxígeno en las zonas profundas, no obstante, esta última no aplica para El Sol ya que toda la columna de agua presenta concentraciones de oxígeno disuelto elevadas (i.e., cercanas a la saturación).

La mayor parte de los MIB que se encontraron en los lagos del Nevado de Toluca fueron oligoquetos para los cuales algunos autores (Grigelis 1984, Lafont 1984, Newrka y Wijegoonawardana 1987, Martin *et al.* 1994, Slepukhina 1996, Ivanov 2000) mencionan que la distribución batimétrica de la densidad de estos es el resultado de las características del sedimento, las preferencias alimenticias, la protección contra depredadores y la hidrodinámica. No obstante, Lang (1984) encontró que la densidad de los oligoquetos aumenta con el contenido de materia orgánica presente en el los sedimento; mientras que Rieradevall y Real (1994) mencionan que el número de oligoquetos decrece con el aumento de partículas gruesas. Lo observado por estos autores es opuesto a lo encontrado en El Sol, ya que las densidades mayores se encontraron en las estaciones con sedimento grueso y bajo contenido de materia orgánica (Sol3 y Sol3v). No obstante es importante mencionar que los lagos estudiados por esto autores son más profundos. Hasta el momento no se ha encontrado una correlación directa de alguno(s) de los parámetros comúnmente medidos en los lagos (exceptuado el oxígeno disuelto) con la distribución batimétrica de los oligoquetos.

A pesar de que no se encontró una diferencia significativa ($p = 0.05$) en la densidad entre la zona somera con vegetación y la desnuda de El Sol, se puede apreciar que existe una densidad mayor en la parte desnuda que en la cubierta por la vegetación. Lo anterior también resulta contradictorio a lo encontrado por diversos autores (Löffler 1964, Ivanov 2000, Barbieri *et al.* 2001, Weatherhead y James 2001) los cuales reportan densidades mayores en las estaciones con vegetación. Sin embargo, ninguno de estos autores indica que la diferencia sea estadísticamente significativa. En El Sol, la diferencia entre estas dos estaciones de la zona

somera se debe principalmente a que tres especies, *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* y *P. casertanum*, tienen una densidad promedio mayor en la zona desnuda que en la que tiene vegetación (Tabla 7).

Se ha observado que uno de los principales factores que controlan las densidades de los MIB en la zona litoral es la depredación por peces (Ivanov 2000), sin embargo, en El Sol parece que no ocurre lo anterior, aunque no se tienen elementos para valorar esto. Es probable que la respuesta a las densidad altas de estas tres especies es que pertenecen a la infauna (Stimpson *et al.* 1982, Brinkhurst y Marchese 1992, Vranovský *et al.* 1994) y por lo tanto no tienen un depredador potencial debido a que las truchas en general se alimentan principalmente de organismos en la columna de agua cercanos al fondo y en algunas ocasiones de los MIB que habitan en la superficie del sedimento (epifauna) de los lagos (Gunckel *et al.* 2002).

En presencia de *T. tubifex*, *L. hoffmeisteri* también puede alcanzar densidades elevadas pero es desplazado hacia las zonas de poca profundidad. Casellato y Caneva (1994) encontraron una diferencia en la densidad de estos dos oligoquetos en el gradiente batimétrico en el lago Ledro, Italia. La densidad máxima observada por estos autores para *T. tubifex* en la zona profunda fue de 13898 org m⁻², mientras que para *L. hoffmeisteri* fue de 118 org m⁻². La densidad de ambas especies fue muy similar a las encontradas para El Sol.

En la parte profunda del lago español Banyoles, Rieraðevall y Real (1994) encontraron una densidad promedio para *T. tubifex* de 1126 org m⁻² que es tres veces menor a la hallada para esta especie en El Sol. La razón por la que las densidades de *T. tubifex* son generalmente mayores en la zona profunda se debe a que este oligoqueto prefiere los sedimentos orgánicos finos (Ladle 1971); además, tiene una capacidad elevada para competir por este recurso (Rieraðevall y Real 1994). *L. variegatus* tuvo una densidad alta en la zona somera de El Sol. Lo anterior concuerda con Grigelis (1984) quien observó que esta especie presentó una densidad mayor (1280 org m⁻²) solo en la zona somera del lago Lūšiai en Lituania. Este último autor atribuye la diferencia en la densidad al tamaño del sedimento, encontrándose la densidad mayor en sedimentos arenosos. Lo anterior es apoyado por los experimentos de Leppanen y Kukkonen

(1998) quienes demostraron que *L. variegatus* tiene una tasa de ingestión mayor en los sedimentos gruesos (arenas) que en los finos.

P. casertamun tuvo una densidad mayor en la zona somera en comparación con la profunda de El Sol. Una especie no identificada del mismo género (*Pisidium* sp.) ha sido reportada con densidades de alrededor de 300 org m⁻² en la zona profunda de los lagos Kvenna y Ø. Neådalsvatn, Noruega (Raddum y Fjellheim 2002), así como con 1300 a 1500 org m⁻² en la zona profunda del lago Serón, Dinamarca (Hamburger *et al.* 2000). La densidad encontrada en los dos lagos noruegos fue la mitad de la que se observó en la zona profunda de El Sol. Sin embargo, la densidad hallada en la zona profunda del lago Serón fue mayor que la de la parte profunda de El Sol pero menor a la encontrada en parte somera. Esta diferencia en densidad entre las zonas litoral y profunda es atribuida por Hamill *et al.* (1979) y Lopez y Holopainen (1987) al tamaño de grano del sedimento, observando que el mayor número de organismos en los sedimentos gruesos puede deberse a que existe un número mayor de microorganismos en el agua intersticial de los sedimentos gruesos de la parte somera en comparación con los finos de la zona profunda.

Biomasa

El grupo con el mayor aporte de biomasa y abundancia en los lagos del Nevado de Toluca fue el de los oligoquetos, por lo cual se encontró una relación entre ambas variables. Esta correlación entre ambas variables ha sido reportada por Wagner (1987) para estos ambientes. Este mismo autor halló un promedio anual de biomasa de los oligoquetos (45.5 mgC m⁻²) en la zona profunda del lago Vorderer Finstertaler, Austria, la cual fue similar a la encontrada en La Luna y El Sol para la misma zona. Kornijów (1988) encontró una biomasa en la zona litoral de 2744 mgC m⁻² en el lago Glebokie y de 276.5 mgC m⁻² para el lago Piaseczno, ambos en Polonia. La biomasa del primer lago es casi diez veces mayor a la de la zona somera de El Sol mientras que la segunda es muy similar a la encontrada en esta misma zona. La principal explicación para esta diferencia es que el tipo de organismos encontrados en cada lago, esto es, en los lagos polacos los organismos dominantes fueron los insectos (principalmente los

quironómidos) y en los lagos de este estudio el grupo dominante fue el de los oligoquetos. La mayoría de las larvas de los quironómidos tienen tallas mayores y por lo tanto un mayor aporte de biomasa que los oligoquetos (Brinkhurst 1974, Wetzel 1981, Kornijów 1988).

La biomasa de la zona profunda de El Sol fue cinco veces menor a la encontrada en la parte somera. Ivanov (2000) encontró esta misma relación entre ambas zonas para el lago Motykino, Rusia. De las especies dominantes de oligoquetos encontradas en la zona profunda de El Sol la que más biomasa aportó fue *T. tubifex* lo cual ha sido observado por diversos autores (p.e., Ladle 1971, Bretsvhko 1975, Brinkhurst y Marchese 1992). Esto se debe principalmente a que *T. tubifex* generalmente domina en número sobre las otras especies presentes en este tipo de lagos (Brinkhurst 1964, Casellato y Caneva 1994) y, aunque estaban presentes especies con mayor talla en El Sol como *L. variegatus*, su densidad no fue suficiente para sobrepasar la biomasa de *T. tubifex*. En ambas estaciones de la zona litoral de El Sol, *L. variegatus* aportó mayor biomasa que los otros oligoquetos lo cual ha sido observado por Grigelis (1984) en el lago Lūšiai, Lituania.

De acuerdo con el análisis realizado anteriormente se puede rechazar parcialmente la segunda hipótesis que menciona que "La estructura de la comunidad de los MIB de la zona litoral somera es diferente de la profunda por presentarse condiciones ambientales distintas". Se rechaza en parte debido a que no se encontró una diferencia significativa en la riqueza específica entre la zona profunda y la litoral de El Sol. No obstante, se acepta parcialmente la segunda hipótesis ya que se encontró evidencia estadística que confirma la existencia de una diferencia en densidad y biomasa entre ambas zonas.

Con relación a la tercera hipótesis que enuncia que "La presencia de vegetación sumergida ofrece mejores condiciones de vida (refugio, alimento, etc.) dando como resultado una mayor riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la comunidad de MIB", se rechaza debido a que como se ha discutido previamente no se encontró una diferencia significativa entre la zona litoral con vegetación y la desnuda en ninguna de las tres variables biológicas (riqueza específica, densidad y biomasa).

VARIACIÓN TEMPORAL

Sucesión

Todas las especies dominantes presentaron una correlación positiva ($p = 0.05$) entre ellas lo cual indicó que todas ellas tienen una densidad menor en la misma temporada (fría de secas). En ninguna de las estaciones se encontró una sucesión de especies a lo largo del periodo de muestreo. Los oligoquetos dominaron todo el tiempo tanto en densidad como en biomasa, específicamente *L. hoffmeisteri* en La Luna, *T. tubifex* en la zona profunda de El Sol y *P. casertanum* y *L. variegatus* para la zona somera con y sin vegetación respectivamente.

Densidad

La densidad total de los MIB tanto de La Luna como de El Sol -las cuatro estaciones- presentó los valores más bajos en los meses fríos (diciembre y enero); en el resto del año no se observó patrón alguno. Al analizar el comportamiento de las especies dominantes en cada estación de El Sol, se hallaron patrones pero diferentes entre sí. Por lo anterior, la variación temporal será explicada para cada especie dominante de acuerdo al ACC realizado para cada estación.

De acuerdo con el ACC la variación temporal de las especies de oligoquetos (*L. hoffmeisteri*, *T. tubifex*, *L. variegatus*) en las estaciones en las que fueron dominantes (Figs. 39-42) se asocia principalmente a los cambios en la temperatura y la concentración de clorofila *a* del sedimento. Las densidades menores se encontraron en los meses más fríos y las mayores en los meses de la temporada cálida para ambos lagos. Esta variación de la densidad de oligoquetos en relación a la temperatura ha sido observada por diversos autores bajo condiciones naturales así como de laboratorio (p.e., Kennedy 1966, Grigelis, Lafont 1987, Brinkhurst y Marchese 1992, Dumnicka y Galas 2002). Por otro lado, los valores máximos de clorofila *a* del sedimento se encontraron en los meses fríos para la zona profunda de La Luna (Luna) y El Sol así como para la zona somera sin vegetación (Sol3v). Esta relación inversa entre la densidad de los oligoquetos y la concentración de clorofila *a* sedimentaria es probablemente resultado de que la disminución de la densidad de los oligoquetos en los meses fríos permite la acumulación de células de

fitoplancton (expresada como clorofila *a*) en el sedimento por disminución de su consumo (Brinkhurst 1964 Kennedy 1966, Brinkhurst 1972, Bretschko 1975, Brinkhurst y Marchese 1992, Juget y Lafont 1994).

También se obtuvo una correlación significativa en el ACC entre tres de los oligoquetos y el pH. La densidad disminuye en El Sol cuando el pH es menor a 5.3 (*T. tubifex* en Sol1, Sol2 y Sol3, *L. hoffmeisteri* en Sol3v y *L. variegatus* en Sol1, Sol2 y Sol3v). Tanto Vranovský *et al.* (1994) como Dumnicka y Galas (2002) reportan la ausencia de tubificidos en los lagos de alta montaña de la zona del Tatra cuando el pH presenta valores por debajo de 5.2. Aunque en este caso no se encontró correlación entre el lumbricúlido y el pH, Leppänen y Kukkonen (1998) han observado que *L. variegatus* tiene un mejor desarrollo en un pH alrededor de 7.

Otra variable que resultó correlacionada con *T. tubifex*, *L. hoffmeisteri* y *L. variegatus* en la zona somera desnuda de El Sol fue la textura del sedimento, encontrándose las mayores densidades en los sedimentos finos. Se ha observado que las dos primeras especies aumentan su densidad en diferentes tipos de lagos cuando se presenta un aumento en el porcentaje de los sedimentos finos (Kennedy 1964 y 1966, Lafont 1984, Grigelis 1984, Brinkhurst y Marchese 1992, Juget y Lafont 1994). *L. variegatus* prefiere los sedimentos gruesos como ya se mencionó por lo que se ha observado un mejor desarrollo en las arenas (Grigelis 1984, Leppanen y Kukkonen 1998) presentando su densidad mayor en este tipo de textura.

Es importante hacer notar que a pesar de que resultaron correlaciones estadísticamente significativas entre estas tres especies de oligoquetos y la concentración de oxígeno disuelto y la conductividad, no se discuten debido que el intervalo de variación de estas dos variables en el lago El Sol es reducido y está dentro de los límites que permiten el buen desarrollo de estas especies (Brinkurst 1964, Jónasson 1984, Brinkhurst y Marchese 1992, Milbrink *et al.* 2002).

P. casertanum tuvo sus densidades menores en diferentes meses para cada estación de muestreo; no obstante, a lo largo del muestreo esta especie presentó una correlación negativa con la temperatura y el pH para la zona profunda y la somera con vegetación de El Sol, y una positiva con la temperatura para la estación sin vegetación. La correlación inversa entre la

temperatura y el pH con *P. casertanum* se debe principalmente a que esta especie es característica de ambientes fríos y de pH ácidos, por lo tanto, se ve favorecida bajo estas circunstancias. Es importante destacar que tanto *P. casertanum* como los oligoquetos dominantes se alimentan principalmente de detrito (Bretschko 1975, Lopez y Holopainen 1987, Brinkhurst y Marchese 1992, Lestochava 1994) por lo cual es muy probable que exista una competencia por el alimento entre estos dos grupos teniendo mayor ventaja los oligoquetos por su movilidad. Lo anterior se refleja en que cuando hay una acumulación de la concentración de clorofila *a* en el sedimento al disminuir las densidades de los oligoquetos, *P. casertanum* incrementa su densidad, explicando la correlación positiva entre esta especie y la concentración de clorofila *a* del sedimento.

En la zona somera sin vegetación el comportamiento de *P. casertanum* con respecto a la temperatura es contrario al de las otras tres estaciones, donde los valores mínimos de densidad concuerdan con las temperaturas mínimas. Sin embargo, probablemente la relación no sea directa y otras variables sean las que realmente estén provocando este comportamiento. Una posible explicación es que la materia orgánica y la concentración de clorofila *a* sedimentarias tuvieron un considerable descenso en los meses de octubre y noviembre por lo que la disminución del alimento conllevó un descenso de *P. casertanum*.

El ACC mostró también una correlación de *P. casertanum* con el oxígeno disuelto y la conductividad en la zona desnuda de El Sol, pero al igual que en el caso de los oligoquetos estas no se consideraron ya que esta especie es capaz de tener un buen desarrollo en el intervalo obtenido para estas dos variables (Jónasson 1984, Hamburger *et al.* 2000, Raddum y Fjellheim 2002).

Clasificación y Ordenamiento Biológico

Luna

De acuerdo con el AC y al ACP (Figs. 31 y 32 respectivamente) se formaron dos grupos de acuerdo a la densidad de las dos especies presentes en este lago. El primer grupo está conformado por los meses en los que *L. hoffmeisteri* presentó sus densidades más elevadas (abril-junio, agosto, octubre, noviembre y marzo) y en el segundo grupo se encontraron los

meses con las menores (julio, septiembre, diciembre, enero y febrero). Tres meses (diciembre, enero y febrero) del último grupo se ubican en la temporada fría y de pH más ácido. Esto reafirma que la temperatura y el pH se cuentan entre los principales parámetros que afectan – directa o indirectamente– a los MIB en La Luna.

El Sol

Para el caso de la zona profunda de El Sol también se encontró en el AC y el ACP que los dos meses con la densidad menor de las especies dominantes se separaron del resto del grupo. Estos meses pertenecen a la temporada fría y de pH más bajo de acuerdo a la clasificación y ordenamiento ambiental realizado para esta zona. Al igual que para la zona profunda de La Luna, en esta zona se encuentra que la temperatura y el pH tienen un papel muy importante en la distribución temporal de los MIB.

De los dos grupos formados para la zona somera sin vegetación, algunos meses del primero (abril-agosto) tiene las densidades mayores de los oligoquetos dominantes comprendiendo los meses de la temporada cálida y de pH menos ácido. Sin embargo, diciembre se encuentra también en el grupo con densidades mayores debido a *L. variegatus* alcanza una densidad similar a la más baja de la temporada cálida, ya que esta especie puede tolerar ambientes fríos (Timm 1999, Dumnicka y Galas 2002). No obstante lo anterior, en general se aprecia que la variación temporal de los MIB está influenciada principalmente por las mismas dos variables mencionadas: temperatura y pH.

De los tres grupos generados en el ordenamiento biológico de la zona somera con vegetación, el grupo de octubre y noviembre se puede considerar como la transición entre los otros dos. El grupo de mayo-agosto, febrero y marzo tuvo las densidades más elevadas y el otro grupo (abril, septiembre, diciembre y enero) las densidades menores de los MIB. Al igual que en las otras estaciones, los meses con densidades menores se presentan con los meses donde la temperatura y el pH son más bajos.

Biomasa

El comportamiento temporal de la biomasa de los MIB siguió la misma tendencia que la densidad. La variación temporal de toda la macrofauna bentónica como la de cada una de las especies dominantes estuvo correlacionada con los mismos factores –ya descritos y discutidos– que intervienen en el comportamiento temporal de la densidad, por lo cual no es necesario repetirlos aquí.

De acuerdo con los análisis estadísticos efectuados anteriormente se acepta la última hipótesis nula la cual indica que “La variación temporal de la estructura de la comunidad de MIB en ambos lagos está regida por el cambio de las condiciones ambientales a través del tiempo”, ya que se encontró el menor número de especies y las menores densidades y biomásas (totales y por especies dominantes) se encontraron en los meses con una temperatura baja y un pH ácido.

CONCLUSIONES

- ≡ Los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna muestran ambientalmente dos épocas a lo largo del ciclo anual: estación fría de secas y estación cálida de lluvias, las cuales se diferencian principalmente por una menor temperatura y pH, así como mayor concentración de oxígeno disuelto y clorofila *a* del sedimento en la primera.
- ≡ Ambos lagos tuvieron una riqueza específica baja (El Sol 8, La Luna 2) en comparación a las encontradas en otros lagos de alta montaña tropicales y templados.
- ≡ La menor riqueza específica en La Luna muy probablemente esté asociada a su pH más ácido y quizá a que no posee fauna introducida.
- ≡ Se encontraron ocho especies de MIB de las cuales cuatro fueron oligoquetos (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus* y *Nais parvalis*), un bivalvo (*Pisidium casertanum*) y un hidrozooario (*Hydra vulgaris*), así como dos quironómidos (*Pagastia* sp. y *Tanytarsus* sp.).
- ≡ En El Sol se encontraron las ocho especies de MIB mientras que en La Luna solo estuvieron presentes *L. hoffmeisteri* y *Pagastia* sp.
- ≡ *L. variegatus* y *P. casertanum* fueron las especies dominantes tanto en la zona profunda como en la somera (con y sin vegetación) de El Sol. *T. tubifex* fue dominante en la zona profunda y en la somera desnuda de El Sol, mientras que *L. hoffmeisteri* fue dominante en las estaciones de la parte somera. En La Luna la especie dominante fue *L. hoffmeisteri*.
- ≡ La composición taxonómica así como el dominio en los lagos del nevado de Toluca fueron similares a las encontradas en otros lagos de alta montaña tanto tropicales como templados.
- ≡ Tanto la densidad como la biomasa de La Luna y El Sol fueron similares a las reportadas para otros lagos de alta montaña de zonas tropicales y templadas.

- ⇒ Ni la densidad total ni la biomasa total de los MIB presentaron una diferencia estadísticamente significativa entre las estaciones profundas de ambos lagos (La Luna 7955 ± 7349 org m^{-2} y 50.44 ± 54.33 mgC m^{-2} , El Sol 5526 ± 3807 org m^{-2} y 39.5 ± 26.09 mgC m^{-2}). Sin embargo, se encontró una diferencia significativa entre el número de especies (El Sol 8, La Luna 2).
- ⇒ Se presentó una diferencia significativa en densidad y biomasa total de los MIB entre la zona profunda y la somera de El Sol. Sin embargo, no se encontró una diferencia significativa entre el número de especies.
- ⇒ La presencia de vegetación en el sustrato de la zona somera no ofrece mejores condiciones de vida como para permitir incrementar la riqueza específica, densidad y biomasa de los MIB (Sol3 38249 ± 33077 org m^{-2} y 268.87 ± 232.13 mgC m^{-2} , Sol3v 25245 org m^{-2} y 185 ± 159.58 mgC m^{-2}).
- ⇒ La densidad y la biomasa de los MIB no presentaron un patrón en la variación temporal. Sin embargo, si existe una correlación estadísticamente significativa de la temperatura y el pH principalmente con la densidad y biomasa de los MIB. Los menores valores se presentan en la época fría de secas, cuando la temperatura y el pH son más bajos.
- ⇒ Tanto en El Sol como en La Luna no se encontró una sucesión de especies a lo largo del ciclo de muestreo.

LITERATURA CITADA

(Limnology and Oceanography)

- Alcocer J., L.A. Oseguera, E. Escobar, L. Peralta y A. Lugo. 2004. Phytoplankton biomass and water chemistry in two high mountain, tropical lakes in Central Mexico. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. En prensa.
- APHA, AWWA y WPCF. 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association.
- Arar E.J. y G.B. Collins 1997. In vitro determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and freshwater algae by fluorescence (445.0), U. S. Environmental Protection Agency.
- Armienta M.A., S. de la Cruz-Reina y J.L. Macías. 2000. Chemical characteristics of the crater lakes of Popocatepetl, El Chichon and Nevado de Toluca volcanoes. *Journal of Volcanology Geothermic Research* 97: 105-125.
- Arriaga L., V. Aguilar, J. Alcocer, R. Jiménez, E. Muñoz y E. Vázquez (coords.). 1998. Regiones hidrológicas prioritarias: fichas técnicas y mapa (escala 1:4,000,000). CONABIO, México: 142 pp. + 1mapa.
- Banderas A., R. González-Villela y G. de la Lanza. 1991. Limnological aspects of a high mountain lake in Mexico. *Hydrobiologia* 224: 1-10.
- Barberi A., M. Veronesi, M. Simona, S. Malusardi y V. Straskrabová. 1999. Limnological survey in eight high mountain lakes located in Lago Maggiore. *Journal of Limnology* 58: 179-192.
- Barberi A., R. Mosello y M. Simona. 2001. Chemical and biological features of a high altitude lake in the Southern Alps (Laghetto Inferiore, Switzerland). *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 6: 49-61.

- Beach M.J. y D. Pascoe 1998. The role of *Hydra vulgaris* (Pallas) in assessing the toxicity of freshwater pollutants. *Water Research* 32: 101-106.
- Berg M.B. y R.A. Hellenthal. 1991. Secondary production of Chironomidae (Diptera) in a north temperate stream. *Freshwater Biology* 25: 497-505.
- Bretschko 1975. Annual benthic biomass distribution in a high-mountain lake (Vorderer Finstertaler See, Tyrol, Austria). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 19: 1279-1285.
- Brinkhurst R.O. 1964. Observations on the biology of the Tubificidae (Oligochaeta). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 15: 855-863.
- Brinkhurst R.O. 1974. *The benthos of lakes*. Clowes and Sons.
- Brinkhurst R.O. y R.M. Marchese. 1992. Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica, 2a ed. Asociación Ciencias Naturales del Litoral.
- Burgis M.J. y P. Morris. 1987. *The natural history of lakes*. Cambridge University Press.
- Caballero M.M. 1996. The diatom flora of two acid lakes in central Mexico. *Diatom Research* 11: 227-240.
- Carlisle D.M. y C.P. Hawkins. 1998. Relationships between invertebrate assemblage structure, two trout species, and habitat structure in Utah mountain lakes. *Journal of the North American Benthological Society* 274: 17-28.
- Casellato S. y F. Caneva. 1994. Composition and distribution of bottom oligochaete fauna of north Italian eutrophic lake (Lake Ledro). *Hydrobiologia* 278: 87-92.
- Catalan L.C., E. García, E. Ballesteros y M. Felip. 1994. Nitrogen in the Pyrenean lakes (Spain). *Hydrobiologia* 274: 17-28.
- Cavalli L., R. Chappaz y A. Gilles. 1998. Diet of arctic char (*Salvelinus alpinus* (L)) and brown trout (*Salmo trutta* (L)) in sympatry in two alpine lake. *Hydrobiologia* 386: 9-17.

- Clow D.W., R.G. Striegl, L. Nanus, M.A. Mast, D.H. Campbell y D.P. Krabbenhoft. 2002. Chemistry of selected high-elevation lakes in seven national parks in the western United States. *Water, Air and Soil Pollution. Focus 2*: 139-164.
- Colburd E.A. 1988. Factors influencing species diversity in saline water of Death Valley, USA. *Hydrobiologia* 158: 215-226.
- Daniel W.W. 2002. *Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Limusa.
- Dumnicka E. y J. Galas. 2002. Factors affecting the distribution of oligochaeta in small high mountain ponds (Tatra Mts, Poland). *Archiv fur Hydrobiologie* 156: 121-133.
- Edmondson W.T. 1959. *Fresh-Water biology*. Wiley.
- Gauch H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press.
- García A. 1988. *Generalidades de análisis de cúmulos y de análisis de componentes principales*. Instituto de Geografía, UNAM.
- García E. 1988. *Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen (Para adaptarlo a las condiciones climatológicas de la República Mexicana)*. E. García.
- Elliott J.M. 1983. *Statistical analysis of sample of benthic invertebrates*. The Freshwater Biological Association
- Flory E.A. y A.M. Milner. 2000. Macroinvertebrates community succession in Wolf Point Creek, Glacier Bay National Park, Alaska. *Freshwater Biology* 44: 465-480.
- Folk R.L. 1969. *Petrología de rocas sedimentarias*. UNAM.
- Fott J., M. Blažo, E. Stuchlík y O. Strunecký. 1999. Phytoplankton in three Tatra mountain lakes of different acidification status. *Journal of Limnology* 58: 107-116.
- García A. 1988. *Generalidades de análisis de cúmulos y de análisis de componentes principales*. Instituto de Geografía, UNAM.
- García E. 1988. *Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen (Para adaptarlo a las condiciones climatológicas de la República Mexicana)*. E. García.

- Gauch H.G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press.
- Grigelis A. 1984. Ecology and importance of oligochaeta in biocenosis of zoobenthos in lakes of the National Park of the Lithuanian SSR. *Hydrobiologia* 115: 211-214.
- Grimm L.G. y P.R. Yarnold. 1995. Reading and understanding multivariate statistics, 4 ed. American Psychological Association.
- Gunckel S.L., A.L. Hemmingsen y J.L. Li. 2002. Effect of bull trout and brook trout interactions of foraging habitat, feeding behavior and growth. *Transactions of the American Fisheries Society* 131: 1119-1130.
- Hall S.R. y E.L. Mills. 2000. Exotic species in large lakes of the world. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 3: 105-135.
- Halvorsen G.A., J.H. Heneberry y E.D. Snucins. 2001. Sublittoral chironomids as indicators of acidity (Diptera: Chironomidae). *Water, Air and Soil Pollution* 130: 1385-1390.
- Hamburger K., P.C. Dall, C. Lindegaard y I.B. Nilson. 2000. Survival and energy metabolism in an oxygen deficient environment. field and laboratory studies on the bottom fauna from the profundal zone of Lake Esrom, Denmark. *Hydrobiologia* 432: 173-188.
- Hamill S.E., S.U. Qadri y G.L. Mackie. 1979. Production and turnover ratio of *Pisidium casertanum* (Pelecypoda: Sphaeriidae) in the Ottawa River near Ottawa-Hull, Canada. *Hydrobiologia* 62: 225-230.
- Hider B., M. Gabaehler, B. Steiner, K. Hanselmann y H.R. Presig. 1999. Seasonal dynamics and phytoplankton diversity in high mountain lakes (Jöri Lake, Swiss Alps). *Journal of Limnology* 58: 152-161.
- Hiltunen J.K. y D.J. Klemm. 1980. A guide to the Naididae (Annelida: Clitellata: Oligochata) of North America. U.S. Environmental Protection Agency.
- Hutchinson G.E. 1975. A treatise on limnology. Wiley.

- Ivanov V.K. 2000. Characteristics of the predator-prey interactions and the horizontal distribution of macrozoobenthos in small lakes of different types. *Russian Journal of Ecology* 31: 393-398.
- Jeffers J.N.R. 1978. An introduction to systems analysis: with ecological applications. Edward Arnold.
- Johnson D.M., T.H. Martin, P.H. Crowley y L.B. Crowder. 1996. Link strength in lake littoral food webs: net effects of small sunfish in larval dragonflies. *Journal of the North American Benthological Society* 15: 271-288.
- Jönsson P.M. 1984. Oxygen demand and long term changes of profundal zoobenthos. *Hydrobiologia* 115: 121-126.
- Juget J. y M. Lafont. 1994. Distribution of Oligochaeta in some lakes and pools of Bolivia. *Hydrobiologia* 278: 125-127.
- Kennedy C.R. 1965. The distribution and habitat of *Limnodrilus* Claparède (Oligochaeta: Tubificidae). *Oikos* 16: 26-38.
- Kennedy C.R. 1966. The life history of *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. (Oligochaeta: Tubificidae) and its adaptive significance. *Oikos* 17: 158-168.
- Kernan M., M. Hughes y C. Helliwell. 2002. Chemical variation and catchment characteristics in high altitude lochs in Scotland, U.K. *Water, Air and Soil Pollution. Focus* 2: 61-73.
- Kinzie III R.A., A.T. Banaszak y M.P. Lesser. 1998. Effects of ultraviolet radiation on primary productivity in a high tropical lakes. *Hydrobiologia* 385: 23-32.
- Kobuszewski D.M. y S.A. Perry. 1994. Secondary production of *Rhycophila minor*, *Ameletus* sp. and *Isonychia bicolor* from streams of low and circumneutral pH in the Appalachian Mountain of the West Virginia. *Hydrobiologia* 273: 163-169.
- Kornijów R. 1988. Distribution of the zoobenthos in littoral of two lakes differing in trophy. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 35: 185-195.

- Ladle M. 1971. The biology of Oligochaeta from Dorset chalk streams. *Freshwater Biology* 1: 83-97.
- Lafont M. 1984. Oligochaete communities as biological descriptors of pollution in the fine sediments of rivers. *Hydrobiologia* 115: 127-129.
- Lafont M. 1987. Production of Tubificidae in the littoral zone of Lake Léman near Thonon-les-Bains: A methodological approach. *Hydrobiologia* 155: 179-187.
- Lang C. 1984. Eutrophication of Lakes Léman and Neuchâtel (Switzerland) indicated by oligochaete communities. *Hydrobiologia* 115: 131-138.
- Larsen J, H.J.B. Birks, G.G. Raddum y A. Fjellheim. 1996. Quantitative relationships of invertebrates to pH in Norwegian river systems. *Hydrobiologia* 328: 57-74.
- Learner M.A., G. Lochhead y B.D. Hughes. 1978. A review of biology of British Naididae (Oligochaeta) with emphasis on the lotic environment. *Freshwater Biology* 8: 357-375.
- Leppänen M.T. y J.V.K. Kukkonen. 1998. Factors affecting feeding rate, reproduction and growth of an oligochaete *Lumbriculus variegatus* (Müller). *Hydrobiologia* 377: 183-194.
- Lerman A., D.I. Imboden y J.R. Gat. 1995. *Physics and chemistry of lakes*, Second ed. Springer.
- Lestochová E. 1994. Influence of small river conditions on the abundance of Tubificidae. *Hydrobiologia* 278: 129-131.
- Lewis W.M.Jr. 1983. A revised classification on lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1779-1787.
- Lewis W.M. Jr. 1987. Tropical limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 159-184.
- Lewis W.M. Jr. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference, p. 43-64. *In* [eds.], Schiemer F. y K. Boland. *Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing.
- Lind O.T. 1979. *Handbook of common methods in limnology*. The C. V. Mosby Co.

- Lopez G.R. y I.J. Holopainen 1987. Interstitial suspension-feeding by *Pisidium* spp. (Pisidiidae: Bivalva): A new guild in the lentic benthos? *American Malacological Bulletin* 5: 21-30.
- Löffler H. 1964. The limnology of tropical high-mountains lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 15: 176-193.
- Löffler H. 1972. Contribution to the limnology of high mountain lakes in Central America. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 57: 397-408.
- Machetto A., R. Mosello, R. Psenner, G. Bendetta, A. Boggero, D. Tait y G.A. Tartari 1995. Factors affecting water chemistry of alpine lakes. *Aquatic Sciences* 57: 81-89.
- Marchetto A., A. Barbieri, R. Mosello y G.A. Tartari. 1994. Acidification and weathering processes in high mountain lakes in Southern Alps. *Hydrobiologia* 274: 75-82.
- Margalef R. 1983. *Limnología*. Omega.
- Martin P., B. Goddeeris y K. Martens. 1994. Depth distribution of oligochaetes in Lake Baikal (Siberia-Russia). *Hydrobiologia* 278: 151-156.
- Mason W.T.Jr. 1973. *An introduction to the identification of chironomid larvae*. U. S. Environmental Protection Agency.
- Matthews K.R. y R.A. Knapp 1999. A study of high mountain lake fish stocking effects in U.S. Sierra Nevada Wilderness. *International Journal of Wilderness* 5: 24-26.
- Mez K., K. Hanselmann y H.R. Preisig. 1988. Environmental conditions in high mountain lakes containing toxic benthic cyanobacteria. *Hydrobiologia* 368: 1-15.
- Milbrink G., T. Timm y S. Lundberg. 2002. Indicative profundal Oligochaete assemblages in selected small Swedish lakes. *Hydrobiologia* 468: 53-61.
- Modenutti B.E., E.G. Balseiro, C.P. Queimalinos, D.A.A. Suarez, M.C. Dieguez y R.J. Albarino. 1998. Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 3: 179-186.

- Mosello R., A. Lami, A. Marchetto, M. Rogora, B. Wathne, L. Lien, J. Catalan, L. Camarero, M. Ventura, R. Psenner, K. Koinig, H. Thies, S. Sommaruga-Wögrath, U. Nickus, D. Tait, B. Thaler, A. Barbieri y R. Harriman. 2002. Trends in the water chemistry of high altitude lakes in Europe. *Water, Air and Soil Pollution. Focus 2*: 75-89.
- Nauwerck A. 1994. A survey on water chemistry and plankton in high mountain lakes in Northern Swedish Lapland. *Hydrobiologia* 274: 91-100.
- Newrka P. y N. Wijegoonawardana. 1987. Vertical distribution and abundance of benthic invertebrates in profundal sediments of Mondsee, with special reference to oligochaetes. *Hydrobiologia* 155: 227-234.
- Payne A.I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*, 1 ed. Wiley.
- Pennak W.R. 1978. *Fresh-water invertebrates of the United State*. Wiley.
- Persson G. y M. Appelberg. 2001. Evidence of lower productivity in long term limed lakes as compared to unlimed lakes of similar pH. *Water, Air and Soil Pollution* 130: 1769-1774.
- Petridis D. y A. Sinis. 1997. The benthic fauna of Lake Mihri Prespa. *Hydrobiologia* 351: 95-105.
- Probst L. 1987. Sublittoral and profundal Oligochaeta fauna of the lake Constance (Bodensee-Obersee). *Hydrobiologia* 155: 277-282.
- Raddum G.G. y A. Fjellheim. 2002. Species composition of freshwater invertebrates in relation to chemical and physical factors in high mountains in southwestern Norway. *Water, Air and Soil Pollution. Focus 2*: 311-328.
- Rhode S.C., M. Pawlowski y R. Tollrian. 2001. The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of the zooplankton of genus *Daphnia*. *Nature* 412: 69-72.
- Rieraðevall M. y N. Prat. 1991. Benthic fauna of Banyoles Lake (NE Spain). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 24: 1020-1023.

- Rieraðevall M. y M. Real 1994. On the distribution patterns and population dynamics of sublittoral and profundal oligochaeta fauna from Lake Banyoles (Catalonia, NE Spain). *Hydrobiologia* 278: 139-149.
- Rieraðevall M., N. Bonada y N. Prat. 1999. Substrate and depth preferences of macroinvertebrates along a transect in a Pyrenean high mountain lake (Lake Redó, NE Spain). *Limnetica* 17: 127-134.
- Rieraðevall M., N. Bonada y N. Prat. 2000. Recent and past zoobenthic communities in high mountain Lake Redó (Pyrenees, Spain). A MOLAR project study. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 27: 500-500.
- Rzedowski J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa.
- Sarma S.S.S., M. Elías-Gutiérrez y C. Serranía. 1996. Rotifers from high -lakes at Nevado de Toluca Volcano. *Hidrobiológica* 6: 33-38.
- Schindler D.W., K.M. Mills, D.F. Malley, D.L. Findlay, J.A. Shearer, I.J. Davies, M.A. Turner, G.A. Lindsey y D.R. Cruikshank. 1985. Long-term ecosystem stress: the effects of years of experimental acidification on a small lake. *Science* 228: 1395-1401.
- Schindler D.W. 1987. Detecting ecosystem responses to anthropogenic stress. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 6-25.
- Sheteinman B., Y. Kamenir, y M. Gophen. 1999. Effect of hydrodynamic factors on benthic communities in Lake Kinneret. *Hydrobiologia* 408/409: 211-216.
- Sickman J.O., J.M. Melack y D.W Clow. 2003. Evidence for nutrient enrichment of high-elevation lakes in the Sierra Nevada, California. *Limnology and Oceanography* 48: 1885-1892.
- Simcic T. y A. Branceli. 2002. Intensity of mineralization processes in mountain lakes in NW Slovenia. *Aquatic Ecology* 36: 345-354.

- Simon K.S. y C.R. Townsend. 2003. Impacts of freshwater invaders of different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* 48: 982-994.
- Slepukhina T.D. 1996. The effect of water movement on the distribution of oligochaeta in lakes. *Hydrobiologia* 334: 85-88.
- Sommaruga 2001. The role of solar UV radiation in the ecology lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 62: 35-42.
- Spatz C. 2001. Basic statistics. Wadsworth Thomson Learning.
- Steinitz-Kannan M., P.A. Colinvaux y R. Kannan. 1983. Limnological studies in Ecuador: 1. Survey of chemical and physical properties of Ecuador lakes. *Archiv fuer Hydrobiologie* 1: 61-105.
- Stimpson K.S., D.J. Klemm y J.K. Hiltunen. 1982. A guide to the freshwater Tubificidae (Annelida: Clitella: Oligochaeta) of North America. U. S. Environmental Protection Agency.
- The MOLAR Water Chemistry Group. 1999. The MOLAR Project: Atmospheric deposition and lake water chemistry. *Journal of Limnology* 58: 88-106.
- Thomasson K. 1956. Reflection on Arctic and Alpine lakes. *Oikos* 7: 117-143.
- Throp J.H. y A.P. Covich. 1991. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press.
- Timm T. 1999. Distribution of freshwater oligochaetes in the west and east coastal regions of the North Pacific Ocean. *Hydrobiologia* 406: 67-81.
- Verdonschot P.F.M., M. Smies y A.B.J. Sepers 1982. The distribution of aquatic oligochaetes in brackish inland waters in the SW Netherlands. *Hydrobiologia* 89: 29-38.
- Vinebrook R.D. y P.R. Leavitt. 1999. Differential responses of littoral communities to ultraviolet radiation in an alpine lake. *Ecology* 80: 223-237.

- Vranovský M., I. Krno, F. Sporka y J. Tomajka. 1994. The effect of anthropogenic acidification on the hydrofauna of the lakes of the West Tatra Mountain (Slovakia). *Hydrobiologia* 274: 163-170.
- Wagner B. 1987. Population dynamics of oligochaetes in a high mountain lake. *Hydrobiologia* 155: 191.
- Weatherhead M.A. y M.R. James. 2001. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia* 462: 115-129.
- Weber C.I. 1973. Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface water and effluents. U. S. Environmental Protection Agency.
- Wetzel R.G. y G.E. Likens. 1979. *Limnological Analysis*. W.B. Saunders.
- Wetzel R.G. 1981. *Limnology*. Saunders.
- Wiederholm T. 1983. Chironomidae of Holartic Region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae, Supplement No. 19 ed. Borgströms trickery.
- Wille A., B. Sonntag, B. Sattler y R. Psenner 1999. Abundance, biomass, and size-structure of the microbial assemblage in the high mountain lake Gossenköllesee (Tyrol, Austria) during the ice-free period. *Journal of Limnology* 58: 117-126.
- Williams W.D., A.J. Boulton y R.G. Taffe 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 158: 29-68.
- Williams W.D. 1996. The largest, highest and lowest lakes of the world: saline lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 26: 61-79.

ANEXOS

Anexo 1. Porcentaje de Varianza y Eigenvalores del ACP los parámetros ambientales de la zona profunda del lago La Luna, Edo. de México.

<i>Componente</i>	<i>Varianza (%)</i>	<i>% Acumulativo</i>
<i>1</i>	99.43742	99.43742
<i>2</i>	0.44878	99.88620
<i>3</i>	0.06682	99.95302
<i>4</i>	0.03085	99.98387
<i>5</i>	0.00925	99.99312
<i>6</i>	0.00687	99.99999
<i>7</i>	0.00001	100.0000
<i>8</i>	0.00000	100.0000
<i>9</i>	0.00000	100.0000
<i>10</i>	0.00000	100.0000
<i>11</i>	0.00000	100.0000
<i>12</i>	0.00000	100.0000

Anexo 2. Peso de las variables fisicoquímicas de los tres primeros componentes ACP de los parámetros ambientales de la zona profunda del lago La Luna, Edo. de México.

<i>Parámetro</i>	<i>Componente 1</i>	<i>Componente 2</i>	<i>Componente 3</i>
<i>Temperatura</i>	-1.36715	-0.0421335	-0.12892
<i>PH</i>	-1.89366	0.137167	-0.0523276
<i>O.D.</i>	7.67202	0.0602648	0.0042891
<i>Conductividad</i>	-0.66441	0.072483	0.0190864
<i>Textura</i>	-1.6934	0.110836	-0.0424825
<i>Materia Orgánica</i>	-0.064922	-0.505181	0.0430268
<i>Clof. a del Sed.</i>	-1.99245	0.166563	0.157327

Anexo 3. Porcentaje de Varianza y Eigenvalores del ACP los parámetros ambientales de la zona profunda del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Componente</i>	<i>Varianza (%)</i>	<i>% Acumulativo</i>
<i>1</i>	98.89754	98.89754
<i>2</i>	0.94686	99.84441
<i>3</i>	0.10504	99.94945
<i>4</i>	0.02878	99.97823
<i>5</i>	0.01994	99.99817
<i>6</i>	0.00178	99.99995
<i>7</i>	0.00005	100.0000
<i>8</i>	0.00000	100.0000
<i>9</i>	0.00000	100.0000
<i>10</i>	0.00000	100.0000
<i>11</i>	0.00000	100.0000
<i>12</i>	0.00000	100.0000

Anexo 4. Peso de las variables fisicoquímicas de los tres primeros componentes ACP los parámetros ambientales de la zona profunda del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Parámetro</i>	<i>Componente 1</i>	<i>Componente 2</i>	<i>Componente 3</i>
<i>Temperatura</i>	-1.42396	-0.239397	-0.0832118
<i>PH</i>	-1.87044	-0.0459027	-0.0853254
<i>O.D.</i>	7.71793	0.0230596	-0.0053398
<i>Conductividad</i>	-0.373259	-0.09738	-0.0316276
<i>Textura</i>	-1.75341	-0.345845	-0.0424825
<i>Materia Orgánica</i>	-0.78821	-0.362944	0.218765
<i>Clof. a del Sed.</i>	-1.50865	0.699550	0.0725489

Anexo 5. Porcentaje de Varianza del ACP los parámetros ambientales de la zona somera desnuda del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Componente</i>	<i>Varianza (%)</i>	<i>% Acumulativo</i>
<i>1</i>	99.71323	99.71323
<i>2</i>	0.15398	99.86720
<i>3</i>	0.08910	99.95630
<i>4</i>	0.02769	99.98399
<i>5</i>	0.01445	99.99844
<i>6</i>	0.00154	99.99998
<i>7</i>	0.00002	100.0000
<i>8</i>	0.00000	100.0000
<i>9</i>	0.00000	100.0000
<i>10</i>	0.00000	100.0000
<i>11</i>	0.00000	100.0000
<i>12</i>	0.00000	100.0000

Anexo 6. Peso de las variables fisicoquímicas de los tres primeros componentes ACP los parámetros ambientales de la zona somera desnuda del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Parámetro</i>	<i>Componente 1</i>	<i>Componente 2</i>	<i>Componente 3</i>
<i>Temperatura</i>	-0.872737	-0.274228	-0.060175
<i>PH</i>	-1.42697	-0.0148586	0.0106045
<i>O.D.</i>	7.72448	0.00693793	-0.00185871
<i>Conductividad</i>	-0.143668	0.0528651	0.0117022
<i>Textura</i>	-1.78179	-0.0180207	0.0867343
<i>Materia Orgánica</i>	-0.81795	0.0943139	0.137792
<i>Clof. a del Sed.</i>	-1.68136	0.15299	-0.184799

Anexo 7. Porcentaje de Varianza del ACP los parámetros ambientales de la zona somera con vegetación del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Componente</i>	<i>Varianza (%)</i>	<i>% Acumulativo</i>
<i>1</i>	97.13557	97.13557
<i>2</i>	2.61281	99.74838
<i>3</i>	0.20444	99.95281
<i>4</i>	0.02564	99.97845
<i>5</i>	0.01435	99.99280
<i>6</i>	0.00504	99.99784
<i>7</i>	0.00216	99.99999
<i>8</i>	0.00001	100.0000
<i>9</i>	0.00000	100.0000
<i>10</i>	0.00000	100.0000
<i>11</i>	0.00000	100.0000
<i>12</i>	0.00000	100.0000

Anexo 8. Peso de las variables fisicoquímicas de los tres primeros componentes ACP los parámetros ambientales de la zona somera con vegetación del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Parámetro</i>	<i>Componente 1</i>	<i>Componente 2</i>	<i>Componente 3</i>
<i>Temperatura</i>	-1.32978	0.0125744	-0.285498
<i>PH</i>	-1.87548	-0.107037	-0.0660356
<i>O.D.</i>	7.33322	-0.639499	-0.00473226
<i>Conductividad</i>	-0.587309	-0.130982	0.0318585
<i>Textura</i>	-2.19563	-0.157664	0.0103622
<i>Materia Orgánica</i>	-2.23066	-0.0978805	-0.0147452
<i>Clof. a del Sed.</i>	-2.00602	-0.181207	0.289222
<i>Cobertura Veg.</i>	2.89165	1.30136	0.0395592

Anexo 9. Porcentaje de Varianza del ACP los parámetros biológicos de la zona profunda del lago La Luna, Edo. de México.

<i>Componente</i>	<i>Varianza (%)</i>	<i>% Acumulativo</i>
<i>1</i>	99.99990	99.99990
<i>2</i>	0.00010	100.0000
<i>3</i>	0.00000	100.0000
<i>4</i>	0.00000	100.0000
<i>5</i>	0.00000	100.0000
<i>6</i>	0.00000	100.0000
<i>7</i>	0.00000	100.0000
<i>8</i>	0.00000	100.0000
<i>9</i>	0.00000	100.0000
<i>10</i>	0.00000	100.0000
<i>11</i>	0.00000	100.0000
<i>12</i>	0.00000	100.0000

Anexo 10. Peso de las variables fisicoquímicas de los tres primeros componentes ACP los parámetros biológicos de la zona profunda del lago La Luna, Edo. de México.

<i>Parámetro</i>	<i>Componente 1</i>	<i>Componente 2</i>	<i>Componente 3</i>
<i>L. hoffmeisteri</i>	2.24407	-0.126377	-0.188217
<i>Pagastia sp.</i>	-2.24407	0.126377	0.188217

Anexo 11. Porcentaje de Varianza del ACP los parámetros biológicos de la zona profunda del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Componente</i>	<i>Varianza (%)</i>	<i>% Acumulativo</i>
<i>1</i>	90.05576	90.05576
<i>2</i>	6.89800	96.95376
<i>3</i>	1.68683	98.64059
<i>4</i>	0.89012	99.53071
<i>5</i>	0.25110	99.781811
<i>6</i>	0.21818	100.0000
<i>7</i>	0.00000	100.0000
<i>8</i>	0.00000	100.0000
<i>9</i>	0.00000	100.0000
<i>10</i>	0.00000	100.0000
<i>11</i>	0.00000	100.0000
<i>12</i>	0.00000	100.0000

Anexo 12. Peso de las variables fisicoquímicas de los tres primeros componentes ACP los parámetros biológicos de la zona profunda del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Parámetro</i>	<i>Componente 1</i>	<i>Componente 2</i>	<i>Componente 3</i>
<i>T. tubifex</i>	4.56696	-0.495365	0.497705
<i>L. variegatus</i>	30.00524	-1.12797	-0.382485
<i>P. casertanum</i>	2.34765	2.39588	-0.133616
<i>L. hoffmeisteri</i>	-1.77998	-0.153478	0.783199
<i>Pagastia sp.</i>	-3.1645	-0.108922	-0.43254
<i>H. vulgaris</i>	-2.38709	-0.348377	-0.298426
<i>N. pardalis</i>	-2.58829	-0.161764	-0.0338366

Anexo 13. Porcentaje de Varianza y Eigenvalores del ACP los parámetros biológicos de la zona somera desnuda del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Componente</i>	<i>Varianza (%)</i>	<i>% Acumulativo</i>
<i>1</i>	77.17387	77.17387
<i>2</i>	15.80293	92.97680
<i>3</i>	3.63555	96.61235
<i>4</i>	2.47765	99.09000
<i>5</i>	0.91000	100.000
<i>6</i>	0.00000	100.0000
<i>7</i>	0.00000	100.0000
<i>8</i>	0.00000	100.0000
<i>9</i>	0.00000	100.0000
<i>10</i>	0.00000	100.0000
<i>11</i>	0.00000	100.0000
<i>12</i>	0.00000	100.0000

Anexo 14. Peso de las variables fisicoquímicas de los tres primeros componentes ACP los parámetros biológicos de la zona somera desnuda del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Parámetro</i>	<i>Componente 1</i>	<i>Componente 2</i>	<i>Componente 3</i>
<i>T. tubifex</i>	0.564763	-1.95182	-0.906602
<i>L. variegatus</i>	2.32894	1.09921	0.510648
<i>P. casertanum</i>	2.24647	-0.882169	1.13241
<i>L. hoffmeisteri</i>	2.30953	1.39714	-0.477158
<i>Pagastia sp.</i>	-4.04665	-0.783175	0.255394
<i>N. pardalis</i>	-3.40305	-.12082	-0.514689

Anexo 15. Porcentaje de Varianza y Eigenvalores del ACP los parámetros biológicos de la zona somera con vegetación del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Componente</i>	<i>Varianza (%)</i>	<i>% Acumulativo</i>
<i>1</i>	81.78157	81.78157
<i>2</i>	7.63767	89.41924
<i>3</i>	5.17632	94.59556
<i>4</i>	3.88636	98.48191
<i>5</i>	1.16639	99.64830
<i>6</i>	0.31273	99.96103
<i>7</i>	0.03897	100.0000
<i>8</i>	0.00000	100.0000
<i>9</i>	0.00000	100.0000
<i>10</i>	0.00000	100.0000
<i>11</i>	0.00000	100.0000
<i>12</i>	0.00000	100.0000

Anexo 16. Peso de las variables fisicoquímicas de los tres primeros componentes ACP los parámetros biológicos de la zona somera con vegetación del lago El Sol, Edo. de México.

<i>Parámetro</i>	<i>Componente 1</i>	<i>Componente 2</i>	<i>Componente 3</i>
<i>T. tubifex</i>	-2.29739	0.863022	-0.5600067
<i>L. variegatus</i>	3.82964	-0.361396	0.62845
<i>P. casertanum</i>	3.06774	-0.43277	-1.62353
<i>L. hoffmeisteri</i>	3.57944	-0.298086	0.893573
<i>Pagastia sp.</i>	-1.68528	-1.58075	-0.0304736
<i>H. vulgaris</i>	-.328706	0.231813	0.164406
<i>N. pardalis</i>	0.0873256	1.76878	0.230529
<i>Tanytarsus sp.</i>	-3.29442	-0.19612	0.297116