



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos de
los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca,
México

T E S I S

**PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G A**

P R E S E N T A:

Lucero García Cid



**DIRECTOR DE TESIS
Dr. Javier Alcocer Durand
CIUDAD DE MÉXICO, 2021**



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

García

Cid

Lucero

56-12-84-31-54

Universidad Nacional Autónoma

de México

Facultad de Ciencias

Biología

N° de cuenta: 313036257

2. Datos del tutor.

Dr.

Javier

Alcocer

Durand

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Gerardo

Rivas

Lechuga

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Benjamín

Quiroz

Martínez

5. Datos del sinodal 3

M. en C.

Adriana

Gaytán

Caballero

6. Datos del sinodal 4

Dra.

Vilma Soledad

Ardiles

Gloria

7. Datos del trabajo escrito: La comunidad de macroinvertebrados bentónicos de los lagos

El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

Número de páginas: 89

Índice

Agradecimientos.....	1
Resumen.....	2
Abstract.....	3
1.- Introducción.....	4
2.- Justificación.....	6
3.- Objetivos.....	7
3.1. Objetivo General.....	7
3.2. Objetivos Particulares.....	7
4.- Hipótesis.....	7
5.- Área de estudio.....	8
6.- Material y Métodos.....	10
6.1. Trabajo de Campo.....	10
6.2. Trabajo de Laboratorio.....	11
6.3. Trabajo de Gabinete.....	12
7.- Resultados.....	14
7.1 Parámetros Ambientales.....	14
7.2 Clasificación y Ordenamiento ambiental.....	21
7.3 Composición Faunística.....	25
7.4 Riqueza Específica.....	26
7.5 Frecuencia.....	27
7.6 Abundancia.....	28
7.7 Relación Frecuencia-Abundancia.....	31
7.8 Densidad.....	32
7.9 Biomasa.....	36
7.1.0 Análisis de Correlación Canónica.....	40

7.1.1 Comparación entre lagos.....	48
8.- Discusión.....	49
8.1. Parámetros ambientales.....	49
8.2. Parámetros biológicos.....	54
8.2.1. Composición Faunística.....	54
8.2.2. Riqueza Específica.....	56
8.2.3. Abundancia.....	57
8.2.4. Densidad.....	61
8.2.5. Biomasa.....	62
9. Comparación entre los periodos de muestreo 2000-2017.....	63
9.1 Parámetros Ambientales.....	63
9.2 Parámetros biológicos.....	66
9.2.1 Riqueza.....	66
9.2.2 Frecuencia.....	66
9.2.3. Abundancia.....	69
9.2.4. Frecuencia-Abundancia.....	69
9.2.5. Densidad.....	69
9.2.6. Biomasa.....	70
9.2.7. Comparación Biológica.....	70
10. Conclusiones.....	71
11. Bibliografía.....	73

Agradecimientos Institucionales

- Esta investigación fue apoyada por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental (Fondo Sectorial para el Medio Ambiente Investigación) (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 ”y por Programa de Investigación en Cambio Climático (PINCC-2012-2014 y PINCC 2020-2021) a través de los proyectos “Los lagos del Nevado de Toluca, México: centinelas para la detección y análisis del cambio ambiental global” y "Cuerpos acuáticos epicontinentales: papel en la dinámica del carbono y emisiones de gases de efecto invernadero en México.
- Al Dr. Javier Alcocer, por su apoyo y confianza brindados para la finalización de este proyecto.
- Al Dr. Luis Alberto Oseguera, no solo por su contribución y colaboración a mi tesis, sino por su infinita paciencia y apoyo.
- A los miembros de mi comité académico, por sus aportaciones y comentarios acertados.

Agradecimientos Personales

- A mis padres, por su respaldo, comprensión y amor incondicional. A pesar de las dificultades y mis dudas, siempre estuvieron ahí recordándome mi valor como persona y lo que es importante en la vida.
- A mis hermanos, Rocío y Salvador, por ser siempre mi ejemplo de vida. Por estar y aplaudir mis triunfos.
- A mis sobrinas; Regina, Helena y Bárbara, que sin saberlo, fueron parte de este proceso. Espero mis acciones les inspiren a superarse y alcanzar sus metas.
- A mi familia, (especialmente a mis primas Alejandra y Karla) por estar en cada etapa de mi crecimiento personal y hacerlo único e inolvidable.
- A Luis Tejeda, por brindarme su compañía y afecto durante este proceso. Gracias por ser mi apoyo emocional, amigo y compañero.
- A mis amigos de la universidad en especial a Isaac, Juan y Gustavo, por las risas y momentos compartidos, sin olvidar su motivación y apoyo en todo momento.

Resumen

Los lagos alpinos con ecosistemas considerados "extremos" debido a sus aguas frías, baja mineralización, pH ácido, bajas concentraciones de nutrientes y elevadas dosis de radiación ultravioleta. Son considerados "centinelas" de cambio global debido a su respuesta rápida a perturbaciones evidenciando alteraciones tempranamente. En México solo existen dos lagos alpinos, El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México. Dentro de las variables de respuesta medibles al cambio climático se encuentra la estructura y composición de las comunidades acuáticas. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue determinar la composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (MIB) así como su relación con las variables ambientales de los lagos El Sol y La Luna, además de contrastarlo con lo registrado 17 años atrás y reconocer los cambios acaecidos. Se muestreó una estación profunda en cada lago. En el lago El Sol se registró un pH promedio básico, así como una conductividad eléctrica mayor al promedio de años anteriores. En cuanto al lago La Luna, el pH se mantuvo ácido durante los últimos años. En cuanto a los MIB, se identificaron cuatro especies en cada lago. En el lago El Sol, se encontraron *Nais pardalis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Hydra vulgaris* y *Physa* sp. Mientras que en el lago La Luna, se hallaron *N. pardalis*, *L. hoffmeisteri*, *Lumbriculus variegatus* y *Pseudodiamesa branickii*. No se encontraron diferencias significativas entre la riqueza de los lagos El Sol y La Luna. La densidad promedio del lago El Sol fue de $566 \pm 1,559$ org. m^{-2} mientras que en La Luna el promedio fue tres veces menor (182 ± 604 org. m^{-2}). En cuanto a la biomasa, el promedio en El Sol fue de 325 ± 933 mg PHF m^{-2} , mientras que en La Luna fue de 160 ± 480 mg PHF m^{-2} . Las altas desviaciones estándar en ambos parámetros enmascaran alguna diferencia significativa entre ambos lagos. El grupo de los oligoquetos dominaron tanto en densidad como en biomasa, sobre todo la especie *L. hoffmeisteri* en ambos lagos. En comparación con el ciclo de muestreo del 2000-2001, se encontró una diferencia significativa entre el promedio del pH y conductividad en ambos lagos. En el lago El Sol el pH aumentó 2.7 unidades; en lago La Luna este cambio fue de 0.6 unidades. De igual manera, en el caso de la conductividad eléctrica, ha habido un aumento significativo de $32.6 \mu S cm^{-1}$ en el lago El Sol y un descenso de $2.4 \mu S cm^{-1}$ en el lago La Luna. El aumento en la conductividad eléctrica en El Sol, el aumento pH en ambos lagos y probablemente la competencia inter-específica ha causado cambios significativos de los MIB de 2000–2001 al 2017–2018 como la

aparición y desaparición de especies en ambos lagos, así como promover la disminución de densidad y biomasa de los MIB.

Abstract

High mountain lakes are considered "extreme" ecosystems due to their cold waters, low mineralization, acid pH, low concentrations of nutrients, and high doses of solar and ultraviolet radiations. They are considered "sentinels" of global change due to their rapid response to changes by early indicating disturbances. There are only two high mountain lakes in Mexico, El Sol and La Luna, Nevado de Toluca, México. Changes in the structure and composition of aquatic communities are among the measurable response variables to climate change. Therefore, the objective of this work was to determine the composition and structure of the benthic macroinvertebrates (MIB) community and their relationship with environmental variables of Lakes El Sol and La Luna, in addition to compare these results with those recorded 17 years ago and acknowledge the changes that have occurred. A deep sampling station was located in each lake. In Lake El Sol, pH was basic in average and the electrical conductivity was higher than in previous years. The pH in Lake La Luna, although higher than in previous years, remained acidic. Regarding the MIBs, four species were identified in each lake. *Nais pardalis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Hydra vulgaris* and *Physa* sp. were found in Lake El Sol, while *N. pardalis*, *L. hoffmeisteri*, *Lumbriculus variegatus*, and *Pseudodiamesa branickii* in Lake La Luna. No significant differences were found between the species richness in Lake El Sol and La Luna. The average density of Lake El Sol was $566 \pm 1,559$ org. m^{-2} , whereas on Lake La Luna the average was three times lower (182 ± 604 org. m^{-2}). The average biomass in El Sol was 325 ± 933 mg FWW m^{-2} , while in La Luna 160 ± 480 mg FWW m^{-2} . The high standard deviations in both parameters masked some significant differences between both lakes. Oligochaetes dominated both in density and biomass, especially *L. hoffmeisteri* in both lakes. Compared to 2000-2001 sampling cycle, a significant difference was found between the average pH and electrical conductivity in both lakes. In Lake El Sol, the pH increased 2.7 units; in Lake La Luna, this change was 0.6 units. Similarly, there has been a significant increase of $32.6 \mu S cm^{-1}$ in Lake El Sol and a decrease of $2.4 \mu S cm^{-1}$ in Lake La Luna in the case of electrical conductivity. The increase in electrical conductivity in Lake El Sol, the increase in pH in both lakes, and probably the interspecific competition has caused significant changes in the MIB from 2000–2001 to 2017–2018, such

as the appearance and disappearance of species in both lakes, as well the reduction in density and biomass of the benthic macroinvertebrates.

1. Introducción

Los lagos alpinos son ecosistemas ubicados por arriba de la cota de vegetación arbórea (Fig. 1), esto es, entre los 3,500 y 4,800 m s.n.m. en latitudes tropicales (Summaruga, 2001). Regularmente son someros, con cuencas hidrográficas reducidas e influencia glaciár; la mayoría se formaron durante la última glaciación del Pleistoceno; poseen aguas frías, mineralización baja, pH ácido, concentraciones bajas de nutrientes y están expuestos a dosis elevadas de radiación ultravioleta –RUV– condiciones por la que se les consideran “ambientes extremos” (Catalan y Donato–Rodón, 2016).

A pesar de su ubicación en áreas remotas, son vulnerables a la contaminación atmosférica debido a su baja capacidad de neutralizar el depósito de especies químicas ácidas (Tornimbeni y Rogora, 2012; Raut et al., 2012; Rogora *et al.*, 2013; Bitušík *et al.*, 2016), contaminantes orgánicos (Grimalt *et al.*, 2001), hidrocarburos aromáticos policíclicos (Wakehame y Faganeli, 2003) así como metales pesados (Camarero *et al.*, 2009). De igual modo, son considerados “centinelas” de cambio global ya que, debido a su sensibilidad, responden rápidamente a los cambios evidenciando alteraciones tempranamente. Estas variables de respuesta son medibles y de diversa índole como la temperatura, el pH, presencia o ausencia de estratificación térmica, así como la composición de las comunidades acuáticas y el registro fósil en los sedimentos lacustres (Čiamporová–Zat’ovičová *et al.*, 2010; Fjellheim *et al.*, 2000; Granados y Toro, 2000; Woolway *et al.*, 2017). Además, al ubicarse en diferentes regiones geográficas, capturan diferentes aspectos del cambio global y climático mundial (Catalán *et al.*, 2006; Rita *et al.* 2009; Kernan *et al.*, 2010).

En México existen sólo dos lagos alpinos, El Sol y La Luna, ambos en el interior del cráter del volcán Nevado de Toluca, Estado de México (Fig. 1). A pesar de tener el mismo origen, edad y régimen hídrico (Armienta *et al.*, 2000) y estar ubicado muy cerca uno del otro (< 600 m), sus aguas presentan diferencias fisicoquímicas (p.ej., Alcocer *et al.*, 2004; Armienta *et al.*, 2000) y biológicas (p.ej., Elias–Gutiérrez *et al.*, 1997; Sarma *et al.*, 1997; Hernández, 2004; Rojas, 2004; Dimas–Flores *et al.*, 2008; Oseguera *et al.*, 2016). Debido a su elevada altitud (4,200 m s.n.m.) estos lagos tropicales tienen condiciones climáticas (p.ej., temperaturas bajas) semejantes a los lagos templados y árticos. Por su someridad generalizada, los lagos muestran regímenes polimícticos, es decir, existe una mezcla vertical frecuente que permite el flujo continuo de nutrientes desde la superficie hasta la zona profunda, así como un patrón de circulación de oxígeno (Lampert y Sommer, 2007).



Figura 1. Nevado de Toluca, México ubicado por encima de la cota de crecimiento de vegetación arbórea.

Dentro de las comunidades presentes en los ecosistemas acuáticos, la comunidad bentónica es aquella que habita y está asociada al sustrato (Lampert y Sommer, 2007). El bentos facilita la remineralización de la materia orgánica y su incorporación a la red trófica, así como forma parte importante de las redes tróficas al ser presas frecuentes de los depredadores tope (Hanson *et al.*, 2010). Con base en su talla se han clasificado en: macrobentos ($\geq 500 \mu\text{m}$), meibentos ($< 500 \mu\text{m}$ a $40 \mu\text{m}$) y microbentos ($< 40 \mu\text{m}$) (Hauer y Resh, 2017; Traunspurger y Majd, 2017).

La comunidad de los macroinvertebrados bentónicos (MIB) consiste en numerosas especies de varios *phyla* incluyendo principalmente: artrópodos, anélidos y moluscos (Hauer y Resh, 2017). La composición y riqueza específica de los MIB se ha relacionado con numerosas variables ambientales tales como el área, temperatura, textura sedimentaria, altitud, oxígeno disuelto y conductividad eléctrica específica; entre otras (Boggero *et al.*, 2019; Dumnicka *et al.*, 2015; Eggermont y Heiri, 2012; Fjellheim *et al.*, 2000; Füreder *et al.*, 2006; Oertli *et al.* 2000). Las variables biológicas también son importantes para los MIB; entre éstas se cuentan, la presencia o ausencia de vegetación, la depredación y la competencia (Vadeboncoeur *et al.*, 2011).

Se han realizado estudios limnológicos previos sobre los lagos del Nevado de Toluca (p.ej., Alcocer *et al.*, 2004; Dimas–Flores *et al.*, 2008; Alcocer *et al.* 2020a; Alcocer *et al.* 2020b), así como también sobre la comunidad bentónica tanto del meio (Rojas, 2004; Hernández, 2004) como del macrobentos (Oseguera *et al.*, 2016).

2. Justificación

Los lagos alpinos son utilizados como valiosos centinelas de cambio ambiental. Para poder distinguir los cambios derivados del cambio global, es necesario reconocer su dinámica natural, así como poder distinguir ésta de los cambios que han acontecido en el tiempo, asociados al cambio global. La comunidad de macroinvertebrados bentónicos ha sido utilizada como indicador de cambio en diferentes ambientes acuáticos. Por lo anterior, la contribución principal de este trabajo es caracterizar la comunidad de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna presentes en el ciclo 2017 — 2018 y compararla con lo registrado en un estudio equivalente llevado a cabo en 2000 — 2001 (Oseguera *et al.*, 2016), lo cual permitirá reconocer los cambios acaecidos después de 17 años y reconocer si existe una variación tanto ambiental como en la comunidad de macroinvertebrados bentónicos que pueda ser atribuible al cambio global.

3. Objetivos

3.1 Objetivo General

Determinar la composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México, y contrastarla con lo registrado 17 años atrás con el propósito de reconocer los cambios acaecidos.

3.2 Objetivos particulares

1. Describir la dinámica anual de los parámetros físico-químicos y características del sedimento de ambos lagos a lo largo de un ciclo anual.
2. Identificar la dinámica de la composición y estructura (riqueza específica, abundancia, densidad, biomasa, diversidad) de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de ambos lagos durante un año.
3. Comparar los resultados del ciclo 2017 – 2018 con los de 2000 – 2001 para reconocer similitudes y diferencias después de 17 años e identificar si pudieran ser atribuibles al cambio global.

4. Hipótesis

1. *Ho*: Las características ambientales recientes cercanas al sedimento (2017 – 2018) de los lagos de El Sol y La Luna serán diferentes a las registradas en 2000 – 2001 producto del cambio global. Entre estos cambios, se espera la acidificación de ambos lagos debido a la precipitación ácida consecuencia de su cercanía a la zona industrial del Estado de México. Se espera un aumento en la temperatura promedio del agua y con ello una reducción en la concentración del oxígeno disuelto, así como una mayor tasa de evaporación provocando la acumulación de sales en los lagos incrementando la conductividad.

Ha: Las características ambientales cercanas al sedimento no han experimentado cambios con relación a las registradas en 2000 – 2001.

2. *Ho*: La comunidad reciente (2017 – 2018) de macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna se encontrará reducida y simplificada en comparación con la 2000 – 2001 debido a que las condiciones ambientales de los lagos sufrieron repercusiones producto del cambio global.

Ha: La comunidad de macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna no ha experimentado cambios con relación a la registrada en 2000 – 2001.

5. Área de estudio

Los lagos están situados en el interior del cráter del volcán Nevado de Toluca a 4,240 m s.n.m. localizado en el eje Neovolcánico Transversal con coordenadas 19°10'N, 99°45'W (Alcocer *et al.*, 2004) (Fig. 2). Los lagos se encuentran separados por un montículo rocoso (domo dacítico) conocido como “El Ombligo” que cubre la chimenea del volcán.

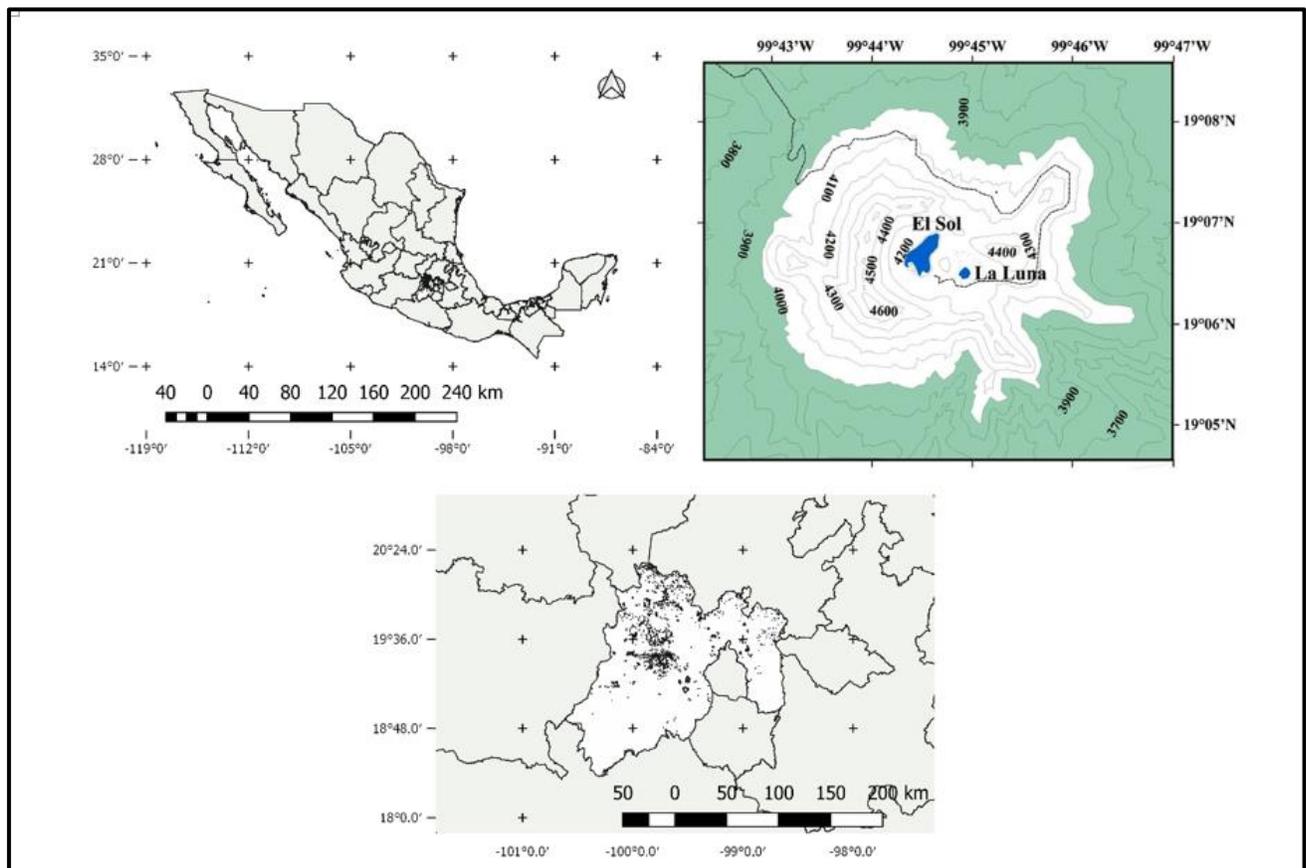


Figura 2. Ubicación de los lagos El Sol y La Luna en el Nevado de Toluca, Estado de México y México. (Modificado de Cuna *et al.*, 2015).

La zona posee un clima del tipo Ew polar con invierno seco (Armienta *et al.*, 2008) con temperaturas que oscilan entre -2 y 5 °C y lluvias en verano con una precipitación media anual de 1,243 mm y una evaporación promedio anual de 990 mm (Alcocer *et al.*, 2004). La precipitación máxima se presenta entre los meses de mayo y septiembre, y de diciembre a enero la precipitación se da en forma de nieve (Estación 15,062 del Servicio Meteorológico Nacional en el periodo 1951 – 2010). Las temperaturas máximas se encuentran entre el mes de marzo y mayo, registrándose los mínimos de noviembre a febrero (Fig. 3).

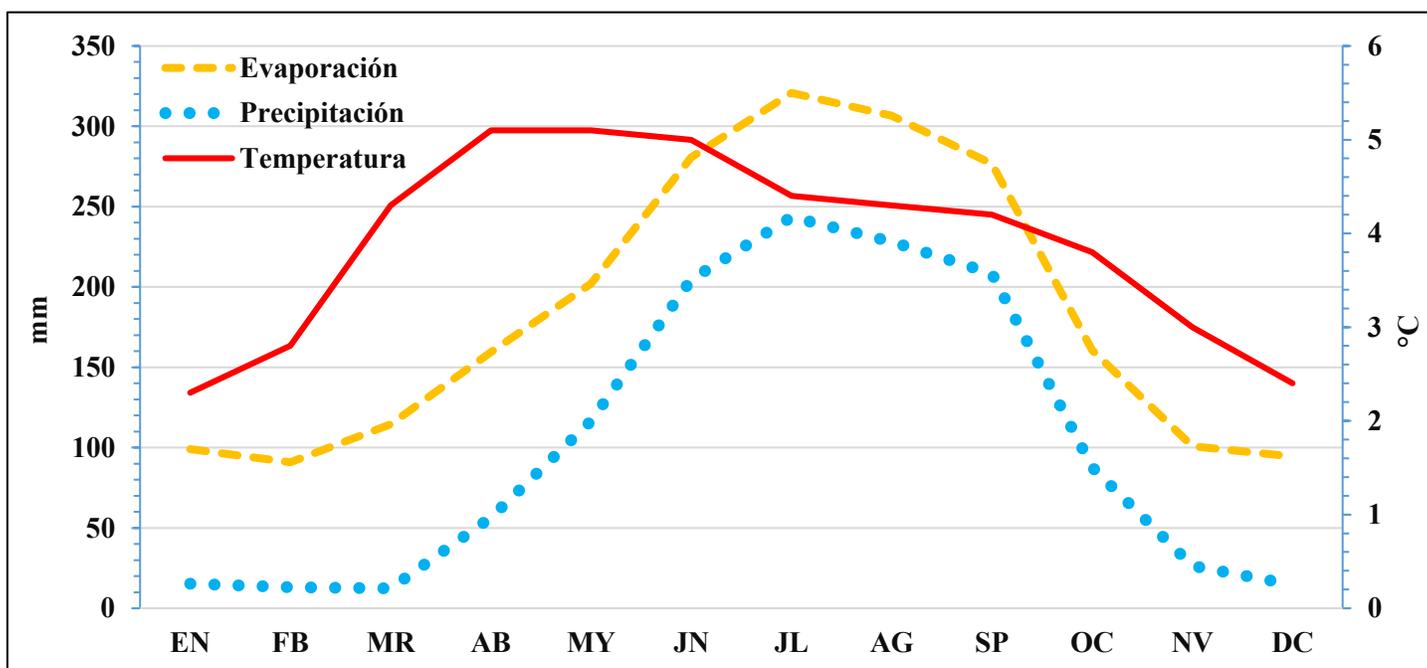


Figura 3. Climograma de la Estación 15,062 del Servicio Meteorológico Nacional (periodo 1951-2010) mostrando la variación de la precipitación, evaporación y temperatura medias mensuales.

La profundidad máxima del lago El Sol es de 15 m (profundidad media de 6 m), con una superficie de 237,321 m² (largo 795 m, ancho 482 m), mientras que la profundidad máxima del lago La Luna es de 10 m (profundidad media de 5 m), con una superficie de 31,083 m² (largo 227 m, ancho 209 m) (Alcocer *et al.*, 2004). Las fuentes hídricas del lago son mediante la precipitación y el deshielo de periglaciares en la punta del cráter (Alcocer, 1980).

Los lagos de El Sol (Fig. 4) y La Luna (Fig. 5), son lagos perennes y astáticos (i.e., su nivel fluctúa a lo largo del año) con un régimen de mezcla polimícticos cálido discontinuo para el lago El Sol y continuo para el lago La Luna, es decir, los lagos presentan circulación



frecuente y no desarrollan estratificación térmica ni capa de hielo superficial persistente (Alcocer *et al.* 2020b).

Figura 4. Panorámica del Lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

6. Material y Métodos

6.1 Trabajo en campo

Los muestreos se realizaron de manera mensual durante un año (octubre del 2017 a septiembre del 2018). En ambos lagos se ubicó una estación en la zona central y más profunda (El Sol 12 m, La Luna 10 m). Las variables físico-químicas del agua medidas *in situ* y a medio metro por encima del sedimento fueron temperatura (T), pH, concentración de oxígeno disuelto (OD), porcentaje de saturación de oxígeno disuelto ($OD\%_{SAT}$) y conductividad eléctrica estandarizada a 25 °C (K_{25}) con una sonda multiparamétrica de calidad del agua y un

sistema de captura y almacenaje de información marca Hydrolab, modelos DS5X y SVR4, respectivamente.

Para la obtención de las muestras de sedimento, se utilizó una draga Ekman (0.0225 m² de área) propia para muestrear fondos suaves. Tres réplicas por estación se destinaron para el estudio de los MIB y una cuarta para llevar a cabo el análisis del tamaño de grano y contenido de materia orgánica del sedimento. Para los MIB se consideraron solo los primeros 10 cm del sedimento que fueron tamizados *in situ* a través de una malla de apertura de 0.5 mm para retener a los organismos. Los MIB se almacenaron en frascos de plástico previamente etiquetados, fueron fijados con alcohol al 96 % adicionado con Rosa de Bengala como colorante vital para facilitar la separación de los organismos (Baird *et al.*, 2017).



Figura 5. Panorámica del Lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

6.2 Trabajo en laboratorio

Las muestras para analizar los MIB se tamizaron (0.5 mm) nuevamente en el laboratorio y se enjuagaron con agua corriente quitando el exceso de fijador. Para la separación y clasificación de los MIB se utilizó una caja de acrílico cuadrículada, agujas de disección,

pinzas de relojero del número tres y un microscopio estereoscópico. La identificación de los organismos se realizó en primera instancia con ayuda de las claves generales como las de Olsen y Lars-Henrik (1946) y Oscoz *et al.* (2011). Posteriormente, se emplearon claves específicas para oligoquetos (Brinkhurst, 1971; Hiltunen y Klemm, 1980; Stimpson y Klemm, 1982), quironómidos (Brinkhurst, 1971) y gasterópodos (Burch y Cruz-Reyes, 1987.) Adicionalmente, se tomaron fotografías de los organismos representantes por taxón. Se almacenaron en viales de vidrio con alcohol al 70%. Los organismos una vez separados e identificados por taxón se cuantificaron y posteriormente se pesaron para calcular la biomasa con base en el peso húmedo fijado.

El tamaño de grano del sedimento se determinó mediante el uso de un analizador de difracción láser Beckman Coulter modelo LS230 en vía húmeda. Previo al análisis de difracción láser, los sedimentos se trataron con agua oxigenada para remover la materia orgánica y posteriormente se decantaron con agua destilada. Finalmente se mantuvieron 24 horas en hexametafostato (70 g L^{-1}), el cual actúa como agente dispersivo eliminando los agregados de partículas (Folk, 1974).

La determinación de materia orgánica (MO) se realizó por el método de pérdida de peso por combustión (LOI_{550}) el cual está basado en un calentamiento de las muestras de sedimento en una mufla. La MO es oxidada a $550 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 1 hora emitiendo CO_2 y permaneciendo la ceniza. El contenido de MO se calculó entonces como la pérdida de peso de la muestra teniendo en cuenta el peso de la muestra antes y después de ser calcinada. Esta pérdida de peso es proporcional a la cantidad de MO presente en la muestra (Santisteban *et al.*, 2004).

6.3 Trabajo de gabinete

Con los datos ambientales del agua cercana al sedimento y del sedimento se construyeron gráficos bivariados con el objetivo de observar los cambios en el tiempo. Para reconocer la presencia de estacionalidad, se llevó a cabo un análisis de cúmulos por el método de Ward con distancias euclidianas, con el fin de agrupar los meses con características similares. Igualmente se realizó un análisis de componentes principales con el objeto de identificar los parámetros físico-químicos con mayor influencia en el ordenamiento. Para ambos análisis se descartaron los sedimentos ya que no aportaban información relevante en el

gráfico. Todos los datos se estandarizaron a valores de “Z” para poder compararlos con el paquete estadístico SPSS v10.

Para el cálculo de la riqueza específica (S) de los MIB, se graficó por estación para observar la variación anual desde una perspectiva general. La abundancia se obtuvo como el total individuos por especie. La densidad se calculó por metro cuadrado (ind m^{-2}) multiplicando la abundancia de cada especie por un factor de conversión (44.44) de acuerdo con el área de muestreo de la draga (0.0225 m^2). La biomasa de los MIB se calculó con base en el peso húmedo fijado. Para obtener la biomasa por unidad de área (mg PH m^{-2}) se multiplicó por el factor de conversión mencionado.

La frecuencia y abundancia promedio anual de todos los *taxa* encontrados en ambas estaciones se representaron en gráficos bivariados de abundancia versus frecuencia para asignar las especies de MIB a las categorías: dominante (elevada abundancia y frecuencia), frecuente (baja abundancia y elevada frecuencia), abundante (elevada abundancia y baja frecuencia) y rara (baja abundancia y frecuencia) (Krebs, 1999).

Las densidades y biomásas promedio anual por estación se graficaron con barras múltiples con desviación estándar para determinar la fluctuación temporal de los MIB entre los lagos. Así mismo, se utilizaron barras múltiples para ver la variación de los *taxa* por estación en el tiempo.

Se realizaron análisis de conglomerados y componentes principales con los datos de densidad y biomasa por especie para cada estación para determinar similitudes a lo largo del año de muestreo. Además, se compararon las comunidades de MIB mediante un análisis de Mann Whitney para datos no paramétricos.

A continuación, se realizó un análisis de correlación canónica entre variables ambientales y biológicas, por estación de muestreo, con la finalidad de identificar los factores que pudieron influir en la distribución de los MIB.

Finalmente, para comparar los ciclos del muestreo entre el 2000 – 2001 y 2017 – 2018, se realizó una comparación bibliográfica tomando en cuenta las condiciones físico-químicas, la composición biológica y la correlación entre ambas. Para la densidad, se comparó el promedio anual de ambos lagos por periodos mediante una U de Mann Whitney. En el caso de la biomasa, primero se transformaron los valores de mg PHF m^{-2} a mg C m^{-2} para después hacer la comparación estadística entre periodos. Los pesos promedio anuales obtenidos por

lago se convirtieron de acuerdo con el criterio de Weber (1973) y de Margalef (1983), quienes consideran que el 10% del peso húmedo es peso seco libre de cenizas y que el 3.5% de ese peso seco es carbono orgánico. Para todo lo anterior se utilizó el paquete estadístico SPSS v10.

7. Resultados

7.1 Parámetros ambientales

Lago El Sol

El lago El Sol presentó una temperatura (T) promedio de 9.3 ± 1.6 °C con un rango de 6.2 a 11.2 °C (Tabla 1). En septiembre del 2017 se obtuvo una temperatura de 10.4 °C la cual disminuyó a la T mínima (T_{MIN}) en enero del 2018 (6.2 °C), se mantuvo en febrero hasta aumentar en marzo – junio y alcanzar la T máxima (T_{MAX}) en julio (11.2 °C). La diferencia entre el mes más frío y el mes más cálido fue de 5 °C (Fig. 6a).

El pH promedio del lago El Sol fluctuó ampliamente (> 4 unidades de pH) entre ácido (5.4 unidades) y básico (9.6 unidades), con un promedio anual básico de 7.8 ± 1.3 unidades (Tabla 1). Durante el periodo de septiembre del 2017 a marzo del 2018 se observó un aumento gradual de 3 unidades llegando a un pH máximo (pH_{MAX}) de 9.6 en abril. Durante abril–septiembre 2018, el pH disminuyó hasta el pH mínimo (pH_{MIN}) de 5.4 (Fig. 6b).

La concentración de oxígeno disuelto (OD) y el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto ($OD_{\%SAT}$) promedios anuales fueron de 6 ± 2 mg L⁻¹ y 70 ± 23 % con un rango de 2.8 a 8.5 mg L⁻¹ y de 33 a 96 %; respectivamente (Tabla 1). Se observó el primer pico de oxígeno en octubre del 2017 (7.7 mg L⁻¹, 90 %), aunque disminuyó durante noviembre 2017–enero del 2018. El segundo pico de oxígeno comenzó de febrero a marzo donde encontramos el OD máximo (OD_{MAX}) y $OD_{\%SAT}$ máximo ($OD_{\%SATMAX}$) (8.5 mg L⁻¹, 96 %), se mantuvo hasta junio y después alcanzó el OD mínimo (OD_{MIN}) y el $OD_{\%SAT}$ mínimo ($OD_{\%SATMIN}$) en agosto (2.8 mg L⁻¹, 33 %); finalmente, en septiembre volvió a aumentar (6.2 mg L⁻¹, 75 %) (Fig. 6c y 6d).

La conductividad eléctrica (K_{25}) promedio fue de 50 ± 28 μ S cm⁻¹ con un rango de 41 a 88 μ S cm⁻¹ (Tabla 1). Se presentaron tres picos y dos descensos en la K_{25} . El primer pico y descenso ocurrieron en septiembre del 2017 con 87 μ S cm⁻¹ y octubre de ese mismo año (47 μ S cm⁻¹); respectivamente. El segundo aumento comenzó de noviembre a enero donde ocurrió la K_{25} máxima (K_{25MAX}) (88 μ S cm⁻¹). Entre febrero–julio 2018, los valores se mantuvieron

entre $46 \mu\text{S cm}^{-1}$ y $55 \mu\text{S cm}^{-1}$. El último aumento de conductividad eléctrica fue en agosto ($80 \mu\text{S cm}^{-1}$), siendo la K_{25} mínima ($K_{25\text{MIN}}$) entonces en septiembre ($41 \mu\text{S cm}^{-1}$) (Fig. 6e).

La textura del sedimento en el lago El Sol varió entre franco-limoso y limoso (Fig. 7), siendo mayor el promedio de los limos $81 \pm 8 \%$. El porcentaje mínimo de limos ocurrió en octubre (71 %), mientras el máximo en diciembre (94 %). De enero a julio 2018, el porcentaje de limos se mantuvo entre 70 y 80 %. Durante agosto–septiembre 2018 aumentaron hasta el 94 %.

Seguido de los limos, están las arcillas con un promedio de $12 \pm 10 \%$. En los meses de septiembre y octubre 2017 el porcentaje de arcilla fue de 26 y 22 %; respectivamente. De diciembre a febrero aumentó el porcentaje de arcillas, en este último mes se halló el máximo (29 %). El último incremento fue de abril a junio y el deceso siguiente fue gradual de julio a septiembre 2018, en este último mes ocurrió el mínimo (0.1 %).

Por último, las arenas solo representaron el $7 \pm 5 \%$. El mínimo porcentaje de arenas se obtuvo en febrero (0 %) mientras que el máximo ocurrió en julio (17 %).

El porcentaje promedio de materia orgánica (MO) en el sedimento encontrada fue de $14 \pm 3 \%$ con rango de 10 a 21 % (Tabla 1) (Fig. 8). El mínimo (MO_{MIN}) se obtuvo en octubre 10 % y el máximo (MO_{MAX}) en mayo (20.5 %). Durante junio–septiembre 2018, se mantuvo constante (15 %).

Lago La Luna

La T promedio en el lago La Luna fue de $9.1 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ con un intervalo de 5.6 a $11.6 \text{ }^\circ\text{C}$ (Tabla 1). En septiembre del 2017 la T fue de $9.7 \text{ }^\circ\text{C}$ y descendió gradualmente hasta $4 \text{ }^\circ\text{C}$ en enero del 2018 donde se registró la T_{MIN} ($5.6 \text{ }^\circ\text{C}$). La T aumentó de febrero a julio, en este último mes ocurrió la T_{MAX} ($11.6 \text{ }^\circ\text{C}$), la diferencia entre enero y julio llegó a ser de $6 \text{ }^\circ\text{C}$ (Fig. 6a).

El pH del lago la Luna fue ácido con un promedio anual de 5.1 ± 0.6 con un rango de 4.0 a 6.3 (Tabla 1). El pH aumentó de septiembre 2017 a febrero 2018 (5.8), disminuyó en marzo y volvió a incrementarse en julio ($\text{pH}_{\text{MAX}}= 6.3$); a partir de ahí disminuyó hasta el mínimo en septiembre 2018 ($\text{pH}_{\text{MIN}}= 4$) (Fig. 6b).

La concentración de OD y $\text{OD}_{\% \text{SAT}}$ promedio anual fueron de $6.9 \pm 0.3 \text{ mg L}^{-1}$ con un rango de 6.3 a 7.5 mg L^{-1} , y $79 \pm 3 \%$ con un rango de 72 a 83 %; correspondientemente (Tabla

1). De septiembre a diciembre del 2017 hubo una disminución del $OD\%_{SAT}$ hasta el $OD\%_{SATMIN}$ (70 %), a partir del mínimo en diciembre, el $OD\%_{SAT}$ aumentó hasta el primer máximo en marzo (83 %). Durante abril-junio 2018 hubo una disminución drástica que contrastó con el $OD\%_{SATMAX}$ en julio (83 %).

En el caso del OD, durante el periodo de septiembre a noviembre del 2017 hubo un aumento hasta el OD_{MAX} en enero 2018 (7.5 mg L^{-1}), tendiendo una disminución drástica al OD_{MIN} y $OD\%_{SATMIN}$ en abril (3 mg L^{-1}) (Fig. 6c y 6d).

El valor promedio de K_{25} fue $12 \pm 3 \mu\text{S cm}^{-1}$ con un rango de 10 a $20 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 1). De septiembre del 2017 a enero del 2018 la K_{25} se mantuvo constante, en febrero alcanzó la K_{25MAX} ($20 \mu\text{S cm}^{-1}$). En marzo, se observó la K_{25MIN} ($10 \mu\text{S cm}^{-1}$) y se incrementó progresivamente hasta agosto ($18 \mu\text{S cm}^{-1}$) y descendió en septiembre 2018 ($11 \mu\text{S cm}^{-1}$) (Fig. 6e).

La textura del sedimento del lago La Luna fue franco-limosa. El mayor porcentaje lo constituyeron los limos con un promedio de $77 \pm 2 \%$. El comportamiento de los limos es constante, el intervalo anual de limos varió entre el 75 y el 79 %. El máximo ocurrió en enero, después de un aumento gradual en los meses anteriores. De enero a abril, hubo un descenso escalonado hasta el mínimo. Los meses posteriores hay ligeros aumentos que llegan a un 76 %.

Las arcillas tuvieron un promedio de $1 \pm 5 \%$. Durante los primeros meses de muestreo (septiembre-diciembre 2017), se observó un aumento en el porcentaje de arcillas (de 16 a 21 %) que descendió drásticamente en febrero (9 %). Nuevamente en marzo se tuvo otro aumento progresivo en los siguientes meses hasta el máximo en julio; sin embargo, en agosto hubo un declive al mínimo (7 %).

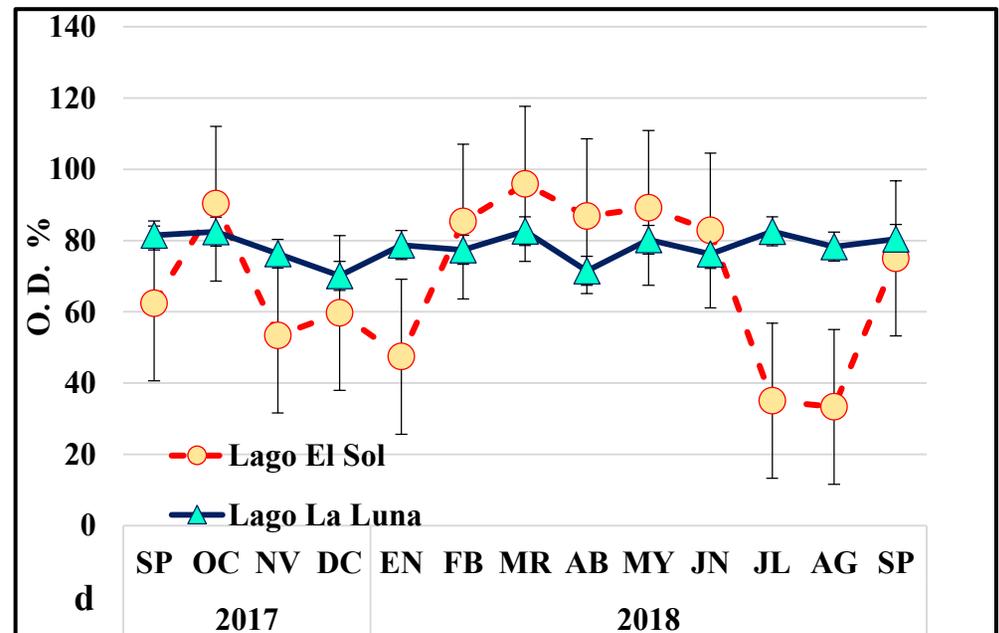
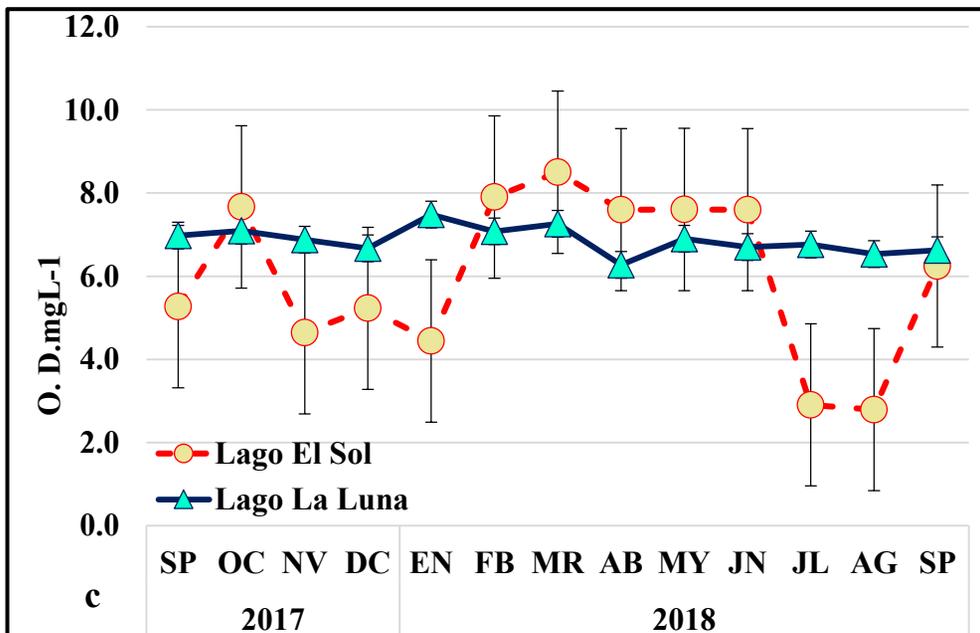
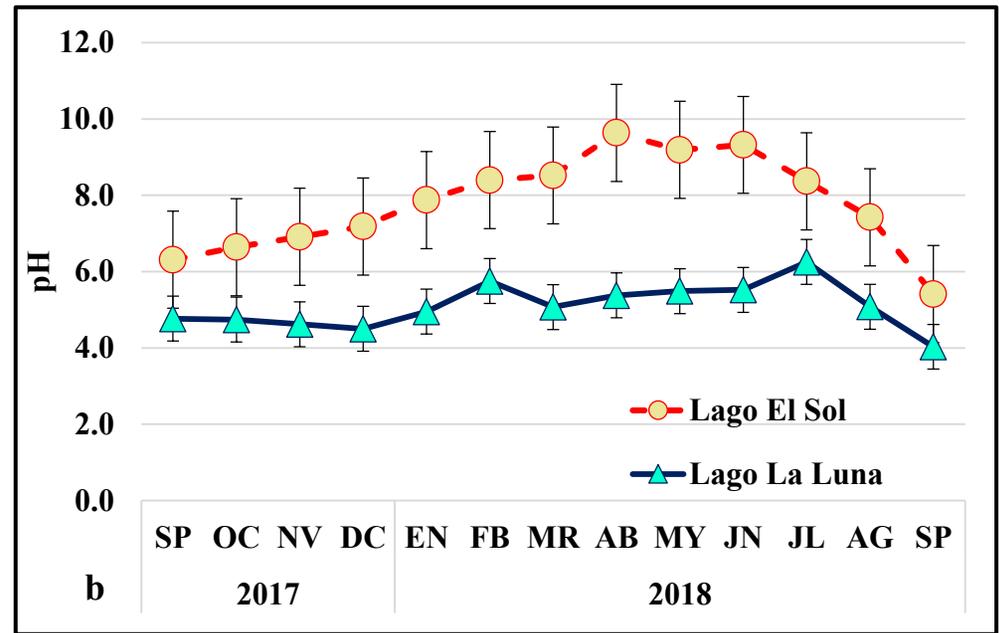
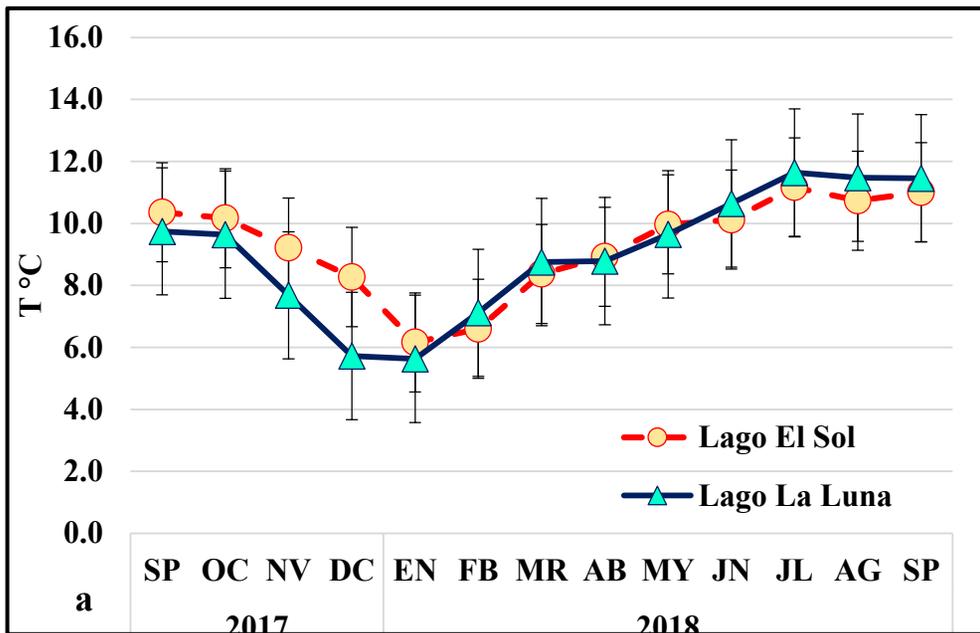
Finalmente, las arenas presentaron un promedio de $6 \pm 5 \%$ con valores entre 0.02 y 17 %, en junio y agosto; respectivamente (Fig. 7).

La MO promedió $16 \pm 3 \%$ con un rango de 13 a 21 % (Fig. 8). De septiembre a diciembre 2017 el porcentaje de MO descendió hasta el mínimo en este último mes (11 %). A partir del mínimo, el porcentaje volvió a crecer hasta el máximo en mayo (21 %). El resto del año, el porcentaje de MO volvió a reducirse.

Tabla 1. Características ambientales del agua de fondo y sedimento de El Sol y La Luna. (**Prom.** = promedio, **DE** = desviación estándar, **Mín.** = mínimo, **Máx.** = máximo, **Temp.** = temperatura, **pH**, **OD** = oxígeno disuelto, **K₂₅** = conductividad eléctrica estandarizada a 25°C, **MO** = materia orgánica y composición textural (%).

Sedimentos	Lago El Sol			Lago La Luna		
	Prom ± DE	Mín.	Máx.	Prom ± DE	Mín.	Máx.
MO (%)	14 ± 3	10	20	16 ± 3	13	21
Textura (%)						
Arena	7 ± 5	0	17	6 ± 5	0	17
Limo	81 ± 8	71	94	77 ± 2	75	79

Arcilla	12 ± 10	0.1	29	17 ± 5	7	25
Agua	Lago El Sol			Lago La Luna		
	Prom ± DE	Mín.	Máx.	Prom ± DE	Mín.	Máx.
T (C°)	9.3 ± 1.6	6.2	11.2	9.1 ± 2.1	5.6	11.6
pH	7.8 ± 1.3	5.4	9.6	5.1 ± 0.6	4	6.3
OD (mg L⁻¹)	6 ± 2	2.8	8.5	6.9 ± 0.3	6.3	7.5
OD (Sat %)	69 ± 22	33	96	78 ± 4	70	83
K₂₅ (μS cm⁻¹)	63 ± 20	41	98	12 ± 3	10	20



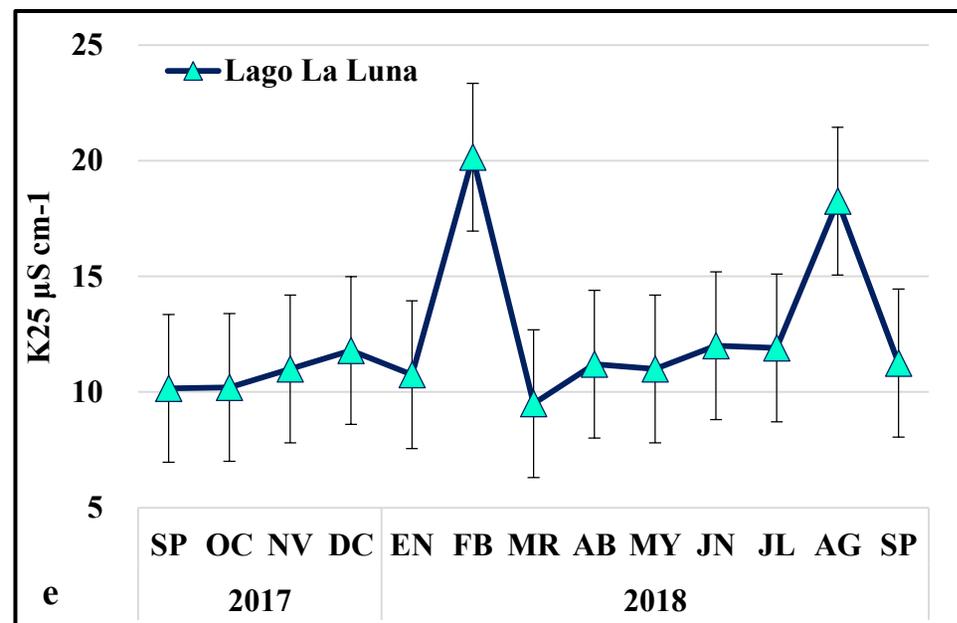
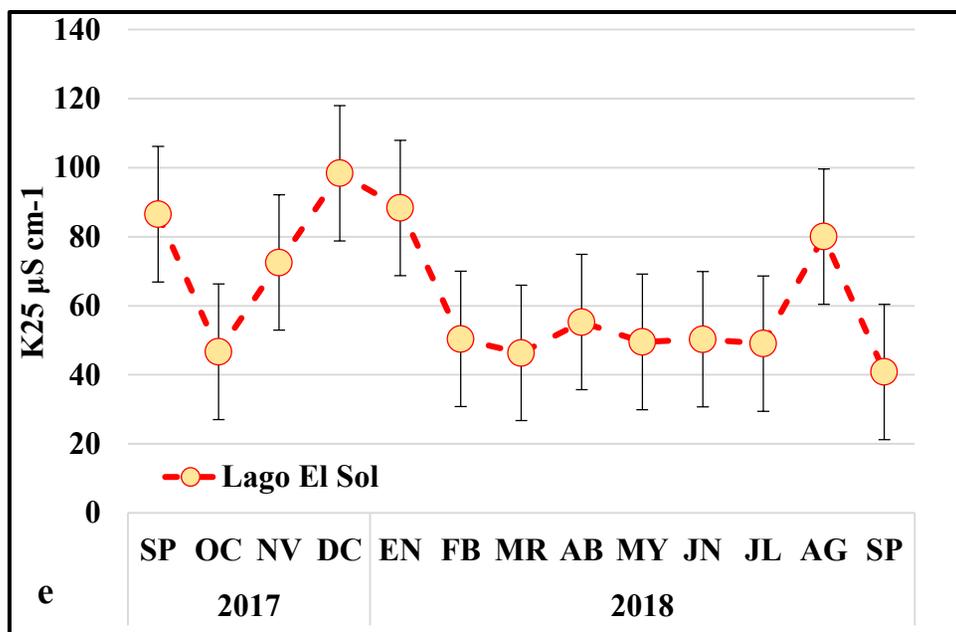


Figura 6. Variación temporal de los parámetros físico-químicos del agua de fondo de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México. [a: temperatura, b: pH, c: oxígeno disuelto (mgL⁻¹), d: porcentaje de saturación de oxígeno disuelto, e: conductividad. La conductividad se presenta en figuras separadas para cada lago (μS cm⁻¹).

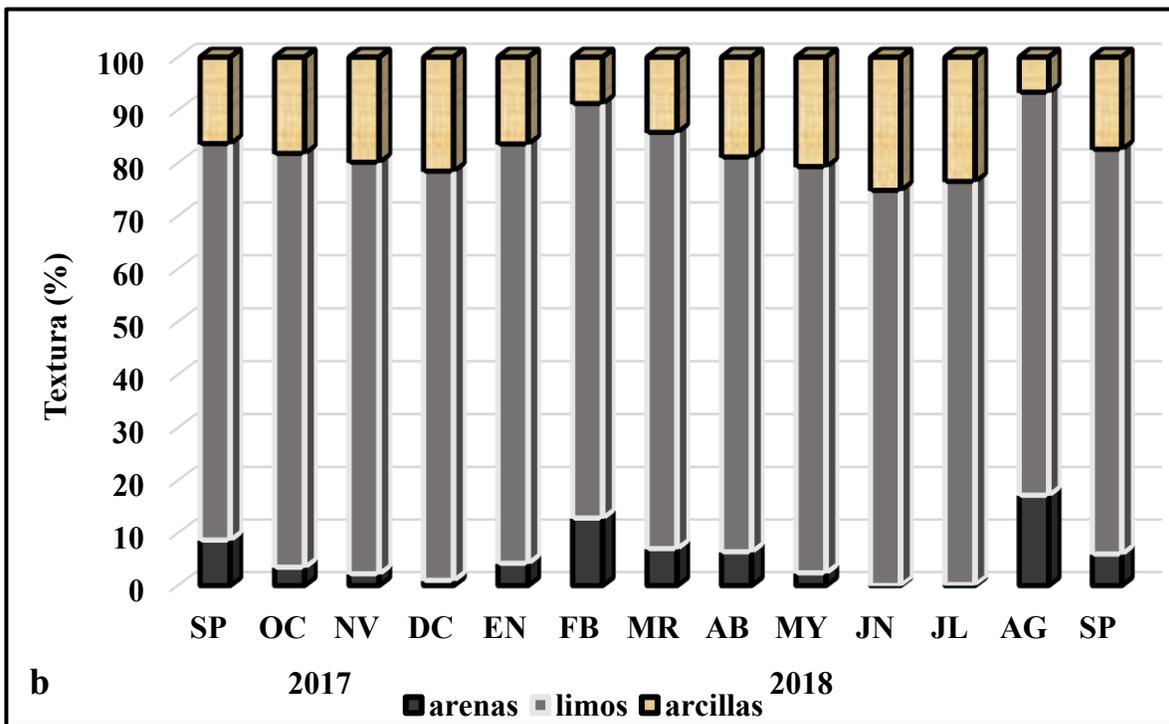
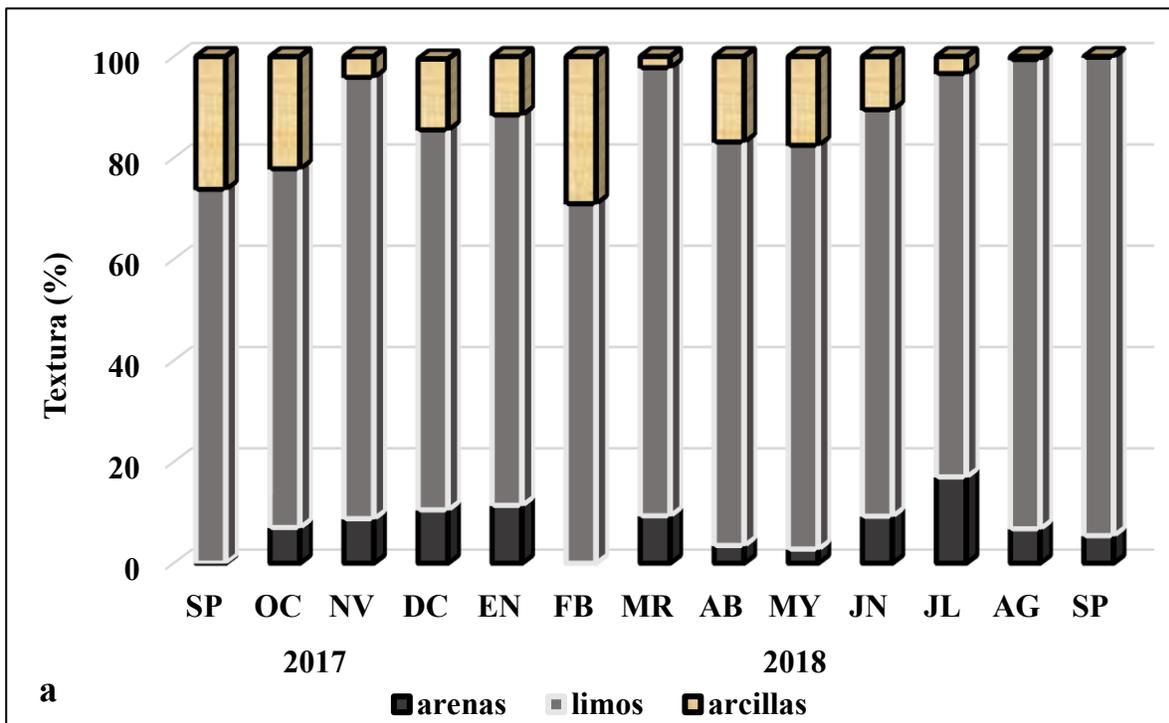


Figura 7. Variación temporal de la composición por grupos texturales (arenas, limos, arcillas) del sedimento de los lagos El Sol (a) y La Luna (b), Nevado de Toluca, México.

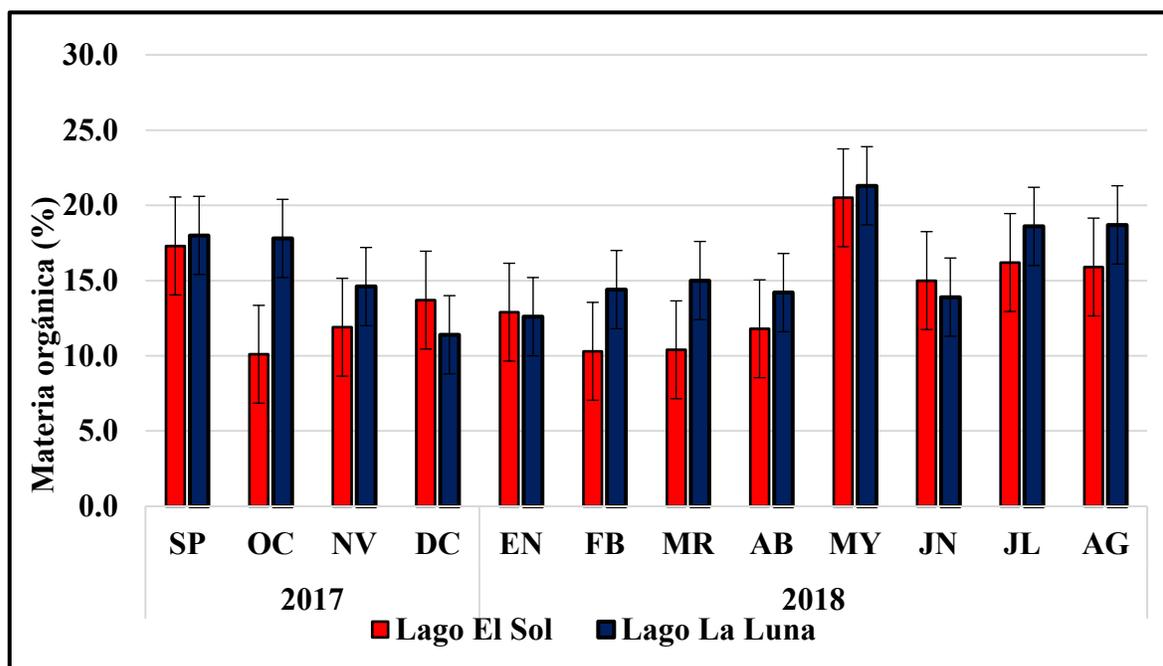


Figura 8. Variación temporal de la materia orgánica sedimentaria (%) de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

7.2 Clasificación y ordenamiento ambiental

Lago El Sol

De acuerdo con el dendograma de similitud del análisis de conglomerados de las variables ambientales de El Sol (Fig. 9) se formaron dos épocas con una línea de corte en 10 de la escala de disimilitud. Un primer cúmulo se compuso por los meses de septiembre a diciembre del 2017, enero a abril y agosto del 2018. El segundo cúmulo se conformó por los meses de mayo a julio y septiembre del 2018 (Fig. 9).

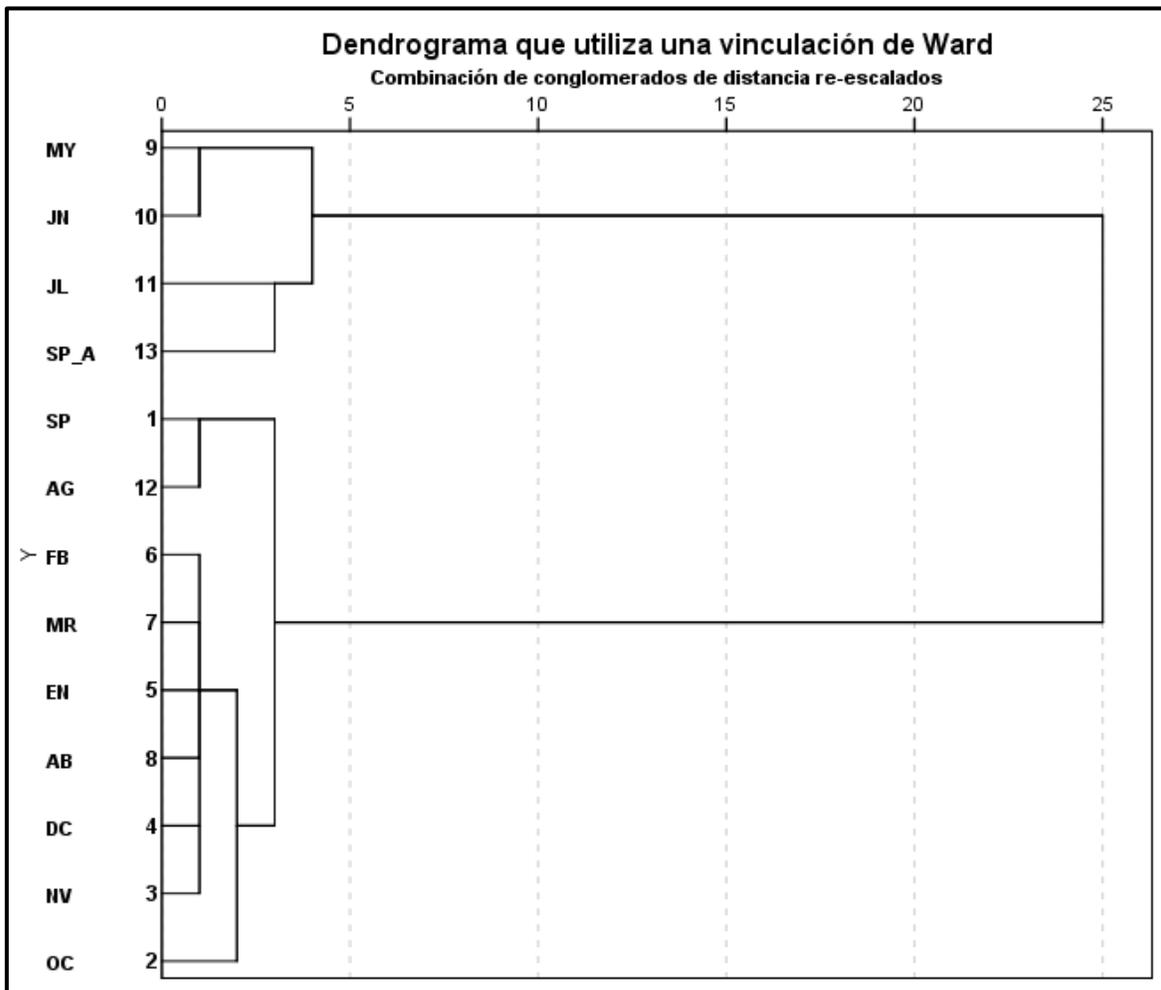


Figura 9. Dendrograma de disimilitud (Método de Ward) de los parámetros ambientales del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

Las primeras dos componentes del ACP ambiental para lago El Sol explicaron el 99 % de la varianza total (Fig. 10). En el primer componente (CP1), la conductividad eléctrica fue la variable con mayor peso (98.8 %), los meses con mayor conductividad eléctrica se encontraron a la derecha del eje de las abscisas (Fig. 10). En el segundo componente (CP2), la variable más importante fue el porcentaje de materia orgánica, la parte positiva del eje de las ordenadas presentaron los meses con mayor porcentaje de materia orgánica. En la parte positiva, se encontraron los meses de mayo a julio y septiembre del 2018, los cuales presentaron mayor porcentaje de materia orgánica. En la parte negativa se ubicaron el resto de los meses de muestreo con menor porcentaje de materia orgánica.

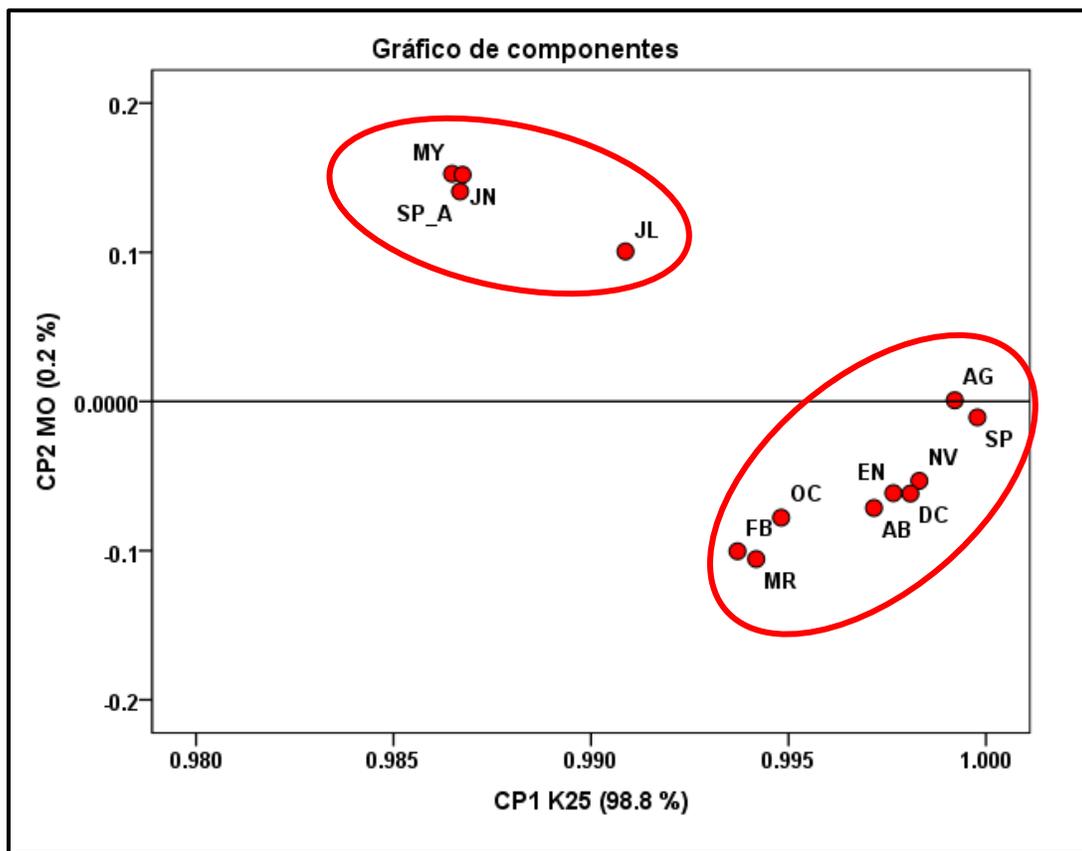


Figura 10. Análisis de componentes principales de los parámetros ambientales del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

Lago La Luna

En el dendograma de disimilitud del análisis de conglomerados de las variables ambientales del lago La Luna se formaron tres grupos a una línea de corte de 5 de la escala de disimilitud (Fig. 11). El primer grupo estuvo formado por octubre y septiembre 2017, mayo, julio y septiembre 2018. El segundo grupo, se encontraron los meses de noviembre 2017, marzo, abril, junio y agosto 2018. Las divisiones anteriores se unieron en el corte 10 de la escala de disimilitud. El último cúmulo estuvo constituido por diciembre 2017, enero y febrero 2018. Las tres partes se unieron en el corte a 25 de la escala de disimilitud (Fig. 11).

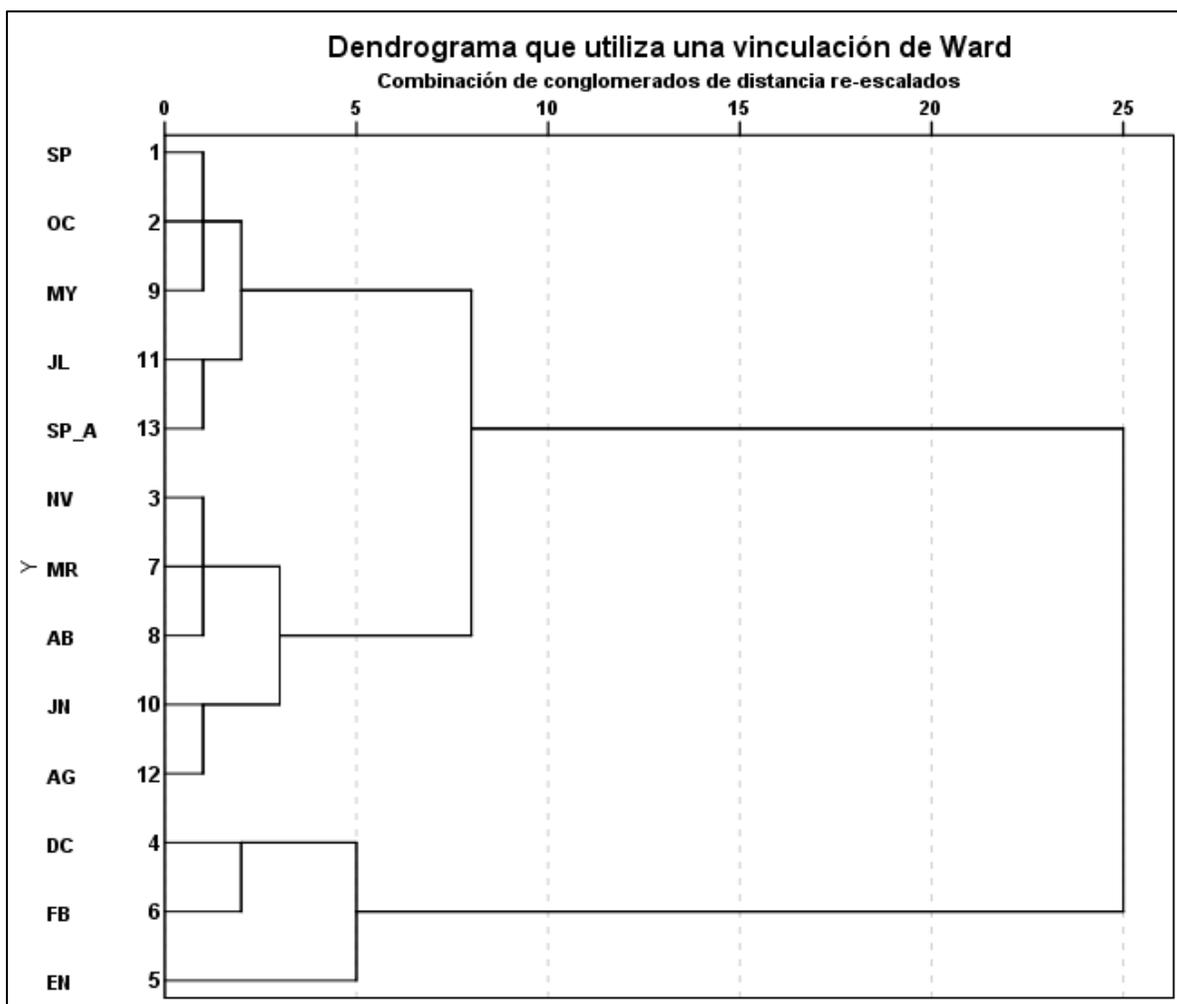


Figura 11. Dendrograma de disimilitud (Método de Ward) de los parámetros ambientales del lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

En el ACP del lago La Luna, los primeros dos componentes principales explicaron el 97.5 % de la varianza total, siendo el porcentaje de materia orgánica la variable más importante (89 %) para el CP1. Los meses con mayor porcentaje de materia orgánica se encontraron del lado derecho del CP1 siendo los meses de las épocas uno y dos con mayor porcentaje de materia orgánica (Fig. 12). En el CP2, la variable de mayor peso fue la conductividad eléctrica (8.5 %) (Fig. 12). Los meses con mayor conductividad eléctrica se ubicaron en la parte positiva del CP2.

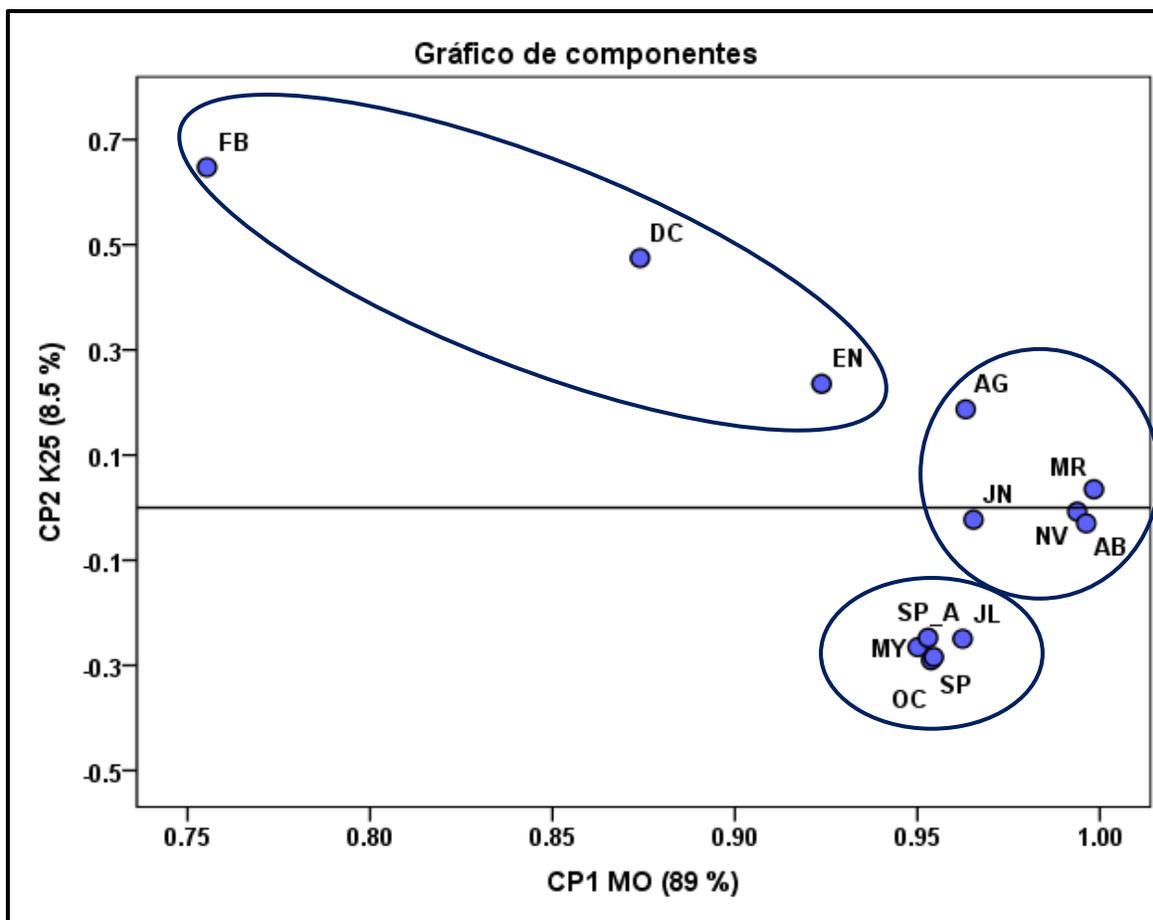


Figura 12. Análisis de componentes principales de los parámetros ambientales del lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

7.3 Composición faunística

Se identificaron un total de seis especies pertenecientes a cuatro *phyla*, cuatro clases, cinco órdenes, seis familias y cinco géneros (Tabla 2). Los *taxa* estuvieron constituidos por el *phylum* Annelida (clase Oligochaeta, órdenes Tubificida y Lumbriculida), *phylum* Arthropoda (clase Insecta, orden Diptera), *phylum* Cnidaria (clase Hidrozoa, orden Anthoathecata) y *phylum* Mollusca (clase Gasteropoda, orden Basommatophora).

El grupo más importante en cuanto al número de especies fue el de los anélidos con tres oligoquetos (*Nais pardalis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Lumbriculus variegatus*), seguidos de los gasterópodos (*Physa* sp.), dípteros (*Pseudodiamesa branickii*) e hidrozoos (*Hydra vulgaris*), con una sola especie cada uno (Tabla 2).

En el lago El Sol se encontraron 4 especies: 2 oligoquetos (*N. pardalis*, y *L. hoffmeisteri*), 1 hidrozooario (*H. vulgaris*) y 1 gasterópodo (*Physa* sp.). Igualmente, en el lago La Luna se registraron un total de 4 especies: 3 oligoquetos (*N. pardalis*, *L. hoffmeisteri* y *L. variegatus*) y 1 quironómido (*P. branickii*).

7.4 Riqueza Específica

La riqueza específica (S) promedio en el lago El Sol fue de 2 ± 1 con un rango de 1 ± 1 (noviembre 2017, mayo y septiembre 2018) a 3 ± 1 (octubre y diciembre 2017, enero y febrero 2018); el único mes con ausencia de organismos fue junio. En el lago La Luna se presentó una S promedio de 1 ± 1 en un rango de 1 ± 1 (enero, marzo, julio, agosto y septiembre del 2018) a 2 ± 1 ; el único mes con ausencia de organismos fue mayo (Fig. 13).

Tabla 2. Listado taxonómico de los MIB de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género	Especie
Mollusca	Gastropoda	Basommatophora	Physidae	<i>Physa</i>	<i>Physa</i> sp.
Annelida	Oligochaeta	Tubificida	Naididae	<i>Nais</i>	<i>Nais pardalis</i>
			Tubificidae	<i>Limnodrilus</i>	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
		Lumbriculida	Lumbriculidae	<i>Lumbriculus</i>	<i>Lumbriculus variegatus</i>
Arthropoda	Insecta	Diptera	Chironomidae	<i>Pseudodiamesa</i>	<i>Pseudodiamesa branickii</i>
Cnidaria	Hydrozoa	Anthoathecata	Hydridae	<i>Hydra</i>	<i>Hydra vulgaris</i>

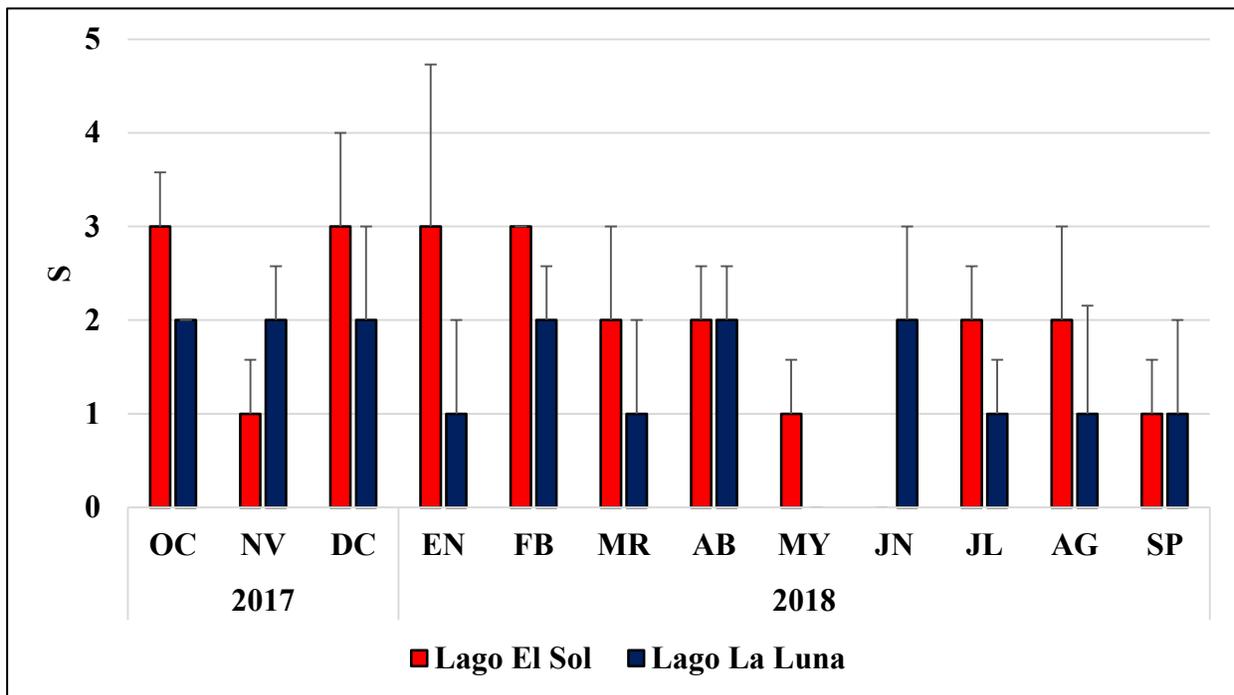


Figura 13. Variación temporal de la riqueza específica de los MIB en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

7.5 Frecuencia

La frecuencia de aparición a lo largo del periodo de muestreo de los distintos *taxa* en ambos lagos se reporta en la Tabla 3. En el lago El Sol, las especies más frecuentes fueron *L. hoffmeisteri* (83 %) y *N. pardalis* (75 %), mientras que los *taxa* menos frecuentes fueron *H. vulgaris* (17 %) y *Physa* sp. (17 %). Para el lago La Luna, las especies con mayor frecuencia fueron *L. hoffmeisteri* (92 %) y *N. pardalis* (33 %), seguidas de *P. branickii* (25 %) y *L. variegatus* (8 %). Cabe resaltar que ningún *taxa* tuvo presencia durante todo el año (Tabla 3).

Tabla 3. Frecuencia (%) de aparición de los MIB durante el año de muestreo en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

Taxón	Lago El Sol	Lago La Luna
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	83	92
<i>Nais pardalis</i>	75	33
<i>Lumbriculus variegatus</i>	-	8
<i>Hydra vulgaris</i>	17	-
<i>Pseudodiamesa branickii</i>	-	25
<i>Physa</i> sp.	17	-

7.6 Abundancia

La abundancia anual de los MIB fue mayor en lago El Sol ($1,987 \pm 35$ org.) que en el lago La Luna (638 ± 24 org.). El valor máximo de abundancia se encontró en el mes de febrero para ambos lagos, 352 ± 44 org. en el lago El Sol y 207 ± 30 org. en el lago La Luna, mientras que los mínimos se presentaron en mayo (5 ± 1 org.) y en agosto (2 ± 1 org.); respectivamente. No se encontraron organismos en junio en lago El Sol ni en mayo en el lago La Luna (Fig. 14)

Los oligoquetos fueron el grupo con mayor abundancia relativa tanto en lago El Sol (98 %) como en el lago La Luna (99 %) con respecto a la abundancia total (Fig. 15).

El oligoqueto *L. hoffmeisteri* contribuyó con la mayor abundancia de este grupo. En el lago El Sol, *L. hoffmeisteri* constituyó el 56 %, mientras *N. pardalis* con el 42 % (Fig. 15). El resto de las especies solo aportaron el 2 %. Para el lago La Luna, *L. hoffmeisteri* aportó el 93.2 % de la abundancia total de los oligoquetos, seguido de *N. pardalis* (5 %), *P. branickii* (1.3 %) y *L. variegatus* (0.5 %) (Fig. 15).

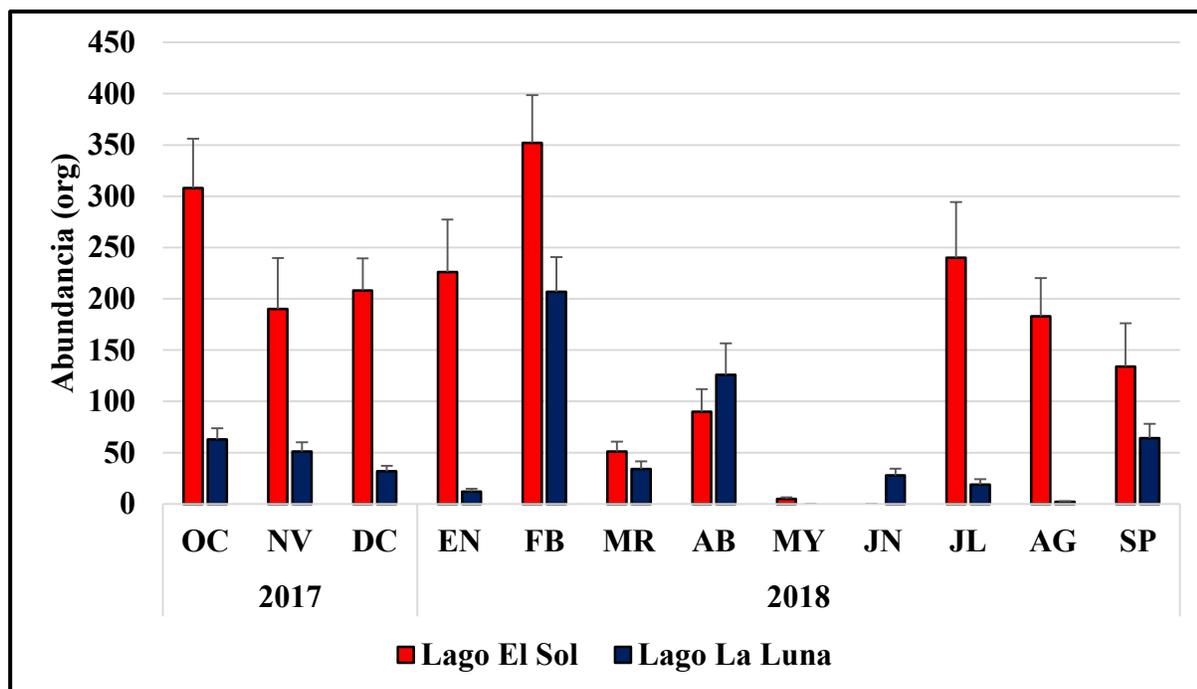


Figura 14. Variación temporal de la abundancia promedio de los MIB en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

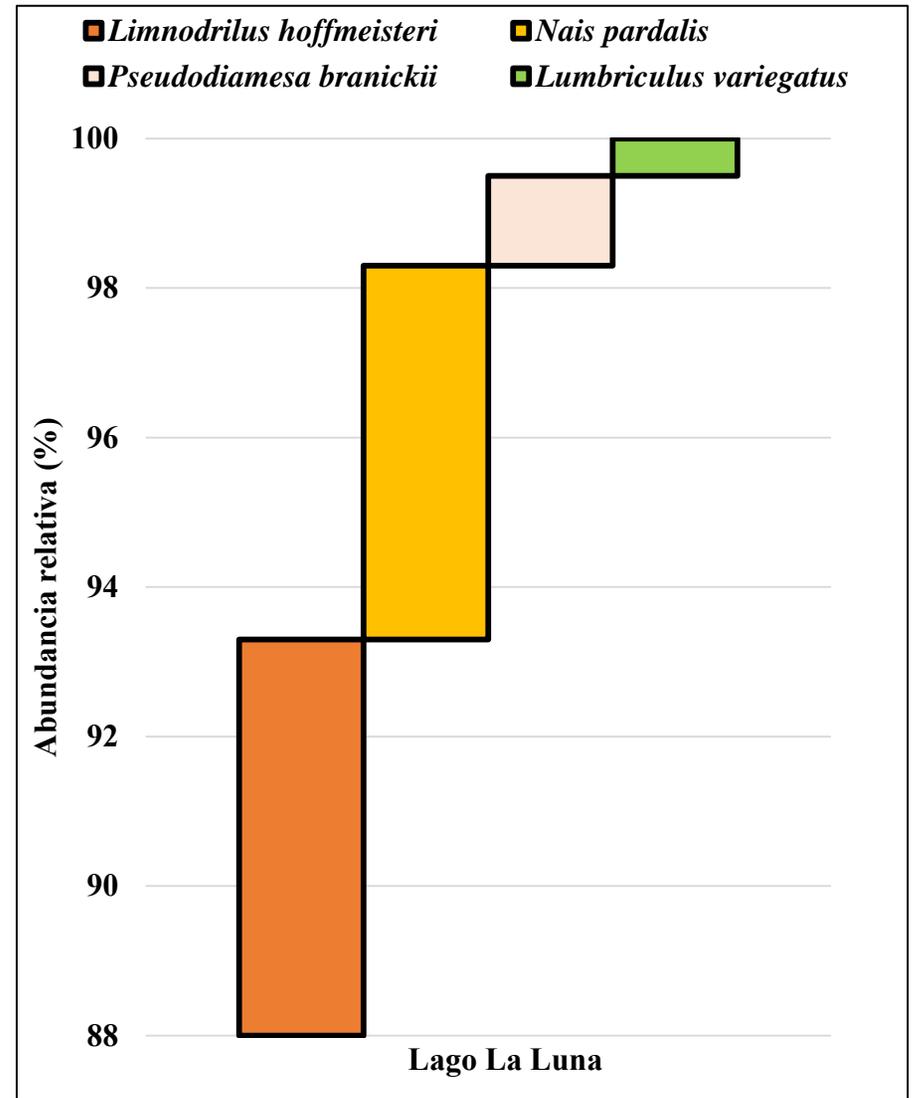
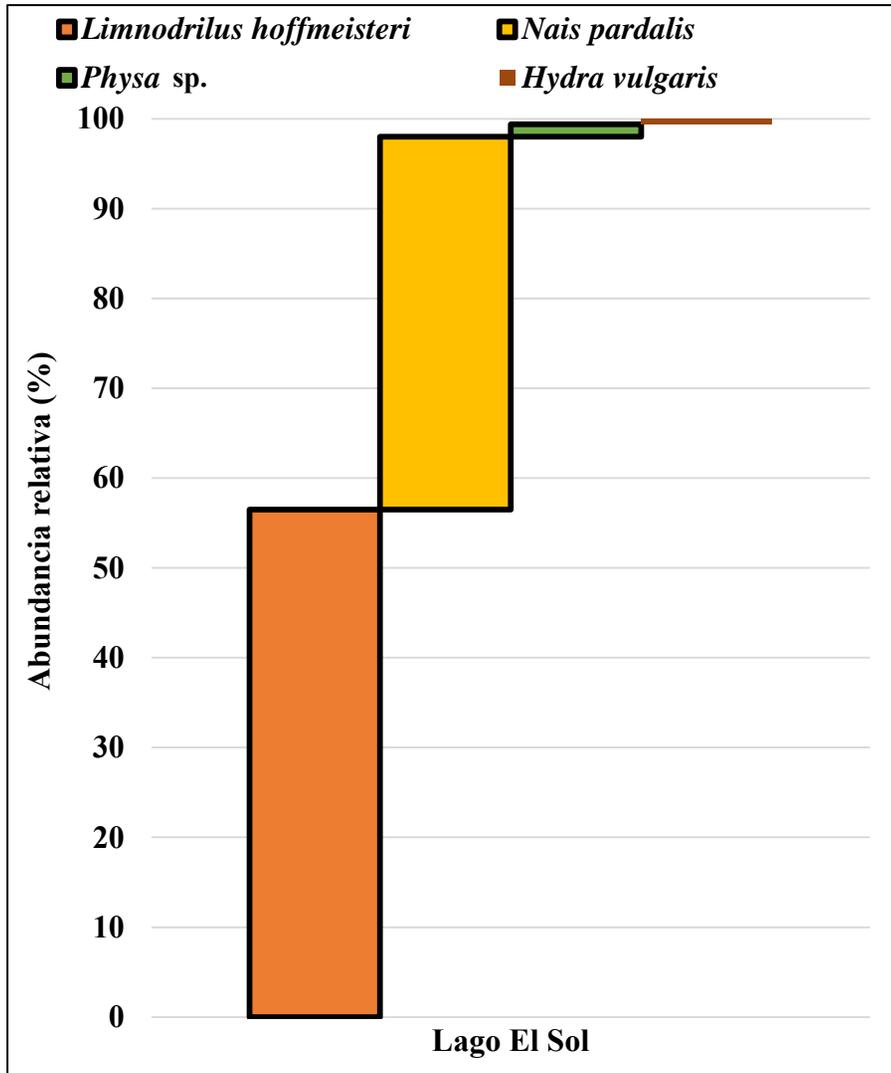


Figura 15. Abundancia relativa de los *taxa* de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

7.7 Relación Frecuencia-Abundancia

Con base en la abundancia relativa y frecuencia de aparición de los MIB del lago El Sol, *L. hoffmeisteri* y *N. pardalis* se clasificaron como dominantes, mientras que *Physa* sp. e *H. vulgaris* como raros (Fig. 16). En el lago La Luna, *L. hoffmeisteri* fue dominante mientras que *P. branickii*, *N. pardalis* y *L. variegatus* se clasificaron como raras (Fig. 17).

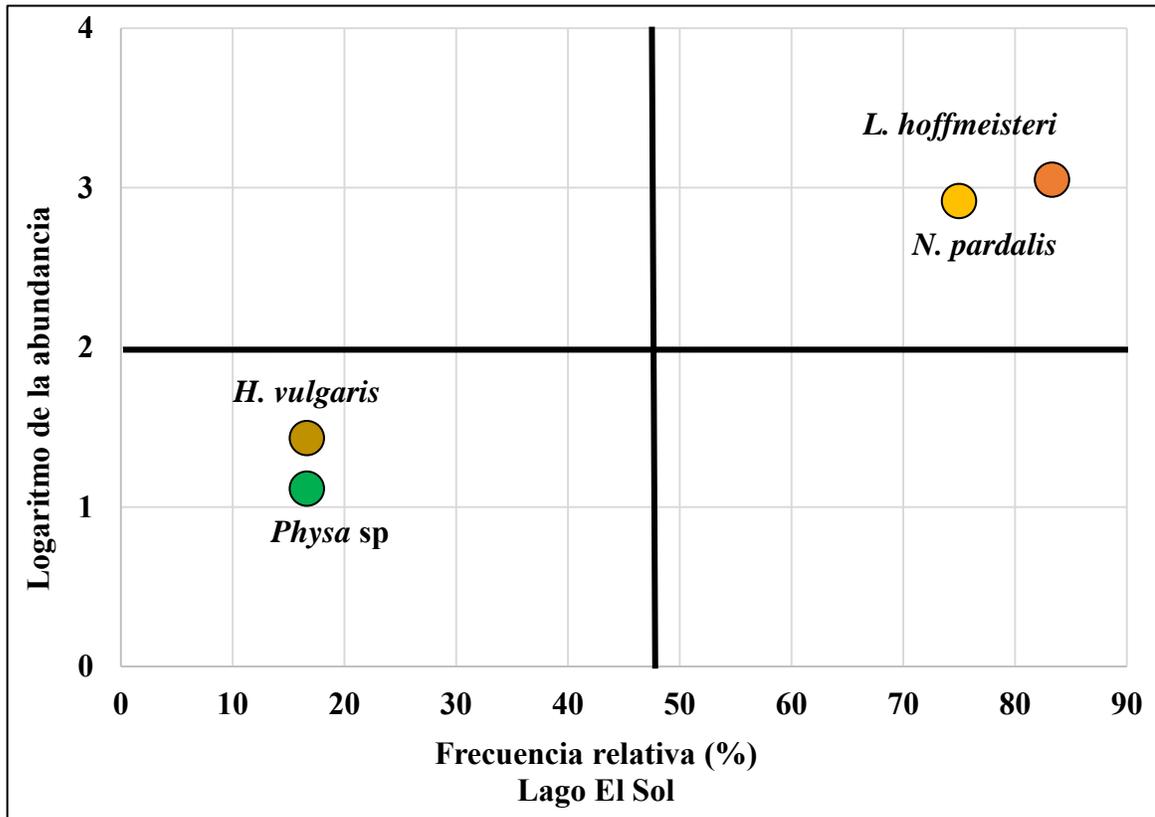


Figura 16. Gráfico bivariado de frecuencia relativa vs el logaritmo de la abundancia relativa de los MIB en el lago El Sol, Nevado de Toluca México.

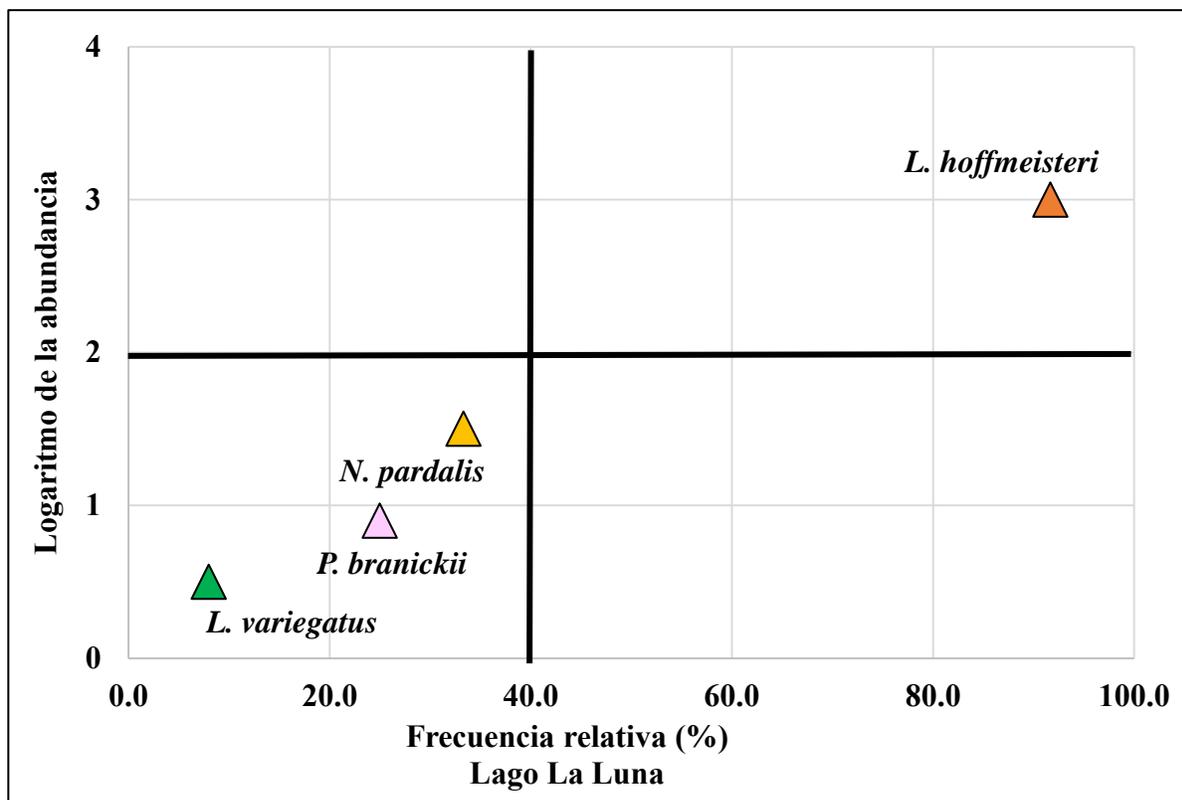


Figura 17. Gráfico bivariado de frecuencia relativa vs abundancia de los MIB en el lago La Luna, Nevado de Toluca México.

7.8 Densidad

La densidad promedio anual de los MIB fue tres veces mayor en el lago El Sol ($2,453 \pm 2,949.4 \text{ org. m}^{-2}$) que en lago La Luna ($787 \pm 1,054 \text{ org. m}^{-2}$) (Tabla 4).

Lago El Sol

En el lago El Sol, se presentaron densidades elevadas de octubre 2017 a febrero 2018, siendo en este último mes en el que se registró el máximo ($1,304 \pm 1,965 \text{ org. m}^{-2}$). De marzo a junio disminuyó la densidad, en junio no se encontraron organismos. En el mes de julio se obtuvo otro aumento de densidad ($899 \pm 2,226 \text{ org. m}^{-2}$) (Fig. 18).

Lago La Luna

En el lago La Luna, se encontraron dos picos de densidad, el primero fue el máximo en febrero ($767 \pm 1,354$ org. m^{-2}) y el segundo en abril ($467 \pm 1,198$ org. m^{-2}). El mínimo se encontró en agosto (7 ± 26 org. m^{-2}) y hubo ausencia de organismos en mayo (Fig. 18).

La variación anual de la densidad de los MIB en los lagos El Sol y La Luna no presentó un patrón definido, ni tampoco se encontraron diferencias significativas. Los máximos en ambos lagos coincidieron en febrero (Fig. 18).

Tabla 4. Densidad (org. m^{-2}) de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México. (**Prom.** = promedio, **DE** = desviación estándar, **Mín.** = mínimo, **Máx.** = máximo).

Especies	Lago El Sol			Lago la Luna		
	Prom \pm DE	Mín.	Máx.	Prom \pm DE	Mín.	Máx.
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	1,385 \pm ,2102	237	3,156	734 \pm 1,038	30	2,992
<i>Nais pardalis</i>	1,019 \pm 2,000	74.0	4,296	40 \pm 115	89	178
<i>Hydra vulgaris</i>	16 \pm 56	30.0	163	-	-	-
<i>Physa</i> sp.	33 \pm 147	133	267	-	-	-
<i>Lumbriculus variegatus</i>	-	-	-	4 \pm 22	0*	44
<i>Pseudodiame</i> <i>sa branickii</i>		-	-	10 \pm 26	15	74

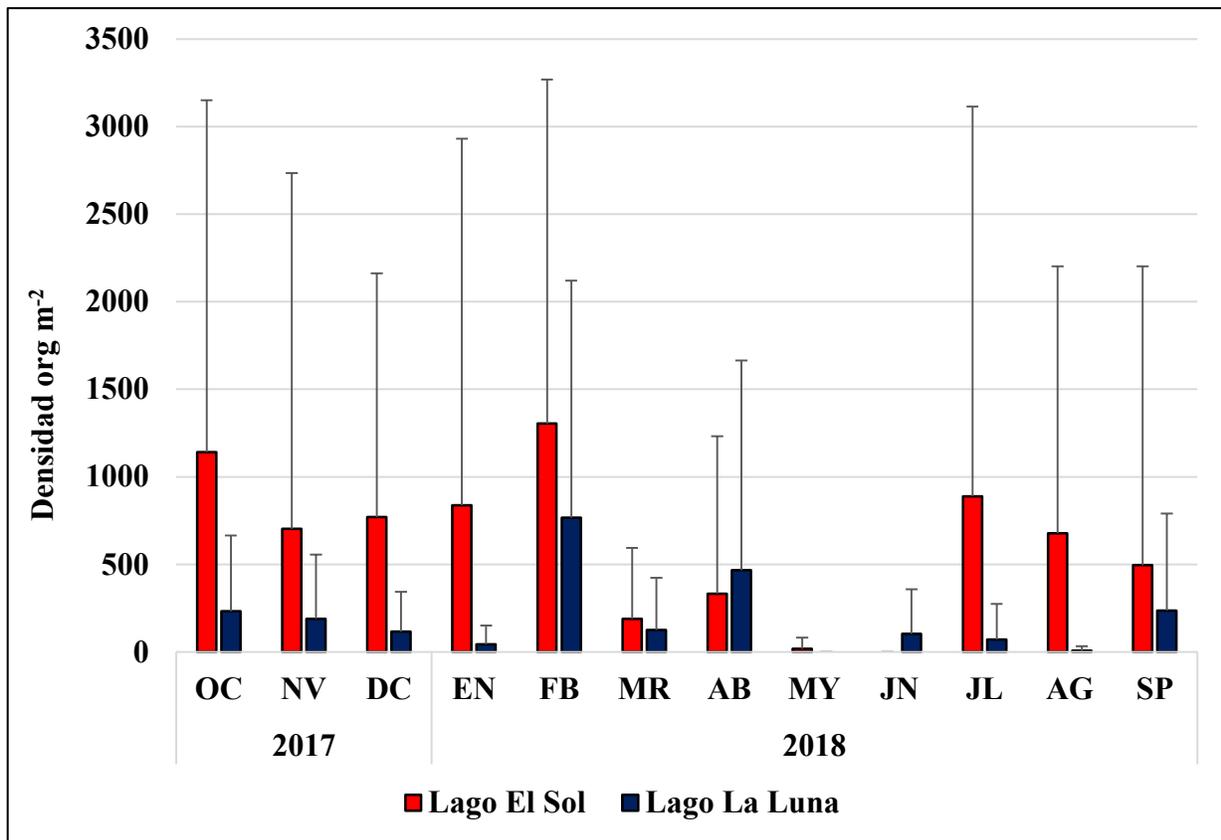


Figura 18. Variación temporal de la densidad (org. m⁻²) de los MIB de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

L. hoffmeisteri fue la especie que tuvo la mayor densidad promedio ($1,385 \pm 2,102$ org. m⁻²) en lago El Sol, con un máximo en julio ($3,155 \pm 4,080$ org. m⁻²) y un mínimo en octubre (237 ± 337) (Tabla 4). Seguida de *N. pardalis* ($1,019 \pm 2,000$ org. m⁻²) con un máximo en octubre ($4,296 \pm 1,467$ org. m⁻²) y un mínimo en marzo (59 ± 103 org. m⁻²) (Fig. 19).

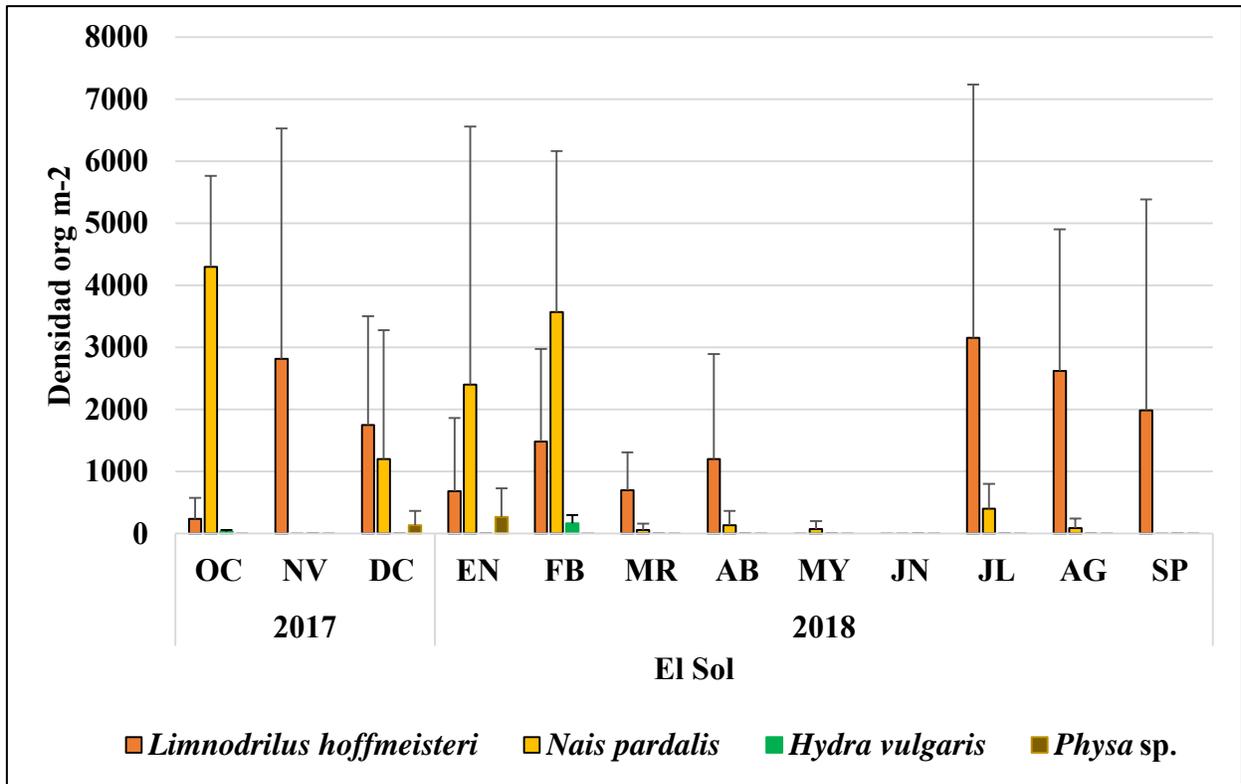


Figura 19. Variación temporal de las densidades (org. m⁻²) de los *taxa* de MIB del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

De la misma forma, *L. hoffmeisteri* tuvo la mayor densidad promedio anual ($734 \pm 1,038$ org. m⁻²) en el lago La Luna, presentando su máxima densidad durante el mes de febrero ($2,992 \pm 413$ org. m⁻²) y el mínimo en agosto (30 ± 51 org. m⁻²), seguida de *N. pardalis* cuyo promedio anual fue de 40 ± 115 org. m⁻² con dos mínimos en octubre y diciembre (89 ± 89 y 89 ± 152 org. m⁻², respectivamente) y un máximo en noviembre (178 ± 308 org. m⁻²) (Fig. 20).

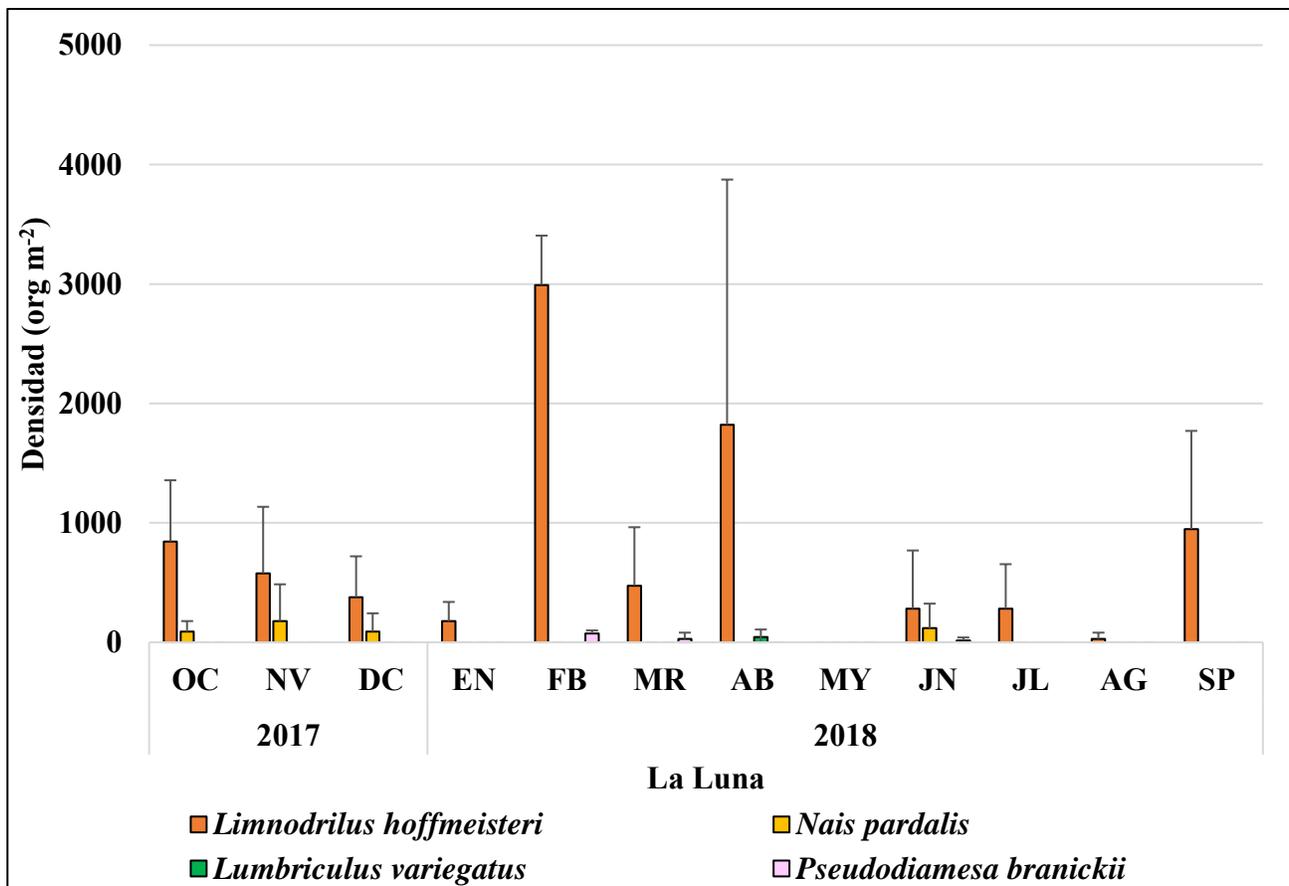


Figura 20. Variación temporal de las densidades (org. m⁻²) de los *taxa* de MIB en el lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

7.9 Biomasa

La biomasa promedio anual fue mayor en el lago El Sol (1036.5 ± 1266.7 mg PHF m⁻²) que en el lago La Luna (1054 ± 2100.8 mg PHF m⁻²) (Tabla 5). El mínimo se presentó en mayo (62 ± 18 mg PHF m⁻²) y el máximo en julio ($790 \pm 1,668$ mg PHF m⁻²) para el lago El Sol. El lago La Luna presentó un rango de 5 ± 18 mg PHF m⁻² a 636 ± 922 mg PHF m⁻² en agosto y febrero, respectivamente (Fig. 21). Los máximos y mínimos coinciden con los reportados para la densidad.

El grupo de los MIB que aportó mayor biomasa en ambos lagos fue el de los oligoquetos. En el lago El Sol contribuyeron con el 99 % de la biomasa total mientras que en el lago La Luna su contribución fue del 93 %. La especie con mayor aporte en ambos casos

fue *L. hoffmeisteri* con el 70 % en el lago El Sol y el 75 % en el lago La Luna, seguida de *N. pardalis* con 29 % en el lago El Sol y 13 % en el lago La Luna (Fig. 22).

Tabla 5. Biomasa (mg PHF m⁻²) de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México. (**Prom.** = promedio, **DE** = desviación estándar, **Mín.** = mínimo, **Máx.** = máximo,).

Especies	Lago El Sol			Lago La Luna		
	Prom ± DE	Mín.	Máx.	Prom ± DE	Mín.	Máx.
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	980 ± 1487	168	2233	519 ± 735	21	2118
<i>Nais pardalis</i>	412 ± 829	24	1570	87 ± 415	39	839
<i>Hydra vulgaris</i>	5 ± 19	10	55	-	-	-
<i>Physa</i> sp.	11 ± 47	43	86	-	-	-
<i>Lumbriculus variegatus</i>	-	-	-	33 ± 200	0	400
<i>Pseudodiamesa branickii</i>	-	-	-	51 ± 146	15	428

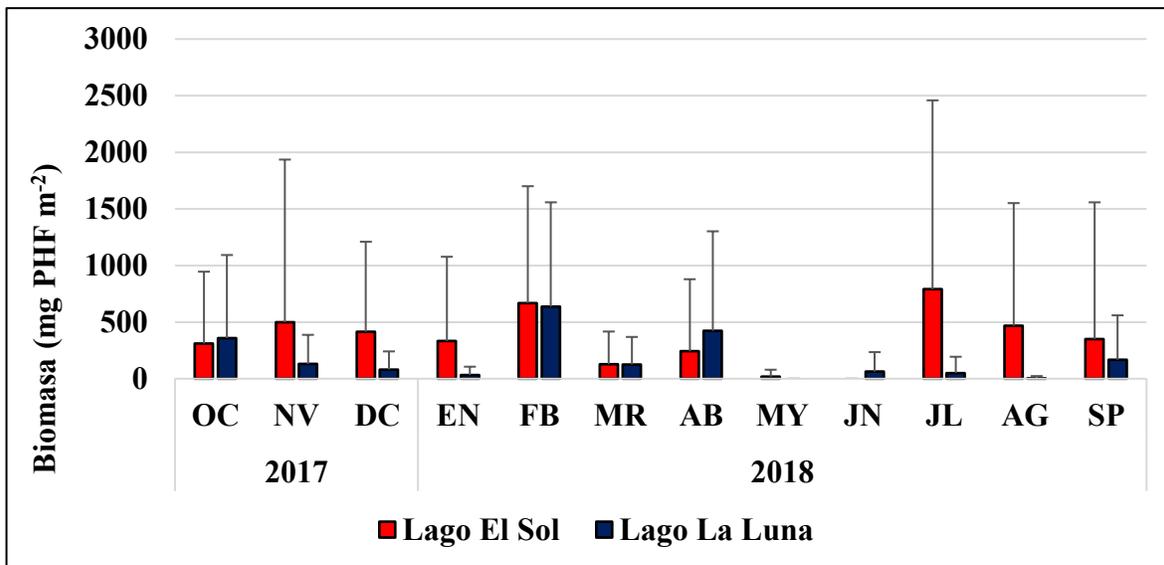


Figura 21. Variación temporal de la biomasa de los MIB en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

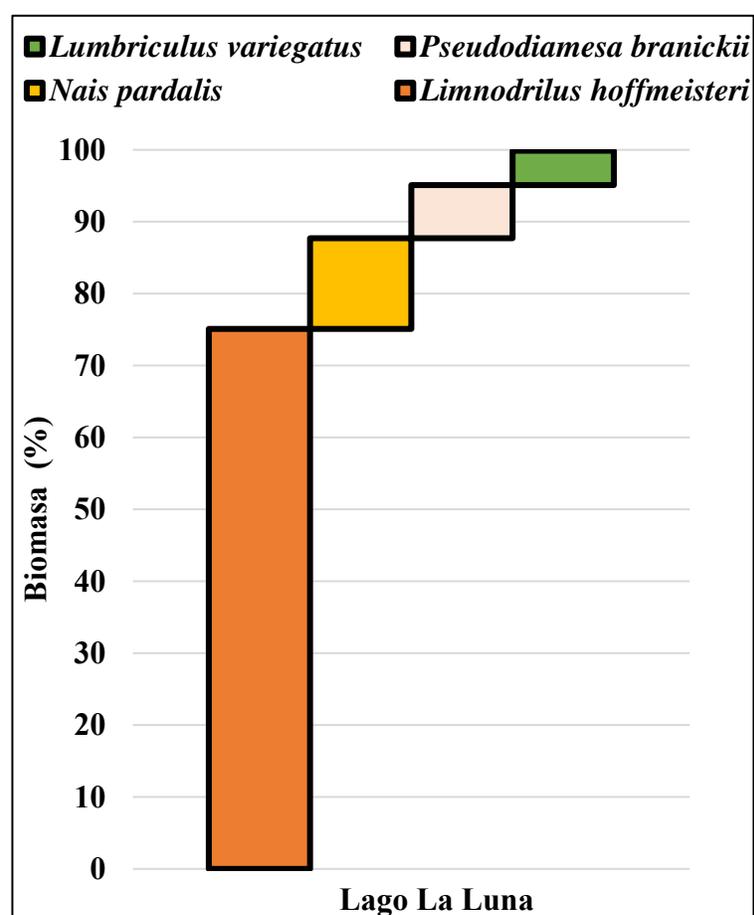
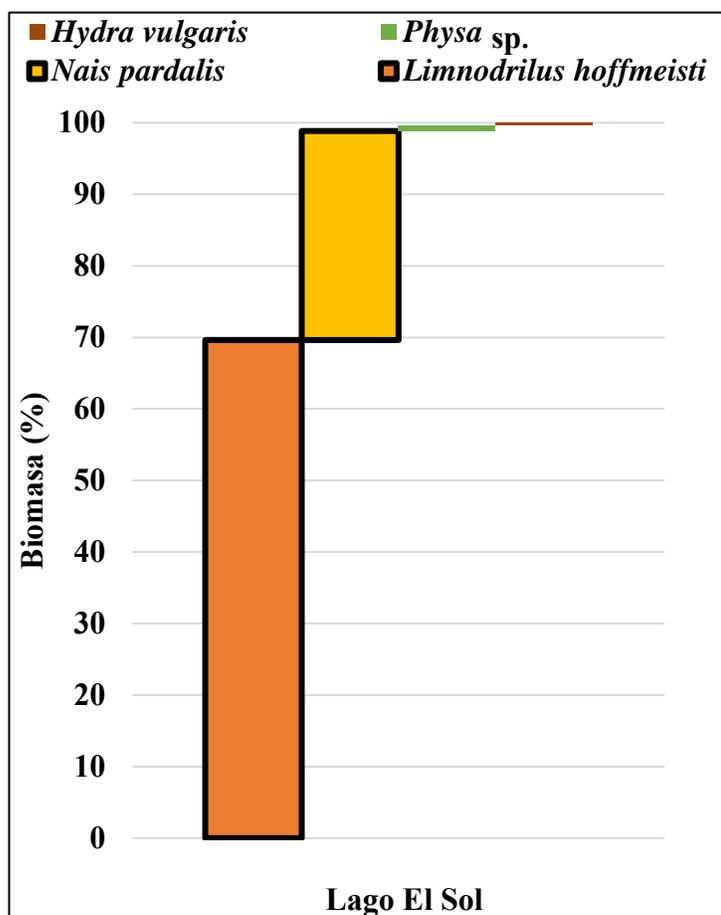


Figura 22. Biomasa relativa de los *taxa* de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

Lago El Sol

L. hoffmeisteri fue la especie con el mayor promedio anual de biomasa en el lago El Sol ($980 \pm 1,487$ mg PHF m^{-2}). El máximo de biomasa se presentó en julio ($2,233 \pm 2,887$ mg PHF m^{-2}) y el mínimo en octubre (168 ± 238 mg PHF m^{-2}) mientras que estuvo ausente en mayo y junio. La segunda especie con aporte significativo de biomasa fue *N. pardalis*, cuyo promedio anual fue de 412 ± 829 mg PHF m^{-2} . El máximo se presentó en febrero ($1,570 \pm 1,438$ mg PH m^{-2}) y estuvo ausente en noviembre, junio, y septiembre (Fig. 23).

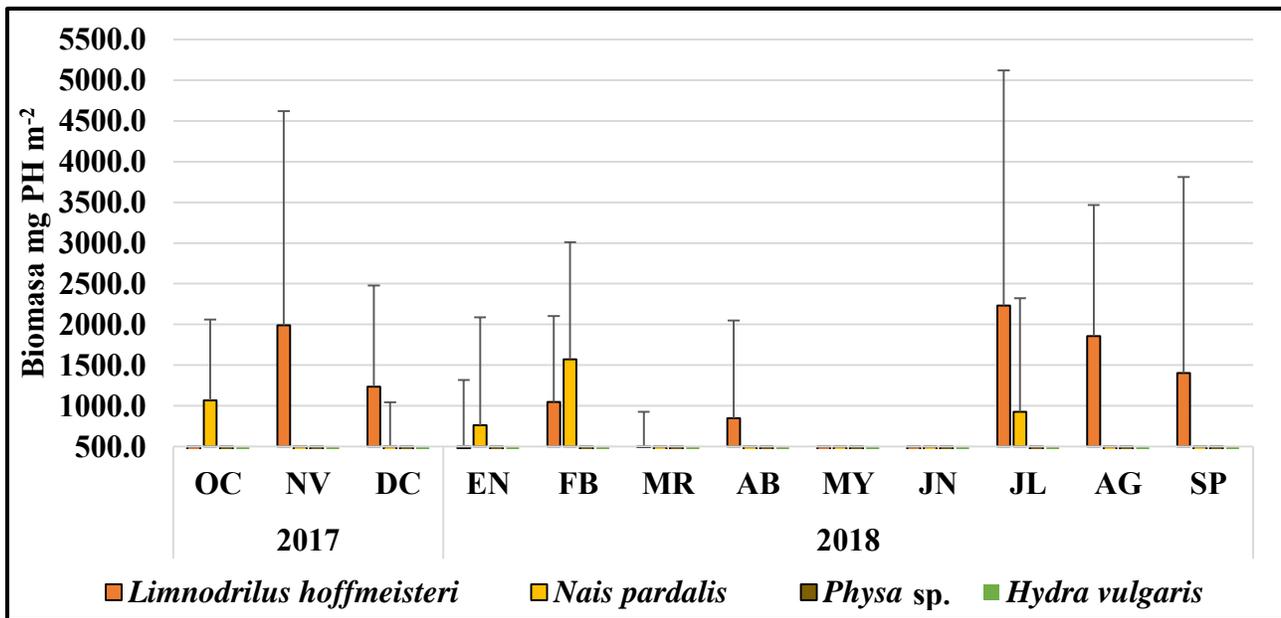


Figura 23. Variación temporal de la biomasa de los *taxa* de MIB en el lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

Lago La Luna

L. hoffmeisteri fue la especie con mayor aporte de biomasa promedio anual (519 ± 735 mg PHF m^{-2}), con el valor más alto en febrero (2118 ± 292 mg PHF m^{-2}) y el menor en agosto con 21 ± 36 mg PH m^{-2} . *N. pardalis* fue la segunda especie con mayor aporte de biomasa con un promedio anual de 87 ± 414 mg PHF m^{-2} y máximo en octubre ($839 \pm 1,418$ mg PHF m^{-2}) y un mínimo en junio (39 ± 67 mg PHF m^{-2})

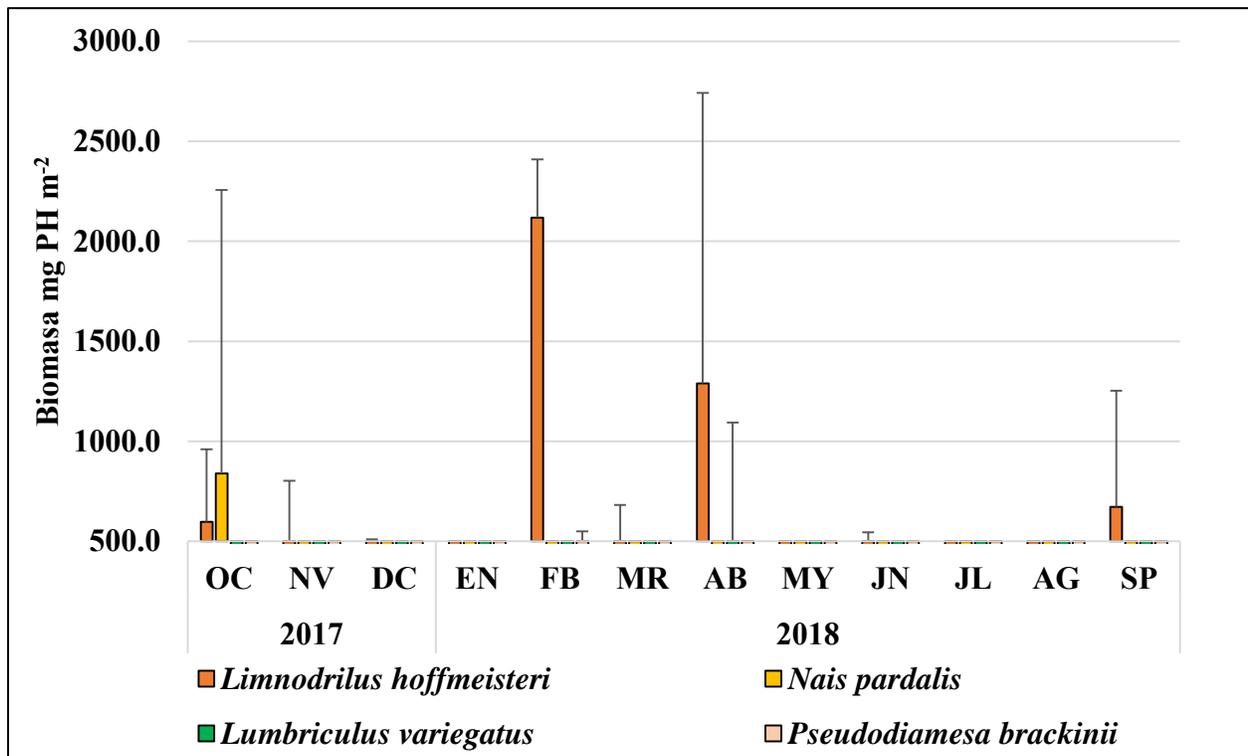


Figura 24. Variación temporal de la biomasa de los *taxa* de MIB en el lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

7. 10. Análisis de correlación canónica

Densidad

En la tabla 6 se muestran los eigenvalores, las correlaciones canónicas y la proporción de la varianza extraída del ACC realizado con base en la densidad de los MIB de los lagos El Sol y La Luna. Las dos correlaciones canónicas explicaron el 91 y 70 %; respectivamente, de la varianza de las variables dependientes. La primera correlación canónica en ambos lagos fue de 0.95 ($p > 0.05$). La segunda correlación canónica fue de 0.83 ($p > 0.05$); ninguna de las dos correlaciones canónicas es significativa; sin embargo, los valores de desviación estándar son elevados y puede ocultar las posibles relaciones entre la densidad y las variables ambientales.

Tabla 6. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con la densidad de los MIB y variables ambientales de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

Eje	Eigenvalor	Correlaciones canónicas	Proporción de la varianza explicada	
			Biológicas	Ambientales
1	9.67	0.95	23.78	2.97
2	2.26	0.83	4.01	0.66

Lago El Sol

El eje de la primera dimensión de la densidad de los MIB en el lago El Sol representó el 69 % y está dominado por las arenas y la temperatura. En la primera dimensión, la densidad de *Physa* sp. aumentó conforme aumenta la temperatura, el porcentaje de arenas y de MO. Por otro lado, *H. vulgaris* tuvo una correlación negativa con las variables anteriores.

La segunda dimensión, representó el 16 % y está dominada por el pH y la MO. En este eje de las ordenadas, la densidad de *L. hoffmeisteri* estuvo correlacionada positivamente con el OD y el pH, a mayor concentración de OD y pH, la densidad de *L. hoffmeisteri* fue mayor. Sin embargo, *N. pardalis* tuvo una relación negativa con el pH (Fig. 25).

Tabla 7. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos del ACC efectuado con las variables ambientales y la densidad de los MIB del lago El Sol, Nevado de Toluca, México

Ambientales		
Variables	Ejes	
	1	2
pH	0.13	-0.11
T	0.18	-0.06

Biológicas		
Variables	Ejes	
	1	2
<i>L. hoffmeisteri</i>	0.06	-0.20
<i>N. pardalis</i>	-0.55	0.49

OD	-0.004	-0.06
OD%25	0.13	-0.09
K₂₅	0.14	-0.09
MO	0.17	-0.10
Arenas	0.34	-0.02
Limos	0.14	-0.09
Arcillas	-0.01	0.00004

<i>H. vulgaris</i>	-0.83	-0.12
<i>Physa</i> sp.	0.12	-0.03

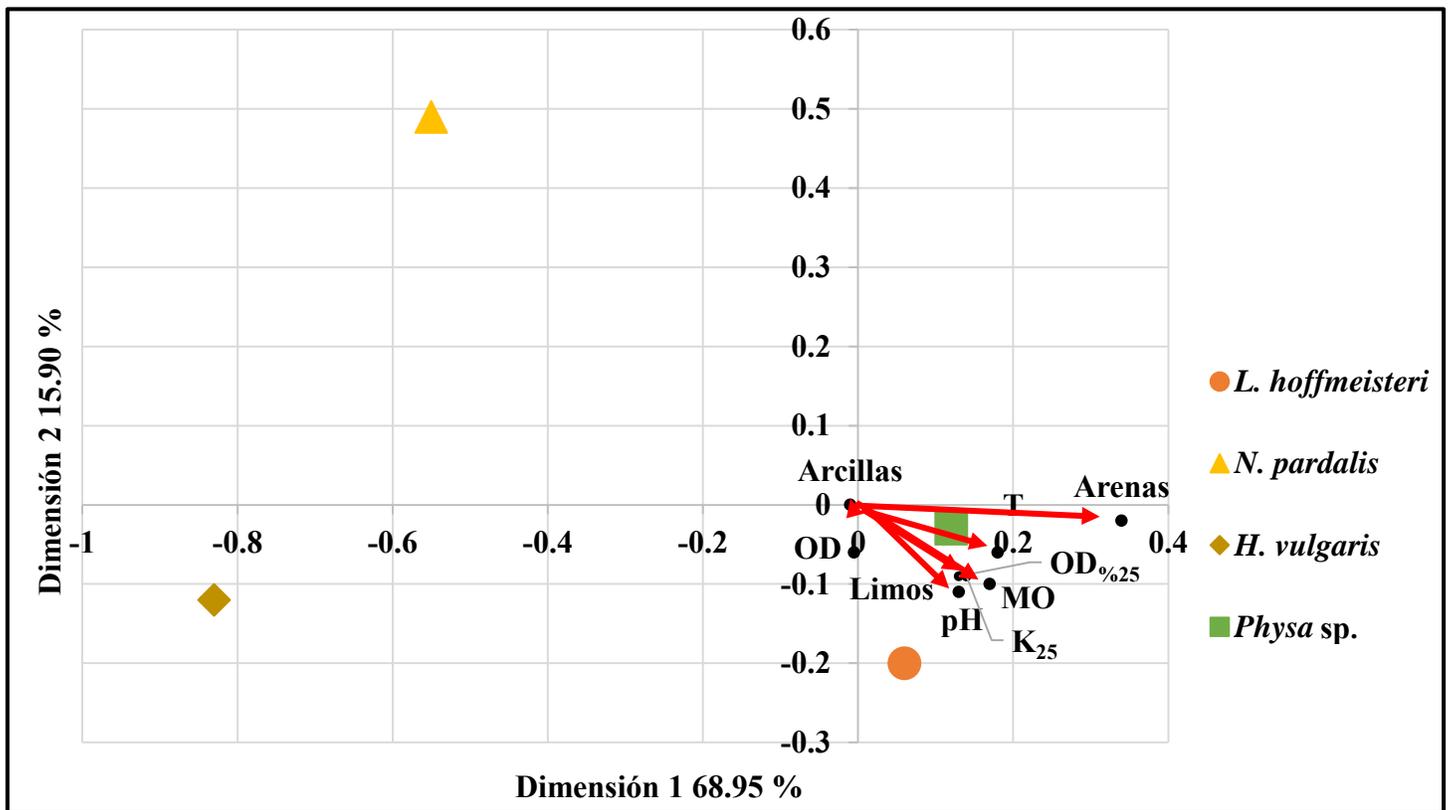


Figura 25. Ordenación de la densidad de las especies MIB con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para el lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

Lago La Luna

El eje de la primera dimensión de la densidad de los MIB en el lago La Luna representó el 69 % y fue representado por el porcentaje de arenas y la temperatura. Sobre este eje *L. variegatus* tuvo una correlación positiva con la temperatura, a mayor temperatura mayor la densidad de esta especie. En cuanto a *P. branickii*, su densidad dependió positivamente de las arenas.

Por otra parte, la segunda dimensión en el lago La Luna representó el 16 % y estuvo dominada por el porcentaje de arenas y el pH. En esta dimensión, *L. variegatus* tuvo una relación positiva con la mayoría de las variables ambientales, tales como el porcentaje de limos, arcillas, el pH, OD y OD%_{SAT} (Fig. 26) .

Tabla 8. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos del ACC efectuado con las variables ambientales y la densidad de los MIB del lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

Ambientales		
Variables	Ejes	
	1	2
pH	0.11	-0.11
T	0.19	-0.06
OD	0.13	-0.09
OD%₂₅	0.13	-0.09
K₂₅	0.01	-0.07
MO	0.15	-0.07
Arenas	-0.37	-0.11

Biológicas		
Variables	Ejes	
	1	2
<i>L. hoffmeisteri</i>	-0.72	-0.17
<i>N. pardalis</i>	0.05	0.10
<i>L. variegatus</i>	0.06	-0.04
<i>P. brackinii</i>	-0.76	-0.36

Limos	0.13	-0.9
Arcillas	0.16	-0.07

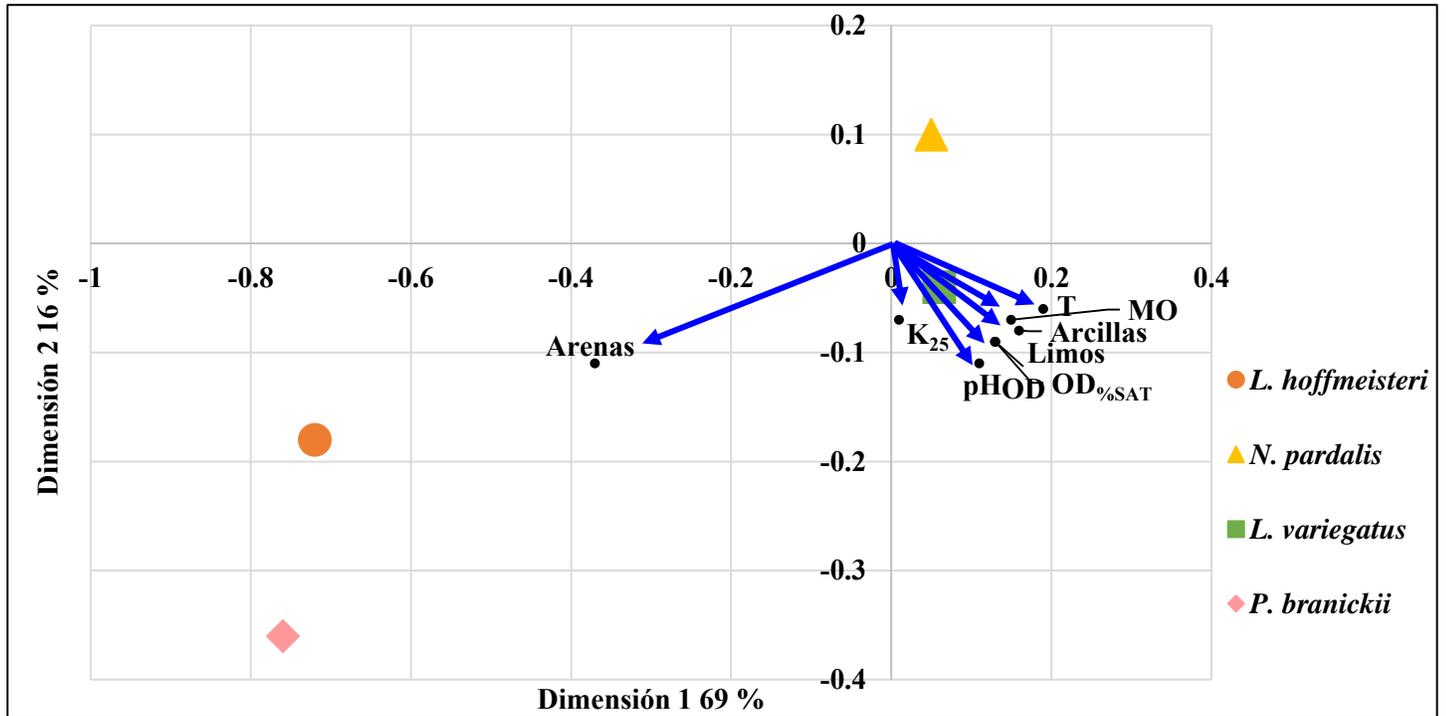


Figura 26. Ordenación de la densidad de las especies MIB con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para el lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

Biomasa

En la tabla 9 se muestran los eigenvalores, las correlaciones canónicas y proporción de la varianza extraída del ACC realizado con la biomasa de los MIB de los lagos El Sol y La Luna. Las dos correlaciones canónicas explicaron el 90.6 y 59.8%; respectivamente, de la varianza de las variables dependientes. La primera correlación canónica en ambos lagos fue de 0.95 ($p > 0.05$). La segunda correlación canónica fue de 0.77 ($p > 0.05$), para ambos lagos. Los valores de desviación estándar fueron elevados y pudieron ocultar las posibles relaciones entre la biomasa y los parámetros ambientales.

Tabla 9. Eigenvalores, correlaciones canónicas y varianza extraída del ACC realizado con la biomasa y variables ambientales de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México.

Eje	Eigenvalor	Correlaciones canónicas	Proporción de la varianza explicada	
			Biológicas	Ambientales
1	8.63	0.95	24.65	3.40
2	1.42	0.77	4.52	7.03

Lago El Sol

En la primera dimensión se explicó el 72 % de la varianza, el porcentaje de arenas fue la variable que mayor peso tuvo, seguida de la temperatura y la MO. *H. vulgaris* y *N. pardalis* tuvieron una correlación negativa con estas variables, es decir, estas especies tuvieron una biomasa mayor en los meses donde hay un menor porcentaje de arenas, materia orgánica y temperaturas bajas. Las otras dos especies restantes no mostraron una correlación con ninguna de las variables ambientales.

En la segunda dimensión se explica el 12 % de la varianza, y la variable con mayor peso fue la concentración de OD y el pH. *H. vulgaris* presentó una correlación negativa con la concentración de OD mientras que *Physa* sp. tuvo una correlación positiva con esta variable al igual que con el pH. Lo anterior significa que, cuando la concentración de OD es alta, hay una biomasa mayor de *Physa* sp. y una menor biomasa de *H. vulgaris* (Fig. 27).

Tabla 10. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos del ACC efectuado con las variables ambientales y la biomasa de los MIB del lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

Ambientales	
Variabales	Ejes

Biológicas	
Variabales	Ejes

	1	2
pH	0.12	-0.13
T	0.17	-0.5
OD	-0.009	-0.12
OD%25	0.11	-0.09
K₂₅	0.12	-0.1
MO	0.15	-0.1
Arenas	0.33	-0.03
Limos	0.12	-0.09
Arcillas	-0.008	-0.05

	1	2
<i>L. hoffmeisteri</i>	0.01	0.08
<i>N. pardalis</i>	-0.48	0.29
<i>H. vulgaris</i>	-0.84	-0.04
<i>Physa</i> sp.	0.12	-0.20

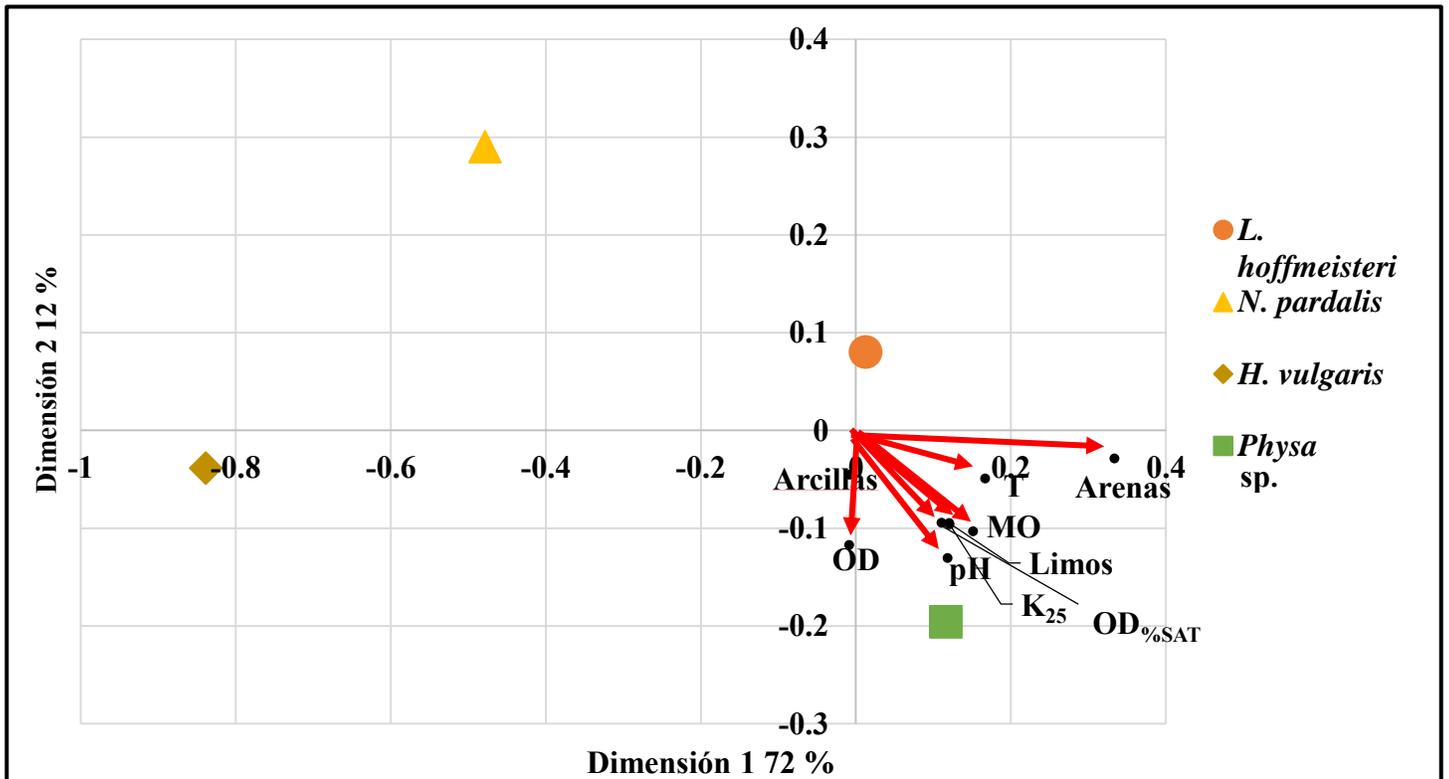


Figura 27. Ordenación de la biomasa de las especies MIB con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para el lago El Sol, Nevado de Toluca, México.

Lago La Luna

El eje de la primera dimensión de la biomasa de los MIB del lago La Luna representó el 72 % y se encontró dominado por las arenas, la temperatura y el porcentaje de MO. *L. hoffmeisteri* tuvo una relación negativa con el porcentaje de arenas y MO. Igualmente, *L. variegatus* sostuvo una relación negativa con las arenas, mientras que para *P. branickii* fue positiva.

En cuanto a la segunda dimensión en el lago La Luna, representó el 12 % y está controlada por el pH y la MO. En esta dimensión, *N. pardalis* presentó una relación negativa con la conductividad eléctrica, materia orgánica y el pH, es decir, la biomasa de *N. pardalis* disminuye conforme aumentan las variables antes mencionadas (Fig. 28).

Tabla 11. Pesos cruzados de los coeficientes canónicos del ACC efectuado con las variables ambientales y la biomasa de los MIB del lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

Ambientales		
Variables	Ejes	
	1	2
pH	0.1	-0.11
T	0.18	-0.03
OD	0.11	-0.1
OD%25	0.11	-0.09
K₂₅	0.005	-0.07
MO	0.13	-0.07
Arenas	-0.41	-0.23
Limos	0.12	-0.9

Biológicas		
Variables	Ejes	
	1	2
<i>L. hoffmeisteri</i>	-0.75	0.06
<i>N. pardalis</i>	-0.06	0.60
<i>L. variegatus</i>	0.05	0.06
<i>P. brackinii</i>	-0.83	-0.35

Arcillas	0.15	-0.7
----------	------	------

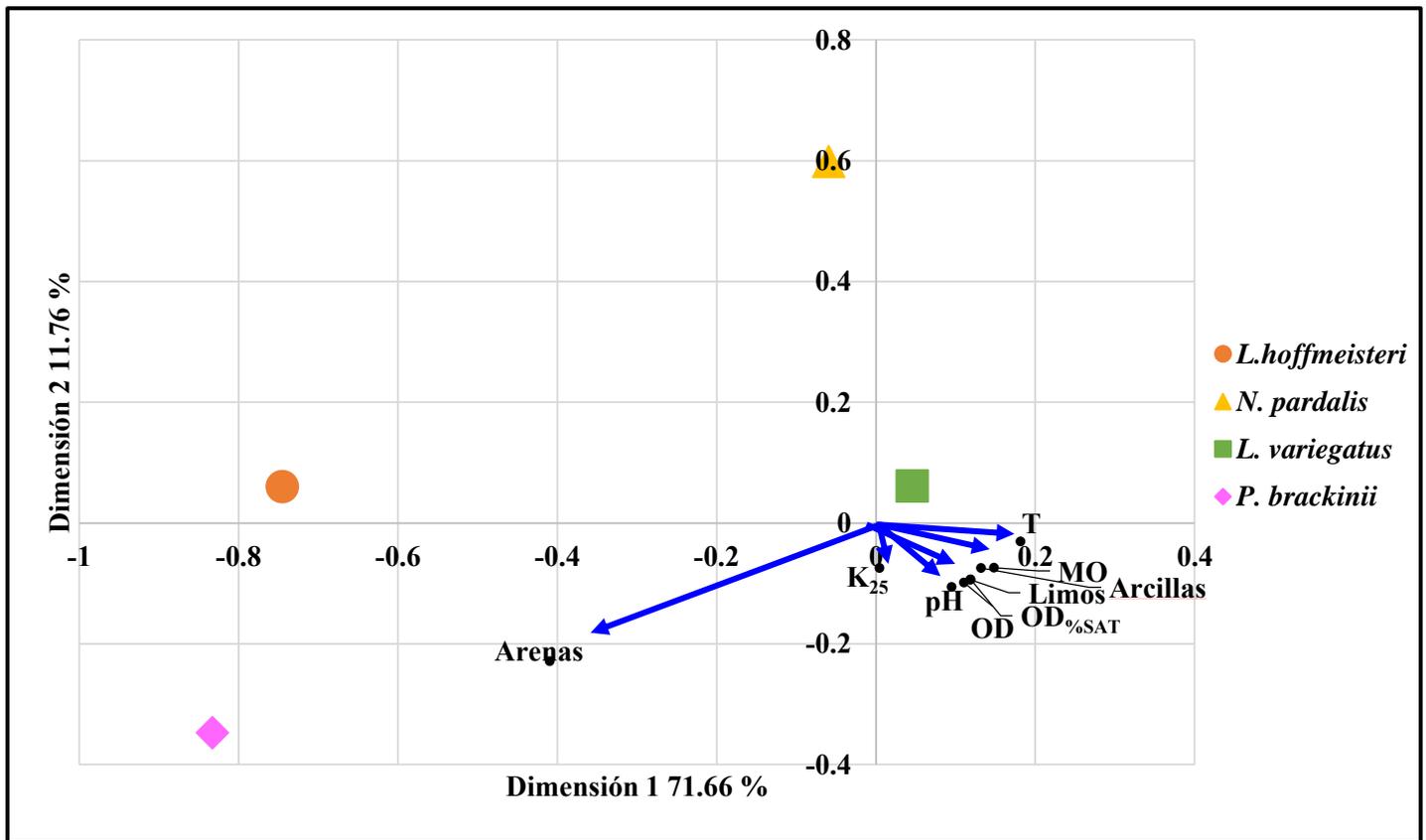


Figura 28. Ordenación de la biomasa de las especies MIB con las variables ambientales obtenido del ACC realizado para el lago La Luna, Nevado de Toluca, México.

7.1.1 Comparación entre lagos

A pesar de que los lagos El Sol y La Luna están sujetos a las mismas condiciones climáticas, en este estudio se encontraron diferencias significativas entre sus características ambientales. Para la temperatura ($U= 79, p > 0.05$), el oxígeno disuelto [mg L^{-1} ($U= 78 p > 0.05$) y porcentaje de saturación de oxígeno disuelto ($U= 80, p > 0.05$)], la materia orgánica ($U= 52.5, p > 0.05$) y los sedimentos [arenas ($U= 64.5, p > 0.05$), limos ($U= 56, p > 0.05$) y arcillas ($U= 54, p > 0.05$)]; no se encontraron diferencias significativas. Sin embargo, el pH ($U= 4, p < 0.001$) y la conductividad eléctrica ($gl= 24, p < 0.001$) fueron significativamente diferentes entre lagos para el ciclo de muestreo. Con relación a los parámetros biológicos,

tanto la densidad como la biomasa de los MIB del lago El Sol son mayores a los del lago La Luna. Sin embargo, las amplias desviaciones estándar enmascaran estas diferencias. La riqueza taxonómica total ascendió a 6 *taxa*, con 4 *taxa* en cada lago. Dos se encontraron en ambos lagos (*L. hoffmeisteri* y *N. pardalis*), dos especies son exclusivas de El Sol (*H. vulgaris* y *Physa* sp.) y dos especies son exclusivas de La Luna (*P. branickii*, *L. variegatus*).

8. Discusión

8.1 Parámetros ambientales

El intervalo de temperatura en ambos lagos es parecido a lo observado en otros lagos alpinos tropicales (Tabla 13a). Sin embargo, al compararlos con lagos alpinos templados, se observó que estos lagos presentan una estacionalidad marcada, con temperaturas que van desde los 0 °C en invierno y hasta los 20 °C en verano (Lotter *et al.*, 2002; Toro *et al.*, 2006; Rogora *et al.*, 2013; Dumnicka *et al.*, 2015) (Tabla 13b). Igualmente, en los lagos árticos alpinos, se tuvieron extremos de temperatura, ya que permanecen cubiertos de hielo (con espesor de 4 m) de 8 a 11 meses al año, alcanzando temperaturas de 0 °C en invierno a 18 °C en verano (Bonilla *et al.*, 2005; Kling, 2009; Małgorzata *et al.*, 2012) (Tabla 13c). Los lagos tropicales alpinos no llegan a presentar temperaturas tan bajas debido al porcentaje de insolación que reciben por su posición geográfica (Jacobsen y Dangles, 2017).

El pH de ambos se encontró dentro del rango reportado en lagos tropicales alpinos (Tabla 13a). Ambos lagos presentan un pH equiparable al que se observa en lagos alpinos templados (Tabla 13b) y árticos (Tabla 13c).

Tabla 12. Valores de **T** = temperatura, **OD** = oxígeno disuelto, **K₂₅** = conductividad eléctrica, pH de los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, registrados en estudios previos.

México	T	pH	K ₂₅	OD mg L ⁻¹	Referencias
Sol	8.5	5.5	16	6.8	Alcocer et al., 2004
Sol	8.5	5.48	15.91	6.8	Delgado, 2004
Sol	8.5	5.4	16	6.8	Ardiles, 2007

Sol	8.8	6.9	57.9	7.17	Delgado, 2008
Sol	8.57	7.08	57.8	7.19	Hernández, 2008
Sol	9.2	5.5	16	6.6	Ibarra, 2015
Sol	8.5	6.7	58.1	7.3	Ibarra, 2015
Sol	9.3	7.8	63	6	Este estudio 2017-2018
Luna	8.5	4.7	14	6.77	Alcocer et al., 2004
Luna	8.5	4.71	13.69	6.73	Delgado, 2004
Luna	8.6	4.7	14	6.8	Ardiles, 2007
Luna	8.8	5.4	6.2	6.96	Delgado, 2008
Luna	8.54	5.4	5	7.01	Hernández, 2008
Luna	9.4	6.2	9	6.9	Cuna et al., 2013
Luna	8.5	4.7	13.7	6.8	Ibarra, 2015
Luna	8.6	5.4	6.1	7	Ibarra, 2015
Luna	9.1	5.1	12	6.9	Este estudio 2017-2018

Tabla 13a. Tabla comparativa de parámetros fisicoquímicos de diferentes lagos alpinos en el mundo: a) lagos alpinos tropicales, b) lagos alpinos templados c) lagos alpinos árticos.

LAGOS ALPINOS TROPICALES					
	T °C	pH	K₂₅	OD mg L⁻¹	Referencias
Ecuador, lagunas verdes					Terneus <i>et al.</i> , 2019
Laguna 1	10.2	6.2			
Laguna 2	12.1	6.5			
Laguna 3	12.8	5.4			
Laguna 4	12	5.3			
Laguna 5	9.2	5.7			
Bolivia					Aguilera, 2013
Patakkota	8				
Moracota	8.8				
San José	11				
Mazuni	9.8				
Challviri	11				
Ecuador					
San Pablo		6.8	250-300		Gunkel, 2003
Costa Rica					Hernández <i>et al.</i> , 2018
Valle de las Morrenas		7.87			
Ditkevu		7.72			
Chile					Dorador <i>et al.</i> , 2003
Chungará			1,100-1,600	3	
Perú					
Junín				1-2	Huamán <i>et al.</i> , 2013

LAGOS ALPINOS TEMPLADOS					
	T °C	pH	K ₂₅	OD mg L ⁻¹	Referencias
España					
Península Ibérica (25 lagos)		6.64	9.5	10-12: invierno 7-8: verano	Toro <i>et al.</i> , 2006
Suiza					Dumnicka <i>et al.</i> , 2015
Bianco		7.8			
Matörgn		6.5	13		
Cristallina		5.6	8		
Laiozz		6.1	8		
Hagelseewli			190		
Tibet					
Nam Co			1,851		Wang, 2009

LAGOS ALPINOS ÁRTICOS					
	T °C	pH	K ₂₅	OD	Referencias
Svalbard					Małgorzata <i>et al.</i> , 2012
Veslekuplen		8.2	169		
Ytertjona		7.9	153		
Spalen		7.7	120		
Tenndammen		7	323		
Canadá					
Nnunavut		8.3			Namayandeh y Quinlan, 2011
Noel		7.1		7-5	Paquette-Struger <i>et al.</i> , 2018

La concentración de oxígeno disuelto en El Sol y La Luna se ubicó por arriba del promedio en comparación con otros lagos tropicales (Tabla 13a). La variación del oxígeno disuelto en el lago Chungará en Chile es menor debido a una reducción en el volumen de agua y al aumento de la temperatura en los últimos años (Dorador *et al.*, 2003); en cuanto al lago Junín, en Perú, su baja concentración de oxígeno disuelto se debe al alto contenido de materia orgánica (Huamán *et al.*, 2013). A su vez, en comparación con lagos templados alpinos, los valores de oxígeno disuelto en los lagos El Sol y La Luna fueron menores (Tabla

13b). Durante el invierno, la capa superior de los lagos alpinos templados y árticos se congelan provocando el aislamiento del lago con la atmósfera y un agotamiento progresivo del oxígeno en la capa de agua más cerca del sedimento (hasta 0.1 mg L^{-1}); no obstante, hay una tendencia al aumento de la temperatura media del aire que está afectando la formación de hielo y mantiene el oxígeno de fondo (Kling, 2009).

El promedio de la conductividad eléctrica encontrada en los lagos El Sol ($60 \pm 17 \text{ }\mu\text{S cm}^{-1}$) y La Luna ($12 \pm 3 \text{ }\mu\text{S cm}^{-1}$) varió de lo observado en lagos alpinos tropicales, templados y árticos. En la parte tropical se observan valores de conductividad eléctrica elevados (Tabla 13a). Por ejemplo, el lago San Pablo, Ecuador, tiene altos niveles de evaporación y tendencias a la eutrofización. Los lagos El Sol y La Luna se ubican dentro de una cuenca endorreica pero no reciben aporte de ningún río. Su principal aporte de sales es de origen glacial, por precipitación e intemperismo de la roca madre (Alcocer *et al.*, 2004).

En los lagos alpinos templados, se encuentran lagos con una conductividad eléctrica promedio por encima y por debajo de la de los lagos El Sol y La Luna (Tabla 13b). El Lago Matörgrn en Suiza, presentó una conductividad eléctrica similar a lo encontrado en La Luna, ya que ambos lagos son ultraoligotróficos (Ibarra-Morales *et al.*, 2019), con áreas y profundidad parecidas. El Lago Matörgrn, tiene un área de 2.5 ha y una profundidad de 12 m; mientras que La Luna tiene una profundidad de 10 m y un área de 3.1 ha (Caballero y Cuna, 2018). Los lagos Cristallina y Laiozz tienen áreas más reducidas por lo cual una zona menor de captación de sales (Dumnicka *et al.*, 2015). Sin embargo, el lago Hagelseewli, a pesar de tener un área de 4.1 ha y una profundidad de 53 m, mantiene largos períodos de cobertura de hielo que dan como resultado condiciones anóxicas lo que propicia la acumulación de materia orgánica y sales (Lotter *et al.*, 2002).

En cuanto a los lagos alpinos árticos, son relativamente diluidos. Presentan una conductividad eléctrica promedio máxima de $3,000 \text{ }\mu\text{S cm}^{-1}$; esto se debe en gran parte al permafrost subyacente, que aísla sus aguas del intemperismo del suelo (Kling, 2009).

La conductividad eléctrica promedio del lago El Sol ($60 \pm 17 \text{ }\mu\text{S cm}^{-1}$) fue mayor que la del lago La Luna ($12 \pm 3 \text{ }\mu\text{S cm}^{-1}$), lo que puede deberse al tamaño de la cuenca, ya que de acuerdo con Amienta *et al.*, 2000 ambos tienen los mismos regímenes de precipitación y evaporación. El lago El Sol tiene una cuenca más grande lo que permite una mayor incorporación de sales del entorno (Jacobsen y Dangles, 2017).

De acuerdo con lo observado en la Estación 15,062, Servicio Meteorológico Nacional del periodo 1951-2010 en enero y febrero, la tasa de precipitación es menor a la tasa de evaporación (Fig. 3), provocando que las sales se concentren en el agua por una alta tasa de evaporación; por ende, la conductividad eléctrica aumenta en comparación en ambos lagos. Al contrario, en los meses de julio y agosto, donde la tasa de precipitación aumenta diluyendo las sales en el agua; disminuyendo la conductividad eléctrica.

El lago La Luna presenta valores menores de conductividad eléctrica al Lago El Sol y similares a otros registros en el mismo lago. En el lago El Sol, ha habido un aumento significativo de conductividad eléctrica de $32.6 \mu\text{S cm}^{-1}$ y un descenso de $2.4 \mu\text{S cm}^{-1}$ en lago La Luna en los últimos 17 años (Ibarra-Morales *et al.*, 2020).

Con respecto al sedimento de fondo, ambos lagos presentan una textura franco-limosa. Este tipo de sedimento es comúnmente reportado en la zona profunda de lagos alpinos tanto tropicales (Huamán *et al.*, 2013), como templados (Granados y Toro. 2000) y árticos (Beaty *et al.*, 2006). La fuente de los sedimentos en los lagos El Sol y La Luna es la cuenca de drenaje (Vigliani *et al.*, 2009) que, en este caso, es de origen volcánico.

8.2 Parámetros biológicos

8.2.1 Composición faunística

Todos los *taxa* encontrados en este estudio se han reportado en diferentes lagos alpinos del mundo que comparten características fisicoquímicas con los lagos El Sol y La Luna (Tabla 14). Por ejemplo, *N. pardalis* está presente en lagos con $\text{pH} > 5$ con temperaturas frías (De Mendoza y Catalán, 2010; Baturina *et al.*, 2020). *L. hoffmeisteri* es una especie cosmopolita, pues se encuentra tanto en lagos alpinos templados (De Mendoza y Catalán, 2010), como árticos (Baturina *et al.*, 2020) y antárticos (Cárcamo *et al.*, 2019); habita arenas y limos, con y sin cobertura vegetal (Baturina *et al.*, 2020). Se ha reportado en la zona litoral de El Sol en el periodo 2000-2001, en sedimentos de textura arenosa con y sin vegetación (Oseguera *et al.*, 2016). En este estudio, el sedimento de fondo de ambos lagos es franco-limoso.

P. branickii se encuentra distribuida en el hemisferio norte, en lagos alpinos que no rebasen los $18 \text{ }^\circ\text{C}$ y con un pH ácido (< 7) (Robinson *et al.*, 2007; Ilyashuk *et al.*, 2010;

Novikmec *et al.*, 2015); análogo a las condiciones de La Luna en este periodo. En años pasados, El Sol presentó esta misma especie cuando tenía condiciones ácidas (Oseguera *et al.*, 2016; Moreno *et al.*, 2020).

De los otros *taxa* encontrados en el lago El Sol, *H. vulgaris* ha sido ubicada en lagos templados y tropicales en diferente altitud; por ejemplo, a 489 m s.n.m. (Armitage, 1997), 1,018 m s.n.m (Morales *et al.*, 2018) y lagos alpinos en zonas templadas (De Mendoza y Catalán, 2010). El género *Physa* está presente en lagos con pH básico (Martinez y Rogowski, 2011; Angeler, *et al.* 2012; Yi, *et al.* 2018) con una distribución en latitudes altas y con extensión en América Central y del Sur (Wethington, 2004).

L. variegatus es una especie cosmopolita reportada en Asia, Europa y América (Pickavance, 1971; Marchese *et al.*, 2015). Es común en cuerpos acuáticos ácidos con un pH entre 3.3 a 6.0 unidades y con sedimentos de tamaño de gravas y arenas (Dumnicka, 1994). Se reporta de aguas con pH ácido (Kaygorodova *et al.*, 2012; Marchese *et al.*, 2015) y en la zona litoral de El Sol en 2000-2001 cuando el pH se encontró en un intervalo promedio de 5 a 6 (Oseguera *et al.*, 2016).

Tabla 14. Tabla comparativa la riqueza de diferentes lagos alpinos en el mundo. S_{MIB} : Riqueza total de MIB, S_O : Riqueza Oligochaeta, S_C : Riqueza Chironomidae, S_G : Riqueza Gastropoda.

LAGOS ALPINOS TEMPLADOS					
Eslovaquia					
Lago	S_{MIB}	S_O	S_C	S_G	Referencias
Starolesnianske pleso*	5	1	4	-	Bitušík, <i>et al.</i> 2010
Suiza					
Lago	S_{MIB}	S_O	S_C	S_G	Referencias
Mäsen	10	-	5	-	Angeler, <i>et al.</i> 2012
Stora Skärsjö	9	-	3	-	
Brännträsket	10	-	2	1	
Fräckjön	10	-	2	-	
Stensjön	10	-	1	1	
China					
Lago	S_{MIB}	S_O	S_C	S_G	Referencias
Baiyangdian	-	2	-	4	Yi, <i>et al.</i> 2018
LAGOS ALPINOS ÁRTICOS					
Canadá					
Lago	S_{MIB}	S_O	S_C	S_G	Referencias
Iqaluit-Rankin (17 lagos)	40	1	18	2	Namayandeh <i>et al.</i> , 2011
LAGOS ALPINOS ANTÁRTICOS					
Chile					
Lago	S_{MIB}	S_O	S_C	S_G	Referencias
Castor	12	1	2	-	Cárcamo <i>et al.</i> , 2019
El Salto	4	1	1	-	
Bandera	2	1	-	-	
LAGOS ALPINOS TROPICALES					
Chile					
Lago	S_{MIB}	S_O	S_C	S_G	Referencias
Junin	4	-	-	-	Huamán <i>et al.</i> , 2013

8.2.2 Riqueza Específica

La riqueza específica es mayor en el lago El Sol que en el lago La Luna lo que se ha relacionado con el pH más ácido de La Luna y la introducción de la trucha en El Sol. El Nevado de Toluca está expuesto al depósito atmosférico de compuestos ácidos

(principalmente de sulfatos y nitratos), que se originaron predominantemente a partir de cantidades extremadamente altas de emisiones de la zona industrial y urbana de las ciudades de Toluca e incluso de la Ciudad de México (Ibarra–Morales *et al.*, 2020). Múltiples autores han relacionado la pérdida de biodiversidad debido al cambio en el pH; por ejemplo, Bitušík *et al.* (2016) y Angeler y Johnson (2012) reportan la recolonización y recuperación de la comunidad de invertebrados bentónicos tras eventos de acidificación del agua; adicionalmente, Nussbaumer *et al.* (2014) encontraron una relación positiva entre lagos menos ácidos con una mayor riqueza de especies en lagos árticos.

Por otro lado, se ha visto que la riqueza específica disminuye con la altitud (Füreder *et al.*, 2006; Cárcamo *et al.*, 2019; Clayton *et al.*, 2019; Marathe *et al.*, 2020) debido particularmente a que los organismos están sometidos a altas radiaciones nocivas (p.ej., UV–B) (Aguilera *et al.*, 2013). Adicionalmente, la altitud determina la capacidad de dispersión y colonización de las especies (Čiamporová–Zaťovičová y Čiampor, 2018), ambos son procesos claves para el ensamble de las comunidades de estos lagos (Catalán *et al.*, 2006).

Ambos lagos se encuentran en el rango de variación de la riqueza taxonómica de los lagos El Salto (S= 4) y Banderas (S= 2) de Chile y el lago Junin en Perú (S= 3), por arriba de los valores de riqueza de los lagos árticos de Canadá (S= 2-3) y por debajo de la riqueza de los templados (S= 5-10) (Tabla 14).

8.2.3 Abundancia

Tanto en los lagos alpinos tropicales de este estudio como en otros del mundo (Tapia *et al.*, 2018), templados (Wolfram *et al.*, 2002) y árticos (Nussbaumer *et al.*, 2014; Loskutova, 2020), se ha encontrado al orden Oligochaeta como uno de los grupos de MIB con mayor abundancia (Tablas 15 y 16). En la parte tropical, en Perú, se muestrearon 12 lagos alpinos, donde los oligoquetos fueron los organismos con mayor abundancia, siendo predominante la familia Lumbriculidae. Esta abundancia estuvo relacionada positivamente con valores de pH básicos (7 – 9) (Tapia *et al.*, 2018). De igual forma, en La Luna, la densidad de *L. variegatus* estuvo positivamente relacionada con el pH, a valores menores de pH, menor la densidad de *L. variegatus*. El pH de La Luna fue ácido con un promedio de 5.1 ± 0.6 , por ello *L. variegatus* fue la especie con menor densidad promedio durante el ciclo anual en este lago.

En los lagos árticos reportados por Nussbaumer *et al.* (2014), se hallaron a los oligoquetos como uno de los grupos más abundantes en lagos ácidos, con pH entre 5.0 y 6.6 unidades. La familia Tubificidae, se presentó en todo el rango de variación de pH, aunque fue más abundante en un pH de 6. En este estudio, en el lago El Sol se encontró que la densidad de *L. hoffmeisteri* estuvo positivamente relacionada con el pH. El pH básico del lago El Sol (7.83 ± 1.31) permite que *L. hoffmeisteri* sea la especie con mayor densidad promedio. En el lago La Luna, *L. hoffmeisteri* también es la especie con mayor densidad; sin embargo, en el lago El Sol esta densidad es mayor.

N. pardalis es la segunda especie con mayor abundancia dentro del grupo de los oligoquetos para ambos lagos; se ha reportado como especie abundante en lagos alpinos templados y árticos (Tabla 15 y 16).

Tabla 15. Tabla comparativa de abundancia (org.) de diferentes lagos alpinos en el mundo.

LAGOS ALPINOS TROPICALES			
Chile			
Lago	Taxa	Abundancia (org.)	Referencia
Bandera	Oligochaeta	1.33	Cárcamo <i>et al.</i> , 2019

LAGOS ALPINOS TEMPLADOS			
Eslovaquia			
Lago	Taxa	Abundancia (org.)	Referencia
Starolesnianske pleso	Oligochaeta	19,866	Bitušík, <i>et al.</i> 2010
Suiza			
Lago	Taxa	Abundancia (org.)	Referencia
Lagos Berneces	Nematoda	2	Maiolini, <i>et al.</i> 2006
	Gastropoda	1	
	Oligochaeta	22	
	Chironomida	1	
España/Francia			
Lago	Taxa	Abundancia (org.)	Referencia
Pirineos	Hydra	547	De Mendoza y Catalán, 2010
	Lumbriculidae	752	
	Naididae	16,496	
	Tubificidae	2,219	

LAGOS ALPINOS ÁRTICOS			
Canadá			
Lago	Taxa	Abundancia (org.)	Referencia
Big Dam West	Nematoda	3	Nussbaumer <i>et al.</i> , 2014
	Lumbriculidae	56	
	Tubificidae	5	
George	Nematoda	3	
	Tubificidae	1	
North Cranberry	Nematoda	3	
	Tubificidae	6	
Puzzle	Nematoda	4	
Back	Tubificidae	6	
Beaverskin	Tubificidae	10	
Upper silver	Tubificidae	21	
Turtle	Lumbriculidae	53	
	Tubificidae	9	
McGrinty	Lumbriculidae	31	
Peskowesk	Lumbriculidae	33	

Tabla 16. . Tabla comparativa de abundancia relativa (%) de diferentes lagos alpinos en el mundo.

LAGOS ALPINOS TEMPLADOS			
Canadá			
Lago	Taxa	Abundancia Relativa %	Referencia
Rankin	Gastropoda	4	Namayandeh <i>et al.</i> , 2011
	Oligochaeta	10	
Iqaluit	Oligochaeta	8	
Italia			
Lago	Taxa	Abundancia Relativa %	Referencia
Piedmond	Oligochaeta	11	Maiolini <i>et al.</i> , 2006
	Chironomida	0.3	
Trentino	Oligochaeta	0.7	
Alto Aldige	Nematoda	3.7	
	Oligochaeta	1.5	

LAGOS ALPINOS TROPICALES			
Chile			
Lago	Taxa	Abundancia (org.)	Referencia
Bandera	Oligochaeta	1.33	Cárcamo <i>et al.</i> , 2019
Etiopía			
Lago	Taxa	Abundancia (org.)	Referencia
Hayq	Litoral	Nematoda	89
		Naididae	89
		<i>Lumbriculus variegatus</i>	173
		<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	178
Sublitoral		Nematoda	74
		Naididae	67
		<i>Lumbriculus variegatus</i>	111
		<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	89
Fondo	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	22	

LAGOS ALPINOS TEMPLADOS			
Austria			
Lago	Taxa	Abundancia Relativa %	Referencia
Traunsee	Litoral	Nematoda	17
			14
			2
		Oligochaeta	4
			6
			9
		Copepoda	2
			22
			4
		Profundo	Nematoda
	11		
	68		
	34		
Oligochaeta	66		
	65		
	25		
	20		
Copepoda	2		
	5		
	5		
	4		
Rusia			
Lago	Taxa	Abundancia Relativa %	Referencia
Nomama	<i>L. variegatus</i>	5	Kaygorodova <i>et al.</i> , 2012
Aelita	<i>L. variegatus</i>	19	

Tabla 16. . Tabla comparativa de abundancia relativa (%) de diferentes lagos alpinos en el mundo.

LAGOS ALPINOS TROPICALES			
Perú			
Lago	Taxa	Abundancia Relativa %	Referencia
Alcacochoa	Physidae	4	Tapia <i>et al.</i> , 2018
Canchis	Lumbriculidae	1	
	Naididae	2	
	Tubificidae	21	
	Physidae	1	
Churuca	Lumbriculidae	2	
	Physidae	4	
Lacsacochoa	Tubificidae	18	
Huaroncocha	Lumbriculidae	40	
	Tubificidae	10	
Huascarcocha	Lumbriculidae	88	
Huacochoa	Lumbriculidae	57	
Leoncocha	Tubificidae	37	
Marca	Lumbriculidae	79	
	Naididae	19	
	Physidae	175	

LAGOS ALPINOS TROPICALES			
Perú			
Lago	Taxa	Abundancia Relativa %	Referencia
Pomacocha	Lumbriculidae	37	Tapia <i>et al.</i> , 2018
	Naididae	31	
	Physidae	364	
Santa Catalina	Lumbriculidae	1	
	Naididae	2	
	Tubificidae	1	
	Physidae	2	
Ticticocha	Lumbriculidae	83	
	Physidae	220	
Yuracmayo	Lumbriculidae	32	
	Tubificidae	33	

8.2.4 Densidad

La densidad anual de MIB en el lago El Sol es mayor en el lago La Luna, como se ha registrado en años anteriores (Rojas, 2004; Oseguera *et al.* 2016). Las enormes desviaciones estándar enmascaran esta diferencia.

Para ambos lagos, los oligoquetos fueron el grupo con mayor aporte de densidad en ambos lagos; además, se encuentran dentro de los *taxa* con mayor contribución a la densidad global de los MIB en lagos alpinos (Tabla 17). En el lago Redó, un lago alpino templado en los Pirineos, España, se encontró que la familia Oligochaeta presentó una mayor densidad en presencia de sedimentos finos (Rieradevall *et al.*, 1999), de la misma manera, la familia Lumbriculidae y Tubificidae presentan mayor densidad en este tipo de sedimentos (Dumnicka *et al.*, 2015). En el lago La Luna, acorde con los resultados del ACC, la densidad de *L. variegatus*, aumenta conforme aumenta el porcentaje de limos y arcillas, como los ejemplos antes vistos. Adicionalmente, en el ACC del lago La Luna, *L. variegatus* presentó correlaciones positivas con la temperatura, pH, OD y OD_{%SAT}. En cuanto a *P. branickii*, su densidad dependió positivamente de las arenas.

Para el Lago El Sol, el análisis de correlaciones canónicas observamos que la densidad de *Physa* sp. aumentó con la temperatura, el porcentaje de MO y arenas. Por otro lado, *H. vulgaris* tuvo una correlación negativa con las variables anteriores. Así mismo, encontramos que *L. hoffmeisteri* tuvo una relación positiva con el OD y el pH. Sin embargo, *N. pardalis* tuvo una relación negativa con el pH.

Tabla 17. Tabla comparativa de densidad de diferentes lagos alpinos en el mundo.

LAGOS ALPINOS TEMPLADOS			
Eslovaquia			
Lago	Taxa	Densidad ind m ⁻²	Referencia
Lago Ontario	Oligochaeta	800	Lozano <i>et al.</i> , 2001
Rusia			
Lago	Taxa	Densidad ind m ⁻²	Referencia
Avkit	<i>L. variegatus</i>	20	Kaygorodova <i>et al.</i> , 2012
Nomama	<i>L. variegatus</i>	20	
Aelita	<i>L. variegatus</i>	160	
Ozerny	<i>N. pardalis</i>	7	
LAGOS ALPINOS TROPICALES			
Perú			
Lago	Taxa	Densidad ind m ⁻²	Referencia
Junin	Total	55.5 ± 24.6	Huamán <i>et al.</i> , 2013

8.2.5 Biomasa

La biomasa del lago El Sol (325 ± 933 mg PHF m⁻²) fue mayor a la de La Luna (160 ± 480 mg PHF m⁻²); sin embargo, la diferencia no fue significativa.

L. hoffmeisteri fue la especie con mayor aporte de biomasa en ambos lagos alpinos. De acuerdo con el análisis de correlación entre la biomasa y los parámetros físico-químicos en el lago La Luna, la biomasa de esta especie estuvo relacionada negativamente con el porcentaje de arenas y la temperatura. La clase Oligochaeta, se encuentra mayormente en sedimentos finos en las zonas profundas de lagos alpinos árticos, templados y tropicales. En el lago La Luna, de acuerdo con el ACC, la biomasa de esta especie también tuvo una correlación negativa con la presencia de materia orgánica, a pesar de que la materia orgánica no varía significativamente a lo largo del año, el lago La Luna presenta un promedio mayor que el lago El Sol.

N. pardalis fue la segunda especie con mayor aporte de biomasa promedio anual en ambos lagos. La biomasa la familia Naididae tiende a aumentar durante el verano probablemente por la estimulación de la reproducción asexual debido al aumento en la

temperatura y disponibilidad de alimento (Learner *et al.*, 1978). Aunque en el lago El Sol, el aumento de temperatura coincide con aumentos en el porcentaje de materia orgánica, no se observa un aumento en la biomasa de *N. pardalis*, acorde con el ACC. En este lago el análisis de correlación canónica entre la biomasa con la temperatura y la materia orgánica es negativa, lo cual puede ser consecuencia de la competencia interespecífica. Finalmente la biomasa de *H. vulgaris* disminuyó en presencia de mayor temperatura, porcentaje de MO y OD, mientras que *Physa* sp. tuvo una correlación positiva con esta última variable al igual que con el pH.

9. Comparación entre los periodos de muestreo 2000–2001 y 2017–2018

9.1 Parámetros ambientales

Conforme a la Tabla 18, se observa que la temperatura y el OD (mg L^{-1}) promedio se han mantenido desde el periodo 2000–2001 hasta el periodo del actual estudio (2017 – 2018) (Ibarra–Morales *et al.*, 2020). Sin embargo, ha habido un aumento significativo en el pH del lago El Sol de 2.7 unidades; en el lago La Luna este cambio fue de 0.6 unidades. De igual manera, en el caso de la conductividad eléctrica, ha habido un aumento significativo de $32.6 \mu\text{S cm}^{-1}$ en el lago El Sol y un descenso de $2.4 \mu\text{S cm}^{-1}$ en el lago La Luna (Ibarra-Morales *et al.*, 2020). En este estudio, de acuerdo con el ACP de las variables ambientales, encontramos que una de las variables explicativas de los principales componentes fue la conductividad en ambos lagos.

De acuerdo con la primera hipótesis, en la cual se esperaba un cambio las características ambientales recientes (2017–2018) de los lagos de El Sol y La Luna en comparación a las registradas en 2000–2001 producto del cambio global, podemos evidenciar que en efecto ha habido un cambio significativo tanto en los valores de pH y conductividad eléctrica en ambos lagos. Sin embargo, en la hipótesis se estipulaba la acidificación de ambos lagos y un aumento en la conductividad producto del aumento de temperatura y disminución de la precipitación. En este caso encontramos que el pH del lago El Sol ha aumentado en lugar de haber disminuido. Al momento se desconocen las causas de este aumento, pero podría asociarse al cambio global, ya que la precipitación ácida esperada consecuencia de su cercanía a la zona industrial del Estado de México, no se vio reflejada. El acarreo de iones precursores (SO_2 y NO_x) y la radiación ultravioleta promueven la generación de especies ácidas como NO_3^- y SO_4^{2-} . Ibarra-Morales y colaboradores (2020), demostraron que las

condiciones más ácidas ($\text{pH} < 5$) en el Nevado de Toluca están asociadas al aumento de NO_3^- y SO_4^{2-} cuando el viento proviene de las ciudades de Toluca y México durante la época de lluvias (julio-septiembre). El resto de los meses, el calcio (Ca^{2+}) parece neutralizar estas especies ácidas (Ibarra-Morales *et al.*, 2020). En el segundo punto de la hipótesis se esperaba un aumento en la temperatura promedio del agua y con ello una reducción en la concentración del oxígeno disuelto, así como una mayor tasa de evaporación provocando la acumulación de sales en los lagos incrementando la conductividad eléctrica. Como se observó en este estudio no se encontraron diferencias significativas en la temperatura o en el oxígeno disuelto. Aunque, se ha observado una disminución en el nivel del agua de ambos lagos (Alcocer *et al.*, 2020c) que en La Luna es significativo ($p < 0.0001$) (El Sol $U = 54.5$, $p > 0.05$).

Tabla 18. Tabla comparativa de las características ambientales del agua de fondo y sedimento de los lagos El Sol y La Luna en dos ciclos anuales (2000-2001 / 2017-2018) (**Prom.** = promedio, **DE** = desviación estándar, **Mín.** = mínimo, **Máx.** = máximo, **T** = temperatura, **pH**, **OD** = oxígeno disuelto, **K₂₅** = conductividad estandarizada a 25°C, **MO**= materia orgánica y composición textural (%).

Agua	2000–2001						2017–2018					
	Lago El Sol <small>PROM ZONA PROFUNDA</small>			Lago La Luna			Lago El Sol			Lago La Luna		
	Prom ± DE	Mín.	Máx.	Prom / DE	Mín.	Máx.	Prom / DE	Mín.	Máx.	Prom ± DE	Mín.	Máx.
T (°C)	8.56 ± 1.96	5.35	10.74	8.46 ± 1.73	5.52	10.51	9.3 ± 1.6	6.2	11.2	9.1 ± 2.1	5.6	11.6
pH	5.37 ± 0.27	4.97	5.75	4.71 ± 0.36	4.5	5.83	7.8 ± 1.3	5.4	9.6	5.1 ± 0.6	4	6.3
OD (mg L ⁻¹)	6.72 ± 0.77	5.65	7.67	6.74 ± 0.84	5.84	8.50	6 ± 2	2.8	8.5	6.9 ± 0.3	6.3	7.5
OD (%)	93.30 ± 7.31	82.95	105.95	94.71 ± 8.65	85.13	114.27	69 ± 22	33	96	78 ± 4	70	83
K ₂₅ (μS cm ⁻¹)	16.13 ± 0.87	14.70	17.53	13.72 ± 0.72	12.60	14.90	63 ± 20	41	98	12 ± 3	10	20
Sedimento	2000–2001						2017–2018					
	Lago El Sol <small>PROM ZONA PROFUNDA</small>			Lago La Luna			Lago El Sol			Lago La Luna		
	Prom ± DE	Mín.	Máx.	Prom ± DE	Mín.	Máx.	Prom ± DE	Mín.	Máx.	Prom ± DE	Mín.	Máx.
MO %	12.35 ± 2.94	9.2	15.3	17.9 ± 4.18	11.8	24.1	14 ± 3	10	20	16 ± 3	13	21
Textura (%)	6.21 ± 0.95	4.70	7.30	6.16 ± 0.64	5.17	7.15	-	-	-	-	-	-
Arena	-	-	-	-	-	-	7 ± 5	0	17	6 ± 5	0	17
Limo	-	-	-	-	-	-	81 ± 8	71	94	77 ± 2	75	79
Arcilla	-	-	-	-	-	-	12 ± 10	0.1	29	17 ± 5	7	25

9.2 Parámetros biológicos

9.2.1 Riqueza

En el periodo pasado, en la zona del fondo del lago El Sol se muestrearon dos zonas (Sol1 y Sol2), de las cuales solo se considerará la estación Sol1 ya que se muestreo la misma zona que en el periodo actual. En la estación Sol1 se encontraron las siguientes especies: *L. hoffmeisteri*, *N. pardalis*, *Tubifex tubifex* y *L. variegatus*, una especie de bilvalvo (*Pisidium casertanum*), un hidrozooario (*H. vulgaris*) y un quironómido (*P. branickii*) (Oseguera *et al.*, 2016).

En lago La Luna, solo se muestreó una zona a profundidad donde se encontraron *L. hoffmeisteri* y *P. branickii*. Durante el ciclo de muestreo 2000–2001, considerando solamente la zona profunda de los lagos El Sol (Sol1) y La Luna, se obtuvo una riqueza de nueve especies (Tabla 19) (Oseguera *et al.*, 2016). En el ciclo actual del lago El Sol, dado que no se encontraron las especies *T. tubifex*, *P. casertanum* y *P. branickii*, la riqueza total fue seis especies (Tabla 2), aunque se halló un molusco que no se había registrado antes (*Physa* sp.). En el caso del lago La Luna, se obtuvo una riqueza de cuatro especies donde *L. hoffmeisteri* y *P. branickii* siguen apareciendo, además de *N. pardalis* y *L. variegatus*.

9.2.2 Frecuencia

Las especies con un 100 % de aparición en la estación Sol1 para los años 2000–2001 fueron: *T. tubifex* y *P. casertanum*. Sin embargo, en el periodo 2017–2018 ninguno de estos *taxa* estuvo presente en El Sol. Las especies más frecuentes del periodo actual fueron: *L. hoffmeisteri* y *N. pardalis* (Tabla 19). La baja frecuencia de *L. hoffmeisteri* en el periodo 2000–2001 en El Sol puede deberse a la competencia con demás especies de oligoquetos reportadas (Oseguera *et al.*, 2016), ya que en La Luna es el único oligoqueto presente y su frecuencia fue del 100 % (Tabla 20).

Tabla 19. Tabla comparativa de los parámetros biológicos de los MIB durante el muestreo en el lago El Sol, Nevado de Toluca, México de los periodos 2000 – 2001 y 2017 – 2018. **Frec.** = Frecuencia, **Abun.**=Abundancia, **Dens.**= Densidad, **Bio.**= Biomasa. Los datos del periodo 2000 – 2001 fueron recuperados de Oseguera *et al.*, 2016.

2000– 2001							2017– 2018						
Lago El Sol _{ZONA PROFUNDA SOL 1}							Lago El Sol						
S	Especie	Frec.	Grupo	Abun.	Dens. (org m ⁻²)	Bio. (mgCm ⁻²)	S	Especie	Frec.	Grupo	Abun.	Dens. (org m ⁻²)	Bio. (mg PHF m ⁻²)
Prom. ± DE		%		%	Prom. ± DE	Prom. ± DE	Prom.± DE		%		%	Prom. ± DE	Prom. ± DE
4.7 / 1.4	<i>L. hoffmeisteri</i>	66.7	Oligochaet a	90.8	6541 ± 7414	47.49 ± 54.28	2 / 1	<i>L. hoffmeisteri</i>	83	Oligochaeta	98	2,453 ± 2,949	1036.5 ± 1266.7
	<i>N. pardalis</i>	41.7	<i>P.</i> <i>casertanum</i>	8.73				<i>N. pardalis</i>	75				
	<i>L. variegatus</i>	91.7	Otros	< 1				<i>H. vulgaris</i>	17				
	<i>T. tubifex</i>	100						<i>Physa</i> sp	17				
	<i>H. vulgaris</i>	58.3											
	<i>P. branickii</i>	8.3											
	<i>P. casertanum</i>	100											

Tabla 20. Tabla comparativa de los parámetros biológicos de los MIB durante el muestreo en el lago La Luna, Nevado de Toluca, México de los periodos 2000 – 2001 y 2017 – 2018. **Frec.** = Frecuencia, **Abun.**= Abundancia, **Dens.**= Densidad, **Bio.**= Biomasa. Los datos del periodo 200 – 2001 fueron recuperados de Oseguera *et al.*, 2016.

2000 – 2001						2017 – 2018						
Lago La Luna						Lago La Luna						
S	Especie	Frec.	Abun.	Dens. (org m ⁻²)	Bio. (mgCm ⁻²)	S	Especie	Frec.	Grupo	Abun.	Dens. (org m ⁻²)	Bio. (mg PHF m ⁻²)
Prom. ± DE		%	%	Prom. ± DE	Prom. ± DE	Prom ± DE		%		%	Prom. ± DE	Prom. ± DE
2	<i>L. hoffmeisteri</i>	100	98.16	7955 ± 7349	50.44 ± 54.33	1 / 1	<i>L. hoffmeisteri</i>	92	Oligochaeta	99	787 / 1054	1054 ± 105.4
	<i>P. branickii</i>	100	1.84				<i>N. pardalis</i>	33				
							<i>L. variegatus</i>	8				
							<i>P. branickii</i>	25				

9.2.3 Abundancia

Los oligoquetos fueron el grupo con mayor abundancia relativa tanto en el lago El Sol como en el lago La Luna en ambos periodos de muestreo (Tabla 19 y 20). En el lago El Sol, durante el periodo 2000–2001, *T. tubifex* fue la especie con mayor aporte de abundancia (Sol1 80.86%) seguida de *L. variegatus* (Sol1 17.97%). En La Luna, *L. hoffmeisteri* contribuyó con el 100% de la abundancia (Oseguera *et al.*, 2016). Al comparar con el periodo actual, observamos que *L. hoffmeisteri* es el taxón con mayor aporte en ambos lagos, seguido de *N. pardalis*, en ambos lagos.

9.2.4 Frecuencia-Abundancia

Por su frecuencia y abundancia en la estación Sol1 hubo tres especies dominantes: *T. tubifex*, *L. variegatus* y *P. casertanum*; mientras *L. hoffmeisteri* fue clasificada como frecuente. El resto de las especies del lago El Sol fueron especies raras. En el lago La Luna durante el 2000–2001, se encontró a *L. hoffmeisteri* como especie dominante y *Pagastia* como frecuente (Oseguera *et al.*, 2016). En el actual periodo, en el lago El Sol *L. hoffmeisteri* y *N. pardalis* se clasificaron como dominantes, el resto de las especies se clasificaron como raras. Para La Luna, *L. hoffmeisteri* sigue siendo dominante a pesar de que su frecuencia y abundancia disminuyeron, el resto de las especies se clasificaron como raras.

9.2.5 Densidad

El grupo con mayor aporte de densidad promedio anual fue el de los oligoquetos en los lagos El Sol y La Luna en ambos periodos de muestreo. En el periodo 2000–2001, se encontró que la variación temporal de la densidad de los MIB estaba regulada por la temperatura y el pH, de esta forma, los valores más bajos de densidad se presentaron en la época fría, mientras los valores más altos fueron durante la época cálida en ambos lagos (Oseguera *et al.*, 2016). Para el actual periodo (2017–2018), los valores más bajos de densidad de los MIB en los lagos El Sol y La Luna, se presentaron cuando la temperatura y el pH aumentaron (marzo–junio 2018 en el lago El Sol, en el lago La Luna mayo–agosto 2018). Los máximos de densidad ocurrieron durante la disminución de temperatura (octubre 2017–febrero 2018 para el lago El Sol, para el lago La Luna enero–febrero 2018). Al

comparar ambos promedios anuales de densidad de los periodos 2000–2001 y 2017–2018, no se encontraron diferencias significativas ($U=1$ $p > 0.05$), ambos promedios presentan desviaciones estándar elevadas (Tablas 19 y 20) que ocultan las posibles diferencias entre promedios.

9.2.6 Biomasa

El grupo de los MIB que mayor biomasa aportó en ambos periodos fue el de los oligoquetos. En 2000–2001 la biomasa de ambos lagos fue similar, siendo ligeramente mayor la de La Luna (Tablas 19 y 20). En el periodo 2017 – 2018, la biomasa del lago El Sol fue mayor a la del lago La Luna ($p > 0.05$); sin embargo, en ninguno de los periodos la diferencia fue significativa. Al igual que la densidad, la biomasa en el periodo 2000–2001 tuvo un mínimo durante la disminución de la temperatura y el pH, un máximo cuando la temperatura y el pH aumentaron (Oseguera *et al.*, 2016); y viceversa en el actual periodo. Se comparó la biomasa promedio anual entre periodos por lago; sin embargo, la diferencia no fue significativa ($U=1$ $p > 0.05$) en ninguno de los lagos. A pesar del cambio evidente en ambos lagos (Tablas 19 y 20), las altas desviaciones estándar de cada promedio impiden evidenciar las diferencias entre ellos.

9.2.7 Comparación biológica

En este estudio, la biomasa y densidad estuvo dominada por *L. hoffmeisteri* y *N. pardalis*. Así mismo, la baja frecuencia de *L. hoffmeisteri* en el periodo 2000–2001 (Tabla 19) en El Sol puede atribuirse a la competencia con demás especies de oligoquetos reportadas (Oseguera *et al.*, 2016), ya que en La Luna es el único oligoqueto presente y su frecuencia fue del 100 % (Tabla 20).

Por otro lado, *P. casertanum* presentó una relación negativa con la temperatura y el pH durante el periodo 2000–2001. En este periodo (2017–2018) esta especie desapareció probablemente debido al aumento de pH.

En este periodo, la especie con mayor aporte de biomasa en La Luna sigue siendo *L. hoffmeisteri*. La biomasa de *N. pardalis* tuvo una correlación negativa con la conductividad eléctrica y el pH en el lago La Luna, la conductividad eléctrica en este lago ha disminuido mientras que el pH se ha mantenido ácido, lo cual puede promover el aumento de biomasa de *N. pardalis*.

10. Conclusiones

- La riqueza específica total en los dos lagos ascendió a 6 especies. La riqueza específica encontrada en el Lago El Sol fue 4 especies con un promedio de 2 ± 1 ; asimismo fue de 4 especies en La Luna con un promedio de 1 ± 1 . Ambos lagos se encuentran dentro del rango de variación de otros lagos tropicales alpinos.
- Tanto en el lago El Sol como en el lago La Luna se encontraron 4 especies. En El Sol estas especies fueron: *N. pardalis*, *L. hoffmeisteri*, *H. vulgaris*, y *Physa* sp. Mientras que en el lago La Luna se registraron: *N. pardalis*, *L. hoffmeisteri*, *L. variegatus* y *P. branickii*.
- El lago El Sol presentó una mayor riqueza, abundancia, densidad y biomasa promedio que La Luna, estas diferencias no son evidentes debido a que los valores de desviación estándar fueron elevados.
- El grupo de los oligoquetos, en específico la especie *L. hoffmeisteri*, aportaron mayor frecuencia, abundancia, densidad y biomasa promedio en ambos lagos.
- Las especies dominantes en El lago El Sol fueron *L. hoffmeisteri* y *N. pardalis*, el resto de las especies se clasificaron como raras. En el lago La Luna, la única especie dominante fue *L. hoffmeisteri*.
- Las características ambientales recientes (2017–2018) de los lagos de El Sol y La fueron diferentes a las registradas en 2000–2001. Se encontraron diferencias significativas para el pH y la conductividad eléctrica después de 17 años. El pH promedio varió de 5.37 ± 0.27 en lago El Sol y 4.71 ± 0.36 en el lago La Luna, a 7.8 ± 1.3 en El Sol y 5.1 ± 0.6 en La Luna. La conductividad eléctrica promedio varió de $16.13 \pm 0.87 \mu\text{S cm}^{-1}$ en El Sol y $13.72 \pm 0.72 \mu\text{S cm}^{-1}$ en La Luna a $63 \pm 20 \mu\text{S cm}^{-1}$ para el lago El Sol y $12 \pm 3 \mu\text{S cm}^{-1}$ para el lago La Luna. El aumento del pH en ambos lagos no responde a la anticipada acidificación sino es probable que sean producto del cambio global. El aumento de la conductividad eléctrica se asocia a una

disminución en el nivel de los lagos seguramente por evaporación y consecuente concentración de solutos.

- El aumento en la conductividad eléctrica en El Sol, el aumento pH en ambos lagos y probablemente la competencia inter-específica ha causado cambios significativos en la macrofauna bentónica de 2000–2001 al 2017–2018 como la aparición y desaparición de especies en ambos lagos, así como promover el aumento de biomasa, frecuencia y densidad de especies que previamente eran de baja ocurrencia.

11. Bibliografía

- Aguilera, X.; Lazzaro, X. y J. S. Coronel. 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(9): 1649-1657.
- Alcocer, J. 1980. *Aportaciones limnológicas al estudio del 'Lago del Sol' y 'Lago de la Luna', Nevado de Toluca, Edo. de México.* (Tesis de Licenciatura) U.A.M. (p. 18).
- Alcocer, J.; Delgado, C. y R. Sommaruga. 2020a. Photoprotective compounds in zooplankton of two adjacent tropical high mountain lakes with contrasting underwater light climate and fish occurrence. *Journal of Plankton Research*, 42(2): 1-14.
- Alcocer, J.; Oseguera, L. A.; Escobar, E.; Peralta, L. y A. Lugo. 2004. Phytoplankton Biomass and Water Chemistry in Two High-Mountain Tropical Lakes in Central Mexico. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 36 (3): 342-346.
- Alcocer, J.; Roberson, J.; Oseguera, L.A. y W. M. Jr. Lewis. 2020b. Rhythmic episodes of heating and cooling control thermal stratification of two tropical high mountain lakes. *Aquatic Sciences*, 82: 58.
- Alcocer, J.; Ruiz-Fernández, A. C.; Oseguera, L. A.; Caballero, M.; Sánchez-Cabeza, J. A.; Pérez-Bernal, L. H. y D. M. Hernández-Rivera. 2020c. Sediment carbon storage increases in tropical, oligotrophic, high mountain lakes. *Anthropocene*, 32 (6).
- Angeler, D. G. y R. K. Johnson. 2012. Temporal scales and patterns of invertebrate biodiversity dynamics in boreal lakes recovering from acidification. *Ecological Application*, 22(4): 1172-1186.
- Ardiles, V. 2007. *Dinámica del espectro de biomasa por tamaños de fitoplancton en dos lagos de alta montaña tropicales.* (Tesis de Licenciatura) UNAM (pp. 1-129).
- Armienta, M. A.; De la Cruz-Reyna, S., y J. L. Macías, J.L. 2000. Chemical characteristics of the crater lakes of Popocatepetl, El Chichón and Nevado de Toluca volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 97(1-4): 105-125.

- Armienta, M.A.; Vilaclara, G.; De la Cruz-Reyna, S.; Ramos, S.; Ceniceros, N.; Cruz, O.; Aguayo, A. y F. Arcega-Cabrera. 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*. 178(2): 249-258.
- Armitage, P. D. 1997. Development of the macro-invertebrate fauna of Cow Green reservoir (Upper Teesdale) in the first five years of its existence. *Freshwater Biology*, 7 (5): 441-454.
- Baird, R. B.; Eaton, A. D. y E. W. Rice. 2017. *Standard methods for the examination of water and wastewater* (23ava edición). American Public Health Association: Washington, D.C.
- Battarbee, R. W.; Thompson, R.; Catalan, J.; Grytnes, J. A. y H. J. B., Birks. 2002. Climate variability and ecosystem dynamics of remote alpine and arctic lakes: the MOLAR project. *Journal of Paleolimnology*, 28:1-6.
- Baturina, M. A.; Kaygorodova, I. A. y O. A. Loskutova. 2020. New data on species diversity of Annelida (Oligochaeta, Hirudinea) in the Kharbey lakes system, Bolshezemelskaya tundra (Russia). *ZooKeys*, 910: 43–78.
- Baturina, M.; Timm, T. y O. Loskutova. 2014. Oligochaete (Annelida, Clitellata) communities in lakes of the Ural Mountains (Russia), *Zoosymposia* 9: 77–94.
- Beaty, S. R.; Fornito, K. y A. E. Hershey. 2006. Distribution and growth of benthic macroinvertebrates among different patch types of the littoral zones of two arctic lakes. *Freshwater Biology*, 51(12): 2347–2361.
- Bitušík, P.; Šporka, F. e I. Krno. 2010. Benthic macroinvertebrate fauna of two alpine lakes over the last century: The value of historical data for interpreting environmental change. *Biología*, 65(5): 884-891.
- Bitušík, P.; Svitok, M.; Novikmec, M.; Trnková, K. y L. Hamerlík. 2016. Biological recovery of acidified alpine lakes may be delayed by the dispersal limitation of aquatic insect adults. *Hydrobiologia*, 790:287–298.
- Boggero, A.; Zaupa, S.; Musazzi, S.; Rogora, M.; Dumnicka, E. y A. Lami. 2019. Environmental factors as drivers for macroinvertebrate and diatom diversity in Alpine lakes: New insights from the Stelvio National Park (Italy). *Journal of Limnology*, 78(2): 147–162.

- Bonilla, S; Villeneuve; V. y F. V. Warwick. 2005. Benthic and planktonic algal communities in a high arctic lake: Pigment structure and contrasting responses to nutrient enrichment. *Journal of Phycology*. 41(6): 1120-1130.
- Bouchard, R.W. 2004. *Guide to aquatic macroinvertebrates of the Upper Midwest. Minnesota*. University of Minnesota: E.U.A.
- Brinkhurst, R.O. 1971. *A guide for the identification of British Aquatic Oligochaeta*. (2da edición) Freshwater Biological Association: E.U.A.
- Burch, J. B. y A. Cruz-Reyes. 1987. *Clave genérica para la identificación de Gastrópodos de agua dulce en México*. Instituto de Biología, UNAM: México.
- Caballero, M. y E. Cuna. 2018. Lagos de El Sol y La Luna (Nevado de Toluca, Estado de México). México: *Laboratorio de Paleolimnología*. Recuperado de: http://www.geofisica.unam.mx/iframes/laboratorios/institucionales/paleolimnologia/sitio_web/sol_luna.html.
- Camarero, L.; Botev, I.; Muri, G.; Psenner, R.; Rose, N. y E. Stuchlik. 2009. Trace elements in alpine and arctic lake sediments as a record of diffuse atmospheric contamination across Europe. *Freshwater Biology*, 54(12): 2518-2532.
- Cárcamo, J. R.; Contador, T.; Gañán, M.; Pérez-Troncoso, C.; Márquez-Maldonado, A.; Convey, P.; Kennedy, J. y R. Rozzi. 2019. Altitudinal gradients in Magellanic sub-Antarctic lagoons: the effect of elevation on freshwater macroinvertebrate diversity and distribution. *PeerJ*, 7: 7128.
- Carlisle, D. M. y C. P. Hawkins. 1998. Relationships between Invertebrate Assemblage Structure, 2 Trout Species, and Habitat Structure in Utah Mountain Lakes. *Journal of the North American Benthological Society*, 17(3): 286.
- Catalan, J.; Camarero, L.; Felip, M.; Pla, S.; Ventura, M.; Buchaca, T.; Bartumeus, G.; De Mendoza, G.; Miró, A.; Casamayor, E. O.; Medina-Sánchez, J. M.; Bacardit, M.; Altuna, M.; Bartrons, M. y D. Diaz de Quijano. 2006. High mountain lakes: extreme habitats and witnesses of environmental change. *Limnetica*, 25(1-2): 551-584.
- Catalan, J y J. C., Donato-Rondón. 2016. Perspectives for an integrated understanding of tropical and temperate high-mountain lakes. *Journal of Limnology*, 75(1): 215-234.

- Čiamporová-Zaťovičová, Z. y F. Čiampor Jr. 2018. Alpine lakes and ponds – a promising source of high genetic diversity in metapopulations of aquatic insects. *Inland Waters*, 7(1):109-117.
- Čiamporová-Zaťovičová, Z.; Hamerlík, L.; Šporka, F. y P. Bitušík. 2010. Littoral benthic macroinvertebrates of alpine lakes (Tatra Mts) along an altitudinal gradient: a basis for climate change assessment. *Hydrobiologia*, 648: 19-34.
- Clayton, A. S.; Jerry L. C. y J. P. Janovec. 2019. Species richness and community composition of sphingid moths (Lepidoptera: Sphingidae) along an elevational gradient in southeast Peru. *Zoologia*, 36: 1–11.
- Collado, R. y G. de Mendoza. 2009. Environmental factors and distribution of littoral oligochaetes in Pyrenean lakes. *Advances in Limnology*, 62: 215–244.
- Cook, D. G. 1969. Observations on the life history and ecology of some Lumbriculidae (Annelida, Oligochaeta). *Hydrobiologia* 34: 561–574.
- Cuna, E.; Caballero, M.; Zawisza, E. y C. Ruiz. 2015. Historia ambiental de un lago alpino en el centro de México (1230-2010). *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 18(2): 97-106.
- Cuna, E.; Zawisza, E.; Caballero, M.; Ruiz-Fernández, A.C.; Lozano-García, S. y J. Alcocer. 2013. Environmental impacts of Little Ice Age cooling in central Mexico recorded in the sediments of a tropical alpine lake. *Journal of paleolimnology*, 51:1–14.
- Dawidowicz, P. y Z. M. Gliwicz, 1983. Food of brook charr in extreme oligotrophic conditions of an alpine lake. *Environmental Biology of Fishes*, 8: 55–60.
- Delgado, C. 2008. *Estrategias de fotoprotección a la radiación UV en el zooplancton de dos lagos tropicales de alta montaña*. (Tesis de licenciatura) UNAM (pp. 1-96).
- Delgado-Oceja, C. N. 2004. *Distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en dos lagos tropicales de alta montaña: El sol y La luna, Nevado de Toluca, México*. (Tesis de licenciatura) UNAM (pp.1-87)

- De Mendoza, G. y J. Catalan. 2010. Lake macroinvertebrates and the altitudinal environmental gradient in the Pyrenees. *Hydrobiologia*, 648 (1): 51-72.
- Deserti, M. I.; Esquiús, K. S.; Escalante, A. H. y F. H. Acuña. 2017. Trophic ecology and diet of *Hydra vulgaris* (Cnidaria; Hydrozoa). *Animal Biology*, 67(2): 287-300.
- Dimas-Flores, N.; Alcocer, J. y J. Ciro-Pérez. 2008. The structure of the zooplankton assemblages from two neighboring tropical high mountain lakes. *Journal of Fresh Water Ecology*, 23 (1): 21-31.
- Dorador, C.; Pardo, R. e I. Vila. 2003. Variaciones temporales de parámetros físicos, químicos y biológicos de un lago de altura: el caso del lago Chungará. *Revista Chilena de Historia natural*, 76 (1): 15-22.
- Dumnicka, E. 1994. Communities of oligochaetes in mountain streams of Poland. *Hydrobiologia*, 278 (1): 107–11.
- Dumnicka, E. y J. Galas. 2002. Factors affecting the distribution of Oligochaeta in small high mountain ponds (Tatra Mts, Poland). *Archiv für Hydrobiologie* 156 (1): 121–133.
- Dumnicka, E.; Steingruber, S.; Colombo, L.; Zaupa, S. y A. Boggero. 2015. Oligochaete assemblages of Swiss Alpine lakes. *Italian Journal of Zoology*, 82(1): 112-123.
- Eggermont, H y O. Heiri. 2012. The chironomid-temperature relationship: expression in nature and palaeoenvironmental implications. *Biological Reviews*, 87 (2): 430-456.
- Elías-Gutiérrez, M.; Ciro-Pérez, J.; Gutiérrez-Aguirre, M. A. y A. Cervantes-Martínez. 1997. A checklist of the littoral cladocerans from Mexico, with descriptions of five *taxa* recently recorded from the Neovolcanic Province. *Hydrobiologia*, 360: 63-73.
- Fjellheim, A.; Boggero, A.; Halvorsen, A. G.; Nocentini, A. M.; Rieradevall, M.; Raddum, G. G. y Ø. A. Schnell. 2000. Distribution of benthic invertebrates in relation to environmental factors. A study of European remote alpine lake ecosystems.

Verhandlungen: Internationale Vereinigung Für Theoretische Und Angewandte Limnologie, 27(1): 484-488.

- Folk, R. L. 1974. *Petrology of Sedimentary Rocks*. Hemphill Publishing Company: Austin, Texas.
- Füreder, L.; Ettinger, R.; Boggero, A.; Thaler, B. y H. Thies. 2006. Macroinvertebrate Diversity in Alpine Lakes: Effects of Altitude and Catchment Properties. *Hydrobiologia*, 562(1): 123-144.
- Galizia J. y T. Matsumura. 2012. *Limnology*. CRC Press: Londres.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía: Mexico.
- Granados, I. y M. Toro. 2000. Recent warming in a high mountain lake (Laguna Cimera, Central Spain) inferred by means of fossil chironomids. *Journal of limnology*, 59(1): 109-119.
- Grimalt, J. O.; Fernandez, P.; Berdie, L.; Vilanova, R. M.; Catalan, J.; Roland, P.; Hofer, R.; Appleby, P. G.; Rosseland, B. O.; Lien, L.; Massabuau, J. C. y R.W. Battarbee. 2001. Selective trapping of organochlorine compounds in Mountain Lakes of temperate areas. *Environmental Science and Technology*, 35 (13): 2690-2697.
- Gualdoni, C. M. y A. M. Oberto. 2012. Estructura de la comunidad de macroinvertebrados del arroyo Achiras (Córdoba, Argentina): análisis previo a la construcción de una presa. *Iheringia, Série Zoologia*, 102(2): 177-186.
- Gunkel, G. 2003. Limnología de un Lago Tropical de Alta Montaña, en Ecuador: Características de los sedimentos y tasa de sedimentación. *Revista de Biología Tropical*, 51(2): 381-390.
- Hanson, P.; Springer, M. y A. Ramírez. 2010. Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 58(4): 3-37.
- Harrod, J. J. 1964. The Distribution of Invertebrates on Submerged Aquatic Plants in a Chalk Stream. *Journal of Animal Ecology*, 33(2): 335-348.
- Hauer, F. R. y G. A. Lamberti. 2017. Macroinvertebrates. F. R. Hauer y V. H. Resh. En: *Methods in Stream Ecology*_(297-319). Academic Press: Amsterdam.

- Hernández, B. 2008. *Dinámica del seston y clorofila a en dos lagos tropicales de alta montaña, El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, México*. (Tesis de licenciatura) UNAM (pp. 1-72).
- Esquivel-Hernández, G.; Murillo-Sánchez, R.; Román-Quesada, A.; Mosquera, G. M., Birkel, C. y J. Boll. 2018. Insight into the stable isotopic composition of glacial lakes in a tropical alpine ecosystem: Chirripó, Costa Rica. *Hydrological Processes*, 32(24): 1-16.
- Hernández, M. del C. 2004. *Ecología de las comunidades meiobentónicas litoral y profunda de un lago tropical de alta montaña, El Sol, Nevado de Toluca, México*. (Tesis de licenciatura) UNAM (pp. 1-77).
- Hiltunen, J. K. y D. J. Klemm. 1980. *A guide to the Naididae (Annelida: Clitellata: Oligochaeta) of North America*. National Technical Information Service: Springfield, EUA.
- Hotaling, S.; Finn, D. S.; Giersch, J. J.; Weisrock, D. W. y D. Jacobsen. 2017. Climate change and alpine stream biology: progress, challenges, and opportunities for the future. *Biological Reviews*, 92(4): 2024–2045.
- Huamán, P.; Mauro M.; Chanco, M. y H. Montoya. 2013. Estructura del macrobentos de la laguna de Paca, Junín. *Revista Peruana de Biología*, 9(1): 29-38.
- Hughes, B. D.; Learner, M. A. y G. Lochhead. 1978. A review of the biology of British Naididae (Oligochaeta) with emphasis on the lotic environment. *Freshwater Biology*, 8(4): 357-375.
- Ibarra-Morales, D. 2015. *Dinámica limnológica estacional e interanual de dos lagos tropicales de alta montaña: “El Sol” y “La Luna”, Nevado de Toluca, México*. (Tesis de licenciatura) UNAM (pp. 1-97).
- Ibarra-Morales, D.; Alcocer, J.; Oseguera, L. A.; Rivera-Herrera, E. M.; Soria-Reinoso, I. y R. Fernández. 2019. Dinámica del carbono orgánico particulado en dos lagos de alta montaña tropicales, El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, en un lapso de 18 años. En: Paz, F.; Velázquez, A. y M. Rojo. (Eds.). *Estado actual de conocimiento*

del ciclo del carbono y sus interacciones en México: Síntesis a 2019. Programa Mexicano del Carbono: Nayarit, México.

- Ibarra-Morales, D.; Alcocer, J.; Oseguera, L. A y R. Sosa-Echeverría. 2020. Bulk Deposition and Main Ionic Composition in a Remote Tropical Region: Nevado de Toluca, Mexico. *Water, Air and Soil Pollution*, 231:413.
- Iltis, A.; Carmouze, P. y J. Lemoalle. 1992. Physico-chemical properties of the water. En: Dejoux, C. y A. Iltis (Eds.). *Lake Titicaca: A Synthesis of Limnological Knowledge* (pp. 400-445). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: Países bajos.
- Ilyashuk, B. P., Ilyashuk, E. A., Makarchenko, E. A., & Heiri, O. (2010). Midges of the genus *Pseudodiamesa* Goetghebuer (Diptera, Chironomidae): current knowledge and palaeoecological perspective. *Journal of Paleolimnology*, 44(2): 667-676.
- Inaotombi, S. y D. Sarma. 2020. Vegetation affects photoprotective pigments and copepod distribution in the Himalayan lakes: Implication for climate change adaptation. *Science of the Total Environment*, 176: 238-247.
- Jacobsen, D. y O. Dangles. 2017. The high-altitude environment. En: Jacobsen, D. y O. Dangles. (Eds.). *Ecology of High-Altitude Waters* (pp. 1-20). Oxford University Press: E.U.A.
- Jersabek, C. D.; Brancelj, A.; Stoch, F. y R. Schabetsberger. 2001. Distribution and ecology of copepods in mountainous regions of the Eastern Alps. *Hydrobiologia*, 453(454): 309-324.
- Jiménez-Seinos, J. L. 2018. *Análisis y comparación de las redes tróficas de los lagos (El Sol y La Luna) Nevado de Toluca, México*. (Tesis de posgrado) UNAM (pp.1-91).
- Kaygorodova, I. A.; Verdonshot, P. F. M. y L. S. Kravtsova. 2012. Freshwater oligochaetes (Oligochaeta, Clitellata, Annelida) of North Pribaikalye (East Siberia, Russia). *Turkish Journal of Zoology*, 36(1): 47–58.
- Kennedy, C. R. 1966. The Life History of *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. (Oligochaeta: Tubificidae) and Its Adaptive Significance. *Oikos*, 17(2): 158-168.

- Kernan, M.; Battarbee, R. W. y B. Moss. 2010. Monitoring the Responses of Freshwater Ecosystems to Climate Change. En: Hering, D.; Haidekker, A.; Schmidt-Kloiber, A.; Barker, T.; Buisson, L.; Graf, W.; Grenouillet, G.; Lorenz, A.; Sandin, S. y S. Stendera. (Eds.). *Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems* (pp. 84-118). Wiley-Blackwell Publishing Ltd: E.U.A.
- Kling, G. W. 2009. Lakes of the Arctic. En: Likens, G. E. (Editor) *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier: Oxford.
- Knapp, R. A.; Matthews, K. R. y O. Sarnelle. 2001. Resistance and Resilience of Alpine Lake Fauna to Fish Introductions. *Ecological Monographs*, 71(3): 401-421.
- Kownacki, A.; Dunmicka, E.; Kwadrans, J.; Galas, J. y M. Ollik. 2006. Benthic communities in relation to environmental factors in small high mountain ponds threatened by air pollutants. *Boreal Environment Research* 11(6): 481–492.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology* (2da edición). Benjamin/Cummings: California.
- Lampert, W. y U. Sommer. 2007. *Limnoecology*. Segunda edición. Oxford University Press: Mississippi
- Lazim, M. N. y M. A. Learner. 1986. The life-cycle and productivity of *Tubifex tubifex* (Oligochaeta; Tubificidae) in the Moat-Feeder Stream, Cardiff, South Wales. *Holarctic Ecology*, 9: 185-192.
- Learner M. A.; Lochhead, G. y B. D. Hughes. 1978. A review of the biology of British Naididae (Oligochaeta) with emphasis on the lotic environment. *Freshwater Biology*, 8: 357–375.
- Lotter, A.F; Appleby, P.G.; Bindler, R.; Dearing, J.A.; Grytnes, J.A.; Hofmann, W.; Kamenik, C.; Lami, A.; Livingstone, D. M.; Ohlendorf, C.; Rose, N. y M. Sturm. 2002. The sediment record of the past 200 years in a Swiss high-alpine lake: Hagelseewli (2339 m a.s.l.). *Journal of paleolimnology*, 28: 111-127.

- Lozano, S. J.; Scharold, J. V. y T. F. Nalepa. 2001. Recent declines in benthic macroinvertebrate densities in Lake Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(3): 518.
- Maiolini, B.; Lencioni, V.; Boggero, A.; Thaler, B.; Lotter, A. F. y B. Rossaro. 2006. Zoobenthic communities of inlets and outlets of high altitude Alpine lakes. *Hydrobiologia*, 562: 217-229.
- Marathe, A.; Priyadarsanan, D. R.; Krishnaswamy, J. y K. Shanker. 2020. Spatial and climatic variables independently drive elevational gradients in ant species richness in the Eastern Himalaya. *Plos One*, 15(1): 1–14.
- Marchese, M. R.; Reis dos Santos, M.; dos Santos-Lima, J. C. y P. Pamplin. 2015. First record of introduced species *Lumbriculus variegatus* Müller, 1774 (Lumbriculidae, Clitellata) in Brazil. *BioInvasions Records*, 4(2): 81-85.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega: Barcelona, España.
- Martínez, M. y D. Rogowski. 2011. Use and Apparent Partitioning of Habitat by an Imperiled Springsnail (Hydrobiidae) and a Cosmopolitan Pond Snail (Physidae). *The Southwestern Naturalist*, 56(2): 216-223.
- Martínez-Sanz, C.; Fernández-Alález, C. y F. García-Criado. 2012. Richness of littoral macroinvertebrate communities in mountain ponds from NW Spain: what factors does it depend on? *Journal of Limnology*, 71(1): 154-163.
- Małgorzata, M.; Paluszkiwicz, R.; Rachlewicz, G. y Z. Zwoliński. 2012. Variability of Water Chemistry in Tundra Lakes, Petuniabukta Coast, Central Spitsbergen, Svalbard. *The Scientific World Journal*, 2012.
- Morales, J.; Negro, A. I. y M. Lizana. 2018. Observaciones ecológicas, corológicas y taxonómicas de híbridos dulceacuícolas en la Cuenca del Duero. *Graellsia*, 72(2): 77.
- Moreno, J.; Massaferró, J.; Caballero, M. y L. Oseguera. 2020. First record of the *Pseudodiamesa branickii* species-group (Diptera: Chironomidae: Diamesinae) from central Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91.
- Mouillet, C.; Barta, B.; Espinosa, R.; Andino, P.; Seestern-Christoffersen, K. y D. Jacobsen. 2018. Ecological effects of introduced rainbow trout (*Oncorhynchus*

- mykiss*) in pristine Ecuadorian high Andean lakes. *Fundamental and Applied Limnology: Archive Fuer Hydrobiologie*, 191(4): 323.
- Muri, G.; Wakeman, S. G. y J. Faganeli. 2002. Polycyclic aromatic hydrocarbons and black carbon in sediments of a remote alpine lake (Lake Planina, northwest Slovenia). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 22(5): 1009–1016.
 - Namayandeh, A. y R. Quinlan. 2011. Benthic Macroinvertebrate Communities in Arctic Lakes and Ponds of Central Nunavut, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43 (3): 417.
 - Nazarhaghighi, F.; Timm, T.; Nadoushan, R. M.; Shabanipour, N.; Fatemi-Reza, S. M. y A. M. Moradi. 2014. Oligochaetes (Annelida, Clitellata) in the Anzali International Wetland, north-western Iran. *Estonian Journal of Ecology*, 63(3), 130–144
 - Novikmec, M.; Vaselská, M.; Bitušík, P.; Hamerlík, L.; Matúšová, Z.; Klementová-Reduciendo, B. y M. Svitok. 2015. Checklist of benthic macroinvertebrates of high altitude ponds of the Tatra Mountains (Central Europe) with new records of two species for Slovakia. *The journal of biodiversity data*, 11(1): 1522.
 - Nussbaumer, C.; Burgess-Murray, N. y R. C. Weeber. 2014. Distribution and Abundance of Benthic Macroinvertebrates and Zooplankton in Lakes in Kejimikujik National Park and National Historic Site of Canada, Nova Scotia. *Canadian Field Naturalist*, 128(1): 1-24.
 - Oertli, B.; Indermuehle, N.; Angélibert, S.; Hinden, H. y A. Stoll. 2008. Macroinvertebrate assemblages in 25 high alpine ponds of the Swiss National Park (Cirque of Macun) and relation to environmental variables. *Hydrobiologia*, 597(1): 29–41.
 - Olsen, L. y Lars-Henrik. 1946. *Small freshwater creatures*. Cambridge: E.U.A
 - Oscoz, J.; Galicia, D. y R. Miranda. 2011. *Identification guide of freshwater macroinvertebrates of Spain*. Springer: Londres.
 - Oseguera, L. A.; Alcocer, J. y E. Escobar. 2016. Benthic macroinvertebrates of two tropical, high-mountain lakes at Nevado de Toluca Volcano at central region of Mexico. *Hidrobiológica*, 26(3): 419-432.

- Paquette-Struger, B.; Wrona, F. J.; Atkinson, D. y P. Di Cenzo. 2018. Seasonal Variations in the Limnology of Noell Lake in the Western Canadian Arctic Tracked by In Situ Observation Systems. *Arctic*, 71(2): 149.
- Parker, B. R.; Schindler, D. W.; Donald, D. B. y R. S. Anderson. 2001. The effects of stocking and removal of a nonnative salmonid on the plankton of an alpine lake. *Ecosystems* 4: 334–345.
- Pechlaner, R. 1984. Historical evidence for the introduction of Arctic Charr into high-mountain lakes of the Alps by man. En: Johnson, L.; Clarke, R. y K. E. Marshall (Eds.). *Biology of Arctic Charr* (pp. 549-577). University Manitoba Press: Winnipeg, Canadá.
- Pickavance, J. R. 1971. The ecology of *Lumbriculus variegatus* (Müller) (Oligochaeta, Lumbriculidae) in Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology*, 49(3): 337-342.
- Poddubnaya T.L. 1980. Life Cycles of Mass Species of Tubificidae (Oligochaeta). En: Brinkhurst R. O. y D. G. Cook. (Eds). *Aquatic Oligochaete Biology* (pp 110-135). Plenum Press: Boston.
- Poma, G.; Salerno, F.; Roscioli, C.; Novati, S. y L. Guzzella. 2017. Persistent organic pollutants in sediments of high-altitude Alpine ponds within Stelvio National Park, Italian Alps. *Inland Waters*, 7(1):34-44.
- Pope, K. L. y E. C. Hannelly. 2013. Response of benthic macroinvertebrates to whole-lake, non-native fish treatments in mid-elevation lakes of the Trinity Alps, California. *Hydrobiologia*, 714: 201–215.
- Raut, R.; Sharma, S. y R. M. Bajracharya. 2012. Biotic response to acidification of lakes. *Journal of Science, Engineering and Technology*, 8 (1): 171-184.
- Rita, A.; O'Reilly, C. M.; Zagarese, H.; Baines, S. B.; Hessen, D.; Keller, W.; Livingstone, D. M.; Sommaruga, R.; Straile, D.; Van Donk, E.; Weyhenmeyer, G. y M. Winder. 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology & Oceanography*. 54(6): 2283–2297.

- Robinson, C. T.; Hieber, M.; Wenzelides, V. y B. Lods-Crozet. 2007. Macroinvertebrate assemblages of a high elevation stream/lake network with an emphasis on the Chironomidae. *Fundamental and Applied Limnology*, 169(1): 25-36
- Rogora, M.; Colombo, L.; Lepori, F.; Marchetto, A.; Steingruber, S.; y O. Tornimbeni. 2013. Thirty Years of Chemical Changes in Alpine Acid-Sensitive Lakes in the Alps. *Water, Air and Soil Pollution*, 224(10): 1–20.
- 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 de licenciatura) UNAM (pp.1-64).
- Roldán, P. G. y J. J. Ramírez. 2008. Fundamentos de limnología neotropical. Segunda edición. Universidad de Antioquia: Colombia. pp 23-27.
- Santisteban, J. I.; Mediavilla-López, R. M.; Pamo, E.; Dabrio, C. J.; Zapata-Ruiz, M. B.; García-Gil, M. J.; Castaño, S. y P. E. Martínez-Alfaro. 2004. Loss on ignition: a qualitative or quantitative method for organic matter and carbonate mineral content in sediments? *Journal of Paleolimnology*, 32 (3): 287-299.
- Sarma, S. S.; Elías-Gutiérrez, M. y C. Serranía Soto. 1996. Rotifers from high altitude crater-lakes at Nevado de Toluca volcano, México. *Hidrobiológica*, 6: 33-38.
- Shimabukuro, E. M. y H. Raoul. 2018. Benthic distribution in small tropical lakes: the presence of macrophytes matters. *Tropical Ecology*, 59(1): 69–81.
- Sierszen, M. E.; McDonald, M. E. y A. J. Douglas. 2003. Benthos as the basis for arctic lake food webs. *Aquatic Ecology*, 37: 437–445.
- Summaruga R. 2001. The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 62(1-2): 35-42.
- Stimpson, K. S. y D. J. Klemm. 1982. A guide to the freshwater Tubificidae (Annelida: Clitellata: Oligochaeta) of North America. National Technical Information Service: Springfield.
- Takamura, N.; Ito, T.; Ueno, R.; Ohtaka, A.; Wakana, I.; Nakagawa, M.; Ueno, Y. y H. Nakajima. 2009. Environmental gradients determining the distribution of benthic

macroinvertebrates in Lake Takkobu, Kushiro wetland, northern Japan. *Ecological Research*, 24: 371–381.

- Tarrats, P.; Cañedo-Argüelles, M.; Rieradevall, M. y N. Prat. 2016. Chironomid communities as indicators of local and global changes in an oligotrophic high mountain lake (Enol Lake, Northwestern Spain). *Journal of Limnology*, 76(2): 355-265.
- Tapia, L.; Sánchez, T.; Baylón, M.; Jara, E.; Arteaga, C.; Maceda, D. y A. Salvatierra. 2018. Invertebrados bentónicos como bioindicadores de calidad de agua en lagunas altoandinas del Perú. *Ecología Aplicada*, 17(2): 149-163.
- Terneus, J.; Vallejo, B. y M. Gómez de la Torre (2019). Impactos del cambio climático sobre la flora acuática de las Lagunas Verdes, volcán Chiles, Ecuador. *Biota Colombiana*, 20(2): 20–31.
- Tiberti, R.; Hardenberg, A. y G. Bogliani. 2014. Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia*, 724(1): 1–19.
- Timm, T y Martin P. J. 2015. Clitellata: Oligochaeta. En Thorp, J. H.; Rogers, D. C. y N. Hamada. (Eds.). *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Ecology and general Biology* (pp. 529-549). Academic Press: Amsterdam, Netherlands.
- Tornimbeni, O. y M. Rogora. 2012. An Evaluation of Trace Metals in High-Altitude Lakes of the Central Alps. *Water, Air & Soil Pollution*, 223(4): 1895–1909.
- Toro, M.; Granados, I.; Robles, S. y C. Montes del Olmo. 2006. High mountain lakes of the Central Range (Iberian Peninsula): Regional limnology and environmental changes. *Limnetica*, 25 (1-2): 217-252.
- Toscana A. y Ramírez R. 2015. Re-categorización del Parque Nacional Nevado de Toluca. *Política y cultura*, (44): 79-105.
- Traunspurger, W. y C. Drews. 1996. Vertical distribution of benthic nematodes in an oligotrophic lake: seasonality, species and age segregation. *Hydrobiologia*, 331 (1-3): 33-42.

- Tripole, S.; Vallania, A. y M. Corigliano. 2008. Benthic macroinvertebrates tolerance to water acidity in the Grande river sub-basin (San Luis, Argentina). *Limnetica*, 27 (1): 29-38.
- Tundisi, J. G. y Tundisi, T. M. 2011. Chemical composition of water. En: Tundisi, J. y T. Tundisi (Eds.), *Limnology* (pp. 100-134). CRC Press: London.
- Uzunov, Y. y E. Varadinova. 2000. Oligochaeta from glacial lakes of the Pirin Mountains National Park (Bulgaria). *Lauterbornia*, 38: 101-104.
- Vadeboncoeur, Y.; McIntyre, P. B. y M. Zanden. 2011. Borders of Biodiversity: Life at the Edge of the World's Large Lakes. *BioScience*, (7): 526-537.
- Wakeham, M. G.; Muri, G. y J. Faganeli. 2003. Polycyclic aromatic hydrocarbons and black carbon in sediments of a remote alpine lake (Lake Planina, northwest Slovenia). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 22(5): 1009–1016.
- Wang, J.; Zhu, L.; Daut, G.; Ju, J.; Lin, X.; Wang, Y.; y X. Zhen. 2009. Investigation of bathymetry and water quality of Lake Nam Co, the largest lake on the central Tibetan Plateau, China. *Limnology*, 10 (2): 149–158
- Wathne, B. y B. O. Rosseland. 2014. MOLAR Final Report 4/1999. Measuring and modelling the dynamic response of remote mountain lake ecosystems to environmental change: A programme of Mountain Lake Research - MOLAR.
- Weber, C. I. 1973. *Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface water and effluents*. National Environmental Research Center Office of Research and Development U.S. Environmental Protection Agency.
- Wethington, A. R. 2004. Family Physidae. A supplement to the workbook accompanying the FMCS Freshwater Identification Workshop. University of Alabama, Tuscaloosa: Alabama.
- Wetzel, G.R. y E.G. Likens 1991. *Limnological Analyses*. Segunda Edición. Springer: E.U.A.

- Williamson, C. E y J. Reid. 2001. Copepoda. En: Thorp, J. H. y A. P. Covich. (Eds). *Ecology and Classification of North America Freshwater Invertebrates* (pp. 915-954). Academic Press: Colorado.
- Wolfram, G.; Kowarc, V. A.; Humpesch, U. H. y S. Wolfgang. 2002. Distribution pattern of benthic invertebrates communities in Traunsee (Austria) in relation to industrial tailings and trophy. *Water, Air and Soil Pollution: Focus*, 2: 63-91.
- Woolway, R. I.; Meinson, P.; Nõges, P.; Jones, I. D. y A. Laas. 2017. Atmospheric stilling leads to prolonged thermal stratification in a large shallow polymictic lake. *Climatic Change*, 141.
- Yi, Y.; Sun, J.; Yang, Y.; Zhou, Y.; Tang, C.; Wang, X. y Z. Yang. 2018. Habitat suitability evaluation of a benthic macroinvertebrate community in a shallow lake. *Ecological Indicators*, 90: 451–459.
- Yıldız, S.; Özbek, M.; Ustaoglu, M. R. y H. Sömek. 2012. Distribution of aquatic oligochaetes (Annelida, Clitellata) in the Eastern Black Sea Range of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 36 (1): 59–74.