



Universidad Nacional Autónoma de México
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

**Análisis y comparación de las redes tróficas de los lagos (El Sol y La Luna)
Nevado de Toluca, México**

T e s i s

que para optar por el grado académico de

Maestro en Ciencias

(Limnología)

P r e s e n t a:

José Luis Jiménez Seinos

Director de Tesis:

Javier Alcocer Durand

(FES Iztacala - UNAM)

Comité Tutorial:

Dra. Gloria Vilaclara Fatjó (FES Iztacala - UNAM)

Dra. Margarita Erna Caballero Miranda (Instituto de Geofísica - UNAM)

Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia (FES Iztacala - UNAM)

Dr. Fernando Álvarez Noguera (Instituto de Biología - UNAM)

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

Diciembre 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Índice

Agradecimientos	1	Necton.....	17
Resumen	2	Detrito.....	17
Abstract	3	6.7 Clasificación de las muestras obtenidas para el análisis de isitopía estable.....	17
1. Introducción	4	6.8 Liofilización, molido y pesado de muestras.....	20
1.1 Lagos de alta montaña.....	4	6.9 Obtención del porcentaje de C y N.....	20
1.2 Redes tróficas.....	4	6.10 Obtención del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$	22
1.3 Isótopos estables.....	6	6.11 Cálculo de la longitud de la cadena trófica y el número de niveles tróficos.....	22
2. Justificación	8	7. Resultados y discusión	24
3. Antecedentes	8	7.1 Clasificación de grupos ecológicos.....	24
4. Preguntas de investigación	9	Fitoplancton.....	24
5. Objetivos	9	Fitobentos y macrofitas.....	27
5.1 Objetivo general.....	9	Zooplancton.....	28
5.2 Objetivos particulares.....	10	Invertebrados bentónicos.....	30
6. Métodos	10	Necton.....	33
6.1 Área de estudio.....	10	7.2 Redes tróficas teóricas.....	34
6.2 Búsqueda de información bibliográfica.....	11	7.3 Proporción carbono y nitrógeno (C:N).....	39
6.3 Clasificación de especies en grupos ecológicos.....	12	7.4 $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$	40
Fitoplancton y fitobentos.....	13	7.5 Fraccionamiento isotópico.....	47
Macrofitas.....	13	7.6 Modelos de mezcla.....	48
Zooplancton.....	13	7.7 Redes tróficas complementadas.....	52
Invertebrados bentónicos.....	14	7.8 Comparación de las redes tróficas con otros lagos de alta montaña.....	55
Nécton.....	14	7.9 Influencia de la trucha arcoíris (<i>O. mykiss</i>) en la red trófica de El Sol.....	58
6.4 Cálculo de métricas de las redes tróficas.....	14	8. Conclusiones	60
6.5 Análisis de isótopos estables de ^{13}C y ^{15}N	15	9. Bibliografía	61
6.6 Obtención de material y separación por grupos.....	15	10. Anexos	72
Fitoplancton.....	15		
Macrofitas y macroalgas.....	16		
Zooplancton.....	16		
Invertebrados bentónicos.....	16		

Agradecimientos académicos

- Al Fondo Sectorial de Investigación Ambiental SEMARNAT-CONACYT-2015-1-262970 a través del proyecto “Los lagos del Nevado de Toluca, México: Centinelas para la detección y análisis de la vulnerabilidad socio-ecosistémica ante los impactos del cambio ambiental global”.
Al proyecto anterior por el financiamiento para desarrollar el proyecto y la beca coplementaria (asistente técnico) para culminar la investigación, así como el presente trabajo.
- Al CONACYT por la beca otorgada para realizar la maestría dentro del posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.
- Al Dr. Javier Alcocer, por el apoyo y la confianza brindados para realizar y culminar este proyecto.
- A la Dra. Dolors Planas, por el apoyo académico y la gran hospitalidad, indispensables para el trabajo realizado en Montréal y la culminación de este proyecto.
- A los miembros de mi comité académico, por sus aportaciones a este trabajo, sus comentarios y apoyo.
- A la Dra. Margarita Caballero y al Laboratorio de Paleolimnología de la UNAM, por su apoyo y colaboración para poder procesar las muestras del presente estudio.
- Al equipo del Laboratorio de Limnología Tropical, por su apoyo en campo y laboratorio, así como al equipo del GEOTOP (Light Stable Isotope Geochemistry Laboratory), por su imprescindible apoyo para que este trabajo pudiera llevarse a cabo (Mtra. Martha Gaytán, Dr. Luis Oseguera, Mtra. Diana Ibarra, Dra. Agnieszka Adamowicz y a todos los queridos compañeros biólogos que me ayudaron y acompañaron al campo).

Agradecimientos Personales

- A mi familia en México y Canadá, con mucho cariño y agradecimiento, ya que han sido imprescindibles (Tíos Andrés y Laura, Leo, Mike, Sebas, Mayin, Fredo, Jesús, familia Seinos, etc.).
- A mi Abuelo José Luis, por su gran apoyo desde que tengo memoria, durante mi viaje a Canadá y en gran medida siempre le dedicaré mis buenas experiencias.
- A mis padres que sin exagerar les debo todo, con mucho cariño y agradecimiento.
- A Karla por su apoyo y cariño, así como a todos mis queridos amigos y compañeros.

Al pueblo que apoya la educación como vía de emancipación y que todo conocimiento generado siga dicho propósito

Resumen

El estudio sobre las redes tróficas de los ecosistemas acuáticos epicontinentales se originó y se ha desarrollado ampliamente en cuerpos acuáticos templados. Por el contrario, existe un desconocimiento sobre las redes tróficas de los sistemas tropicales. Se ha encontrado que la tropicalidad (mayor cantidad y menor fluctuación de radiación solar) tiene gran relevancia en las características limnológicas de los ecosistemas acuáticos epicontinentales y por ende en su funcionamiento. Por lo anterior, el objetivo de la presente investigación fue construir las redes tróficas de dos lagos ubicados en una latitud tropical y que además por su altitud son considerados de alta montaña, El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, estado de México, utilizando datos ecológicos reportados para ambos lagos, información bibliográfica sobre las características tróficas de las especies que componen ambos ecosistemas y análisis de isotopía estable de carbono (C) y nitrógeno (N) de los principales grupos ecológicos. Además se evaluó la influencia que ejerce la trucha arcoíris *Onchorynchus mykiss* en la red trófica, introducida de manera artificial en la década de 1950 en El Sol. Para lo anterior, se utilizaron modelos de mezcla para isótopos estables de C y N. En general, El Sol presentó una topología de red más compleja (mayor riqueza taxonómica, número de interacciones, conectancia, número de nodos y densidad de interacciones) que La Luna, característica que se deriva de una mayor cantidad de grupos consumidores, principalmente en la zona bentónica y la presencia de un depredador tope (*O. mykiss*) en El Sol. Los análisis de isotopía estable corroboraron las redes tróficas de ambos lagos, además de señalar los flujos de C y N dentro de ambos ecosistemas. La topología de las redes tróficas de El Sol y La Luna resultaron comparables con las de otros lagos templados y tropicales de alta montaña, así como otros lagos templados de pH ácido. Finalmente, los modelos de mezcla confirman un consumo activo por parte de *O. mykiss* sobre el zooplancton sugiriendo la presencia de un control descendente en El Sol.

Palabras clave: Redes tróficas, isótopos estables, modelos de mezcla, lagos de alta montaña e introducción de especies.

Abstract

Aquatic food web research on inland water ecosystems has been proposed and used widely for temperate water bodies. In contrast, aquatic food web studies are scarce in tropical systems. It's known that tropical conditions (higher amounts of solar radiation with less seasonal fluctuations) are important to shape the limnological features of inland water ecosystems and thus their function. In this study we proposed the food webs of two tropical high mountain lakes (El Sol and La Luna, Nevado de Toluca, estado de México) using previous ecological information of both lakes and complemented by trophic information of species and stable isotopes analysis of the principal ecological groups. Furthermore, we assessed the ecological impact of introduced rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*) on the food web of El Sol using stable isotopes mixing models. The food web topology of El Sol is more complex than La Luna, with higher values of species richness, connectance, linkage density, links and nodes, due to the presence of more consumers in the benthic zone and a top predator (*O. mykiss*) in El Sol. Stable isotopes confirmed the food webs as well as the C and N fluxes in both lakes. The food web topologies of El Sol and La Luna are similar to those found in tropical or temperate high mountain lakes and lowland acid lakes.

Key words. Food webs, stable isotopes, mixing models, high mountain lakes and fish introduction.

Introducción

Lagos de alta montaña

La mayoría de los lagos de alta montaña están asociados a las principales cadenas montañosas tanto en zonas templadas como en zonas tropicales. Los lagos de alta montaña tropicales se caracterizan por estar a una altitud mayor de los 3,000 m s.n.m, por encima del límite de vegetación arbórea, el cual aumenta su altitud conforme la latitud disminuye, debido a las condiciones climáticas (temperatura y humedad), ocasionando que en latitudes tropicales los lagos de alta montaña se encuentren en altitudes mayores comparados con los lagos de alta montaña de zonas templadas (Alcocer, 2009; Catalan y Rondón, 2016; Oseguera *et al.*, 2016; Sommaruga, 2001).

Los lagos tropicales que se encuentran a grandes altitudes se diferencian del resto de los lagos tropicales y son relativamente más parecidos a lagos de alta montaña de latitudes mayores, tanto en sus características ambientales como biológicas. Aunque difieren principalmente en que los lagos de alta montaña de latitudes tropicales reciben mayor insolación, no tienen una estacionalidad fuertemente marcada así como sus aguas no llegan a ser tan frías en invierno (Aguilera *et al.*, 2013). Además la mayoría tienen una relación menor entre longitud y profundidad, son clasificados como polimícticos cálidos y pocas veces presentan delgadas capas de hielo en la superficie. También la radiación ultravioleta a la que están sometidos es mayor que la de otros lagos tropicales de menor altitud, generando cambios ecológicos importantes (Catalan y Rondón, 2016; Jacobsen, 2008; Sommaruga, 2001).

Los lagos de alta montaña son ecosistemas con baja diversidad biológica y condiciones ambientales agrestes; aunque cada lago tiene características particulares, en general están sujetos a: la exposición de corrientes fuertes de viento, temperaturas fluctuantes y bajas (algunos con formación de capas de hielo en invierno, principalmente los de zonas templadas), baja concentración de nutrientes (oligotróficos – ultraoligotróficos) y una fuerte radiación ultravioleta (Aguilera *et al.*, 2013; Hinder *et al.*, 1999). Además, se han introducido especies exóticas de peces con fines recreativos en la mayoría de los lagos de alta montaña, debido al manejo incorrecto por parte del ser humano (Harper-Smith *et al.*, 2015; Sánchez-Hernández *et al.*, 2015).

Redes tróficas

El estudio de redes tróficas en ecosistemas lacustres de alta montaña se ha abordado en años

recientes desde una perspectiva de análisis de redes, utilizando bases de datos apoyados por muestreos en campo; dicha estrategia permite reconocer los componentes del ecosistema, la conectancia que existe entre ellos y la dinámica de interacciones que se llevan a cabo dentro del ecosistema. Esta metodología busca responder preguntas ecológicas concretas en cuanto a interacciones tróficas, los cambios que éstas provocan y la estabilidad, susceptibilidad y resiliencia a las alteraciones ecológicas de todo el ecosistema (Harper-Smith *et al.*, 2015; Jonsson *et al.*, 2005).

La red trófica esquematiza el conjunto de interacciones consumidor-presa entre diferentes especies, poblaciones o unidades tróficas, representándolas como nodos y las interacciones como conexiones. Para simplificar y dar un sentido ecológico se utilizan los nodos, trofoespecies o grupos ecológicos de especies que comparten presas y depredadores. También se definen como niveles tróficos grupos discretos de organismos con características tróficas similares (Williams y Martínez, 2000).

Al analizar a las comunidades biológicas desde una perspectiva de redes, se pueden calcular diferentes métricas que sintetizan el comportamiento ecológico de todo el ecosistema; por ejemplo: S -riqueza taxonómica- el número de taxa o trofoespecies (puede incluir especies, géneros o niveles ecológicos específicos como detrito o bacterias); L -número de uniones- dentro de la red; la conectancia C ($C = L/S$) y D -densidad de uniones- ($D = L_p/L$), donde L_p , representa las uniones potenciales dentro de la red (Williams y Martínez, 2000).

Las métricas de la red y los esquemas con una topología específica (red gráfica de interacciones) reflejan el funcionamiento general de un ecosistema lacustre (Dunne *et al.*, 2002). Para el caso de los lagos de alta montaña se han encontrado topologías de red simplificadas, tanto en densidad de uniones como en conectancia, comparados con lagos de altitudes menores. Además, la omnivoría es muy importante en los lagos de alta montaña para controlar la estructura de la red, ya que hay más especies generalistas que especialistas en términos de topología de redes (Sánchez-Hernández *et al.*, 2015).

La topología de red de los lagos de alta montaña no varía mucho si se comparan solamente las redes tróficas de la zona pelágica. Sin embargo, si se comparan las redes tróficas tanto de la zona pelágica como de la zona bentónica, sí se encuentran diferencias entre los lagos, éstas diferencias se deben principalmente a la zona bentónica y las interacciones que ésta tiene con la zona pelágica (Sánchez-Hernández *et al.*, 2015).

La introducción de peces exóticos altera la red de interacciones de los ecosistemas lacustres, ocasionando cambios en el flujo de energía y nutrientes, además de ser una fuerte presión selectiva para muchas especies endémicas y locales (Carpenter *et al.*, 1987; Harper-Smith *et al.*, 2015; Reissing *et al.*, 2006). Por ejemplo, la trucha tiene un gran potencial para alterar la red trófica de los sitios donde es introducida, su influencia puede simplificar la topología de la red trófica en términos de complejidad estructural (Eby *et al.*, 2006; Reissing *et al.*, 2006). Sin embargo, al ser un organismo omnívoro se ha reportado que puede aportar un mayor número de conexiones dentro de la red trófica (Sánchez-Hernández *et al.*, 2015).

Isótopos estables

Se le da el nombre de isótopos a elementos que poseen el mismo número de protones (el mismo elemento), pero diferente número de neutrones (varía la masa atómica); éstos se encuentran distribuidos en diferentes proporciones y abundancias a lo largo del planeta (Ehleringer y Rundel, 1989; Hoefs, 2015).

Los isótopos estables más utilizados en ecología de redes tróficas y flujo de energía son el ^{13}C y el ^{15}N , ya que su proporción ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) es distinta para diferentes grupos biológicos, dependiendo de sus fuentes de C y N, así como de su nivel trófico (p. ej., plantas terrestres, fitoplancton, zooplancton, etc.). El proceso que genera la diferenciación isotópica entre los diferentes organismos que componen un ecosistema, se conoce como discriminación isotópica (McCutchan *et al.*, 2003).

La discriminación isotópica es un conjunto de procesos (fraccionamiento, estequiometría, valor nutricional, diferencia en tejidos, etc.) que generan que la proporción del isótopo estable bajo estudio sea distinta entre los diferentes compartimentos ecológicos, permitiendo distinguir las fuentes de aporte (p. ej., productores primarios, materia orgánica, etc.); así mismo, determinar los componentes de los compartimentos ecológicos, compuestos por la mezcla de distintas fuentes de aporte (p. ej., consumidores primarios, secundarios, MOP, etc.) (Pinnegar y Polunin, 1999).

Específicamente el ^{15}N es incorporado de manera enzimática más lentamente que el ^{14}N , teniendo como consecuencia que los organismos se encuentren enriquecidos en ^{15}N con respecto a sus fuentes de alimento (dieta); por lo tanto, teóricamente estarían enriquecidos conforme aumenta su nivel trófico. Sin embargo, la variación en el $\delta^{15}\text{N}$ también depende de la disponibilidad de N en el cuerpo de agua y de la manera en que se lleva a cabo su asimilación; así como la fuente

de la cual proviene y las formas químicas que utiliza cada organismo como N-NO_3^- , N-NH_4^+ o N_2 (Hansson y Tranvik, 2003; Vo *et al.*, 2013).

Existe diferencia en la concentración isotópica entre cuerpos de agua debido a procesos biogeoquímicos intrínsecos de cada sitio; además, el enriquecimiento diferencial de un organismo o grupo de organismos de un nivel trófico depende -en gran medida- de la procedencia de su fuente de alimento (p. ej., pelágica, bentónica o litoral), así como de las características metabólicas y fisiológicas tanto del consumidor como de sus alimentos, por ejemplo, la forma de asimilar el N ya sea por vía de la fijación o simplemente incorporando el N orgánico disuelto en el agua (Hansson y Tranvik, 2003; Vo *et al.*, 2013).

La proporción de los isótopos estables de C varía dependiendo de la manera en que éste se asimila por cada organismo y las rutas metabólicas por las cuales lo aprovecha y almacena; también varía dependiendo de sus fuentes, pero la relación con otros compartimentos de la red trófica, es más compleja que la del N. Un organismo enriquecido en $\delta^{13}\text{C}$ es resultado de que tiene una mayor concentración del isótopo pesado y su proporción es más cercana a la del estándar (Zanden y Rasmussen, 2001).

A diferencia del N, el C permite identificar las fuentes de alimento más próximas en cada reservorio (acuático y terrestre) o bien la interface entre estos dos; ya que el fraccionamiento isotópico entre la fuente y el consumidor es menor a la del N. Además, permite estimar si el C que sostiene cada compartimento de la red trófica es de origen autóctono o alóctono. También permite identificar el flujo cíclico de C a través de la red trófica, desde productores primarios hasta consumidores secundarios y después a detrito (Hecky y Hesslein, 1995; Marty y Planas, 2008).

Si bien los $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ son afectados por procesos biológicos, físicos y químicos, se ha logrado estimar un cierto rango de concentraciones debidas a factores específicos y se han detectado grupos tróficos puntuales; sin embargo, determinar realmente los factores que afectan la proporción de isótopos presente en la naturaleza es un reto ecológico que requiere mucho conocimiento de los ecosistemas en estudio (Escobar *et al.*, 1998; Hansson y Tranvik, 2003)

El estudio de procesos tróficos y de flujo de nutrientes, así como de interacciones bióticas, se sustenta en la recopilación de la información derivada de análisis ecológicos y experimentales, permitiendo conocer el funcionamiento global de los ecosistemas así como su robustez, su capacidad de resiliencia ante alteraciones ecológicas y la diversidad de interacciones entre todos sus componentes (Cohen y Luzac, 1992).

Justificación

En México sólo existen dos lagos perennes de alta montaña, El Sol y La Luna, ubicados en el cráter del volcán Nevado de Toluca, Estado de México. Son ecosistemas únicos en el país que pueden ser utilizados como indicadores de cambio global, además de que aportan bienes y servicios ecosistémicos significativos a las zonas circunvecinas (Alcocer *et al.*, 2014; Alcocer, 2009). Conocer su dinámica trófica sirve como una herramienta que permite reconocer la susceptibilidad de ambos ecosistemas al cambio global (p. ej., condiciones ambientales fluctuantes asociadas al cambio climático, introducción de especies, contaminación antropogénica, etc.), lo que los convierte en centinelas de cambio global (Alcocer *et al.*, 2014; Alcocer, 2009; Cuna, 2015).

Antecedentes de la zona de estudio

Existen estudios previos sobre los distintos grupos biológicos que habitan los lagos El Sol y La Luna. Se han registrado los ensambles de especies y los grupos más representativos de fitoplancton en El Sol y La Luna (p. ej., Banderas-Tarabay, 1997; Caballero-Miranda *et al.*, 1996; Cuna *et al.*, 2015). La biomasa fitoplanctónica presenta concentraciones bajas en ambos lagos, siendo mayor en El Sol (oligotrófico) que en La Luna (ultra oligotrófico). Existe una marcada variación estacional para la biomasa fitoplanctónica (fría de secas y cálida de lluvias), manteniendo un claro aumento en la época cálida en ambos lagos. En cuanto a la talla, se ha reportado que la biomasa fitoplanctónica fraccionada de talla grande ($>2\ \mu\text{m}$) es dominante en El Sol todo el año, a diferencia de La Luna donde domina la talla pequeña ($<2\ \mu\text{m}$) en la época fría y dominan ambas tallas durante la época cálida (Ardiles, 2007). No se ha encontrado una relación entre la biomasa fitoplanctónica y la disponibilidad de nutrimentos, aunque estos representan el factor ambiental con mayor variación; el fósforo es el nutrimento limitante en ambos lagos (Ardiles, 2007).

La vegetación macroscópica está dominada por algas verdes filamentosas en el lago El Sol (Caballero-Miranda, 1996), aunque también existen pastos acuáticos (Cuna *et al.*, 2014).

Se han realizado trabajos de identificación taxonómica y de ecología de los tres grupos que componen el zooplancton en ambos lagos (rotíferos, cladóceros y copépodos); aunque la diversidad es similar, El Sol presenta mayor abundancia y biomasa (Sarma *et al.*, 1996; Dimas-

Flores *et al.*, 2008).

Dentro del zooplankton se han reportado dos nuevas especies, *Ilyocryptus nevadensis* (Cervantes-Martínez *et al.*, 2000) y *Alona manueli* (Zawisza y Ruiz-Fernandez, 2012), además de reportes nuevos para el país (Dimas-Flores *et al.*, 2008; Elías-Gutiérrez *et al.* 1997; Grimaldo-Ortega *et al.*, 1998).

También se han estudiado los ensamblajes de meio y macroinvertebrados bentónicos (MIB). En El Sol se encuentra una mayor abundancia, biomasa y diversidad de MIB que en La Luna, en particular en la zona litoral con vegetación acuática (Hernández, 2004; Oseguera, 2004).

El grupo más abundante del meiobentos son los nemátodos, mientras que los oligoquetos aportan la mayor biomasa y los tardígrados son frecuentes en El Sol; dentro del macrobentos el grupo predominante son los oligoquetos seguidos del bivalvo *Pisidium casertanum* en el caso de El Sol, mientras que en La Luna los únicos dos macroinvertebrados con una biomasa representativa son *Limnodrilus hoffmesteri* y *Pagastia sp.* (Hernández, 2004; Oseguera, 2004).

Finalmente, como parte del necton se encuentra la trucha arcoíris, *Oncorhynchus mykiss*, solo en El Sol, pero no ha sido estudiada aún. Parece ser que fue introducida en la década de los 1950s en ambos lagos (Cuna *et al.*, 2014; Dimas-Flores *et al.*, 2008).

Preguntas de investigación

Las preguntas que se plantean en la presente investigación son ¿cómo están integradas las redes tróficas de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, dos lagos tropicales de alta montaña mexicanos? ¿Son las redes tróficas de estos lagos de alta montaña tropicales diferentes a los de los lagos de alta montaña templados? ¿Qué efecto ha ejercido la introducción de la trucha arcoíris en la red trófica del lago El Sol?

Objetivos

Objetivo general

Describir y analizar en forma comparativa las redes tróficas de los lagos de alta montaña tropicales El Sol y La Luna, Nevado de Toluca.

Objetivos particulares

- Elaborar un esquema diagramático de las redes tróficas teóricas con base en la información bibliográfica existente.
- Medir las proporciones de isótopos estables de C y N de los principales grupos biológicos de ambos lagos.
- Corroborar y complementar el esquema diagramático teórico de las redes tróficas de ambos lagos con base en el análisis de isótopos estables de C y N.
- Comparar las redes tróficas de los lagos El Sol y La Luna entre sí y con la de otros lagos de alta montaña.

Métodos

Área de estudio

Los lagos El Sol y La Luna se ubican dentro del cráter del volcán Nevado de Toluca (19°06' N, 99°45' W, 4,200 m s.n.m.) (Figura 1). Este volcán se encuentra en el Eje Neovolcánico Transmexicano, que se originó a partir de movimientos de subducción de la placa de Cocos y Rivera durante el Holoceno. La última explosión del Nevado de Toluca fue datada hace 3,300 años A. P. (Armienta *et al.*, 2008).

El Nevado de Toluca forma parte de las zonas altas (19°N) del Eje Neovolcánico Transmexicano. Estas zonas se caracterizan por un clima templado Cwb (zonas altas templadas tropicales con inviernos secos), particularmente el Nevado de Toluca presenta un clima Ew (polar o alpino) (Armienta *et al.*, 2008; Metcalfe, 2006; Peel *et al.*, 2007).

También conocido como Xinantécatl, nombre que proviene del náhuatl y cuyo significado es “señor desnudo”, el Nevado de Toluca tiene una gran importancia cultural, económica y biológica. Se encuentra dentro del “Área Nacional de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca” decretada el 1 de octubre de 2013 (Alcocer *et al.*, 2004; Alcocer, 2013; CONANP, 2013; Hernández, 2008).

El Sol y La Luna se encuentran muy cercanos entre sí y separados (aprox. 600 m) por un pequeño domo dacítico conocido como “El Ombligo”. La Luna tiene un área aproximada de 31,083 m² y El Sol de 237,321 m², son lagos someros y astáticos, con una profundidad variable, máxima de 15 m y 10 m, respectivamente; la temperatura de sus aguas no rebasa los 11°C y rara

vez van por debajo de los 4°C, son lagos bien oxigenados (cerca de la saturación) y expuestos a fuertes corrientes de viento, lo que genera que sean lagos polimícticos cálidos (Alcocer, 2009).

Ambos lagos tienen un pH ácido, El Sol 6.9 ± 1.16 y La Luna 5.4 ± 0.7 °C, baja alcalinidad, elevada transparencia, baja mineralización y por su baja concentración de nutrientes son considerados lagos de ultraoligo a oligotróficos; están sometidos a una alta radiación UV ($5,418 \pm 2,582 \text{ J m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) (Alcocer, 2009).

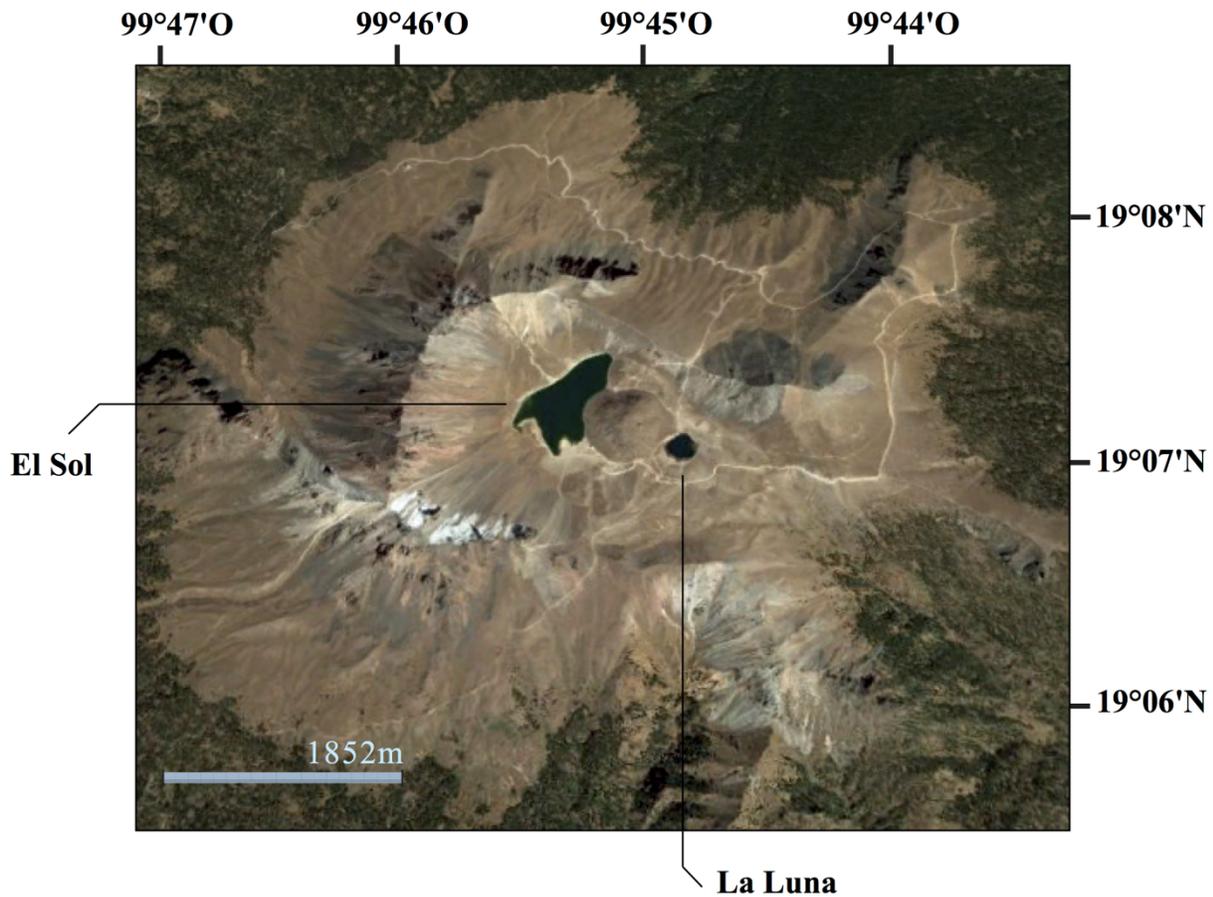


Figura 1. Localización del área de estudio; vista aérea del cráter del volcán Nevado de Toluca, México, donde se encuentran los lagos El Sol y La Luna (INEGI – Google Earth 2018).

Búsqueda de información bibliográfica

Se llevó a cabo una búsqueda bibliográfica de los trabajos realizados en ambos lagos del Nevado de Toluca incluyendo las características limnológicas. Se buscaron los taxa reportados para ambos

lagos y se elaboró una base de datos con las especies, tallas, zona de mayor ocurrencia, presas, depredadores y biomasa. La información se completó con literatura científica de diferentes bases de datos globales (p. ej., Elsevier, Scielo, Springer, The Web of Science, etc.) (Sánchez-Hernández *et al.*, 2015).

Clasificación de especies en grupos ecológicos

Se clasificaron las especies en los siguientes ensamblajes: fitoplancton, fitobentos, macrofitas, zooplancton, invertebrados bentónicos y necton. Posteriormente se catalogaron dentro de grupos ecológicos definidos con base en dos propiedades emergentes de las comunidades ecológicas que están entrelazadas y pueden ser parte de una misma definición:

La primera es el **gremio ecológico**, definido por Root en 1967 como “*grupos de especies que utilizan la misma clase de recursos de una manera similar, sin tomar en cuenta su posición taxonómica y con un solapamiento significativo en sus requerimientos de nicho*” (Blondel, 2003; Simberloff y Dayan, 1991).

El segundo concepto se deriva del primero con los dos principios, no tomar en cuenta la clasificación taxonómica y formar grupos discretos con base en características ecológicas; por lo cual el **grupo funcional** puede definirse como “*grupos de especies que ejercen una función ecológica similar, entendiendo como función ecológica, las causas y los efectos que tiene llevar a cabo un proceso determinado para un ecosistema*” (Blondel, 2003; Jax, 2005; Simberloff y Dayan, 1991).

En este estudio el objetivo es esquematizar las relaciones tróficas, relación consumidor-presa, de los diferentes componentes de la red trófica en todos sus niveles (multitrófica); es por esto que se propuso trabajar con **grupos ecológicos**, utilizando los dos criterios antes mencionados de manera complementaria: **gremio ecológico**, integra a las especies con fuentes de alimento similares (dietas similares) y **grupo funcional** integra a las especies con características tróficas similares (p.ej., calidad alimenticia, evasión del pastoreo, forma de obtención de alimento, etc.) (Blondel, 2003; Jax, 2005; Simberloff y Dayan, 1991).

Una vez organizadas las especies dentro de grupos ecológicos se compararon los valores de biomasa reportados en trabajos previos, para conocer los grupos con mayor contribución al flujo de energía dentro de las redes tróficas teóricas de ambos lagos (Carpenter *et al.*, 2005).

Fitoplancton y fitobentos

Para integrar los organismos pertenecientes al fitoplancton y fitobentos reportados en trabajos anteriores (Banderas-Tarabay, 1997; Caballero-Miranda *et al.*, 1996; Cuna *et al.*, 2014, Cuna, 2015), dentro de grupos ecológicos, se consideraron ambos criterios: para el gremio ecológico no se utilizó la dieta, solamente se tomó en cuenta si eran autótrofos o mixótrofos. Para el grupo funcional se utilizaron las siguientes características tróficas: talla, nivel de organización, facilidad de captura y asimilación, calidad alimenticia, movilidad en la columna de agua, adaptaciones de crecimiento y evasión del pastoreo (Blondel, 2003; Salmaso y Padisák, 2007; Simberloff y Dayan, 1991). La biomasa de cada grupo ecológico de fitoplancton se obtuvo sumando la biomasa promedio anual de las especies que lo componen, utilizando los valores de biomasa reportados en Cuna (2015).

Macrófitas

Para integrar las macrófitas reportadas por Banderas-Tarabay (1997) en grupos ecológicos, se utilizaron ambos criterios. Para el gremio ecológico se consideraron todas como autótrofas. Para el grupo funcional solamente se consideraron como características tróficas la zona y la forma de crecimiento (sumergida, emergente, semiacuática o terrestre) (Blondel, 2003; San Martín *et al.*, 2011; Simberloff y Dayan, 1991). La biomasa por grupo ecológico no se calculó ya que no existen trabajos previos que cuantifiquen la biomasa de las macrófitas en ninguno de los lagos.

Zooplancton

Para integrar los organismos pertenecientes al zooplancton reportados en trabajos anteriores (Elías-Gutiérrez *et al.*, 1997; Dimas-Flores *et al.*, 2008; Dimas-Flores, 2005; Grimaldo-Ortega *et al.*, 1998; Sarma *et al.*, 1996), dentro de grupos ecológicos, se consideraron ambos criterios. Para el gremio ecológico se utilizó la dieta potencial (fuentes de alimento reportadas en la literatura). Para el grupo funcional se utilizaron las siguientes características tróficas: talla, zona de alimentación y forma de alimentación (Barnett *et al.*, 2007; Blondel, 2003; Simberloff y Dayan, 1991; Tasevska *et al.*, 2017). La biomasa de cada grupo ecológico de zooplancton se obtuvo sumando la biomasa promedio anual de las especies que lo componen, utilizando los valores de biomasa reportados en Dimas-Flores (2005).

Invertebrados bentónicos

Para integrar los organismos pertenecientes al ensamble de los invertebrados bentónicos reportados en trabajos anteriores (Hernández, 2004; Oseguera, 2004; Oseguera *et al.*, 2016; Rojas, 2004) dentro de grupos ecológicos, se consideraron ambos criterios. Para el gremio ecológico se utilizó la dieta potencial (fuentes de alimento reportadas en la literatura). Para el grupo funcional se utilizó la clasificación en grupos funcionales alimenticios (“FFG” *Functional Feeding Groups*), ampliamente utilizada en el estudio de la ecología trófica de los invertebrados bentónicos (p.ej., Cummins, 1973; Merritt *et al.*, 2002; Zilli *et al.*, 2008).

La biomasa de los grupos ecológicos que integran los macroinvertebrados bentónicos (>500 μm), se obtuvo sumando la biomasa promedio anual de las especies que componen cada grupo, utilizando los valores de biomasa reportados en Oseguera (2004). La biomasa de los grupos ecológicos que integran los meioinvertebrados bentónicos (<500 μm) se obtuvo sumando la biomasa promedio anual de las especies que componen cada grupo, utilizando los valores de biomasa reportados en Hernández (2004) y Rojas (2004).

Necton

La única especie reportada en el necton es la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* y se encuentra solamente en El Sol. Para integrarla dentro de un grupo ecológico se consideraron ambos criterios. Para el gremio ecológico se utilizó la dieta potencial (fuentes de alimento reportadas en la literatura). Para el grupo funcional se utilizaron las siguientes características tróficas: talla, zona de alimentación y forma de alimentación. La biomasa de este grupo ecológico no se pudo calcular ya que no existen trabajos previos que cuantifiquen la biomasa de *O. mykiss* en El Sol.

Cálculo de métricas de las redes tróficas

Se calcularon las métricas de la red para cada lago (S, L, C y D), utilizando niveles tróficos discretos, las interacciones entre los grupos ecológicos como conexiones y los grupos ecológicos como nodos. Los análisis se llevaron a cabo con la paquetería Cheddar de R “Analysis and Visualisation of Ecological Communities” y se editaron gráficamente en Adobe Illustrator-MAC (Amundsen *et al.*, 2009; Hudson *et al.*, 2013).

Con base en la información obtenida del análisis de redes y los datos ecológicos (biomasa, talla y número de interacciones) se realizaron diagramas de dispersión y análisis de correlación de

Pearson (para variables con una distribución normal), con el fin de entender y describir el comportamiento de las comunidades ecológicas). Se utilizó el programa R studio y Adobe Illustrator-Mac para la elaboración de los análisis y su edición respectivamente (Hudson *et al.*, 2013).

Análisis de isótopos estables de ^{13}C y ^{15}N

Obtención de material y separación por grupos

Se realizaron cuatro salidas de campo durante los meses de agosto, septiembre y noviembre de 2016 y abril de 2017, en las cuales se tomaron muestras de las comunidades biológicas de ambos lagos que incluyeron la zona litoral “ZL”, la zona pelágica “ZP” y la zona bentónica “ZB”. El muestreo de todos los grupos se llevó a cabo con redes, recipientes y utensilios, eliminando la materia orgánica. Para las muestras de agua, las botellas se lavaron previamente con ácido y enjuagaron con agua destilada (Dunn *et al.*, 2011 y Pohlman *et al.*, 1997).

Fitoplancton

Para obtener las muestras de fitoplancton se utilizó una red de arrastre de 20 μm para concentrar la biomasa fitoplanctónica. Las muestras obtenidas fueron filtradas *in situ* por una malla de 100 μm para remover los organismos zooplanctónicos (Bode *et al.*, 2006; Vuorio *et al.*, 2006; Yoshii, 1999). Una vez filtradas las muestras, se almacenaron a 4°C para su posterior filtración.

En el laboratorio, la mitad de las muestras se filtraron por una malla de 50 μm para separar en dos tallas: chica (20–50 μm) y grande (50–100 μm), de acuerdo a la información del análisis teórico que sugiere que el tamaño promedio del fitoplancton en los lagos es de 50 μm .

Para concentrar la biomasa fitoplanctónica necesaria para los análisis de isotopía estable se utilizó un equipo de filtración al vacío Millipore (diam. 47 mm), usando filtros Whatman de fibra de vidrio GF/A (5.5cm de diámetro y con una abertura de poro de 1.6 μm). Se filtraron volúmenes de 0.7 a 1.5 L de muestra dependiendo del tiempo de saturación del filtro (2–4 horas). Los filtros se enjuagaron con agua destilada previamente en el equipo de filtración Millipore. Una vez saturados los filtros, se tomaron directamente del equipo y se congelaron hasta su liofilización (Cloern *et al.*, 2002; Vuorio *et al.*, 2006). Finalmente, se obtuvieron muestras de fitoplancton para ambos lagos de las tallas 20–100 μm , con el fin de tener la señal de todo el fitoplancton junto, e

identificarlo como fuente de C y N para organismos que no diferencian la talla (Cloern *et al.*, 2002; Vuorio *et al.*, 2006).

Macrófitas y macroalgas

Las macrófitas y las macroalgas de la ZBL con vegetación se tomaron manualmente con guantes estériles y se almacenaron en bolsas (Whirl-pack) y en hielo; una vez en el laboratorio, se limpiaron con agua del sitio (pre-filtrada por un filtro GF/F de fibra de vidrio de 0.7 μm de abertura de poro) removiendo el sedimento, organismos epibiontes y la materia orgánica, con ayuda del microscopio estereoscópico, con el fin de separar la comunidad asociada a las macrófitas y macroalgas; finalmente las muestras se mantuvieron congeladas a -2°C hasta su liofilización (Adin y Riera, 2002; Bode *et al.*, 2006).

Zooplankton

El zooplankton se colectó con una red de arrastre de 70 μm con el fin de concentrar biomasa a lo largo de la columna de agua de ambos lagos. El fitoplancton (talla grande $>70 \mu\text{m}$) y el zooplankton de El Sol se solapan en talla, por ello se volvieron a filtrar por una malla de 100 μm , con lo cual solamente quedó zooplankton y la talla grande del fitoplancton, este último fue removido manualmente ya que la mayoría eran algas filamentosas (Kling *et al.*, 1992). Posteriormente se separaron manualmente: cladóceros y copépodos; adicionalmente se mantuvo una muestra de la mezcla de todo el zooplankton libre de fitoplancton, ya que no se pudo obtener suficiente biomasa de rotíferos para su análisis de isotopía estable. Finalmente, las muestras se congelaron hasta su liofilización (Kling *et al.*, 1992).

En el caso de La Luna, los componentes del zooplankton son notablemente más grandes que el fitoplancton; por lo anterior, ambos se colectaron mediante arrastres verticales en la zona profunda del lago (1 a 2 metros por encima del fondo), debido a que en esta zona se observó una mayor abundancia (durante el muestreo), para esta tarea se utilizó una red de arrastre para zooplankton (70 μm) (Dimas-Flores *et al.*, 2005).

Invertebrados bentónicos

Los organismos de la Zona Bentónica Profunda “ZBP” se obtuvieron con una draga Ekman (0.0225 m^2), tomando los 10 cm superficiales de sedimento. Para el caso de la Zona Bentónica

Litoral “ZBL”, con y sin vegetación, se utilizó un nucleador manual (tubo de acrílico de 15 cm de altura por 3 cm de anchura) (Hernández, 2008; Oseguera *et al.*, 2016).

Una vez obtenidas las muestras se mantuvieron en hielo y se llevaron al laboratorio, donde se tamizaron a través de mallas de 500 μm , para obtener los macroinvertebrados bentónicos (MIB). Posteriormente, las muestras de sedimento se revisaron al microscopio estereoscópico, donde se separaron por grupos y por tamaños; los organismos se mantuvieron 24 horas en agua del sitio (pre-filtrada por un filtro GF/F de fibra de vidrio de 0.7 μm de abertura de poro) para dejarlos evacuar. Todos los MIB se limpiaron y almacenaron manteniéndolos a 4°C o en congelamiento (-2°C) hasta su liofilización (Cremona *et al.*, 2009).

Necton

Se colectaron tres truchas arcoíris adultas (longitud total 32.5 ± 2.2 cm, peso 311.3 ± 46.7) (*Oncorhynchus mykiss*), utilizando caña de pescar y anzuelo. Se mantuvieron en frío y una vez en el laboratorio se realizó la extracción de músculo de la zona dorsal, por encima de la columna vertebral de una longitud de aproximadamente 3 cm, que inmediatamente se mantuvo en congelación hasta su liofilización (Sherwood y Rose, 2005).

Detrito

Una vez separadas las muestras de la zona litoral de El Sol, pertenecientes a los ensambles antes mencionados, se conservó el sedimento con los restos de la materia orgánica en proceso de descomposición (detrito) y se mantuvo en congelación hasta su liofilización (Di Benedetto *et al.*, 2012)

Clasificación de las muestras obtenidas para el análisis de isótopos estables

No se obtuvieron muestras de todas las especies ni grupos ecológicos que componen las redes tróficas teóricas de los lagos El Sol y La Luna (tabla 2, tabla 3 y tabla 4, sección de análisis teórico). Solamente se lograron muestras para realizar el análisis de isotopía estable y proporción de carbono y nitrógeno de los grupos mencionados en la tabla 1.

Para el fitoplancton no se consiguieron muestras de isotopía estable por grupo ecológico de manera individual en ninguno de los dos lagos. Sin embargo, en ambos lagos se obtuvieron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del fitoplancton por talla y se asociaron a los grupos ecológicos que

componen cada talla.

En la talla de 20–50 μm de El Sol están asociados los grupos de fitoplancton (F2, F1, F5, F10, F7 y F4(B)), mencionados en la tabla 2, en ese orden de contribución de acuerdo a su biomasa promedio anual. Ya que el grupo F5 puede tener tallas mayores a 50 μm , podría estar subrepresentado. Este conjunto de fitoplancton de El Sol de talla de 20–50 μm fue nombrado FAS (fitoplancton de talla pequeña de El Sol) y tiene una mayoría de grupos autótrofos con una biomasa mayor.

En el mismo rango de tallas (20–50 μm) en La Luna están asociados los grupos F5, F4 (B), F2 y F10, en ese orden de contribución de acuerdo a su biomasa promedio anual. Este conjunto de fitoplancton de talla de 20-50 μm fue nombrado FAL (fitoplancton de talla pequeña de La Luna) y tiene igual número de grupos autótrofos y mixótrofos, aunque estos últimos aportan la mayor biomasa.

En la talla de 50–100 μm de El Sol están asociados los grupos F4(A), F6 y los organismos mayores a 50 μm del grupo F7, en ese orden de contribución de acuerdo a su biomasa promedio anual. Este conjunto de fitoplancton de El Sol de talla de 50-100 μm fue nombrado FBS (fitoplancton de talla grande de El Sol).

En el mismo rango de tallas (50–100 μm) pero para La Luna está asociado el grupo F4(A), además de ser muy abundante la macroalga –clorofita- *Mougeotia* perteneciente al grupo F6, incluyendo también una alta cantidad de polen de la vegetación aledaña, imposible de separar de la muestra. Este conjunto de fitoplancton de La Luna de talla 50-100 μm fue nombrado FBL (fitoplancton de talla grande de La Luna).

Finalmente, para ambos lagos se obtuvo la talla de 20-100 μm con el fin de agrupar a todo el ensamble de fitoplancton, así como utilizar este valor para analizar las fuentes de C y N en aquellos organismos consumidores de fitoplancton que no hacen una distinción entre tallas como es el caso de algunos filtradores pelágicos. Este conjunto de fitoplancton con talla de 20-100 μm fue nombrado FCS (fitoplancton de talla pequeña y grande de El Sol) para El Sol y FCL (fitoplancton de talla pequeña y grande de La Luna) para La Luna.

Para el fitobentos de El Sol se obtuvieron filamentos asociados al grupo Ma2, compuesto principalmente por Zygnematales y Oedogoniales; este conjunto se nombró MaS (macroalgas de El Sol). En La Luna también se obtuvieron filamentos asociados al grupo Ma2, la diferencia es que estuvieron asociados a una sola especie dentro del género *Mougeotia*, no identificada a nivel

de especie; este conjunto se nombró MaL (macroalgas de La Luna).

En el Sol se obtuvieron tres macrófitas distintas, la primera fue un pasto sumergido asociado con el grupo MC2 (*Eleocharis* sp.), nombrado M1S (macrófita uno de El Sol); la segunda fue M2S (macrófita dos de El Sol), una macrófita sumergida sin asociación con ningún grupo y la tercera M3S (macrófita tres de El Sol), un pasto semi-acuático de la zona litoral que en temporadas está cubierto con agua y tampoco se asoció con ningún grupo. No se encontró ninguna macrófita asociada con el grupo ecológico MC1 (*Elatine bracyserma*).

Para el ensamble de zooplancton se aisló la especie *Daphnia ambigua* en ambos lagos (en El Sol se nombró ZAS -zooplancton del grupo Z1 de El Sol- y en La Luna ZAL -zooplancton del grupo Z1 de La Luna-); esta especie está asociada al grupo Z1 y es la única que aporta una biomasa promedio anual significativa dentro del grupo. Además, se aisló la especie *Leptodiptomus cuauhtemoci* en El Sol, nombrada ZBS (zooplancton del grupo Z2 de El Sol), asociada al grupo Z2; al igual que *D. ambigua*, *L. cuauhtemoci* es la única especie que aporta una biomasa promedio anual significativa dentro de su grupo.

Finalmente, dentro del ensamble de zooplancton para El Sol no se obtuvieron muestras individuales de los grupos Z3–Z6 (grupos ecológicos que agregan a diferentes rotíferos planctónicos). Sin embargo, se obtuvo una mezcla compuesta de zooplancton que incluye rotíferos planctónicos mayores a 100 μm (30% de la mezcla), *D. ambigua* (35% de la mezcla) y *L. cuauhtemoci* (35% de la mezcla). Este conjunto se nombró ZCS (zooplancton de los grupos Z1 – Z6 de El Sol) y se utilizó para estimar los valores isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de los rotíferos, así como para analizar si la trucha arcoíris (*O. mykiss*) hace distinción entre los grupos ecológicos de zooplancton (consumo selectivo) o los consume de manera indiscriminada (consumo no selectivo).

Para El Sol se aislaron las tres especies con mayor biomasa del ensamble de los oligoquetos: *Lumbriculus variegatus*, asociada al grupo ecológico IB1(A) y que fue nombrada IBA (invertebrados bentónicos del grupo IB1(A) de El Sol); *Limnodrilus hoffmeisteri*, asociada al grupo ecológico IB1(B) que fue nombrada IBB (invertebrados bentónicos del grupo IB1(B) de El Sol) y *Tubifex tubifex*, asociada al grupo ecológico IB2, denominada IBC (invertebrados bentónicos del grupo IB2 de El Sol).

El necton de El Sol, representado por una sola especie y en este trabajo, por tres individuos adultos de trucha arcoíris (*O. mykiss*), se asociaron al grupo ecológico Tr, nombrándose TrS (trucha arcoíris de El Sol).

Tabla 1. Componentes de la red trófica de los lagos El Sol y La Luna analizados por isotopía estable. Se indican los grupos ecológicos asociados y la clave con la que se nombraron (- = muestras sin grupo ecológico asociado).

Clave	Lago		Grupos ecológicos asociados
	El Sol	La Luna	
FAS	X		F2, F1, F5, F10, F7 y F4 (B)
FAL		X	F5, F4 (B), F2, F10 y F9
FBS	X		F4 (A), F6 y F7
FBL		X	F4 (A) y F6
FCS	X		F2, F1, F5, F10, F7, F4 (B), F4 (A), F6 y F7
FCL		X	F5, F4 (B), F2, F10, F9, F4 (A) y F6
MaS	X		F6
MaL		X	F6
M1S	X		MC1
M2S	X		-
M3S	X		-
ZAS	X		Z1
ZAL		X	Z1
ZBS	X		Z2
ZCS	X		Z1, Z2, Z3, Z4 y Z5
IAS	X		I1(A)
IBS	X		I1(B)
ICS	X		I2
TrS	X		Tr

Liofilización, molido y pesado de muestras

Las muestras de todos los grupos se congelaron en frascos limpios a (-4°C) dentro del laboratorio de Paleolimnología del Instituto de Geofísica de la UNAM, por un periodo de 12 horas para

asegurar que estuvieran totalmente congeladas. Posteriormente se dejaron en la liofilizadora por un periodo de 24 horas; se repitió el proceso hasta que las muestras estuvieron totalmente secas (Barrow *et al.*, 2008; Hobson *et al.*, 1997).

Las muestras secas se molieron en un mortero de ágata hasta reducirlas a polvo, cuidando de no contaminar las muestras entre sí. Finalmente, se pesaron hasta tener el material suficiente (mínimo 1 mg) para poder calcular, de manera separada, el porcentaje de carbono y nitrógeno (%C y %N), así como la proporción de isótopos estables de carbono y nitrógeno (‰C y ‰N). Una vez pesadas las muestras, se almacenaron en viales de vidrio (4.5 mg) y se mantuvieron en una desecadora hasta su análisis (Barrow *et al.*, 2008; Hobson *et al.*, 1997).

Obtención del porcentaje de C y N

Para conocer el porcentaje de carbono y nitrógeno que constituye cada muestra se tomaron entre 1 y 5 mg de muestra y se colocaron en cápsulas de plata delgadas; posteriormente se introdujeron en un analizador elemental automático (Elemental analyzer NC Instruments NC 2500TM), el análisis se realizó en el Laboratorio de Análisis de Isótopos Estables GEOTOP UQAM-McGill (Canadá). Una vez obtenidos los porcentajes se calculó la cantidad de C y N en la muestra y la proporción molar C:N, utilizando las siguientes fórmulas:

- 1) Cálculo de los gramos totales de nitrógeno “N_(g)” fórmula (A) y carbono “C_(g)” en la muestra fórmula (B)

$$N_{(g)} = \frac{P_{(T)} \%N}{100}$$

(A)

$$C_{(g)} = \frac{P_{(T)} \%C}{100}$$

(B)

P_(T), peso total de la muestra en miligramos “mg”

%N, porcentaje de nitrógeno de la muestra (medido con el analizador elemental)

%C, porcentaje de carbono de la muestra (medido con el analizador elemental)

- 2) Cálculo de la proporción carbono y nitrógeno “C:N” en la muestra fórmula (C)

$$C:N = \frac{\%C}{\%N} \times \frac{MN}{MC}$$

(C)

MC, masa atómica del carbono (12u)

MN, masa atómica del nitrógeno (14u)

Obtención del $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$

Una vez calculado el valor de C:N de cada muestra; se colocó el peso necesario para tener picos representativos en el análisis de espectrometría, basado en la proporción C:N (a menor proporción menor cantidad de muestra, Anexo 3). Posteriormente se colocaron las muestras dentro de cápsulas de plata y fueron analizadas en el espectrómetro de masas (IRMS) Isotopic Ratio Mass Spectrometer (Isoprime 100TM, CF-EA) para calcular la proporción de isótopos estables de ^{13}C y ^{15}N .

El análisis se realizó en el Laboratorio de Análisis de Isótopos Estables GEOTOP UQAM-McGill (Canadá), utilizando dos referencias internacionales: $\delta^{13}C$ (-42.48‰ y -17.04‰) y $\delta^{15}N$ (-0.10‰ y +14.95‰), así como una referencia interna $\delta^{13}C$ (-28.73‰) y $\delta^{15}N$ (-0.10‰). Para el cálculo de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de las muestras, se aplicaron las fórmulas (A) y (B) respectivamente.

$$\delta C^{13}C (\text{‰}) = \left[\left(\frac{(^{13}C / ^{12}C)_{muestra}}{(^{13}C / ^{12}C)_{estandar}} - 1 \right) \times 1000 \right]$$

(A)

$$\delta N^{15}N (\text{‰}) = \left[\left(\frac{(^{15}N / ^{14}N)_{muestra}}{(^{15}N / ^{14}N)_{estandar}} - 1 \right) \times 1000 \right]$$

(B)

Cálculo de la longitud de la cadena trófica y el número de niveles tróficos

La longitud de la cadena trófica se calculó por la diferencia entre el nivel trófico más alto y el nivel trófico basal. Para calcular cada nivel trófico se utilizó como grupo base (*base line*) el promedio

del $\delta^{15}\text{N}$ de dos grupos de consumidores primarios, uno pelágico (zooplancton) y otro bentónico (oligoquetos).

$$PT_{\text{consumidor}} = \lambda + \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}})}{\Delta_n}$$

PT (consumidor) = Posición trófica del consumidor secundario (cuando existen más de dos niveles tróficos)

λ = Posición de la base (oligoquetos o zooplancton)

$\delta^{15}\text{N}$ (consumidor) = $\delta^{15}\text{N}$ del consumidor secundario (cuando existen más de dos niveles tróficos)

$\delta^{15}\text{N}$ (base) = $\delta^{15}\text{N}$ de la base (oligoquetos o zooplancton)

Δ_n = Fraccionamiento isotópico del ^{15}N por nivel trófico

Modelos de mezcla para isótopos estables

Los modelos de mezcla son una aproximación matemática para conocer la fracción de cada elemento o fuente que compone una mezcla. Tomando como base una ecuación de balance de masas, el modelo de Phillips y Gregg (2001), busca las posibles soluciones a una ecuación con $n+1$ fuentes, donde n representa un grupo de isótopos. Las combinaciones que se acerquen a la solución (valor de la mezcla en “‰”) con un intervalo de tolerancia asignado (p. ej., $\pm 0.1\%$) son consideradas como soluciones posibles. El modelo realiza las posibles combinaciones incrementando la contribución de cada fuente desde 1 a 100%, a intervalos de aumento asignados (p. ej., 1‰, 2‰, etc.) (Phillips y Gregg, 2001; Phillips y Gregg, 2003).

Para poder realizar una modelación coherente se necesitan parámetros y valores que sean representativos del sitio de estudio (tamaño de muestra, temporalidad, discriminación isotópica, etc.). Además de un conocimiento amplio sobre las fuentes y las mezclas bajo estudio (organismos dentro de una red trófica) (Phillips *et al.*, 2014).

Para utilizar el modelo de mezcla, se realizó una estimación de la discriminación isotópica de los grupos ecológicos más representativos, utilizando la media de las diferencias entre el delta de un nivel trófico y el siguiente (p. ej., $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor o mezcla}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{presas o fuentes}}$) (Phillips, 2012). Además, se utilizaron los valores comunes de discriminación isotópica 1‰ y 0.5‰ para el $\delta^{13}\text{C}$,

3.8‰ y 3.5‰ para el $\delta^{15}\text{N}$ (Cremona *et al.*, 2009). Finalmente, se calcularon las combinaciones posibles con un aumento del 1%, con una tolerancia de 0.05 a 0.2 y con diferencias de 0.05 (Cremona *et al.*, 2009).

Los valores de las fuentes (consumidores primarios y productores primarios) se corrigieron utilizando tres diferentes valores de discriminación isotópica para cada nivel trófico, multiplicada por la diferencia entre el nivel trófico del consumidor y las fuentes (Phillips, 2012).

$$(A)\delta(x) = \delta(x) + (DI \times \Delta NT)$$

DI= Discriminación Isotópica

ΔNT =Diferencia entre niveles tróficos

$\delta(x)$ = Valor isotópico de la Fuente

Resultados y discusión

Clasificación de grupos ecológicos

Fitoplancton

Se propusieron 11 grupos ecológicos de fitoplancton en total para ambos lagos, de los cuales el grupo F7 fue exclusivo de El Sol y los grupos F8 y F9 fueron exclusivos de La Luna (Tabla 2). Los grupos dominantes (con una biomasa promedio anual representativa, >5%) fueron: F1, F6, F7 y F10 en El Sol, F8 y F9 en La Luna y F2, F3, F4(A), F4(B), F5 y F10 en ambos lagos.

Tabla 2. Grupos ecológicos (GE) de fitoplancton para los lagos El Sol y La Luna (* = grupos que aportan una biomasa promedio anual representativa para cada lago).

	Lago		Características	Especies representativas
	Sol	Luna		
F1	X*	X	Talla pequeña-mediana (25 - 35 μm), unicelular, fácil digestión, mediana calidad alimenticia, inmóviles, autótrofos	<i>Monoraphidium obtusum</i>
F2	X*	X*	Talla mediana-grande (40-60 μm), colonial, difícil digestión, mediana-mala calidad alimenticia, inmóviles, autótrofos, (producción de mucílago extracelular)	<i>Oocystis lacustris</i> <i>Sphaerocystis Schroeteri</i> , <i>Pseudosphaerocystis planctónica</i>

F3	X*	X*	Talla pequeña (<20 µm, unicelular, flagelada, buena calidad alimenticia, fácil digestión, móviles, mixótrofos	<i>Chlamydomonas</i> spp.
F4 (A)	X*	X*	Talla grande (>50 µm), difícil digestión, buena calidad alimenticia, autótrofos	<i>Pinnularia</i> spp., <i>Frustulia rhomboides</i> , <i>Stenopterobia</i> spp.
F4 (B)	X*	X*	Talla pequeña (<50 µm), fácil digestión, buena calidad alimenticia, inmóviles, autótrofos	<i>Navicula</i> spp., <i>Encyonema</i> spp., <i>Cymbella</i> spp., <i>Nitzschia</i> spp., <i>Surirella</i> spp.
F5	X*	X*	Talla pequeña (<50 µm), unicelular, difícil digestión, móviles, mixótrofas	<i>Peridinium</i> spp., <i>Gymnodinium</i> sp.
F6	X*	X	Talla grande (50 – 100 µm), filamentosas, difícil digestión, inmóviles, autótrofas	<i>Oedogonium</i> spp., <i>Mougeotia</i> sp., <i>Spirogyra</i> spp., <i>Zygnema</i> spp.
F7	X*		Talla pequeña-grande (20 - 60 µm), unicelulares, flageladas, móviles, mixótrofas	<i>Euglena</i> spp., <i>Lepocinclis</i> spp., <i>Trachelomonas</i> spp.
F8		X*	Talla pequeña, pico-plancton (<2 µm), fácil digestión, inmóviles, autótrofas	<i>Pico-Cianophyta</i>
F9		X*	Talla pequeña (30 µm), unicelular, mediana digestión, inmóviles, autótrofas	<i>Cosmarium</i> sp.
F10	X*	X*	Talla pequeña (10 – 20 µm), unicelular, flagelada, fácil digestión, buena calidad alimenticia, móviles, mixótrofas	<i>Cryptomonas</i> sp., <i>Chrysochromulina aff. parva</i>

El grupo F1 abarca a organismos autótrofos unicelulares de talla pequeña a mediana (25 - 35 µm) que no tienen adaptaciones para moverse a lo largo de la columna de agua (inmóviles), además son organismos que tienen una buena calidad alimenticia y son fácilmente atrapados y digeridos por el zooplancton, incluyendo organismos filtradores como *Daphnia ambigua* (Muylaerta *et al.*, 2006)

El grupo F2 está formado por organismos autótrofos coloniales, que suponen una fuente de alimento difícil de ser consumida por el zooplancton, ya que forman colonias mayores a 50 µm,

resultando en un mecanismo eficiente para evitar el pastoreo; producen mucílago extracelular en el cual está embebida la colonia, lo que impide su fácil digestión (Kampe *et al.*, 2007). *Oocystis lacustris* representa un 8% de la biomasa total. En condiciones oligotróficas se encuentra generalmente de manera abundante junto con *Botryococcus braunii* (especie frecuente pero no dominante en cuanto a biomasa en El Sol) (Reynolds *et al.*, 2002; Stoyneva *et al.*, 2007).

El grupo F3 contiene a organismos flagelados de talla pequeña, lo cual les permite moverse a lo largo de la columna de agua y encontrar la mejor zona para realizar la fotosíntesis. Su forma de adquirir recursos puede ser por medio de la fotosíntesis y tomando materia orgánica directamente del ambiente mediante transporte osmótico, especialmente fósforo y carbono orgánico disuelto. No se reporta que consuma organismos más pequeños como bacterias y son considerados organismos mixótrofos (Weithoff y Wacker, 2007).

El grupo F4 está formado principalmente por organismos autótrofos unicelulares, aunque algunos pueden llegar a formar pequeñas colonias, son el tercer grupo con mayor biomasa promedio anual en El Sol y el segundo en La Luna (Figura 2). Se subdividieron en dos clases (F4(A) >50 μm y F4(B) <50 μm) con base en su talla. En general las especies que componen al grupo han sido reportadas como una buena fuente de alimento, sin embargo un tamaño mediano a grande puede dificultar su ingestión por parte de consumidores primarios pequeños, filtradores o sin estructuras especializadas para su consumo (Drazina, 2014; Martin-Creuzburg y Merkel, 2016).

El F5 es un grupo muy importante que compone la mayoría de los organismos mixótrofos consumidores de otros productores primarios, donde se encuentran los dinoflagelados. Son reportados con una talla cercana a los 20 μm , aunque en otros lagos templados se reportan tallas de entre 30 y 60 μm para *Peridinium umbonatum* (Ollrik, 1992). El género *Peridinium* es un consumidor voraz de organismos fotótrofos, estadios naupliares de copépodos, además de ser potencialmente tóxico para su consumo por parte de herbívoros (Katechakis *et al.*, 2002). Este grupo es característico cuando se presenta una deficiencia de nutrientes, principalmente de fósforo y se desarrolla bien en aguas de pH bajo y con alta transparencia (Niesel *et al.*, 2007; Reynolds *et al.*, 2002). Su alta competitividad y difícil digestión ponen en duda su papel como alimento para niveles tróficos superiores (consumidores secundarios como *D. ambigua* y *L. cuauhtemoci*). Cuna (2015) reporta un pico de abundancia de dinoflagelados en agosto que coincide con una pronunciada disminución en la abundancia de las diatomeas y con un pico de nutrientes; por otro

lado coincide con la menor abundancia de cladóceros y una mayor abundancia de copépodos en La Luna (Dimas-Flores *et al.*, 2008).

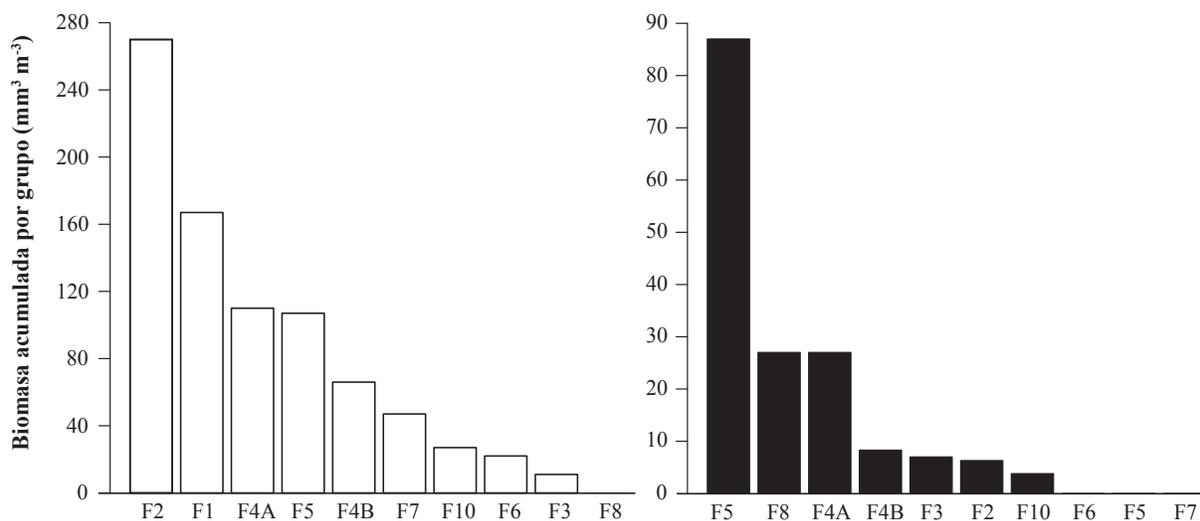


Figura 2. Biomasa promedio anual de los grupos ecológicos de fitoplancton de los lagos El Sol (izquierda) y La Luna (derecha) mencionados en la Tabla 2.

Fitobentos y macrófitas

Se tiene el registro y la identificación de algunas especies de macrófitas para el lago El Sol (*Elatine brachysperma* y *Eleocharis* sp.). De la misma manera algunas macroalgas bentónicas han sido registradas e identificadas, pero se desconoce su biomasa, aunque grupos de charales, oedogoniales, zignematales y chaetophorales, parecen ser abundantes en todo el lago El Sol (Banderas-Tarabay, 1997).

Se propusieron dos grupos ecológicos para las macrófitas y dos para las macroalgas bentónicas (Tabla 3). Las diatomeas bentónicas son representativas en cuanto a biomasa tanto en la comunidad litoral como en la profunda de ambos lagos (Caballero-Miranda, 1996), aunque predominan las diatomeas de talla pequeña $< 50 \mu\text{m}$ pertenecientes al grupo FB4 (B) (Tabla 3).

Tabla 3. Grupos ecológicos (GE) de macrófitas, macroalgas y diatomeas bentónicas para los lagos El Sol y La Luna.

Lago		Características	Especies representativas
Sol	Luna		

MC1	X		Talla 0.5 – 5 cm, semiacuática (anfibia), zona litoral	<i>Elatine brachysperma</i>
MC2	X		Talla 8 – 12 cm, acuática, zona litoral	<i>Eleocharis</i> sp.
Ma1	X		Talla 0.7 – 1.5 cm, acuática, zona litoral	<i>Nitella gracillis</i> v. <i>intermedia</i>
Ma2	X	X	Talla >100 µm, acuática, zona litoral	<i>Oedogonium</i> spp., <i>Zygnema</i> spp., <i>Spirogyra</i> spp., <i>Mougeotia</i> sp.
FB4(A)	X	X	Talla mediana-grande (>50 µm), zona bentónica litoral y profunda	<i>Pinnularia</i> spp., <i>Frustulia rhomboides</i> , <i>Stenopterobia</i> spp.
FB4(B)	X	X	Tallas medianas-pequeñas (<50 µm), zona bentónica litoral y profunda	<i>Navicula</i> spp., <i>Encyonema</i> spp., <i>Cymbella</i> spp., <i>Nitzschia</i> spp.

Zooplankton

Se propusieron 8 grupos ecológicos de zooplankton en total para ambos lagos. Los grupos dominantes (con una biomasa promedio anual representativa, > 5%) fueron: Z5, Z6 y Z8 en La Luna y Z1, Z2 y Z3 en ambos lagos (Tabla 4).

Tabla 4. Grupos ecológicos (GE) de zooplankton para los lagos El Sol y La Luna (* = grupos que aportan una biomasa promedio anual representativa >5% para cada lago).

Grupo	Lago		Características	Fuentes de alimento	Especies representativas
	Sol	Luna			
Z1	X*	X*	Talla 1 - 3mm (gran variación de tamaño entre ambos lagos), zona pelágica (principalmente), filtradores	Bacteria, detrito F1, F3, F10, F8	<i>Daphnia ambigua</i>
Z2	X*	X*	Talla 0.1 - 0.4mm zona pelágica (principalmente), pastoreo activo y filtración pasiva	Bacteria, F6, F8, F3	<i>Leptodiptomus cuauhtemoci</i> <i>Leptodiptomus</i> spp.
Z3(A)	X*	X*	Talla 130 µm	F10 (1 - 40 µm) F3 y F7	<i>Polyarthra</i> spp., <i>Keratella tropica</i>
			Talla 220 µm		<i>Synchaeta</i> spp.

Z3(B)	X	X	Talla 225 - 305 μm	F10, F3, F7 y F5	<i>Hexarthra bulgarica canadensis</i>
Z4	X	X	Talla 250 - 400 μm , zona pelágica, pastoreo activo específico	F5	<i>Ascomorpha saltans</i>
Z5	X	X	Talla 250 - 400 μm , zona bentónica-litoral, con incursiones pelágicas, filtradores	F2 y F3	<i>Brachionus urceolaris</i> <i>Brachionus bidenatus</i>
Z6	X	X	Talla 100 - 170 μm	Bacterias, detrito, F2, F4(B)	<i>Lecane</i> spp. <i>Lepadella</i> spp.
			Talla 90 - 100 μm Talla 70 - 90 μm	Bacterias y detrito	<i>Lepadella</i> spp. <i>Colurella</i> spp. Bdelloidea especies no identificadas
Z7	X	X	Talla 220 - 300 μm ,	F1, F2, F3, F5 y F7	<i>Cephalodella</i> spp.
Z8(A)	X	X	Talla 220 - 340 μm , zona bentónica litoral, depredador activo (succionador)	Rotíferos, F1, F2, F3, F7 y F4(A)	<i>Notommata</i> spp.
Z8(B)	X	X	Talla 100 - 200 μm , zona bentónica litoral, depredador activo (succionador)	Rotíferos, F6, F4(A)	<i>Trichocerca</i> spp.

El grupo Z1 está representado por cladóceros pelágicos filtradores, principalmente por la especie *D. ambigua*, dominante en cuanto a su biomasa promedio anual en El Sol (58.216 mg m⁻³) y en La Luna (6.95 mg m⁻³) (Figura 3), aunque varía en cuanto a tamaño midiendo máximo 0.2 mm en El Sol y hasta 2.5 mm en La Luna.

La talla del fitoplancton es una característica importante para determinar el tipo de dieta de los cladóceros como *Daphnia*, ya que éstos, la mayoría de las veces no ingieren un tamaño de alimento mayor al de su talla total, ni menor al espacio entre sus setas; regularmente ingieren tamaños medianos a pequeños de fitoplancton, además de bacterias y detrito; son menos efectivos para las tallas grandes y los filamentos (Rautio y Vincent, 2006; DeMott y Moxter, 1991). Es por lo anterior que *Daphnia* se considera clave como puente entre la producción microbiana y los siguientes niveles en la red trófica (Schmid-Araya y Schmid, 2000).

El grupo Z2 está representado por copépodos herbívoros pelágicos del género *Leptodiptomus*, principalmente por la especie *Leptodiptomus cuauhtemoci*, siendo la segunda

especie más representativa de zooplancton en ambos lagos; con una biomasa promedio anual de 38.88 mg m^{-3} en El Sol y de 2.71 mg m^{-3} en La Luna (Figura 3). Los copépodos tienden a incrementar su digestión con tamaños de fitoplancton grandes, permitiéndoles digerir colonias y filamentos (Rautio y Vincent, 2006; DeMott y Moxter, 1991); además, tienen dos maneras de conseguir alimento, la primera es un pastoreo activo sobre los filamentos y colonias grandes y la segunda consiste en una filtración pasiva de alimento más pequeño (DeMott y Moxter, 1991).

Los rotíferos (Z3 – Z8) son consumidores de un amplio rango de fuentes de alimento y parte de su ecología es explicada por la disponibilidad de estas fuentes en los ambientes pelágicos y bentónicos (principalmente asociados a zonas con vegetación). En cuerpos de agua con diferente pH se desarrollan comunidades diferentes; en general en ecosistemas ácidos existen muchas especies con baja abundancia (alta diversidad), mientras que en ecosistemas básicos predominan pocas especies con una abundancia alta (baja diversidad). Los géneros *Cephalodella*, *Lepadella*, *Lecane*, *Monostyla*, *Trichocerca* y *Dicranophorus*, forman un grupo ecológico común en ecosistemas con un pH ácido (Slideek, 1983).

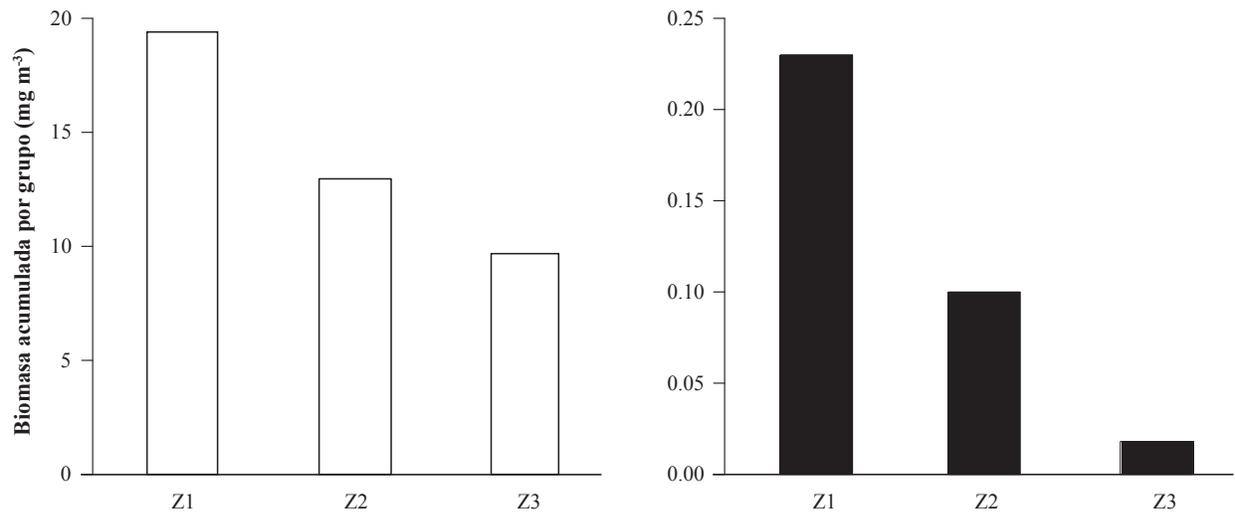


Figura 3. Biomasa promedio anual (mg m^{-3}) de los grupos ecológicos de zooplancton con una biomasa representativa ($> 5\%$) de los lagos El Sol (izquierda) y La Luna (derecha), mencionados en la Tabla 4.

Invertebrados bentónicos

Se propusieron 10 grupos ecológicos de invertebrados bentónicos en total para ambos lagos. Los grupos dominantes (con una biomasa promedio anual representativa, macroinvertebrados $> 0 \text{ mg}$

C m⁻² y meioinvertebrados > 0 mg PH m⁻²) fueron: IB1(A), IB2, IB3, IB5, IB6, IB7, IB8(A) e IB9 en El Sol e IB1(B), IB4, IB8(B) e IB10 en ambos lagos (Tabla 5).

Tabla 5. Grupos ecológicos (GE) de invertebrados bentónicos para los lagos El Sol y La Luna (* = grupos que aportan una biomasa promedio anual representativa > 5% para cada lago).

Grupo	Lago		FFG	Talla	Fuentes de alimento	Especies representativas
	Sol	Luna				
IB1(A)	X*		Colector-recolector (CR)	1 - 7 cm	Detrito, bacterias, F4(A), F4(B), F2	<i>Lumbriculus variegatus</i>
IB1(B)	X*	X*		0.5 – 5 cm		<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> .
IB2	X*		Colector-recolector (CR)	2 mm	Detrito, bacterias	<i>Tubifex tubifex</i>
IB3	X*		Colector-recolector (CR)	0.2 – 1.3 mm	Detrito, bacterias, F4(A), F4(B)	<i>Nais pardalis</i>
IB4	X*	X*	Colector-filtrador (CF)	0.8 – 1 mm	Detrito, polen, F1, F2, F3, F9, F4(A), F4(B)	<i>Tanytarsus</i> sp.
					Detrito, F4(A), F4(B)	<i>Pagastia</i> sp.
IB5	X*		Colector-filtrador (CF) (consumidor de depósitos)	2.2 - 4.2 mm	Detrito, F2, F3, F9, F4(B)	<i>Pisidium casertanum</i>
IB6	X*		Colector recolector (CR) (consumidor de depósitos)	1.8 - 3 mm	Detrito, bacterias, macrofitas, F2, F6	<i>Herpetociprys</i> sp.
IB7	X*		Depredador	0.3 – 3 mm	F4(B), F4(A), F6, Z1, Z2, I4,	<i>Hydra vulgaris</i>
Herbívoros-detrítvoros, talla <500 µm						
IB8(A)	X*		Detritívoro-tragador	<500 µm	Detrito, bacterias, F6, algas unicelulares	<i>Monhystera</i> spp., <i>Eumonhystera dispar</i> <i>Plectus</i> spp.

IB8(B)	X*	X*	Herbívoro- desgarrador	<500 µm	Detrito, bacterias, F6, algas unicelulares F4(A), F4(B)	<i>Prismatolaimus intermedius</i> , <i>Aphanolaimus aquaticus</i> , <i>Tobrilus</i> sp.
Depredadores, talla <500 µm						
IB9	X		Omnívoro- succionador	<500 µm	Algas, plantas, animales	<i>Tylenchus</i> spp., <i>Laimydorus pseudostagnalis</i>
IB10	X*	X*	Carnívoros- masticadores	<500 µm	Nemátodos, rotíferos, tardígrados	<i>Ironus</i> spp.

Los grupos ecológicos IB1 a IB3 agrupan a organismos colectores recolectores, que excavan e ingieren los sedimentos bentónicos y pertenecen al grupo taxonómico de los oligoquetos, los cuales aportan la mayor biomasa promedio anual tanto como macroinvertebrados bentónicos (figura 4a) como meioinvertebrados bentónicos (Figura 4b).

La principal diferencia en las características tróficas entre estos organismos, además de la talla que es mucho mayor para IB1(A) e IB1(B) con respecto a IB2 e IB3, es que *Lumbriculus variegatus* (IB1(A)) compone la mayoría de su dieta con algas bentónicas, principalmente diatomeas, pero también algunas clorofitas (Moore, 1978); por lo cual podría ser considerado más como herbívoro que como detritívoro a diferencia del resto de los grupos, si bien *Nais pardalis* (IB4) puede consumir algunas diatomeas bentónicas, la mayor parte de su dieta la componen las bacterias y el detrito (Lindgaard, 1992; McElhone, 1982).

Los grupos ecológicos IB4 e IB5 son grupos de recolectores filtradores; *Pagastia* sp. y *Tanytarsus* sp. (IB4) han sido reportados (Yan y Li, 2005; Henriques-Oliveira, 2003) como altamente detritívoros (90% de su dieta), aunque *Tanytarsus* sp. también ha sido reportado (Butakka *et al.*, 2014) como herbívoro, ingiriendo en mayor parte diatomeas.

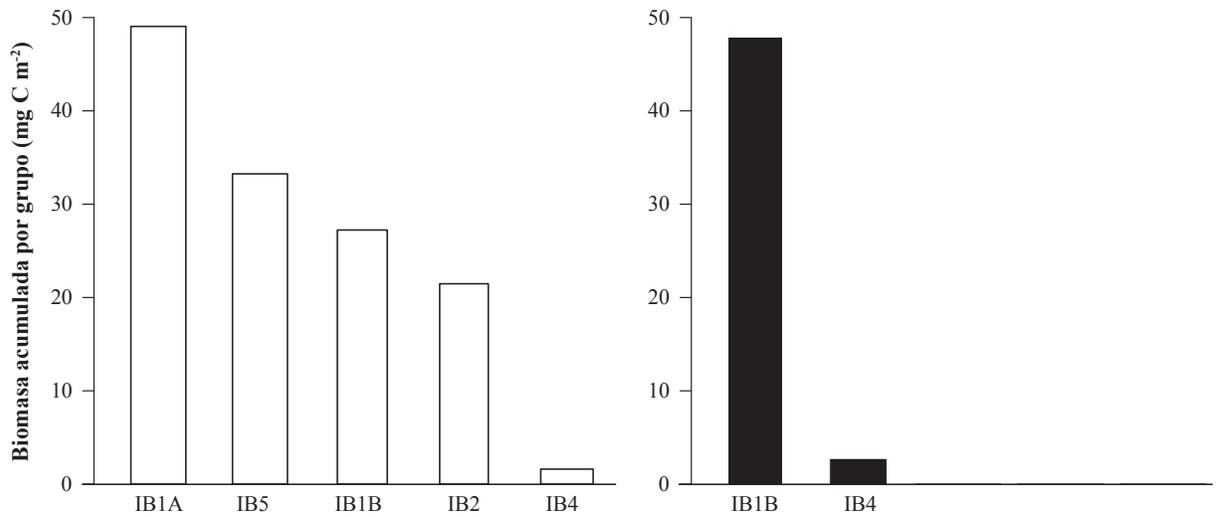


Figura 4. Biomasa promedio anual de los grupos ecológicos de macroinvertebrados bentónicos (> 500 µm) de los lagos El Sol (izquierda) y La Luna (derecha) mencionados en la Tabla 5.

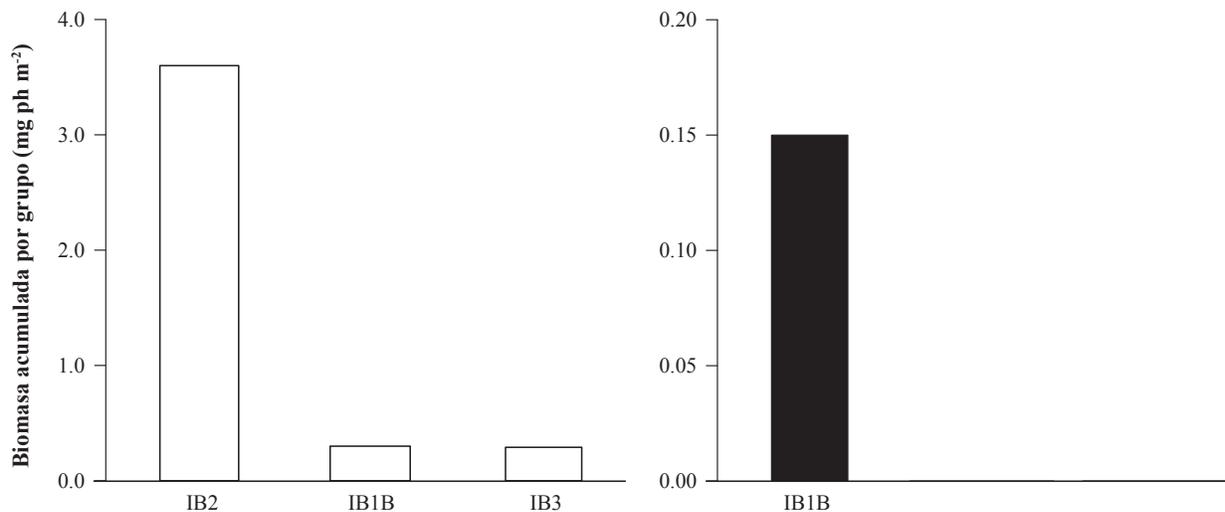


Figura 5. Biomasa promedio anual de los grupos ecológicos de meioinvertebrados bentónicos (< 500 µm) de los lagos El Sol (izquierda) y La Luna (derecha) mencionados en la Tabla 5.

Necton

El único componente del necton reportado para el lago El Sol es la trucha arcoíris *O. mykiss* (Cuna *et al.*, 2014; Dimas-Flores *et al.*, 2008) (Tabla 6). Este componente está ausente en La Luna. Se ha reportado que la trucha arcoíris adulta tiene una dieta variada que incluye insectos adultos y larvas de Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera y Diptera, así como otros invertebrados con ciclos de

vida parcial o totalmente acuáticos como Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Odonata, Amphipoda, Oligochaeta, Collembola, Gastropoda, Nematoda y Cladocera (Angradi y Griffith, 1990; Buria *et al.*, 2009; Oscoz *et al.*, 2005; Tippetts y Moyle, 1978, White y Harvey, 2007). En algunos estudios se ha encontrado de manera muy escasa y en pocos individuos, contenidos estomacales con macroalgas y macrofitas (Angradi y Griffith, 1990; Oscoz *et al.*, 2005), aunque Tippetts y Moyle (1978) las cuantifican como abundantes en el estómago de la trucha señalan que son indigeribles.

Por otro lado, en Castle Lake, California, un lago de alta montaña templado (1,657 m s.n.m.) y con una composición zooplanctónica similar (dominancia de *Daphnia* spp. y *Diaptomus* spp.) a la de los lagos El Sol y La Luna, se menciona (Luecke y Teuscher, 1994) que la dieta de *O. mykiss* contiene dáfnidos del 25 al 52%. También se ha reportado que durante estadios juveniles las truchas dependen en gran medida del zooplancton consumiendo principalmente dáfnidos (*Daphnia* 79%, *Leptodiaptomus* 14%) (Scheuerell *et al.*, 2007). Aunque Dedual y Collier (1995) reportan a los órdenes Trichoptera, Diptera y Ephemeroptera como los principales componentes de la trucha arcoíris durante estadios juveniles.

Tabla 6. Grupo ecológico (GE) de necton para el lago El Sol.

Grupo	Lago		Características	Fuentes de alimento	Especies representativas
	Sol	Luna			
Tr1	X		Talla 29.5 – 34.7 cm, zona bentónica, zona pelágica	Z1, Z2, IB1, IB2, IB3, IB4, IB8, IB9, IB10	<i>Oncorhynchus mykiss</i>

Redes tróficas teóricas

Las redes tróficas teóricas tanto de El Sol (Figura 6) como de La Luna (Figura 7) representan una propuesta de síntesis basada en los estudios realizados anteriormente en ambos lagos y complementada con una búsqueda de información bibliográfica. Tomando los ecosistemas como sistemas complejos, existe la propuesta holística de que el todo es más que la suma de las partes, demostrando que cada componente interacciona con otro componente al menos y que toda esta complejidad de individuos, especies y poblaciones tiene propiedades emergentes particulares (Tabla 7) (Kane y Higham, 2015; Dunne *et al.*, 2002).

La topología de red de El Sol (Figura 6) es más compleja (i.e., mayor número de nodos, mayor número de niveles tróficos y mayor número de conexiones) que la de La Luna (Figura 7). Existen diferencias entre ambos esquemas tróficos (Figuras 6 y 7); la primera es la presencia de un depredador tope (Tr1) en El Sol (*O. mykiss*), que aporta conexiones principalmente hacia la zona bentónica, aunque también a la zona pelágica, pero en menor cantidad. La segunda es una topología similar en la zona pelágica (Figuras 6 y 7), con un número igual de nodos de zooplancton y fitoplancton en ambos lagos (Tabla 7), así como un número de interacciones ligeramente mayor en El Sol. La tercera es una gran diferencia entre la zona bentónica de ambos lagos, ya que en esta zona existe la mayor diferencia entre el número de nodos (20 para El Sol y 10 para La Luna) y el número de interacciones (54 para El Sol y 23 para La Luna).

En El Sol existe una separación muy marcada entre la zona pelágica y la zona bentónica, ya que el número de conexiones dentro cada zona (pelágica y bentónica) es mayor que el número de conexiones que hay entre las dos zonas (conexiones en la zona pelágica 37, conexiones en la zona bentónica 50, conexiones entre ambas zonas 11). La zona bentónica de El Sol tiene una mayor cantidad de nodos consumidores que la zona pelágica, inclusive el grupo Z8 que lleva a cabo incursiones pelágicas (Dimas-Flores, 2005) y consume algunos grupos ecológicos en esta zona (Figura 6), está asociado a la zona bentónica litoral. Sin embargo, la zona pelágica de El Sol tiene una mayor cantidad de nodos productores primarios, debido al mayor número de grupos ecológicos pertenecientes al fitoplancton comparado con el fitobentos.

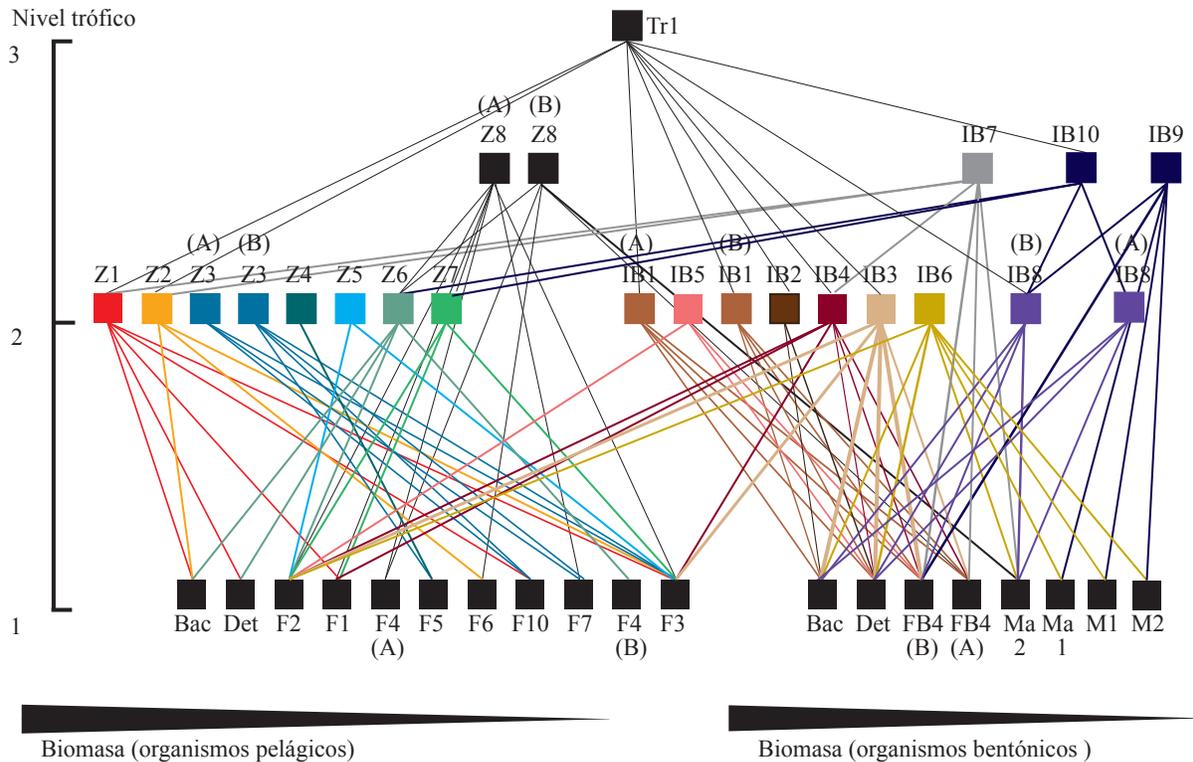


Figura 6. Red trófica de El Sol ubicando como nodos los grupos ecológicos y como conexiones las interacciones tróficas posibles reportadas en la literatura. Se ordenaron de acuerdo a su biomasa decreciente de izquierda a derecha en cada zona (pelágica y bentónica) y de acuerdo al nivel trófico teórico. (Bac = bacterias y Det = detrito).

En La Luna no existe una separación muy marcada entre la zona pelágica y la zona bentónica, ya que el número de conexiones dentro de la zona bentónica (15), es similar al número de conexiones entre la zona bentónica y la pelágica (11), aunque el número de conexiones es mayor en la zona pelágica (26). Esto puede explicarse por el tamaño reducido del lago y la falta de una zona bentónica litoral desarrollada, lo que hace que las especies bentónicas tengan incursiones pelágicas y por lo tanto consuman grupos ecológicos de esta zona. La zona pelágica de La Luna tiene mayor número de nodos consumidores y productores primarios que la zona bentónica (Figura 7).

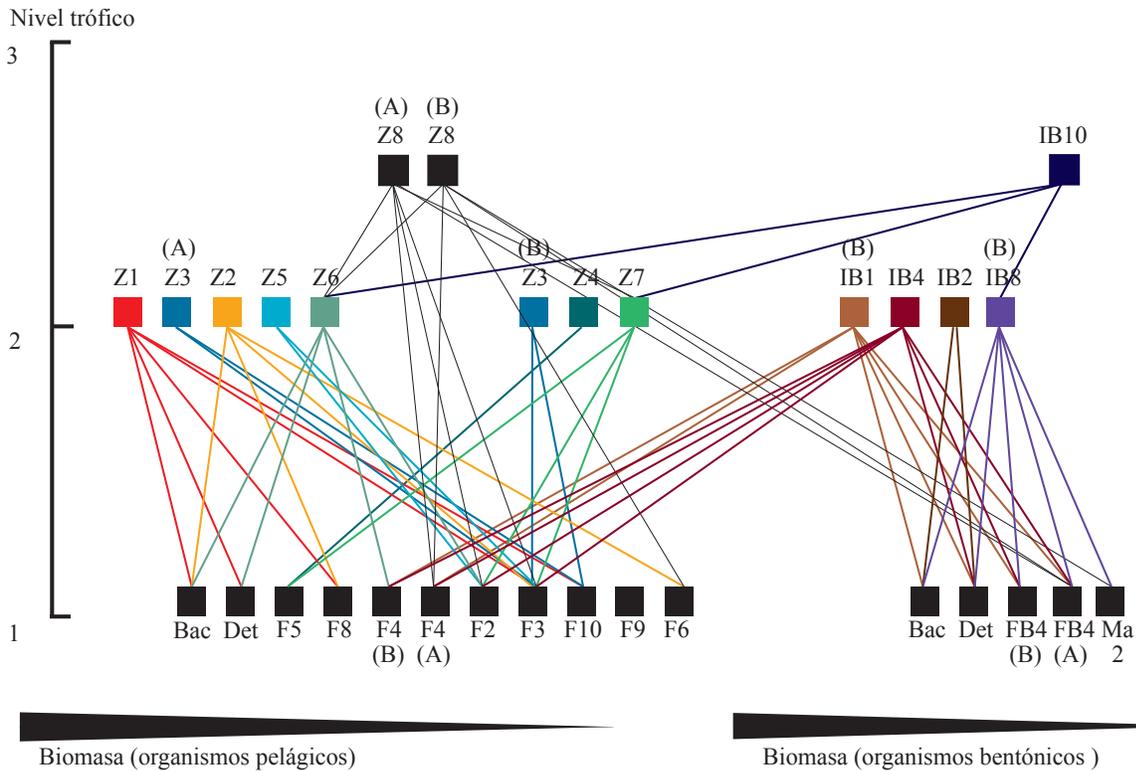


Figura 7. Red trófica de La Luna ubicando como nodos los grupos ecológicos y como conexiones las interacciones tróficas posibles reportadas en la literatura. Se ordenaron de acuerdo a su biomasa decreciente de izquierda a derecha en cada zona (pelágica y bentónica) y de acuerdo al nivel trófico teórico. (Bac = bacterias y Det = detrito).

Se obtuvieron las métricas de las redes tróficas de los lagos El Sol y La Luna mencionadas anteriormente (Tabla 7). El Sol tiene un mayor número de especies, nodos y número de interacciones que La Luna, la densidad de interacciones es mayor en El Sol cuando se toman en cuenta los nodos y es mayor en La Luna cuando se toma en cuenta la riqueza taxonómica. Al igual que en la topología de redes, la principal diferencia entre ambos lagos está dada por la zona bentónica y particularmente por los nodos de invertebrados bentónicos, macrófitas y macroalgas (Tabla 7).

Otra gran diferencia entre ambos lagos es la riqueza taxonómica (número de especies) siendo mayor en El Sol que en La Luna. Existe una diferencia dentro del fitoplancton, aunque el número de nodos es similar (Tabla 7), el número de especies reportadas en El Sol es mucho mayor que en La Luna (Anexo 2).

El Sol tiene una fracción mayor de nodos consumidores que La Luna, uno perteneciente al necton (*O. mykiss*) y los otros dos a los invertebrados bentónicos. Para ambos lagos la fracción herbívora es la más importante de los consumidores, además es mayor en La Luna que en El Sol. Esta fracción puede estar sobreestimada, sobretodo en la zona bentónica, ya que se ha reportado que algunos grupos ecológicos consumen bacterias y detrito como una parte sustancial de sus dietas (p. ej., Z1, Z2, Z6, 1B2, 1B3, IB5 e IB8).

Tabla 7. Parámetros de las redes tróficas de los lagos El Sol y La Luna.

Parámetro	Notación	El Sol	La Luna
Número de especies	(S)	261	128
Número de nodos	(N)	42	31
Número de interacciones 1	(L)	99	56
Densidad de interacciones 1	(D = L/S)	0.38	0.44
Densidad de interacciones 2	(D = L/N)	2.36	1.75
Interacciones potenciales	(L _p =N ²)	1764	961
Conectancia	(C= L/L _p)	0.06	0.06
Número de nodos fitoplancton	(N _F)	9	9
Número de nodos fitobentos	(N _{FB})	2	2
Número de nodos macroalgas	(N _{Ma})	2	1
Número de nodos macrófitas	(N _M)	2	0
Número de nodos zooplancton	(N _Z)	10	10
Número de nodos invertebrados bentónicos	(N _I)	12	5
Número de nodos necton	(N _N)	1	0
Fracción de nodos herbívoros		0.38	0.41
Fracción de nodos omnívoros		0.15	0.06
Fracción de nodos productores primarios		0.35	0.39
Fracción de nodos depredadores		0.14	0.03
Número de especies fitoplancton	(S _F)	197	70
Número de especies zooplancton	(S _Z)	41	32
Número de especies invertebrados bentónicos	(S _I)	22	4
Número de especies necton	(S _N)	1	0

Proporción carbono y nitrógeno (C:N)

Se obtuvo el contenido porcentual de carbono y nitrógeno (%C y %N), los miligramos de C y N (Anexo), así como la proporción C:N para El Sol (necton, oligoquetos, zooplancton, macrofitas, macroalgas y detrito) y La Luna (zooplancton y macroalgas) (Tabla 8). La proporción C:N del fitoplancton no pudo calcularse por un error metodológico.

Tabla 8. Proporción C:N de los ensamblajes ecológicos analizados en El Sol y La Luna.

Ensamble ecológico	Lago		C:N
	El Sol	La Luna	
Necton	x		4.02 ± 0.28
Oligoquetos	x		4.82 ± 0.14
Zooplancton	x		6.18 ± 0.52
Zooplancton		x	7.94
Macrófitas	x		28.5 ± 9.30
Macroalgas	x		24.23
Macroalgas		x	15.55
Detrito	x		26.22

Las macrofitas tuvieron la mayor proporción C:N, pero con una alta variación 28.5 ± 9.3 ; la principal diferencia está probablemente asociada con su hábitat. Las macrofitas sumergidas tienen un promedio menor, 16.78 ± 3.5 , que las macrofitas semi-acuáticas con 33.18 ± 7.24 , indicando que las macrofitas sumergidas tienen una mejor calidad alimenticia, ya que entre menor sea la proporción C:N se ha observado que las macrofitas son más fáciles de asimilar, tienen más nitrógeno esencial para los herbívoros y menos compuestos secundarios de carbono poco nutritivos (Tuchman *et al.*, 2003).

A valores mayores de C:N, las fuentes de C y N de las macrofitas provienen de ambientes terrestres y hay mayor CO_2 disponible; por lo cual es evidente la separación entre las macrofitas sumergidas y las macrofitas semi-acuáticas, las cuales tienen una mayor influencia terrestre y mayor CO_2 disponible (C:N elevado) (Cremona *et al.*, 2009).

Para el zooplancton, representado en este caso por *D. ambigua*, la proporción C:N es menor en El Sol con 6.2 ± 0.5 , que en La Luna con 7.94, aunque ambos valores caen dentro del rango de

los valores reportados para *Daphnia* en otros trabajos (p.ej., Adams y Sterner, 2000; Hessen, 1990).

Los oligoquetos tuvieron una proporción ligeramente menor a la del zooplancton (4.82 ± 0.14) y finalmente, la trucha arcoíris *O. mykiss* tuvo la menor proporción C:N de los diferentes componentes analizados de la red trófica con 4.02 ± 0.3 , ésta última ligeramente mayor a la proporción reportada en otros trabajos de 3.38 ± 0.2 (Schröder y Leaniz, 2011).

$\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

Se realizaron los gráficos de dispersión para el delta de carbono trece ($\delta^{13}\text{C}$) y el delta de nitrógeno quince ($\delta^{15}\text{N}$), de los componentes de la red trófica mencionados en la tabla 1 (Figuras 8 y 9). Para El Sol se obtuvieron 14 componentes (Figura 8) y para La Luna 5 (Figura 9).

El Sol tiene un rango de $\delta^{15}\text{N}$ que va de -2.6‰ (*Elatine brachysperma*, M1S) a 7.5‰ (*O. mykiss*, TrS) y un rango de $\delta^{13}\text{C}$ que va de -26.42‰ (macrófita semiacuática, M3S) a -11.17‰ (macrófita sumergida, M2S) (Figura 8).

El grupo con mayor variación en el $\delta^{13}\text{C}$ para El Sol son las macrófitas, indicando que tienen una forma distinta de asimilación de carbono que puede variar dependiendo de si son semiacuáticas o sumergidas. El $\delta^{13}\text{C}$ correspondiente a la macrófita sumergida (M2S) cuyo valor es de -11.17‰ sugiere un metabolismo tipo C_4 , mientras que la macrófita sumergida (M1S) y la macrófita semi-acuática (M3S), tienen un metabolismo tipo C_3 .

Resultados similares fueron reportados por Cloern *et al.* (2002) en donde las macrófitas sumergidas con metabolismo C_3 tienen valores cercanos a las -24‰ , las macrófitas emergentes con metabolismo C_3 entre -28‰ y -30‰ y las macrófitas sumergidas con metabolismo C_4 entre -12‰ y -16‰ .

Lumbriculus variegatus (IBAS) está empobrecido con respecto a *Tubifex tubifex* (IBCS) (4‰) y ambos están alejados de la mayoría de los componentes litorales, sin embargo *T. tubifex* tiene un valor de $\delta^{13}\text{C}$ cercano al del fitoplancton pelágico (Figura 10), esto no implica que éste sea su única fuente de carbono y se necesitan más componentes para determinar el total de sus fuentes; a pesar de ello, sugiere que una importante fuente de carbono proviene del fitoplancton pelágico que se sedimenta, lo cual concuerda con la distribución de *T. tubifex*, que es más abundante en la zona profunda (Oseguera, 2004).

L. variegatus es cercano en cuanto a su $\delta^{13}\text{C}$ a las fuentes de fitoplancton (2.5 ‰) y al detrito (4.5 ‰), aunque al igual que con *T. tubifex* se necesitan un mayor número de fuentes para determinar su dieta.

Limnodrilus hoffmeisteri (IBBS), al contrario de *L. variegatus* y *T. tubifex*, es más cercano a las fuentes de carbono litorales (macrofitas y macroalgas con metabolismo C_3), indicando que son dos fuentes importantes de C para IBBS (Figura 8). Las macroalgas tienen un $\delta^{13}\text{C}$ distinto al del fitoplancton y un $\delta^{15}\text{N}$ menor, de entre 2 y 3‰ para ambos isótopos. La diferencia en el $\delta^{15}\text{N}$ podría estar dada por la presencia de grupos mixótrofos en el fitoplancton que teóricamente deberían tener un $\delta^{15}\text{N}$ mayor a los autótrofos, al igual que la diferencia en el $\delta^{15}\text{N}$ dentro del fitoplancton, ya que la talla pequeña (FAS) contiene a los grupos mixótrofos (F5, F7 y F10) y la talla grande solamente al grupo mixótrofo F7.

Para el zooplancton de El Sol también existen diferencias en los valores isotópicos de sus distintos componentes, *L. cuauhtemoci* (ZBS) tiene un $\delta^{15}\text{N}$ mayor (2‰) que *D. ambigua* (ZAS), una diferencia observada en otros estudios (Matthews y Mazumder, 2007). *D. ambigua* se encuentra muy cercana a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton y de las macroalgas bentónicas, aunque de éstas últimas está demasiado cerca y tendría que haber un fraccionamiento muy pequeño en el $\delta^{13}\text{C}$ para poder representar una fuente importante de carbono lo cual es poco probable. Lo anterior muestra que el fitoplancton es la principal fuente de C para *D. ambigua*, particularmente el fitoplancton de talla 20–100 μm (FCS), lo cual indicaría que es un filtrador no selectivo por talla y más bien su única restricción es para consumir tallas más grandes que su sistema de setas. Finalmente, la mezcla de zooplancton (ZCS) tiene un $\delta^{15}\text{N}$ ligeramente mayor a *L. cuauhtemoci* (1‰), quizás por la presencia de omnívoros como Z8 (*Notommata* spp.), mientras que su $\delta^{13}\text{C}$ se encuentra entre *D. ambigua* y *L. cuauhtemoci*, dos de sus componentes (60%).

O. mykiss (TrS) tiene el mayor $\delta^{15}\text{N}$ de todos los componentes de El Sol ubicándolo como consumidor tope; en cuanto a su $\delta^{13}\text{C}$ se encuentra entre diferentes fuentes de C que posiblemente pueden formar parte de su dieta. Utilizando modelos matemáticos de mezcla es posible que se puedan definir sus fuentes de C y N, así como la proporción de contribución de cada fuente a la dieta de *O. mykiss*.

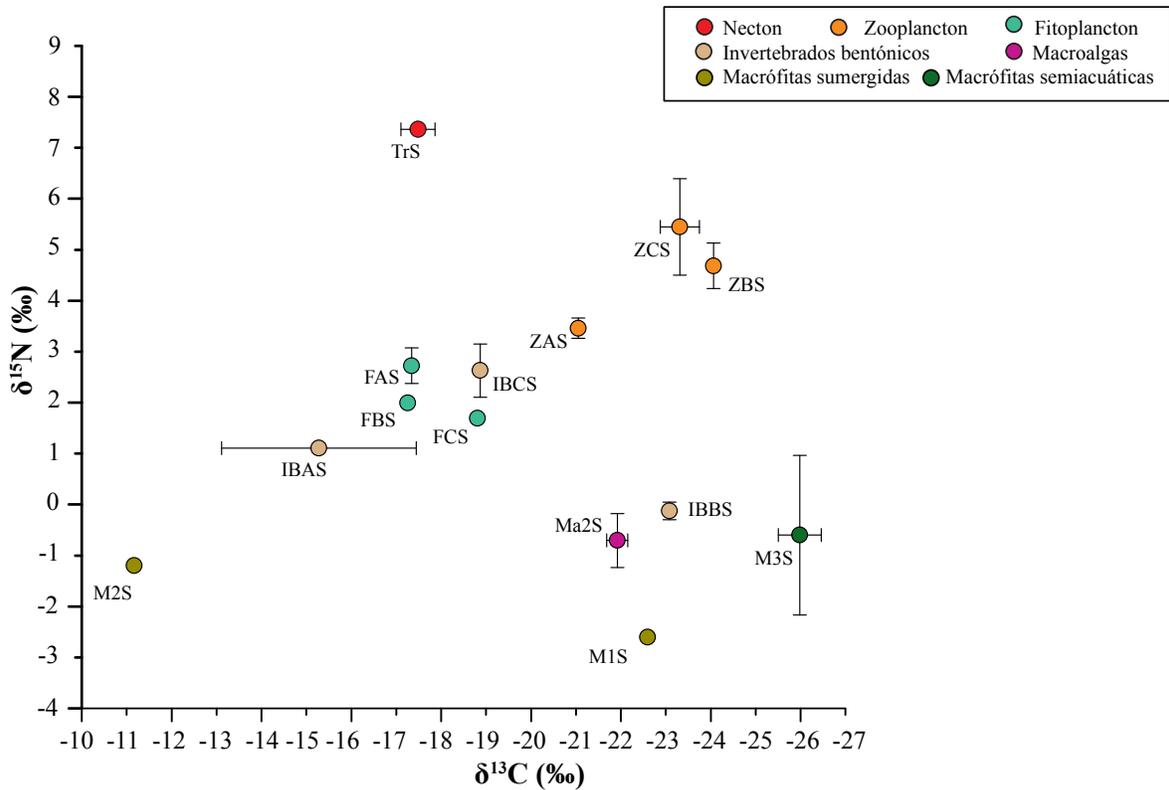


Figura 8. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los componentes de la red trófica de El Sol mencionados en la Tabla 1.

La Luna tiene un rango de $\delta^{13}\text{C}$ que va de -15.81‰ (*Mougeotia*) a -29.12‰ (*Daphnia ambigua*) y un rango de $\delta^{15}\text{N}$ que va de -6.93‰ (*Mougeotia*) a 4.64‰ (*Daphnia ambigua*), muy amplio, dado los pocos componentes analizados. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de Ma2L (*Mougeotia*) están particularmente muy empobrecidos respecto a los demás grupos, lo cual hace necesario analizar más muestras para descartar un error metodológico al evaluar las macroalgas.

Los grupos con mayor variación en su $\delta^{13}\text{C}$ en La Luna son el fitoplancton ($-21.72, \pm 1.43$), seguido por el zooplankton (-28.84 ± 0.28) y finalmente las macroalgas (15.9 ± 0.09). El grupo menos enriquecido es ZAL (*D. ambigua*), con una diferencia de 4‰ del fitoplancton de talla grande 50-100 μm (FBL), lo cual podría sugerir a este último como una importante fuente de C para *D. ambigua*, aunque con un fraccionamiento isotópico alto, a diferencia de la talla pequeña de fitoplancton FAL y las macroalgas, con los cuales hay una diferencia de más de 6‰ .

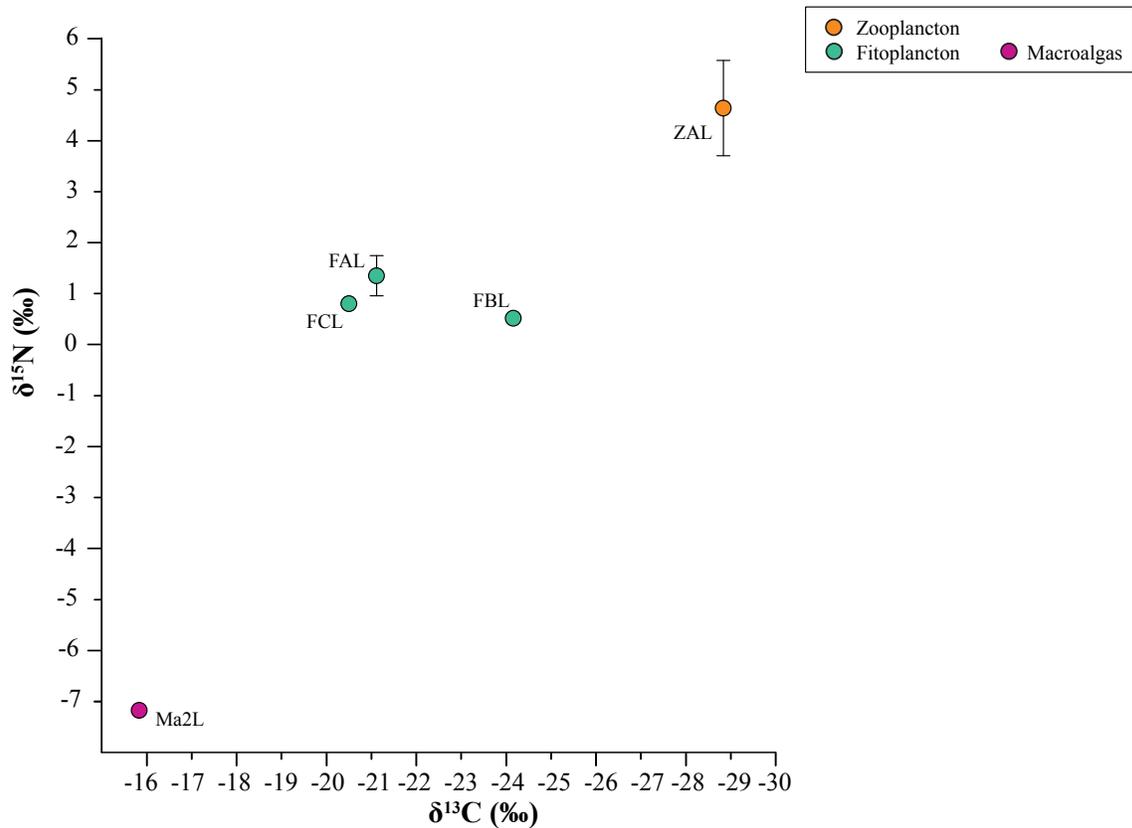


Figura 9. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los componentes de la red trófica de La Luna mencionados en la Tabla 1.

El $\delta^{13}\text{C}$ de El Sol está enriquecido respecto al de La Luna (sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ son mayores o menos negativos). En dos grupos comparables entre El Sol y La Luna, el fitoplancton y el zooplancton, el valor de la media en El Sol se encuentra enriquecido en 4.05‰ y 7.78‰ respectivamente con respecto a La Luna (Figura 10).

Se puede identificar una mayor influencia de C alóctono en La Luna respecto a El Sol ya que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ de los consumidores de El Sol son cercanos a los valores de los productores primarios autóctonos, a diferencia de La Luna donde el $\delta^{13}\text{C}$ de los consumidores está menos enriquecido, sugiriendo una influencia vegetal alóctona en La Luna, ya que la vegetación terrestre se encuentra menos enriquecida en C con respecto a los productores primarios autóctonos de los lagos (Cloern *et al.*, 2002; Fuentes *et al.*, 2013).

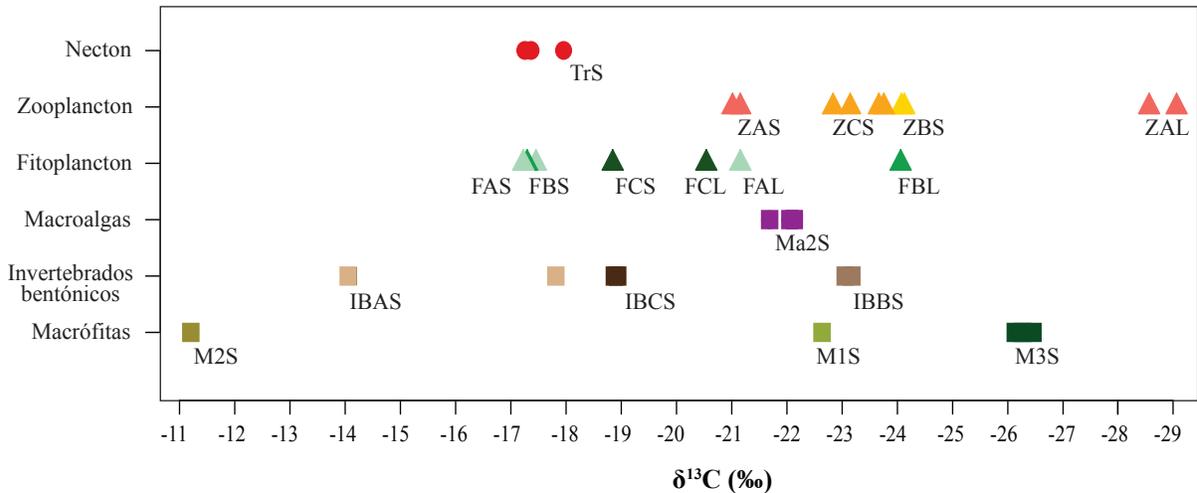


Figura 10. $\delta^{13}\text{C}$ de los componentes de la red trófica de El Sol (S) y La Luna (L), mencionados en la Tabla 1. (El cuadrado representa organismos bentónicos, el triángulo organismos pelágicos y el círculo organismos que se desplazan entre la zona bentónica y pelágica).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton de La Luna también indican que existe una mayor incorporación de C alóctono en dicho lago, ya que está enriquecido con respecto al fitoplancton de El Sol hasta por 7.78‰. Lo anterior indica que utiliza mayor cantidad de C orgánico disuelto de origen alóctono, lo cual puede deberse al poco C disponible (estado oligotrófico) y a la presencia de organismos mixótrofos capaces de incorporar el C alóctono en la red trófica de forma más eficiente (Kluyver *et al.*, 2014).

Es importante resaltar que el enriquecimiento o la falta de C^{13} se reflejan en toda la red trófica, con los respectivos cambios por nivel trófico debidos al fraccionamiento isotópico. Lo anterior sucede tanto en El Sol como en La Luna, donde los componentes analizados siguen un patrón de enriquecimiento constante (Brett *et al.*, 2017; Carpenter *et al.*, 2005).

Utilizando los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fue posible asignar el nivel trófico a los componentes de la red trófica analizados y los grupos ecológicos en los que se encuentran (Figura 11); el cálculo se realizó para ambos lagos utilizando el $\delta^{15}\text{N}$ de *O. mykiss* (trucha arcoíris) como consumidor secundario. Los consumidores secundarios de La Luna (rotíferos y nemátodos omnívoros de los grupos Z8 e IB10) no tuvieron la biomasa suficiente para el análisis de isotopía estable, por lo cual se utilizó el valor de *O. mykiss* para hacer una aproximación.

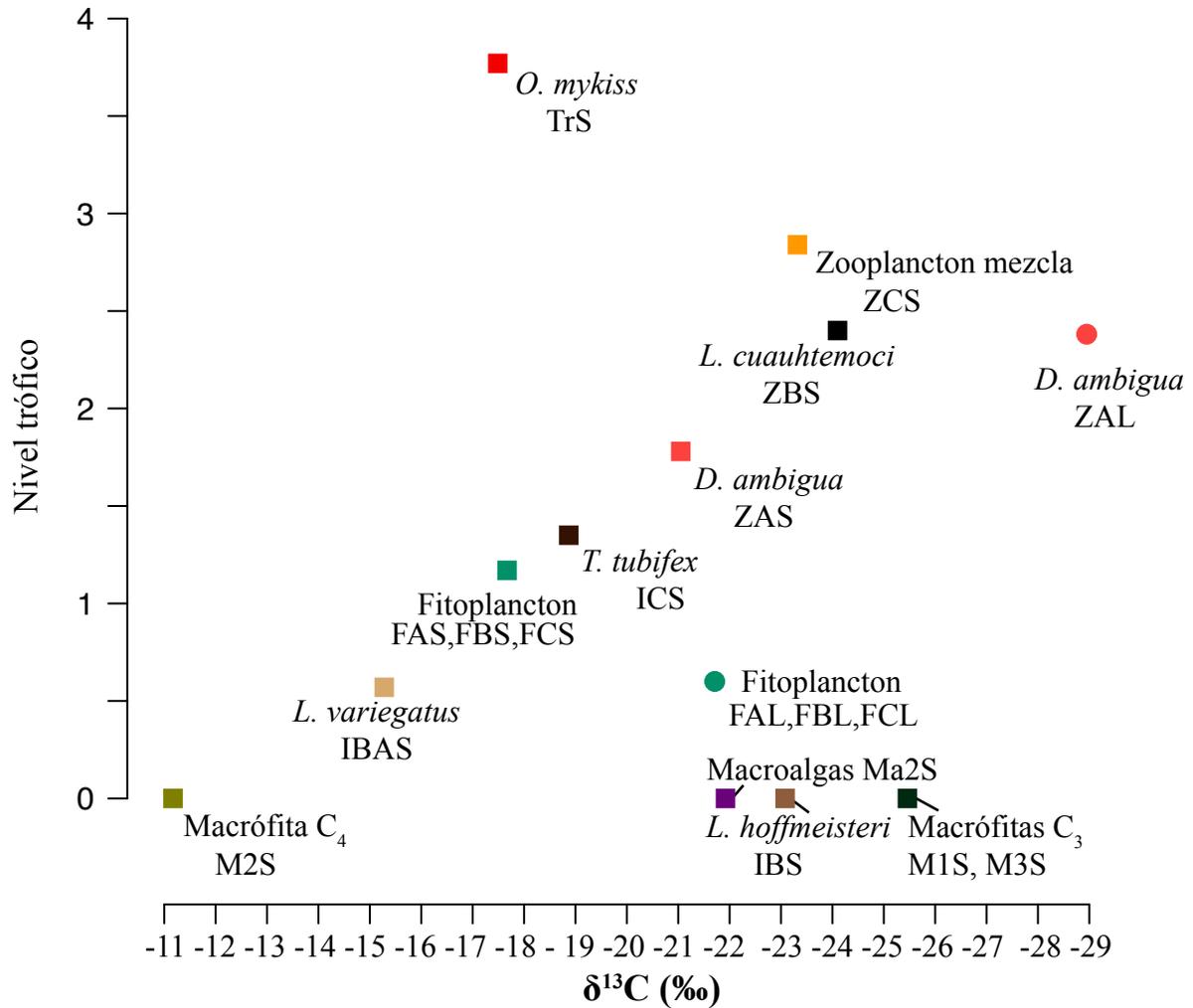


Figura 11. Nivel trófico de los componentes de la red trófica de El Sol (cuadrados) y La Luna (círculos) mencionados en la Tabla 1, utilizando como línea base el $\delta^{15}\text{N}$ de los oligoquetos. Los componentes de El Sol se identifican con cuadrados y los de La Luna con círculos.

El rango de $\delta^{15}\text{N}$ de El Sol es más pequeño (10.1‰) que el de La Luna (11.57‰); sin embargo, el rango de La Luna es más amplio debido a la macroalga *Mougeotia*, Ma2L, cuyo valor es notablemente negativo (-7.2‰), por lo que no se tomó en cuenta para el análisis de nivel trófico.

Como se mencionó anteriormente, probablemente hay un error metodológico en el análisis o el procesamiento de las muestras..

La longitud de la cadena trófica de El Sol fue de 3.77 con cuatro niveles tróficos discretos, tomando 1 y 0 como un nivel trófico para los productores primarios (Figura 11). Para La Luna la longitud de la cadena es de 2.3 y tiene 2 niveles tróficos discretos.

El grupo de necton TrS representado por la trucha arcoíris (*O. mykiss*) presentó el $\delta^{15}\text{N}$ más elevado con un nivel trófico calculado cercano a cuatro (3.77) cuando se utiliza como línea base a los oligoquetos y cercano a tres (2.76) cuando se utiliza como línea base al zooplancton. Lo anterior lo posiciona como un consumidor secundario y el tope de la cadena trófica en El Sol. Dentro del zooplancton de El Sol se observó una alta variación en el $\delta^{15}\text{N}$ de 4.76 ± 1.08 , debida a los diferentes grupos que lo componen. *D. ambigua* (ZAS) -un consumidor primario, principalmente bacterívoro y herbívoro, filtrador no selectivo de fitoplancton- tiene el $\delta^{15}\text{N}$ más bajo dentro del zooplancton con 3.46 ± 0.2 , estando a 3.9‰ de *O. mykiss*. Lo sigue *L. cuauhtemoci* (4.69 ± 0.45), otro herbívoro con la capacidad de consumir tallas grandes de fitoplancton incluyendo fragmentos de algas filamentosas (macroalgas) y se encuentra a 2.67‰ de *O. mykiss*. Ambos componentes están cercanos al nivel trófico 2, lo cual los posiciona como consumidores primarios.

Los oligoquetos tuvieron una alta variación en el $\delta^{15}\text{N}$ (1.19 ± 1.15) y en su nivel trófico, el nivel trófico mayor lo tuvo *T. tubifex* (1.45), colocándolo como consumidor primario, aunque es ligeramente menor al $\delta^{15}\text{N}$ de *Daphnia ambigua*, podría ser considerado perteneciente al nivel trófico 2; esta disminución en el $\delta^{15}\text{N}$ de *T. tubifex* podría estar dada por el consumo de productores primarios que tienen un $\delta^{15}\text{N}$ cercano o menor a 0 de la zona litoral. Para el caso de *L. hoffmeisteri* y *L. variegatus* el $\delta^{15}\text{N}$ es bajo (cercano a 0), inclusive menor al del fitoplancton, esto puede indicar que su dieta está basada en componentes de la zona litoral o bien que son organismos altamente detritívoros.

En El Sol existen tres componentes clasificados como productores primarios, el fitoplancton, las macroalgas y las macrófitas. Sin embargo, el fitoplancton tiene un $\delta^{15}\text{N}$ mayor que los otros dos por cerca de 3‰, y a diferencia de estos grupos, el fitoplancton es pelágico. Las macroalgas pueden tener pequeños filamentos que se incorporan a la zona pelágica, pero predominan asociadas a las macrófitas sumergidas o a la zona litoral; éstas tienen un $\delta^{15}\text{N}$

ligeramente mayor (-0.71 ± 0.53) que las macrófitas (sumergidas y terrestres) tanto C_3 como C_4 (-1.11 ± 1.35).

Fraccionamiento isotópico

Se calculó el fraccionamiento isotópico promedio para la trucha arcoíris en El Sol (figura 12), obteniendo un valor de 4.2‰ para el $\delta^{15}N$, utilizando las posibles fuentes de nitrógeno de la zona pelágica y bentónica. Este valor se encuentra dentro del rango de fraccionamiento propuesto por Post (2002), con un promedio de 3.4‰ y una desviación estándar de 1‰, aunque cerca del límite superior.

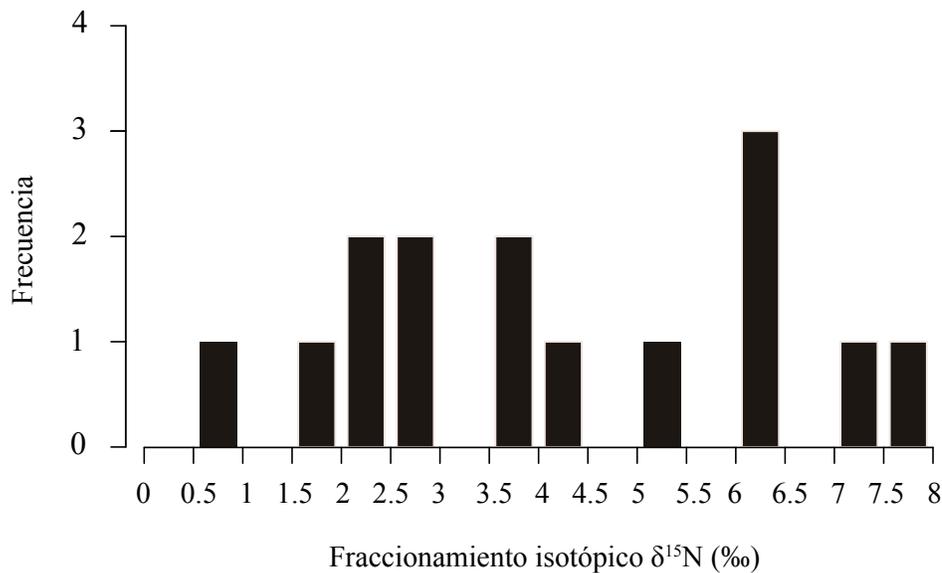


Figura 12. Fraccionamiento isotópico de *O. mykiss* en partes por mil del $\delta^{15}N$, utilizando todas las fuentes posibles de nitrógeno (zooplancton y oligoquetos).

En este estudio se reportó un fraccionamiento isotópico de 4.2‰ para el $\delta^{15}N$ de *O. mykiss*, es un valor elevado respecto a los fraccionamientos isotópicos reportados en la literatura, principalmente para lagos templados (Cremona *et al.*, 2009; Post, 2002). Sin embargo, en el Lago de Tota, Colombia, un lago de alta montaña tropical (3,015 m s.n.m.), Castro-Rebolledo *et al.* (2014) reportan valores de fraccionamiento isotópico elevados para el $\delta^{15}N$ del orden de 5.9‰ para los

peces (incluida la trucha arcoíris *O. mykiss*), así como valores elevados en el $\delta^{13}\text{C}$ (1.5 – 2.5‰) para el resto de las especies analizadas, similares a los encontrados en este estudio.

Modelos de mezcla

Para modelar la dieta de la trucha arcoíris *O. mykiss* (Figura 13) se asumieron como posibles fuentes de C y N a los siguientes componentes de la red trófica: los invertebrados bentónicos (Oli1=*L. variegatus*, IBAS, Oli2= *L. hoffmeisteri*, IBBS y Oli3= *T. tubifex*, IBCS) y zooplancton (Dap= *Daphnia ambigua*, ZAS, Cop= *L. cuauhtemoci*, ZBS y Zoo= mezcla de zooplancton, ZCS).

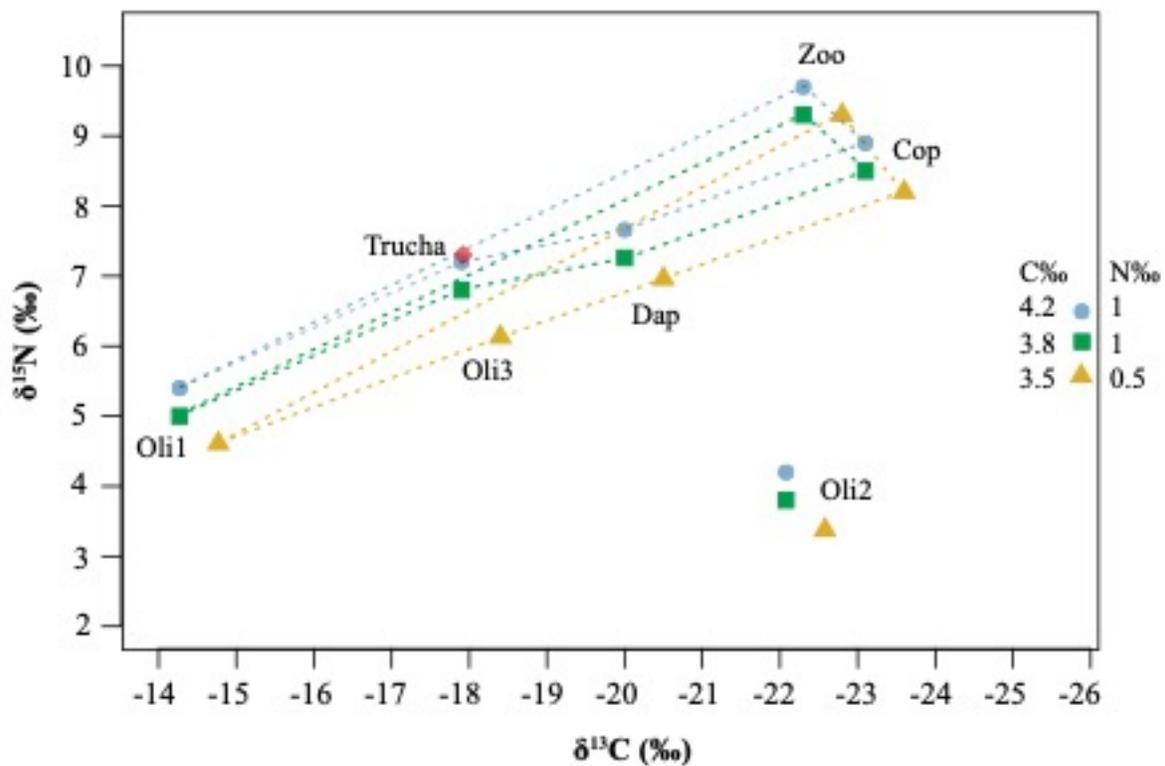
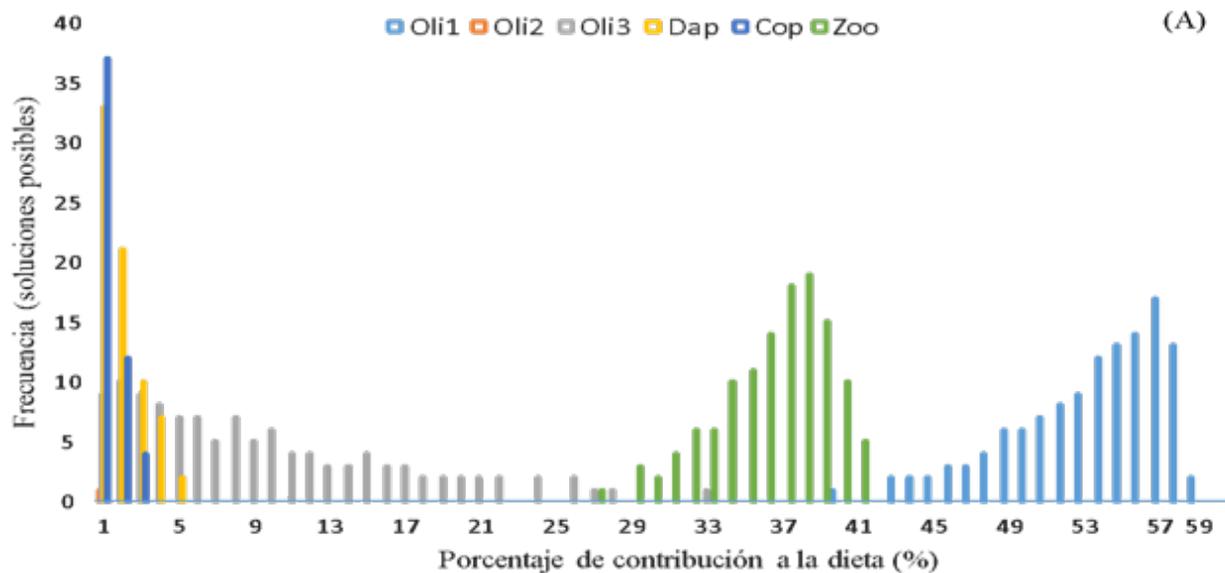


Figura 13. Polígonos de mezcla para el primer grupo de modelaciones de la dieta de la trucha arcoíris *O. mykiss*, los oligoquetos y zooplancton como fuentes de carbono, utilizando un fraccionamiento isotópico (‰) de 1) 4.2 $\delta^{15}\text{N}$ y 1 $\delta^{13}\text{C}$, 2) 3.8 $\delta^{15}\text{N}$ y 1 $\delta^{13}\text{C}$ y 3) 3.5 $\delta^{15}\text{N}$ y 0.5 $\delta^{13}\text{C}$.

Para realizar el análisis, se emplearon los valores de fraccionamiento isotópico más comunes en otros estudios realizados en lagos de latitudes templadas, 0.5‰ y 1‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y

3.5‰ y 3.8‰ para el $\delta^{15}\text{N}$ (Cremona *et al.*, 2009; Post, 2002). Para los cuales no se encontraron soluciones posibles dentro de un intervalo de tolerancia de $\pm 0.3\%$, debido a que el valor en el plano de $\delta^{13}\text{C}$ por $\delta^{15}\text{N}$ de la trucha se encuentra fuera del polígono de mezcla (Figura 13, opciones 2 y 3). Sin embargo, al utilizar el fraccionamiento isotópico calculado en este estudio de 4.2‰ para el $\delta^{15}\text{N}$, existieron soluciones posibles a partir de un intervalo de tolerancia de $\pm 0.35\%$ con un $\delta^{13}\text{C}$ de 0.5‰ y a partir de $\pm 0.25\%$ con un $\delta^{13}\text{C}$ de 1‰ (Figura 13,1).

Los resultados de la contribución de cada fuente a la dieta de la trucha se expresaron en proporciones de 0 a 1, utilizando los valores de frecuencia obtenidos con el programa IsoSource (Phillips y Gregg, 2003). Es importante hacer notar que los resultados no se representan con la media de la distribución de soluciones posibles, sino con todo el rango de éstas. Se obtuvieron los gráficos de caja (Figura 14 opciones B-E) con los valores de frecuencia de cada solución posible o porcentaje de contribución posible de una fuente a la mezcla; cada valor de frecuencia representa una solución posible para la ecuación de balance de masas, para un 1% de incremento, aumentando desde 1 hasta 100 simulaciones.



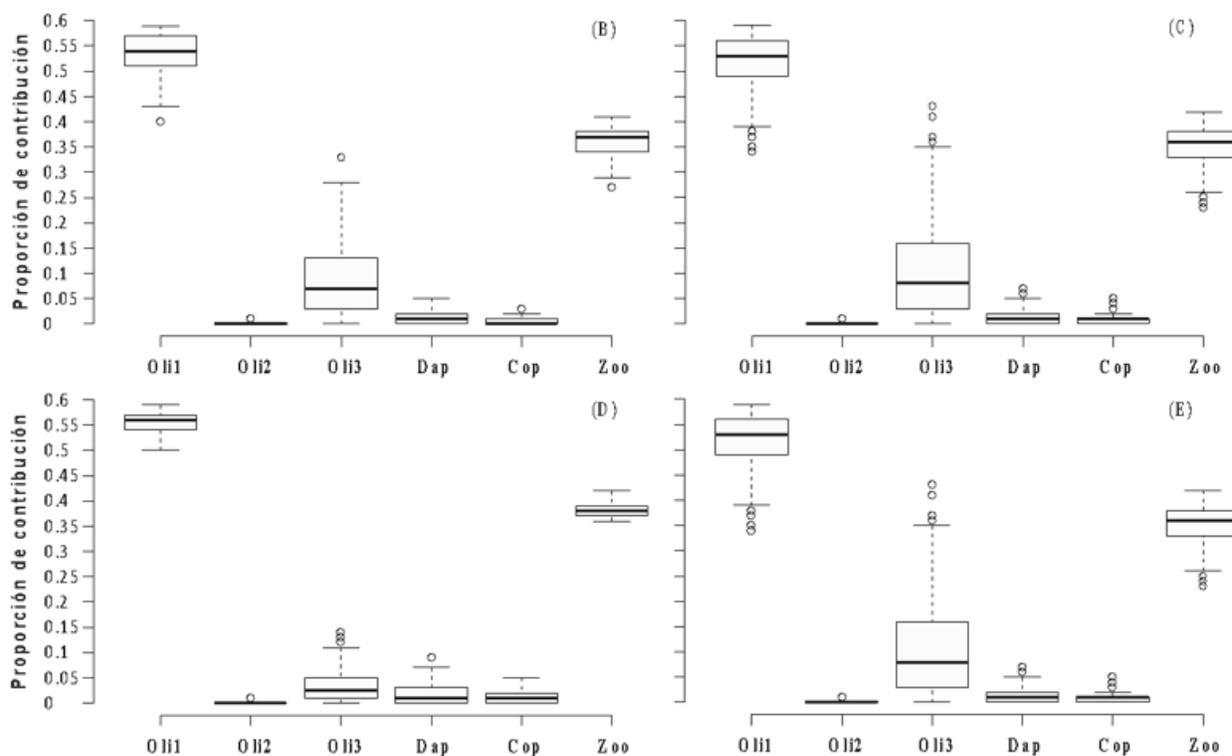


Figura 14. (A) Frecuencia del porcentaje de contribución de cada fuente a la dieta de *O. mykiss*. Proporción de contribución de cada fuente a la dieta de *O. mykiss*, con un fraccionamiento de 0.1‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y de 4.3‰ para el $\delta^{15}\text{N}$, (B - C) simulación utilizando el $\delta^{15}\text{N}$ mínimo de *O. mykiss* y máximo para los oligoquetos, con una tolerancia de 0.15‰ y 0.2‰ respectivamente (D) $\delta^{15}\text{N}$ mínimo de *O. mykiss* y promedio para los oligoquetos, tolerancia de 0.2‰ (E) $\delta^{15}\text{N}$ promedio de *O. mykiss* y promedio para los oligoquetos, tolerancia de 0.2‰.

Las simulaciones con el programa IsoSource, a diferencia de otros programas, no utilizan la desviación estándar de la muestra, sino solamente el promedio; esto ocasiona un sesgo en la modelación de la contribución, ya que no toma todo el rango sino solamente una medida de tendencia central. Para el primer grupo de modelaciones se utilizaron diferentes valores (promedio, máximo y mínimo), con el fin de utilizar diferentes valores dentro del rango y no solamente el promedio (Anexo 4).

En las cinco simulaciones el ensamble que contribuyó con una mayor proporción a la dieta de la trucha fueron los oligoquetos. La especie *L. variegatus* (Oli1) contribuyó con cerca del 50%, mientras que la especie *T. tubifex* (Oli3) contribuyó con cerca del 10%.

El zooplancton aportó una menor proporción a la dieta de la trucha, la mezcla de zooplancton contribuyó cerca del 30%, indicando un consumo no selectivo por parte de la trucha arcoíris (*O. mykiss*) hacia el zooplancton. *D. ambigua*, contribuyó con cerca del 5% y *L. cuauhtemoci* con cerca del 4% a la dieta de *O. mykiss* (Figura 15).

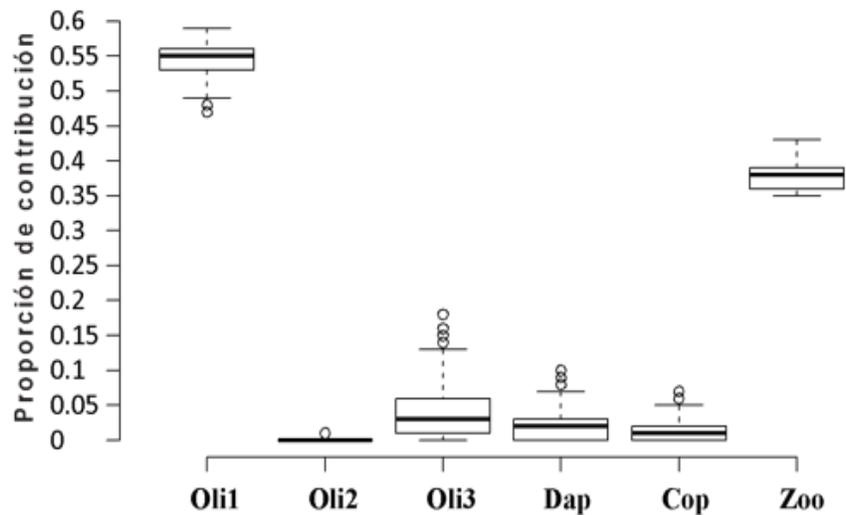


Figura 15. Gráfico de caja que muestra la proporción (0 a 1) de contribución de cada fuente a la dieta de *O. mykiss*, con un fraccionamiento de 0.1‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y de 4.3‰ para el $\delta^{15}\text{N}$. Simulación utilizando el el $\delta^{15}\text{N}$ promedio de *O. mykiss* y promedio para los oligoquetos, con una tolerancia de 0.25‰.

Se observó también que entre menor fue la tolerancia del modelo, menor contribución tuvieron la mezcla de zooplancton y *L. variegatus*. A diferencia de *D. ambigua*., *L. cuauhtemoci* y *T. tubifex* aumentaron su contribución al disminuir la tolerancia del modelo. En cuanto al rango, se observó variación al tomar en cuenta el valor mínimo con respecto al promedio, aumentado la proporción de contribución de *D. ambigua*, *L. cuauhtemoci* y *T. tubifex*, disminuyendo asimismo la proporción de contribución de la mezcla de zooplancton y *L. variegatus*.

Dentro del ensamble de los oligoquetos, *L. hoffmeisteri* no tuvo contribución en ninguna de las modelaciones, esto sucede debido a que sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ están muy lejos de la mezcla y del resto de los puntos, quedando fuera del polígono de mezcla (Figura 13) y por lo tanto su contribución es cero (Figuras 14 y 15).

Redes tróficas complementadas

Utilizando la información obtenida por el análisis de isotopía estable para corroborar el análisis teórico, se propusieron las redes tróficas complementadas que esquematizan las interacciones realizadas (comprobadas con isotopía estable) y las interacciones teóricas planteadas de los lagos El Sol y La Luna (Figuras 16 y 17).

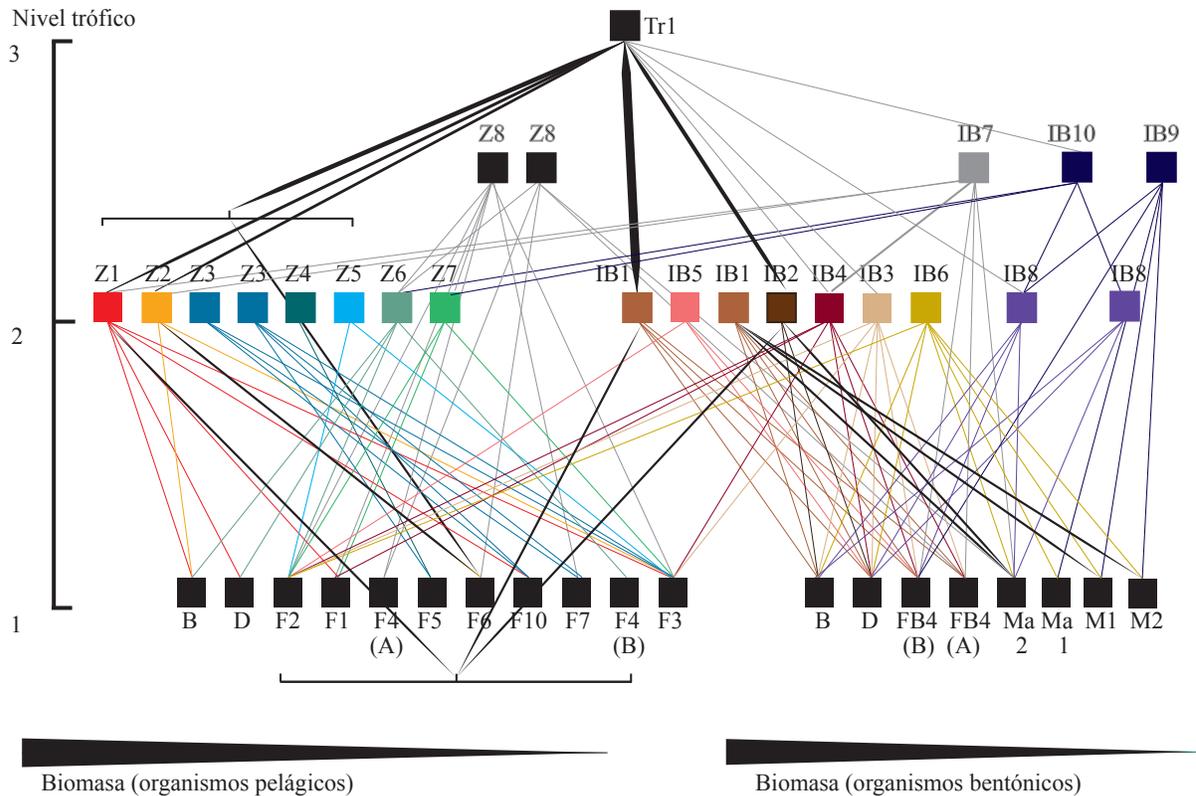


Figura 16. Red trófica complementada del lago El Sol, que señala las interacciones teóricas (color) y las interacciones corroboradas con isotopía estable (negro).

Siguiendo un orden descendente para describir la red trófica complementada de El Sol, las interacciones de la trucha arcoíris fueron corroboradas por los modelos de mezcla propuestos por Phillips y Gregg (2001). Se comprobó la importancia del ensamble de los oligoquetos (IB1 e IB2) con un 60% de aporte a la dieta de *O. mykiss*, también la de la mezcla de zooplancton (Z1–Z5) con

un aporte del 30% y finalmente, la de los grupos Z1 (*D. ambigua*) y Z2 (*L. cuauhtemoci*) con un 5% y 4% de aporte respectivamente.

Para el resto de las interacciones corroboradas no se realizaron modelos de mezcla por falta de componentes para construir los polígonos de mezcla (Phillips y Gregg, 2001); sin embargo, las fuentes que se encuentran entre un fraccionamiento isotópico de 0.5 a 2‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y entre 2.5 y 3.2‰ para el $\delta^{15}\text{N}$ fueron consideradas como fuentes de alimento corroboradas.

Al igual que con el análisis teórico, los isótopos estables muestran una división entre la zona pelágica y bentónica. La influencia de la trucha arcoíris en ambas zonas fue corroborada y es mayor para la zona bentónica que para la zona pelágica, además los grupos IB1 e IB2 tienen como fuente de alimento al fitoplancton que se sedimenta, lo cual forma otro puente entre la zona pelágica y la bentónica que no se había encontrado con la búsqueda bibliográfica.

Para los grupos Z1 y Z2 (los dos grupos de zooplancton que aportan una mayor biomasa acumulada en El Sol), se corroboró una diferencia en el nicho trófico de ambos grupos. En el análisis teórico Z1 tiene predilección por tallas medianas evitando filamentos y colonias grandes, mientras que Z2 tiene la capacidad de consumir fitoplancton de talla grande, colonias y filamentos (Rautio y Vincent, 2006; DeMott y Moxter, 1991). Este patrón se corroboró ya que entre ambos grupos existe una diferencia de 4‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y de 1.5‰ para el $\delta^{15}\text{N}$, indicando que tienen diferentes fuentes de C y N.

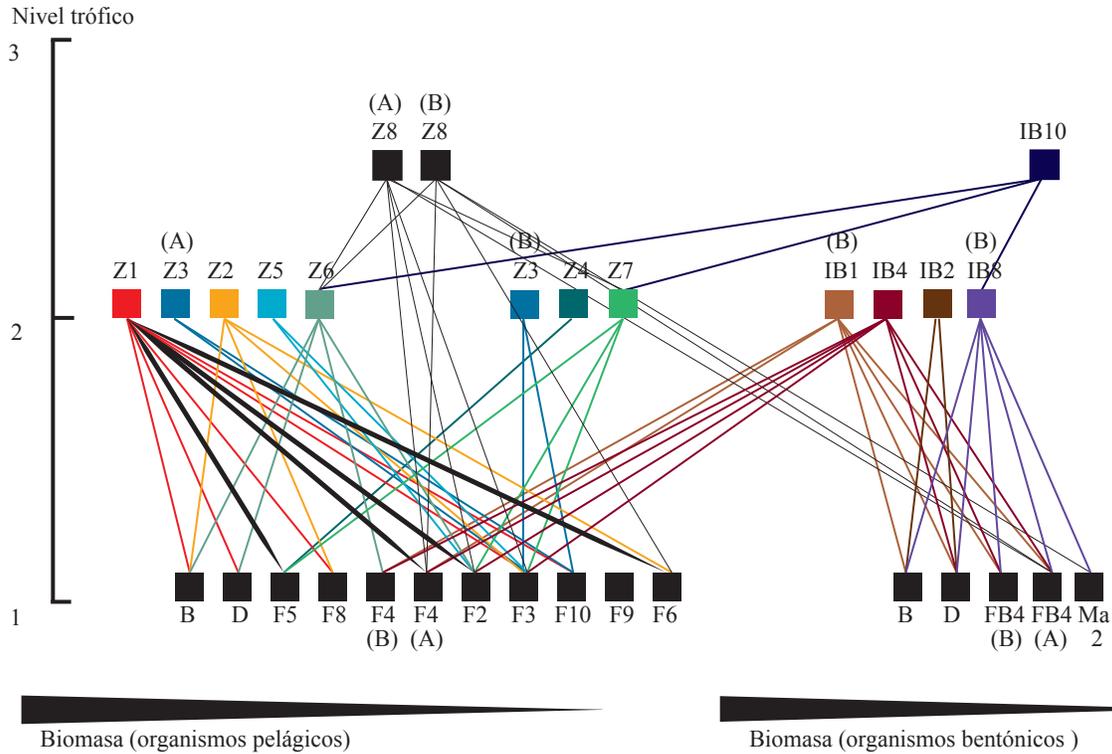


Figura 17. Red trófica complementada del lago La Luna que señala las interacciones teóricas (color) y las interacciones corroboradas con isotopía estable (negro).

En La Luna solamente se lograron corroborar las relaciones tróficas del grupo Z1 compuesto por *D. ambigua* principalmente, que contrastan con el análisis teórico, ya que consume principalmente las tallas grandes de fitoplancton (clasificadas como $>50 \mu\text{m}$ en este estudio) y fragmentos de filamentos. Esta diferencia con el grupo Z1 de El Sol y con lo reportado en la literatura, podría ser debida a que el mayor tamaño de *D. ambigua* en La Luna (de 2 a 3 mm) le permite consumir tallas grandes y le dificulta consumir las tallas pequeñas por su mecanismo de filtración, este aumento de talla modifica el $\delta^{13}\text{C}$ al cambiar sus fuentes de alimento y podría también ser la causa de un aumento en el $\delta^{15}\text{N}$, ya que se ha reportado que un aumento de talla puede estar correlacionado con un aumento en el $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton herbívoro (*D. pulex*) y depredador (Matthews y Mazumder, 2007).

Comparación de las redes tróficas con otros lagos de alta montaña

La elaboración de redes tróficas basadas en análisis de isotopía estable requiere de un esfuerzo de muestreo muy grande, si se quieren conocer la mayoría de las interacciones entre especies individuales. De lo contrario y como es el caso del presente estudio, la topología de la red será muy simplificada, ya que de muchos componentes es difícil o prácticamente imposible obtener la biomasa suficiente para llevar a cabo el análisis de isotopía estable. Por otro lado, las redes tróficas basadas en el análisis de contenidos estomacales pueden tener topologías de red exageradas y esquematizan las interacciones ecológicas, aunque no necesariamente el flujo de energía entre un nivel trófico y otro, ya que gran parte del contenido estomacal de algunos organismos no es digerido e incorporado a los tejidos de los consumidores (Schmid-Araya *et al.*, 2002; Schmid-Araya *et al.*, 2016).

Las topologías de red de este trabajo están simplificadas en cuanto al número de interacciones (L), debido a que solamente se propusieron interacciones basadas en la literatura y algunas se corroboraron con isotopía estable. En cuanto a la riqueza taxonómica (S) puede estar sobreestimada, ya que los trabajos realizados en los lagos tienen diferencias entre sí muy notables en cuanto a la composición taxonómica (p. ej., Banderas-Tarabay, 1997; Cuna 2015; Dimas-Flores, 2005; Sarma *et al.*, 1996).

El número de nodos (N) asignado, de acuerdo al número de grupos ecológicos, puede estar ligeramente subestimado, ya que el resto de los trabajos utilizan una resolución taxonómica de especies o trofoespecies (que concuerda con la clasificación de gremio ecológico, pero es menos robusta que la de grupo ecológico) y es imposible de asignar de manera teórica, son necesarios análisis de contenido estomacal (Amundsen *et al.*, 2009)

Por lo anteriormente mencionado, la conectancia y la densidad de interacciones fueron muy bajas para los lagos El Sol y La Luna, comparados con otros estudios de redes tróficas realizados en diferentes lagos (Tabla 9).

Las redes tróficas trazadas con base en trabajos previos realizados en el sitio de estudio y complementadas con la literatura internacional, sirven solamente para hacer la base de las redes tróficas y poder contrastar entre distintos ecosistemas (con cierta restricción), pero necesitan ser complementadas con estudios que cuantifiquen las interacciones tróficas ya sea por isotopía estable y/o por contenidos estomacales (Harper-Smith *et al.*, 2005; Havens *et al.*, 1996), siendo lo recomendable utilizar las tres metodologías complementadas (Schmid-Araya *et al.*, 2016).

Taba 9. Métricas de las redes tróficas de los lagos El Sol y La Luna y otros lagos de alta montaña templados, así como lagos de baja altitud templados, tropicales y subárticos. (FCon= fracción de consumidores, FHer= fracción de consumidores herbívoros y FBas= fracción de especies basales), S= riqueza taxonómica, L= número de interacciones, C= conectancia y D= densidad de interacciones.

Lago referencia	(S)	(L)	(C)	(D)	FCon	FHer	FBas	Observaciones
El Sol este estudio	261	99	0.06	2.36	0.52	0.4	0.36	Alta montaña tropical pH 6.63 c/n peces
La Luna este estudio	128	56	0.06	1.75	0.49	0.41	0.39	Alta montaña tropical pH 4.7 s/n peces
Caballeros <i>Sánchez-Hernández et al., 2015</i>	64	344	0.08	5.4	0.66	0.18	0.34	Alta montaña templado pH - s/n peces
Cimera <i>Sánchez-Hernández et al., 2015</i>	85	645	0.09	7.6	0.83	0.06	0.16	Alta montaña templado pH - c/n peces
Grande de Gredos <i>Sánchez-Hernández et al., 2015</i>	96	534	0.06	5.6	0.48	0.05	0.52	Alta montaña templado pH - c/n peces
Takvatn <i>Amundsen et al., 2009</i>	50	432	0.17	8.64	0.58	-	0.16	Baja altitud subártico pH 7 – 7.5 c/n peces
Broadstone <i>Schmid-Araya et al., 2002</i>	128	721	0.05	5.63	0.91	-	0.09	Baja altitud templado pH 4.6 – 6.6 s/n peces
Mill Stream <i>Hudson et al., 2013</i>	87	1654	0.22	19.01	0.56	-	0.32	Baja altitud templado pH 8.4 -
Hardknot Gill <i>Hudson et al., 2013</i>	44	386	0.2	8.77	0.66	-	0.29	Baja altitud templado pH 7 -
Dargall Lane <i>Hudson et al., 2013</i>	21	99	0.22	4.71	0.57	-	0.33	Baja altitud templado pH 5.8 -

Old Lodge <i>Hudson et al., 2013</i>	23	137	0.26	5.96	0.48	-	0.43	Baja altitud templado pH 5 -
--	----	-----	------	------	------	---	------	---------------------------------------

Por lo anterior, este trabajo carece de componentes analizados y de estudios previos comparado con otros trabajos de redes tróficas (p.ej., Harper-Smith *et al.*, 2005, Sánchez Hernández *et al.*, 2015; Schmid-Araya *et al.*, 2016). Sin embargo, sirve como base para análisis posteriores y puede compararse con otros trabajos.

La riqueza de especies (S) encontrada para El Sol y La Luna es distinta con respecto a los lagos de alta montaña templados ubicados en Sierra de Gredos (Caballeros, Cimera y Grande de Gredos) estudiados por Sánchez Hernández *et al.* (2015). Por ejemplo, hay reportadas más especies de fitoplancton en los lagos El Sol y La Luna (197 y 70) que en los lagos de Sierra de Gredos (39), así como más especies de zooplancton para El Sol (41) y La Luna (32) que en Sierra de Gredos (5-21). Finalmente, para los macroinvertebrados es al revés, en los lagos de Sierra de Gredos se reportan 44-90 especies, mientras que en El Sol hay 22 y sólo 4 en La Luna (Sánchez Hernández *et al.*, 2015; Toro *et al.*, 2006).

Otra diferencia fue la fracción omnívora, baja para El Sol (0.16) y muy baja para La Luna (0.06), comparadas con la de Sierra de Gredos (> 0.6). En cuanto a la fracción de herbívoros fue mayor para los lagos El Sol (0.38) y La Luna (0.44) que para los de Sierra de Gredos (0.18) (Sánchez Hernández *et al.* 2015).

Comparados con el lago Takvatn de latitud subártica, con una altitud de 215 m s.n.m., dimíctico y oligotrófico, ubicado en Noruega, El Sol y La Luna tienen una topología de red simplificada, con un menor número de interacciones, conectancia y omnivoría. La diferencia puede ser debida a que el lago Takvatn tiene un número ligeramente mayor de nodos (50), pero a diferencia de El Sol y La Luna, tiene mayor número de nodos consumidores ubicados en cuatro niveles tróficos distintos (primario, secundario, terciario y cuaternario), incluyendo peces y aves piscívoras (Amundsen *et al.*, 2009). Sin embargo, contrastados con los lagos de alta montaña (2,870 – 3,600 m s.n.m.) de La Sierra Nevada, Estados Unidos, los Lagos El Sol y La Luna tienen valores ligeramente mayores para las métricas de las redes tróficas. Además se encontró una diferencia notable entre ambos sistemas, los lagos de La Sierra Nevada tienen una topología de red menos compleja en lagos con presencia de peces como depredadores tope, respecto a lagos sin

presencia de peces (Harper-Smith *et al.*, 2005), a diferencia de este estudio donde se reporta una topología de red más compleja para El Sol, con la trucha arcoíris como depredador tope, que para La Luna que no tiene presencia de peces.

Al comparar los lagos El Sol y La Luna con la red trófica de un lago subtropical de Florida, se observó el mismo patrón que con el lago Takvatn, ya que el lago subtropical fue más complejo en cuanto a riqueza de especies, mayor cantidad de especies consumidoras (218) y una alta fracción de omnívoros 40 – 60% (Havens *et al.*, 1996).

Finalmente al comparar con otros lagos templados de baja altitud (Tabla 9), como el ampliamente estudiado Lago Broadstone, se observó una riqueza de especies similar y un mayor número de nodos N (115), interacciones (L) 721 y densidad de interacciones (D) 5.63, para el Lago Broadstone. La diferencia entre las métricas de las redes tróficas de ambos lagos se debe a la proporción de organismos consumidores, que es mayor en el Lago Broadstone, representados por un porcentaje del 72% de meiofauna del total de la red, pertenecientes a los niveles tróficos 2 y 3, que son los que llevan a cabo el 80% de las interacciones tróficas (Schmid-Araya *et al.*, 2002). Por otro lado que en El Sol y La Luna predominan las especies basales y los herbívoros, habiendo una carencia de consumidores secundarios y omnívoros.

Se encontró una mayor similitud en las métricas de las redes tróficas entre El Sol y La Luna, con otros lagos templados de pH ácido (<7). La Luna y El Sol tienen un valor menor en cuanto al número de nodos, número de interacciones (L), densidad de interacciones (L/S) y conectancia (C), aunque es similar al de lagos templados con un pH de 5 (Tabla 9).

Para los productores primarios de El Sol y La Luna existen similitudes con otros lagos de alta montaña tropicales, como la presencia de *Nitella* sp. en la zona bentónica de algunos lagos andinos, al igual que en El Sol y la presencia de especies abundantes como *Chrysochromulina parva*, *Gymnodinium* spp. y *Peridinium* spp. en la zona pelágica de los lagos andinos (Modenutti *et al.*, 1998) al igual que en la zona pelágica de La Luna.

Influencia de la trucha arcoíris (O. mykiss) en la red trófica de El Sol

Algunos lagos de alta montaña tropicales de los Andes también han sido sujetos a la introducción de peces exóticos por parte del ser humano (Aguilera *et al.*, 2006; Modenutti *et al.*, 1998), los cuales tienen un efecto directo hacia el zooplancton durante la etapa juvenil y hacia grupos de Trichoptera, Plecoptera y Diptera en la etapa adulta (Modenutti *et al.*, 1998; Aguilera *et al.*, 2006).

En Aguilera *et al.*, (2006) se concluye que *O. mykiss* no ejerce un control descendente (top-down) que determine la estructura ecológica del zooplancton ya que el consumo sobre este grupo no es sustancial. En El Sol y La Luna no han sido reportados los grupos de macroinvertebrados antes mencionados, aunque en este estudio se ha observado un impacto mayor de la trucha adulta sobre los oligoquetos (70%) y el zooplancton (30%), por lo tanto el control descendiente (top-down) que se ejerce puede ser mayor que el de los lagos andinos, aunque no el único factor en determinar la estructura ecológica del zooplancton y el fitoplancton en El Sol.

Se observó una similitud entre el $\delta^{13}\text{C}$ entre *O. mykiss*, *D. ambigua*, *T. tubifex*, *L. variegatus* y el fitoplancton, indicando que estos compartimentos tienen una relación importante en cuanto al flujo de C. Para tener una certeza mayor se analizaron estos cuatro grupos mediante modelos de mezcla, utilizando 0.5‰ y 1‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y 3.5‰, 3.8‰ y 4.2‰ para el $\delta^{15}\text{N}$. Se presentaron soluciones posibles dentro de un intervalo de tolerancia de $\pm 0.02\%$ y $\pm 0.05\%$. Además, tuvo soluciones posibles para los fraccionamientos isotópicos más comunes en la literatura (3.5‰ y 3.8‰), así como para el calculado en este estudio (4.2‰) (Anexos 5 y 6).

Este modelo es teórico, ya que el fitoplancton no puede ser una fuente de alimento para la trucha; es solamente una propuesta para analizar el flujo de C en El Sol. Se observó que con éste modelo aumenta la presión selectiva hacia *D. ambigua*, que pasó del 6% al 20%.

La introducción de peces se ha asociado con un aumento en el estado trófico de los lagos por varias vías: el control descendente sobre los herbívoros, principalmente sobre el zooplancton de talla grande, que al ser consumido deja libre el crecimiento a los organismos fitoplanctónicos. El pastoreo activo de los peces sobre algunas macrófitas y macroalgas filamentosas disminuye el consumo de nutrientes por parte de éstos organismos, dejando mayor cantidad de nutrientes al fitoplancton (Hansson *et al.*, 1998; Milardi *et al.*, 2017).

Otro efecto importante de la introducción de especies de peces exóticos en lagos de alta montaña es la erradicación de otros consumidores secundarios, incluyendo invertebrados bentónicos y zooplancton de talla grande (Eby *et al.*, 2006). En este estudio solamente se ha reportado para El Sol a *Hydra vulgaris* (Oseguera, 2004) como posible consumidor secundario (Deserti., 2017; Massaro *et al.*, 2013) y con una biomasa no significativa (< 5 %), esta ausencia de otros consumidores secundarios podría ser debida a la introducción de la trucha, aunque no existen estudios previos que permitan comprobarlo.

Conclusiones

- El Sol presentó mayor número de especies y grupos ecológicos respecto a La Luna, así como una mayor densidad y biomasa acumulada por grupo.
- El Sol presentó una topología de red más compleja (riqueza taxonómica, número de interacciones, conectancia, número de nodos y densidad de interacciones) que La Luna.
Al comparar las métricas de las redes tróficas, los consumidores de El Sol están compuestos por herbívoros (38%) y por omnívoros (15%), a diferencia de La Luna donde predominan los herbívoros (39%) sobre los omnívoros (0.06%). Finalmente, el resto de la red está compuesta por productores primarios, que representan un porcentaje similar en El Sol (36%) y La Luna (39%).
- Los rangos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ son mayores en El Sol que en La Luna, debido a que existen más componentes con diferentes características tróficas. Sin embargo, el número de componentes de la red trófica analizados en El Sol fue mayor que el número de componentes analizados en La Luna.
- El $\delta^{13}\text{C}$ está enriquecido en los ensambles del fitoplancton y zooplancton de La Luna comparados con los de El Sol. Lo anterior deriva probablemente del hecho de que existe una mayor incorporación de C alóctono (vegetación terrestre) en La Luna respecto a El Sol.
- El fraccionamiento isotópico para el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en El Sol y La Luna es mayor que en lagos templados, pero similar al de otros lagos tropicales de alta montaña.
- El Sol tuvo un mayor número de niveles tróficos (4) que La Luna (2), calculados con base al $\delta^{15}\text{N}$, teniendo una longitud de cadena mayor; el cuarto nivel trófico está conformado por la trucha introducida *O. mykiss*, mientras que en nivel trófico más alto en La Luna se encuentra *Daphnia ambigua*.
- La dieta de la trucha (*O. mykiss*) adulta, de acuerdo a los análisis isotópicos y modelos de mezcla, está compuesta principalmente por oligoquetos (70%) y seguida por zooplancton (30%), mostrando un consumo no selectivo entre *Leptodiptomus cuauhtemoci* y *Daphnia ambigua*.
- Como consumidor tope, la trucha arcoíris tiene una influencia importante en la red trófica de El Sol, al consumir organismos pelágicos y bentónicos, formando un puente en el flujo del C y N entre ambas zonas. Además, promueve el reciclamiento de C y N dentro del lago,

incorporando C y N de la zona bentónica a la zona pelágica. De acuerdo a los análisis isotópicos y modelos de mezcla, la trucha ejerce un control descendiente sobre los consumidores primarios (zooplancton y bentos herbívoros).

Bibliografía

- Adams T. S. y Sterner R. W. (2000). The effect of dietary nitrogen content on trophic level ^{15}N enrichment. *Limnology and Oceanography*, 45(3): 601-607.
- Adin R. y Riera P. (2002). Preferential food source utilization among stranded macroalgae by *Talitrus saltator* (Amphipod, Talitridae): a stable isotopes study in the northern coast of Brittany (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 56(1): 91-98.
- Aguilera X., Declerck S., De Meester L., Maldonado M. y Ollevier F. (2006). Tropical high Andes: a limnological survey and an assessment of exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 36(4): 258-268.
- Aguilera X., Lazzaro X. y Coronel J. S. (2013). Tropical high-altitude Andean lakes located above the tree line attenuate UV-A radiation more strongly than typical temperate alpine lakes. *Photochemical and Photobiological Sciences* 12: 1649 – 1657.
- Alcocer, J. D. (2009). “Limnología”. En Las Aguas Celestiales Nevado de Toluca. 10-15
- Alcocer, J., Oseguera, L., Escobar, E., Peralta, L., & Lugo, A. (2014). Phytoplankton Biomass and Water Chemistry in Two High-Mountain Tropical Lakes in Central Mexico. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36(3): 342–346.
- Amundsen P., Lafferty K. D., Knudsen R., Primicerio R., Klemetsen A. y Kuris A. M. (2009). Food web topology and parasites in the pelagic zone of a subarctic lake. *Journal of Animal Ecology*, 78: 563-572.
- Angradi T. R. y Griffith J. S. (1990). Diel feeding chronology and diet selection of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Henry`s Fork of the Snake River, Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(1): 199-209.
- Ardiles, V. G. (2007). Dinámica del espectro de biomasa por tamaños de fitoplancton en dos lagos de alta montaña tropicales. *Tesis (Maestría) PCMyL-UNAM UNAM* 110 pp.

- Armienta, M. A., Vilaclara, G., De la Cruz-Reyna, S., Ramos, S., Cenicerros, N., Cruz, O., Arcega-Cabrera, F. (2008). Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 178(2): 249–258.
- Banderas-Tarabay A. G. (1997). Phycoflora of the tropical high-mountain lake El Sol, Central Mexico, and some biogeographical relationships. *Hydrbiologia*, 354: 17-40.
- Barnett A. J., Finlay K. y Beisner B. E. (2007). Functional Diversity of Crustacean Zooplankton Communities: Towards a Trait-Based Classification. *Freshwater Biology*, 52(5): 796- 813.
- Barrow L. M., Bjorndal K. A. y Reich K. J. (2008). Effects of Preservation method on stable carbon and nitrogen isotope values. *Physiological and Biochemical Zoology*, Jstor. 81(5):688–693.
- Blondel J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100(2): 223-231.
- Bode A., Alvarez-Ossorio M. T. y Varela M. (2006). Phytoplankton and macrophyte contributions to littoral food webs in the Galician upwelling estimated from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 318: 89-102.
- Brett M. T., Bunn S. E., Chandra S., Galloway A. W., Guo F., Kainz M. J., Kankaala P., Lau D. C. P., Moulton T. P., Power M. E., Rasmussen J. B. Taipale S. J., Thorp J. H. y Wehr J. D. (2017). How important are terrestrial organic carbón inputs for secondary production in freshwater ecosystems? *Freshwater Biology*, 62(5): 833-853.
- Buria L. M., Albariño R. J., Modenutti B. E. y Balseiro E. G. (2009). Temporal variations in the diet of the exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in an Andean-Patagonian canopied stream. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 3-15.
- Caballero-Miranda M. (1996). The diatom flora of two acid lakes in central México. *Diatom Research*, 11(2): 227-240.
- Carpenter S. R., Kitchell J. F., Hodgson J. R., Cochran P. A., Elser J. J., Elser M. M., Lodge D. M., Kretchmer D., He X. y von Ende C. N. (1987) Regulation of Lake Primary Productivity by Food Web Structure. *Ecology*, 68(6):1863-1876.
- Carpenter S. R., Cole J. J., Pace M. L., Van de Bogert M., Bade D. L., Bastviken D., Gille C.

- M., Hodgson J. R., Kitchell J. F. y Kritzberg E. S. (2005). *Ecology*, 86(10): 2737-2750.
- Castro-Rebolledo M. I., Muñoz-Gracia I. y Donato-Rondón J. C. (2014). Food web of a tropical high mountain stream: effects of nutrient addition. *Acta Biológica Colombiana*, 19(1): 33-42.
 - Catalan J. y Donato Rondón J. C. (2016). Perspectives for an integrated understanding of tropical and temperate high-mountain lakes. *Journal of Limnology*, 75(1s): 215-234.
 - Cervantes-Martínez A., Gutiérrez-Aguirre M. y Elías-Gutiérrez M. (2000). Description of *Ilyocryptus nevadensis* (Branchiopoda, Anomopoda), a new species from high altitude crater lake in the volcano Nevado de Toluca, Mexico. *Crustaceana*, 354: 211-321.
 - Cloern J. E., Canuel E. A. y Harris D. (2002). Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plant of the San Francisco Bay estuarine system. *Limnology and Oceanography*, 47(3): 713-729.
 - Cohen J. E., y Luzac T. (1992). Trophic levels in community food webs. *Evolutionary Ecology*, 6: 73–89.
 - Cremona F., Hamelin S., Planas D. y Lucotte M. (2009). Sources of organic matter and methylmercury in littoral macroinvertebrates: a stable isotope approach. *Biogeochemistry*, 94(1): 81-94.
 - Cummins K. W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18: 183-206.
 - Cuna, E. (2015). Registro de cambios ambientales en dos lagos de alta montaña en México con base en sus algas modernas y fósiles. *Tesis (Doctorado) PCMyL-UNAM* 124pp
 - Cuna, E., Zawisza, E., Caballero, M., Ruiz-Fernández, a. C., Lozano-García, S., y Alcocer, J. (2014). Environmental impacts of Little Ice Age cooling in central Mexico recorded in the sediments of a tropical alpine lake. *Journal of Paleolimnology*, 51(1): 1–14.
 - DeMott W. y Moxter F. (1991). Foraging cyanobacteria by copepods: responses to chemical defense and resource abundance. *Ecology*, 12(5): 1820-1834.
 - Di Benedetto A. P. M., Bittar V. T., Camargo P. B., Rezende C. E. y Kehrig H. A.(2012). Mercury and nitrogen isotope in a marine species from a tropical coastal food web. *Archives of*

Environmental Contamination and Toxicology, 62(2): 264-271.

- Dimas-Flores N. (2005) Dinámica y estructura del zooplancton de dos lagos de alta montaña, México. *Tesis (Maestría) PCMyL-UNAM* 61pp
- Dimas-Flores, N., Alcocer, J., & Ciroso-Pérez, J. (2008). The structure of the zooplankton assemblages from two neighboring tropical high mountain lake, *Journal of Freshwater Ecology*, 23(1), 21–31.
- Drazina T., Spoljar M., Biserka P. y Habdija I. (2014). Nematode feeding types in a tufa-depositing environment (Plitvice Lakes, Croatia). *Natura Croatica*, 23(1): 89-99.
- Dunn P. J. H., Honch N. V. y Evershed R. P. (2011). Comparison of liquid chromatography-isotope ratio mass spectrometry (LC/IRMS) and gas chromatography-combustion-isotope ratio mass spectrometry (GC/C/IRMS) for the determination of collagen amino acid $\delta^{13}\text{C}$ values for paleodietary and paleoecological reconstruction. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 25(20): 2995-3011.
- Dunne J. A., Williams R. J. y Martinez N. D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *PNAS*, 99(20) 12917-12922.
- Eby L. A., Roach J., Crowder L. B. y Stanford J. A. (2006). Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(10) 576-584.
- Ehleringer R. y Rundel P. W. (1989). “Stable isotopes: history, units and instrumentation” en: Stable isotopes in ecological research. *Ecological Studies* 68: 1-15.
- Elías-Gutiérrez M., Ciroso-Pérez J., Gutiérrez-Aguirre M. y Cervantes-Martínez A. (1997). A checklist of the littoral cladocerans from Mexico, with descriptions of five taxa recently recorded from the Neovolcanic Province. *Hydrobiologia*, 360: 63-73.
- Escobar E., Alcocer J., Cienfuegos E. y Morales P. (1998). Carbon stable isotopes ratios of pelagic and littoral communities in Alchichica crater-lake, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research*, 7: 345-355.
- Fuentes N., Gude H., Wessels M. y Straile D. (2013). Allochthonous contribution to seasonal and spatial variability of organic matter sedimentation in a deep oligotrophic lake (Lake Constance). *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 43(2): 122-130.

- Grimaldo-Ortega D. M., Elías-Gutiérrez M., Camacho-Lemus M. y Ciro-Pérez J. (1998). Addition to mexican freshwater copepods with the description of the female *Leptodiptomus mexicanus* (Marsh). *Journal of Marine Systems*, 15: 381-390.
- Hansson L. H., Annadotter H., Bergman E., Hamrin S. F., Jeppesen E., Kairesalo T., Luokkanen E., Nilsson P. A., Sondergaard M. y Strand J. A. (1998). Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints synthesis and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems*, 1, 558 -554.
- Hansson L. A., y Tranvik L. J. (2003). Food webs in sub-Antarctic lakes: A stable isotope approach. *Polar Biology*, 26(12) 783–788.
- Harper-Smith S., Berlow E. L., Knapp R. A., Williams R. J., & Martinez N. D. (2015). “Communicating Ecology Through Food Webs: Visualizing and Quantifying The Effects of Stocking Alpine Lakes With Trout”. En: *Dynamic Food Webs* 407-423.
- Havens K. E., Bull L. A., Warren G. L., Crisman T. L., Phlips E. J. y Smith J. P. (1996). Food web structure in a subtropical lake ecosystem. *Oikos*, 75: 20-32.
- Hecky R. E., y Hesslein R. H. (1995). Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society*, 14(4): 631 – 653.
- Hernández F. M. C. (2004). Ecología de las comunidades meiobentónicas litoral y profunda de un lago tropical de alta montaña, El Sol, Nevado de Toluca, México. Tesis (Maestría) PCMyL-UNAM. 61pp.`
- Hessen D. O. (1990). Carbon, nitrogen and phosphorous status of *Daphnia* at varying food conditions. *Journal of Plankton Research*, 12(6): 1239-1249.
- Hinder B., Gabathuler M., Steiner B., Hanselmann K. y Preisig R. (1999). Seasonal dynamics and phytoplankton diversity in high mountain lakes (Jôri lakes, Swiss Alps). *Journal of Limnology*, 58(2): 152-161.
- Hobson K. A., Gibbs H. L. y Gloutney M. L. (1997). Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1720-1723.
- Hoefs J. (2015). “Theoretical and experimental principles” En: *Stable isotope geochemistry*.

Springer 1-46.

- Hudson L. N., Emerson R., Jenkins G. B., Layer K., Ledger M. E., Pichler D. E., Thompson M. S. A., O’Gorman E. J., Woodward G. y Reuman D. C. (2013). Cheddar: analysis and visualisation of ecological communities in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(1): 99-104.
- Jacobsen D. (2008) “Tropical high-altitude streams” En: Aquatic Ecosystems. *Academic Press* 219-257.
- Jax K. (2005). Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos*, 111(3): 641-648.
- Jonsson T., Cohen J. E. y Carpenter S. R. (2005). Food webs, body size and species abundance in ecological community description. *Advances in Ecological Research*, 36: 1-83.
- Kampe H., König-Rinke M., Petzoldt T. y Benndorf J. (2007). Direct effects of Daphnia-grazing, not infochemicals, mediate a shift towards large inedible colonies of the gelatinous green algae *Sphaerocystis Schroeteri*. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters*, 37(2): 137-145.
- Kane E. A. y Higham T. E. (2015). Complex systems are more than the sum of their parts: using integration to understand performance, biomechanics, and diversity. *Integrative and Comparative Biology*, 55(1): 146-165.
- Katechakis A., Stibor H., Sommer U. y Hansen T. (2002). Changes in the phytoplankton community and microbial food web of Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean) under prolonged grazing pressure by doliolids (Tunicata), cladocerans or copepods (Crustacea). *Marine Ecology Progress Series*, 234: 55-69.
- Kling, G. W., Fry, B. y O’Brian J. (1992). Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology*, 73(2): 561-566.
- Kluijver A., Schoon P. L., Downing J. A., Schouten S. y Middelburg J. J. (2014). Stable carbon isotope biogeochemistry of lakes along a trophic gradient. *Biogeosciences*, 11(22): 6265-6276.
- Lindegaard C. (1992). Zoobenthos ecology of Thingvallavatn: vertical distribution, abundance, population dynamics and production. *Oikos*, 64: 257-304.
- Luecke C. y Teuscher D. (1994). “Habitat selection by lacustrine rainbow trout within

gradients of temperatura, oxygen, and food availability”. En: Theory and application in fish feeding ecology, 133-149.

- Martin-Creuzburg D. y Merkel P. (2016). Sterols of freshwater microalgae: potential implications for zooplankton nutrition. *Journal of Plankton Research*, 38(4): 865-877.
- Marty J. y Planas D. (2008). Comparison of methods to determine algal $\delta^{13}\text{C}$ in freshwater. *Limnology and Oceanography: Methods*, 6:51-63.
- Matthews B. y Mazumder A. (2007). Distinguishing trophic variation from seasonal and size-based isotopic ($\delta^{15}\text{N}$) variation of zooplankton. *The Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64: 74-83.
- McCutchan J. H., Lewis W. M., Kendall C. y McGrath C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbón, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102: 378-390.
- Merrit R. W., Cummins K. W., Berg M. B., Novak J. A., Higgins M. J., Wessell K. J. y Lessard J. L. (2002). Development and application of a macroinvertebrate functional-group approach to the bioassessment of remnant river oxbows in southwest Florida. *Journal of the North American Benthological Society*, 21(2): 290-310.
- Metcalfe, S. E. (2006). Late quaternary environments of the northern deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. *BioOne “Annals of the Missouri Botanical Garden”*, 93(2), 258-273.
- Milardi M., Lappalainen J., McGowan S. y Weckstrom J.(2017). Can fish introductions alter nutrient cycles in previously fishless high-latitude lakes? *Journal of Limnology*, 76(1): 1-14.
- Modenutti B. E., Balseiro E. G., Queimaliños C. P., Añón-Suárez D. A., Diéguez M. C. y Albariño R. J. (1998). Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 3 179-186.
- Niesel V. E., Hoehn R., Sudbrack H., Willmitzer H. y Chorus I. (2007). The occurrence of the Dinophyte species *Gymnodinium uberrimum* and *Peridinium Willei* in German reservoirs. *Journal of Plankton Research*, 29: 347-357.
- Oseguera P. L. A. (2004). Ecología de las comunidades bentónicas de dos lagos tropicales de alta montaña. Tesis (Maestría) PCMyL-UNAM. 100pp.

- Oseguera L. A., Alcocer J. y Escobar E. (2016). Benthic macroinvertebrates of two tropical, high-mountain lakes at Nevado de Toluca at central región of Mexico. *Hidrobiológica*, 26(3): 419-432.
- Peel M. C., Finlayson, B. L., McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions, European Geosciences Union*, 4(2): 439-473.
- Pinnegar J. K. y Polunin N. V. C. (1999). Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology*, 13:225-231.
- Phillips D. L. y Gregg J. W. (2001). Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*, 127(2): 171-179.
- Phillips D. L. y Gregg J. W. (2003). Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136: 261-269.
- Phillips D. L. (2012). Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *Journal of Mammalogy*, 93(2): 342-352.
- Phillips D. L., Inger R., Bearhop S., Jackson A. L., Moore J. W., Parnell A. C., Semmens B. X. y Ward E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92(10): 823-835.
- Pohlman J. W., Iliffe T. M., & Cifuentes L. A. (1997). A stable isotope study of organic cycling and the ecology of an anchialine cave ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 155: 17-27.
- Post D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3): 703-718.
- Rautio M., y Vincent, W. F. (2006). Benthic and pelagic food resources for zooplankton in shallow high-latitude lakes and ponds. *Freshwater Biology*.51: 1038-1052.
- Reissig M., Trochine C., Queimali C., Balseiro E. y Modenutti B. (2006). Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau. *Biological Conservation* 132(4): 437-447.
- Reynolds C. S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L. y Melo S. (2002). Towards a functional

classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24(5): 417-428.

- Rojas M. (2004). Ecología de las comunidades meiobentónicas de dos lagos tropicales de alta montaña: El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México. Tesis (Maestría) PCMyL-UNAM. 56pp.
- Salmaso N. y Padisák J. (2007). Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 578(1): 97-112.
- Sarma S. S. S., Elías-Gutiérrez M. y Soto C. S. (1996). Rotifers from high altitude crater-lakes at Nevado de Toluca Volcano, Mexico. *Hidrobiológica*, 6: 33-38.
- Sánchez-Hernández, J., Cobo, F., & Amundsen, P. (2015). Food web topology in high mountain lakes. *Plos One*, 10(11): 1-17.
- Scheuerell M. D., Moore J. W., Schindler D. E. y Harvey C. J. (2007). Varying effects of anadromus sockeye salmo on the trophic ecology of two species of resident salmonids in southwest Alaska. *Freshwater Biology*, 52: 1944-1956.
- Schmid-Araya J. M., Hildrew A. G., Robertson P. E., Schmid P. E. y Winterbottom J. (2002). The importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology*, 83(5): 1271-1285.
- Schmid-Araya J. M. y Schmid P. E. (2000). Trophic relationships: integrating meiofauna into a realistic benthic food web. *Freshwater Biology*, 44(1): 149-163.
- Schmid-Araya J. M., Schmid P. E., Tod S. P. y Esteban G. F. (2016). Trophic positioning of meiofauna revealed by stable isotopes and food web analyses. *Ecology*, 97(11): 3099-3109.
- Schroder V. y Leaniz C. G. (2011). Discrimination between farmed and free-living invasive salmonids in Chilean Patagonia using stable isotope analysis. *Biological Invasions*, 13(1): 203-213.
- Sherwood G. D. y Rose G. A. (2005). Stable isotope analysis of some representative fish and invertebrates of the Newfoundland and Labrador continental shelf ecosystem. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 63: 537-543.
- Simberloff D. y Dayan T. (1991). The guild concept and the structure of ecological

communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 115-143.

- Slideek V. (1983). Rotifers as indicators of water quality. *Hydrobiologia*, 100: 169-201.
- Sommaruga S. (2001) The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 62: 35-42.
- Tasevska O., Špoljar M., Gušeska D., Kostoski G., Patcheva S. y Sarafiloska E. V. (2017). Zooplankton in Ancient and Oligotrophic Lake Ohrid (Europe) in Association With Environmental Variables. *Croatian Journal of Fisheries*, 75: 95-103.
- Tippets W. E. y Moyle P.B. (1978). Epibenthic Feeding by Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*) in the McCloud River, California. *Journal of Animal Ecology*, 47(2): 549-559.
- Toro M., Granados I., Robles S. y Montes C. (2006). High mountain lakes of the central range (Iberian Peninsula): regional limnology and environmental changes. *Limnetica*, 25(1-2): 217-252.
- Tuchman N. C., Wahtera K. A., Wetzel R. G., Russo N. M., Kilbrante G. M. Sasso L. A. y Teeri J. A. (2003). Nutritional quality of leaf detritus altered by elevated atmospheric CO₂: effects on development of mosquito larvae. *Freshwater Biology*, 48: 1432-1439.
- Vo J., Inwood W., Hayes J. M. y Kustu S. (2013). Mechanism for nitrogen isotope fractionation during ammonium assimilation by *Escherichia coli* K12. *PNAS*, 110(21): 8696-8701.
- Vuorio K., Meili M. y Sarvala J. (2006). Taxon-specific variation in the stable isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of lake phytoplankton. *Freshwater Biology*, 51(5): 807-822.
- Williams J. R. y Martínez N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404: 180-183.
- Yoshii K. (1999). Stable isotope analyses of benthic organisms in Lake Baikal. *Hydrobiologia*, 411: 145-159.
- Zanden M. J. y Rasmussen J. B. (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 42(8): 2061-2066.
- Zawisza M. y Ruiz-Fernandez, C., E. C. (2012). 500 Years of Ecological Changes Recorded in Subfossil Cladocera in a High-Altitude, Tropical Lake. *Studia Quaternaria*, 29: 23–29.
- Zilli F. L., Montalto L. y Marchese M. R. (2008). Benthic invertebrate assemblages and

functional feeding groups in the Paraná River floodplain (Argentina). *Limologica*, 38(2): 159-171.

Anexo 1

Especies reportadas para los lagos El Sol y La Luna, (*) Dominantes, (+) información sobre abundancia y/o biomasa, (#) información sobre talla y características de crecimiento, (E) información de su ecología, (D) información sobre su dieta. (1= Cuna, 2015, 2= Banderas, 1997, 3= Caballero-Mieranda *et al.*, 1999, 4= Dimas-Flores, 2005, 5= Grimaldo-Ortega *et al.*, 1998, 6= Sarma *et al.*, 1996, 7= Elías-Gutiérrez *et al.*, 1997, 8= Oseguera, 2004, 9= Hernández, 2004, 10= Rojas, 2004).

Grupos ecológicos	Especies	El Sol	La Luna	Referencia
Fitoplancton				
Chlorophyta (Sphaeropleales, Chlorococcales)				
F1	<i>Monoraphidium obtusum</i>	X*	X	1
	<i>Monoraphidium minutum</i>	X		1
	<i>Ankistrodesmus sp.</i>	X		1
	<i>Coelastrum spp.</i>	X		1
	<i>Scenedesmus acutus</i>	X		1
	<i>S. armatus</i>	X		2
	<i>S. bijuga</i>	X		2
	<i>S. longispina v. longispina</i>	X		2
	<i>S. quadricauda</i>	X		2
	<i>S. spinosus</i>	X		1
	<i>S. quadricauda var. quadrispina</i>	X	X	1,2
	<i>Scenedesmus spp.</i>	X		1
	<i>Pediastrum sp.</i>	X		1
	<i>P. boryanum</i>	X		2
	<i>P. duplex</i>	X		2
	<i>Characium ornithocephalum</i>	X		2
Trebouxiales, (Chlorelales)				
F2	<i>Oocystis lacustris</i>	X*	X*	1
	<i>Oocystis sp.1</i>	X	X	1
	<i>Oocystis sp. 2</i>	X	X	1
	<i>Oocystis spp.</i>	X	X	1
	<i>Botryococcus braunii</i>	X	X	1

Chlorophyta, Chlamynomonadales, (Tetrasporales)					
F2	<i>Sphaerocystis schroeteri</i>	X*	X*	1,2	
	<i>Palmella sp.</i>	X*	X	1	
	<i>Pseudosphaerocystis planctonica</i>	X*	X*	1	
Chlorophyta, Chlamynomonadales, Chlamydomonadaceae (Volvocales)					
F3	<i>Chlamydomonas sp. 1</i>	X*	X	1	
	<i>Chlamydomonas sp. 2</i>	X	X*	1	
	<i>Chlamydomonas sp. 3</i>	X	X	1	
	<i>Carteria spp.</i>	X	X	1	
Bacillariophyta					
Bacillariophyta Naviculales					
F4(A)	<i>Pinnularia cf. Viridis</i>	X*	X	1	
	<i>P. microstauron</i>	X*	X*	1	
	<i>P. microstauron var. Afasciculata</i>	X		1	
	<i>Pinnularia spp.</i>	X	X	1	
	<i>P. subcapitata</i>	X	X	1	
	<i>Frustulia sp.</i>	X		2	
	<i>F. rhomboides</i>	X*	X*	1	
F4(B)	<i>Navicula NTA</i>	X	X*	1,3	
	<i>Navicula NTB</i>	X*	X	1,3	
F4(A)	<i>Cavinula pseudoscutiformis</i>	ort	X	X	1
	<i>Sellaphora sp.</i>			X	1
	<i>Stauroneis anceps var. Anceps</i>		X	X	1
	<i>Brachysira sp.</i>		X	X	1
Cymbellales					
F4(B)	<i>Cymbella gracilis</i>	X		1	
	<i>Cymbella sp. 1</i>		X	1	
	<i>Cymbella sp. 2</i>	X		1	
	<i>Cymbella sp.</i>	X		2	
	<i>Gomphonema angustatum</i>	X	X	1	
	<i>Gomphonema spp.</i>	X		1,2	
	<i>Encyonema perpusillum</i>	X	X*	1,3	
	<i>Encyonema gracile</i>	X*		3	
	<i>Amphora sp.</i>	X		2	
Surirellales					
F4(A)	<i>Stenopterobia sp. 1</i>	X	X	1	
	<i>Stenopterobia sp. 2</i>	X	X	1	
F4(B)	<i>Surirella cf. linearis</i>	X	X	1	

	<i>Surirella cf. angustata</i>	X	X	1	
	<i>Surirella sp. 1</i>	X	X	1	
	<i>Surirella sp. 2</i>	X	X	1	
	<i>Surirella sp. 3</i>	X	X	1	
	<i>Surirella sp. 4</i>	X	X	1	
	<i>Surirella sp.</i>	X		2	
Bacillariales					
F4(B)	<i>Nitzschia spp.</i>	X	X	1	
	<i>Nitzschia cf. acidoclinata</i>	X	X	1	
Fragilariales					
F4(A)	<i>Staurosira aff. venter</i>	X	X	1	
	<i>S. pseudoconstruens</i>	X	X	1	
	<i>Staurosirella pinnata</i>	X	X	1	
	<i>Synedra sp.</i>	X		1,2	
	<i>Fragilaria brevistriata</i>	X*		3	
Stephanodiscales					
F4(B)	<i>Cyclotella aff. quillensis</i>		X	1	
	<i>Cyclotella spp.</i>	X	X	1	
	<i>Discostella stelligera</i>	X		1	
Coscinodiscophytina					
Aulacoseirales					
	<i>Aulacoseira distans</i>	X*	X*	1,3	
	<i>Aulacoseira distans var. alpigena</i>	X	X	1	
Melosirales					
	<i>Melosira sp.</i>	X		2	
Dinophyceae (Peridinales)					
F5	<i>Gymnodinium sp.</i>	X	X*	1	
	<i>Peridinium umbonatum</i>	ORT	X*	X*	1
	<i>P. willei</i>	X*	X*	1,2	
	<i>P. cf. Volzii</i>	X		1	
	<i>P. lomnickii</i>	X		2	
	<i>Ceratium sp.</i>	X		2	
Charophyta / Chlorophyta (Zignemantales, Oedogoniales) ORT					
Chlorophyta (Oedogoniales)					
F6	<i>Oedogonium spp.</i>	X	X	1, 2	
	<i>O. acrosporum</i>	X		2	
	<i>O. acrosporum v. bathmidosporum</i>	X		2	
	<i>O. argentum</i>	X		2	

<i>O. equinospermum</i>		X		2
<i>O. flavescens</i>		X		2
<i>O. grande</i> v. <i>majus</i>		X		2
<i>O. inerme</i>		X		2
<i>O. infimum</i>		X		2
<i>O. magnusii</i>		X		2
<i>O. nanum</i>		X		2
<i>O. rufescens</i> var. <i>esiguum</i>		X		2
<i>O. sexangulare</i> v. <i>majus</i>		X		2
<i>O. sociale</i>		X		2
<i>O. suecicum</i> f. <i>australe</i>		X		2
<i>Bulbochaete congener</i>		X		2
<i>B. debaryana</i>		X		2
<i>B. monile</i> v. <i>robusta</i>		X		2
<i>B. repanda</i>		X		2
<hr/>				
Charophyta (Zygnemantales)				
<hr/>				
<i>Mougeotia</i> sp. / <i>Debarya</i>	E, #	X*	X	1, 2
<i>Spirogyra</i> spp.	E, #	X		1
<i>Spirogyra jugalis</i>		X		2
<i>Spirogyra setiformis</i>		X		2
<i>Spirogyra</i> sp. I		X		2
<i>Spirogyra</i> sp. II		X		2
<i>Spirogyra</i> sp. III		X		2
<i>Spirogyra</i> sp. IV		X		2
<i>Spirogyra</i> sp. a		X		2
<i>Spirogyra</i> sp. b		X		2
<i>Sirogonium sticticum</i>		X		2
<i>Zygnema</i> sp. 1		X		2
<i>Zygnema</i> sp. 2		X		2
<i>Zygnema</i> o <i>Zygnemopsis</i> sp.		X		2
<i>Zygnema</i> spp.	E, #	X*		1
<hr/>				
Chlorophyta (Chaetophoraceae)				
<hr/>				
-	<i>Aphanochaete repens</i>		X	2
	<i>Chaetonema ornatum</i>		X	2
	<i>Chaetophora incrassata</i>		X	2
	<i>Draparnaldia glomerata</i>		X	2
	<i>D. simplex</i>		X	2
	<i>Stigeoclonium aestivale</i>		X	2
<hr/>				

	<i>S. pusillum</i>	X		2
	<i>Thamniochaete huberi</i>	X		2
	<i>Pseudoendoclonium sp.</i>	X		2
Coleochaetaceae				
	<i>Chaetosphaeridium globosum</i>	X	X	2
	<i>Chaetosphaeridium pringsheimii f. conferta</i>	X		2
Charophyta (Desmidiales)				
F9	<i>Cosmarium sp.</i>	X	X*	1
	<i>Cosmarium obliquum f. mayor</i>	X		2
	<i>Cosmarium circulare</i>	X		2
	<i>Closterium spp.</i>	X	X	1
	<i>C. abruptum</i>	X		2
	<i>C. acerosum</i>	X		2
	<i>C. acerosum v. elongatum</i>	X		2
	<i>C. lunula</i>	X		2
	<i>C. rostratum</i>	X		2
	<i>C. ehrenbergii</i>	X		2
	<i>C. striolatum</i>	X		2
	<i>C. ulna</i>	X		2
	<i>Euastrum spp.</i>	X	X	1
	<i>Euastrum oblongum</i>	X		2
	<i>Micrasterias sp.</i>	X		2
	<i>Micrasterias radiosa</i>	X	X	1
	<i>Triploceras sp.</i>	X		2
	<i>Staurastrum bioculatum</i>	X		1
	<i>Staurastrum spp.</i>	X	X	1
	<i>Pleurotaenium erhenbergii</i>	X		2
	<i>Tetmemorus granulatus f. minor</i>	X		2
	<i>Desmidium swartzii</i>	X		2
	<i>Hyalotheca undulata</i>	X		2
Charophyta (Coleochaetophyceae)				
-	<i>Chaetosphaeridium globosum</i>	X		
Euglenophyta (Euglenales)				
F7	<i>Euglena spp.</i>	X		1
	<i>Euglena acus v. acus</i>	X		2
	<i>Lepocinclis spp.</i>	X*		1
	<i>Trachelomonas spp.</i>	X*		1
Cianophyta				

Chroococcales				
F8	Pico-Cianophyta	X	X*	1
	<i>Chroococcus limneticus</i>	X	X	1
	<i>Chroococcus sp.1</i>	X		1
	<i>Synechocystis minúscula</i>	X		1
	<i>Merismopedia sp.1</i>	X		1
	<i>Anacystis sp.</i>	X		2
	<i>Gloeocapsa aeruginosa</i>	X		2
	<i>Microcystis aeruginosa</i>	X		2
	<i>M. robusta</i>	X		2
	<i>Aphanocapsa rivularis</i>	X		2
Nostocales				
Nostocaceae				
-	<i>Anabaena cf. Lapponica</i>	X		1
	<i>Anabaena spp.</i>	X		1
	<i>Pseudoanabaena spp.</i>	X	X	1
	<i>P. constricta</i>	X		2
	<i>Aulosira sp.</i>	X		2
	<i>Nostoc paludosum</i>	X		2
Oscillatoriaceae				
F6	<i>Lyngbya perelegans</i>	X		2
	<i>L. birgei</i>	X		1
	<i>Oscillatoria sp.</i>	X	X	1
	<i>O. curviceps</i>	X		2
	<i>O. Formosa</i>	X		2
	<i>O. jasorvensis</i>	X		2
	<i>O. mougeotii</i>	X		2
	<i>O. obscura</i>	X		2
	<i>O. ornata</i>	X		2
	<i>O. perornata</i>	X		2
	<i>O. proteus</i>	X		2
	<i>O. raoi</i>	X		2
	<i>O. subbrevis</i>	X		2
Tolypothricaceae				
-	<i>Tolypothrix nodosa</i>	X		2
Ochrophyta (Chrysophyceae)				
Chromulinales				
Dinobryaceae				

F10	<i>Chromulina spp.</i>	X	X	1
	<i>Chrysococcus minutus</i>	X		1
	<i>Dinobryon cf. Sociale</i>	X		1
	<i>Dinobryon sp.</i>	X		2
	<i>Dinobryon cylindricum v. alpinum</i>	X		2
Chromulinaceae				
	<i>Ochromonas spp.</i>	X	X	1
	<i>Microglena sp.</i>	X		1
(Synurophyceae) Synurales, Mallomonadaceae				
	<i>Mallomonas cf. Acaroides</i>	X		1
	<i>M. pseudocoronata</i>	X		1
	<i>Mallomonas spp.</i>	X	X	1
Cryptophyta				
	<i>Chroomonas nordstedii</i>	X		1
	<i>Chroomonas spp.</i>	X	X*	1
	<i>Cryptomonas sp.</i>	X	X*	1
Haptophyta				
	<i>Chrysochromulina aff. parva</i>	X*	X*	1
Xanthophyta , Characiopsidaceae				
-	<i>Characiopsis longipes</i>	X		2
Macrofitas				
MC1	<i>Elatine brachysperma</i>	X		2
MC2	<i>Eleocharis sp.</i>	X		2
Ma1	<i>Nitella gracilllis v. intermedia</i>	X		2
Zooplankton				
Cladocera				
Z1	<i>Daphnia ambigua</i>	X	X	4,7
-	<i>Alona cf. Setulosa</i>	X	X	4, 5, 7
	<i>Alonella pulchella</i>	X	X	4
	<i>Eurycercus cf. Pompholygodes</i>	X	X	4, 7
	<i>Biapertura affinis</i>		X	5, 7
	<i>B. intermedia</i>	X		5, 7
	<i>Ilyocryptus nevadensis</i>		X	7
	<i>Pleuroxus sp.</i>		X	7
Copepoda				
Z2	<i>Leptodiaptomus cuauhtemoci</i>	X		4, 5, 7
	<i>Leptodiaptomus assiniboensis</i>		X	5, 7
	<i>Mastigodiaptomus moctezumae</i>		X	5, 7

-		<i>Paracyclops fimbriatus</i>		
Rotifera				
Z3(A)	<i>Polyarthra dolichoptera</i>	X	X	4
	<i>P. vulgaris</i>	X		6
	<i>Synchaeta pectinata</i>	X	X	4
	<i>S. oblonga</i>	X		6
	<i>Keratella tropica</i>	X		6
Z3(B)	<i>Hexarthra bulgarica canadensis</i>	X	X	4
Z4	<i>Ascomorpha saltans</i>	X	X	4
Z5	<i>Brachionus urceolaris</i>	X	X	4
	<i>B. bidenatus</i>	X		6
Z6	<i>Lecane flexilis</i>	X		4, 6
	<i>L. furcata</i>		X	4
	<i>L. bulla</i>	X		6
	<i>L. closterocerca</i>	X		6
	<i>L. lunaris</i>	X		4, 6
	<i>L. scutata</i>	X		6
	<i>L. tenuiseta</i>	X		6
	<i>L. inopinata</i>		X	6
	<i>Lepadella acuminata</i>		X	4, 6
	<i>L. ovalis</i>		X	6
	<i>L. patella</i>		X	6
	<i>L. quinquecostata</i>	X		6
	<i>L. romboides</i>		X	6
	<i>Colurella obtusa</i>	X		4
	<i>C. colurus</i>	X		6
	<i>Bdelloidea</i>			4
	Z7	<i>Cephalodella cf. mira</i>		X
<i>C. cf. Vitella</i>			X	4
<i>C. delicata</i>			X	4
<i>C. panarista</i>		X		4, 6
<i>C. tenuiseta</i>		X	X	4, 6
<i>C. hoodi</i>		X		6
<i>C. gibba</i>		X		6
Z8(A)	<i>Notommata cerberus</i>	X	X	4
	<i>N. glyphura</i>	X		6
Z8(B)	<i>Trichocerca collaris</i>	X		4, 6
	<i>T. tigris</i>		X	4, 6

	<i>T. vernalis</i>		X	4
	<i>T. bicristata</i>	X		6
	<i>T. bidens</i>		X	6
	<i>T. similis</i>		X	6
-	<i>Aspelta psitta</i>	X		4
	<i>A. lestes</i>	X		6
	<i>Pleurotrocha sp.</i>		X	4
	<i>Proales sp.</i>	X		4
	<i>Dicranophorus cf. Epicharis</i>		X	4
	<i>D. forcipatus</i>	X		6
	<i>D. grandis</i>		X	6
	<i>Trichotria tetractis</i>	X		4, 6
	<i>Conochilus unicornis</i>	X		4, 6
	<i>Kellicottia bostoniensis</i>	X		6
	<i>Taphrocampa annulosa</i>	X		6
	<i>Testudinella emarginula</i>	X		6
Invertebrados bentónicos				
I1(A)	<i>Lumbriculus variegatus</i>	X		8, 9
I1(B)	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	X	X	8, 9, 10
I2	<i>Tubifex tubifex</i>	X		8, 9, 10
I3	<i>Nais pardalis</i>	X		8, 9, 10
I4	<i>Tanytarsus sp.</i>	X		8, 9
	<i>Pagastia sp.</i>	X	X	8, 9
I5	<i>Pisidium casertanum</i>	X		8
I6	<i>Herpetociprys sp.</i>	X		9
I7	<i>Hydra vulgaris</i>	X		8
I8(A)	<i>Monhystera spp.</i>	X		9, 10
	<i>Eumonhystera dispar</i>	X		9
	<i>Plectus acuminatus</i>	X		9
	<i>Plectus aquatilis</i>	X		9
	<i>Plectus exinocaudatus</i>	X		9
I8(B)	<i>Prismatolaimus intermedius</i>	X		9
	<i>Aphanolaimus aquaticus</i>	X		9
	<i>Tobrilus sp.</i>	X	X	9, 10
I9	<i>Tylenchus spp.</i>	X		9, 10
	<i>Laimydorus pseudostagnalis</i>	X		9
I10	<i>Ironus spp.</i>	X	X	9, 10
	<i>Ironus ignavus</i>	X		9, 10

-	<i>Thulinia ruffoi</i>	X	10
	<i>Tardigrada</i>	X	9

Anexo 2

Referencias más relevantes de la información bibliográfica utilizada en el análisis teórico de las redes tróficas de los lagos El Sol y La Luna.

Necton

Dedual M. y Collier K. J. (1995) **Aspects of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) diet in relation to food supply during summer in the lower Tongario River, New Zeland.** *Journal of Marine and Freshwater Research*, 29: 381-391.

Oscoz J., Leunda P. M., Campos F., Escala M.C., García-Fresca C. y Miranda R. (2005). **Spring diet composition of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) in the Urederra River (Spain).** *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 41 (1): 27 – 34.

Swift M. C. (1970). **A qualitative and quantitative study of trout food in Castle Lake, California.** *California Fish and Game*, 56 (2): 109-120.

White J. L. y Harvey B. C. (2007). **Winter feeding success of stream trout under different streamflow and turbidity conditions.** *Transactions of the American Fisheries Society*, 136: 1187-1192.

Y.-T. Ng T. y Wood C. M. (2008). **Trophic transfer and dietary toxicity of Cd from the oligochaete to the rainbow trout.** *Aquatic Toxicology*, 87: 47-59.

Invertebrados bentónicos

Araujo R., Campos M., Feo C., Varela C., Soler J. y Ondina P. (2018). **Who wins in the weaning process? Juvenile feeding morphology of two freshwater mussel species.** *Journal of Morphology*, 279:4–16.

Butakka CMM., Grzybkowska M., Pinha GD. y Takeda AM. (2014). **Habitats and trophic relationships of Chironomidae insect larvae from the Sepotuba River basin, Pantanal of Mato Grosso, Brazil.** *Brazilian Journal of Biology*, 74(2): 395-407.

Deserti M. I., Esquius K. S., Escalante A. H. y Acuña F. H. (2017). **Trophic ecology and diet of *Hydra vulgaris* (Cnidaria; Hydrozoa).** *Animal Biology*, 67(3-4): 287-300.

Henriques-oliveira A. L., Nessimian J. L. y Dorvillé, L. F. M. (2003). **Feeding habits of Chironomid larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil.** *Brazilian Journal of Biology*, 63(2): 269-281.

Ladle M. y Griffiths B. S. (1980). **A study on the faeces of some chalk stream invertebrates.** *Hydrobiologia*, 74: 161-171.

Massaro F. C., Negreiros N. F. y Rocha O. (2013). **A search for predators and food selectivity of two native species of *Hydra* (Cnidaria: Hydrozoa) from Brazil.** *Biota Neotropica*, 13(2): 35- 40.

McElhone M. J. (1982). **The distribution of Naididae (Oligochaeta) in the littoral zone of selected lakes in North Wales and Shropshire.** *Freshwater Biology*, 12: 421-425.

Moore J. W. (1978). **Importance of algae in the diet of the Oligochaetes *Lumbriculus variegatus* (Müller) and *Rhyacodrilus sodalist* (Eisen).** *Oecologia*, 35: 357-363.

Yunjun Yan y Xiaoyu Li. (2005). **Production Dynamics and Trophic Basis of Dominant Chironomids (Diptera: Chironomidae) in a Subtropical Stream in China.** *Journal of Freshwater Ecology*, 21(3): 439- 448.

Zooplankton

Bogdan K. G. y Gilbert J. J. (1982). **Seasonal patterns of feeding by natural populations of *Keratella*, *Polyarthra*, and *Bosmina*: Clearance rates, selectivities, and contributions to community grazing.** *Limnology and Oceanography*, 27(5): 918-934.

DeMott W. R. y Moxter F. (1991). **Foraging cyanobacteria by copepods: responses to chemical defense and resource abundance.** *Ecology*, 72(5): 1820-1834.

Infante A. y Litt A. H. (1985). **Differences between two species of *Daphnia* in the use of 10 species of algae in Lake Washington.** *Limnology Oceanography*, 30(5): 1053-1059.

Kowalska E., Paturej E. y Zielinska M. (2017). **The impact of food on the growth of clones of *Lecane inermis*, a potencial bulking control agent.** *Environment Protection Engineering*, 43(1): 49-57.

May L., Bailey-Watts A. E. y Kirika A. (2001). **The relationship between *Trichocerca pusilla* (Jennings), *Aulacoseira* spp. and water temperature in Loch Leven, Scotland, U. K.** *Hydrobiologia*, 446(447): 29-34.

Modenutti B. E. (1993). **Summer population of *Hexarthra bulgarica* in a high elevation lake of south Andes.** *Hydrobiologia*, 259: 33-37.

Muylaerta K., Declerck S., Van Wichelena J., De Meester L. y Vyvermana W. (2006). **An evaluation of the role of daphnids in controlling phytoplankton biomass in clear water versus turbid shallow lakes.** *Limnologica*, 36: 69–78.

Ooms-Wilms A. L., Postema G. y Gulati R. D. (1995). **Evaluation of bacterivory of Rotifera based on measurements of *in situ* ingestión of fluorescent particles, including some comparisions with Cladocera.** *Journal of Plankton Research*, 17(5): 1057-1077.

Porter K. y Sanders R. W. (1990). **Bacterivorous flagellates as food resources for the freshwater crustacean zooplankter *Daphnia ambigua*.** *Limnology Oceanography*, 35(1): 188- 191.

Rautio M. y Warwick F. V. (2006). **Benthic and pelagic food resources for zooplankton in shallow high-latitude lakes and ponds.** *Freshwater Biology*, 51: 1038- 1052.

Fitoplancton y fitobentos

Hecky R. E. y Hesslein R. H. (1995). **Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis.** *Journal of the North American Benthological Society*, 14(4): 631-653.

Jeong H. J., Yeong D. Y., Kim J. S., Seong K. A., Kang N. S. y Kim T. H. (2010) **Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs.** *Ocean Science Journal*, 45(2): 65-91.

Litchman E., Steiner D. y Bossard P. (2003). **Photosynthetic and growth responses of three freshwater algae to phosphorous limitation and daylength.** *Freshwater Biology*, 48: 2141-2148.

Olrik K. (1992). **Ecology of *Peridinium willei* and *P. volzii* (Dinophyceae) in Danish lakes.** *Nordic Journal of Botany*, 12(5): 557-568.

Skácelová K., Barták M., Coufalík P., Nývlt D. y Trnková K. (2013). **Biodiversity of freshwater algae and cyanobacteria on deglaciated northern part of James Ross Island, Antarctica. A preliminary study.** *Czech Polar Reports*, 3(2): 93-106.

Stoyneva M. P., Cocquyt C., Gártner G. y Vyverman W. (2007). ***Oocystis lacustris* Chod. (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) in Lake Tanganyika (Africa).** *Linzer Biologische Beiträge*, 39(1): 571-632.

Weithoff G. y Wacker A. (2007). **The mode of nutrition of mixotrophic flagellates determines the food quality of their consumers.** *Functional Ecology*, 21: 1092-1098.

Wetzel C. E., Ector L., Van de Viver B., Compère P. y Mann D. G. (2015). **Morphology, typification and critical analysis of some ecologically important small naviculoid species (Bacillariophyta).** *Fottea, Olomouc*, 15(2): 203-234.

Macrofitas y macroalgas

Meurer T. y Bueno N. M. (2012). **The genera *Chara* and *Nitella* (Chlorophyta, Characeae) in the subtropical Itaipu Reservoir, Brazil.** *Brazilian Journal of Botany*, 35(2): 219-232.

Molnár A., Pál J., Sramkó G., Horváth O., Popiela A., Mesterházy A. y Lukács B. (2015). **Flood induced phenotypic plasticity in amphibious genus *Elatine* (Elatinaceae).** *PeerJ*, 3:1473-1496.

Ogburn III R. W., Brezonik P. L. y Delfino J. J. (1987). **Effect of pH on phosphorus release during macrophyte (*Eleocharis sp.*) decomposition.** *Water Resources Bulletin*, 23(5):829-831.

San Martín C., Pérez Y., Montenegro D. y Álvarez M. (2011). **Diversidad, hábito y hábitat de macrófitos acuáticos en la Patagonia Occidental (región de Aisén, Chile).** *Anales Instituto Patagonia*, 39(1): 23-41.

Anexo 3

Porcentaje de carbono (%C) y nitrógeno (%N), obtenidos con el analizador elemental, de los componentes analizados de las redes tróficas de El Sol (S) y La Luna (L), mencionados en la Tabla 1.

Clave	Peso total (mg)	%N	%C	N(mg)	C(mg)	Grupo (Lago)
M1	6.891	13.38	49.42	0.92	3.41	Peces (trucha) (S)
M16	7.065	14.09	48.23	1	3.41	Peces (trucha) (S)
M19	7.592	14.28	45.97	1.08	3.49	Peces (trucha) (S)
M2	6.585	1.45	30.16	0.1	1.99	Macroalga (S)
M12	2.984	2.79	37.26	0.08	1.11	Macroalga (L)
M3	7.65	8.56	34.62	0.66	2.65	Oligoquetos (S)
M4	7.615	10.62	44.79	0.81	3.41	Oligoquetos (S)
M6	2.775	9.48	47.24	0.26	1.31	Zooplankton (S)
M10	1.477	8.36	46.84	0.12	0.69	Zooplankton (S)
M11	1.188	7.31	49.76	0.09	0.59	Zooplankton (L)
M5	8.286	2.62	43.28	0.22	3.59	Macrofita (S)
M7	10.577	1.72	38.59	0.18	4.08	Macrofita (S)
M8	7.76	3.56	43.63	0.28	3.39	Macrofita (S)
M14	8.614	1.28	42.68	0.11	3.68	Macrofita (S)
M15	8.262	1.22	43.01	0.10	3.55	Macrofita (S)
M17	5.64	2.02	43.50	0.11	2.45	Macrofita (S)
M20	7.214	1.40	41.63	0.10	3.00	Macrofita (S)
M13	7.607	1.02	22.99	0.08	1.75	MOP (S)

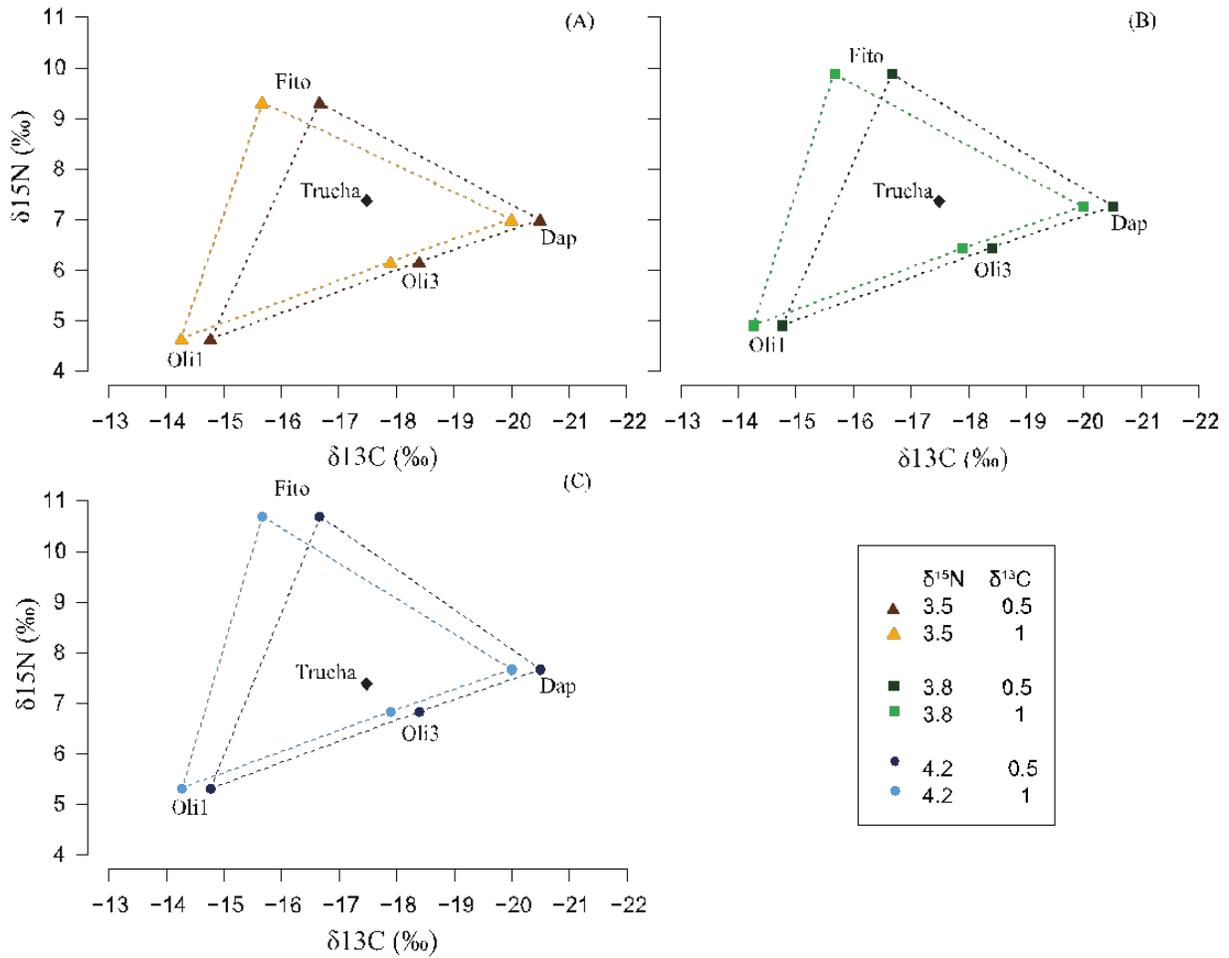
Anexo 4

Parámetros utilizados para llevar a cabo los modelos de mezcla del primer grupo de modelaciones, con el programa IsoSource (Phillips y Gregg, 2003), con el fin de conocer la contribución de cada fuente a la dieta de la trucha arcoíris (*O. mykiss*). Los valores utilizados para el $\delta^{15}\text{N}$ fueron, (P= promedio, M= máximo y m= mínimo) para las fuentes utilizadas (oligoquetos y zooplancton) y la mezcla (trucha arcoíris).

Valor utilizado	Fraccionamiento $\delta^{15}\text{N}$	Fraccionamiento $\delta^{13}\text{C}$	Intervalo de tolerancia			
			0.05	0.1	0.15	0.2
PM	0.5	3.5	X	X	X	X
mM	0.5	3.5	X	X	X	X
mP	0.5	3.5	X	X	X	X
PP	0.5	3.5	X	X	X	X
PM	0.5	4.2	X	X	X	X
mM	0.5	4.2	X	X	X	X, 0.3
mP	0.5	4.2	X	X	X	X,0.35
PP	0.5	4.2	X	X	X	X
PM	1	4.2	X	X	V	V
mM	1	4.2	X	X	V	V
mP	1	4.2	X	X	X	V (0.25),
PP	1	4.2	X	X	X	V
PM	1	3.5	X	X	X	V
mM	1	3.5	X	X	X	V
mP	1	3.5	X	X	X	X

Anexo 5

Polígonos de mezcla para el segundo grupo de modelaciones (A, B y C), utilizando los fraccionamientos y isotópicos de 3.5‰, 3.8‰ y 4.2‰, para el $\delta^{15}\text{N}$ y de 0.5‰ y 1‰ para el $\delta^{13}\text{C}$.



Anexo 6

Gráficos con la proporción de contribución de cada fuente a la dieta de *O. mykiss* (A – F) y el histograma de frecuencia con la distribución de contribución de cada fuente a la dieta de *O. mykiss*.

