



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



**DINÁMICA Y ESTRUCTURA DEL ZOOPLANCTON DE DOS LAGOS DE ALTA MONTAÑA,
MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MAESTRÍA EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(LIMNOLOGÍA)

P R E S E N T A:

NOHEMI DIMAS FLORES

DIRECTOR: DR. JAVIER ALCOCER DURAND

COMITÉ TUTORAL

DR. JORGE CIROS PÉREZ

DR. MANUEL ELÍAS GUTIÉRREZ

DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ

DR. SRI SUBRAHMANYA SINGARAJU SARMA

MÉXICO 2005



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por la Dirección General de Asuntos del personal Académico de la UNAM proyecto IN209301 y la FES Iztacala a través del proyecto PAPCA Programa 2002.

Agradezco a la Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna (Gobierno del Estado de México) por permitirnos realizar los muestreos en el Parque Nacional Nevado de Toluca.

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a las siguientes instituciones por las becas otorgadas, ya que sin su apoyo no hubiera sido posible el desarrollo y buen fin de este trabajo. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología quien me financió durante el periodo de estudio y al Consejo Mexiquense en Ciencia y Tecnología durante el termino del mismo. A la Dirección General de Estudios de Posgrado, por su apoyo durante mi estancia académica en la Universidad de Granada.

Quiero agradecer muy particularmente a mi director, el Dr. Javier Alcocer, por su apoyo y orientación durante este largo camino, por facilitarme siempre lo necesario y por permitirme desarrollar mis ideas, gracias por tu infinita paciencia y amistad.

Al Dr. Jorge Ciro, quien dedicó tiempo valioso en la identificación taxonómica de las especies del trabajo, por la revisión exhaustiva de esta tesis, por regalarme valiosos consejos y responder en todo momento a mis dudas y por el soporte que ha brindado a mi educación, gracias por tus enseñanzas y amistad.

A los Drs. Manuel Elías, Luis Zambrano y S.S.S. Sarma, miembros de mi comité tutorial y al Dr. Rafael Morales de la Universidad de Granada, por la revisión de esta tesis, y por sus valiosos comentarios.

A los Maestros Luis A. Oseguera y Laura Peralta quienes colectaron las muestras y me brindaron su amistad y enriquecieron este trabajo con sus atinados comentarios, gracias por soportarme. A los Maestros Citlali Díaz, José Antonio Salas, por su ayuda en los muestreos. Al Dr Alfonso Lugo, por sus comentarios y literatura prestada.

Finalmente agradezco a todos esos seres incondicionales que impulsan mi vida y me acompañan en este camino, mis padres Juana y Miguel, mis hermanas Raquel y Adriana, mis amores Ollín, Milena y Aleta y mis amigos, gracias por un constante crecer, Penélope, Fabricio, Georgina, Ivan, Cesar, Raziél, Alfonso, Cynthia.

Índice General	pp.
ÍNDICE DE FIGURAS	I
ÍNDICE DE TABLAS	II
RESUMEN	III
INTRODUCCIÓN	1
• Zooplancton de los lagos de alta montaña	2
• El zooplancton de los lagos de alta montaña en México	3
• Trabajos limnológicos en el Nevado de Toluca	5
JUSTIFICACIÓN	9
OBJETIVO GENERAL	9
• Objetivos Particulares	9
MÉTODOS	10
ÁREA DE ESTUDIO	13
• Hidrología	14
• Clima	14
• Geología	14
• Suelos	14
• Vegetación terrestre	15
• Uso	15
RESULTADOS	16
• Componentes zooplanctónicos de los lagos El Sol y La Luna	16
• Riqueza taxonómica	16
• Variación temporal y vertical de la riqueza taxonómica	19
• Densidad	19
• Variación vertical de la densidad del zooplancton	19
• Variación vertical y temporal de la densidad por grupo	19
• Variación de la densidad de los principales taxa	20
• Biomasa	22
• Variación vertical de la biomasa del zooplancton	23
• Variación vertical y temporal de la biomasa por grupo	23
• Variación de la Biomasa de los principales taxa	24
• Diversidad y equitatividad	25
• Variación vertical y temporal de la diversidad y equitatividad	25
• Análisis bidimensional de frecuencia y abundancia	25
• Sucesión	26
• Asociación de especies	27
DISCUSIÓN	36

• Componentes zooplanctónicos de los lagos El Sol y La Luna	36
• Especies comunes con otros lagos de alta montaña	40
• Riqueza taxonómica	41
• Densidad	42
• Variación vertical de la densidad del zooplancton	43
• Variación vertical de la densidad por grupo	44
• Variación temporal de la densidad por grupo	44
• Variación de la densidad de los principales taxa	45
• Biomasa	47
• Diversidad y equitatividad	48
• Variación vertical y temporal de la diversidad y equitatividad	48
• Análisis bidimensional de frecuencia y abundancia	49
• Sucesión	49
• Asociación de especies	49
CONCLUSIONES	51
REFERENCIAS	54
ANEXOS	61

RESUMEN

A pesar del gran interés que generan los lagos de alta montaña en la región tropical, la información que se tiene sobre la estructura y dinámica del zooplancton aún es escasa y fragmentada. Por lo anterior, el objetivo general de este estudio fue caracterizar la estructura y la dinámica de las poblaciones de zooplancton en dos lagos de alta montaña mexicanos: " La Luna " y "El Sol" (19°06' N, 99°45' W, a 4,200 msnm), ubicados en el cráter del volcán Nevado de Toluca.

Se reconocieron un total de 35 taxa de zooplancton (27 en cada lago), 2 copépodos, 4 cladóceros y 29 rotíferos. La riqueza de especies registrada es la más alta reconocida en lagos de alta montaña. *Aspelta psitta*, *Hexarthra bulgarica*, *Cephalodella delicata* y *Alonella pulchella* son nuevos registros para México. Entre los dos lagos de estudio se observaron diferencias importantes. La Luna se caracterizó por presentar abundancia y frecuencia alta de taxa de hábitos litorales (p.e., Bdelloidea, *Lepadella acuminata*, y *Lecane lunaris*), posiblemente por sus menores dimensiones, mientras que en El Sol predominaron los pelágicos (p.e., *Leptodiaptomus cuauhtemoci*, *Polyarthra. dolichoptera*, *Daphnia ambigua*).

La Luna presentó menor densidad (111-1,449 ind. m³) y biomasa (0.003-1.2 mg m³) anual que El Sol (28-1,305,611 ind. m³ y 0.001-307 mg m³), respectivamente. El zooplancton en La Luna mostró una mayor distribución en el perfil vertical, con una tendencia a presentar porcentajes mayores en el fondo. En contraparte, en El Sol los organismos se ubicaron preferentemente hacia el fondo. La diversidad y equitatividad fueron mayores en La Luna respecto de El Sol. Los Bdelloidea en La Luna y *D. ambigua* en El Sol dominaron en la temporada cálida de lluvias, durante la temporada fría en La Luna no se observó dominancia de alguna especie, mientras en El Sol lo hizo *P. dolichoptera*.

Las diferencias entre los ensamblados zooplanctónicos de ambos lagos, pueden estar en función de la cantidad y calidad del alimento disponible, así como de las variables ambientales que resultaron significativamente diferentes como un menor pH en La Luna.

Los resultados obtenidos ponen en evidencia las diferencias en la composición y la estructura de los ensamblados de zooplancton entre los lagos estudiados respecto a lagos de alta montaña templados.

Índice de Figuras		pp.
Fig. 1	Fotografía aérea de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, Méx.	13
Fig. 2	Variación vertical y temporal de la densidad del zooplancton en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.	28
Fig. 3	Variación vertical y temporal de la densidad por grupo del zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros) en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.	29
Fig. 4	Variación vertical y temporal de la biomasa del zooplancton en los lagos La Luna y El Sol Nevado de Toluca, Méx.	30
Fig. 5	Variación vertical y temporal de la biomasa por grupo del zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros) en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.	31
Fig. 6	Variación vertical de la diversidad del zooplancton en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.	32
Fig. 7	Variación vertical de la equitatividad en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.	32
Fig. 8	Análisis bidimensional frecuencia-abundancia del zooplancton en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.	33
Fig. 9	Sucesión de especies dominantes en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.	34
Fig. 10	Diagrama de la ordenación (AC) temporal con base en la densidad del zooplancton de los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.	35

Índice de Tablas		pp.
Tabla 1	Taxa de zooplancton registrado en los lagos El Sol y La Luna	4
Tabla 2	VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS DE LOS LAGOS EL SOL Y LA LUNA	6
Tabla 3	Valores iónicos determinados de los lagos El Sol y La Luna	7-8
Tabla 4	Listado de los taxa de zooplancton determinados en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, México	17
Tabla 5	Riqueza taxonómica mensual en la columna de agua de los lagos El Sol y La Luna del Nevado de Toluca, México	18
Tabla 6	Variación vertical de la riqueza taxonómica anual de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México	18
Tabla 7	Taxa que contribuyen mayoritariamente ($\geq 80\%$) a la densidad mensual de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México	21
Tabla 8	Taxa que contribuyeron mayoritariamente ($\geq 80\%$) a la biomasa en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México	24
Tabla 9	Especies Dominantes y constantes y de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México	26
Tabla 10	Listado de especies de zooplancton registradas con antelación en El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México, que no fueron encontradas en el presente estudio	37
Tabla 11	Listado y distribución de los taxa de zooplancton determinados en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, México	39
Tabla 12	Especies de zooplancton encontradas en este estudio y registradas en otros lagos de alta montaña	40
Tabla 13	Comparación de la densidad y biomasa de zooplancton de algunos lagos de alta montaña	43
Tabla 14	Densidad de dos especies de zooplancton presentes en lagos de alta montaña	47

INTRODUCCIÓN

Los lagos de alta montaña se definen como lagos que por razón de altitud o latitud están situados por encima del límite de crecimiento arbóreo; según Löffler (1964, 1972), los lagos de alta montaña tropicales se encuentran en altitudes superiores a los 3,500-3,800 msnm.

Una característica de estos lagos es que por su latitud tropical, los días son más largos y su régimen térmico es más uniforme durante todo el año, aunque pueden presentar variaciones térmicas elevadas entre el día y la noche lo que favorece la mezcla de la columna de agua (Margalef, 1983). Según la clasificación de Lewis (1983), estos lagos pueden ser polimícticos cálidos continuos si se estratifican solo por algunas horas, ó polimícticos cálidos discontinuos si se estratifican durante días o semanas; ambos tipos de lagos no se congelan estacionalmente.

Los lagos de alta montaña ubicados en latitudes tropicales están sujetos a niveles más elevados de insolación y de radiación ultravioleta debido a su elevada altitud, al adelgazamiento de la atmósfera, la baja humedad y el bajo contenido de ozono en la atmósfera; las características anteriores provocan en consecuencia, tasas altas de evaporación (Löffler, 1964; Burgis y Morris, 1987; Vinebrook y Leavitt, 1999).

Estos cuerpos de agua al encontrarse generalmente, en regiones montañosas aisladas, tienen cuencas de drenaje pequeñas y sus condiciones fisicoquímicas están altamente correlacionadas con las características petrográficas de las mismas (Löffler, 1964; Nauwerck, 1994). Algunas características fisicoquímicas que comparten estos lagos con lagos de alta montaña de regiones templadas son, que, la mayoría son oligotróficos, bien oxigenados, con valores de pH de ligera a fuertemente ácido y con bajas concentraciones de compuestos iónicos disueltos (Löffler, 1972; Burgis y Morris, 1987; Steinitz-Kannan *et al.*, 1983; Nauwerck, 1994).

Según estimaciones publicadas por la FAO (2000, en Anónimo, 2002), del área total de los trópicos, el 3.4% es de alta montaña o alpina. En América existen extensas áreas de alta montaña: a) los Andes tropicales en Sudamérica y b) áreas relativamente menores de Norte y Centroamérica (las cordilleras de Talamanca y Centro; las regiones montañosas guatemaltecas y las regiones montañosas mexicanas).

A pesar del gran interés que generan los lagos de alta montaña en la región tropical (0°-23°27' N y S), la información que se tiene sobre la estructura, dinámica y función del zooplancton, aun es escasa y fragmentada.

Es importante señalar que no existen lagos de alta montaña en la región comprendida a partir de Panamá (08°26' N) y hasta el límite de la región tropical en México (23° 27'N) salvo los lagos La Luna y El Sol, ubicados en el cráter del volcán Nevado de Toluca, y un estanque en el volcán Iztaccihuatl, en México. Con base en lo anterior, son los únicos

representantes en su tipo y por lo cual, la información que de ellos se genere resulta por sí misma valiosa. Además, la información aquí generada seguramente permitirá el reconocer y/o ratificar las diferencias y similitudes presentes entre los lagos tropicales y los de regiones templadas en cuanto al zooplancton se refiere.

Zooplancton de los lagos de alta montaña

Dado que el estudio de los lagos de alta montaña tropicales es exiguo, el análisis aquí presentado hace referencia principalmente al zooplancton de lagos de alta montaña de latitudes templadas, y en menor grado, sobre el que habita los lagos de alta montaña tropicales.

Las comunidades biológicas de los lagos de alta montaña al encontrarse sometidas a condiciones climáticas extremas, se caracterizan por presentar una riqueza de especies baja, asociada con el aumento de la altitud y la disminución de la temperatura (Nauwerck, 1994; Cavalli *et al.*, 2001).

Según Lewis (1996) la comunidad del zooplancton en regiones tropicales no es más compleja respecto a la de latitudes templadas ya que existe un cierto grado de solapamiento entre las especies tropicales y las templadas, aunque pueden mostrar un mayor endemismo y un mayor número de especies con características netamente tropicales. Sin embargo, en el estudio que realizó Thomasson (1956) sobre el zooplancton de varios lagos alpinos europeos y tres lagos tropicales peruanos de alta montaña (Titicaca, Saracocha y Rinconada), encuentra una mayor riqueza en estos últimos. Cabe hacer notar que los lagos tropicales mencionados en este trabajo son de grandes dimensiones.

Por su parte, los lagos africanos tropicales de alta montaña parecen tener una baja riqueza específica de zooplancton. En una muestra de 40 lagos africanos, Löffler (1964) reportó que sólo 4 de éstos presentaron alguna especie de rotífero planctónico y únicamente 10 tuvieron la presencia de alguna de cladóceros.

De acuerdo a Cammarano y Manca (1997), Cavalli *et al.* (2001), Gliwicz *et al.* (2001) y Larson *et al.* (2002), la estructura de los ensamblados de zooplancton en lagos de alta montaña dependen de las condiciones ambientales y del impacto antropogénico al que estén sometidos, en particular a la introducción de especies exóticas de depredadores (i.e., peces) que provocan la extinción o reemplazo de especies de talla mayor, favoreciendo así el aumento en la densidad del zooplancton de talla menor.

Entre otros factores que determinan la estructura del zooplancton en este tipo de cuerpos acuáticos destacan las variaciones en el pH, las cuales provocan la extinción y reemplazo de especies sensibles, particularmente entre las 5 y 6 unidades de pH (Stuchlík *et al.*, 1985 en Kopáček *et al.*, 2000; Fott *et al.*, 1994). Existe una correlación negativa entre la acidez y las densidades poblacionales y la riqueza específica del zooplancton (Fryer, 1980; Cammarano y Manca, 1997).

La radiación ultravioleta también es un factor determinante que actúa directamente sobre la biomasa total y distribución de la comunidad algal e indirectamente sobre el zooplancton. En algunos casos y por esta misma causa, organismos con pigmentos fotoprotectores en este tipo de lagos pueden verse favorecidos (Löffler, 1964; Hairston, 1976; Burgis y Morris, 1987; Vinebrook y Leavitt, 1999).

Según Thomasson (1956) y Steinitz-Kannan *et al.* (1983) en los lagos tropicales la estructura del zooplancton está influida por la alternancia entre las estaciones de lluvias y estiaje, que provocan cambios en la química del agua.

El zooplancton de los lagos de alta montaña en México

En México se reconocen dos lagos de alta montaña (i.e., arriba de 3,800 msnm): El Sol y La Luna, ambos ubicados en el cráter del volcán inactivo Nevado de Toluca (SPP, 1981); estos lagos se encuentran a una altitud aproximada de 4,200 msnm.

Entre 1994 y 1996 se realizaron diversos trabajos para reconocer la composición específica de rotíferos, cladóceros y copépodos litorales y pelágicos de los dos lagos (Tabla 1). En algunos de éstos (i.e., Cervantes y Gutiérrez, 1996; Elías-Gutiérrez *et al.*, 1997; Camacho, 1996) los autores confunden el nombre de los lagos, mencionando las características ambientales de El Sol para La Luna y viceversa. En el presente trabajo se presentan los datos corregidos (Tabla 1).

En los trabajos anteriores se reportaron 14 taxa como nuevos registros para México, dos especies de cladóceros, diez de rotíferos y dos de copépodos. Además se describió una nueva especie de cladóceros (i.e., *Ilyocryptus nevadensis* Cervantes-Martínez *et al.*, 2000). Es importante resaltar que de estos registros, solo tres especies de cladóceros y copépodos se observaron habitando ambos lagos: *Alona* cf. *setulosa*, registrada por Cervantes-Martínez y Gutiérrez-Aguirre (1996), *Acanthocyclops robustus* y *Paracyclops fimbriatus chiltoni* por Camacho (1996); sin embargo, en el caso de los rotíferos no existió coincidencia alguna entre los lagos (Sarma *et al.*, 1996).

Tabla 1. Taxa de zooplancton registrado en los lagos El Sol y La Luna. Tomado de 1 = Sarma *et al.*, 1996; 2 = Camacho, 1996; 3 = Cervantes y Gutiérrez, 1996; 4 = Elías *et al.*, 1997; 5 = Grimaldo-Ortega *et al.*, 1998; 6 = Cervantes-Martínez *et al.*, 2000.

Taxón	La Luna	El Sol	Ref.
Orden Anomopoda			
<i>Alona cf. setulosa</i> Megard, 1967	X	X	3, 4
<i>Biapertura affinis</i> Leydig, 1860		X	3, 4
<i>Biapertura intermedia</i> Sars, 1862	X		3, 4
<i>Daphnia ambigua</i> Scourfield, 1974		X	3
<i>Eurycerus cf. pompholygodes</i> Frey, 1975		X	3
<i>Ilyocryptus neoadensis</i> Cervantes-Martínez <i>et al.</i> , 2000	X		6
<i>Pleuroxus</i> sp.		X	3
Subtotal	3	5	
Orden Calanoida			
<i>Leptodiptomus assiniboensis</i> (Anderson, 1971)		X	2, 5
<i>Leptodiptomus novamexicanus</i> (Herrick, 1895)	X		2, 5
<i>Mastigodiptomus moctezumae</i> (Brehm, 1955)	X		2,5
Subtotal	2	1	
Orden Cyclopoida			
<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars, 1863)	X	X	2, 5
<i>Paracyclops fimbriatus chiltoni</i> (Thompson, 1882)	X	X	2
<i>Eucyclops cf. bondi</i> Kiefer, 1934	X		2
Subtotal	3	2	
Orden Ploimida			
<i>Aspelta lestes</i> Haring y Myers, 1928		X	1
<i>Brachionus bidentatus</i> Anderson, 1889		X	1
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1838)		X	1
<i>Cephalodella hoodi</i> (Gosse, 1896)		X	1
<i>Cephalodella panarista</i> Myers, 1924		X	1
<i>Cephalodella tenuiseta</i> Herring y Myers, 1924	X		1
<i>Colurella colurus</i> (Ehrenberg, 1830)		X	1
<i>Dicranophorus forcipatus</i> (O.F. Müller, 1786)		X	1
<i>Dicranophorus grandis</i> (Ehrenberg, 1832)	X		1
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)		X	1
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)		X	1
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1815)		X	1
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)		X	1
<i>Lecane flexilis</i> (Gosse, 1886)		X	1
<i>Lecane inopinata</i> Haring y Myers, 1926	X		1
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)		X	1
<i>Lecane scutata</i> (Haring y Myers, 1926)		X	1
<i>Lecane tenuiseta</i> Haring, 1914		X	1
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	X		1
<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller 1786)	X		1
<i>Lepadella patella</i> (O.F. Müller 1786)	X		1
<i>Lepadella quinquecostata</i> (Lucks, 1912)		X	1
<i>Lepadella rhomboides</i> (Gosse, 1886)	X		1
<i>Notommata glyphura</i> Wulfert, 1935		X	1
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943		X	1
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg, 1831		X	1
<i>Taphrocampa annulosa</i> Gosse, 1851		X	1
<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse, 1887)		X	1
<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)	X		1
<i>Trichocerca collaris</i> (Rousselet, 1896)		X	1
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	X		1
<i>Trichocerca tigris</i> (O.F. Müller, 1786)	X		1
<i>Trichotria tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)		X	1
Orden Flosculariaceae			
<i>Testudinella emarginula</i> (Stenroos, 1898)		X	1
<i>Conochillus unicornis</i> (Rousselet, 1892)		X	1
Subtotal	10	25	
Total	18	33	

Trabajos limnológicos en el Nevado de Toluca

Los trabajos limnológicos que se han realizado en los lagos cráter del Nevado de Toluca son de diversa índole.

Löffler (1972) en un estudio de varios lagos de alta montaña en América Central incluyó uno de los lagos del Nevado de Toluca, sin especificar cual de ellos fue, aunque las características fisicoquímicas corresponden a las que actualmente presenta El Sol.

Los estudios de Alcocer (1980) incluyen su caracterización morfométrica, batimétrica y sedimentológica.

El análisis taxonómico y distribución del fitobentos de El Sol lo realizó Banderas (1984 y 1988). El mismo autor observó que algunas especies presentaron distribuciones restringidas a ciertos niveles de profundidad.

González (1984) describe el comportamiento anual de la productividad primaria, en el lago El Sol. Menciona que existe un período de producción máxima durante la época de lluvias (agosto) y un promedio anual bajo ($0.044 \text{ mgC}^{14}\text{m}^{-3}\text{h}^{-1}$).

Banderas (1994) reconoce una alta riqueza de algas y menciona que las variaciones climáticas tienen un efecto más importante que las variaciones fisicoquímicas del agua sobre la estructura de la comunidad del lago El Sol. Observó un aumento de la biomasa del fitoplancton en la temporada de lluvias.

Banderas y Gonzáles (1995), mencionan la dominancia del fitoplancton en El Sol por unas pocas especies. Y al comparar la flora de diatomeas, con la de lagos de alta montaña en Sudamérica encuentran una coincidencia del 61% de los géneros.

Caballero-Miranda (1996) describe la flora de diatomeas muestreada en 1991; encuentra que en La Luna la riqueza y la abundancia fueron menores a las observadas en El Sol y considera que estas diferencias son debidas a las variaciones químicas del agua, en particular del pH, la conductividad y los sólidos disueltos totales, que presentaron concentraciones ligeramente inferiores en La Luna. Las especies dominantes en cada lago fueron diferentes entre sí, con tan solo ocho en común.

Armienta *et al.* (2000) evalúan la química del lago El Sol. Los resultados de las características fisicoquímicas medidas por ellos, son semejantes a los registrados por Caballero-Miranda (1996). Estos autores indican que las características fisicoquímicas del agua están asociadas a la inactividad del volcán, ya que presenta valores bajos de conductividad, pH ácido y bajas concentraciones de iones.

En las Tablas 2 y 3 se muestra un resumen de las variables ambientales medidas en los trabajos realizados en estos lagos.

Tabla 2. Variables físicas y químicas de los lagos El Sol y La Luna. 1 = Löffler, 1972; 2 = Banderas et al., 1991; 3 = Caballero-Miranda, 1996; 4 = Cervantes y Gutiérrez, 1996; 5 = Armienta et al., 2000. Z = profundidad; Temp = temperatura; Cond = conductividad; Z_{DS} = profundidad de disco de Secchi; OD = oxígeno disuelto. ND = no determinado ± = valores promedio, más desviación estándar.

	Fecha	Z (m)	Temp (°C)	pH	Cond (μS/cm)	Z _{DS} (m)	OD (mg/l)	OD (%sat)	Ref.
El Sol	Ag-Sep 1966	9	10.6	6	10	9	ND	ND	1
	Abr 1982-83	ND	8.85	6.96	19.3	9	7.4	ND	2
	Ene 1991	10-12	7	5.90	24.6	8	ND	ND	3
	Ene-Feb 1994	10.77	6.50 ± 1.11	5.77 ± 0.52	24.0 ± 4.24	1.97 ± 1.72	6.25 ± 1.03	75	4
	Jun-Jul 1994	5.29	11.0 ± 1.0	6.10 ± 0.25	24.0 ± 5.19	4.72	6.45 ± 1.04	86	4
	Ago 1997	ND	11.7	5.59	18.0	ND	ND	ND	5
	Mar 2000-Mar 2001	11	8.5 ± 1.9	5.4 ± 0.4	15.9 ± 0.9	4.6 ± 1	5.3 ± 0.5	77.1 ± 7.6	Este estudio
La Luna	Ene 1991	8	9	4.84	17.3	8	ND	ND	3
	Ene-Feb 1994	9.15	9.66 ± 2.08	5.25 ± 0.09	23.66 ± 5.50	9.15 ± 0	7.35 ± 0.71	95	4
	Jun-Jul 1994	ND	11.0	5.74	15	ND	7.86	95	4
	Mar 2000-Mar 2001	9	8.5 ± 1.7	4.7 ± 0.3	13.7 ± 0.8	7.7 ± 1.5	5.3 ± 0.7	76.7 ± 9.5	Este estudio

Tabla 3. Valores iónicos determinados de los lagos El Sol y La Luna. 1 = modificado de Löffler, 1972; 2 = Banderas et al., 1991; 3 = Caballero-Miranda, 1996; 4 = Cervantes y Gutiérrez, 1996; 5 = Armienta et al., 2000. Alc = alcalinidad, Dur = dureza, STD = sólidos totales disueltos; DLD = por debajo de su límite de detección; ND = no determinado; ± = valores promedio, más desviación estándar.

	Fecha	Alc. mgCaCO ₃ /l	Dur mgCaO ₃ /l	SO ₄ mg/l	SiO ₂ mg/l	SiO ₄ mg/l	PO ₄ mg/l	N-Total mg/l	NH ₄ mg/l	NO ₃ mg/l	NO ₂ mg/l	STD mg/l	CO ₃ mg/l	Ref	
El Sol	Ago-Sep 1966	1.6	ND	4.8	1.45	ND	ND	0.26	ND	ND	DLD	ND	ND	1	
	Abr 1982-83	ND	4.3	4.7	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	2	
	Ene 1991	ND	ND	ND	DLD	ND	ND	ND	ND	ND	0.26	21.5	ND	3	
	Ene-Feb 1994	6.75 ± 2.98	23.03 ± 1.62	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4	
	Jun-Jul 1994	3.66 ± 0.57	28.45 ± 6.23	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4	
	Ago 1997	ND	ND	3.3	2.5	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	DLD	5
	Mar 2000-Mar 2001	ND	ND	ND	ND	2.47 ± 2.17	0.15 ± 0.11	7.74 ± 3.91	2.92 ± 1.52	4.80 ± 3.00	0.19 ± 0.23	ND	ND	Este estudio	
La Luna	Ene 1991	ND	ND	ND	DLD	ND	ND	ND	ND	ND	1.15	19.2	ND	3	
	Ene-Feb 1994	4.0 ± 1.0	20.9 ± 4.52	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4	
	Jun-Jul 1994	4.0	32.98	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4	
	Mar 2000-Mar 2001	ND	ND	ND	ND	0.65 ± 1.07	0.12 ± 0.15	25.0 ± 4.2	2.84 ± 1.50	22.0 ± 3.6	0.05 ± 0.05	ND	ND	Este estudio	

Continuación Tabla 3.

	Fecha	HCO ₃ ⁻ mg/l	Mg ⁺⁺ mg/l	Na ⁺ mg/l	Ca ⁺⁺ mg/l	Cl ⁻ mg/l	K mg/l	F mg/l	B mg/l	Li mg/l	Fe mg/l	Al mg/l	Ref
El Sol	Ago-Sep 1966	ND	0.24	0.46	1.6	DLD	0.27	ND	ND	ND	ND	ND	1
	Abr 1982-83	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	2
	Ene 1991	12.20	3.92	DLD	DLD	DLD	DLD	ND	ND	ND	ND	ND	3
	Ene-Feb 1994	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4
	Jun-Jul 1994	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4
	Ago 1997	2.3	0.7	0.6	1.6	1.5	0.5	<0.05	DLD	DLD	DLD	DLD	5
La Luna	Ene 1991	6.1	10.9	DLD	DLD	DLD	DLD	ND	ND	ND	ND	ND	3
	Ene-Feb 1994	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4
	Jun-Jul 1994	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	Este estudio

JUSTIFICACIÓN

Los lagos tropicales de alta montaña son ecosistemas naturales relativamente desconocidos desde el punto de vista ecológico; el conocimiento aportado con este trabajo permitirá entender como se estructura y comporta el ensamblado zooplanctónico en éstos, además de identificar las diferencias y similitudes que presentan con los lagos de alta montaña templados.

El estudio de la ecología del zooplancton en este tipo de sistemas ha sido limitado, en particular en los lagos La Luna y El Sol, debido a que los trabajos previos realizados, se enfocaron solamente al conocimiento de la composición específica de los mismos.

La investigación básica sobre la ecología del zooplancton tropical puede ser traducida en un manejo efectivo de los sistemas acuáticos, que si bien no constituye por sí misma una explicación de la complejidad de éstos, permite tener una base confiable para trabajos futuros.

Adicionalmente, las características fisicoquímicas y biológicas de los lagos de alta montaña, incluyendo la comunidad zooplanctónica, han resultado ser buenos indicadores de la acidificación y contaminación provocada por el cambio climático global. Por lo anterior es indispensable reconocer la variación natural de la dinámica del zooplancton para poder entender los posibles cambios inducidos, por ejemplo, con el cambio climático global.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general del presente estudio fue caracterizar y comparar durante un ciclo anual la estructura y dinámica de los ensamblados de organismos zooplanctónicos de los lagos de alta montaña La Luna y El Sol, en el volcán Nevado de Toluca, Estado de México.

Objetivos Particulares

- Determinar la identidad taxonómica de los componentes zooplanctónicos de la zona pelágica de los lagos hasta el nivel más fino posible.
- Calcular los principales descriptores ecológicos de los ensamblados (riqueza taxonómica, densidad, biomasa, diversidad y equitatividad).
- Describir la dinámica temporal y vertical de los ensamblados zooplanctónicos con base en sus descriptores ecológicos.
- Definir las asociaciones de especies características de cada lago y su variación a lo largo de un ciclo anual.
- Comparar los resultados obtenidos de La Luna y El Sol entre sí y con otros lagos de alta montaña, tanto tropicales como templados.

MÉTODOS

El muestreo fue realizado entre marzo del 2000 y marzo del 2001 con una periodicidad mensual. Se ubicó una estación en la zona pelágica en el lago La Luna 19° 06' 25.1" N y 99° 45' 09" W) y dos en El Sol (Sol1, 19° 06' 32.7" N, 99° 45' 37" W y Sol2, 19° 06' 34.8" N, 99° 45' 36" W; Fig. 1).

Para reconocer la heterogeneidad vertical en la columna de agua, el muestreo en cada estación se realizó a tres niveles, un metro por debajo de la superficie, un metro por encima del fondo y a media columna de agua.

Para la toma de muestras cuantitativas de zooplancton se utilizó una botella tipo Niskin de 6 litros. De cada profundidad se filtraron 18 litros a través de una malla de 54 μm de apertura de poro. Las muestras fueron fijadas con formol hasta alcanzar una concentración final de 4%, este fue adicionado con rosa de Bengala al 0.2% como colorante vital.

La determinación específica de los taxa se realizó a través de la observación de los especímenes completos o disectados cuando fue necesario en un microscopio óptico y de acuerdo con claves especializadas de, Smirnov (1971), Koste (1978), Segers (1993, 1995a, 1995b), Einsle (1996), Smirnov (1996), De Smet y Pourriot (1997), Dussart y Defaye (2001), Maas (1993) y Kovorochinsky y Smirnov (1998). Así como descripciones recientes de las especies. (e.g., Cervantes-Martínez y Gutiérrez-Aguirre 1996, Suárez-Morales, *et al.*, 2000 y Hebert, 1995.

Para el análisis del zooplancton se revisó el total de la muestra filtrada cuando se observaron densidades bajas de organismos, y cuando fueron elevadas y difíciles de cuantificar, se llevó la muestra a 10 ml y se contabilizaron tres alícuotas de 1 ml. Los conteos de organismos se estandarizaron a ind. m^{-3} por profundidad.

Los microcrustáceos se cuantificaron con ayuda de un microscopio estereoscópico, y los rotíferos con un microscopio invertido utilizando una cámara de sedimentación.

No se cuantificaron las muestras del mes de abril de ambos lagos, ni con las muestras de mayo y enero de la capa media de La Luna, debido al mal estado de conservación de las mismas.

Los resultados de densidad de las estaciones Sol 1 y Sol 2, se estandarizaron con $\log_{10}(n+1)$ para obtener una distribución normal (Cruz-Pizarro *et al.*, 1981; Dytham, 2003). Se aplicó una prueba de *t*-student y los resultados indican que no existieron diferencias significativas entre ambas estaciones, ($t_c = 0.74$; $P > 0.05$) y por lo tanto estas estaciones fueron utilizadas como réplicas.

Se calcularon los siguientes parámetros ecológicos:

1. Riqueza específica o número de especies (S), por estación y profundidad.
2. Densidad de cada especie por estación y profundidad (ind. m^{-3}).
3. Biomasa (mg m^{-3}). La biomasa de los crustáceos se calculó utilizando las medidas de la longitud del cuerpo y utilizando relaciones ya publicadas de longitud-peso de las especies en cuestión o de especies parecidas; la biomasa de los rotíferos se obtuvo a través del cálculo del biovolumen utilizando fórmulas geométricas, las cuales se aproximan al volumen de un individuo, una vez calculado, el volumen fue convertido a peso húmedo asumiendo una densidad específica de 1, posteriormente este peso fue convertido a peso seco asumiendo una relación peso húmedo/peso seco, de 0.1 (McCauley, 1984).
4. Índice de diversidad de Shannon Wiener (H'). Este es el índice de diversidad más utilizado (Washington, 1984), y asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra (Magurran, 1988; Brower y von Ende, 1990). Este índice refleja la riqueza de especies (S), la equitatividad ($J' = H'/\log(S)$) y su correlación, y es considerado el mejor índice para medir su influencia conjunta (Stirling y Wilsey, 2001).

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

H' = diversidad

p_i = proporción del número de individuos de la especie i respecto al total.

5. Equitatividad de Pielou (J'). Muestra la homogeneidad en la abundancia de las especies relacionadas.

$$J' = H'/H'_{\max}$$

H' = diversidad

$H'_{\max} = \log(S)$

Se aplicó una prueba bidimensional de asociación para determinar la correlación existente entre la abundancia de cada taxón en función de la frecuencia en que se presentaron, en la que, de acuerdo a los valores medios, clasifica las especies como dominantes, constantes, raras y temporales. Esta determinación es cualitativa, ya que no proporciona la magnitud de la asociación (Flores, 1990; Amezcua, 1998; López y Serna, 1999).

Se consideraron las especies cuya contribución a la abundancia mensual fue superior al 20%; con ello se buscó identificar procesos sucesionales, considerando que ésto,

según Lewis (1978), es el cambio en la abundancia relativa de las especies en una comunidad en el transcurso del tiempo. La sucesión estacional puede ocurrir en años individuales en una comunidad (Cardoso y Motta Marques, 2003).

Para describir la distribución y asociación de los meses de muestreo determinados por la presencia y densidad de las especies, se realizó un análisis de conglomerados (AC) con los datos de densidad mensual (omitiendo las especies raras).

Para el AC se utilizó el promedio de la densidad de las tres profundidades (ind. m⁻³) transformado logarítmicamente ($\log_{10}+1$) con el objeto de normalizar su distribución como lo sugieren Cruz-Pizarro *et al.* (1981). El programa informático utilizado para los AC fue STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc. 2001)

Se utilizaron la técnica 1 - *r* Pearson como medida de similitud y el método de promedio entre grupos, que utiliza la media aritmética no ponderada como estrategia de agrupamiento, conocido por sus siglas en inglés como UPGMA (Aguilera y Garrido, 2001).

El uso del AC en ecología reside en el hecho de que la variabilidad de los datos ambientales se concentra a menudo en un grupo reducido de entidades y que estos grupos a menudo están relacionados con ciertos factores ambientales (Aguilera y Garrido, 2001). Lo anterior puede manifestarse en la temporalidad y permitir diferenciar grupos de meses de muestreo dependiendo de su parecido en composición biológica o "asociación de especies".

Para conocer si existieron diferencias significativas en los resultados, de las variables biológicas (riqueza específica, densidad, biomasa y diversidad) entre ambos lagos, se aplicó la prueba estadística de *t*-student para dos variables independientes, primero se aplicó una prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y cuando no presentaron una distribución normal, los datos fueron transformados logarítmicamente con $\log_{10} (n+1)$ -a excepción de aquellos en los que intervienen logaritmos para su evaluación- con el objeto de normalizar su distribución (Dytham, 2003). El programa informático utilizado para hacer éste análisis estadístico fue SPSS v12 (SPSS, Inc. 2003).

ÁREA DE ESTUDIO

El Nevado de Toluca o “Xinantécatl” -que en Náhuatl significa "Señor Desnudo"- es un volcán extinto ubicado en el eje neovolcánico transmexicano y constituye la cuarta mayor elevación de la República Mexicana (4,565 msnm). Está ubicado en el Estado de México en los municipios de Zinacantepec, Toluca, Calimaya, Tenango del Valle, Villa Guerrero, Coatepec, Harinas, Almoloya de Juárez, Temascaltepec y Amanalco de Becerra (SPP, 1981).

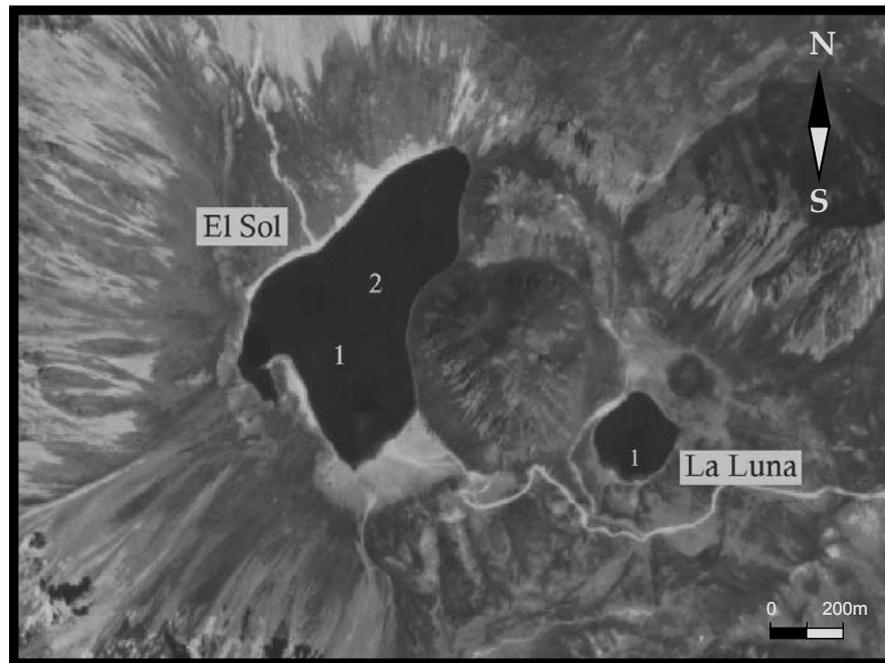


Fig. 1. Fotografía aérea de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca (INEGI).

Los lagos El Sol y La Luna se encuentran en el interior del cráter del volcán Nevado de Toluca ($19^{\circ}06' N$, $99^{\circ}45' W$, a 4,200 msnm) y están separados por un montículo rocoso conocido como “El Ombligo” (Fig. 1). La Luna presenta una profundidad media de 5.14 m y una máxima de 10 m con un área de 0.03 km², El Sol tiene una profundidad media de 6.05m y una máxima de 15 m y un área de 0.24 km²; (Alcocer, 1980). Ambos lagos se encuentran aproximadamente 200 m por arriba del límite boscoso, en la zona denominada de alta montaña o páramo de altura (Banderas *et al.*, 1991).

Hidrología

El Parque Nacional Nevado de Toluca está incluido en las Regiones Hidrológicas números 12 y 18, Lerma-Chapala-Santiago y Río Balsas, respectivamente (SPP, 1981). Asimismo, es una Región Hidrológica Prioritaria de la CONABIO (Arriaga *et al.*, 1998).

El cráter del volcán es una cuenca cerrada (endorreica), siendo su principal aporte hídrico las lluvias en verano, la nieve en invierno y el deshielo en primavera (Banderas y González, 1995).

Clima

Según los datos de la estación meteorológica Nevado de Toluca ubicada a 4,120 msnm, García (1999) cataloga al clima como E(T)C(W2)i, es decir, un clima frío, el más húmedo de los templados subhúmedos.

Durante el año 2000 la precipitación anual total fue de 1097.1 mm y la evaporación anual fue de 1388.1 mm, por lo que el balance para ese año fue negativo (-291 mm). La evaporación anual fue constante de enero a septiembre, aumentando en agosto. La temporada de lluvias se presentó de mayo a octubre, con picos máximos en agosto. La temperatura máxima registrada fue de 15°C y la mínima fue de -7°C (Datos proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional).

Geología

El volcán Nevado de Toluca pertenece a la Provincia del Eje Neovolcánico en la subprovincia Lagos y Volcanes del Anáhuac (SPP, 1981). Es un estrato-volcán central que presentó dos grandes etapas de actividad eruptiva separadas por un periodo de calma caracterizado por una intensa actividad pluvial. Las lavas son principalmente andesitas y dacitas porfídicas compuestas por hornablenda, piroxena, plagioclasa y cuarzo (Bloomfield y Valastro, 1974).

La formación de la cuenca de los lagos se remonta al último período eruptivo del volcán hace unos 11,000 años, cuando se presentaron hundimientos del techo de la cámara magmática a finales del Pleistoceno y de la última era glacial. (Cantagrel *et al.*, 1981 y Demant, 1981 en Armienta *et al.*, 2000)

Suelos

Los suelos del cráter tienen correspondencia con las rocas y componentes minerales de los cuales han derivado; según la carta edafológica presentada por González (1986), los suelos que rodean los lagos son regosoles eútricos (Re) y litosoles (L). Los litosoles del Nevado de Toluca son suelos de diez centímetros de profundidad,

desarrollados sobre la roca viva, en afloramientos ígneos de las crestas y picos de origen andesítico y dacítico. Los regosoles provienen de los detritos y arenas volcánicas que se desprenden de las partes altas, generalmente como corrientes de gravas y bloques, dominando principalmente alrededor de El Sol.

Vegetación terrestre

Entre los 4,000 y 4,300 msnm la vegetación presente, conocida como “páramo de altura”, se encuentra confinada al interior del cráter y está dominada por “zacates”, principalmente *Festuca toluensis*, *F. hepraestophila* y *Calamagrotis toluensis* (Sandoval, 1987).

Uso

El área fue declarada Parque Nacional por Decreto Presidencial el día 15 de enero de 1936 (García, 1999). Tiene un valor histórico muy importante ya que se asocia con la cultura prehispánica menor Matlalzinca y por sus características y elementos paisajísticos y escénicos de gran belleza es un lugar apropiado para el excursionismo y el turismo (Sandoval, 1987), en los lagos actualmente se practica el buceo de altura.

RESULTADOS

Componentes zooplanctónicos de los lagos El Sol y La Luna

Se determinaron un total de 35 taxa de zooplancton, 27 en La Luna y 27 en El Sol, dos de copépodos, cuatro de cladóceros y 29 de rotíferos (Tabla 4).

La coincidencia de taxa presentes en los lagos del Nevado de Toluca fue del 70% (19 taxa) entre ambos lagos, y el 30% (8 taxa) exclusivos de cada lago.

Los rotíferos *A. psitta*, *H. bulgarica* y *C. delicata* y el cladóceros *A. pulchella* son nuevos registros para México. De los 27 taxa presentes en La Luna, 22 son nuevos registros para este lago, mientras que para El Sol 16, de los 27 taxa reportados aquí son nuevos registros para este cuerpo de agua.

Cuatro taxa de *Cephalodella* se determinaron con carácter cf. (*Confer*, comparable a) y uno de *Dicranophorus*, ya que presentaron variaciones respecto a las descripciones incluidas en las claves que se consultaron (e.g., Koste, 1978; Segers, 1995b; De Smet y Pourriot, 1997).

Las especies de *Pleurotrocha* y de *Proales*, no pudieron ser determinadas por falta de un mayor número de especímenes para su análisis detallado. Los Bdelloidea no pudieron ser determinados pues es necesaria su observación en vivo y se trabajó con muestras fijadas en formol.

Solo 15 (43%) de los 35 taxa registrados ya habían sido reportadas con anterioridad para los lagos; sin embargo, especies que habían sido previamente registradas en estos (22 especies en El Sol y 13 en La Luna) por Sarma *et al.* (1996), Camacho (1996), Cervantes y Gutiérrez (1996), Elías *et al.* (1997), Grimaldo-Ortega *et al.* (1998) y Cervantes *et al.* (2000) no fueron encontradas en este estudio.

De las 35 especies determinadas en este estudio, solo siete son reconocidas como de hábito pelágico, 12 más de hábito litoral que pueden llegar a encontrarse en muestras de la zona pelágica y el resto son litorales que incluyen taxa de hábitos béntico, perifítico y/o psámico (Tabla 4).

Riqueza taxonómica

La riqueza taxonómica varió de 7 a 10 taxa en La Luna y de 5 a 11 en El Sol durante los meses de muestreo (Tabla 5), presentando un promedio ligeramente mayor en este último lago (8.8 ± 1.9) respecto de La Luna (8.1 ± 1.3). Sin embargo los resultados del análisis de *t*-student indican que no hubo diferencias significativas entre la riqueza de los dos lagos, ($t_c = -1.62$; $P > 0.05$).

Tabla 4. Listado de los taxa de zooplancton determinados en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, México. X = presente; – = ausente; N = nuevo registro para México; S = nuevo registro para El Sol; L = nuevo registro para La Luna. Li = litoral; Pe = pelágico; Be = bentónico; Ve = entre la vegetación; Ps = psamónico; I = incursiones pelágicas. El número en el hábitat se refiere al autor que lo menciona, 1 = Edmondson, 1959; 2 = Koste, 1978; 3 = Norgady y Pourriot, 1995; 4 = Segers, 1995a; 5 = De Smet y Pourriot, 1997; 6 = Lougheed y Chow-Fraser, 2002; 7 = Larson *et al.*, 2002.

Taxa	La Luna	El Sol	Registro	Hábitat
Orden Anomopoda				
<i>Alona cf. setulosa</i> Megard, 1967	X	X		Li, I
<i>Alonella pulchella</i> Herrick, 1884	X	X	N, L, S	Li, I
<i>Daphnia ambigua</i> (Scourfield, 1947)	X	X	L	Pe
<i>Eurycercus cf. pompholygodes</i> (Frey, 1975)	–	X		Li, I
Subtotal	3	4		
Orden Calanoida				
<i>Leptodiptomus cuauhtemoci</i> (Osorio-Tafall, 1941)	X	X	L	Pe
Subtotal	1	1		
Orden Ciclopioda				
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	X	X		Li
Subtotal	1	1		
Orden Bdelloidea				
Bdelloidea	X	X	L, S	Li, Be ¹
Orden Ploimida				
<i>Ascomorpha saltans</i> Bartsch, 1870	X	X	L, S	Pe ²
<i>Aspelta psitta</i> Harring y Myers 1928	–	X	N, S	Be ⁵
<i>Brachionus urceolaris</i> (O. F. Müller, 1773)	X	X	L, S	Li ⁶ , Be ² , I ⁶
<i>Cephalodella cf. ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	X	X	L, S	Ve
<i>Cephalodella cf. eva</i> (Gosse, 1887)	X	X	L, S	Ve
<i>Cephalodella cf. mira</i> Myers, 1934	X	–	L	Ve ³
<i>Cephalodella cf. vitella</i> Wulfert, 1956	X	–	L	Ve
<i>Cephalodella delicata</i> (Wulfert), 1961	X	–	N, L	Ve ³
<i>Cephalodella panarista</i> Myers, 1924	–	X		Ve
<i>Cephalodella tenuiseta</i> (Burn), 1980	–	X	S	Be ³
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse, 1886)	–	X	S	Li
<i>Dicranophorus cf. epicharis</i> Harring and Myers, 1928	X	–	L	Ve, Be ²
<i>Lecane flexilis</i> (Gosse, 1886)	–	X		Li ⁶ , I ⁷
<i>Lecane furcata</i> (Murria, 1913a)	X	–		Ve ⁴
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	X	X	L	Li ⁶ , I ⁶
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	X	X	S	Li ⁶ , I ⁶
<i>Notommata cerberus</i> Gosse, 1886	X	X	L, S	Li
<i>Pleurotrocha</i> sp.	X	–	L	Li
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1935	X	X	L, S	Pe ²
<i>Proales</i> sp.	–	X	S	Li
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	X	X	L, S	Pe ²
<i>Trichocerca collaris</i> (Rousselet, 1896)	X	X	L	Li, Ve ² , I
<i>Trichocerca longiseta</i> (Schränk, 1802)	–	X	S	Li ⁶ , Ps ² , I ⁶
<i>Trichocerca tigris</i> (O.F. Müller, 1786)	X	–		Li, Ve ² , I
<i>Trichocerca vernalis</i> Hauer, 1936	X	–	L	Li, I
<i>Trichotria tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	X	X	L	Li, I
Orden Flosculariaceae				
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	X	X	L	Pe ²
<i>Hexarthra bulgarica</i> (Wiszniewski, 1933)	X	X	N, L, S	Pe
Subtotal	22	21		
Total	27	27		

Tabla 5. Riqueza taxonómica (S) mensual en la columna de agua de los lagos El Sol y La Luna del Nevado de Toluca, México. D. E. = desviación estándar.

Mes	La Luna	El Sol
Mar-00	8	5
Abr	ND	ND
May	7	7
Jun	7	8
Jul	7	7
Ago	7	11
Sep	10	10
Oct	10	10
Nov	10	9
Dic	9	9
Ene	8	8
Feb	7	11
Mar-01	7	11
Promedio	8.1	8.8
D. E.	1.3	1.9
Mínimo	7	5
Máximo	10	11

Tabla 6. Variación vertical de la riqueza taxonómica anual de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México. Sup = 1 m por debajo de la superficie, Med = a media columna de agua, Fon = 1 m por encima del fondo. D.E. = desviación estándar.

Mes	Luna			Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Mar-00	6	2	4	5	5	5
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	4	0	6	4	6	4
Jun	6	1	3	5	7	4
Jul	3	7	4	4	4	4
Ago	2	2	6	4	8	6
Sep	5	6	5	5	7	6
Oct	4	6	7	6	5	8
Nov	8	6	8	6	4	8
Dic	5	9	4	4	6	6
Ene	2	0	7	1	3	6
Feb	4	5	5	5	7	5
Mar-01	3	6	5	8	5	6
Promedio	4.3	4.2	5.3	4.6	5.5	5.6
D. E.	1.8	3.0	1.5	1.7	1.6	1.4
Mínimo	2	0	3	1	3	4
Máximo	8	9	8	8	8	8

Variación temporal y vertical de la riqueza taxonómica

La riqueza taxonómica fue mayor en los meses de septiembre a noviembre en La Luna y durante agosto a octubre, y de febrero a marzo-01 en El Sol (Tabla 5). La riqueza máxima mensual fue de 10 en La Luna y de 11 en El Sol.

La riqueza taxonómica no mostró un patrón claro entre las profundidades de estudio en ambos lagos (Tabla 6).

Densidad

La densidad mensual del zooplancton fue menor en La Luna respecto a El Sol (Anexo 1). El resultado de la prueba de *t*-student de las densidades de zooplancton entre los dos lagos, indica que no existe evidencia de similitud entre ellos ($t_c = -6.07$; $P < 0.05$).

Variación vertical de la densidad del zooplancton

Con relación a la distribución vertical mensual del zooplancton, durante siete meses los porcentajes de densidad fueron del 40% hasta del 85% en la capa de fondo en La Luna (Fig. 2a); en la superficie se observaron durante 8 meses menores densidades, con una contribución de entre el 15 % y 22 % mensual.

En El Sol durante 10 meses, la densidad de organismos ubicados el fondo presentó porcentajes entre el 70% y el 88% del total de individuos (Fig. 2b); en la superficie se observaron las menores densidades, entre 0.3 % y 16 %.

Variación vertical y temporal de la densidad por grupo

La densidad mensual del zooplancton en La Luna, estuvo dominada por los rotíferos a lo largo del periodo de estudio (Fig. 3a-c); el mayor porcentaje se encontró en la capa del fondo. Se observaron incrementos en julio (1,389 ind. m^{-3}) en la capa media y en septiembre en la capa de fondo (1,333 ind. m^{-3} , Anexo 2). No se observó tendencia temporal clara. La abundancia de los rotíferos en El Sol fue mayor durante la segunda mitad del periodo de estudio (Fig. 3d-f); en los meses de julio a octubre estos organismos se encontraron fundamentalmente, en la capa media (Anexo 2). La densidad máxima se presentó en el mes de noviembre en la capa de fondo, representada principalmente por *P. dolichoptera* (821,111 ind. m^{-3}).

Los copépodos en La Luna (Fig. 3a-c) se encontraron distribuidos de manera indistinta entre las capas de agua, con valores máximos en la capa superficial durante los meses de septiembre con 278 ind. m^{-3} y en noviembre con 222 ind. m^{-3} (Anexo 3). No se observó ninguna tendencia temporal clara. La distribución encontrada para los meses de enero y mayo no es confiable, ya que no se contó con las muestras de la capa media. Por su parte, la distribución de los copépodos hacia el fondo de El Sol fue

notable (Fig. 3d-f), con valores inclusive de más del 90% en algunos meses (agosto, noviembre, enero y febrero) su valor máximo se presentó en el mes de noviembre en la capa de fondo (185,556 ind. m⁻³, Anexo 3). A pesar de lo anterior no se observó ninguna tendencia temporal clara.

Los cladóceros en La Luna (Fig. 3a-c) exhibieron una distribución indiferente entre las tres capas, presentando su máxima densidad en el fondo durante el mes de julio (333 ind. m⁻³, Anexo 4). No presentaron tendencia temporal alguna. El mayor porcentaje de cladóceros en El Sol se encontró sobre todo en el fondo y en menor porcentaje en la capa superficial (Fig. 3d-f). Se desarrollaron primordialmente en los meses de marzo-00 a agosto con densidades máximas en el mes de julio en la capa media (30,278 ind. m⁻³, Anexo 4).

Variación de la densidad de los principales taxa

A continuación se menciona el comportamiento de los taxa que contribuyeron en mayor porcentaje a la densidad mensual de ambos lagos (Tabla 7). *D. ambigua*, *L. cuauhtemoci*, *A. saltans*, Bdelloidea y *P. dolichoptera*, coinciden en ser dominantes en ambos lagos.

El cladócero *D. ambigua* se desarrollo principalmente de julio a noviembre en La Luna y con un valor máximo de 333 ind. m⁻³ durante julio en la capa de fondo. En El Sol este taxón se presentó durante todo el año, con valores máximos en julio de 30,278 ind. m⁻³ en la capa media.

El copépodo *L. cuauhtemoci* se desarrolló de septiembre a noviembre en La Luna con valores máximos en septiembre de 278 ind. m⁻³ en la superficie. En El Sol fue la segunda especie con mayor abundancia y se presentó durante todo el año, con valores máximos en noviembre de 185,556 ind. m⁻³ en la capa de fondo.

Entre los rotíferos, *A. saltans* en La Luna se presentó en los meses de marzo-00 a junio y en diciembre, con densidades de 56 ind. m⁻³ en todas las capas de agua. En El Sol, se desarrolló de marzo-00 a octubre y en marzo-01, con una densidad máxima en agosto de 2,472 ind. m⁻³ en la capa de fondo.

Los Bdelloidea en La Luna fueron el primero y/o segundo taxón con mayor densidad de individuos; su comportamiento estacional fue constante a lo largo del periodo de estudio y sus valores máximos fueron de 667 ind. m⁻³ durante julio en media agua. La densidad de estos fue menor en El Sol, y presentaron un aumento de densidad en febrero, en la capa de fondo (861 ind. m⁻³).

Tabla 7. Taxa que contribuyen mayoritariamente ($\geq 80\%$) a la densidad mensual del zooplancton, de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

Mes	La Luna		El Sol	
	Taxa	%	Taxa	%
Mar-00	Bdelloidea	30		
	<i>L. lunaris</i>	30	<i>H. bulgarica</i>	47
	<i>D. ambigua</i>	10	<i>D. ambigua</i>	33
	<i>L. acuminata</i>	10		
Abr	ND	ND	ND	ND
May	Bdelloidea	39		
	<i>L. cuauhtemoci</i>	17	<i>H. bulgarica</i>	62
	<i>Pleurotrocha</i> sp.	17	<i>D. ambigua</i>	30
	<i>A. saltans</i>	11		
Jun	Bdelloidea	65	<i>L. cuauhtemoci</i>	55
	<i>B. urceolaris</i>	9	<i>D. ambigua</i>	28
	<i>A. saltans</i>	9		
Jul	Bdelloidea	56	<i>D. ambigua</i>	66
	<i>L. acuminata</i>	13	<i>L. cuauhtemoci</i>	32
	<i>D. ambigua</i>	13		
Ago	Bdelloidea	54	<i>D. ambigua</i>	65
	<i>L. acuminata</i>	21	<i>A. saltans</i>	18
	<i>D. ambigua</i>	7		
Sep	<i>L. acuminata</i>	45	<i>L. cuauhtemoci</i>	65
	<i>L. cuauhtemoci</i>	17	<i>A. saltans</i>	18
	Bdelloidea	16		
Oct	<i>T. tigris</i>	31	<i>P. dolichoptera</i>	60
	Bdelloidea	24	<i>L. cuauhtemoci</i>	15
	<i>L. acuminata</i>	14	<i>C. unicornis</i>	14
	<i>P. dolichoptera</i>	10		
Nov	<i>L. acuminata</i>	19		
	<i>P. dolichoptera</i>	16	<i>P. dolichoptera</i>	67
	<i>L. cuauhtemoci</i>	16	<i>C. unicornis</i>	20
	Bdelloidea	14		
	<i>T. tigris</i>	11		
Dic	<i>L. acuminata</i>	29		
	<i>P. dolichoptera</i>	23	<i>P. dolichoptera</i>	98
	Bdelloidea	20		
	<i>C. cf. eva</i>	9		
Ene	Bdelloidea	43	<i>L. cuauhtemoci</i>	72
	<i>B. urceolaris</i>	24	Bdelloidea	11
	<i>L. lunaris</i>	10		
Feb	<i>L. acuminata</i>	44	<i>L. cuauhtemoci</i>	69
	Bdelloidea	27	<i>P. dolichoptera</i>	27
	<i>P. dolichoptera</i>	10		
Mar-01	Bdelloidea	33		
	<i>L. lunaris</i>	24	<i>P. dolichoptera</i>	89
	<i>L. acuminata</i>	18		
	<i>P. dolichoptera</i>	12		

P. dolichoptera se presentó de octubre a marzo-01 en La Luna, con un valor máximo en noviembre con 222 ind. m⁻³ en la superficie. En El Sol resultó la especie con mayor densidad y frecuencia y presentó un aumento de densidad en los meses de octubre a diciembre, con valores máximos en noviembre de 821,111 ind. m⁻³ en la capa de fondo.

L. acuminata resultó la segunda especie con mayor densidad en La Luna; su valor máximo se presentó en septiembre con 833 ind. m⁻³ en el fondo, y presentó un comportamiento temporal similar al de los Bdelloidea.

En La Luna *B. urceolaris* se presentó en mayo y junio y en diciembre y enero, con densidades máximas durante enero de 278 ind. m⁻³ en la capa de fondo; no mostró tendencia alguna.

Cephalodella cf. *eva*, se encontró en La Luna en marzo-00, junio, octubre a diciembre y de febrero a marzo-01, con una densidad máxima en febrero de 167 ind. m⁻³ en la capa de fondo.

L. lunaris se presentó en La Luna con una constancia mayor durante el periodo de diciembre a marzo-00, y con densidades máximas en marzo-01 de 222 ind. m⁻³ en la superficie.

Por su parte *T. tigris* se presentó en La Luna de agosto a diciembre, con densidades máximas durante octubre de 333 ind. m⁻³ en el fondo.

Pleurotrocha sp. se presentó únicamente en el mes de mayo en La Luna con una densidad de 167 ind. m⁻³ en la capa de fondo, representando el 17% de la densidad mensual.

En El Sol *C. unicornis*, se presentó de septiembre a diciembre y en marzo-01, con una densidad máxima en noviembre de 286,667 ind. m⁻³ en el fondo.

H. bulgarica se desarrolló de marzo-00 a octubre en El Sol con valores máximos en mayo de 30,472 ind. m⁻³ en el fondo.

Biomasa

Quince taxa de rotíferos, uno de copépodos y tres de cladóceros (Anexo 5) fueron excluidas del cálculo de biomasa. En el caso de los microcrustáceos fue por no contar con las relaciones longitud-peso para la especie (ni para otras especies cercanas), además de no contar con suficientes individuos para la toma de medidas que al igual que con los rotíferos, no permitió garantizar medidas confiables. Sin embargo, estos taxa se presentaron con frecuencias y densidades bajas, por lo que se considera que no influyeron substancialmente en el resultado final.

La biomasa mensual del zooplancton en La Luna fue inferior por mucho, a la observada en El Sol (Fig. 4, Anexo 6). El resultado de la prueba de *t*-student de la biomasa del zooplancton entre los dos lagos, indica que no existe evidencia de similitud entre ellos ($t_c = -7.25$; $P < 0.05$).

Variación vertical de la biomasa del zooplancton

Con relación a la distribución vertical de la biomasa del zooplancton en La Luna se presentaron los valores de biomasa más altos durante seis meses en la capa del fondo (Fig. 4a) con porcentajes del 54 % hasta del 95%. En la superficie se presentaron valores de biomasa elevados en marzo-00 (97%), junio (85%) y noviembre (62 %), lo cual puede explicarse por la presencia de copépodos y cladóceros en esta capa de agua, ya que debido a su mayor talla contribuyeron de forma más importante a la biomasa. La biomasa total presentó dos incrementos (Fig. 4a), uno en julio en la capa de fondo (1.23 mg m^{-3}) y otro en noviembre (0.69 mg m^{-3}) en la superficie (Anexo 6). No se observó patrón temporal claro.

De manera similar a la densidad del zooplancton, la biomasa en El Sol mostró una clara tendencia a ser más abundante en el fondo durante todo el periodo de estudio de 58% hasta un 98 % de los individuos, a excepción del mes de julio (Fig. 4b). La biomasa presentó dos incrementos, uno en julio en la capa media (127 mg m^{-3}) y otro en noviembre (307 mg m^{-3}) en la capa de fondo (Anexo 6). No se observó un patrón temporal claro.

Variación vertical y temporal de la biomasa por grupo

En La Luna, la mayor contribución a la biomasa fue por parte de los microcrustáceos debido a su mayor talla, presentando valores elevados tanto en el fondo como en la superficie (Fig. 5).

La biomasa de los copépodos en La Luna, fue mayor en la superficie principalmente durante los meses de septiembre y octubre. Los cladóceros en la capa de fondo durante el mes de julio presentaron su valor de biomasa más elevado (1.2 mg m^{-3}). Ninguno de los grupos taxonómicos mostró una tendencia temporal clara.

En El Sol el mayor aporte a la biomasa mensual por parte de los rotíferos fue fundamentalmente en el periodo de octubre a diciembre, con valores máximos en la capa de fondo en el mes de noviembre (Fig. 5f, Anexo 7). Los cladóceros aportaron la mayor cantidad de biomasa en la primeros meses de muestreo (marzo-00 a agosto), sobre todo en la capa de fondo (Anexo 9). Posteriormente la biomasa fue reemplazada por la de los copépodos en los meses posteriores (Anexo 8), obteniendo un valor máximo en el mes de noviembre ($215,499 \text{ mg m}^{-3}$) en la capa de fondo.

Variación de la Biomasa de los principales taxa

El comportamiento de la biomasa de los taxa principales fue similar al de la su densidad.

Los taxa que contribuyeron sustancialmente ($\geq 80\%$) a la biomasa mensual y anual en ambos lagos fueron *L. cuauhtemoci* y *D. ambigua* por su talla (Tabla 8); de igual forma que *T. tigris*, *S. pectinata*, y *B. urceolaris* en La Luna. Los Bdelloidea y *P. dolichoptera* contribuyeron a la biomasa de estos lagos por su elevada densidad.

Tabla 8. Taxa que contribuyeron mayoritariamente ($\geq 80\%$) a la biomasa en los lagos del Nevado de Toluca México.

Mes	La Luna		El Sol	
	Taxa	%	Taxa	%
Mar-00	<i>D. ambigua</i>	95	<i>D. ambigua</i>	97
Abr	ND	ND	ND	ND
May	<i>L. cuauhtemoci</i>	93	<i>D. ambigua</i>	97
Jun	<i>L. cuauhtemoci</i>	67	<i>D. ambigua</i>	62
	Bdelloidea	20	<i>L. cuauhtemoci</i>	16
Jul	<i>D. ambigua</i>	97	<i>D. ambigua</i>	87
Ago	<i>D. ambigua</i>	93	<i>D. ambigua</i>	95
Sep	<i>L. cuauhtemoci</i>	91	<i>L. cuauhtemoci</i>	78
			<i>D. ambigua</i>	22
Oct	<i>D. ambigua</i>	63	<i>L. cuauhtemoci</i>	65
	<i>L. cuauhtemoci</i>	20	<i>P. dolichoptera</i>	16
Nov	<i>D. ambigua</i>	58	<i>L. cuauhtemoci</i>	67
	<i>L. cuauhtemoci</i>	37	<i>P. dolichoptera</i>	22
Dic	<i>P. dolichoptera</i>	48	<i>P. dolichoptera</i>	67
	<i>T. tigris</i>	14	<i>L. cuauhtemoci</i>	19
	Bdelloidea	13		
Ene	<i>S. pectinata</i>	48		
	<i>B. urceolaris</i>	22	<i>L. cuauhtemoci</i>	86
	Bdelloidea	19		
Feb	<i>L. cuauhtemoci</i>	72	<i>L. cuauhtemoci</i>	97
	<i>P. dolichoptera</i>	9		
Mar-01	<i>L. cuauhtemoci</i>	73	<i>L. cuauhtemoci</i>	51
	<i>P. dolichoptera</i>	9	<i>P. dolichoptera</i>	49

Diversidad y equitatividad

La diversidad en La Luna fue más alta respecto de la observada en El Sol (Anexo 10). El resultado de la prueba de *t*-student de la diversidad de zooplancton entre los dos lagos, indica que no existe evidencia de similitud entre ellos ($t_c = 5.06$; $P < 0.05$).

Variación vertical y temporal de la diversidad y equitatividad

El análisis gráfico de la variación vertical de la diversidad y equitatividad (Figs. 6 y 7) muestra de manera general un comportamiento homogéneo entre las tres capas de agua en La Luna. Por su parte, El Sol se mostró más heterogéneo excepto durante los meses iniciales donde fue menor en el fondo.

En La Luna durante seis meses la diversidad fue mayor en el fondo, los valores más elevados de diversidad fueron en los meses de noviembre y diciembre con 2.9 bits ind⁻¹ en el fondo y a media agua respectivamente. La menor diversidad se presentó de junio a agosto con 0 y 0.7 bits ind⁻¹ en las capas de media y fondo respectivamente (Fig. 6a), donde predominaron los Bdelloidea.

En El Sol el valor máximo se presentó en septiembre en la capa media (2.2 bits ind⁻¹.) para descender progresivamente hasta alcanzar valores más bajos en los meses posteriores, asociado a la dominancia de *P. dolichoptera* (Fig. 6b).

La equitatividad refleja la homogeneidad relativa del aporte en densidad de cada uno de los taxa. En la Fig. 7 se observan valores más altos en La Luna, mientras que en El Sol existió dominancia de algunas especies provocando una disminución de la equitatividad sobre todo en diciembre, donde *P. dolichoptera* presentó la dominancia absoluta.

Análisis bidimensional de frecuencia y abundancia

El análisis bidimensional permitió separar cada especie en función de su frecuencia y abundancia. En La Luna (Fig. 8a) los taxa dominantes fueron once: cuatro de hábitos pelágicos (*L. cuauhtemoci*, *D. ambigua*, *A. saltans* y *P. dolichoptera*), seis de hábitos litorales que incursionan en la zona pelágica (*B. urceolaris*, *L. lunaris*, *L. acuminata*, *T. collaris*, *T. tigris*) y dos de hábitos litorales (Bdelloidea y *Cephalodella*. cf. *eva*).

En El Sol (Fig. 8b) los taxa dominantes fueron diez, siete de hábitos pelágicos (*L. cuauhtemoci*, *D. ambigua*, *A. saltans*, *P. dolichoptera*, *C. unicornis*, *H. bulgarica* y *S. pectinata*) y tres litorales (Bdelloidea, *E. pompholygodes* y *T. tetractis*).

De las 16 especies catalogadas como dominantes entre ambos lagos, solo 5 fueron coincidentes (Tabla 9) y de estas, cuatro fueron de hábitos pelágicos mientras que Bdelloidea es de hábitos litorales.

Los taxa constantes fueron de hábitos pelágicos en La Luna (*H. bulgarica*) y litorales en El Sol (*L. flexilis* y *A. cf. setulosa*).

Tabla 9. Especies dominantes (D) y constantes (C) de los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, México. Pe = Pelágico, Li = Litoral, I = Litoral con incursiones en la zona pelágica. * = Rara, - = Ausente.

Taxa	La Luna	El Sol
<i>A. cf. setulosa</i>	*	CLi
<i>D. ambigua</i>	DPe	DPe
<i>E. pompholygodes</i>	-	DLi
<i>L. cuauhtemoci</i>	DPe	DPe
<i>A. saltans</i>	DPe	DPe
<i>B. urceolaris</i>	DLi	*
Bdelloidea	DLi	DLi
<i>C. cf. eva</i>	DLi	*
<i>C. unicornis</i>	*	DPe
<i>H. bulgarica</i>	CP	DPe
<i>L. acuminata</i>	DI	*
<i>L. flexilis</i>	-	CLi
<i>L. lunaris</i>	DI	*
<i>P. dolichoptera</i>	DPe	DPe
<i>S. pectinata</i>	*	DPe
<i>T. collaris</i>	DI	*
<i>T. tetractis</i>	*	DLi
<i>T. tigris</i>	DI	-

Sucesión

Para conocer la secuencia temporal de unas especies por otras, se graficaron aquellas que representaron al menos en una ocasión una abundancia mensual mayor del 20%.

La sucesión de los taxa dominantes en La Luna muestra que los Bdelloidea fueron dominantes de marzo-00 hasta agosto, para ser sucedidos de septiembre a diciembre por el grupo de rotíferos conformado por *L. acuminata*, *P. dolichoptera*, y *T. tigris*, (Fig. 9a). Por el otro lado, en El Sol, *D. ambigua* dominó de marzo-00 a agosto y fue substituida principalmente por *P. dolichoptera* el resto del año. Ambas especies disminuyeron en densidad cuando la población de *L. cuauhtemoci* aumentó en número (Fig. 9b).

El resto de las especies dominantes en ambos lagos se presentaron en periodos cortos, sin llegar a ser los taxa con mayor índice de importancia. Tales son los casos de *B. urceolaris* durante enero y *L. lunaris* en los meses de marzo-00 y 01 en La Luna y en El Sol de *C. unicornis* en octubre-noviembre y *H. bulgarica* en marzo-00 y mayo.

Asociación de especies

El AC en La Luna permitió diferenciar tres grupos principales al realizar un corte a una similitud de 0.7 (Fig. 10a). El primero está conformado por los meses de enero, mayo y junio, de los cuales los dos últimos son más parecidos entre sí. Este grupo se caracterizó por el aumento de la densidad de *B. urceolaris*.

El segundo grupo incluyó los meses de septiembre a diciembre, febrero y marzo-01, los cuales coinciden en estar representados principalmente por *P. dolichoptera*, *T. tigris* y *C. cf. eva* y no presentar o tener bajas densidades de *A. saltans* y *B. urceolaris*.

El tercer grupo está formado por julio, agosto y marzo-00, sin embargo no es clara la causa de agrupamiento, excepto por la ausencia de *P. dolichoptera*.

El AC en El Sol permitió diferenciar dos grupos principales al realizar el corte a una similitud de 0.6 (Fig. 10b). El primero está constituido por los meses de octubre a marzo-01, en el que se agruparon principalmente por tener una mayor representación de *P. dolichoptera* y por la ausencia ó por mostrar densidades bajas de *D. ambigua*, *H. bulgarica* y *A. saltans*. Se distinguen dos subgrupos, el de octubre a diciembre, que coincide en presentar abundancias elevadas de *P. dolichoptera*, *C. unicornis* y *S. pectinata* y el de enero a febrero con una disminución o ausencia de las mismas.

El segundo grupo está formado por los meses de marzo-00 a septiembre, dentro de los cuales son más semejantes los meses de julio y agosto. Esta temporada se caracterizó por presentar especies como *D. ambigua*, *H. bulgarica*, *A. saltans* y *T. tetractis*.

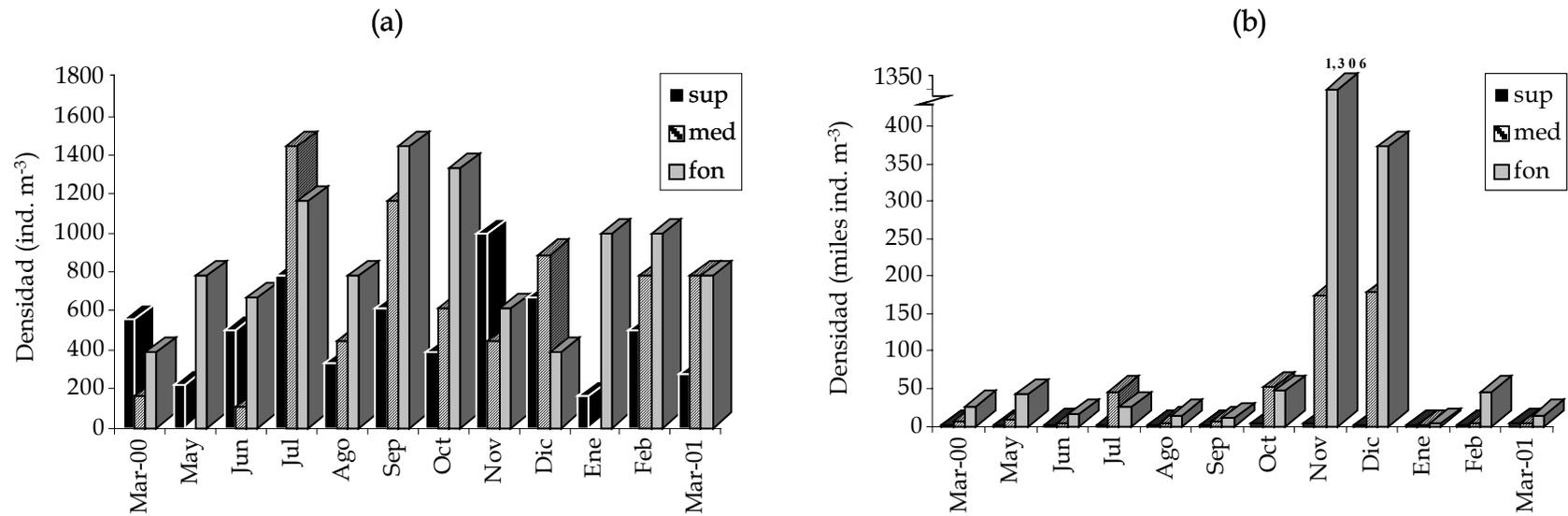


Fig. 2. Variación vertical y temporal de la densidad del zooplancton (ind. m⁻³) en los lagos La Luna (a) y El Sol (b), Nevado de Toluca, Méx. ↗ = Corte realizado a la escala.

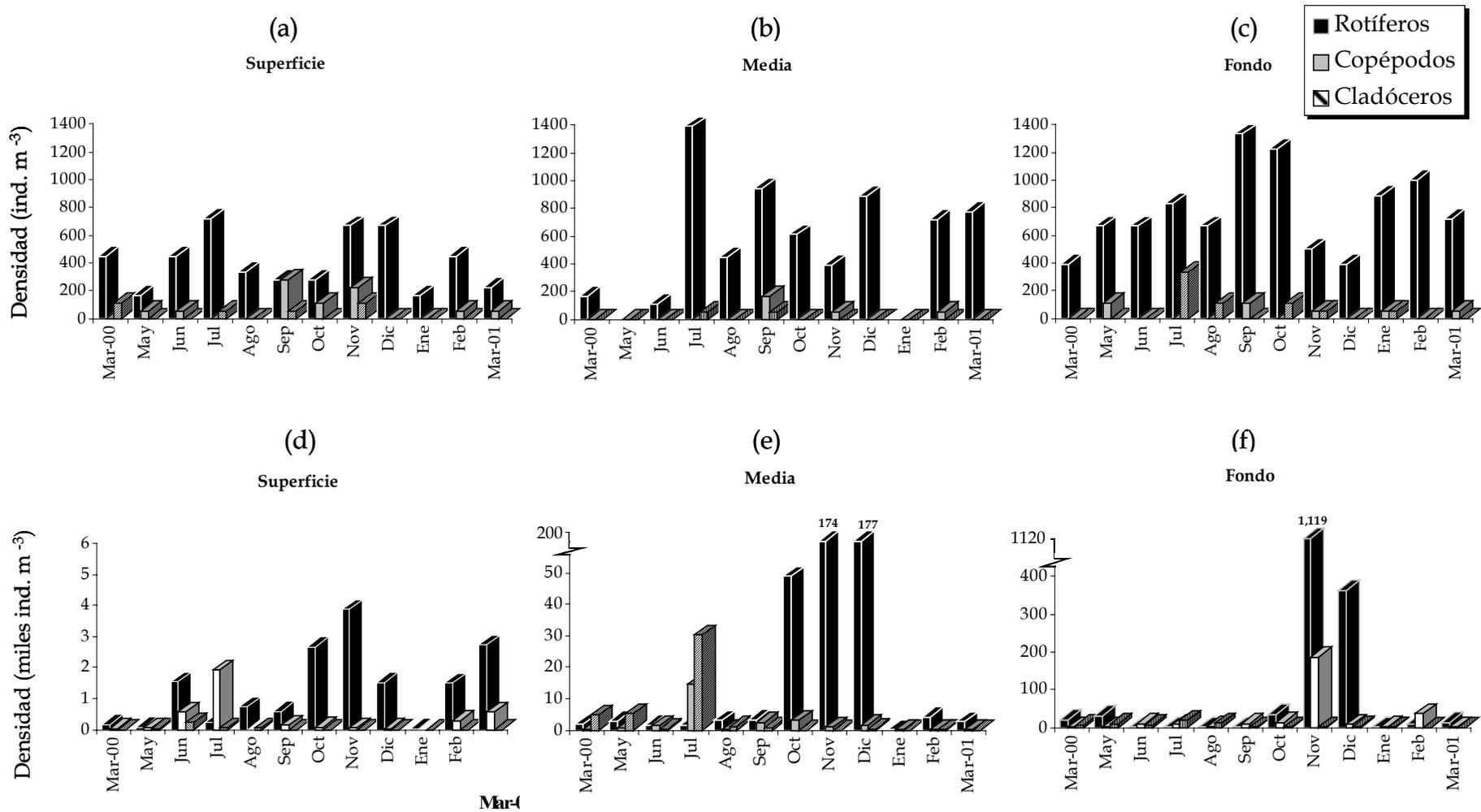


Fig. 3. Variación vertical y temporal de la densidad por grupo (ind. m⁻³) del zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros) en los lagos La Luna (a-c) y El Sol (d-f), Nevado de Toluca, Méx. ↗ = Corte realizado a la escala.

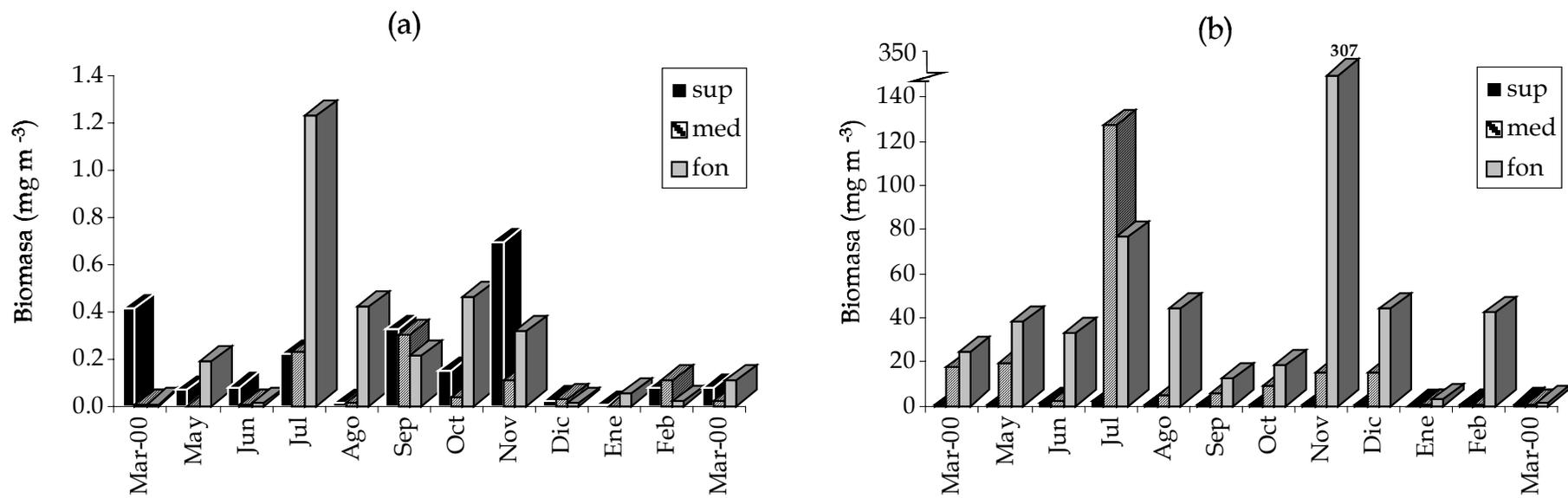


Fig. 4. Variación vertical y temporal de la biomasa del zooplancton (mg m^{-3}) en los lagos La Luna (a) y El Sol (b), Nevado de Toluca, Méx. = Corte realizado a la escala.

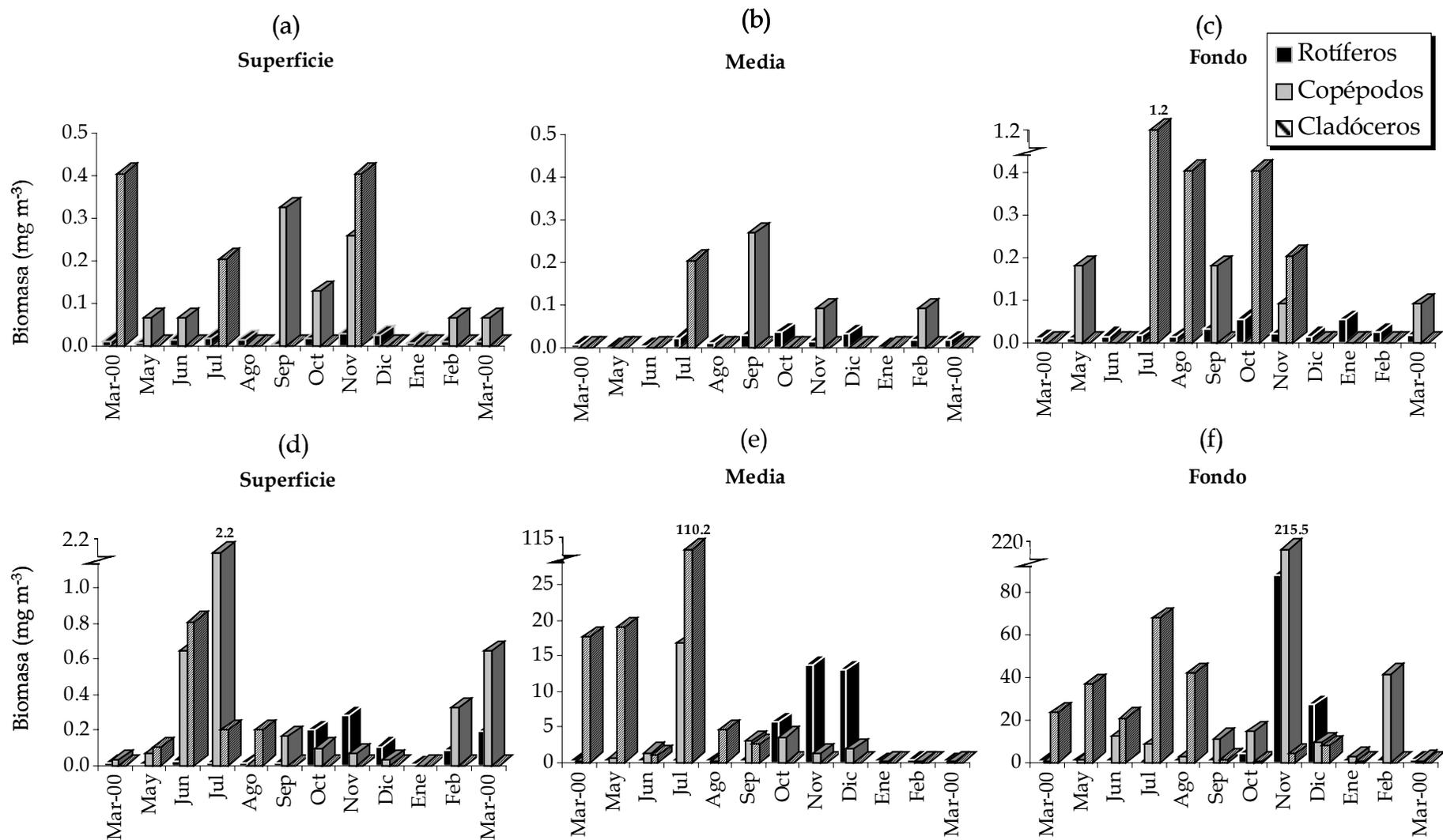


Fig. 5. Variación vertical y temporal de la biomasa por grupo (mg m^{-3}) del zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros) en los lagos La Luna (a-c) y El Sol (d-f), Nevado de Toluca, Méx. \nearrow = Corte realizado a la escala.

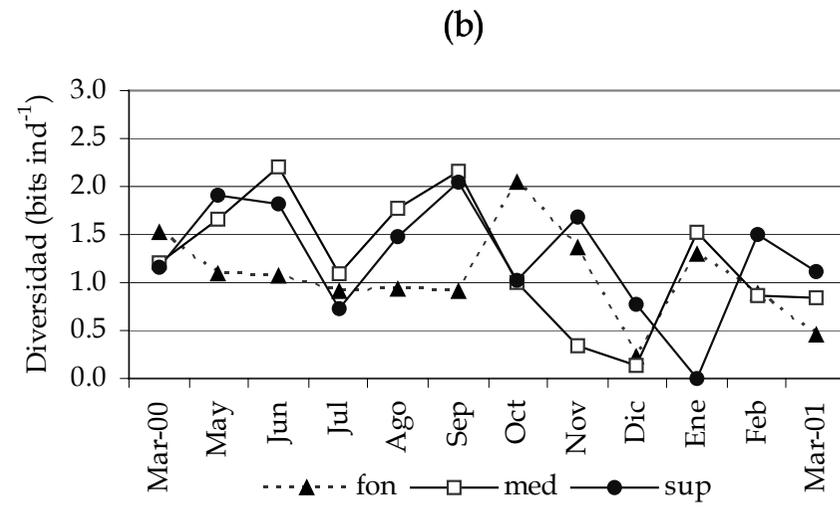
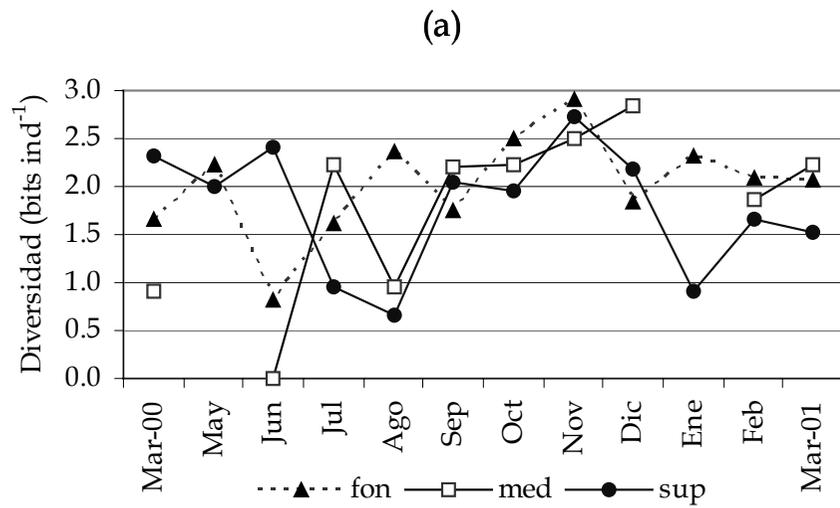


Fig. 6. Variación vertical de la diversidad de Shannon y Wiener (H') del zooplancton en los lagos La Luna (a) y El Sol (b), Nevado de Toluca, Méx.

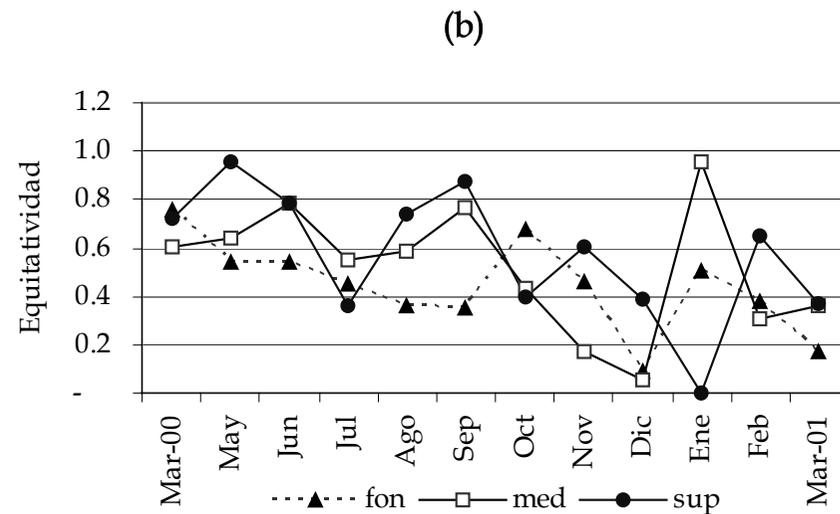
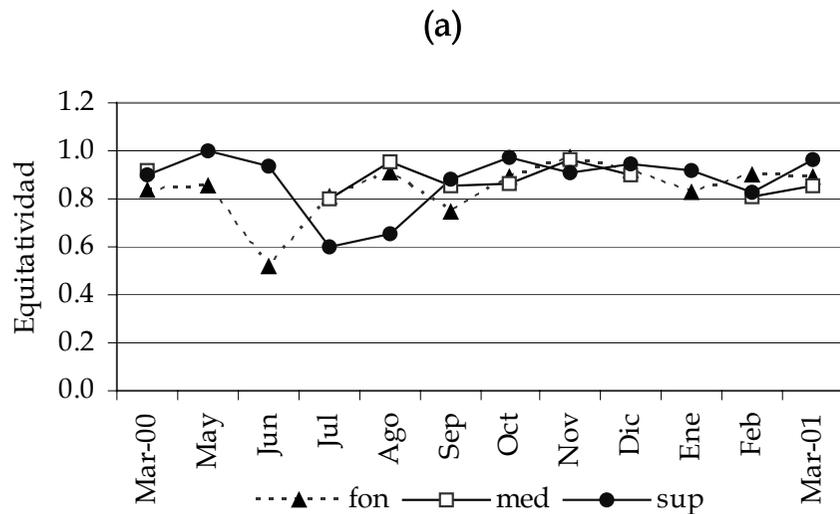


Fig. 7. Variación vertical de la equitatividad de Pielou (J') en los lagos La Luna (a) y El Sol (b), Nevado de Toluca, Méx.

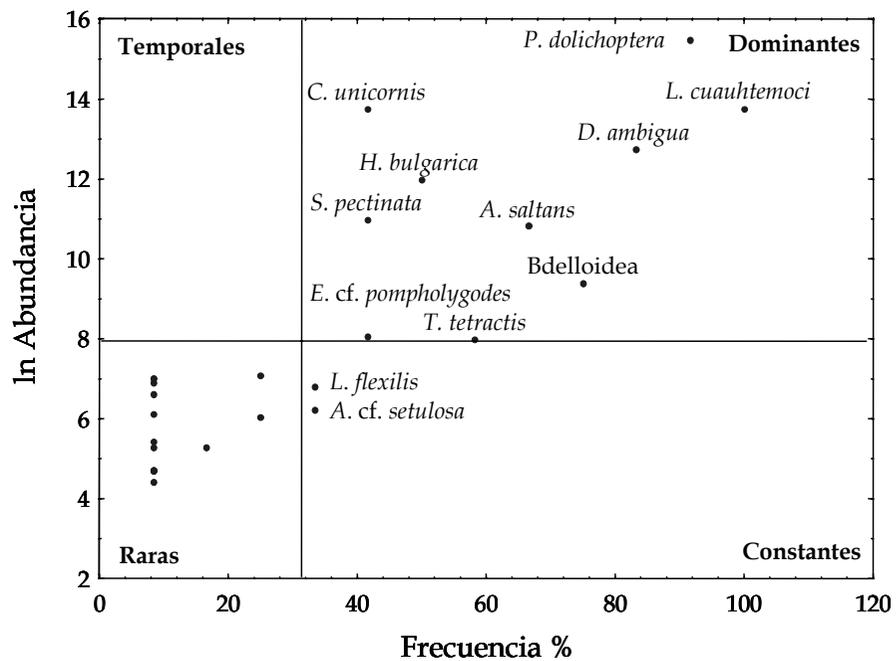
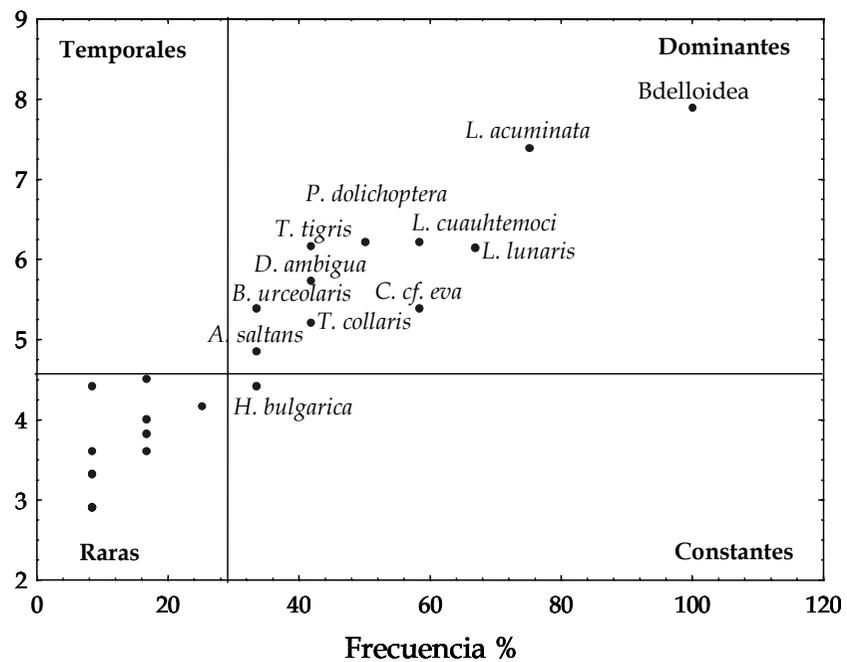


Fig. 8. Análisis bidimensional de frecuencia-abundancia del zooplancton en los lagos La Luna (a) y El Sol (b), Nevado de Toluca, Méx.

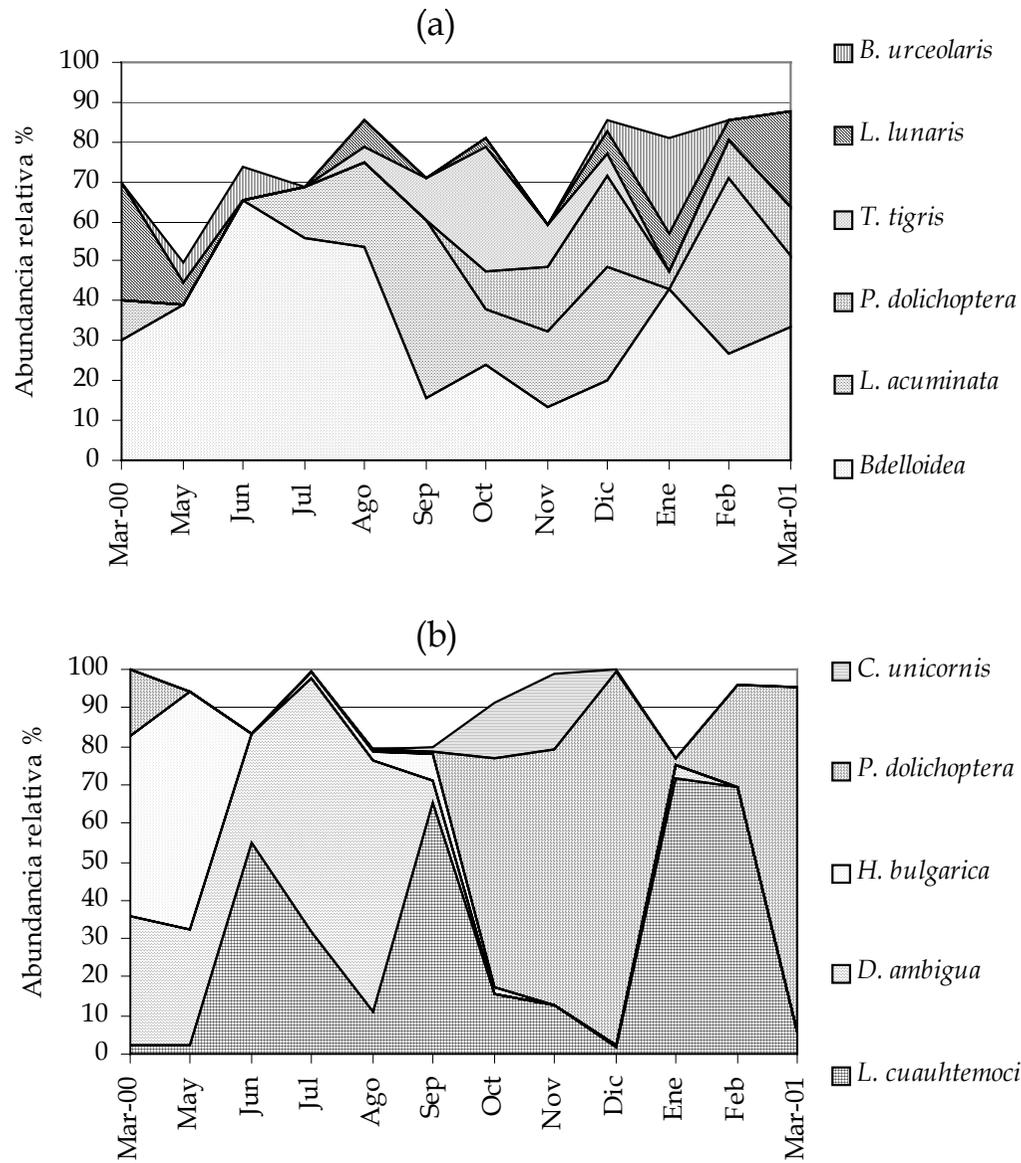


Fig. 9. Sucesión de especies dominantes en los lagos La Luna (a) y El Sol (b), Nevado de Toluca, Méx.

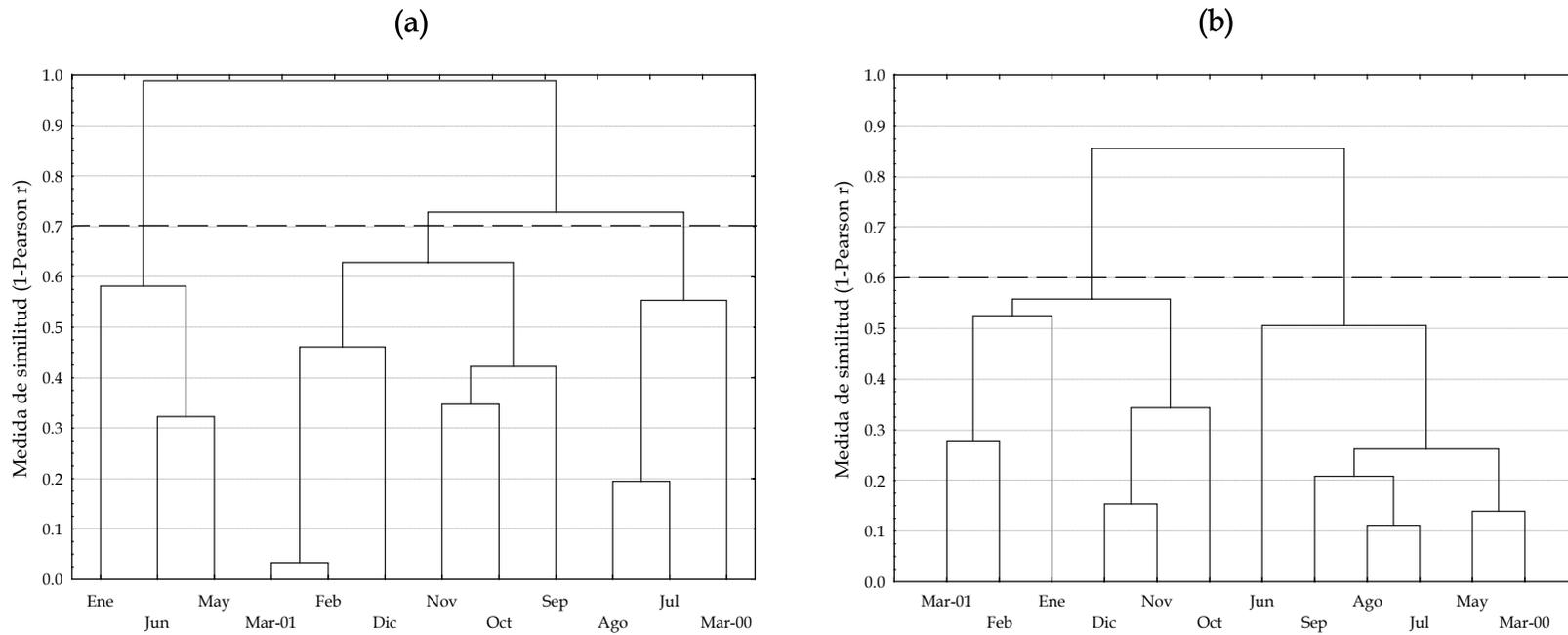


Fig. 10. Análisis de conglomerados (promedio entre grupos) con base en la densidad del zooplancton en los lagos La Luna (a) y El Sol (b), Nevado de Toluca, Méx.

DISCUSIÓN

Se observaron diferencias importantes entre los dos lagos de estudio. La Luna se caracterizó por presentar abundancia y frecuencia alta de taxa de hábitos litorales (e.g., *Bdelloidea*, *L. acuminata*, y *L. lunaris*), mientras que en El Sol predominaron los de hábitos pelágicos (e.g., *L. cuauhtemoci*, *P. dolichoptera* y *D. ambigua*). La Luna presentó menor densidad (i.e., 1%) y biomasa (0.7%) anual que El Sol. El zooplancton en La Luna mostró una mayor distribución entre las tres profundidades de estudio, con una tendencia a presentar porcentajes mayores en el fondo; en contraparte, en El Sol los organismos se ubicaron preferentemente en aguas del fondo. Finalmente, la diversidad y equitatividad fueron mayores en La Luna respecto de El Sol.

Componentes zooplanctónicos de los lagos El Sol y La Luna

La diferencia en la composición taxonómica del zooplancton, comparando entre los estudios anteriores y el presente, se puede deber al tipo de muestreo realizado. En la presente investigación las muestras fueron obtenidas en la zona pelágica con un volumen de 18 L a tres diferentes profundidades y con una frecuencia de muestreo mensual; mientras que, los registros anteriores proceden del análisis de uno o dos muestreos realizados en la zona litoral por medio de arrastres y con grandes volúmenes de agua filtrados. En la Tabla 10 se enlistan los taxa que no fueron encontrados en el presente estudio, y que fueron registrados previamente.

La presencia de los nuevos registros en ambos lagos, incluso para México, deja de manifiesto el desconocimiento general que se tiene del zooplancton en los lagos mexicanos, incluyendo tópicos tan básicos como la composición de este grupo.

El porcentaje de taxa de zooplancton encontrado en común, en ambos lagos, fue del 70%. Lo anterior contrasta con el trabajo de Sarma *et al.* (1996), quienes no encontraron coincidencia de los taxa de rotífero entre los dos lagos; sin embargo estos autores no mencionan las causas posibles. Como referencia, Caballero-Miranda (1996) encontró que de un total de 21 especies de diatomeas en los mismos lagos, el 40% de ellas es común entre ambos (8 especies). La autora explica esta disimilitud con base en el menor pH y conductividad de La Luna.

Tabla 10. Listado de especies de zooplancton registradas con antelación en La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, México, que no fueron encontradas en el presente estudio. X= registrado. 1 = Sarma *et al.*, 1996; 2 = Camacho, 1996; 3 = Cervantes y Gutiérrez, 1996; 4 = Elías *et al.*, 1997; 5 = Grimaldo-Ortega *et al.*, 1998; 6 = Cervantes *et al.*, 2000. Li = litoral; Pe = pelágico; Be = bentónico; Ve = entre la vegetación; Ps = psamon. El subíndice en el hábitat se refiere al autor que lo menciona: 1 = Edmondson, 1959; 2 = Elliot, 1977; 3 = Koste, 1978; 4 = Pennak, 1989; 5 = Norgady y Pourriot, 1995.

Taxón	La Luna	El Sol	Hábitat	Ref.
Orden Anomopoda				
<i>Biapertura affinis</i> Leydig, 1860		X	Li ⁴	3, 4
<i>Biapertura intermedia</i> Sars, 1862	X		Li ⁴	3, 4
<i>Ilyocryptus nevadensis</i> Cervantes-Martínez <i>et al.</i> , 2000	X		Be	6
<i>Pleuroxus</i> sp.		X	Li ¹	3
Orden Calanoida				
<i>Mastigodiptomus moctezumae</i> (Brehm, 1955)	X		Pe Li	2,5
<i>Leptodiptomus novamexicanus</i> (Herrick, 1895)	X		Li	2, 5
<i>Leptodiptomus assiniboaiensis</i> (Anderson, 1971)		X	Li	2,5
Orden Cyclopoida				
<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars, 1863)	X	X	Li	2, 5
<i>Eucyclops</i> cf. <i>bondi</i> Kiever, 1934	X		Li	2
Orden Ploimida				
<i>Brachionus bidentatus</i> Anderson, 1889		X	Ve ³	1
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)		X	Pe ²	1
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)		X	Pe	1
<i>Colurella colurus</i> (Ehrenberg, 1830)		X	Ps ³	1
<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller 1786)	X			1
<i>Lepadella patella</i> (O.F. Müller 1786)	X			1
<i>Lepadella quinquecostata</i> (Lucks, 1912)		X		1
<i>Lepadella rhomboides</i> (Gosse, 1886)	X			1
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1815)		X		1
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)		X		1
<i>Lecane inopinata</i> Haring and Myers, 1926	X			1
<i>Lecane scutata</i> (Haring and Myers, 1926)		X		1
<i>Lecane tenuiseta</i> Haring, 1914		X		1
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1838)		X		1
<i>Cephalodella hoodi</i> (Gosse, 1896)		X		1
<i>Notommata glyphura</i> Wulfert, 1935		X	B ⁵	1
<i>Taphrocampa annulosa</i> Gosse, 1851		X		1
<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)	X		Pe	1
<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse, 1887)		X		1
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	X		Pe ² , Li ³	1
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943		X	Pe ²	1
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg, 1831			Pe ³	
<i>Aspelta lestes</i> Haring and Myers, 1928		X	Be ³	1
<i>Dicranophorus forcipatus</i> (O.F. Müller, 1786)		X		1
<i>Dicranophorus grandis</i> (Ehrenberg, 1832)	X		Ve ³	1
Orden Flosculariaceae				
<i>Testudinella emarginula</i> (Stenroos, 1898)		X	Ve ³	1
Total	13	22		

Los lagos se diferencian significativamente en el pH, la conductividad, el nitrógeno (NO₂, NO₃, NT) y los silicatos (Alcocer, com pers), así como en la concentración de clorofila a (Alcocer *et al.*, 2004). Sin embargo, de todas estas, solo el pH es mencionado como causante de variación en la riqueza específica de algunos cuerpos de agua, ya que puede provocar la extinción y reemplazo de especies sensibles, particularmente entre las 5 y 6 unidades de pH (Fott *et al.*, 1994; Stuchlík *et al.*, 1985 en Kopáček *et al.*, 2000). Ejemplo de lo anterior fue la virtual desaparición del copépodo *Arctodiaptomus alpinus* relacionada con la acidificación del lago Paione Superior en los Alpes Italianos (Cammarano y Manca, 1997). Así mismo la disminución del pH a 4.4-4.8 provocó altas concentraciones de aluminio tóxico en el lago Černé en las montañas de Šumava, Bohemia, provocando la extinción de algunas especies de cladóceros (Pražáková y Fott, 1994).

Otro hecho que puede provocar la extinción o reemplazo de especies en el zooplancton, particularmente aquellas de tallas grandes, es la introducción de especies exóticas de depredadores (i.e., peces), como lo señalan Cammarano y Manca (1997), Cavalli *et al.* (2001) y Larson *et al.* (2002). Tomando en cuenta que en El Sol se introdujeron truchas (*Onchorhynchus mykiss*) en fecha y cantidad desconocidas, se podría suponer que especies de talla grande, tales como *L. cuauhtemoci* y *D. ambigua*, pudieran haber sido eliminadas por este pez, sin embargo los resultados de este estudio muestran que no ocurre así.

También, es probable que junto con las truchas se hayan introducido especies de zooplancton ajenas al sistema, las cuales pudieron adaptarse a las condiciones del lago y ser causa de las diferencias observadas. Desafortunadamente, es difícil conocer cuales especies pudieron haber sido introducidas, ya que, por un lado, la coincidencia de taxa en ambos lagos es elevada y, por el otro, la mayoría de las especies encontradas son descritas en la literatura como de distribución amplia (Tabla 11).

Tabla 11. Listado y distribución de los taxa de zooplancton determinados en los lagos La Luna y El Sol, Nevado de Toluca, México. X = presente, – = ausente. Cos = Cosmopolita; EU = Estados Unidos; E = Europa; NA = Norteamérica; SA = Sudamérica. El subíndice se refiere al autor que menciona su distribución: 1 = Koste, 1978; 2 = Camacho, 1996; 3 = Cavalli *et al.*, 1998; 4 = Suárez *et al.*, 2000; 5 = Center for Freshwater Biology, 2004; 6 = Jersabek *et al.*, 2005.

Taxa	La Luna	El Sol	Distribución
Orden Anomopoda			
<i>Alona cf. setulosa</i> Megard, 1967	X	X	EU ⁵
<i>Alonella pulchella</i> Herrick, 1884	X	X	EU ⁵
<i>Eurycercus cf. pompholygodes</i> (Frey, 1975)	–	X	EU ⁵
<i>Daphnia ambigua</i> (Scourfield, 1947)	X	X	EU ⁵
Orden Calanoida			
<i>Leptodiaptomus cuauhtemoci</i> (Osorio-Tafall, 1941)	X	X	NA ⁴
Orden Cyclopoida			
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	X	X	NA ² , E ²
Orden Bdelloidea			
Bdelloidea	X	X	
Orden Ploimida			
<i>Ascomorpha saltans</i> Bartsch, 1870	X	X	EU ^{5,6} , Cos ¹
<i>Aspelta psitta</i> Harring y Myers 1928	–	X	NA ⁵ , Austria ¹
<i>Brachionus urceolaris</i> (O. F. Müller, 1773)	X	X	Cos ¹
<i>Cephalodella cf. ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	X	X	E ¹ , NA ⁶
<i>Cephalodella cf. eva</i> (Gosse, 1887)	X	X	EU ⁶ , Cos ⁶
<i>Cephalodella cf. mira</i> Myers, 1934	X	–	NA ^{6,1} , SA ¹ , E ¹
<i>Cephalodella cf. vitella</i> Wulfert, 1956	X	–	Alemania ¹
<i>Cephalodella delicata</i> (Wulfert), 1961	X	–	E ¹
<i>Cephalodella panarista</i> Myers, 1924	–	X	E ¹ , NA ^{1,6}
<i>Cephalodella tenuiseta</i> (Burn), 1980	–	X	NA ¹ , E ¹ , Cuba ⁶
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse, 1886)	–	X	Cos ¹ , NA ⁶ , Tailandia ⁶
<i>Dicranophorus</i> sp.	X	–	Cos ¹ , NA ⁶
<i>Lecane flexilis</i> (Gosse, 1886)	–	X	EU ⁶ , Cos ¹ , Suiza ⁶
<i>Lecane furcata</i> (Murria, 1913a)	X	–	EU ⁶ , Alemania ⁶ , Pto. Rico ⁶
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	X	X	EU ⁶ , Panamá ⁶
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	X	X	EU ⁶
<i>Notommata cerberus</i> Gosse, 1886	X	X	EU ⁶ , Paleártica ¹
<i>Pleurotrocha</i> sp.	X	–	
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1935	X	X	NA ⁵ , E ³ , SA ¹
<i>Proales</i> sp.	–	X	
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	X	X	USA ⁵ , Cos ¹ , Inglaterra ⁶
<i>Trichocerca collaris</i> (Rousselet, 1896)	X	X	EU ⁶
<i>Trichocerca longiseta</i> (Schränk, 1802)	–	X	Cos ¹ , EU ⁶
<i>Trichocerca tigris</i> (O.F. Müller, 1786)	X	–	Cos ¹ , NA ⁶
<i>Trichocerca vernalis</i> Hauer, 1936	X	–	EU ⁶
<i>Trichotria tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	X	X	Cos ¹ , NA ⁶
Orden Flosculariaceae			
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	X	X	EU ⁵
<i>Hexarthra bulgarica</i> (Wiszniewski, 1933)	X	X	E ¹ , NA ⁶ , India ⁶

Especies comunes con otros lagos de alta montaña

De los 35 taxa registrados en el presente trabajo únicamente 11 (31%) coinciden en haber sido registrados previamente en otros lagos de alta montaña (Tabla 12). De los anteriores, solamente 4 (11.4%) son mencionadas como taxa de latitudes tropicales en este tipo de lagos (*P. dolichoptera*, *C. unicornis*, *L. lunaris* y *S. pectinata*). Finalmente, *H. bulgarica* es la única especie de rotífero encontrada en los lagos del Nevado de Toluca que es considerada como típica de lagos de alta montaña (Dumont, 1980; Modenutti, 1993).

Tabla 12. Especies de zooplancton encontradas en este estudio y registradas en otros lagos de alta montaña. Temp = templado; Trop = tropical. 1 = Thomasson, 1956; 2 = Morales-Baquero, 1987; 3 = Modenutti, 1993; 4 = Cammarano y Manca, 1997; 5 = Cavalli *et al.*, 1998; 6 = Girdner y Larson, 1995; 7 = McNaught *et al.*, 1999; 8 = Segers y Babu, 1999; 9 = Swadling *et al.*, 2000; 10 = Knapp *et al.*, 2001; 11 = Larson *et al.*, 2002.

Especie	País	Lago o Localidad	Latitud	Ref.
<i>Colurella obtusa</i>	España	Sierra Nevada	Temp	2
<i>Brachionus urceolaris</i>	Estados Unidos	Varias pozas en Mount Rainier	Temp	6
<i>Conochilus unicornis</i>	Noruega	Kaldevellsjön	Temp	1
	Estados Unidos	Varias pozas en Mount Rainier	Temp	6
	Estados Unidos	Mowich	Temp	11
	Estados Unidos	Varios lagos	Temp	10
	Suiza	Hobschensee	Temp	1
	Perú	Laguna Rinconada	Trop	1
<i>Daphnia ambigua</i>	Estados Unidos	Mowich	Temp	11
	Canadá	Territorio Yukon NW	Temp	9
<i>Hexarthra bulgarica</i>	España	Sierra Nevada	Temp	2
	Argentina	Laguna Toncek	Temp	3
<i>Lecane furcata</i>	España	Sierra Nevada	Temp	2
<i>Lecane flexilis</i>	Suiza	Istjern	Temp	1
	Estados Unidos	Mowich	Temp	11
	España	Sierra Nevada	Temp	2
<i>Lecane lunaris</i>	India	Deviculam	Trop	8
	Italia	Lagos Paione	Temp	4
	Noruega	Kaldevellsjön	Temp	1
	España	Sierra Nevada	Temp	2
<i>Lepadella acuminata</i>	España	Sierra Nevada	Temp	2
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	Francia	Alpes franceses	Temp	5
	Perú	Lago Titicaca	Trop	1
	Canadá	Snowflake	Temp	7
	Canadá	Territorio Yukon NW	Temp	9
<i>Synchaeta pectinata</i>	India	Devikulam	Trop	8
	Canadá	Snowflake	Temp	7
<i>Trichothria tetractis</i>	España	Sierra Nevada	Temp	2

A pesar de que la distribución de los taxa es amplia, numerosos estudios han puesto de manifiesto que la mayoría de los organismos tienen una distribución más limitada de lo que se reconoce (e.g., Ciros-Pérez *et al.*, 2001; Petrusek *et al.*, 2004), ya que

existen grupos de especies que son morfológicamente similares, pero que son genética y ecológicamente diferentes, y se les ha otorgado erróneamente una clasificación de cosmopolita o de amplia distribución (Gómez *et al.*, 2002).

Riqueza taxonómica

La riqueza total encontrada en los lagos del Nevado de Toluca, El Sol y La Luna, es elevada (27 taxa por cada uno). Considerando los 22 nuevos registros del presente trabajo para La Luna y los determinados en los estudios anteriores (Cervantes y Gutiérrez, 1996; Sarma *et al.*, 1996; Grimaldo-Ortega *et al.*, 1998), la nueva cifra asciende a 35 taxa. Por su parte, en El Sol sumando los 16 nuevos registros del presente estudio y los anteriores registros (Sarma *et al.*, 1996; Camacho, 1996; Cervantes y Gutiérrez, 1996; Elías *et al.*, 1997; Grimaldo-Ortega *et al.*, 1998; Cervantes *et al.*, 2000), se asciende a un total de 38 taxa.

Los valores altos de riqueza taxonómica (27 taxa) de los lagos del Nevado de Toluca no corresponden con lo observado en otros lagos de alta montaña templados, o tropicales.

Algunos autores como Larson *et al.* (2002) reportan 12 (1966-1967) y 22 especies en el lago Mowich en Washington (1988-1999), mientras que Cammarano y Manca (1997) encuentran entre 11 y 18 especies para los tres lagos Paione, en Italia. En el lago argentino de alta montaña Toncek, Modenutti (1993) determinó 7 especies de zooplankton (diciembre-1990 a marzo-1991) y Laxhuber (1987) reporta 20 especies tan sólo de rotíferos en el Lago alemán Königsee (1982-1983).

En otros estudios temporalmente más cortos, Nauwerck (1994) y Cavalli *et al.* (2001) reportan entre 4 y 8 especies por muestra analizada en lagos templados, resultados que coinciden con lo observado en algunas muestras de los lagos de estudio, aunque la riqueza de algunos meses de los lagos mexicanos alcanzó hasta 11 especies.

Según Swadling *et al.* (2000) el promedio de riqueza de 30 lagos (de diferente naturaleza y altitud) en el norte de Canadá fue de 6.9 especies, la cual es inferior al promedio de lo observado en los lagos La Luna (8.1 ± 1.3) y El Sol (8.8 ± 1.9)

Los resultados sobre la riqueza taxonómica de algunos lagos tropicales de alta montaña son mayores a aquellos de tipo templado; por ejemplo, Thomasson (1956) reporta 23 especies para una muestra de la bahía Puno Chucuito, en el Lago Titicaca y Segers y Babu (1999) reportan 24 especies de rotíferos en una muestra cualitativa de zooplankton, en el lago hindú Devikulam. Sin embargo hay que considerar que los lagos mencionados presentaron vegetación acuática sumergida "prominente" en el litoral y las muestras fueron tomadas de volúmenes mayores.

En el lago subtropical Huoca-Huasi (4200 msnm) en Argentina, Villagra de Gamundi (1986 en Modenutti, 1993) reportó una comunidad que incluye 3 especies de copépodo, 12 de cladóceros, y dos de rotíferos.

Otros estudios en lagos tropicales de alta montaña han reportado riqueza de especies baja. De un total de 40 lagos africanos, Löffler (1964) reportó que solo 4 de éstos presentaron alguna especie de rotífero planctónico y solo en 10 menciona la presencia alguna de cladóceros. Lo cual los hace muy diferentes de los lagos mexicanos. Sin embargo el autor no proporciona información detallada al respecto, lo cual limita las posibilidades de comparación.

El dominio de la riqueza específica por parte de los rotíferos ha sido observada en lagos de alta montaña, como los lagos franceses Muzelle, donde se registran cuatro taxa de rotíferos, una de copépodo y una de cladóceros, y en el lago Petarel con cinco taxa de rotíferos, dos de copépodos y una de cladóceros (Cavalli *et al.*, 2001). Ninguno de los trabajos mencionados presentó una dominancia tan conspicua de este grupo como en los lagos analizados en el presente estudio.

Densidad

La diferencia de densidad del zooplancton entre los lagos de estudio, podría estar en función de la cantidad, la calidad de alimento y de las variables ambientales que resultaron significativamente diferentes entre ambos lagos (pH, conductividad, NO₂, NO₃, NTy SiO₄, Alcocer 2005, com pers). Camarano y Manca (1997), mencionan que en el Lago Paione superior, la desaparición del zooplancton fue causada por la inanición inducida inicialmente por el pH. Y ya que Alcocer *et al.* (2004), reportaron concentraciones de biomasa de fitoplancton más bajas en La Luna respecto de las observadas en El Sol. Es posible que la menor cantidad de alimento y la exposición a un menor pH limiten el desarrollo del zooplancton en La Luna.

Se sabe que un pH menor de 5 unidades puede provocar variaciones significativas en la composición y abundancia de especies del zooplancton lacustre (Locke y Spurules, 1994, en Cammarano y Manca, 1997). Es posible en los lagos del Nevado de Toluca estén influenciados por este parámetro ya que se encuentran en este rango de pH (4.7 ± 1.2 en La Luna y de 5.4 ± 0.3 en El Sol).

La densidad máxima de zooplancton observada en La Luna es comparativamente menor a los máximos observados en otros lagos oligotróficos de alta montaña, mientras que en El Sol son más altos que aquellos observados en otros lagos particularmente sus datos de fondo (Tabla 13). Aunque hay que considerar que fue solamente una especie la que causó valores extremos en El Sol (*P. dolichoptera*).

Tabla 13. Comparación de la densidad (ind. m⁻³) y la biomasa (mg m⁻³) de zooplancton de los lagos La Luna y El Sol con lagos de alta montaña en otras partes del mundo. Temp = templado; Trop = tropical; ND = no determinado. 1 = modificado de Cruz-Pizarro *et al.*, 1994; 2 = Cavalli *et al.*, 1998; 3 = Cammarano y Manca, 1997.

Lago	Región	Densidad (ind m ⁻³)	Biomasa (mg m ⁻³)	Ref.
Muzelle, Francia	Temp	3,009-43,488	ND	2
Petarel, Francia	Temp	98-33,437	ND	2
Pisses, Francia	Temp	986-76,105	ND	2
Palluel, Francia	Temp	699-25,228	ND	2
Puy Vachier, Francia	Temp	63-6,142	ND	2
Paione superior, Italia	Temp	ND	60	3
Las Yeguas, España	Temp	< 60,000	Max 174	1
La Luna, México	Trop	Sup: 167-1,000	Sup: 0.007-0.7	Este estudio
		Med: 111-1,444	Med: 0.003-0.3	
		Fon: 389-1,444	Fon: 0.008-1.2	
El Sol, México	Trop	Sup: 28 -3,917	Sup: 0.001-2.4	Este estudio
		Med: 139-179,185	Med: 0.083-127.0	
		Fon: 2,972-1,305,611	Fon: 1.7-307.1	

El valor máximo de densidad de zooplancton en ambos lagos (julio para La Luna y noviembre para El Sol) se presentó un mes posterior a los picos valores máximos de biomasa de fitoplancton reportados por Alcocer *et al.* (2004); éstos últimos provocados, según mencionan los autores, por el aporte de nutrientes derivados del deshielo y de la temporada de lluvias. Este comportamiento es similar al observado en el lago español Las Yeguas en Sierra Nevada, donde Cruz-Pizarro *et al.* (1994) mencionan un desfase entre los picos de máxima abundancia del fitoplancton y de zooplancton después del deshielo.

Variación vertical de la densidad del zooplancton

La distribución preferencial del zooplancton de los lagos del Nevado de Toluca hacia el fondo del los lagos –más conspicua en El Sol que en La Luna- ha sido observada en otros lagos de alta montaña, y se presume que esta zona del lago es utilizada por estos organismos como refugio para evitar los efectos dañinos de la radiación UV (Hairston, 1976; Williamson, 1995). Al respecto, Thomasson (1956) menciona la pobreza de individuos en las capas superiores de los lagos chilenos y Modenutti (1993) conjetura que la distribución vertical del rotífero *H. bulgarica* en la laguna Toncek, Argentina, está asociada con la elevada radiación UV que recibe.

Como se mencionó anteriormente, La Luna es un lago más transparente que El Sol lo cual hubiera supuesto una ubicación preferencial del zooplancton en el fondo del lago. Sin embargo, la ubicación del zooplancton en el fondo no fue tan conspicua a pesar de que la toma de muestras se realizó en horas muy cercanas entre sí (El Sol 09:00-11:00 horas y La Luna 13:00-14:00 horas). La posible presencia de pigmentos fotoprotectores que poseen particularmente los microcústáceos puede favorecer la

mayor densidad de estos grupos en la superficie. Sin embargo, debido a que no se evaluó esta variable, no se puede concluir nada al respecto.

Otro factor que pudiera estar influyendo también en la distribución vertical del zooplancton es la presencia de depredadores (e.g., truchas). Gliwicz y Rowan (1984) observan que en presencia de un pez depredador, *Daphnia* evita la depredación en el día descendiendo al estrato profundo del lago Czarni, fenómeno que podría explicar lo observado en El Sol. La distribución vertical en La Luna no fue tan marcada posiblemente porque el zooplancton no tiene el mismo tipo de presión de depredación como ocurre en El Sol.

Variación vertical de la densidad por grupo

La densidad del zooplancton coincidió en tener mayor porcentaje de organismos en la capa de fondo particularmente en El Sol, aunque los microcrustáceos, *L. cuauhtemoci* y *D. ambigua* mostraron una distribución más heterogénea en La Luna. Hairston (1976), menciona que el calanoideo *Diaptomus nevadensis*, tiene pigmentos carotenoides que lo protegen de la radiación UV, lo cual le permitiría migrar solo ligeramente para evitar los picos de máxima intensidad de UV. Si se considera que *L. cuauhtemoci* y *D. ambigua* presentan pigmentos en su cuerpo (observación personal), se podría suponer que no migran de manera tan conspicua durante el día a la capa de fondo En La Luna al no tener presión de depredación por parte de los peces, como ocurriría en El Sol.

Variación temporal de la densidad por grupo

Los rotíferos constituyeron el mayor porcentaje (La Luna = 89%, El Sol = 47%) de la abundancia total en los lagos del presente estudio, seguidos por los copépodos y finalmente los cladóceros, de igual forma y en el mismo orden a lo observado por Swadling *et al.* (2000) en 5 lagos alpinos en Canadá, donde la abundancia de rotíferos fluctuó entre el 75% y el 40%.

Otros autores mencionan incrementos de densidad de zooplancton producto del aumento en la densidad de los rotíferos en lagos suecos y franceses (Nauwerck, 1994; Cavalli *et al.*, 2001). Cavalli *et al.* (2001) mencionan incrementos de densidad en la misma temporada que los observados en La Luna en julio y septiembre, y entre las especies causantes de estos aumentos mencionan a *P. dolichoptera*, de manera similar a lo que ocurre en El Sol durante el periodo de octubre a diciembre.

A lo largo del periodo de estudio, el comportamiento de los dáfnidos y copépodos en La Luna, no concuerda con lo observado en otros lagos de alta montaña templados (Stenson, 1982; Cammarano y Manca, 1997; Cavalli *et al.*, 2001; Larson *et al.*, 2002; Gliwicz *et al.*, 2001), donde al no existir depredadores (i.e., vertebrados), los microcrustáceos dominan la comunidad y no los taxa de talla pequeña (i.e., rotíferos)

como lo observado en este lago. Por su parte, en El Sol donde existen depredadores potenciales (i.e., truchas), el zooplancton de mayor talla tendería a reducirse con el predominio resultante de aquellos taxa de menor tamaño. Sin embargo, esto último solo se observó en El Sol al final del periodo de estudio; no obstante, hay que considerar que también durante este periodo la temperatura disminuyó drásticamente lo cual pudo haber influido en la disminución de los taxa de mayores dimensiones.

Ya que el comportamiento de los grupos según su tamaño resulta contrario a lo observado en otros lagos de alta montaña, parece que la estructura de tallas y la composición del zooplancton por grupo en los lagos del Nevado de Toluca no dependen de la presencia o ausencia de vertebrados depredadores.

Steiner y Roy (2003) sugieren que la estructura de la comunidad del zooplancton en ausencia de depredadores vertebrados o invertebrados, como es el caso de La Luna, en condiciones de bajas concentraciones de alimento -aunado a las condiciones ambientales- se pueden ver favorecidos los taxa de menor talla. Por otro lado, los mismos autores mencionan que el enriquecimiento de nutrientes y disponibilidad de recursos podrían favorecer la dominancia de dáfnidos de gran talla -como en el caso de El Sol durante la primera mitad del periodo de estudio.

En lagos que contienen bajas densidades de especies de microcrustáceos planctónicos -como en el caso de El Sol durante la segunda mitad del periodo de estudio-, las principales causas que regulan la estructura taxonómica de los ensamblados de rotíferos son probablemente la competencia interespecífica y los eventos estocásticos -variaciones ambientales- (Larson *et al.*, 2002). Lo anterior da una idea de la amplia gama de variables que podrían dar respuesta al comportamiento del zooplancton en los lagos de estudio, por lo cual es necesario indagar profundamente en las variables que podrían estar relacionadas con la dinámica y estructura del zooplancton.

Así también se ha observado que cuando los crustáceos de mayor talla son abundantes, pueden reducir la densidad de rotíferos y alterar su estructura taxonómica (Gilbert, 1988). Es posible que esto pueda estar ocurriendo en El Sol durante los meses de marzo-00, mayo, de octubre a diciembre y marzo-01 ya que, cuando los dáfnidos son abundantes, los rotíferos son escasos debido probablemente a la exclusión competitiva como lo menciona Gilbert (1988), mediante la competencia por los recursos alimenticios. Lo anterior abre otra línea más de investigación sobre la ecología del zooplancton en estos lagos.

Variación de la densidad de los principales taxa

Algunos de los taxa que más contribuyeron a la densidad de cada grupo en este estudio han sido reportados con anterioridad como habitantes frecuentes de lagos de alta montaña (Tabla 12). Sin embargo, se cuenta con poca información sobre las

densidades y comportamiento de los taxa del zooplancton en común entre las especies de los lagos del Nevado de Toluca y otros lagos de alta montaña.

D. ambigua presentó dinámicas poblacionales diferentes entre ambos lagos de estudio, aunque coincidió en presentar su máxima densidad en el mismo mes (julio), que en La Luna, fue un mes posterior al pico máximo de fitoplancton reportado por Alcocer *et al.* (2004).

Entre los rotíferos *A. saltans* coincidió en ambos lagos en presentar su máxima densidad poblacional en meses que pertenecen a la temporada cálida.

Los Bdelloidea -a pesar de sus hábitos bentónicos- dominaron en las muestras pelágicas de La Luna. Este hecho ha sido observado también en el lago ácido Caviahue, Argentina, donde Pedrozo *et al.* (2001) reportan la dominancia de un Bdelloidea en la columna de agua. Lo anterior es explicado por Deneke (2000 en Pedrozo *et al.*, 2001) con base en que grandes cantidades de material suspendido puede favorecer el desarrollo de individuos bentónicos en las zonas pelágicas. Sin embargo no es el caso de La Luna ni de El Sol, por lo que se considera la idea de que en lagos de alta montaña de dimensiones reducidas no existe una clara distinción entre la zona litoral y la pelágica (Green, 1993; Cavalli *et al.*, 2001), por lo que es posible que los lagos del Nevado de Toluca, en particular La Luna dadas sus menores dimensiones, tengan una marcada influencia de la zona litoral hacia la columna de agua.

En este contexto, el comportamiento que presentó *L. acuminata* en La Luna, a pesar de su hábito litoral, puede deberse a las mismas causas que en los Bdelloidea.

H. bulgarica es la única especie de las registradas en La Luna y El Sol mencionada como típica de lagos de alta montaña (Dumont, 1980; Modenutti, 1993). En La Luna la densidad fue baja y sin ningún patrón temporal claro. En El Sol presentó un máximo desarrollo durante marzo-00 a octubre coincidiendo su densidad en la capa de fondo con la densidad reportada para la Laguna Majano en Sierra Nevada (Morales-Baquero *et al.*, 1988, Tabla 14). Morales (1987) y Modenutti (1993) mencionan efectos positivos de la temperatura sobre la abundancia de esta especie. Esta última autora menciona que la población del lago Toncek en Argentina solo se presentó cuando la temperatura fue superior a los 11°C lo cual no coincide con lo observado en los lagos del Nevado de Toluca, pues se encontraron en un amplio rango de temperatura (5-11°C).

Por otro lado, la densidad de *P. dolichoptera* en El Sol fue en general de las más altas reportadas si se compara con lo registrado en otros lagos de alta montaña, en particular los valores máximos en las capas media y de fondo. Mientras que, en La Luna fue de los valores más bajos (Tabla 14). Esta especie presentó sus densidades

más altas en los meses de transición a bajas temperaturas, lo cual concuerda con Bērzinš y Pejler (1989) y Stenson (1982) quienes la catalogan como “estenoterma fría”.

Tabla 14. Densidad (ind. m⁻³) de dos especies de zooplancton presentes en el Nevado de Toluca y otros lagos de alta montaña. Temp = templado; Trop = tropical; A = ausente. 1 = Morales-Baquero *et al.*, 1988; 2 = Cavalli *et al.*, 1998; 3 = Modenutti, 1993.

País	Lago	Latitud	<i>H. bulgarica</i>	<i>P. dolichoptera</i>	Ref.
España	Majano	Temp	27,060	A	1
España	Caldera	Temp	690	A	1
España	Peñón Negro	Temp	15,575	A	1
España	Río Seco	Temp	6,712.5	A	1
España	Siete lagunas no. 2	Temp	1,275	A	1
España	Siete lagunas no. 4	Temp	1,691.7	A	1
España	Siete lagunas no. 6	Temp	16.7	A	1
España	Siete lagunas no. 7	Temp	37.5	158.4	1
España	Virgen superior	Temp	10	A	1
Francia	Labarre	Temp	A	71,584	2
Francia	Pisses	Temp	A	13	2
Argentina	Toncek	Temp	140,000	A	3
México	La Luna	Trop	Sup: 56 Med: A Fon: 56	Sup: 56-222 Med: 56-167 Fon: 56-167	Este estudio
México	El Sol	Trop	Sup: 306 Med: 417-1,222 Fon: 139-30,472	Sup: 139-2,528 Med: 56-176,468 Fon: 56-821,111	Este estudio

Biomasa

La diferencia entre la biomasa de ambos lagos está en función de la densidad, la cual puede estar limitada por la combinación de diversos factores, tales como el pH, que inhibe el metabolismo del fitoplancton (Barbieri *et al.*, 1999); bajo estas condiciones de pH bajo, puede causar la inanición del zooplancton y en consecuencia verse reflejada en la biomasa, sobre todo en La Luna; este fenómeno ha sido observado en otros lagos de alta montaña (Cammarano y Manca, 1997).

Los valores de biomasa encontrados en La Luna son por mucho, inferiores a los registrados en los lagos Paione superior y Las Yeguas (Tabla 13), mientras que la biomasa de fondo encontrada durante varios meses en El Sol es similar a la observada en el lago oligotrófico Las Yeguas en España (Cruz-Pizarro *et al.*, 1994).

El valor máximo de biomasa del zooplancton en ambos lagos –al igual que la densidad– fue un mes posterior al máximo de biomasa de fitoplancton reportados por Alcocer *et al.* (2004), lo cual hace suponer que los recursos alimenticios (i.e., fitopláncton) tienen un papel importante en el desarrollo de zooplancton. Asimismo, durante los meses con densidades altas de zooplancton, el fitoplancton disminuye

(Alcocer *et al.*, 2004) posiblemente como consecuencia de la fuerte depredación sobre éste.

Diversidad y equitatividad

La diferencia de diversidad entre los lagos del Nevado de Toluca fue conspicua. La mayor equitatividad en La Luna favoreció el aumento de su diversidad respecto de El Sol. Una menor diversidad en El Sol se asoció a la dominancia de unas cuantas especies (ver Tabla 7).

Una diversidad alta casi siempre corresponde con interacciones débiles entre los elementos de la comunidad (Margalef, 1983). Se sabe por ejemplo que diversidades altas se pueden alcanzar cuando perturbaciones ambientales o biológicas, como la depredación, reducen las densidades de los competidores potenciales (Sommer *et al.*, 1993). También se sabe que el pH puede ser un factor limitante para el desarrollo del zooplancton (Fott *et al.*, 1994; Stuchlík *et al.*, 1985 en Kopáček *et al.*, 2000), lo cual podría estar ocurriendo de manera importante en La Luna, afectando en general a todas las especies, evitando el dominio de alguna de ellas, favoreciendo la equitatividad y el aumento de la diversidad. Sin embargo, este estudio no fue diseñado para probar esta hipótesis por lo cual no se puede concluir nada al respecto.

Según Margalef (1995), la diversidad más frecuente en el zooplancton de lagos que se encuentran bajo condiciones climáticas rigurosas es entre 1.5 y 2.5 bits/ind. Lo cual coincide con los resultados de los lagos de estudio, La Luna con 2.4 ± 0.4 bits ind⁻¹ se encuentra en el límite superior, y El Sol con 1.3 ± 0.5 bits ind⁻¹ en el inferior. Diversidades semejantes fueron encontradas por Cardoso y Motta Marques (2004) en el lago templado Iteva (2.36 bits ind⁻¹ y 1.4 bits ind⁻¹ en primavera y otoño respectivamente), así como en lagos tropicales de menor altitud reportados por Schmid-Araya (1993), con diversidades de 0.15-2.0 bits ind⁻¹.

Variación vertical y temporal de la diversidad y equitatividad

La diversidad en la vertical de ambos lagos presentó en general un comportamiento homogéneo entre las tres capas de agua, en particular en La Luna donde las densidades de los taxa entre las tres capas fueron más similares. En El Sol durante los meses de mayo a septiembre la capa de fondo presentó menor diversidad, debido a la disminución de la equitatividad, provocada por el predominio de los cladóceros.

En los meses de junio a agosto la disminución de la diversidad en La Luna estuvo asociada al predominio de los Bdelloidea y en agosto por el aumento de densidad de *L. acuminata*. Algunas perturbaciones ambientales pueden originar grandes irregularidades en la abundancia de taxa individuales (Lewis, 1987) provocando la reducción o aumento de las densidades de sus competidores, provocando a su vez cambios en la diversidad. El periodo mencionado corresponde a la temporada de

lluvias, en la cual se presentaron las temperaturas más elevadas y una tendencia al aumento de algunos nutrientes y biomasa fitoplanctónica que pudieron tener alguna influencia sobre las poblaciones del zooplancton.

En El Sol, el aumento y dominio de las especies se observó en tiempos cortos y con un desarrollo rápido, lo que provocó la predominancia de alguna de las cuatro especies indicadas en la Tabla 7. La disminución de la diversidad durante diciembre (0.2 bits ind⁻¹) estuvo asociado a la dominancia de *P. dolichoptera* y que corresponde a uno de los meses de transición a baja temperatura.

Análisis bidimensional de frecuencia y abundancia

La mayoría de las especies reconocidas como dominantes y constantes son los taxa de hábitos pelágicos, mientras que los que se agruparon como raros son de hábitos litorales; dada su baja frecuencia y abundancia, es probable que se trate de componentes casuales -ticiozooplancton- que fueron arrastrados o introducidos a la zona pelágica por efecto del viento y las corrientes. En las muestras analizadas, la presencia continua de nemátodos cuyos hábitos son bentónicos apoya esta hipótesis. Lo anterior ha sido registrado, por ejemplo, en el lago somero de alta montaña Los Horcones en Argentina, donde Peralta y Claps (2002) observaron la incorporación de especies de hábitos bénticos y perifíticos a la zona pelágica.

Sucesión

La persistencia en la composición de grupos de especies y su reemplazo por otras en el transcurso del tiempo se asocian a las condiciones ambientales prevalecientes (Lewis, 1978) así como a la dinámica competitiva (Ciros-Pérez *et al.*, 2001). En La Luna, el reemplazo de los Bdelloidea en los meses de mayor temperatura, se dio al grupo conformado por *L. acuminata*, *P. dolichoptera*, y *T. tigris*, que se desarrollaron en meses de transición hacia temperaturas bajas. En El Sol se dio la sucesión de *D. ambigua* a *P. dolichoptera* lo cual coincide también con el cambio de la temporada cálida a la temporada mas fría.

El resto de las especies dominantes en ambos lagos presentaron un desarrollo rápido en periodos cortos y mantuvieron densidades bajas y aumentos repentinos durante ciertos periodos, por ejemplo *C. unicornis* aparece exclusivamente en los meses con temperaturas bajas y bien oxigenados al igual que *P. dolichoptera*.

Asociación de especies

La formación de grupos de meses de muestreo afines entre sí de acuerdo con los datos biológicos, supone la ocurrencia de ciertos taxa que coinciden en sus preferencias a ciertas condiciones ambientales.

Los grupos uno y tres en La Luna corresponden a la temporada cálida y se caracterizan y por la presencia y el aumento en densidad de *B. urceolaris* así como por la ausencia de *P. dolichoptera* durante estos meses. El segundo grupo que corresponde a los meses de transición y de disminución de temperatura (excepto septiembre), está representado por *P. dolichoptera*, *T. tigris* y *Cephalodella cf. eva*.

El grupo uno en El Sol se caracterizó por estar bien representado por *P. dolichoptera*, lo cual coincide con su clasificación de estenoterma fría. Este periodo se caracterizó por el aumento en la densidad de especies como *C. unicornis* y *S. pectinata* concordando lo registrado en otros lagos de alta montaña donde prevalecen condiciones de bajas temperaturas. El grupo dos corresponde con la temporada cálida y las especies que se desarrollaron de mejor forma en El Sol, fueron especies que anteriormente habían sido catalogadas como estenotermas cálidas (*H. bulgarica* y *A. saltans*).

La formación de dos grupos principales con base en los datos biológicos, caracterizados por especies que prevalecieron en las temporadas de lluvia o secas, corresponde con el supuesto de que en las regiones tropicales de alta montaña, según señalan Tomasson (1956) y Steinitz-Kannan *et al.* (1983), la periodicidad del plancton es explicada por la alternancia entre las temporadas de lluvias y secas que provocan cambios en el estatus químico del agua, en particular en los lagos pequeños. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Oseguera (2004) en la ordenación ambiental de los lagos de estudio, donde determina la formación de dos épocas, la cálida de lluvias y la estación fría de secas.

CONCLUSIONES

Se determinaron un total de 35 taxa de zooplancton: dos de copépodos, cuatro de cladóceros y 29 de rotíferos.

Los nuevos registros en La Luna fueron 22 de los 27 taxa encontrados en éste lago, así como 16 de los 27 observados en El Sol. Los rotíferos *A. psitta*, *H. bulgarica* y *C. delicata* y el cladóceros *A. pulchella* son nuevos registros para México. Las especies de los géneros *Pleurotrocha* y *Proales* no pudieron ser determinadas. La presencia de los nuevos registros en ambos lagos, incluso para México, deja de manifiesto el desconocimiento general que aún se tiene de la diversidad de zooplancton.

Se presentaron diferencias en la composición taxonómica entre los lagos de estudio. Esto posiblemente esta asociado a las diferencias fisicoquímicas entre ellos, particularmente al pH que es reconocido como un factor limitante, que puede provocar extinción y/o reemplazo de especies sensibles. Otra explicación a esta diferencia puede ser la introducción de especies exóticas de zooplancton junto con la siembra de la trucha *Onchorhynchus mykiss* que se llevó a cabo en el lago El Sol.

Ambos lagos mostraron gran influencia de taxa de hábitos litorales, particularmente La Luna. Estos taxa pueden formar parte del ticozooplancton dada la naturaleza polimíctica de los lagos.

La riqueza taxonómica total registrada en los lagos El Sol y La Luna es elevada (27 spp. en cada uno) respecto a la de otros lagos de alta montaña ubicados en regiones templadas. No fue posible hacer comparaciones con estudios semejantes en lagos de alta montaña en la región tropical, ya que no hay registros similares en la literatura.

Considerando los resultados de registros anteriores y los del presente estudio, el listado faunístico en estos lagos asciende actualmente a 35 taxa en La Luna y 38 en El Sol, siendo estos valores los más elevados en lagos de alta montaña en el mundo.

La variación de la riqueza taxonómica no mostró patrones verticales claros en ninguno de los dos lagos, alcanzando riquezas máximas en meses que coinciden con la disminución de la temperatura y aumento de las concentraciones de oxígeno, al final del periodo de lluvias.

La densidad y biomasa del zooplancton en La Luna representaron porcentajes bajos respecto de los encontrados en El Sol. La diferencia posiblemente está en función de la cantidad y calidad del alimento disponible –aunque no fue probado en esta investigación–, así como de las variables ambientales que resultaron significativamente diferentes entre ambos lagos, en particular el pH que es más ácido en La Luna y que pudo limitar el desarrollo del zooplancton y/o de sus recursos potenciales.

La distribución vertical del zooplancton de los lagos del Nevado de Toluca fue mayor hacia el fondo. Este comportamiento puede estar asociado al efecto deletéreo de la radiación UV. Sin embargo, a pesar de que La Luna es un lago más transparente que El Sol, la ubicación del zooplancton en el fondo no fue tan conspicua en el primero como en el segundo, lo cual puede sugerir migraciones inducidas por los depredadores potenciales.

Las mayores densidades estuvieron asociadas a los rotíferos de hábito litoral (e.g., Bdelloidea, *L. acuminata*) en la Luna y por taxa de hábito s pelágicos (e.g., el cladóceros *D. ambigua*, el copépodo *L. cuauhtemoci*, los rotíferos *P. dolichoptera* y *H. bulgarica*) en El Sol.

La mayor biomasa fue aportada en ambos lagos por los taxa de gran tamaño, el cladóceros *D. ambigua* y el copépodo *L. cuauhtemoci*.

La estructura de los ensamblados del zooplancton estuvo dominada por rotíferos. Esto no concuerda con lo que se ha encontrado en otros lagos en regiones templadas, donde en ausencia de depredadores -tal como sucede en La Luna- la tendencia es al predominio de organismos de talla grandes, en particular de dáfnidos. Por otro lado, en presencia de depredadores -tal como sucede en El Sol-los taxa de tallas menores como los rotíferos son los que predominan. Por lo anterior, los mecanismos que regulan la estructura de la comunidad del zooplancton en estos lagos requieren de ser analizadas en estudios posteriores.

La diversidad fue mayor en La Luna al presentar una mayor equitatividad entre las especies respecto a El Sol, donde la dominancia conspicua de una o dos especies fue evidente. Los valores más bajos de diversidad en La Luna se observaron en la temporada de lluvias, donde las temperaturas fueron más elevadas y se presentó un aumento de nutrientes con un aumento en la densidad y una disminución en la equitatividad (dominancia de Bdelloidea); los valore más altos se presentaron en la época fría de secas asociado a menores densidades y mayor equitatividad. En El Sol la menor diversidad se asoció al aumento de *P. dolichoptera* en el mes de diciembre en la época fría de secas; el resto del tiempo se mantuvo estable.

Los Bdelloidea en La Luna y *D. ambigua* en El Sol, dominaron en la temporada cálida de lluvias siendo reemplazados por *P. dolichoptera* durante la temporada fría de secas.

En resumen, existen diferencias en la composición y la estructura de los ensamblados de zooplancton de los lagos estudiados respecto a los de los lagos de latitudes templadas. Debido a la escasez de la información proveniente de lagos de alta montaña tropicales, fue imposible hacer comparaciones con los resultados obtenidos en la presente investigación.

Este trabajo, deja de manifiesto el desconocimiento general que se tiene sobre el zooplancton, desde su composición, estructura y comportamiento en los lagos de alta montaña en las regiones tropicales. Además es claro que existen diferencias amplias entre las comunidades de zooplancton de los lagos de alta montaña de regiones tropicales y templadas.

La información generada es un punto de inicio, que permitirá en un futuro abordar problemas concretos sobre la ecología de los grupos de estudio, considerando que su estructura y dinámica difieren de otros lagos en condiciones semejantes de altitud y condiciones fisicoquímicas.

REFERENCIAS

- Aguilera, A. P. y F. A. Garrido, 2001. Aplicaciones ambientales del análisis multivariante. Universidad de Almería. Almería. 236 pp.
- Alcocer, J., 1980. Aportaciones limnológicas al estudio del lago del sol y lago de la Luna, Nevado de Toluca, Estado de México. Reporte de Servicio Social inédito. UAM Iztapalapa. México. 16pp.
- Alcocer, J., L. A., Oseguera, E. Escobar, L. Peralta y A. Lugo, 2004. Phytoplankton biomass and water chemistry in two high mountains, tropical lakes in central Mexico. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36: 342-346.
- Amezcuca, A. M., 1998. Poliquetos bénticos indicadores de la calidad del agua y sedimento del río Pánuco, Tamaulipas México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 135 pp.
- Anónimo, 2002. Status and trends of high mountain biological diversity (Web page). <http://www.biodiversite-sbstta.org/IMG/doc/doc-6.doc>.
- Armienta, M. A., S. de La Cruz-Reyna y J. L. Macías, 2000. Chemical characteristics of the crater lakes of Popocatepetl, El Chichon, and Nevado de Toluca volcanoes, Mexico. *Journal of Volcanology and Geothermal 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., 1984. Estudio anual de la limnología y del fitobentos del lago El Sol, Nevado de Toluca. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 69 pp.
- Banderas, A., 1988. Análisis de la estructura de la comunidad fitobentónica del lago El Sol, México. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 97 pp.
- Banderas, A., 1994. Limnología del lago El Sol, Nevado de Toluca. Tesis Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 146 pp.
- Banderas, A., R. González y G. de La Lanza, 1991. Limnological aspects of a high-mountain lake in Mexico. *Hydrobiologia* 224: 1-10.
- Banderas, T. A., V. R. González, 1995. Limnología de El Sol, un lago alpino tropical. En De La Lanza, L. y C.J.L. Garcías (Compiladores), *Lagos y presas de México*. Centro de ecología y desarrollo, México. D.F. 320 pp.
- Barbieri, A., M. Veronesi, M. Simona, S. Malusardi y V. Straškrabová, 1999. Limnological survey in eight mountain lakes located in Lago Maggiore watershed (Switzerland). *Journal of Limnology* 58: 179-192.
- Bērziņš, B. y B. Pejler, 1989. Rotifer occurrence in relation to temperature. *Hydrobiologia* 175: 223-231.
- Bloomfield, K. y S. Valastro, 1974. Late Pleistocene eruptive history of the Nevado de Toluca volcano central Mexico. *Geological Society of America Bulletin* 85: 901-906.

- Brower, J. E. y C. N. von Ende, 1990. Field and Laboratory Methods for General Ecology. Brown Publishers, Dubuque. 226 pp.
- Burgis, J. M. y P. Morris, 1987. The natural history of lakes. Cambridge University Press, Cambridge. 217 pp.
- Caballero-Miranda, M., 1996. The diatom flora of two acid lakes in central Mexico. *Diatom Research* 11: 227-240.
- Camacho, M., 1996. Análisis de los órdenes Calanoida y Cyclopoida (Crustacea:Copepoda) en diversos reservorios naturales y artificiales del Edo. de México. Tesis Licenciatura. ENEP Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 76 pp.
- Cammarano, P. y M. Manca, 1997. Studies on zooplankton in two acidified high mountain lakes in the Alps. *Hydrobiologia* 356: 97-109.
- Cardoso, L. de S. y D. M. L. da Motta Marques, 2003. Rate of change of the phytoplankton community in Itapeva Lake (North Coast of Rio Grande do Sul, Brazil), based on the win driven hydrodynamic regime. *Hydrobiologia* 497: 1-12.
- Cardoso, L. de S. y D. M. L. da Motta-Marques, 2004. Structure of the zooplankton community in a subtropical shallow lake (Itapeva Lake - South of Brazil) and its relationship to hydrodynamic aspects. *Hydrobiologia* 518: 123-134.
- Cavalli, L., A. Miquelis y R. Chappaz, 2001. Combined effects of environmental factors and predator-prey interactions on zooplankton assemblages in five high alpine lakes. *Hydrobiologia* 455: 127-135.
- Cavalli, L., R. Chappaz y A. Pilles, 1998. Diet of Artic charr (*Salvenius alpinus* (L.)) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in sympatry in two high altitude alpine lakes. *Hydrobiologia* 386: 9-17.
- Center for Freshwater Biology, 2004. An Image-Based Key To The Zooplankton Of The Northeast (USA). <http://cfb.unh.edu/CFBkey/html/species.html>.
- Cervantes, A. y M. Gutiérrez, 1996. Cladóceros del Estado de México, aportaciones sobre biología y sistemática. Edo. de México, Tesis Licenciatura. ENEP Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 91 pp.
- Cervantes-Martínez, A., M. Gutiérrez-Aguirre y M. Elías-Gutiérrez, 2000. Description of *Ilyocryptus nevadensis* (Branchiopoda, Anomopoda), a new species from high altitude crater lake in the volcano Nevado de Toluca, Mexico. *Crustaceana* 354: 311-321.
- Ciros-Pérez, J., A. Gómez y M. Serra, 2001. On the taxonomy of three sympatric sibling species of the *Brachionus plicatilis* (Rotifera) complex from Spain, with the description of *B. ibericus* n. sp. *Journal of Plankton Research* 23:1311-1328.
- Ciros-Pérez, J., M: J. Carmona y M. Serra, 2001. Resource competition between sympatric sibling rotifer species. *Limnology and Oceanography* 46:1115-1123.
- Cruz-Pizarro, L., I. Reche y P. Carrillo, 1994. Plankton dynamics in a high mountain lake (Las Yeguas, Sierra Nevada, Spain). Indirect evidence of ciliates as food source for zooplankton. *Hydrobiologia* 274: 29-35.
- Cruz-Pizarro, L., R. Morales y A. Gonzáles, 1981. Descripción del ciclo anual de desarrollo del zooplancton de un lago de alta montaña mediante un análisis

- factorial. En: Actas del Primer Congreso Español de Limnología, Barcelona. s/p.
- De Smet, W. H. y R. Pourriot, 1997. Rotifera Vol 5: The Dicranophoridae (Monogononta) and the Ituridae (Monogononta). En Dumont H. J. F. (Ed), Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental waters of the World. SPB Academic Publishing, Amsterdam. 334 pp.
- De Smet, W. H., 1996. Rotifera Vol. 4: The Proalidae (Monogononta). En: Dumont H. J. F. (Ed), Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental waters of the World. SPB Academic Publishers, Amsterdam. 102 pp.
- Dumont, H. J., 1980. Workshop on taxonomy and biogeography. Hydrobiologia 73: 205-206.
- Dussart, B. H. y D. Defaye, 2001. Introduction to the Copepoda. 2. Backhuys Publishers, Leiden. 344 pp.
- Dytham, C., 2003. Choosing and using statistics. A biologist's guide. Blackwell publishing. United Kindom, 248 pp.
- Edmondson, W. T., 1959. Rotifera in Fresh-water biology. pp 420-494. En Edmondson, W. T. (Ed), Fresh-water biology. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Einsle, U., 1996. Copepoda:Cyclopoida. SPB Academic Publishing, Holanda. 82 pp.
- Elías-Gutierrez, M., J. Ciro-Pérez, M. Gutiérrez-Aguirre y A. Cervantes-Martínez, 1997. A checklist of the littoral cladocerans from Mexico, with descriptions of five taxa recently recorded from the Neovolcanic Province. Hydrobiologia 360: 63-73.
- Elliott, J. I., 1977. Seasonal changes in the abundance and distribution of planktonic rotifers in Grasmere (English Lake District). Freshwater Biology 7:147-166.
- Flores, H. D., 1990. Distribución de las larvas de Chironomidae (Insecta:Diptera) en el bajo río Coatzacoalcos. Veracruz México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 63 pp.
- Fott, J., M. Pražáková, E. Stuchlík y Z. Stuchlíková, 1994. Acidification of lakes in Umava (Bohemia) and in the High Tatra Mountains (Slovakia). Hydrobiologia 274: 37-47.
- Fryer, G., 1980. Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas. Freshwater Biology 10: 41-45.
- García, L., 1999. Evaluación forestal del Parque Nacional Nevado de Toluca, Estado de México. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 85 pp.
- Gilbert, J. J., 1988. Suppression of rotifer population by *Daphnia*. A review of the evidence, the mechanisms and the effects on zooplankton community structure. Limnology and Oceanography 33: 1286-1303.
- Girdner, F. S. y L. G. Larson, 1995. Effects of hydrology on zooplankton communities in high-mountains ponds, Mount Rainier National Park, EU. Journal of Plankton Research 17 :1731-17-55.
- Gliwicz, Z. M. y M. G. Rowan, 1984. Survival of *Cyclops abyssourum tatricus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lakes stocked with planktivirus fish. Limology and Oceanography 128: 368-378.

- Gliwicz, Z. M., A. Slusarczyk y M. Slusarczyk, 2001. Life history synchronization in a long-lifespan single-cohort *Daphnia* population in a fishless alpine lake. *Oecologia* 128: 368-378.
- Gómez, A., M. Serra, G. R. Carvalho y D. H. Luno, 2002. Speciation in ancient cryptic species complex: evidence from the molecular phylogeny of *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Evolution* 56:1431-1444.
- González, M., 1986. Descripción y aspectos fitogeográficos de la vegetación alpina del Nevado de Toluca. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 53 pp.
- González, R., 1984. Estudio de la productividad primaria de Lago El Sol en el volcán Nevado de Toluca Edo. de México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 53 pp.
- Green, J., 1993. Diversity and dominance in planktonic rotifers. *Hidrobiología* 255/256:345-352.
- Grimaldo-Ortega, D., M. Elías-Gutiérrez, M. Camacho-Lemus y J. Ciro-Pérez, 1998. Addition to Mexican freshwater copepods with the description of the female *Leptodiptomus mexicanus* (Marsh). *Journal of Marine System* 15: 381-390.
- Hairston, N. G., 1976. Photoprotection by carotenoid pigments in the copepod *Diaptomus nevadensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 73: 971-974
- Hebert, P. D. N., 1995. The *Daphnia* of North America, an illustrated Fauna. Department of zoology. University of Guelph, Canada (Disco compacto).
- Jersabek, C. D., H. Segers y P. J. Morris, 2005-01-2. An illustrated online catalog of the Rotifera in the Academy of Natural Sciences of Philadelphia (version 1.0: 2003-April-8). http://data.acnatsci.org/biodiversity_databases/rotifer.php.
- Knapp, R. A., K. R. Matthews y O. Sarnelle, 2001. Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. *Ecological Monographs* 7:401-421.
- Kopáček, J., E. Stuchlík, V. Straškrabová y P. Pšenáková, 2000. Factors governing nutrient status of mountain lakes in the Tatra Mountains. *Freshwater Biology* 43: 369-383.
- Koste, W., 1978. Rotatoria. Gebrüder Borntraeger. Berlín. 234 pp.
- Kovorochinsky, N. y N. Smirnov, 1998. Introduction to the "Cladocera" (Ctenopoda, Anomopoda, Onychopoda y Haplopoda). Supplemented for America. ECOSUR, ENEPI, UNAM. México. 143 pp.
- Krebs, J. C., 1978. Ecología. Estudios de la distribución y la abundancia. Harla, México. 753 pp.
- Krebs, J. C., 1989. Ecological methodology. Harper Collins Publishers, Nueva York. 654 pp.
- Larson, L. G., R. L. Hoffman y C. D. McIntire, 2002. Persistence of an unusual pelagic zooplankton assemblage in a clear, mountain lake. *Hydrobiologia* 468: 163-170.
- Laxhuber, R., 1987. Abundance and distribution of pelagic rotifers in a cold, deep oligotrophic alpine lake (Königssee). *Hydrobiologia* 147: 189-196.
- Lewis, W. M., Jr., 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science* 40: 1779-1789.

- Lewis, W. M. Jr., 1978. Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate. *The American Naturalist* 112: 401-414.
- 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. pp 43-64. En: Schiemer, F. y K. T. Boland (eds.). *Perspectives in tropical limnology*. SPB Academic Publishers, Amsterdam.
- Locke, A. y W. G. Sprules, 1994. Effects of lake acidification and recovery on the stability of zooplankton food webs. *Ecology* 75: 498-506.
- Löffler, H., 1964. The limnology of tropical high-mountain lakes. *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 gesamten Hydrobiologie* 57: 397-408.
- López, L. E. y H. A. Serna, 1999. Variación estacional del zooplancton del embalse Ignacio Allende, Guanajuato México y su relación con el fitoplancton y factores ambientales. *Revista de Biología Tropical* 47:643-657.
- Lougheed, V. L. y P. Chow-Fraser, 2002. Development and use of a zooplankton index of wetland quality in the Laurentian Great Lakes basin. *Ecological Applications* 12:474-486.
- Maas, S., 1993-1994. Introduction to the Copepoda. International training course, Universiteit Gent. 218 pp.
- Magurran, A. E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University press, New Jersey, 179 pp.
- Margalef, R., 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona. 1010 pp.
- Margalef, R., 1995. *Ecología*. Omega, Barcelona. 951 pp.
- Mc Cauley, E., 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. pp 228-265. En Downing, A. J. y H. F. Rigler (Eds), *Manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters*. Blackwell scientific publications.
- Mc Naught, A. S., D. W. Schindler, B. R. Parker, A. J. Paul, R. S. Anderson, D. B. Donald y M. Agbeti, 1999. Restoration of the food web of an alpine lake following fish stocking. *Limnology and Oceanography* 44:127-136.
- Modenutti, B. E., 1993. Summer population of *Hexarthra bulgarica* in a high elevation lake of South Andes. *Hydrobiologia* 259: 33-37.
- Morales, R. B., 1987. Distribución de los rotíferos de la zona litoral de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada España. *Limnética* 3: 73-80
- Morales-Baquero, R; L. Cruz-Pizarro y P. Carrillo, 1988. Biomass and production of *Euchlanis dilatata* in high mountain lakes and ponds of Sierra Nevada (Spain). *Journal of Plankton Research* 10: 1065-1075.
- Nauwerck, A., 1994. A survey on water chemistry and plankton in high mountain lakes in northern Swedish Lapland. *Hydrobiologia* 274: 91-100.

- Norgady, T., R. Pourriot y H. Segers, 1995. Rotifera Vol 3: Notommatidae and Scaridiidae. pp 1-230. En Dumont H. J. F. (Ed), Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental waters of the World. SPB Academic Publishers, Amsterdam. 248 pp.
- Oseguera, P. L., 2004. Ecología de las comunidades bentónicas de dos lagos tropicales de alta montaña. Tesis Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 107 pp.
- Pedrozo, F., L. Kelly, M. Diaz, P. Temporetti, G. Baffico, R. Kringel, K. Friese, M. Mages, W. Geller y S. Woelfl, 2001. First results on the water chemistry, algae and trophic status of an Andean acidic lake system of volcanic origin in Patagonia (Lake Caviahue). *Hydrobiologia* 452: 129-137.
- Pennak, K. R. W., 1989. Freshwater invertebrates of the United States: Protozoa to Mollusca. John Wiley and Sons, Inc. New York. 628 pp.
- Peralta, P. y M. Claps, 2002. Plankton of a high mountain shallow lake (Los Horcones, High Los Andes Cordillera, Mendoza Argentina). *Vern. Internat. Verein. Limnol* 28: 1036-1040.
- Petrusek, A., M. Černý y E. Audenaert, 2004. Large intercontinental differentiation of *Moina micrura* (Crustacea: Anomopoda): one less cosmopolitan cladoceran?
- Pražáková, M. y J. Fott, 1994. Zooplankton decline in the Černé Lake (Šumava Mountains, Bohemia) as reflected in the stratification of cladocera remains in the sediment. *Hydrobiologia* 274: 121-126.
- Rico-Martínez, R. y M. Silva-Briano, 1993. Contribution to the knowledge of the rotifera of Mexico. *Hydrobiologia* 255-256: 467-474.
- Sandoval, A., 1987. Actualización y análisis cartográfico sobre uso del suelo y vegetación del Parque Nacional Nevado de Toluca, Estado de México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 107 pp.
- Sarma, S. S. S., M. Elías-Gutiérrez y C. Serranía-Soto, 1996. Rotifers from high altitude crater-lakes at Nevado de Toluca Volcano, Mexico. *Hidrobiológica* 6: 33-38.
- Schmid-Araya, J. M., 1993. Rotifer communities from some Araucanian lakes of southern Chile. *Hydrobiologia* 226/256:397-409.
- Segers, H. y S. Babu, 1999. Rotifera from a high-altitude lake in Southern India, with a note on the taxonomy of *Polyarthra* Ehrenberg, 1834. *Hydrobiologia* 405: 89-93.
- Segers, H., 1993. Introduction to the practice of identifying Rotifera. International training course, Universiteit Gent. 57 pp.
- Segers, H., 1995a. Rotifera Vol 2: The Lecanidae (Monogononta). En Dumont H. J. F. (Ed), Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental waters of the World. SPB Academic Publishers, Amsterdam. 226 pp.
- Segers, H., 1995b. Rotifera Vol 3: The Notommatidae. En Dumont H. J. F. (Ed), Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental waters of the World. SPB Academic Publishers, Amsterdam. 248 pp.
- Smirnov, N. N., 1971. Fauna of U.S.S.R. Crustacea Chydoridae. Israel Program for scientific Tranlations, Jerusalem. 664 pp.

- Smirnov, N. N., 1996. Cladocera: The Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the world. En: Dumont H. J. F. (Ed), Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental waters of the World. SPB Academic Publishers, Amsterdam. 197 pp.
- Sommer, U., J. Psdíasák, C. S. Reynolds y P. Juhasz-Nagy, 1993. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. *Hydrobiologia* 249: 1-7.
- SPP, Secretaría de Programación y Presupuesto, 1981. Síntesis geográfica del estado de México. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística Geografía e Informática. SPP. México, s/p.
- SPSS, Inc., 2003. SPSS, versión 10.
- StatSoft, Inc., 2001. STATISTICA (data analysis software system), versión 6.
- Steiner, C. F. y A. H. Roy, 2003. Seasonal succession in fishless ponds: effects of enrichment and invertebrate predators on zooplankton community structure. *Hydrobiologia* 490: 125-134.
- Steinitz-Kannan, M., P. A. Colinvaux y R. Kannan, 1983. Limnological studies in Ecuador: 1. A survey of chemical and physical properties of Ecuadorian lakes. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 65: 61-105.
- Stenson, J. A. E., 1982. Fish impact on rotifer community structure. *Hydrobiologia* 87: 57-64.
- Stirling, G. y B. Wilsey, 2001. Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. *The American Naturalist* 158: 286-299.
- Suárez-Morales, E., M. Silva-Briano y M. Elías-Gutiérrez, 2000. Redescription and taxonomic validity of *Leptodiptomus cuauhtemoci* (Osorio-Tafall, 1941) (Copepoda, Calanoida), with notes on its known distribution. *Journal of Limnology* 59: 5-14.
- Swadling, K. M., R., Pienitz y T. Nogrady, 2000. Zooplankton community composition of lakes in the Yukon and Northwest Territories (Canada): relationship to physical and chemical limnology. *Hydrobiologia* 431: 211-224.
- Thomasson, K., 1956. Reflections on arctic and alpine lakes. *Oikos* 7: 117-143.
- Toja, J., 1980. Limnology of La Minilla reservoir in 1976. *Oecologia Aquatica* 4: 89-110.
- Vinebrooke, R. D. y P. R. Leavitt, 1999. Differential responses of littoral communities to ultraviolet radiation in an alpine lake. *Ecology* 80: 223-237.
- Washington, H. G., 1984. Diversity, biotic and similarity indices: a review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research* 18: 653-694.
- Williamson, C. E., 1995. What role does UV-B radiation play in freshwater ecosystems? *Limnology and Oceanography* 40: 386-392.

ANEXOS

Anexo 1. Variación temporal y vertical de la densidad del zooplancton (ind. m⁻³) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Dens. (ind m ⁻³)	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Mar-00	556	167	389	194	6,833	26,694
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	222	-	778	167	8,611	42,556
Jun	500	111	667	2,306	3,222	16,333
Jul	778	1,444	1,167	2,194	46,111	26,222
Ago	333	444	778	778	4,500	14,222
Sep	611	1,167	1,444	722	6,389	11,417
Oct	389	611	1,333	2,750	51,944	34,528
Nov	1,000	444	611	3,917	175,083	1,305,611
Dic	667	889	389	1,551	179,185	374,120
Ene	167	-	1,000	28	139	2,972
Feb	500	778	1,000	1,778	4,250	45,917
Mar-01	278	778	778	3,278	2,694	14,389
Mín.	167	111	389	28	139	2,972
Máx.	1,000	1,444	1,444	3,917	179,185	1,305,611

Anexo 2. Variación temporal y vertical de la densidad de los rotíferos (ind. m⁻³) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Rotíferos (ind m ⁻³)	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Mar-00	444	167	389	167	1,861	19,667
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	167	-	667	83	2,806	31,778
Jun	444	111	667	1,528	1,500	333
Jul	722	1,389	833	222	1,389	111
Ago	333	444	667	722	3,139	667
Sep	278	944	1,333	583	3,194	1,500
Oct	278	611	1,222	2,667	48,939	34,306
Nov	667	389	500	3,861	174,056	1,118,944
Dic	667	889	389	1,523	177,361	363,898
Ene	167	-	889	28	83	333
Feb	444	722	1,000	1,500	4,167	10,167
Mar-01	222	778	722	2,722	2,667	13,778
Mín.	167	111	389	28	83	111
Máx.	722	1,389	1,333	3,861	177,361	1,118,944

Anexo 3. Variación temporal y vertical de la densidad de los copépodos (ind. m⁻³) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Copépodos	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Mar-00	-	-	-	28	111	639
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	56	-	111	56	556	667
Jun	56	-	-	556	1,389	10,333
Jul	-	-	-	1,917	14,444	7,500
Ago	-	-	-	-	111	2,056
Sep	278	167	111	139	2,500	9,472
Oct	111	-	-	83	3,056	12,581
Nov	222	56	56	56	1,028	185,556
Dic	-	-	-	28	1,556	7,815
Ene	-	-	56	-	56	2,194
Feb	56	56	-	278	28	35,750
Mar-01	56	-	56	556	28	611
Mín.	56	56	56	28	28	611
Máx.	278	167	111	1,917	14,444	185,556

Anexo 4. Variación temporal y vertical de la densidad de los cladóceros (ind. m⁻³) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Cladóceros	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Mar-00	111	-	-	-	4,861	6,389
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	-	-	-	28	5,250	10,111
Jun	-	-	-	222	333	5,667
Jul	56	56	333	56	30,278	18,611
Ago	-	-	111	56	1,250	11,500
Sep	56	56	-	-	694	444
Oct	-	-	111	-	-	84
Nov	111	-	56	-	-	1,111
Dic	-	-	-	-	269	2,407
Ene	-	-	56	-	-	445
Feb	-	-	-	-	56	-
Mar-01	-	-	-	-	-	-
Mín.	56	56	56	28	56	84
Máx.	111	56	333	222	30,278	18,611

Anexo 5. Taxa de zooplancton excluidas del cálculo de biomasa.

Rotíferos
<i>Cephalodella cf. ventripes</i>
<i>Cephalodella cf. mira</i>
<i>Cephalodella cf. vitella</i>
<i>Cephalodella delicata</i>
<i>Cephalodella panarista</i>
<i>Cephalodella tenuiseta</i>
<i>Collurela obtusa</i>
<i>Dicranophorus cf. epicharis</i>
<i>Lecane furcata</i>
<i>Notommata cerberus</i>
<i>Pleurotrocha sp.</i>
<i>Proales sp.</i>
<i>Trichocerca longiseta</i>
<i>Trichocerca vernalis</i>
<i>Trichotria tetractis</i>
Copépodos
<i>Paracyclops fimbriatus</i>
Cladóceros
<i>Alona cf. setulosa</i>
<i>Allonella pulchella</i>
<i>Eurycercus cf. pompholygodes</i>

Anexo 6. Variación temporal y vertical de la biomasa del zooplancton (mg m^{-3}) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Biom. (mg m^{-3})	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Mar-00	0.412	0.004	0.008	0.04	17.92	24.40
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	0.070	-	0.189	0.17	19.70	37.75
Jun	0.080	0.003	0.015	1.48	2.32	32.64
Jul	0.220	0.226	1.229	2.44	127.03	76.48
Ago	0.011	0.009	0.417	0.22	4.73	44.07
Sep	0.324	0.297	0.212	0.17	5.49	12.44
Oct	0.145	0.036	0.459	0.30	9.27	18.64
Nov	0.689	0.104	0.313	0.35	14.82	307.09
Dic	0.024	0.030	0.014	0.14	14.87	43.75
Ene	0.007	-	0.055	0.00	0.08	2.96
Feb	0.076	0.106	0.023	0.41	0.30	42.26
Mar-01	0.076	0.018	0.109	0.84	0.21	1.70
Mín.	0.007	0.003	0.008	0.001	0.083	1.699
Máx.	0.689	0.297	1.229	2.442	127.032	307.087

Anexo 7. Variación temporal y vertical de la biomasa de rotíferos (mg m^{-3}) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Rotíferos Biom. (mg m^{-3})	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Mar-00	0.008	0.004	0.008	0.011	0.094	0.392
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	0.005		0.010	0.001	0.043	0.158
Jun	0.015	0.003	0.015	0.026	0.021	0.006
Jul	0.016	0.022	0.017	0.014	0.010	0.001
Ago	0.011	0.009	0.012	0.014	0.051	0.014
Sep	0.002	0.027	0.033	0.009	0.062	0.024
Oct	0.017	0.036	0.055	0.199	5.721	3.922
Nov	0.027	0.014	0.019	0.281	13.624	87.643
Dic	0.024	0.030	0.014	0.105	13.061	26.722
Ene	0.007		0.055	0.001	0.019	0.008
Feb	0.011	0.016	0.023	0.084	0.271	0.737
Mar-01	0.011	0.018	0.019	0.190	0.174	0.989
Mín.	0.002	0.003	0.008	0.001	0.010	0.001
Máx.	0.027	0.036	0.055	0.281	13.624	87.643

Anexo 8. Variación temporal y vertical de la biomasa de los copépodos (mg m^{-3}) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Copépodos	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Biom. (mg m^{-3})						
Mar-00	-	-	-	0.032	0.129	0.742
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	0.065	-	0.179	0.065	0.645	0.774
Jun	0.065	-	-	0.645	1.290	12.001
Jul	-	-	-	2.226	16.775	8.710
Ago	-	-	-	-	0.129	2.387
Sep	0.323	0.269	0.179	0.161	2.903	11.001
Oct	0.129	-	-	0.097	3.549	14.612
Nov	0.258	0.090	0.090	0.065	1.194	215.499
Dic	-	-	-	0.032	1.807	9.076
Ene	-	-	-	-	0.065	2.549
Feb	0.065	0.090	-	0.323	0.032	41.519
Mar-01	0.065	-	0.090	0.645	0.032	0.710
Mín.	0.065	0.090	0.090	0.032	0.032	0.710
Máx.	0.323	0.269	0.179	2.226	16.775	215.499

Anexo 9. Variación temporal y vertical de la biomasa de los cladóceros (mg m^{-3}) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Cladóceros	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Biom. (mg m^{-3})						
Mar-00	0.404	-	-	-	17.700	23.263
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	-	-	-	0.101	19.015	36.816
Jun	-	-	-	0.809	1.011	20.633
Jul	0.204	0.204	1.213	0.202	110.246	67.766
Ago	-	-	0.404	0.202	4.551	41.671
Sep	-	-	-	-	2.529	1.416
Oct	-	-	0.404	-	-	0.102
Nov	0.404	-	0.204	-	-	3.945
Dic	-	-	-	-	-	7.957
Ene	-	-	-	-	-	0.405
Feb	-	-	-	-	-	-
Mar-01	-	-	-	-	-	-
Mín.	0.204	0.204	0.204	0.101	1.011	0.102
Máx.	0.404	0.204	1.213	0.809	110.246	67.766

Anexo 10. Variación temporal y vertical de la diversidad (bits ind⁻¹) en los lagos La Luna, y El Sol, Nevado de Toluca, Méx.

Cladóceros	La Luna			El Sol		
	Sup	Med	Fon	Sup	Med	Fon
Biom. (mg m⁻³)						
Mar-00	2.3	0.9	1.7	1.1	1.2	1.5
Abr	ND	ND	ND	ND	ND	ND
May	2.0		2.2	1.9	1.7	1.1
Jun	2.4	0.0	0.8	1.8	2.2	1.1
Jul	0.9	2.2	1.6	0.7	1.1	0.9
Ago	0.7	1.0	2.4	1.5	1.8	0.9
Sep	2.0	2.2	1.7	2.0	2.2	0.9
Oct	2.0	2.2	2.5	1.0	1.0	2.0
Nov	2.7	2.5	2.9	1.7	0.3	1.4
Dic	2.2	2.9	1.8	0.8	0.1	0.2
Ene	0.9		2.3	0.0	1.5	1.3
Feb	1.7	1.9	2.1	1.5	0.9	0.9
Mar-01	1.5	2.2	2.1	1.1	0.8	0.4
Mín.	0.7	0.0	0.8	0.0	0.1	0.2
Máx.	2.7	2.9	2.9	2.0	2.2	2.0