



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE GEOLOGIA
ECOLOGÍA**

**REGISTRO DE CAMBIOS AMBIENTALES EN DOS LAGOS DE ALTA MONTAÑA
EN MÉXICO CON BASE EN SUS ALGAS MODERNAS Y FÓSILES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

ESTELA CUNA PÉREZ

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARGARITA CABALLERO MIRANDA
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
DR. JAVIER ALCOZER DURAND
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM**

MÉXICO, D.F. MAYO, 2015.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que el Subcomité de Biología Evolutiva y sistemática, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 1° de diciembre de 2014, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **CUNA PÉREZ ESTELA** con número de cuenta 85153231 con la tesis titulada "**REGISTRO DE CAMBIOS AMBIENTALES EN DOS LAGOS DE ALTA MONTAÑA EN MÉXICO CON BASE A SUS ALGAS MODERNAS Y FÓSILES**", realizada bajo la dirección de la **DRA. MARGARITA ERNA CABALLERO MIRANDA**:

Presidente: DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
Vocal: DRA. GABRIELA VÁZQUEZ HURTADO
Secretario: DR. JAVIER ALCOCER DURAND
Suplente: DR. ENRIQUE ARTURO CANTORAL URIZA
Suplente: DR. EBERTO NOVELO MALDONADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 19 de marzo de 2015.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por el apoyo y facilidades otorgadas para la realización de mis estudios de doctorado

A CONACyT por el apoyo económico que me brindó para el desarrollo de mis estudios de doctorado (beca 900998)

Sea para las siguientes personas mi agradecimiento por el apoyo y asesoramiento prestados para la realización de este trabajo:

Dra. Margarita Caballero Miranda

Dra. María del Socorro Lozano García

Dr. Javier Alcocer Durand

Dr. Alfonso Lugo Vázquez

Dra. Gabriela Vázquez Hurtado

Dr. Enrique Cantoral Uriza

Dr. Eberto Novelo Maldonado

AGRADECIMIENTO

Programa de Investigación en Cambio Climático (PINCC), UNAM,
“Los lagos del Nevado de Toluca, México: centinelas para la
detección y análisis del cambio climático”

*“Lo que sabemos es una gota de agua,
lo que ignoramos es el océano”*

Isaac Newton

DEDICATORIA

Con profundo amor y respeto a mi Madre, mi amiga Maru y mi buen

Don Tomas

Como una muestra de infinito agradecimiento a mi familia y amigos

CONTENIDO

Listado de figuras	IV
Listado de tablas	VIII
Resumen en español	IX
Resumen en inglés	XII
1 Introducción	1
1.1 Justificación	7
1.2 Objetivo	7
1.3 Metas particulares	8
1.4 Hipótesis	9
2 Clima y variabilidad climática en el centro de México	10
2.1 Controles climáticos regionales	10
2.2 El clima de los últimos 2,000 años	13
3 Área de estudio	15
3.1 Geología	15
3.2 Clima	17
3.3 Hidrología	18
3.4 Parámetros físico-químicos	19
3.5 Biodiversidad actual	20
4 Metodología	25
4.1 Trabajo de campo	25
4.2 Cuento de taxones en muestras de fitoplancton	27
4.2.1 Limpieza y conteo de diatomeas y estomatoquistes de crisofíceas	28

4.2.2 Extracción de palinomorfos y partículas de carbón	28
4.3 Identificación de taxones de palinomorfos y diatomeas	29
4.4 Tratamiento de datos	30
4.4.1 Fitoplancton	30
4.4.2 Secuencia estratigráfica	31
5 Resultados	33
5.1 Fitoplancton de los lagos El Sol y La Luna	33
5.1.1 Taxones algales presentes en la columna de agua, en los lagos El Sol y La Luna, durante el ciclo 2000-2001	33
5.1.2 Variación temporal de la diversidad de la comunidad fitoplanctónica, en los lagos El Sol y La Luna, durante el ciclo 2000-2001	34
5.1.3 Distribución de la biomasa anual dentro de los principales grupos algales, para el ciclo 2000-2001	35
5.1.4 Distribución temporal de la biomasa algal durante el ciclo 2000-2001	36
5.1.5 Taxones representativos en los lagos El Sol y La Luna durante el ciclo 2000-2001	40
5.1.6 Ciclo 2010 como referencia de los posibles cambios ocurridos en la composición fitoplanctónica de ambos lagos	43
5.2 Análisis paleoambiental de los lagos El Sol y La Luna.	47
5.2.1 Descripción de las secuencias sedimentarias	47
5.2.2 Registro paleolimnológico de los lagos El Sol y La Luna	50
5.2.2.1 El Sol.	50
5.2.2.2 La Luna	57

6	Discusión	64
6.1	Fitoplancton	64
6.1.1	Fitoplancton 2000-2001	64
6.1.2	Fitoplancton 2000-2001 vs 2010	71
6.2	Paleolimnología	76
6.2.1	Lago El Sol	80
6.2.1.1	Evolución del lago El Sol durante los últimos 1800 años	82
6.2.2	Lago La Luna	86
6.2.2.1	Evolución del lago La Luna durante los últimos 800 años	87
6.2.3	La respuesta de los lagos El Sol a y La Luna a la variabilidad climática	92
6.2.4	Discusión climática	96
7	Conclusiones	101
8	Recomendaciones	105
9	Literatura citada	107
	Apéndice I. Listado de taxones de fitoplancton identificados en los lagos La Luna y El Sol durante los ciclos 2000-2001 y 2010	117
	Apéndice II. Láminas	121
	Apéndice III: Environmental impacts of Little Ice Age cooling in central Mexico recorded in the sediments of a tropical alpine lake	125

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1.** Localización del área de estudio a) Cinturón Volcánico Trans-Mexicano, b) mapa y c) y d) fotografías del cráter del volcán Nevado de Toluca con la ubicación de los lagos El Sol y La Luna y c) puntos de muestreo.....16
- Fig. 2.** Precipitación, evaporación y temperatura medias mensuales para la zona de estudio durante el periodo 1971-2000 (Servicio Meteorológico Nacional, Estación Nevado de Toluca).....18
- Fig. 3.** Valores mensuales del índice de diversidad de Shanonn-Wiener (H') para los lagos El Sol y La Luna.....34
- Fig. 4.** Distribución de la biomasa algal anual (marzo-00 a marzo-01) entre los grupos algales para los lagos El Sol y La Luna.....36
- Fig. 5.** a) Distribución mensual de la biomasa algal, b) biomasa aportada por los grupos algales presentes y c) biomasa aportada por las especies mixotróficas y fototróficas obligadas en los lagos El Sol y La Luna, durante el ciclo 2000-2001, y d) Distribución de la relación N-NID/P-PSR (datos facilitados por el Dr. Alcocer) y promedio de la distribución mensual de los valores de $Clor-a$ calculados con los datos de las tres profundidades muestreadas en El Sol, y en La Luna, durante el ciclo 2000-2001.....38

Fig. 6. Distribución de los taxones presentes en columna de agua de los lagos El Sol y La Luna, basada en la frecuencia (número de meses en el cual cada taxón estuvo presente) *versus* logaritmo de la biomasa aportada por cada taxón + 141

Fig. 7. a) Actividad total de ^{210}Pb , b) valores logarítmicos del exceso de la actividad de ^{210}Pb , c) Secuencia estratigráfica, d) modelo de edad y e) valores de susceptibilidad magnética para el núcleo de 45 cm del lago El Sol.....48

Fig. 8. a) Actividad total de ^{210}Pb , b) valores logarítmicos del exceso de la actividad de ^{210}Pb , c) Secuencia estratigráfica, d) modelo de edad y e) valores de susceptibilidad magnética, para el núcleo de 57 cm del lago La Luna.....49

Fig. 9. Diagrama de la abundancia relativa (%) de las diatomeas comunes (>2%), en un núcleo del lago El Sol. Se muestran las zonas que fueron delimitadas usando CONISS.....51

Fig. 10. Diagrama de la abundancia relativa (%) para los palinomorfos más comunes (>2%), identificados en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago El Sol.52

Fig. 11. Diagrama de la abundancia relativa (%) para los restos de cladóceros identificados en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago El Sol, incluyendo el dendrograma CONISS en el cual la zonación está basada.....53

Fig. 12. Concentración total de valvas de diatomeas, presencia de valvas teratológicas, concentración total de quistes de crisófitas, remanentes de cladóceros y otros restos algales, concentración total de polen, valores del índice Q/P, concentración de partículas de carbón y valores de susceptibilidad magnética del lago El Sol, graficados contra la profundidad del núcleo y la edad.54

Fig. 13. Eje 1 del análisis DCA, distancia euclidiana entre los primeros 4 Ejes del análisis DCA y valores del análisis de análogos modernos (\uparrow distancia \Rightarrow \downarrow similitud), para los ensamblajes de diatomeas y cladóceros (porcentajes), en el caso del análisis de análogos modernos, se presenta el análisis realizado contrastando los conjuntos de la secuencia estratigráfica del lago El Sol contra la muestra estratigráfica correspondiente a 1930 (fecha previa a la introducción de la trucha) y el análisis realizado contrastando contra la muestra de sedimento superficial de 2010.....57

Fig. 14. Diagrama de la abundancia relativa (%) para las diatomeas más comunes ($>2\%$), identificadas en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago La Luna incluyendo el dendrograma CONISS en el cual la zonación está basada.58

Fig. 15. Diagrama de la abundancia relativa (%) para los palinomorfos más comunes ($>2\%$), identificados en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago La Luna.59

Fig. 16. Diagrama de la abundancia relativa (%) para los restos de cladóceros identificados en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago La Luna, incluyendo el dendrograma CONISS en el cual la zonación está basada.60

Fig. 17. Concentración total de valvas de diatomeas, presencia de valvas teratológicas, concentración total de quistes de crisófitas, remanentes de cladóceros y otros restos algales, concentración total de polen, valores del índice Q/P, concentración de partículas de carbón y valores de susceptibilidad magnética del lago La Luna, graficados contra la profundidad del núcleo y la edad.61

Fig. 18. Eje 1 del análisis DCA, distancia euclidiana entre los primeros 4 Ejes del análisis DCA y valores del análisis de análogos modernos (\uparrow distancia \Rightarrow \downarrow similitud), para los ensamblajes de diatomeas y cladóceros (porcentajes), en el caso del análisis de análogos modernos, se compararon muestras de sedimentos superficiales (2010) y muestras del núcleo obtenidas del lago La Luna.63

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1 Promedios y desviación estándar mensual de los parámetros físico-químicos medidos durante el periodo de marzo 2000 a marzo 2001 en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca (K_{25} = conductividad a 25 °C, %RFA _f = Porcentaje de la Radiación fotosintemente activa que llega al fondo del lago, P-PSR = P-fósforo soluble reactivo, N-NID = N-nitrógeno inorgánico, SiO ₂ = óxido de silicio).....	20
Tabla 2 Distribución de especies algales dentro de los principales grupos taxonómicos, presentes en los lagos El Sol y La Luna	33
Tabla 3 Comparación entre los parámetros de la biomasa algal, registrados durante el ciclo 2000-2001 en los lagos La Luna y El Sol. (M= mixotrófico, F= fotoautótrofos, O= oligotrófico, U= ultraoligotrófico, *= especie dominante en ambos lagos.....	42
Tabla 4 Parámetros fisicoquímicos y de la biomasa algal de los lagos La Luna y El Sol, registrados durante el muestreo 2010 (S.S. = Sólidos suspendidos, UNF = Unidades nefelométricas, P-PSR = P-fósforo soluble reactivo, N-NID = N-nitrógeno inorgánico, entre paréntesis el intervalo de variación para cada parámetro).....	46

RESUMEN

Debido a su posición geográfica -en un entorno con baja perturbación por actividad humana-, por ser ecosistemas muy sensibles a la perturbación producto de eventos naturales o de actividad antropogénica y a la factibilidad de obtener registros sedimentarios continuos de alta resolución los lagos El Sol y La Luna son sitios idóneos para el estudio del impacto del cambio climático global en el centro de México.

Este estudio engloba un registro de la dinámica de la comunidad fitoplanctónica moderna para ambos lagos y el registro de la comunidad algal (diatomeas y palinomorfos algales) presente en los sedimentos, con el fin de documentar la respuesta de estos ecosistemas a los cambios ambientales, naturales y antropogénicos durante las últimas décadas/siglos. Se incluyó además el análisis de la susceptibilidad magnética, de polen y partículas de carbón como evidencia de cambios a nivel regional. El estudio se realizó con muestreos mensuales de marzo-2000 a marzo-2001, y tres muestreos durante el 2010. Se tomaron muestras de columna de agua (tres profundidades) y se midieron los parámetros físico-químicos de campo (temperatura, oxígeno disuelto, % de saturación de oxígeno, pH, conductividad y transparencia) y se determinaron en laboratorio los nutrientes, clorofila-*a* y en 2010 también los iones mayores. Se colectaron dos núcleos cortos en el 2003 (45 cm en El Sol y 60 cm en La Luna) y sedimentos superficiales en 2003 y 2010. Los núcleos se dataron mediante ^{210}Pb y ^{14}C , obteniéndose una edad para la muestra más antigua de 250 d. C en El Sol y 1250 d. C. en La Luna. La descripción y conteo absoluto de los taxones se realizó siguiendo las técnicas específicas para cada tipo de estudio (fitoplancton y diatomeas sedimentarias). Se incluyó información proporcionada por la Dra. Edyta Zawisza sobre los cladóceros presentes en las muestras analizadas.

Con base en este estudio las condiciones actuales de estos lagos son: 1) El Sol tiene valores mayores en pH (>6), concentraciones de nutrientes, biomasa y riqueza específica que La Luna; 2) Estos parámetros definen a El Sol como un sistema oligotrófico mientras que La Luna es ultraoligotrófico; 3) las dinofíceas, especies mixotróficas, predominaron en La Luna debido a sus ventajas competitivas en las condiciones ultraoligotróficas de este lago y en El Sol la mayor biomasa estuvo dada por las clorofitas principalmente clorococales; 4) en ambos lagos existen señales de un aumento reciente (2000-2010) de pH y de concentración de fósforo; 5) en ambos lagos se registra un cambio reciente (2000-2010) en las especies de algas, evidenciando una tendencia hacia condiciones oligotróficas en La Luna y mesotróficas en El Sol.

Los sedimentos de ambos lagos dieron un registro confiable de alta resolución (cada muestra representa aproximadamente 42 años en El Sol y 14 años en La Luna) de los cambios ambientales y climáticos ocurridos durante los últimos 1,800 años. Ambos lagos son ecosistemas sensibles que respondieron rápidamente a los cambios climáticos; sin embargo La Luna tuvo una resolución temporal y una respuesta más clara que El Sol a los cambios ambientales (variaciones en pH, nutrientes, nivel de agua, temperatura) probablemente como resultado de sus dimensiones menores, valores de pH más bajos y condiciones de ultra-oligotrofia.

En El Sol se identifican dos etapas que se interpretan como de pH menos ácido: 1) al inicio del registro (100-750 d. C.), cuando además hay evidencias de niveles lacustres bajos, que correlacionan con el periodo que se conoce como la “sequía Maya” y 2) después de 1900 d. C., como resultado de la introducción de trucha y asociado con la tendencia actual hacia el

calentamiento, tendencia que se continúa en los muestreos modernos, con un incremento notable en 2010 de su estado trófico.

En La Luna los ensamblajes biológicos mostraron cambios rápidos durante la Pequeña Edad de Hielo, que delimitan su inicio en 1360 d. C. y la etapa de máximo enfriamiento asociado con niveles lacustres bajos (aridez) entre 1660-1770 d. C., durante el mínimo de Mounder. Una tendencia hacia climas menos fríos pero todavía secos entre 1760 y 1910 d. C., que se identifica en La Luna como una etapa de pH más elevado. Desde 1910 La Luna ha permanecido relativamente estable. Esto permite postular la idea de que en la actualidad el lago La Luna presenta condiciones poco alteradas por el impacto humano moderno, aunque muestra tendencias recientes hacia un incremento en el pH.

ABSTRACT

Given their geographical position, in a remote area with nearly no human impact, their high sensitivity to disturbances by either natural or anthropogenic causes and the feasibility of obtaining continuous, high resolution records, lakes El Sol and La Luna are ideal sites for studying the impact of global climate changes in the aquatic ecosystems of central Mexico.

This study records the dynamics of the modern phytoplankton community in both lakes and the changes in the algal community present in their sediments, in order to document the responses of these lakes to natural and anthropogenic environmental changes during recent decades/centuries. Analysis of the magnetic susceptibility, pollen and charcoal particles were also included in this study as evidence of changes at a regional level. The study includes monthly samples collected from March 2000 to March 2001, and three samples during 2010. Each time water column samples (three depths) were taken for nutrients, chlorophyll-*a* and in 2010 also for major ions analyses. Physicochemical parameters were measured *in situ* (temperature, dissolved oxygen, % saturation of oxygen, pH, conductivity and transparency). Two short cores were collected in 2003 (45 cm 60 cm El Sol and La Luna) and surface sediment samples in 2003 and 2010. Cores were dated by ^{210}Pb and ^{14}C ; according to these the oldest sample at El Sol this core dates to 250 a. C and La Luna to 1250 a. C. Dr. Edyta Zawisza performed cladocera counts which were also included in the analysis.

Based on this study the current conditions of these lakes are: 1) El Sol has higher pH (>6), nutrients concentrations, biomass and species richness compared to La Luna; 2) These parameters define lake El Sol as an oligotrophic system and La Luna as ultraoligotrophic;

3) dinophytes, which are mixotrophic species, dominated in La Luna given its competitive advantages in this ultraoligotrophic lake; while in El Sol the highest biomass was mainly given by chlorococcales chlorophytes; 4) in both lakes modern samples recorded a recent (2000-2010) increase in pH and phosphorus concentration. 5) In both lakes modern samples recorded a recent (2000-2010) change in the algae species which gives evidence of a trend towards higher nutrients (oligotrophy in La Luna, mesotrophy in El Sol).

The sediments from both lakes had a high resolution (42 yr./sample in El Sol, 14 yr./sample in La Luna) record of environmental and climatic changes during the last 1,800 years. Both lakes are sensitive ecosystems that respond rapidly to climate change. La Luna had a higher temporal resolution and a clearer response to environmental changes than El Sol (variations in pH, nutrients, water level, and temperature) probably because of its smaller size, lower pH values and ultraoligotrophic conditions.

In El Sol two periods of less acidic conditions were recorded: 1) from AD 100-750 during what is known as the “Maya Drought”, when there are also evidences of shallow lake levels, and 2) from 1900 onwards, as result of trout introduction and the current warming trend, with and a remarkable increase in pH and nutrient levels in 2010.

The biological assemblages at La Luna showed rapid changes during the LIA, beginning in AD 1360, and with its maximum cooling associated to lowest lake levels between 1660-1770 (Maunder Minimum). A trend towards less cold, but still dry conditions is recorded between 1760 and 1910. Modern assemblages at La Luna were established by 1910 and since then they have remained relatively stable. This is consistent with the idea that today

La Luna has not been significantly altered by modern human impact, even though there is a very recent trend towards higher pH values.

1 INTRODUCCIÓN

Los lagos de alta montaña son aquellos que se encuentran por encima de la línea de crecimiento de la vegetación arbórea; esto es, a altitudes en las que la temperatura media de verano es menor a los 10°C. Esta altitud varía según la latitud, por arriba de los 5,000 m s.n.m. en el Ecuador y menos de 1,000 m s.n.m. hacia los Círculos Polares (66°N o S); en México se ubica alrededor de los 3,800 m s.n.m. Debido a las condiciones climáticas, caracterizadas por temperaturas bajas, estos lagos contienen comunidades animales y vegetales únicas. Por su ubicación geográfica, en la cima de las altas montañas, los principales aportes de agua que reciben provienen de la atmósfera, ya sea directamente como precipitación, nieve o indirectamente como deshielo, lo que les confiere características limnológicas particulares ya que en general estos lagos tienen aguas frías, saturadas de oxígeno, poco mineralizadas, de moderada alcalinidad y con un bajo contenido de nutrientes (oligotróficos) (Battarbee *et al.*, 2002a y 2002b). Una de las excepciones a este patrón son los lagos presentes en cráteres volcánicos activos, en donde la mineralización de sus aguas puede ser alta (Armienta *et al.*, 2000). Así mismo, por su localización, los lagos de alta montaña se encuentran en las zonas menos alteradas por el hombre, sin embargo, en la actualidad están amenazados por la “precipitación ácida” y otros contaminantes que son transportados atmosféricamente, así como por el calentamiento global, que puede alterar las condiciones de temperatura reinantes en estos ecosistemas (Battarbee *et al.*, 2002a y b, Protocolo proyecto MOLAR -Mountain Lake Research- <http://www.mountain-lakes.org/molar/>).

Los lagos tropicales han sido menos estudiados que los lagos de zonas templadas, esto es todavía más marcado entre los lagos tropicales de alta montaña, los cuales son raros, en

general pequeños, de difícil acceso y de poca importancia económica. De ahí que los estudios básicos -tanto físicos, químicos como biológicos- de estos lagos sean insuficientes, a pesar de lo necesario que es entender su dinámica y proponer estrategias adecuadas para su uso y conservación. Debido a que los lagos de alta montaña están sujetos a condiciones climáticas extremas (temperaturas bajas, elevadas dosis de radiación UV) y que en general tienen aguas poco mineralizadas y oligotróficas, son ecosistemas acuáticos muy sensibles a la perturbación ya sea por causas naturales o antropogénicas, y por ello son lugares idóneos para estudios limnológicos, tanto para que los científicos comprendan mejor los ecosistemas naturales en general como sus reacciones a la perturbación natural y/o antropogénica (Battarbee *et al.*, 2002a y 2002b; Mosser *et al.*, 2002; Ginn *et al.*, 2007). Un caso de estudio sobre impacto antropogénico en estos lagos ha sido la introducción de especies de peces comerciales como la trucha, debido a que su introducción altera el ciclo de nutrientes y la producción primaria (Schindler *et al.*, 2001).

Por otro lado el estudio de este tipo de lagos ha adquirido relevancia bajo el escenario del calentamiento global, en el que se asume que los ecosistemas fríos de latitudes templadas tenderán a parecerse a los ecosistemas fríos de latitudes tropicales, esto es, a los lagos tropicales de alta montaña (Walther *et al.*, 2002). Debido a esto resulta importante generar la información y conocimiento básico con respecto a este tipo de lagos para contribuir a validar los escenarios simulados de calentamiento global.

En general, las tendencias actuales en la conservación de los recursos naturales plantean que su explotación óptima y conservación a largo plazo requiere de estrategias apropiadas, establecidas con base en conocimientos científicos que permitan definir a profundidad las condiciones actuales de los ecosistemas así como conocer su evolución en el tiempo -sus

condiciones pasadas-. Para ello se requiere de un adecuado monitoreo limnológico capaz de diagnosticar y evaluar las condiciones modernas (Straškrabova *et al.*, 1999; Sickman *et al.*, 2003) y de la realización de estudios paleolimnológicos a través de los cuales se puedan definir las condiciones pasadas y la evolución del sistema en diferentes escalas temporales (Chen y Wu, 1999; Voigt, 2006; Bigler *et al.*, 2007).

Entre los indicadores biológicos que pueden utilizarse tanto para evaluar la condición actual de un lago, como la pasada, se encuentran las algas en un sentido amplio, incluyendo entre ellas a las cianoprocarotas. Las algas son particularmente interesantes como indicadoras de condiciones ambientales, ya que sus ciclos de vida cortos permiten que reaccionen de manera rápida a cambios en los factores físicos, químicos y biológicos, los cuales pueden favorecer o eliminar del ecosistema a determinadas especies (Round, 1981; Reynolds, 1984; Stoermer, 1984). Puede ocurrir que dentro de la comunidad algal de un lago no existan especies en particular que sean importantes como indicadoras, sino que resulten tolerantes a intervalos amplios de variación en las condiciones del ecosistema acuático. Sin embargo, la comunidad en su conjunto da una idea de posibles alteraciones, cuando es posible comparar la diversidad existente en un determinado ambiente con las condiciones inalteradas o de línea base, definidas frecuentemente por estudios paleolimnológicos. Los estudios paleolimnológicos son posibles debido a que diversos grupos de algas pueden ser preservados en los sedimentos que se acumulan año con año en el fondo de cualquier lago y el estudio de estos microfósiles (en especial el de las diatomeas y quistes de crisofíceas) a lo largo de una secuencia estratigráfica, nos permiten identificar y reconstruir, por lo menos cualitativamente, variaciones en la temperatura, el nivel de mineralización del agua y su estado trófico a lo largo del tiempo (Smol y Cumming, 2000).

Dada la importancia que poseen los lagos de alta montaña como indicadores de cambio climático global y acidificación, se han llevado a cabo varios proyectos interdisciplinarios para su estudio como: AL:PE1 y AL:PE2 (Acidification of Mountain Lakes: Paleolimnology and Ecology), el MOLAR (Mountain Lake Research) y EMERGE (European Mountain Lake Ecosystems: Regionalization, Diagnostic and Socio-economic Evaluation). Todos estos proyectos se han enfocado al estudio de los lagos alpinos de Europa y en realidad son pocos los estudios realizados para otras regiones, sobre todo las tropicales (Street-Perrott *et al.*, 1997; Baker *et al.*, 2001; Gunkel y Casallas, 2002; Gunkel, 2003).

No resulta fácil, a partir de los datos que ofrece la bibliografía, establecer una tipología característica sobre las especies de algas presentes en el fitoplancton de este tipo de lagos, a pesar de que éstas se relacionan principalmente con la temperatura del lago, la calidad del agua y la concentración de nutrientes (Larson *et al.*, 1998). Autores como Margalef *et al.* (1975 en Sánchez *et al.*, 1989) reportan la presencia de los géneros de diatomeas (*Cyclotella*, *Tabellaria*, *Meridion*), crisofíceas (*Mallomonas*, *Dynobryon*), dinoflagelados (*Peridinium*, *Ceratium*), así como numerosas desmidiáceas características de aguas de pH ácido. Otros autores –como Sickman *et al.* (2003), en un estudio realizado en el lago Emerald (Sierra Nevada, California), mencionan que las cianoprocariotas son las más abundantes, seguidas de las clorofíceas y las crisofíceas. Izaguirre *et al.* (2003) indican que en este tipo de lagos el fitoplancton en general presenta una baja densidad y que está representado por nanoplancton, crisofíceas y pico-cianoprocariotas. Lepistö y Rosenström (1998) resumen que en estos lagos oligotróficos se presenta una menor biomasa

consecuencia del efecto combinado de un bajo número de organismos y el tamaño pequeño de las especies presentes.

En México sólo existen dos lagos de alta montaña: El Sol y La Luna, ambos ubicados dentro del cráter del Nevado de Toluca. Los estudios realizados sobre la comunidad algal de estos lagos son escasos, existiendo únicamente un listado de especies planctónicas y bentónicas para el lago El Sol (Banderas-Tarabay, 1984, 1988, 1997) y estudios de cuantificación de clorofila *a* como inferencia de la biomasa algal para ambos lagos (Alcocer *et al.*, 2004). Estudios realizados en sedimentos sobre la composición de diatomeas y quistes de crisofitas señalan la existencia de diferencias importantes entre ambos lagos (Caballero, 1996; Vilaclara *et al.*, 2005). Dado lo anterior se hace evidente la necesidad de un estudio que englobe un registro del fitoplancton para el lago La Luna, la dinámica de la comunidad fitoplanctónica para ambos lagos, así como un registro de la comunidad algal presente en los sedimentos (escala de tiempo mayor –décadas-), con el fin de obtener una idea más clara de los cambios que han presentado estos lagos en las últimas décadas/siglos.

En este punto es importante mencionar que los sedimentos lacustres de la región central de México han proporcionado información detallada sobre los cambios climáticos y ambientales de los últimos miles de años, derivada a partir de indicadores biológicos y geológicos, sin embargo estos registros han presentado diversas limitaciones; por una parte muchos estudios involucran el uso de un solo indicador, por lo que se puede perder o confundir información importante, por otra parte el registro de los últimos miles de años con frecuencia se encuentra perturbado por la actividad humana o la actividad volcánica (ej. Lozano-García *et al.* 2010). Aunado a lo anterior frecuentemente existen dificultades para

el establecimiento de una escala temporal confiable, en ocasiones debido a que existen bajas tasas sedimentarias o inclusive hiatos asociados a procesos erosivos durante etapas de desecación de los lagos (Ortega *et al.*, 2010), en otros casos debido a problemas con las técnicas de fechado (contaminación, alto costo, etc.), todo lo cual limita la interpretación de estos registros; debido a esto son escasos los estudios que cuentan con una resolución temporal alta que permita identificar la variabilidad climática en una escala de centenaria a decadal.

Otro enfoque para el estudio de la variabilidad climática del último milenio es el basado en el análisis de documentos históricos y registros instrumentales (O'Hara y Matcalfe, 1997; Acuna-Soto *et al.*, 2002). Sin embargo ambos presentan desventajas: los primeros son puntuales para una región en particular y están sujetos a apreciaciones humanas y los segundos cubren apenas el último siglo, con frecuencia no son continuos y están limitados en su representatividad por la cobertura de la red de estaciones meteorológicas.

La posición geográfica de los lagos del Nevado de Toluca, los convierte en sitios idóneos para el estudio paleoclimático del centro de México, donde la obtención de un registro continuo con una alta resolución temporal es esperada dada su poca perturbación por actividad humana y la naturaleza permanente de estos lagos, dentro de un clima relativamente húmedo, que permite asumir que no existirán hiatos importantes en su secuencia.

1.1 JUSTIFICACION

Dadas las características resumidas anteriormente para los lagos de alta montaña, y considerando que los lagos del Nevado de Toluca son los únicos representantes permanentes de este tipo en México, se deriva que su estudio limnológico y paleolimnológico es necesario con el fin de obtener una idea más clara de los cambios fisicoquímicos y biológicos que han presentado estos lagos en las últimas décadas/siglos, asociados con cambios de temperatura relacionados tanto con variabilidad climática natural como con el impacto humano moderno. Es por ello que en el Laboratorio de Limnología Tropical de la FES Iztacala se inició un proyecto para su estudio denominado: “Lagos de alta montaña en México. Estudio de la factibilidad para considerar los lagos del Nevado de Toluca, México, como sitios de referencia del cambio climático global (Global Environmental Change)” (DGAPA-ES209301, 2001-04, UNAM) y actualmente se continúa con el proyecto “Los Lagos del Nevado De Toluca, México: Centinelas para la Detección y Análisis del Cambio Ambiental Global” (PINCC, 2013-14, UNAM). El presente trabajo se enmarca en este contexto.

1.2 OBJETIVO

Este trabajo tiene dos objetivos fundamentales: a) definir la composición taxonómica y la dinámica anual de la comunidad fitoplanctónica moderna que se asocia con las condiciones limnológicas actuales de los dos únicos lagos de alta montaña en México, El Sol y La Luna. Estos datos servirán como un parámetro de referencia mínimo con base en el cual se contrasten futuros estudios ecológicos y de cambio ambiental en estos lagos y en el centro

de México. b) Asociado al problema del cambio climático, este estudio pretende identificar las tendencias de variabilidad climática tanto naturales como antropogénicas recientes (últimos ca. 2000 años) registradas en estos lagos de alta montaña (El Sol y La Luna), con base en el estudio de sus poblaciones pasadas de algas (diatomeas, crisofíceas, palinomorfos), así como mediante el uso de otros indicadores de variabilidad ambiental como el registro de polen, partículas de carbón y susceptibilidad magnética.

1.3 METAS PARTICULARES

1. Caracterizar y comparar la diversidad de la flora algal moderna de los lagos El Sol y La Luna durante un ciclo anual (2000-2001).
2. Establecer las variaciones temporales en la composición de la flora algal de cada lago, identificando las especies asociadas con los picos de productividad detectados en estudios anteriores.
3. Determinar la evolución temporal de ambos lagos a partir del estudio paleolimnológico con base en restos de algas (principalmente diatomeas), polen, partículas de carbón y susceptibilidad magnética en una secuencia sedimentaria representativa de cada lago.
4. Determinar si es posible definir a estos lagos como de condición poco alterada, mediante la comparación de los datos paleolimnológicos y modernos.
5. Evaluar posibles tendencias de cambio ambiental a largo plazo que puedan estar asociadas con factores como variabilidad climática, calentamiento global, deforestación, etc., a partir de la integración del estudio paleolimnológico con el estudio del contenido de polen en la secuencia sedimentaria de cada lago.

1.4 HIPÓTESIS

H1- Dado que existen diferencias entre los lagos El Sol y La Luna se plantea que al comparar la composición fitoplanctónica presente en ambos lagos se encuentren diferencias significativas y que si estas diferencias son resultado del impacto humano reciente, el registro paleolimnológico de ambos lagos será semejante indicando que anteriormente compartían las mismas características.

H2- Si los lagos El Sol y La Luna representan condiciones poco alteradas antropogénicamente, entonces en el estudio de sus secuencias sedimentarias no habrá diferencias significativas en cuanto a su composición de diatomeas y demás indicadores biológicos al comparar los intervalos de tiempo que correspondan con antes y después del acelerado incremento en el CO₂ atmosférico (ca. 1950), manteniéndose las diferencias existentes entre ambos lagos.

H3- Dado que durante los últimos 2000 años han existido cambios climáticos, como son variaciones marcadas de temperatura, que se postula fueron globales (eg. Cálido Medieval, Pequeña Edad de Hielo), mediante el estudio de las diatomeas y demás indicadores biológicos se podrá identificar si estos eventos globales tuvieron efectivamente un impacto en latitudes bajas como las del centro de México y si estuvieron asociados con patrones de sequías.

2. CLIMA Y VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN EL CENTRO DE MÉXICO

2.1 CONTROLES CLIMÁTICOS REGIONALES

México se encuentra ubicado en el hemisferio norte del continente Americano, y se extiende desde la latitud 14° 30' N hasta la latitud 32° 43' N. El Trópico de Cáncer divide al país en dos áreas geográficas, al sur se encuentra la zona tropical, donde dominan climas húmedos y semihúmedos mientras que al norte se encuentra la zona subtropical, con climas áridos y semiáridos (García, 2003).

Debido a su ubicación geográfica, los climas de México están gobernados principalmente por la migración latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y de las celdas de alta presión subtropical; la actividad del monzón Mexicano y la incidencia de ciclones tropicales (huracanes) y frentes fríos (“nortes”) (García, 2003). Solo en el noroeste del país la influencia estacional (invierno) de los vientos el oeste (Westerlies) llega a ser importante. Factores como la topografía (cordilleras, sierras transversales, altiplanicie) y la cercanía al mar tienen un impacto importante en el clima de ciertas regiones de nuestro país y en general favorecen su alta diversidad climática. La ocurrencia del fenómeno de “El Niño” (Magaña *et al.*, 2003), también tiene un impacto importante en la variabilidad interanual del clima en México.

El desplazamiento hacia el norte o hacia el sur de la ZCIT introduce variaciones anuales en la precipitación. En invierno, cuando la ZCIT se desplaza hacia el sur (aprox. 10° N), los vientos alisios actúan sólo en la parte sur, en cambio la parte norte tiene influencia de las celdas de alta presión subtropical y en el noroeste del país de los vientos del oeste de las latitudes medias. En verano la ZCIT se desplaza al norte (aprox. 15°N), por lo que en el

país dominan los vientos alisios (del este) que provienen de la celda subtropical de alta presión del Atlántico del Norte y se dirigen hacia la ZCIT y hacia las zonas de baja presión que se establecen sobre el continente (García, 2003).

Debido a esta migración de la ZCIT las lluvias más intensas en la mayor parte del país ocurren en verano, y de forma general se puede decir que la temporada de lluvias en México comienza entre mayo y julio, terminando entre septiembre y octubre. Por otra parte, en el invierno domina la presencia de las celdas de alta presión subtropical, por lo que condiciones secas caracterizan la mayor parte del territorio nacional, excepto en el noroeste, en donde los vientos del oeste llevan precipitación invernal. En la vertiente del Golfo de México también hay algo de precipitación invernal asociada con la entrada de “nortes” (ver más adelante).

Como parte del ciclo anual de las lluvias de verano, en la región centro-sur de México y hasta Centroamérica, aparecen dos máximos en la precipitación de verano, uno en junio y otro en septiembre. Por lo tanto, existe un mínimo relativo entre julio y agosto conocido como sequía intraestival, sequía del medio verano, canícula o veranillo, dependiendo de la región donde se experimente (Magaña *et al.*, 1999).

En el noroeste de México, la diferencia de temperatura entre el desierto de Sonora y el Golfo de California sirve de motor para el “monzón Mexicano” que se extiende desde finales de junio hasta finales de julio. La lluvia asociada al monzón Mexicano comienza a lo largo de la costa y se extiende hasta el desierto de Sonora durante este período, afectando la Sierra Madre Occidental. El inicio del monzón en el noroeste mexicano, puede presentar adelantos o retrasos substanciales (~30 días), con respecto a la fecha de inicio de la

temporada de lluvias (~17 de junio). Un inicio tardío en el monzón del noroeste mexicano generalmente significa una temporada de lluvias deficientes (Magaña *et al.*, 2003). Los ciclones tropicales o huracanes tienen su origen en el Mar de las Antillas, son más frecuentes hacia fines del verano y principios del otoño y su influencia se pone de manifiesto en el aumento de la cantidad de lluvia de los meses de septiembre y octubre (García, 2003).

Los “Nortes” son vientos que provienen del norte y que soplan violentamente por varios días seguidos sobre las costas del Golfo de México durante los meses más fríos del año (noviembre-marzo). Se originan por la invasión de masas de aire polar continental modificado, procedentes del norte de los Estados Unidos y sur de Canadá. Estos vientos, al pasar sobre el Golfo de México, recogen abundante humedad que después es liberada en forma de lluvia (García, 2003).

El fenómeno de “El Niño” modifica los patrones de precipitación y temperatura en la mayor parte del planeta y se manifiesta principalmente como cambios en la temperatura de la superficie del mar en la zona oriental del Pacífico ecuatorial, denominándose “El Niño” a la fase cálida y “La Niña” a la fase fría (Magaña *et al.*, 2003). El fenómeno de “El Niño” afecta las lluvias en México (Magaña y Quintanar, 1997). De manera general los inviernos en un año de “El Niño” son más fríos en casi todo el país y las lluvias de invierno se intensifican en el norte de México, mientras que disminuyen hacia la parte sur, mientras que los veranos son más secos y cálidos. El patrón opuesto se registra durante años de “La Niña” (Magaña *et al.*, 2003).

2.2 EL CLIMA DE LOS ÚLTIMOS 2000 AÑOS

El clima del Holoceno tardío se caracterizó por la presencia de un intervalo cálido conocido como Anomalía Climática Medieval (ACM o MCA por sus siglas en inglés) entre aproximadamente los años 800 a 1300 d.C. La ACM fue seguida de un periodo altamente variable pero generalmente frío conocido como la Pequeña Edad de Hielo (PEH o LIA por sus siglas en inglés) entre aproximadamente los años 1350 a 1850 d. C. (Crowley, 2000). A partir de datos paleoclimáticos se ha inferido una temperatura global promedio anual durante la ACM cercana a la que se observó a finales del siglo XX (Crowley y Lowery, 2000) con un descenso durante la LIA de alrededor de 1°C (Crowley, 2000). Esta tendencia de enfriamiento finalizó hacia 1950 y fue substituida por una tendencia de calentamiento que dominó la segunda mitad del siglo XIX y sobre la cual se sobrepuso el impacto humano y el calentamiento global característicos del siglo XX.

La LIA representa una de las más importantes oscilaciones climáticas en escala global (Orsi *et al.*, 2012), con numerosos registros en la región del Atlántico del Norte (Norte América y Europa, Grove, 2001; Nesje y Dahl, 2003). Algunos autores han relacionado el descenso de temperatura registrado durante la LIA con los niveles más bajos de radiación solar (Bond *et al.*, 2001; Lozano-García *et al.*, 2007; Mann *et al.*, 2009) ocurridos durante el Mínimo Solar de Spörer (1450-1540 d.C.) y el Mínimo Solar de Mounder (1645-1715 d.C.), este último ha sido identificado como el periodo más frío durante la LIA (Sánchez y Kutzbach, 1974; Luterbacher *et al.*, 2000; Moberg *et al.*, 2005). La actividad solar durante el Mínimo de Maunder presentó sus valores más bajos dentro de los últimos 8000 años (Lean y Rind, 1999); este periodo de actividad solar baja también se ha relacionado con los niveles más bajos de radiación UV (200-300 nm, Lean *et al.*, 1995).

Se sabe que la variabilidad climática ha tenido un impacto importante en nuestro país. Los registros del Holoceno tardío en el occidente, centro y sur-este de México documentan un notable cambio climático a condiciones más secas (disminución en la precipitación y bajos niveles lacustres) durante el periodo arqueológico denominado Clásico (300-900 d. C.), cuando tuvieron su auge las culturas Teotihuacana y Maya. Estas condiciones de sequía fueron particularmente intensas hacia final de este período, entre 600-1000 d. C. (Hodell *et al.*, 1995; Haug *et al.*, 2001; Caballero *et al.*, 2002; Metcalfe *et al.*, 2010), y se ha propuesto a esta sequía como causa del colapso de la cultura Maya ocurrido entre los años 800 a 900 d. C., por lo que en la literatura frecuentemente se le identifica como la sequía del colapso Maya.

Este período de sequía más intensa se traslapa con el inicio de la ACM (800 a 1000 d.C.) y se ha correlacionado con aumentos en la actividad solar (Sanchez y Kutzbach, 1974), y con desplazamientos latitudinales hacia el sur de la zona de convergencia intertropical (ZCIT) (Polissar *et al.*, 2006; Poveda *et al.*, 2006; Haug *et al.*, 2001). Posteriormente algunos registros indican un cambio hacia condiciones más húmedas (niveles lacustres altos y recuperación de bosque) que concuerdan con un incremento en la precipitación durante la segunda parte de la ACM (1000 a 1300 d.C., Lozano *et al.*, 2010; Metcalfe *et al.*, 2010). Sin embargo, este intervalo, aunque más húmedo que el anterior, no presenta condiciones climáticas constantes, más bien es un periodo variable entre intervalos secos y húmedos (Curtis *et al.*, 1996; Hodell *et al.*, 2001). La Pequeña Edad de Hielo ha sido asociada a descensos de temperatura en un rango 1.5-2.0 °C, (Lozano-García *et al.*, 2007; Vázquez-Selem, 2011), con una alta variabilidad climática, con recurrentes eventos de sequías entre los siglos XV y XVII (Therrell, 2004; Metcalfe y Davies, 2007); el impacto a nivel local

depende de un balance delicado entre una reducción en la precipitación durante el verano y un incremento en la precipitación durante el invierno, debido a una alta frecuencia e intensidad de “Nortes” (Lozano-García *et al.*, 2007; Jáuregui, 1997). Por ejemplo condiciones ambientales secas han sido registradas en la Península de Yucatán durante el siglo XV (Hodell *et al.*, 2005); niveles lacustres bajos, sequías, epidemias y hambrunas han sido reportados para el siglo XVI en varias regiones del país (García-Acosta *et al.*, 2004; Therrel *et al.*, 2004; Lozano-García *et al.*, 2007; Sosa-Nájera *et al.*, 2010) incluyendo la región central de México (Florescano, 1980; Swan, 1981; O’Hara, 1993; Jáuregui, 1997).

Si bien los registros lacustres del centro de México han proporcionado información detallada sobre los cambios climáticos y ambientales de los últimos miles de años, estos presentan limitaciones para la interpretación paleoclimática asociadas a la perturbación antropogénica y/o volcánica que en numerosas ocasiones han ocasionado dificultades para el establecimiento de una escala temporal confiable aunado a que los registros históricos e instrumentales también presentan desventajas ya que están sujetos a apreciaciones humanas y únicamente cubren el último siglo y presentan discontinuidad. Siendo escasos los estudios que cuenten con una resolución temporal alta que permita identificar la variabilidad climática en una escala de centenaria a decadal.

3. AREA DE ESTUDIO

3.1 GEOLOGÍA

El Nevado de Toluca o Xinantecatl (“*El hombre desnudo*”, en náhuatl), es uno de los cuatro volcanes más altos del país (4,680 m s.n.m.), un estratovolcán de composición andesítica-

dacítica (Macías *et al.*, 1997) que se localiza entre las coordenadas 19° 07' N y 99° 45' O, a 22 km al SE de la ciudad de Toluca y a 60 km al SO de la Ciudad de México. Los lagos El Sol y La Luna están ubicados en el cráter del Nevado de Toluca, a una altitud de 4,200 m s.n.m. y están separados por un pequeño montículo rocoso y descubierto conocido como el Ombligo (Fig. 1) (Macías, 2005; Armienta *et al.*, 2008).

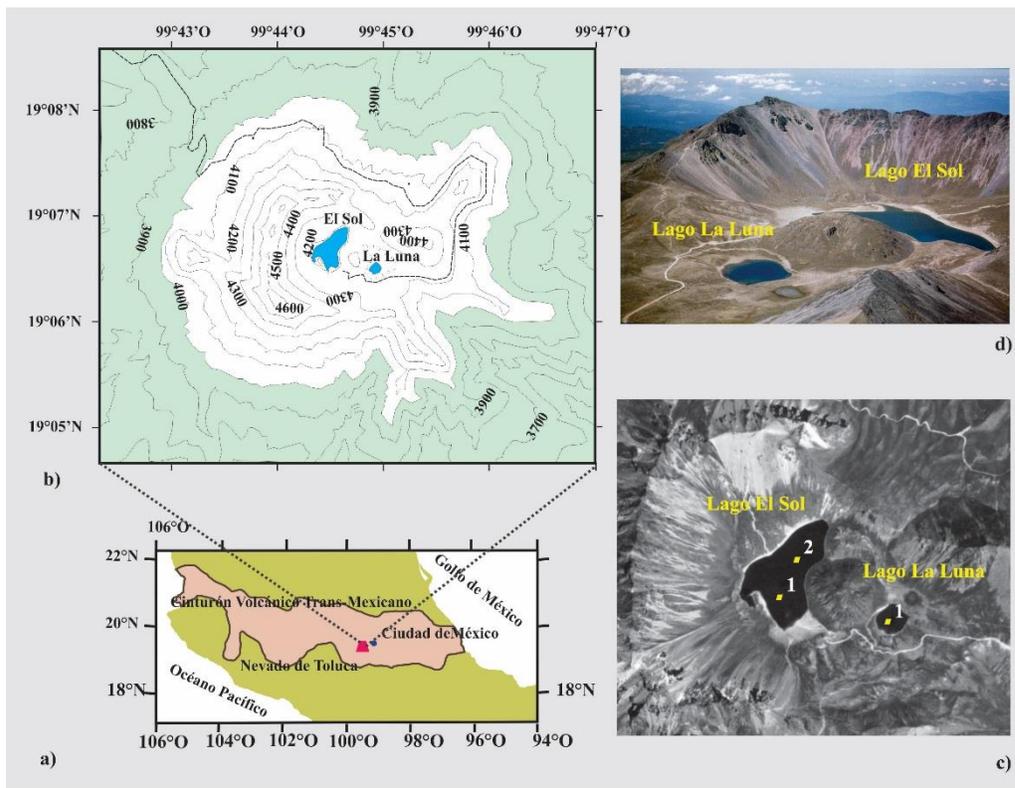


Fig. 1. Localización del área de estudio a) Cinturón Volcánico Trans-Mexicano, b) mapa y c) y d) fotografías del cráter del volcán Nevado de Toluca con la ubicación de los lagos El Sol y La Luna y c) puntos de muestreo.

La historia geológica del Nevado se puede dividir en dos fases de actividad, la primera entre 2.6 y 1.6 Ma, y la segunda que inició hace 100,000 años. Durante los últimos 50,000

años el volcán ha sido muy activo con varios eventos de destrucción y colapso del edificio volcánico. Durante este periodo se tienen registrados por lo menos 8 eventos eruptivos importantes, de los cuales los más recientes son la erupción de hace 10,500 años conocida como Pómez Toluca Superior, durante la cual se destruyó parte del edificio volcánico y cuya última manifestación pudo ser la intrusión del domo central u Ombligo y una erupción relativamente menor registrada hace *ca.* 3,300 años (Macías, 2005).

3.2 CLIMA

La cima del Nevado de Toluca tiene un clima frío de alta montaña: ETH, de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1988). Según la estación meteorológica ubicada cerca de la cima del volcán (4,110 m s.n.m., estación 15062 Nevado de Toluca, Servicio Meteorológico Nacional <http://smn.cna.gob.mx>) la temperatura media anual es de 3.8 °C, con las temperaturas medias mensuales más bajas en enero (2.3 °C) y las más altas en abril (5 °C). La precipitación anual media es de 1,213 mm y la evaporación anual media es de 824.8 mm. La precipitación está concentrada entre los meses de mayo a septiembre (solo 3.8% de precipitación invernal). Con la mayor precipitación en el mes de julio; en octubre termina la temporada de lluvias e inicia el descenso de la temperatura, siendo el periodo de diciembre a febrero, el más frío, cuando hay precipitación en forma de nieve, con temperaturas mínimas mensuales de -4 °C. En el mes de marzo la temperatura asciende y se da el derretimiento de la nieve (Fig. 2).

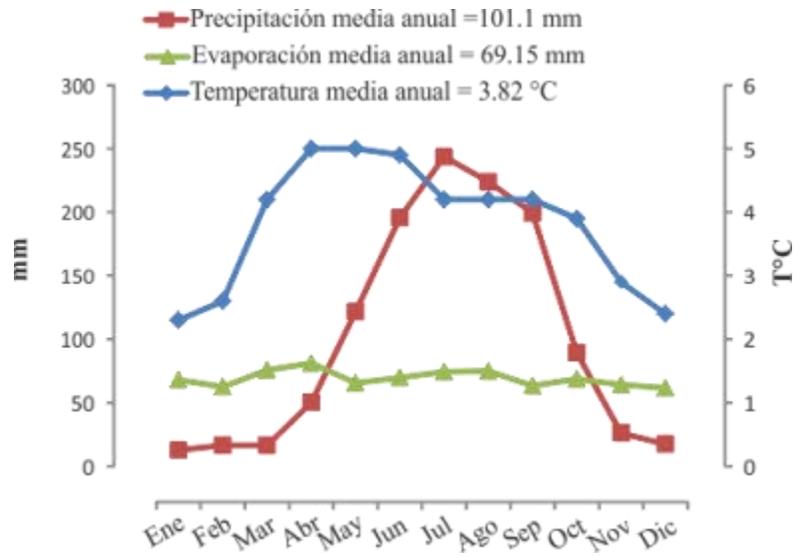


Fig. 2 Precipitación, evaporación y temperatura medias mensuales para la zona de estudio durante el periodo 1971-2000 (Servicio Meteorológico Nacional, Estación Nevado de Toluca).

3.3 HIDROLOGÍA

Es una cuenca endorreica donde las entradas de agua a los lagos provienen exclusivamente de lo que llueve o nieva dentro del cráter. Los aportes como agua líquida están representados por las lluvias de verano, que caracterizan a todo el centro de México. Durante los inviernos húmedos y extremadamente fríos, nieva en el volcán, acumulándose una capa relativamente profunda de nieve (de un metro o más), que persiste hasta la primavera, cuando se funde y escurre hacia el lago. La lluvia en verano, la nieve en invierno y el agua de deshielo de la primavera constituyen los únicos aportes hídricos de estos lagos. Por otro lado, las pérdidas están representadas por la evaporación y la infiltración.

Las aguas de ambos lagos son frías ($<10^{\circ}\text{C}$), llegando en ocasiones a congelarse brevemente su superficie en la época más fría. El régimen de mezcla es polimíctico cálido. Ambos lagos son permanentes y relativamente someros (El Sol $Z_{\text{max}} = 15$ m, La Luna $Z_{\text{max}} = 10$ m), con una transparencia elevada (El Sol $D_{0.5} = 3-8$ m, La Luna $D_{0.5}$ 4-9 (total) m). Sus características iónicas conservativas son típicas de los lagos muy poco mineralizados (El Sol $K_{25} = 15-25$, La Luna $K_{25} = 13-17$ $\mu\text{S}/\text{cm}$), de muy baja reserva alcalina (El Sol $\text{Alc. total.} = 80-400$ $\mu\text{eq. CaCO}_3/\text{l}$, La Luna $\text{Alc. total.} = 90-200$ $\mu\text{eq. CaCO}_3/\text{l}$) y pH ácido (Sol = 5-7.1, Luna = 4.5-5.6). El lago El Sol tiene un área de 0.17 - 0.24 km^2 y la Luna de 0.02-0.03 km^2 (Caballero, 1996; Armienta *et al.*, 2000; Alcocer *et al.*, 2004; Vilaclara *et al.*, 2005; Armienta *et al.*, 2008).

3.4. PARÁMETROS FÍSICO-QUÍMICOS

En la Tabla 1 se presentan los parámetros físico-químicos medidos durante el periodo de marzo 2000 a marzo 2001 en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca, por el proyecto “Lagos de alta montaña en México. Estudio de la factibilidad para considerar los lagos del Nevado de Toluca, México, como sitios de referencia del cambio climático global” [DGAPA-ES209301, 2001-04, UNAM]. En ello se destacan los valores bajos de pH, conductividad eléctrica y nutrientes que caracterizan a estos lagos, siendo La Luna un lago más ácido y con menor nivel de nutrientes que El Sol.

Tabla 1. Promedios y desviación estándar mensual de los parámetros físico-químicos medidos durante el periodo de marzo 2000 a marzo 2001 en los lagos El Sol y La Luna, Nevado de Toluca (K_{25} = conductividad a 25 $^{\circ}\text{C}$, $\%RFA_f$ = Porcentaje de la Radiación

fotosintetizante activa que llega al fondo del lago, P-PSR = P-fósforo soluble reactivo, N-NID = N-nitrógeno inorgánico, SiO₂ = óxido de silicio).

	El Sol	La Luna
<i>Características fisico-químicas</i>		
Área (km ²)	0.24-0.17	0.03 - 0.02
Profundidad máxima (m)	11.2 ± 0.4 (10.5 - 12)	8.2 ± 0.4 (8 - 9)
OD (mg L ⁻¹)	6.8 ± 0.7 (5.8 - 7.7)	6.8 ± 0.8 (5.9 - 8.6)
Temperatura (°C)	8.6 ± 1.9 (5.2 - 10.8)	8.6 ± 1.7 (5.5 - 11.5)
K25 (μS cm ⁻¹)	16 ± 1 (15 - 18)	14 ± 1 (13 - 15)
pH	5.4 ± 0.4 (4.9 - 6.1)	4.7 ± 0.3 (4.5 - 5.6)
<i>Parámetros tróficos</i>		
%RFA _f	11 ± 6 (3 - 27)	45 ± 12 (19 - 61)
P-PSR (μg L ⁻¹)	6 ± 4 (1 - 11)	4 ± 4 (<1 - 17)
N-NID (μg L ⁻¹)	107 ± 58 (17 - 185)	356 ± 24 (299 - 387)
SiO ₂ (μg L ⁻¹)	69 ± 57 (23 - 206)	17 ± 28 (3 - 108)
Clorofila _a (μg L ⁻¹)	1.7 ± 1.5 (0.2 - 5.0)	0.6 ± 0.2 (0.3 - 1.1)

3.5. BIODIVERSIDAD ACTUAL

Los estudios sobre las comunidades algales en el Lago El Sol se iniciaron en 1966 con el trabajo de Löffler (1972; Kussel-Fetzmann, 1973); el autor incluyó el lago El Sol en su estudio biogeográfico acerca del plancton en diversos lagos tropicales de alta montaña en el norte de los Andes y Centroamérica, la mayoría de los lagos estudiados (El Sol entre ellos), estuvieron caracterizados por la presencia del dinoflagelado *Peridinium willei*, la cloroficea *Botryococcus braunii* y la crisofíceica *Dinobryon* sp. La flora algal de este lago estuvo caracterizada, además de los taxa ya mencionados, por clorofíceas (*Sphaerocystis schroeteri*, *Zygnema* sp., *Gonatozygon aculeatum*, *Closterium striolatum*, *C. ulna*,

Desmidium swartzii, *Euastrum oblongum*), diatomeas (*Cymbella* sp., *Melosira* sp., *Surirella* sp., *Synedra* sp.) y el dinoflagelado *Peridinium lomnickii*.

González y Banderas-Tarabay realizaron estudios sobre la productividad primaria y la fitoflora del lago El Sol durante un ciclo anual -abril de 1982 a abril de 1983, (Banderas-Tarabay *et al.*, 1991; Banderas-Tarabay, 1997; Banderas-Tarabay y González, 2002; González, 2002). Estos autores reportaron valores máximos de productividad en verano y una sucesión fitoplanctónica, con dinoflagelados y crisofíceas presentes en primavera y principios de verano, clorofíceas durante el verano y principios del otoño, y cianoprocaríotas y euglenoides en invierno y principios de la primavera. En su estudio reconocen 50 géneros de algas, con 104 taxones en total (incluyendo fitoplancton y fitobentos), siendo las clorofíceas las de mayor diversidad (69 spp, 66%) seguidas por las cianoprocaríotas (20 spp, 19%); las diatomeas no fueron identificadas a especie pero también parecen ser un grupo bien representado en este lago, con por lo menos 7 taxones presentes. La comunidad fitoplanctónica que reporta está dominada por los dinoflagelados *Peridinium lomnickii* y *P. willei* y la crisofícea *Dinobryon cylindricum* var. *alpinum*; con la presencia de *Closterium* (clorofita), *Oscillatoria* (cianoprocaríota) y diatomeas pequeñas (no identificadas). La comunidad bentónica de algas reportada incluye a las macrofitas *Ellatine brachysperam*, *Eleocharis* sp. y *Nitella gracilis* var. *intermedia*. Cabe mencionar que este autor reporta la introducción de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en El Sol en una fecha no precisada a mediados del XX y afirma que esto ocasionó una serie de cambios en el lago que no han sido evaluados. Sin embargo, no proporciona referencia bibliográfica alguna que respalde esta información.

En cuanto a las comunidades algales en el lago La Luna, en la actualidad todavía se carece de estudios. Los estudios realizados se restringen a las diatomeas presentes en los sedimentos superficiales, que incluyen tanto especies provenientes del fitoplancton como especies bentónicas (sedimento, rocas y plantas). Este estudio se realizó en 1991 en ambos lagos (Caballero, 1996), permitiendo por primera vez compararlos. Se reporta que la flora de diatomeas de La Luna tuvo menos especies que la del lago El Sol (10 vs. 20), siendo dominada por *Psammothidium helveticum*, *P. levanderi*, *Encyonema perpusilla* y *Navicula* NTA, mientras que la del El Sol estuvo dominada por *Cavinula pseudoscutiformis*, *Aulacoseira distans* y *P. levanderi*. Destaca que de las especies dominantes en cada lago sólo una especie, *P. levanderi*, fue común en ambos; a pesar de la similitud en características limnológicas entre ambos; las especies dominantes en El Sol (salvo por *P. levanderi*) están ausentes en La Luna mientras que las especies dominantes en La Luna tienen abundancia baja en El Sol. La autora llegó a la conclusión que probablemente el pH más bajo en el lago La Luna es uno de los factores que contribuyen a excluir de este lago las especies dominantes en El Sol. Este trabajo también concluye que la flora de diatomeas del Nevado de Toluca difiere de la reportada para otros lagos ácidos de montaña de África o Norte América, en donde *Aulacoseira distans* es la única especie en común, mientras que el resto de las especies dominantes en El Sol o La Luna son poco abundantes o están ausentes en esos lagos.

Alcocer *et al.* (2004) estudiaron la dinámica de la biomasa fitoplanctónica evaluada a través de la concentración de clorofila *a* (Clor-*a*) en la columna de agua realizando muestreos mensuales durante 13 meses (marzo 2000-abril 2001). Para ambos lagos encontró que los perfiles verticales son prácticamente homogéneos, solo con un pequeño máximo de Clor-*a*

por encima del sedimento en El Sol. Este máximo es probablemente explicado por el hundimiento de las células fitoplanctónicas y por la presencia de algas bentónicas filamentosas, las cuales no se encuentran en La Luna. También se reporta que la biomasa fitoplanctónica en La Luna fue significativamente menor que en El Sol y que las bajas concentraciones en La Luna coinciden con los valores más bajos de pH. En cuanto a la dinámica temporal, encontraron que en el lago El Sol existe un máximo de productividad en octubre, con dos picos secundarios menores en mayo y enero. En La Luna sólo se detectó un pico de productividad en junio.

Vilaclara *et al.* (2005) realizaron un estudio sobre los estomatoquistes de crisofíceas presentes en los sedimentos superficiales de ambos lagos, mencionan que el lago El Sol muestra una alta diversidad de estomatoquistes con 27 diferentes morfotipos. En La Luna, en cambio, sólo se observaron 4 morfotipos, los cuales también se presentan en El Sol. Las autoras atribuyen esta diferencia a que El Sol es más grande, más mineralizado, menos oligotrófico y más perturbado (introducción de trucha) que el lago La Luna.

Con relación al zooplanton, Sarma *et al.* (1996) realizaron un análisis de la fauna de rotíferos, identificando 11 especies (*Aspelta lestes*, *Cephalodella tenuiseta*, *Dicranophorus forcipatus*, *Lecane inopinata*, *L. sulcata*, *Lepadella rhomboides*, *Notommata glyphura*, *Taphrocampa annulosa*, *Testudinella emarginula*, *Trichocerca bidens* y *T. collaris*) que se constituyeron en ampliaciones de ámbito hacia México. Dimas-Flores *et al.* (2008) reportan una elevada coincidencia (49% para rotíferos y 83% para cladóceros y copépodos) en cuanto a la composición de especies de zooplanton (35 especies en total) en El Sol y La Luna. También se encontraron diferencias en abundancia y biomasa del zooplanton siendo mayores en El Sol. Esta diferencia la asociaron a las condiciones más ácidas en La Luna

limitando indirectamente el crecimiento del zooplancton, al restringir la disponibilidad de alimento. Cervantes *et al.* (2000) reportan una nueva especie de cladóceros, *Ilyocryptus nevadensis* (Branchiopoda, Anomopoda). Zawisza *et al.* (2012) presentan datos preliminares del registro de cladóceros subfósiles en el lago La Luna y reportan la presencia de 5 taxones incluyendo a *Ilyocryptus nevadensis*; el grupo de *Daphnia longispina*, *Chrydorus cf. sphaericus*, *Alonella pulchella*, y *Alona* sp. Sinev y Zawisza (2013) retoman a *Alona* sp. y la describen como una especie nueva: *Alona manueli*. *Ilyocryptus nevadensis* y *Alona manueli* son especies posiblemente endémicas del lago La Luna (Zawisza *et al.*, 2012).

Con relación al bentos, Oseguera (2004) identificó cuatro oligoquetos (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus* y *Nais pardales*), un bivalvo (*Pisidium casertanum*), un hidrozooario (*Hydra vulgaris*), así como dos quironómidos (*Pagastia* sp. y *Tanytarsus* sp.).

El único vertebrado acuático presente en El Sol es la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), actualmente no hay peces en La Luna.

El tipo de vegetación dentro del cráter es pastizal alpino dominado por gramíneas, líquenes y musgos. La vegetación incluye pastos como *Festuca tolucensis*, *Festuca hepraestophila* y *Calamagostis tolucensis* (Sandoval, 1987). En las faldas del volcán existen manchones de bosque de pino-encino, de pino, de oyamel y bosque tropical caducifolio.

4. METODOLOGÍA

4.1 TRABAJO DE CAMPO

En los lagos El Sol y La Luna se realizaron muestreos mensuales durante el periodo de abril de 2000 a marzo del 2001. Asimismo con el fin de contar con un marco de referencia, sobre el estado actual de los lagos, se realizaron tres muestreos (mayo, agosto y noviembre) durante 2010.

En el caso de El Sol, considerando la mayor extensión del mismo, se asignaron dos puntos de muestreo: Sol 1 y Sol 2, en el caso de La Luna solo se asignó un punto de muestreo (Fig. 1c). En las tres estaciones se midieron los parámetros físico químicos de campo (temperatura, oxígeno disuelto, % de saturación de oxígeno, pH, conductividad y transparencia) con un equipo multisensor de monitoreo de calidad de agua Hydrolab Datasonde III y la transparencia mediante un disco de Secchi. Además en cada estación se tomaron muestras directas para análisis de nutrientes, Clor-*a* y fitoplancton y en los muestreos del 2010 también para iones mayores, en todos los casos a tres profundidades - superficie (un metro por debajo de la superficie), media columna (7.1-9.0 en La Luna, 10.5-12.0 El Sol 1 y 9.5-11.5 en El Sol 2) y fondo (un metro por arriba del fondo)- mediante una botella muestreadora de 2 l. Las muestras de fitoplancton (500 ml) se fijaron con acetato de lugol.

Las muestras para la determinación de la Clor-*a* se filtraron y se mantuvieron en refrigeración y oscuridad, procesándose dentro de las siguientes 24 horas. Se analizaron con la técnica de fluorotrometría (fluorómetro digital Turner Desings 10-), previamente se filtraron 100 ml para La Luna y 50 ml para El Sol a través de filtros Whatman tipo GF/F de

13 mm de diámetro (0.7 µm de apertura nominal de poro). Para la extracción de la Clor-*a* se utilizó acetona al 90%. Las lecturas se transformaron a µg L⁻¹ Clor-*a* utilizando la fórmula propuesta por el Método 445.0 de la agencia de Protección ambiental de los Estados Unidos de América (Arar y Collins, 1997):

$$C_{s, u} = \frac{C_{E, u} (\text{volumen extraído (L)} (FD))}{\text{Volumen muestreado (L)}}$$

C_{s, u}= concentración de Clor-*a* (µg L⁻¹) en toda la muestra de agua

C_{E, u}= concentración de Clor-*a* (µg L⁻¹) no corregida en la solución extraída y analizada

Volumen extraído=volumen (L) de la extracción preparado antes de ser diluida,

FD= factor de dilución

Volumen muestreado= volumen (L) de toda la muestra de agua

Las muestras para iones mayores fueron refrigeradas inmediatamente después del muestreo, las muestras para cationes se acidificaron previamente (pH <2-3) con HNO₃. Las muestras fueron analizadas por el Laboratorio de Química Analítica de Instituto de Geofísica, UNAM, siguiendo los procedimientos descritos por la APHA (1995, 2005) para aguas continentales superficiales.

En noviembre de 2003 se recuperaron dos núcleos de sedimento (uno por lago) con un nucleador de gravedad tipo mini-Kullenbergh, que consiste en un tubo muestreador de PVC con un mecanismo de pistón que es liberado por un mensajero al estar aproximadamente 1m por arriba de la superficie del sedimento. Además, en esa ocasión y en noviembre de 2010 se tomaron muestras de sedimentos superficiales de los dos lagos mediante una draga Eckman. En el laboratorio de Paleolimnología del Instituto de Geofísica, UNAM, se

abrieron los núcleos en dos mitades longitudinales, se midió su susceptibilidad magnética, se describió su estratigrafía y se fotografiaron. Una mitad se conservó como referencia y en la otra se realizó el muestreo para los diversos análisis que se realizaron.

El muestro para el fechamiento por ^{210}Pb y los análisis de diatomeas y quistes de crisofitas se realizó cada centímetro y para el análisis de palinomorfos y partículas de carbón cada 5 cm. La susceptibilidad magnética se determinó cada dos centímetros usando un Sensor Magnético Bartington MS2C. La datación con ^{210}Pb se realizó en el Laboratorio de Geoquímica Isotópica y Geocronología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Sede Mazatlán, UNAM. Asimismo se envió una muestra de la parte inferior del núcleo (56 cm) en el caso de La Luna y dos muestras (28 y 45 cm) en el caso de El Sol, para su datación con radiocarbono a un laboratorio comercial (Beta Analytic). Los resultados de ambos métodos de datación fueron usados para crear el modelo cronológico de cada lago.

4.2 CONTEO DE TAXONES EN MUESTRAS DE FITOPLANCTON

En el caso del fitoplancton presente en la columna de agua se realizaron conteos absolutos de 117 muestras (78 correspondientes a El Sol y 39 a La Luna) mediante el método de Utermöhl (APHA, 1989) con un invertoscopio modelo D, marca Carl ZEISS y cámaras de sedimentación de 50 y 100 ml, todo ello ubicado en el Proyecto PILT de la FES Iztacala, UNAM.

4.2.1 LIMPIEZA Y CONTEO DE DIATOMEAS Y ESTOMATOQUISTES DE CRISOFICEAS

Para las diatomeas y los estomatoquistes presentes en los sedimentos superficiales y en los núcleos, una muestra de 0.5 g de sedimento seco se trató con HCl y H₂O₂ en calentamiento lento para eliminar la materia orgánica (Battarbee *et al.*, 1986). Se prepararon portaobjetos con 200 µl de material limpio y se montaron en resina Naphrax. La abundancia relativa de las diatomeas se calculó como porcentaje del conteo total (400 valvas de diatomeas como mínimo) y su abundancia total como número de valvas por gramo de sedimento seco, con un microscopio estándar ZEISS modelo K7 ubicado en el laboratorio de Limnología del proyecto PILT, FES Iztacala, UNAM. Los estomatoquistes se contaron al mismo tiempo que las diatomeas y su abundancia se expresa como número de quistes por gramo de sedimento seco.

4.2.2 EXTRACCIÓN DE PALINOMORFOS Y PARTÍCULAS DE CARBÓN

Para llevar a cabo la extracción de los palinomorfos se utilizó un centímetro cúbico de sedimento y una tableta de esporas marcadoras de *Lycopodium clavatum* para el cálculo de la concentración polínica (Stockmarr, 1971). Se eliminaron los carbonatos con HCl al 10%, y la materia orgánica con KOH al 5%. Los silicatos se eliminaron con HF durante 24 horas, se neutralizaron las muestras y el residuo se tiñó con una gota de safranina. Se montaron cuatro laminillas con diferentes concentraciones en gelatina glicerinada para su posterior observación con microscopía de luz (Fotomicroscopio Olympus BH2 con aumentos de 40X y 100X ubicado en el Laboratorio de Palinología del Instituto de Geología, UNAM). Se

contó un mínimo de 500 palinomorfos (granos de polen, esporas, restos algales, hongos) incluyendo esporas marcadoras, las partículas de carbón con tamaños mayores a 100 μm que se presentaron a lo largo del conteo también fueron contabilizadas. El conjunto palinológico que se obtuvo se agrupó de acuerdo a la forma de vida de cada taxón.

Se utilizó la siguiente fórmula para obtener los datos en concentración (número de granos de polen, esporas, restos algales o partículas carbonizadas cm^{-3}):

$$\text{Concentración polínica} = \frac{\text{esporas añadidas} \times \text{polen fósil contado}}{\text{esporas contadas} \times \text{volumen contado}}$$

4.3 IDENTIFICACIÓN DE TAXA DE PALINOMORFOS Y DIATOMEAS

La identificación de los taxones se realizó con la utilización de las claves correspondientes (Colección palinológica del Instituto de Geología; Geitler, 1932; Skuja, 1949, 1964; Desikachary, 1959; Huber-Pestalozzi, 1961, 1962, 1968; Philipose, 1967; Prescott *et al.*, 1975, 1977, 1981; Komárek y Fott, 1983; Krammer y Langer-Bertalot 1986, 1988, 1991a y b; Dillar, 1989, 1990, 1991, 1993; Ettl y Gärtner, 1988; Popovský, 1990; Round *et al.*, 1990; Comas, 1996; Duff *et al.*, 1996; Komárek y Anagnostidis, 1999; Wehr *et al.*, 2003). La observación y toma de micrografías digitales se llevó cabo con un microscopio Olympus BX50 con óptica Nomarsky y cámara integrada ubicada en el Laboratorio de Paleolimnología, Instituto de Geofísica, UNAM. Adicionalmente, se observaron muestras de frústulos de diatomeas con un microscopio electrónico JEOL JSM-5300 del departamento de Física Experimental del Instituto de Física, UNAM.

4.4 TRATAMIENTO DE DATOS

4.4.1. Fitoplancton

El cálculo de la biomasa por especie se basó en el cálculo del biovolumen algal, obtenido a partir de la siguiente fórmula:

$$\text{Biovolumen algal} = \text{no. de células por ml} \times \text{volumen algal} (\mu\text{m}^3)$$

El volumen algal se calculó utilizando fórmulas geométricas relacionadas con la forma de la célula (Sun y Liu, 2003). Se realizaron un mínimo de 15 medidas para cada especie, a partir de las cuales se obtuvo el valor del volumen promedio.

La riqueza de especies fue determinada como el número total de especies registradas durante los conteos.

La diversidad de especies fue calculada como una modificación al índice de Shannon-Wiener, propuesta por Figueredo y Giani (2001):

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \times \log_2 p_i)$$

Donde S es la riqueza específica (número de especies) y p_i es la proporción entre el biovolumen de la especie “n” y el biovolumen total en la muestra.

Las especies presentes en la columna de agua se clasificaron con base en sus valores de abundancia (biomasa) y frecuencia (% de aparición) según el método propuesto por García de León (1988) con la modificación en el parámetro de abundancia dado que se sustituyó la

densidad por valores de biomasa. Se graficaron los datos de abundancia como $\log(\text{abundancia}) + 1$ vs los datos de frecuencia, posteriormente se establecieron cuatro cuadrantes a partir del punto de intercepción entre los promedios. El cuadrante para las especies dominantes está dado por las especies con valores de abundancia y frecuencia superiores al promedio (\uparrow abundancia y \uparrow frecuencia), las especies constantes presentan valores de abundancia menores al promedio y valores de frecuencia superiores al promedio (\downarrow abundancia y \uparrow frecuencia), especies temporales presentan una abundancia mayor al promedio y una frecuencia menor al promedio (\uparrow abundancia y \downarrow frecuencia) y las especies raras se encuentran en el cuadrante con valores menores al promedio de abundancia y frecuencia (\downarrow abundancia y \downarrow frecuencia). Se realizó una correlación de Spearman entre los valores de los parámetros físico-químicos y los valores biológicos usando el programa R Project (R Development Core Team, 2009).

4.4.2. Secuencia estratigráfica

Los taxones más representativos de diatomeas, el número de estomatoquistes de crisofíceas y taxones de polen se representaron gráficamente tomando la profundidad en la secuencia estratigráfica (en cm), la abundancia relativa por taxón (%), y los valores de concentración absoluta, usando los programas TILIA y TILIAGRAPH (versión 2.0.2, Grimm, 2004). Dicho arreglo de los datos permite observar con claridad las fluctuaciones de los organismos representativos ($>2\%$) a lo largo de las secuencias estratigráficas.

Con el fin de contar con un marco cronológico de referencia se estableció un modelo de edad para cada uno de los núcleos, para los primeros 7 cm en la secuencia de El Sol y los primeros 14 cm de la secuencia en La Luna. La edad se estableció con base en el exceso de

^{210}Pb utilizando el modelo de flujo constante/sedimentación constante (Sánchez-Cabeza y Ruiz-Fernández, 2012) que asume un flujo atmosférico de ^{210}Pb constante y una acumulación del sedimento constante. A partir de estas profundidades (7 cm en El Sol y 14 en La Luna) el modelo de edad se calculó estimando una tasa de acumulación constante entre estos horizontes y los horizontes fechados por radiocarbono.

Con los datos de diatomeas (en porcentaje) se realizó un análisis de correlación sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés) y una comparación de análogos modernos, este es un procedimiento utilizado comúnmente en la reconstrucción de vegetación y clima a partir de datos palinológicos mediante la comparación de datos fósiles y modernos (Overpeck, 1985). En este trabajo se aplicó el método a los datos de diatomeas mediante el cálculo de coeficientes de disimilitud entre cada muestra fósil y las muestras modernas, identificando niveles de analogía, los coeficientes de disimilitud toman valor de cero entre muestras idénticas y valores progresivamente más altos entre muestras menos semejantes. Se utilizó la muestra de sedimentos superficiales (2010) como representante de las condiciones actuales (comparación de análogo sencillo), con el fin de estimar el nivel de analogía entre las comunidades fósiles y las comunidad que habitan en los lagos actualmente. En El Sol, este análisis también se realizó utilizando como representante de las condiciones actuales la muestra de la cima del núcleo (2003). Ambos análisis se realizaron con el programa R Project (R Development Core Team, 2009) y el paquete paleoMAS (Correa-Metrio *et al.*, 2012) para la comparación de análogo sencillo.

5. RESULTADOS

5.1. FITOPLANCTON DE LOS LAGOS EL SOL Y LA LUNA

5.1.1 TAXONES ALGALES PRESENTES EN LA COLUMNA DE AGUA, EN LOS LAGOS EL SOL Y LA LUNA, DURANTE EL CICLO 2000-2001

En total se analizaron 117 muestras de columna de agua (fitoplancton), 78 para el lago El Sol y 39 para el lago La Luna. De este total de muestras se identificaron 92 especies presentes en estos lagos, distribuidas entre los grandes grupos algales como se muestra en la tabla 2 (ver listado completo de especies en el apéndice 1).

Tabla 2. Distribución de especies algales dentro de los principales grupos taxonómicos, presentes en los lagos El Sol y La Luna

	El Sol	La Luna	
<i>Grupos algales /no. spp.</i>			<i>Total</i>
Bacillariophyceae	34	31	36
Chlorophyceae	30	20	30
Dinophyceae	4	3	4
Chrysophyceae	8	3	8
Cryptophyceae	3	2	3
Haptophyceae	1	1	1
Euglenophyceae	3	0	3
Cianoprocariotas	9	3	9
<i>Total</i>	92	63	94

5.1.2 VARIACION TEMPORAL DE LA DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD FITOPLANCTONICA, EN LOS LAGOS EL SOL Y LA LUNA, DURANTE EL CICLO 2000-2001

Los valores de diversidad del índice Shannon-Wiener para ambos lagos muestran variabilidad a lo largo del ciclo de estudio. El valor promedio de diversidad para el lago El Sol fue de $H' = 2.8 \pm 0.6$, registrándose el menor valor en diciembre-00 (1.6) y el mayor (3.7) en febrero-01. Para La Luna el promedio de diversidad fue de $H' = 2.4 \pm 0.5$, con el valor más bajo (1.1) registrado para noviembre-00 y el mayor valor (2.9) para octubre-00 (Fig. 3).

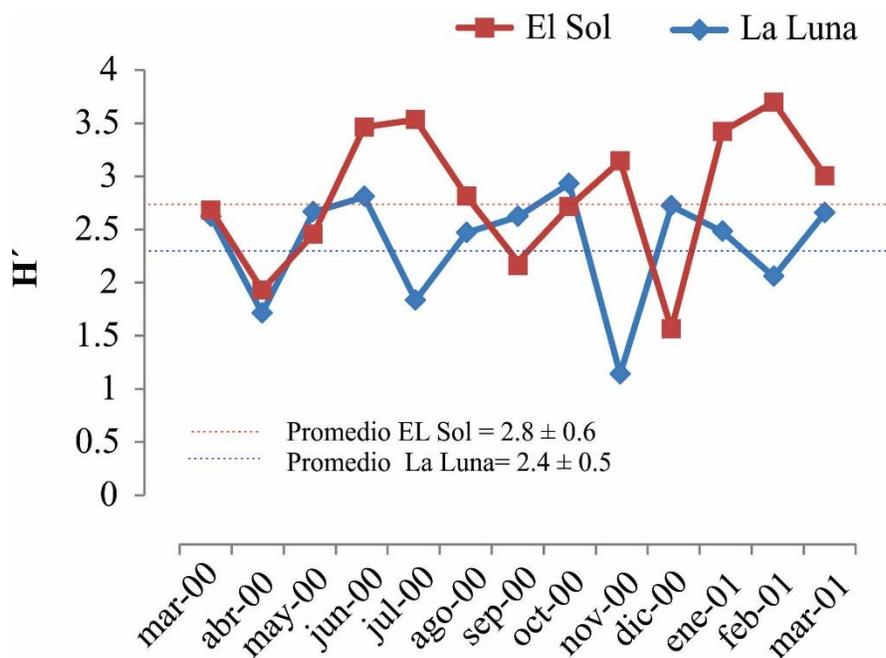


Fig. 3. Valores mensuales del índice de diversidad de Shanonn-Wiener (H') para los lagos El Sol y La Luna.

5.1.3 DISTRIBUCION DE LA BIOMASA ALGAL ANUAL DENTRO DE LOS PRINCIPALES GRUPOS ALGALES, PARA EL CICLO 2000-2001

En el lago El Sol se promediaron los resultados de los sitios 1 y 2, obteniéndose una biomasa anual promedio de $1,065 \pm 57 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$. En el lago La Luna el promedio fue de $159 \pm 137 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ (tabla 3). La biomasa anual promedio aportada por cada uno de los grandes grupos algales en orden descendente en el lago El Sol fueron las clorofitas 65% ($697 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$), diatomeas 18% ($192 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) y dinofitas 9% ($96 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) (tabla 3, Fig. 4). Entre las clorofitas la mayor aportación fue dada por las clorococales 55% ($383 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) (Fig. 4). En el lago La Luna los principales grupos algales que aportaron la mayor biomasa fueron las dinofitas 46 % ($73 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$), diatomeas 27% ($43 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$), cianoprocariontas 15% ($24 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) y clorofitas 9% ($14 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) (tabla 3, Fig. 4).

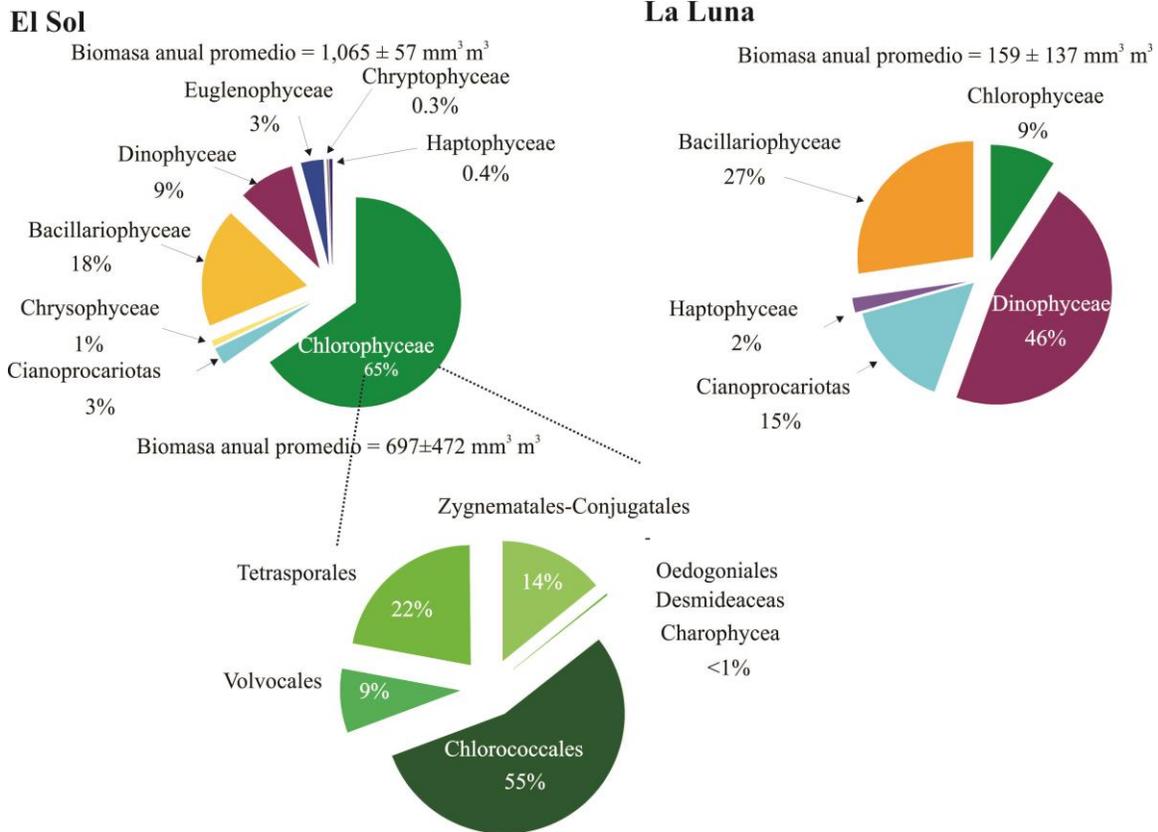


Fig. 4. Distribución de la biomasa algal anual (Marzo-00 a Marzo-01) entre los grupos algales para los lagos El Sol y La Luna.

5.1.4 DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DE LA BIOMASA ALGAL DURANTE EL CICLO 2000-2001

Con respecto al comportamiento de la biomasa mensual calculada como el promedio de las tres profundidades (superficie, media-columna y fondo), en el lago El Sol se registraron los mayores valores de biomasa promedio mensual durante septiembre-00 a noviembre-00 y en marzo-01, el mayor valor corresponde a octubre-00 ($1,934 \pm 363 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$), el menor valor se registró en marzo-00 ($332 \pm 37 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$, Fig. 5a).

En el Lago La Luna se observó que hay 2 periodos definidos en el ciclo. El primero entre abril-00 y agosto-00 con valores muy cercanos o superiores al promedio anual, alcanzando el mayor valor de biomasa promedio mensual en julio-00 ($489 \pm 133 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$). El segundo periodo abarca de septiembre-00 a marzo-01 con valores de biomasa por abajo del promedio anual, alcanzando el menor valor en noviembre-00 ($10 \pm 4 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$, Fig. 5a).

Al graficar la biomasa mensual aportada por cada uno de los grupos algales (Fig. 5b) se puede ver que en El Sol la mayor biomasa está dada por las clorofitas y las diatomeas y en La Luna la mayor biomasa está dada por las dinofitas y las diatomeas.

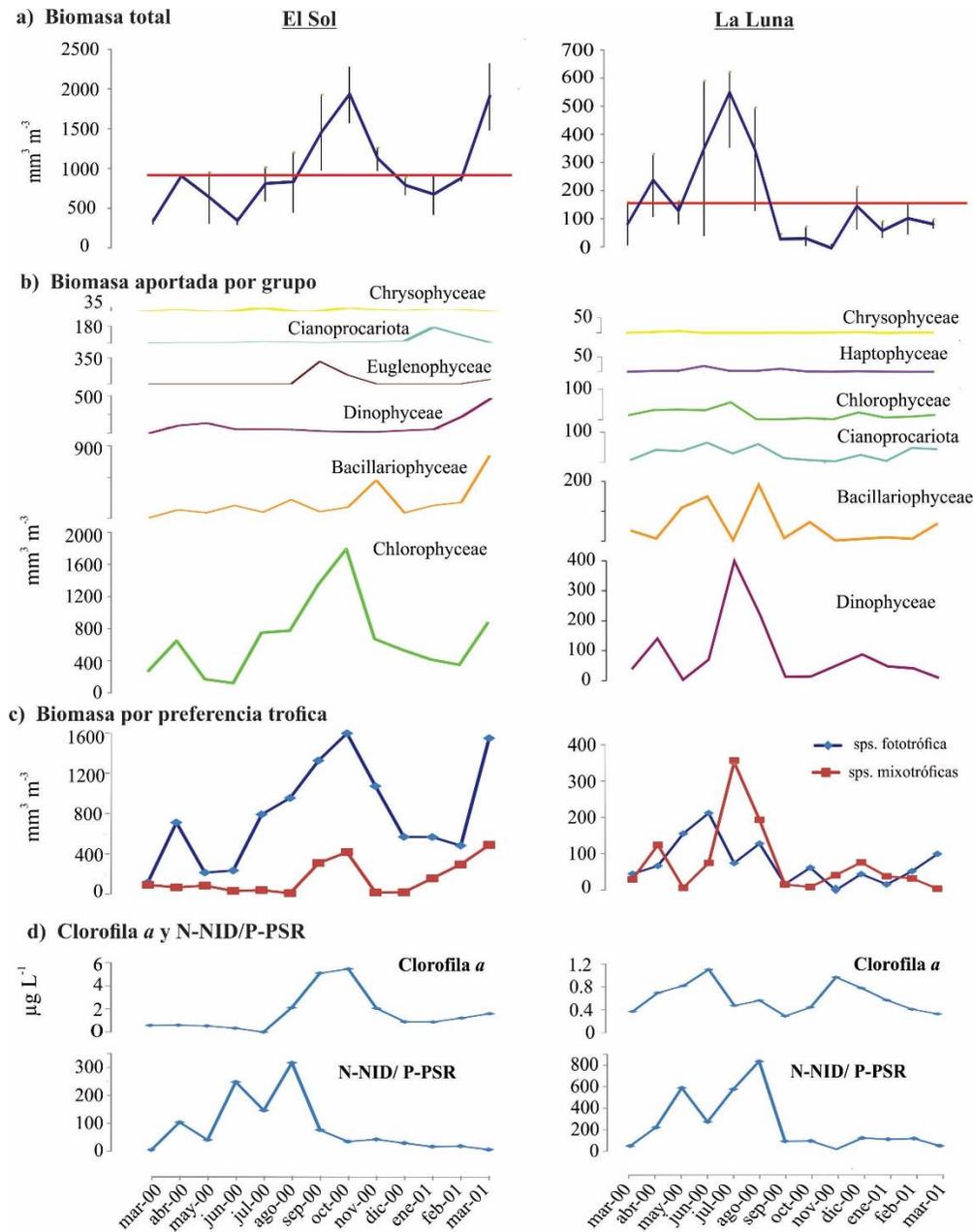


Fig. 5 a) Distribución mensual de la biomasa algal, b) biomasa aportada por los grupos algales presentes y c) biomasa aportada por las especies mixotróficas y fototróficas obligadas en los lagos El Sol y La Luna, durante el ciclo 2000-2001, y d) Distribución de la relación N-NID/P-PSR (datos facilitados por el Dr. Alcocer) y promedio de la distribución mensual de los valores de Clor-*a* calculados con los datos de las tres profundidades muestreadas en El Sol, y en La Luna, durante el ciclo 2000-2001.

Las especies presentes se agruparon con base en su estrategia alimenticia en fototróficas obligadas (usan como fuente de carbono el CO₂ y realizan la fotosíntesis) y mixotróficas (combinación de fotosíntesis y fagocitosis). En el lago El Sol el mayor aporte en biomasa anual promedio fue dado por las especies fototróficas obligadas (clorofitas, diatomeas) (858 ± 491 mm³ m⁻³, 82%, tabla 3), siendo el periodo de agosto-00 a noviembre-00 (1,034 mm³ m⁻³ en agosto a 1,699 mm³ m⁻³ en octubre-00) y marzo-01 (1648 mm³ m⁻³) los de mayor contribución. La biomasa anual promedio aportada por las especies mixotróficas fue de 207 ± 164 mm³ m⁻³ (18%) (tabla 3) siendo septiembre, octubre y marzo-01 los meses de mayor aporte con una biomasa respectiva de 365, 476 y 551 mm³ m⁻³ (Fig. 5c). En el caso del lago La Luna la mayor biomasa estuvo aportada por las especies mixotróficas (dinofitas) con una biomasa anual promedio de 100 ± 113 mm³ m⁻³ (63%) (tabla 3). El mayor valor de biomasa mixotrófica durante el ciclo de estudio, se registró en julio-00 (407 mm³ m⁻³). La biomasa anual promedio aportada por las especies fototróficas obligadas fue de 59 ± 113 mm³ m⁻³ (37%) (tabla 3), presentando los mayores valores en junio-00 y agosto-00 (215 mm³ m⁻³, 89 mm³ m⁻³ respectivamente).

Al comparar la biomasa con datos previos de Clor-*a* y la relación N-NID/P-PSR (datos aportados por el Dr. Javier Alcocer) (Fig. 5d), se observa que en el lago El Sol los mayores valores de biomasa mensual son aportados principalmente por especies fototróficas obligadas (clorofitas: 1,371 y 1,816 mm³ m⁻³) y coinciden con los mayores valores de Clor-*a* (septiembre-00 a octubre-00, 14.7 y 5.0 µg L⁻¹ respectivamente), y con valores bajos de la relación N-NID/P-PSR (Fig. 5d). En este lago se encontró una correlación significativa entre los valores de Clor-*a* y los valores de la biomasa total fitoplanctónica ($r = 0.776$, $p = 0.002$).

En el caso de La Luna el incremento más importante de biomasa algal mensual está dado por las especies mixotróficas de dinofitas (jul-00, $399 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) que coincide con valores altos en la relación N-NID//P-PSR y no coincide con ningún pico importante de Clor-*a*. Los mayores valores de Clor-*a* (junio-00, $1.1 \mu\text{g L}^{-1}$) en La Luna coinciden con valores relativamente altos en las especies fototróficas obligadas como las diatomeas ($131 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) y las cianoprocariotas ($651 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$). Hay un segundo incremento de Clor-*a* (noviembre-00, $0.9 \mu\text{g L}^{-1}$), que coincide con los menores valores de biomasa y de la relación N-NID/P-PSR del ciclo 2000-2001. En el lago La Luna no se encontró una correlación entre los valores de Clor-*a* y la biomasa fitoplanctónica total o entre la biomasa correspondiente a los taxones mixotróficos, pero si una relación positiva entre la Clor-*a* y la biomasa aportada por los taxones fototróficos obligados ($r = 0.780$, $p = 0.002$).

5.1.5 TAXONES REPRESENTATIVOS EN LOS LAGOS EL SOL Y LA LUNA DURANTE EL CICLO 2000-2001

Las especies dominantes de estos lagos fueron 20 en el caso de El Sol y 18 en el caso de La Luna, con 9 especies dominantes en común (*Oocystis lacustris*, *Sphaerocystis schroeteri*, *Sphaerocystis planctonica*, *Chrysochromulina* aff. *parva*, *Peridinium willei*, *Frustulia rhomboides*, *Pinnularia microstauron* y *Stenopterobia* sp. 1 y *Stenopterobia* sp. 2). Las especies temporales fueron 9 en El Sol La Luna y 6 en La Luna, compartiendo solo una especie, *Navicula* NTA; las especies constantes resultaron 6 para El Sol y 2 para La Luna, compartiendo solo *Chroococcus limneticus* en esta categoría. El resto de las especies correspondieron a la categoría de especies raras (Fig. 6).

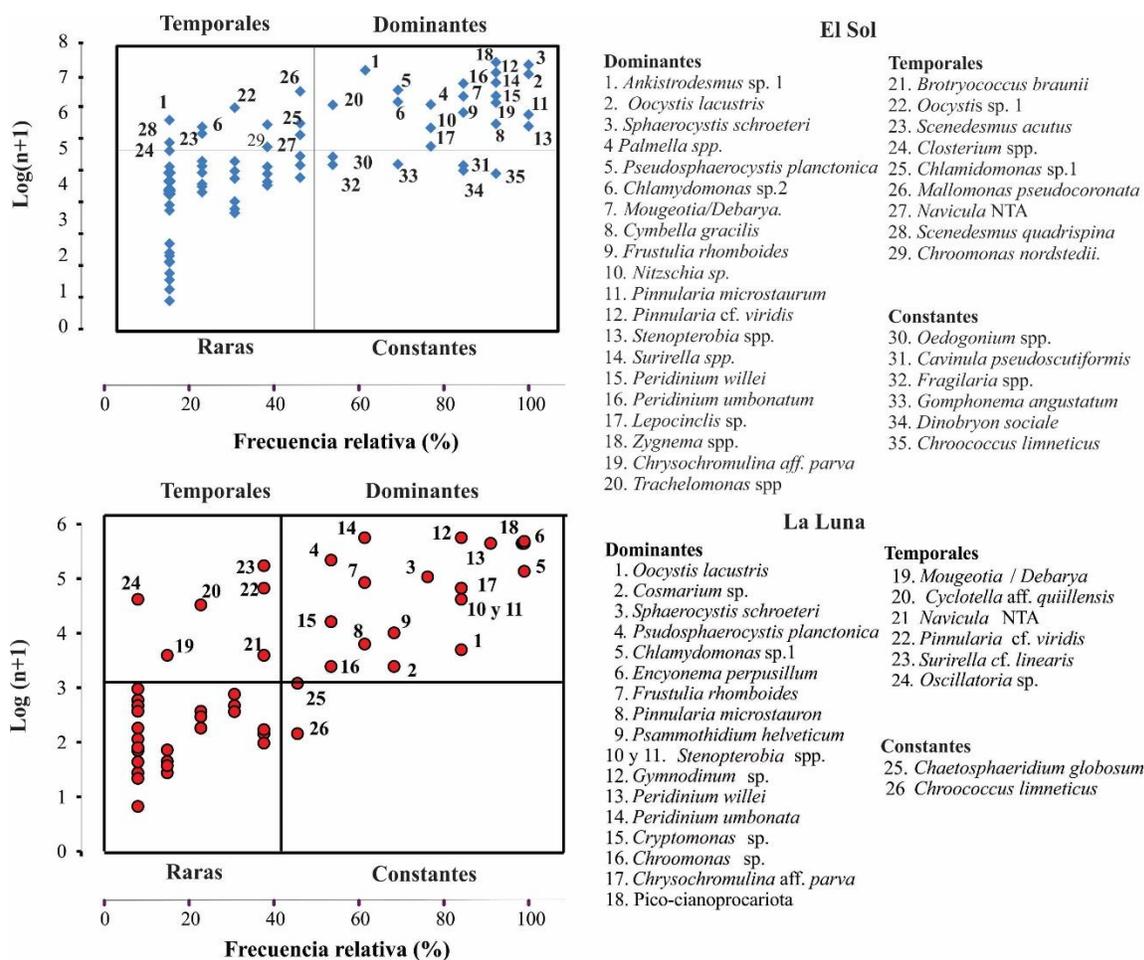


Fig. 6. Distribución de los taxones presentes en columna de agua de los lagos El Sol y La Luna, basada en la frecuencia (número de meses en el cual cada taxón estuvo presente) versus logaritmo de la biomasa aportada por cada taxón + 1.

Los porcentajes de biomasa aportados por cada grupo algal y por las especies dominantes en cada uno de los lagos son presentados en la tabla 3, donde también se indica el estado trófico de cada lago según los valores promedio y máximo anual de Clor-*a* (OECD, 1982) y máximo anual de biovolumen (Vollenweider, 1968), a partir de los cuales se concluye que el lago El Sol es oligotrófico mientras que La Luna es ultraoligotrófico.

Tabla 3. Comparación entre los parámetros de la biomasa algal, registrados durante el ciclo 2000-2001 en los lagos La Luna y El Sol. (M= mixotrófico, F= fotoautótrofos, O= oligotrófico, U= ultraoligotrófico, *= especie dominante en ambos lagos).

Ciclo 2000 - 2001

	El Sol		La Luna		
<i>Biomasa anual promedio (mm³ m⁻³)</i>	1,065 ± 57(332 - 1,934)		159 ± 137 (10 - 489)		
<i>Biomasa anual aportada por grupo</i>	mm ³ m ⁻³	%	mm ³ m ⁻³	%	
Chlorophyceae	697	65	Dinophyceae	73	46
Bacillariophyceae	192	18	Bacillariophyceae	43	27
Dinophyceae	96	9	Cianoprocariotas	24	15
Cianoprocariotas	32	3	Chlorophyceae	14	9
Euglenophyceae	32	3	Haptophyceae	3	2
Crysophyceae	10	<1	Crysophyceae	2	1
Haptophyceae	4	<1	Euglenophyceae	0	0
<i>Biomasa aportada por las especies agrupadas según su adaptación alimenticia</i>					
Mixotróficos	207	18	Mixotróficos	100	63
Fototróficos obligados	858	82	Fototróficos obligados	59	37
<i>Biomasa aportada por las especies dominantes</i>					
<i>Ankistrodesmus</i> sp. 1 (FO)	167	15	<i>Gymnodinium</i> sp. (M)*	32	18
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> (FO)*	127	12	<i>Peridinium umbonatum</i> (M)*	29	15
<i>Oocystis lacustris</i> (FO)*	93	8	<i>Peridinium willei</i> (M)*	26	14
<i>Mougeotia /Debarya</i> (FO)	78	7	<i>Encyonema perpusillum</i> (FO)	26	14
<i>Peridinium umbonatum</i> (M)*	75	7	Pico-cianoprocariotas (FO)	27	14
<i>Pinnularia</i> cf. <i>viridis</i> (FO)	53	5	<i>Chlamydomonas</i> sp.1 (M)	7	4
<i>Surirella</i> spp. (FO)	43	4	<i>Sphaerocystis schroeteri</i> (FO)*	6	3
<i>Frustulia rhomboides</i> (FO)*	37	3	<i>Chrysocromulina</i> aff. <i>parva</i> (M)*	3	2
<i>Lepocinclis</i> sp. (M)	32	3	<i>Frustulia rhomboides</i> (FO)*	5	2
<i>Peridinium willei</i> (M)*	32	3	<i>Stenopterobia</i> spp. (FO)*	3	2
<i>Chrysochromulina</i> aff. <i>parva</i> (M)*	27	2	<i>Pseudosphaerocystis planctonica</i> (FO)	1	<1
<i>Palmella</i> spp. (FO)	26	2	<i>Psammothidium helveticum</i> (FO)	1	<1
<i>Pseudosphaerocystis planctonica</i> (FO)*	24	2	<i>Oocystis lacustris</i> (FO)*	0.3	<1
<i>Zygnema</i> spp. (FO)	22	2	<i>Pinnularia microstauron</i> (FO)*	0.3	<1
<i>Cymbella gracilis</i> (FO)	21	2	<i>Cosmarium</i> sp. (FO)	0.1	<1
<i>Trachelomonas</i> sp. (M)	15	1	<i>Cryptomonas</i> sp. (M)	0.7	<1
<i>Pinnularia microstauron</i> (FO)*	11	1	<i>Chroomonas</i> sp. (M)	0.1	<1
<i>Chlamydomonas</i> sp. 2 (M)	11	1			
<i>Stenopterobia</i> spp. (FO)*	9	<1			
<i>Nitzschia</i> sp. (FO)	2	<1			
<i>Estado Trófico</i>					
Índice	Nivel trófico		Índice	Nivel trófico	
OECD-Clo <i>a</i> promedio anual	U		OECD-Clo <i>a</i> promedio anual	O	
OECD-Clo <i>a</i> máximo anual	U		OECD-Clo <i>a</i> máximo anual	O	
Vollenweider- biovol. máx. anual	U		Vollenweider- biovol. máx. anual	O	

5.1.6 MUESTREOS 2010 COMO REFERENCIA DE LOS POSIBLES CAMBIOS OCURRIDOS EN LA COMPOSICIÓN FITOPLANCTONICA DE AMBOS LAGOS

En los muestreos realizados durante 2010 la biomasa anual promedio de ambos lagos fue más baja que la registrada en el ciclo 2000-2001. En el lago El Sol la biomasa anual promedio para el muestreo 2010 fue $909 \pm 614 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ vs $1,065 \pm 57 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ registrada en el ciclo 2000-2001. El valor más alto de biomasa se registró en el mes de agosto ($1,603 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) el cual corresponde con los valores más altos registrados de septiembre a noviembre de 2000 (agosto = $1,099 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$, septiembre = $1,788 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$). Los grupos que aportaron la mayor biomasa algal durante el muestreo 2010 fueron las clorofitas (42%, $386 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$), las diatomeas (28%, $256 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) y las dinofitas (14%, $126 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) (Tabla 4). Estos datos corresponden bien con los aportes a la biomasa por estos grupos algales durante el ciclo 2000-2001, incluso que la mayor aportación de la biomasa de las clorofíceas estuviera dada por las clorococales ($210 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$). Durante el periodo 2010, las euglenofitas incrementaron su biomasa de 3% ($32 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) en 2000-2001 a 9% ($82 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) en 2010 (tablas 3 y 4).

En el lago La Luna en el muestreo 2010 se registró una biomasa anual promedio de $89 \pm 20 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ vs $159 \pm 137 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ registrada en el ciclo 2000-2001, con el valor más alto registrado en mayo ($112 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) coincidiendo con el primer periodo de mayor biomasa (abril-00 - agosto-00) del ciclo 2000-2001. En ambos periodos el grupo algal que aportó la mayor biomasa anual fueron las dinofitas (40%, $40 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ en 2010 y 46 %, $73 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ en 2000-2001), registrándose su valor más alto de biomasa durante agosto-2010. Se registraron 30 especies de diatomeas, representando el 16%, $14 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ siendo menor que el aporte de biomasa de este grupo registrado en el ciclo 2000-2001 (27%, $43 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$)

(Tabla 4). Las especies de clorofitas representaron un porcentaje alto de la biomasa durante 2010 (30%, $27 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) siendo superior al registrado durante el ciclo 2000-2001 (9%, $14 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$). El aporte de biomasa anual de las cianoprocariontas, principalmente las picocianoprocariontas, decreció, transformándose en especies en raras (15%, $24 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ en 2000-2001 a 3%, $3 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ en 2010) (tablas 3 y 4).

El promedio anual de la Clor-*a* en el lago El Sol fue $1.6 \pm 1.1 \mu\text{g L}^{-1}$ con un máximo anual de $2.3 \mu\text{g L}^{-1}$ durante agosto. Este dato es congruente con los valores registrados en agosto-2000 ($2.1 \mu\text{g L}^{-1}$), el valor más bajo correspondió a noviembre-2010 ($0.8 \mu\text{g L}^{-1}$) siendo más bajo que el registrado en noviembre de 2000 ($2.0 \mu\text{g L}^{-1}$) (tablas 2 y 4). En el lago La Luna el valor del promedio anual de la Clor-*a* fue de $0.4 \mu\text{g L}^{-1}$, el valor anual más alto corresponde a agosto ($0.6 \mu\text{g L}^{-1}$), coincidiendo con el valor registrado en agosto-2000 ($0.6 \mu\text{g L}^{-1}$), el valor obtenido en noviembre-2010 ($0.3 \mu\text{g L}^{-1}$) es ligeramente más alto que el registrado en noviembre-2000 (tablas 3 y 4).

En el lago El Sol el mayor aporte en la biomasa anual durante el muestreo 2010 fue dado por las especies fototróficas obligadas 71% ($1,936 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) siendo este aporte ligeramente más bajo que durante el ciclo 2000-2001 (82%; $10,199 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) (tablas 3 y 4). En La Luna hubo poca diferencia entre estas dos categorías, siendo las mixotróficas 51% ($45 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) vs 49%, ($44 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$) de las fototróficas obligadas.

En cuanto a la composición de especies los taxones dominantes en el lago El Sol difirieron durante los dos periodos de estudio: en 2010 *Sphaerocystis schroeteri*, *Palmella* spp., *Mougeotia/Debarya*, *Peridinium umbonatum*, *Mallomonas pseudocoronata*, *Chrysococcus minutus*, *Chrysochromulina* aff. *parva* y *Trachelomonas* sp. fueron menos abundantes que

en 2000-2001; por otro lado, *Botryococcus braunii*, *Monoraphidium* sp., *Lepocynclis* sp., *Sellaphora* sp. y *Achnanthydium minutissimum* aumentaron su abundancia y una especie de *Synedra* fue registrada por primera vez. Los taxones dominantes del lago La Luna difirieron durante los dos periodos de estudio: en 2010 las especies *Peridinium umbonatum*, *Psammothidium helveticum* y *Frustulia rhomboides* fueron menos abundantes que en 2000-2001 pero *Mougeotia/Debarya* incrementó y una especie de *Chlamydomonas*, antes solo presente en el lago El Sol, fue registrada en La Luna por primera ocasión.

Tabla 4 Parámetros fisicoquímicos y de la biomasa algal de los lagos La Luna y El Sol, registrados durante el muestreo 2010 (S.S. = Sólidos suspendidos, UNF = Unidades nefelométricas, P-PSR = P-fósforo soluble reactivo, N-NID = N-nitrógeno inorgánico, entre paréntesis el intervalo de variación para cada parámetro).

Muestreo 2010

	El Sol		La Luna		
<i>Características fisico-químicas</i>					
OD (mg L ⁻¹)	7.2 ± 1.2 (6.4 - 8.5)		6.6 ± 0.8 (6.1 - 7.6)		
OD (%)	116 ± 18 (101 - 136)		106 ± 15 (92 - 122)		
Temperatura (°C)	9.8 ± 1.4 (8.5 - 11.3)		9.4 ± 2.3 (7 - 11.6)		
K25 (µS cm ⁻¹)	60.6 ± 1.5 (59 - 62)		11.0 ± 1.5 (9.5 - 12.6)		
pH	7.3 ± 0.8 (6.5 - 8.1)		6.2 ± 0.6 (5.7 - 6.8)		
Alcalinidad (mg L ⁻¹)	32.2 ± 3.2 (28.5 - 34.2)		4.0 ± 0.9 (2.9 - 4.7)		
Turbidez (UAF)	5.2 ± 4.9 (0.7 - 10.5)		0.6 ± 0.8 (0 - 1.5)		
SS (mg L ⁻¹)	4.1 ± 0.5 (3.6 - 4.5)		1.5 ± 0.6 (0.8 - 2)		
<i>Parámetros tróficos</i>					
P-PSR (µg L ⁻¹)	16.8 ± 18.4 (3.4 - 37.8)		21.8 ± 25.8 (1.6 - 52.9)		
N-NID (µg L ⁻¹)	141.5 ± 178 (24.6 - 346)		193.6 ± 164.5 (33 - 362)		
SiO ₂ (µg L ⁻¹)	0.5 ± 0.0 (0.5 - 0.5)		1.8 ± 0.4 (1.4 - 2.2)		
SO ₄ mg L ⁻¹	2.0 ± 0.9 (1.1 - 2.9)		1.6 ± 0.4 (1.3 - 2.0)		
Clorofila (µg L ⁻¹)	1.6 ± 1.1 (0.8 - 2.3)		0.4 ± 0.2 (0.3 - 0.7)		
<i>Biomasa anual promedio (mm³ m⁻³)</i>					
	909 ± 614 (1,603 - 437)		89 ± 20 (77 - 112)		
<i>Biomasa anual aportada por grupo</i>					
	mm ³ m ⁻³	%	mm ³ m ⁻³	%	
Chlorophyceae	386	42	Dinophyceae	40	45
Bacillariophyceae	256	28	Bacillariophyceae	14	16
Dinophyceae	126	14	Cianoprocaritas	3	3
Cianoprocaritas	38	4	Chlorophyceae	27	30
Euglenophyceae	82	9	Haptophyceae	3	3
Crysophyceae	21	2	Crysophyceae	3	3
Haptophyceae	1	<1	Euglenophyceae	0	0
<i>Biomasa aportada por las especies agrupadas según su adaptación alimenticia</i>					
Mixotróficos	263	29	Mixotróficos	45	51
Fototróficos obligados	645	71	Fototróficos obligados	44	49
<i>Estado Trófico</i>					
Índice	Nivel trófico		Índice	Nivel trófico	
OECD-Clo <i>a</i> promedio anual	U		OECD-Clo <i>a</i> promedio anual	O	
OECD-Clo <i>a</i> máximo anual	U		OECD-Clo <i>a</i> máximo anual	O	
Vollenweider- biovol. máx. anual	U		Vollenweider- biovol. máx. anual	O	

Con respecto a la relación entre los parámetros físico-químicos y los parámetros biológicos, en ambos lagos se observó un aumento en los valores de pH, en el lago El Sol el incremento fue de 5.4 ± 0.4 en 2000-2001 a 7.3 ± 0.8 en 2010, en La Luna el incremento fue de 4.7 ± 0.3 en 2000-2001 a 6.2 ± 0.7 en 2010. Los valores de conductividad en El Sol aumentaron de 16 ± 1 a 60.6 ± 1.5 en 2010, mientras que La Luna estos valores disminuyeron de 14 ± 1 en 2000-2001 a 11.1 ± 1.5 en 2010. Existe una correlación significativa entre los valores de pH y los valores de la temperatura del aire ($r = 0.779$, $p = 0.002$), pero no se encontró una correlación significativa entre los valores de pH con respecto a los valores de la biomasa algal ni de la Clor-*a*.

Los valores del fósforo soluble reactivo registraron un incremento en un orden de magnitud en ambos lagos siendo más alto en La Luna (6.4 a $16.8 \mu\text{g L}^{-1}$ en El Sol y 4 a $21.8 \mu\text{g L}^{-1}$ en La Luna, Tablas 1 y 4). El N-NID disminuyó de 107 a $76.4 \mu\text{g L}^{-1}$ en El Sol y de 356 a $152 \mu\text{g L}^{-1}$ en La Luna.

5.2 ANÁLISIS PALEOAMBIENTAL DE LOS LAGOS EL SOL Y LA LUNA

5.2.1 DESCRIPCIÓN DE LAS SECUENCIAS SEDIMENTARIAS

Los sedimentos de la secuencia estratigráfica del lago El Sol tuvieron predominantemente una textura limo-arcillosa. A lo largo de la secuencia se identificaron dos bandas de color más claro con textura arcillosa (26.5 - 26 y 10 - 9.5 cm) y una banda ancha de color negro y textura limo-turbosa (15 - 10 cm). La secuencia también presentó 5 horizontes de arena gruesa y gravillas (32 , 22.5 , 17 , 11 , 6 cm) (Fig. 7). Las edades convencionales obtenidas

por radiocarbono para la parte inferior (44 cm) y media (27 cm) de la secuencia fueron 1850 ± 40 (Beta-258660) y 1170 ± 30 BP (Beta-357278) las cuales después de la calibración (Calib 7, Reimer *et al.*, 2004; Stuvier *et al.*, 2005); dieron una edad de $140^{+90}/_{-20}$ d. C. y $880^{+10}/_{-100}$ d. C. El intervalo de muestreo de 1 cm proporciona una resolución temporal promedio de 42 años, suponiendo una tasa de acumulación de sedimentos constante a lo largo del núcleo. Los valores más altos de susceptibilidad magnética (>22) se localizan en el intervalo de profundidad de 26 a 18 cm y los menores (<3) en el intervalo de 6 a 2 cm (Fig. 7).

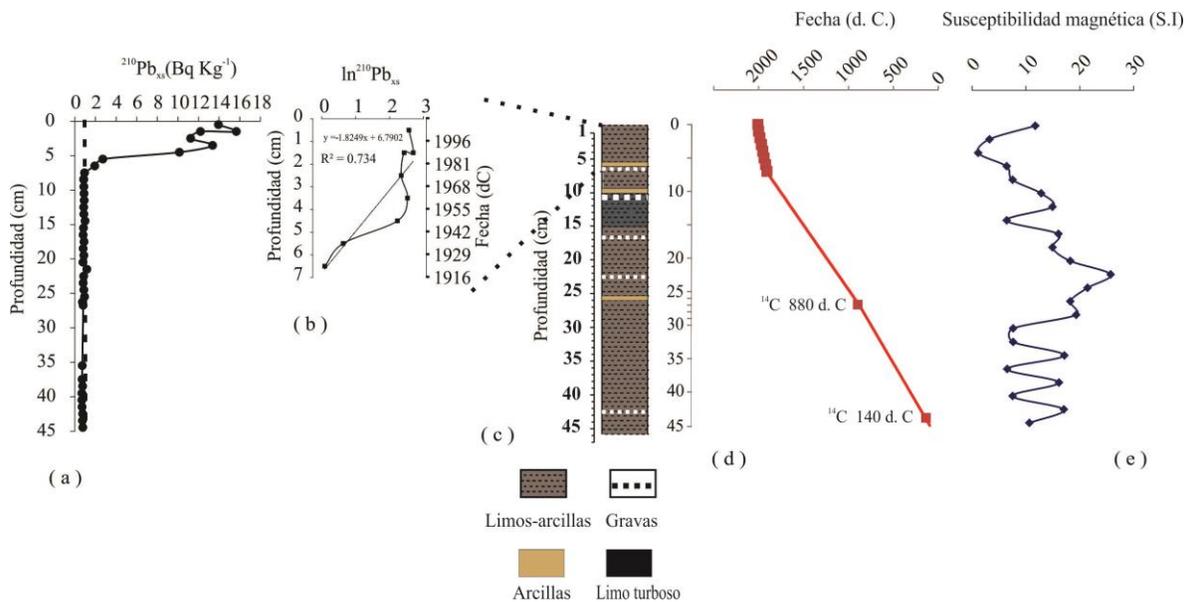


Fig. 7. a) Actividad total de ^{210}Pb , b) Valores logarítmicos del exceso de la actividad de ^{210}Pb , c) Secuencia estratigráfica, d) Modelo de edad y e) Valores de susceptibilidad magnética para el núcleo de 45 cm del lago El Sol.

La secuencia sedimentaria del lago La Luna fue homogénea en color y textura (limo-arcilloso). Fragmentos líticos con un diámetro superior a 2 mm estuvieron presentes en la mayor parte del núcleo, excepto entre 31-26 cm y 22-17 cm (Fig. 8). La edad obtenida por radiocarbono convencional para la parte inferior de la secuencia (56 cm) fue 800 ± 40 AP (Beta-195349), que posterior a la calibración (Calib 6, Reimer *et al.*, 2004, Stuvier *et al.*, 2005) dio una edad de 1230^{+20}_{-40} d.C. El intervalo de muestreo de 1 cm proporciona una resolución temporal promedio de 14 años, suponiendo una tasa de acumulación de sedimentos constante a lo largo del núcleo. Con relación a los datos de susceptibilidad magnética (Fig. 8) se observa que los mayores valores (>25 S.I.), corresponden con los intervalos de profundidad de 57-42 y 12-4 cm, respectivamente y los valores más bajos (<10 S.I.) corresponden con una profundidad de 38 a 32 cm.

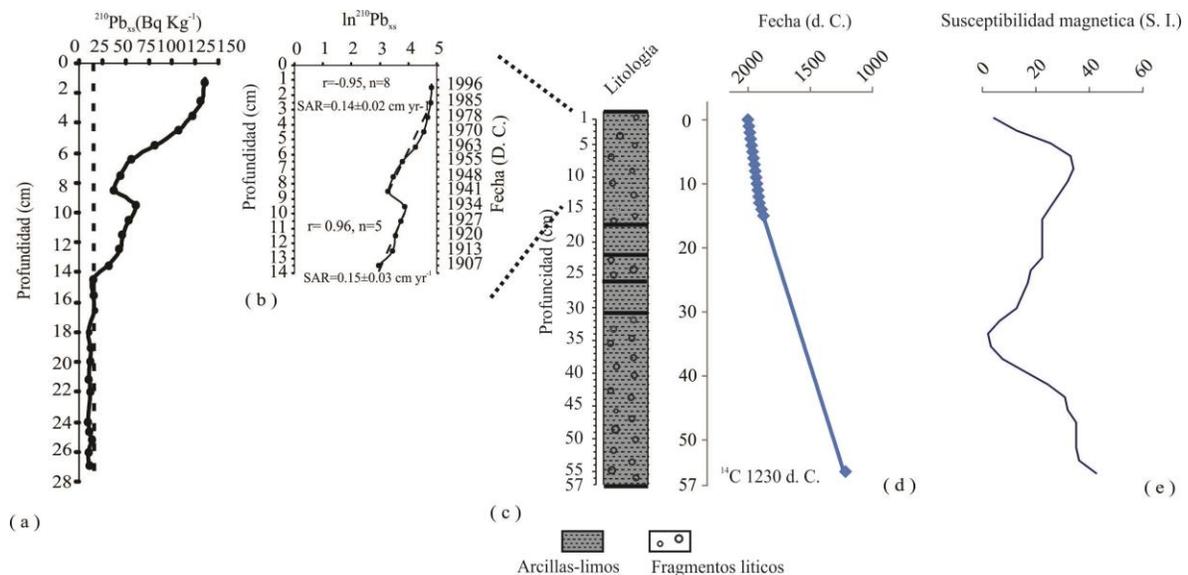


Fig. 8. a) Actividad total de ^{210}Pb , b) valores logarítmicos del exceso de la actividad de ^{210}Pb , c) Secuencia estratigráfica, d) modelo de edad y e) valores de susceptibilidad magnética, para el núcleo de 57 cm del lago La Luna.

5.2.2 REGISTRO PALEOLIMNOLÓGICO DE LOS LAGOS EL SOL Y LA LUNA

En esta sección se presentan los resultados de los análisis de diatomeas, quistes de crisofitas, polen, palinomorfos y partículas de carbón realizados en los sedimentos de los núcleos provenientes de los lagos El Sol y La Luna. Con el propósito de obtener una interpretación más completa de los cambios paleoclimáticos, en este trabajo se integran los resultados del estudio de restos de cladóceros realizado en las mismas muestras por E. Zawisza (Zawisza *et al.*, 2012 y Zawisza *et al.*, en prensa). El análisis estadístico tanto de diatomeas como de cladóceros fueron realizados por la autora de esta tesis utilizando los mismos métodos: análisis de correspondencia sin tendencia y análogo moderno.

5.2.2.1 EL SOL

En el lago El Sol se observaron un total de 74 taxones (incluyendo posibles morfotipos) de los cuales 23 presentan una frecuencia relativa superior al 2%. Las especies que presentaron una abundancia relativa superior al 20% en este lago fueron *Aulacoseira distans*, *Cavinula pseudocutiformis*, *Encyonema perpusillum*, *Psammothidium levanderi*, *Cymbella gracilis* y *Navicula* NTB. La concentración de valvas de diatomeas se encuentra dentro del rango de $7,000 \times 10^6$ (20 cm) a 90×10^6 (2 cm) valvas g^{-1} de sedimento seco (Fig. 9).

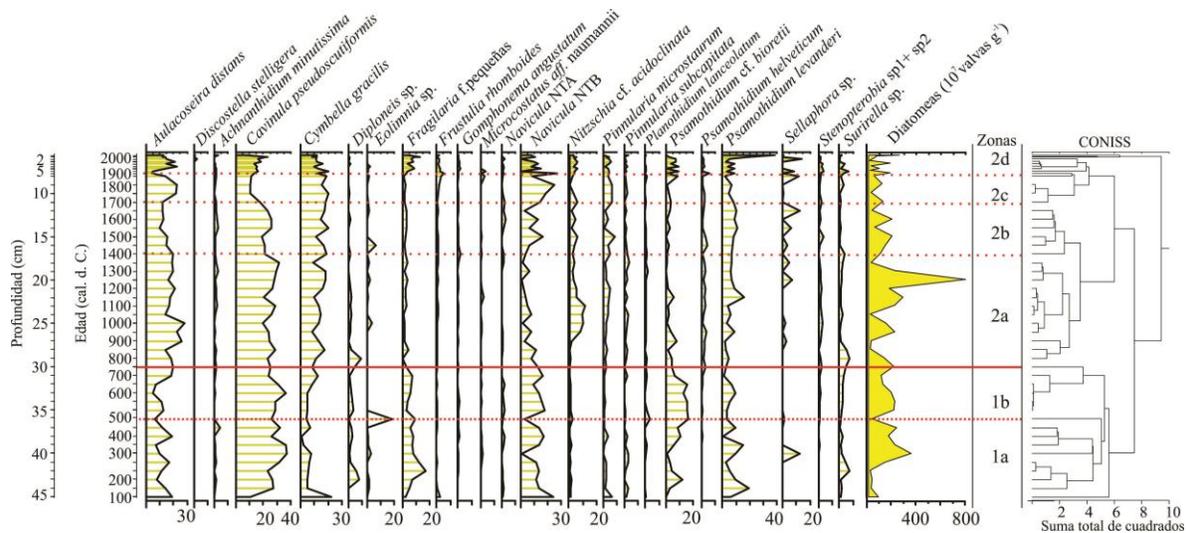


Fig. 9. Diagrama de la abundancia relativa (%) de las diatomeas comunes (>2%), en un núcleo del lago El Sol. Se muestran las zonas que fueron delimitadas usando CONISS.

En el registro de palinomorfos se identificaron tres géneros de microalgas (*Botryococcus*, *Scenedesmus* y *Peridinium*) así como restos de clorococales, cianoprocaritas y zygnematales. Con respecto al polen se identificaron 17 tipos con una concentración de polen total dentro del rango de 542,179 (5 cm) a 191,719 (2 cm) granos cm^{-3} (Fig. 10). Los taxones con mayores porcentajes fueron *Pinus*, *Quercus*, *Alnus* y Poaceas. En menor porcentaje se registraron esporas de *Potamogeton* sp. El polen de *Zea* se registró a partir de los 20 cm (1241 d. C.), *Typha* a partir de los 10 cm (1758 d. C.) y Cheno-Amaranthacea a partir de los 25 cm (983 d. C.) (Fig. 10).

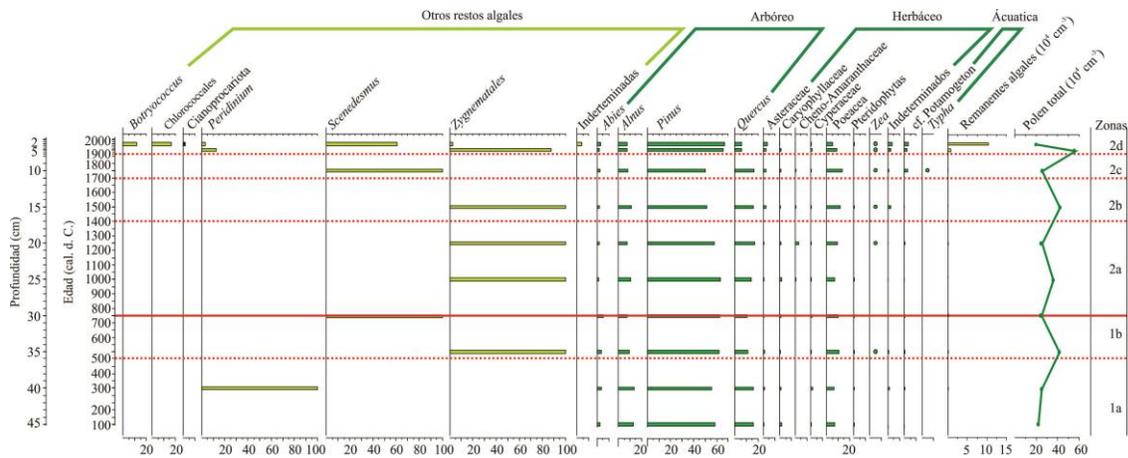


Fig. 10. Diagrama de la abundancia relativa (%) para los palinomorfos más comunes (>2%), identificados en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago El Sol.

Con respecto a los datos de restos de cladóceros, Zawisza (comunicación personal) registra ocho especies de cladóceros (*Alona manueli*, *Alona quadrangularis*, *Alonella pulchella*, *Eurycercus lamellatus*, *Chydorus cf. sphaericus*, *Ilyocryptus nevadensis*, *Daphnia pulex* y *Daphnia longispina*) pertenecientes a tres familias (Chydoridae, Ilyocryptidae y Daphniidae). Los valores de concentración de cladóceros van de 6,200 (40 cm) a 400 (36 cm) restos cm^{-3} de sedimento fresco (Fig. 11).

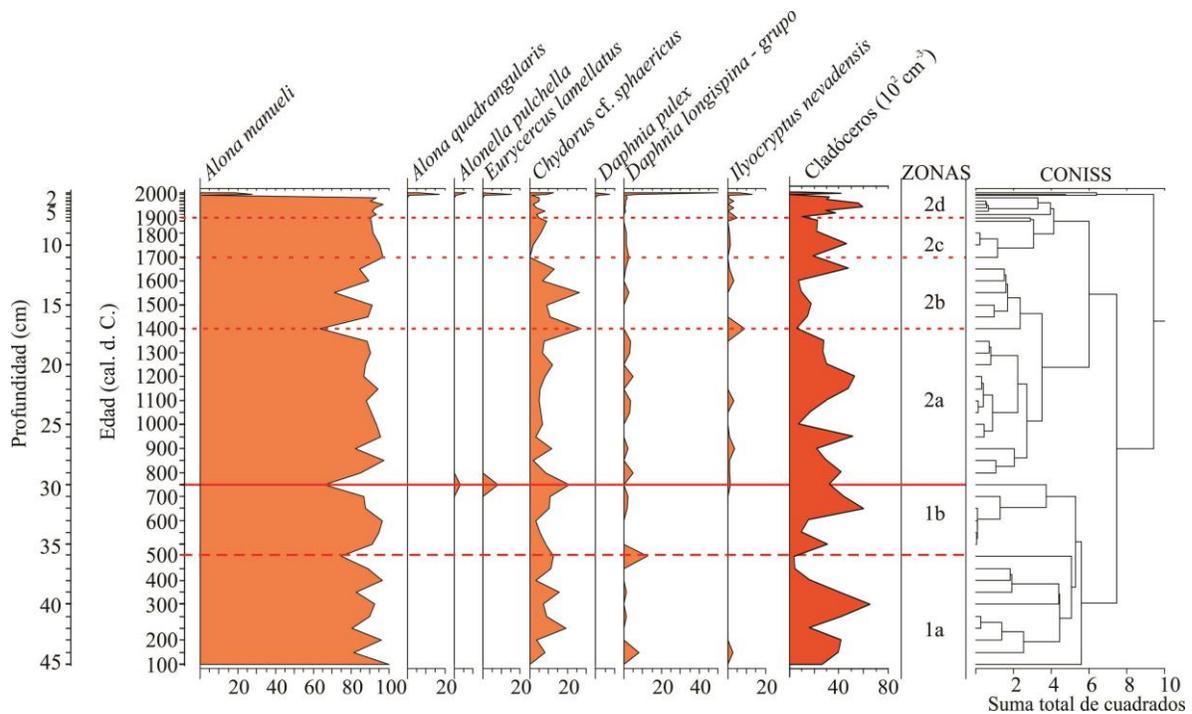


Fig. 11. Diagrama de la abundancia relativa (%) para los restos de cladóceros identificados en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago El Sol, incluyendo el dendrograma CONISS en el cual la zonación está basada.

La concentración de partículas de carbón presentó un intervalo entre 3,233 (2 cm) y 36,986 (35 cm) partículas cm⁻³. La relación *Quercus/Pinus* presentó un intervalo entre 6 (10 cm) y 25 (20 cm) (Fig. 12).

En la figura 12 se resumen los datos de la concentración total de valvas de diatomeas, incluida la presencia de formas teratológicas, las concentraciones de quistes de crisófitas y de restos de cladóceros, la presencia de restos de la tecameba *Paulinella* (placas de la teca), la abundancia de remanentes algales y polen, la relación *Quercus/Pinus*, la concentración de partículas de carbón y la susceptibilidad magnética.

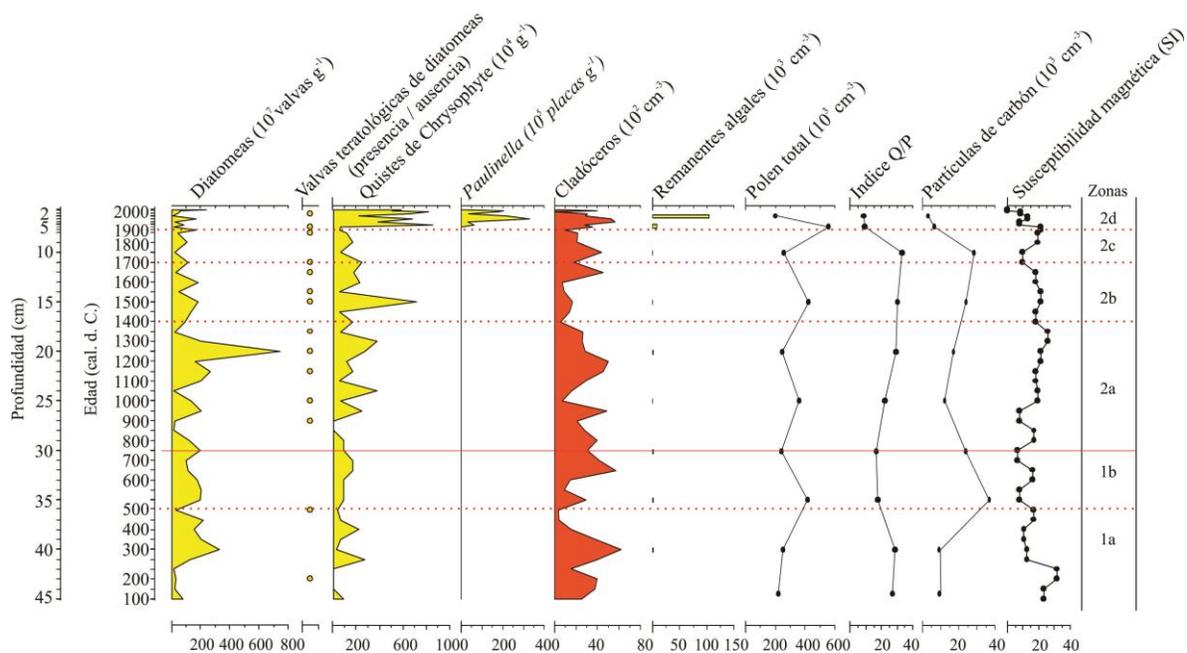


Fig. 12. Concentración total de valvas de diatomeas, presencia de valvas teratológicas, concentración total de quistes de crisófitas, remanentes de cladóceros y otros restos algales, concentración total de polen, valores del índice Q/P, concentración de partículas de carbón y valores de susceptibilidad magnética del lago El Sol, graficados contra la profundidad del núcleo y la edad.

Con base en el análisis de cúmulos estratigráficamente constreñido (CONISS) realizado con los datos de diatomeas y cladóceros expresados en porcentajes se identificaron dos zonas (Figs. 9 y 11), la Zona 1 fue dividida en 2 subzonas y la Zona 2 en cuatro subzonas.

Zona 1: 45 - 30 cm (100 – 750 d. C.)

Subzona 1a: 45 - 36 cm (100 - 500 d. C.)

Subzona 1b: 36 - 30 cm (500 - 750 d. C.)

Zona 2: 30 - 0 cm (750 - 2000 d. C.)

Subzona 2a: 30 - 17 cm (750 - 1400 d. C.)

Subzona 2b: 17 - 11 cm (1400 - 1700 d. C.)

Subzona 2c: 11 - 7 cm (1700 - 1900 d. C.)

Subzona 2d: 7 - 0 cm (1900 - 2000 d. C.)

Los resultados del DCA y de análogos modernos se muestran en la figura 13, en donde se observa que los ejes tanto del DCA como los de disimilitud entre la flora moderna y la fósil varían en un rango relativamente corto (<2 unidades). Para el caso de las diatomeas, los valores del Eje 1 son en general bajos en la zona 1 (-0.5 a 0.5), con dos máximos muy notables (subzona 1a). Los valores en la zona 2 son en general más altos pero muy variables. El Eje 2 (-0.5 a 0.5) muestra un patrón más claro, con los valores más bajos (<0.0) en la zona 1 y los más altos (>0.0) en la zona 2. En cuanto a los valores de disimilitud entre la flora de diatomeas fósiles y la flora reciente (0-1.6) se observa que los valores más altos corresponden con la zona 1, con valores en general más bajos en la zona 2, sobretodo en la parte media de la secuencia (subzonas 2a y 2b) y valores nuevamente más altos en la cima de la secuencia (subzonas 2c y 2d); es muy evidente que hay una gran distancia entre la muestra moderna y las muestras de la parte más reciente del núcleo (subzonas 2c y 2d). Todo el núcleo está dominado por *Aulacoseira distans* y *Cavinula pseudoscutiformis*. La zona 1 tiene además mayor abundancia de las variedades pequeñas de *Fragilaria sensu lato* y en la zona 1b hay abundancias más altas de *Psammothidium* cf.

bioreii. La zona 2 tiene mayor abundancia de *Cymbella gracilis* y *Nitzschia* cf. *acidoclinata*, con la parte más reciente del núcleo (subzonas 2c y 2d) con mayor abundancia de *Navicula* NTB (Figs. 9 y 13). La subzona 2d se distingue, además por la gran abundancia de *Psammothidium* cf. *bioretii* y un aumento en las pequeñas variedades de *Fragilaria sensu lato*, las cuales también son abundantes en la zona 1. La muestra moderna (2010) en cambio está dominada por *Psammothidium levanderi*.

Los resultados del análisis de DCA y el método de análogos modernos usando los datos de cladóceros, muestran que los valores de todos los ejes varían en un rango muy corto (Fig. 13). El Eje 1 del DCA muestra en general valores negativos, excepto por dos picos en la subzona 1a, la muestra de 29 cm en la zona 1b, la muestra de 18 cm en la zona 2a y otros dos picos en las subzona 2b. En cuanto al valor de disimilitud entre la muestra moderna y los conjuntos fósiles, lo más evidente es la gran diferencia (>1.5) que hay entre la muestra moderna (2010, muestra de draga), dominada por *Daphnia longispira*, *Alona quadrangularis* y *Eurycercus lamellatus* y el resto del núcleo donde domina *Alona manuelli* con porcentajes menores de *Chydorus* cf. *sphaericus* (Fig. 11). Debido a esto el análisis se realizó también empleando la muestra estratigráfica correspondiente a 1930 (fecha previa a la introducción de la trucha) como referencia para el análogo moderno obteniéndose valores de disimilitud mucho menores (<0.5 , Fig. 13).

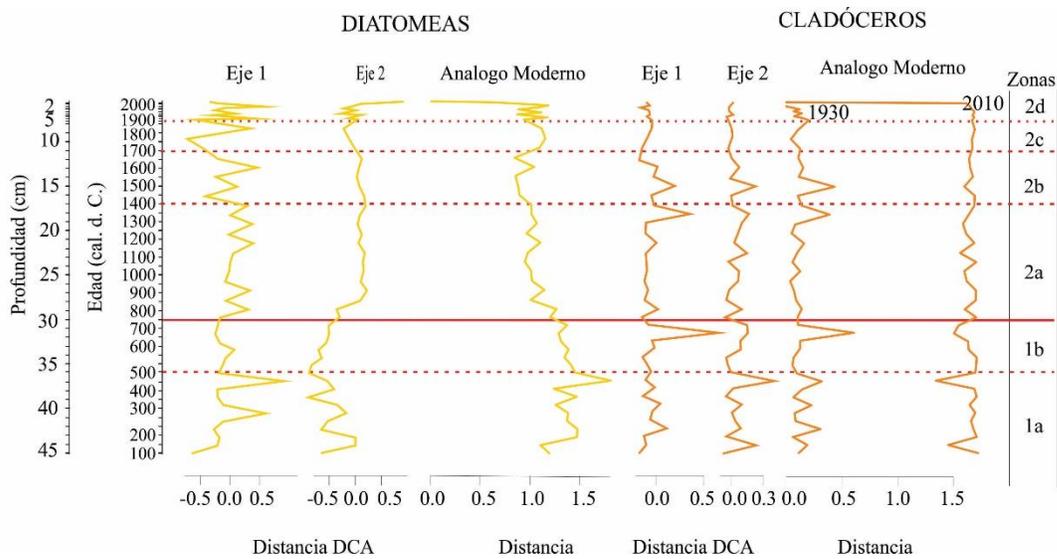


Fig. 13. Eje 1 del análisis DCA, distancia euclidiana entre los primeros 4 Ejes del análisis DCA y valores del análisis de análogos modernos (\uparrow distancia \Rightarrow \downarrow similitud), para los ensamblajes de diatomeas y cladóceros (porcentajes), en el caso del análisis de análogos modernos, se presenta el análisis realizado contrastando los conjuntos de la secuencia estratigráfica del lago El Sol contra la muestra estratigráfica correspondiente a 1930 (fecha previa a la introducción de la trucha) y el análisis realizado contrastando contra la muestra de sedimento superficial de 2010.

5.2.2.2 LAGO LA LUNA

En la secuencia estratigráfica de La Luna fueron identificados un total de 54 taxones (incluyendo morfotipos) de diatomeas incluidas en 12 géneros. La composición de especies fue caracterizada ($>5\%$) por taxones bentónicos: *Cavinula pseudocustiformis*, *Encyonema perpusillum*, *Navicula* NTA, *Pinnularia microstauron*, *Psammothidium helveticum* y *P. levanderi*. La concentración de diatomeas se encuentra dentro del rango de $2,000 \times 10^6$ (29

cm) a 12×10^6 (19 cm) valvas g^{-1} de sedimento seco, la concentración total de valvas de diatomeas junto con la distribución estratigráfica de los taxones de diatomeas registrados en el núcleo de La Luna se presenta en la figura 14.

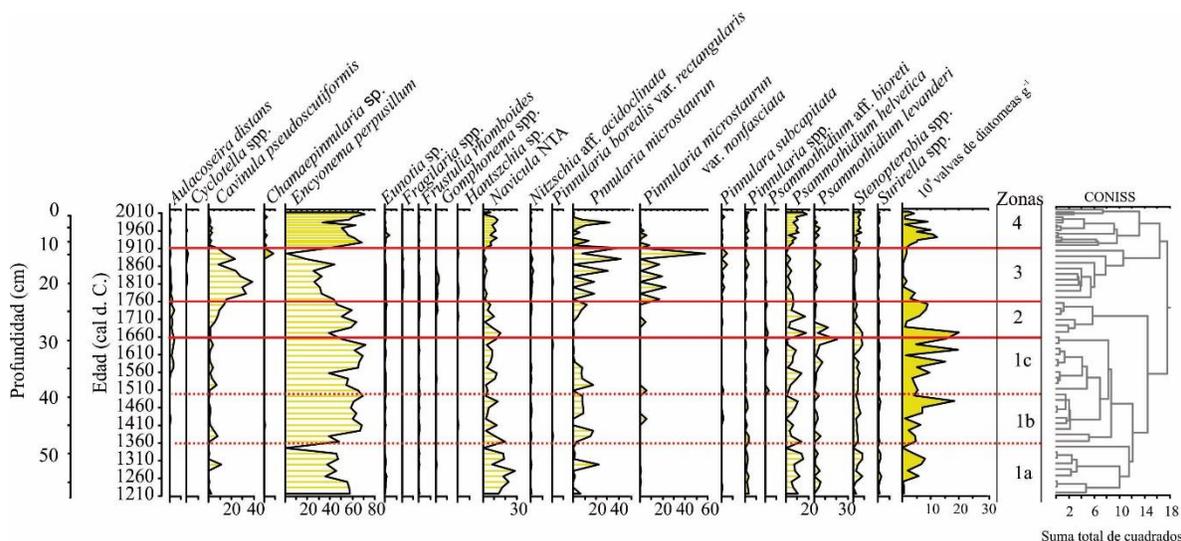


Fig. 14. Diagrama de la abundancia relativa (%) para las diatomeas más comunes (>2%), identificadas en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago La Luna incluyendo el dendrograma CONISS en el cual la zonación está basada.

En el registro de palinomorfos se identificaron cuatro géneros de microalgas (*Botryococcus*, *Scenedesmus*, *Peridinium*, *Pediastrum*) y la clase Zygnematales. Con respecto al polen se identificaron 19 tipos con una concentración total dentro del rango de 609,467 (49 cm) a 158,816 (10 cm) granos cm^{-3} (Fig. 15). Los taxones con mayores porcentajes fueron *Pinus*, *Quercus*, *Alnus* y *Poaceas*. El polen de *Zea* y *Typha* se registró a partir de los 34 cm (1578 d.C.).

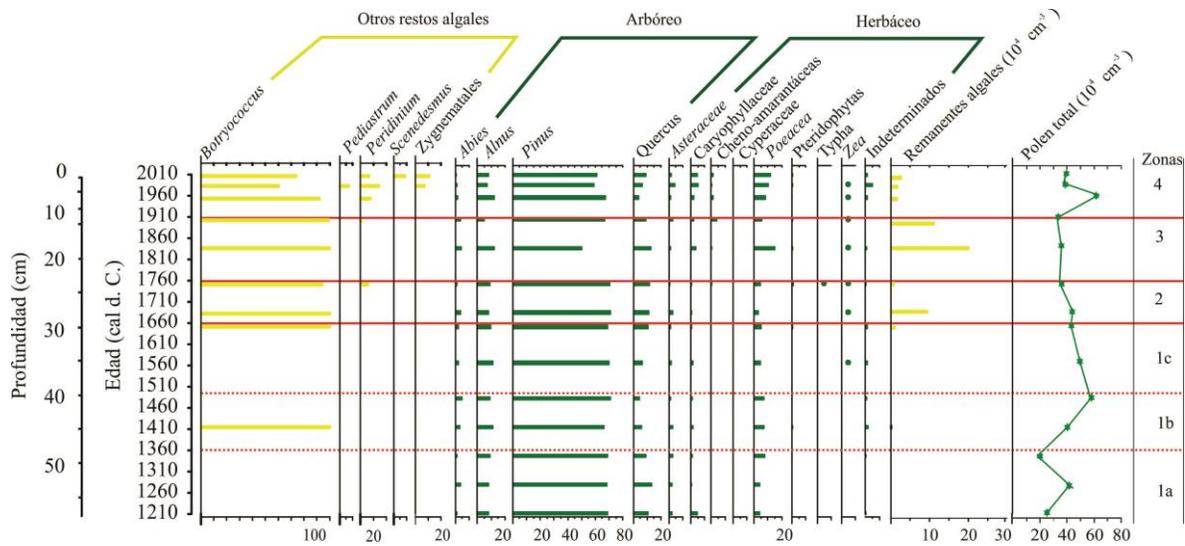


Fig. 15. Diagrama de la abundancia relativa (%) para los palinomorfos más comunes (>2%), identificados en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago La Luna.

Con respecto a los cladóceros Zawisza *et al.* (2012) registran cinco especies en los sedimentos del lago La Luna: *Alona manueli*, *Alonella pulchella*, *Chydorus cf. sphaericus*, *Ilyocryptus nevadensis* y el grupo *Daphnia longispina*, pertenecientes a tres familias (Chydoridae, Ilyocryptidae, Daphniidae). Sus valores de concentración van de 6,700 (10 cm) a 950 (24 cm) restos cm⁻³ de sedimento fresco (Fig. 16).

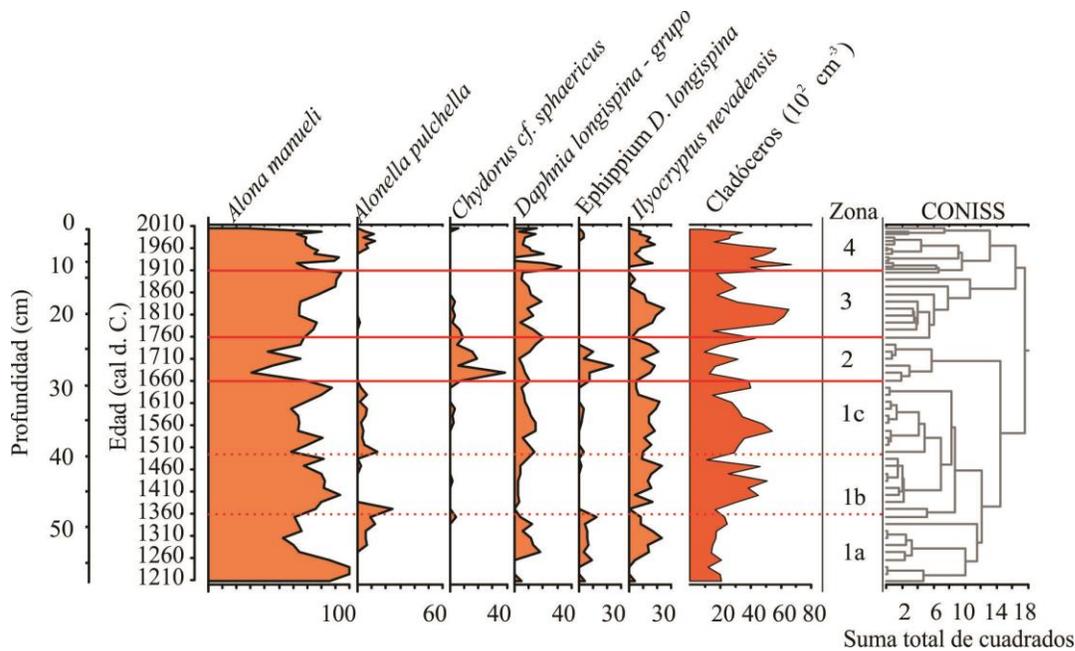


Fig. 16. Diagrama de la abundancia relativa (%) para los restos de cladóceros identificados en los sedimentos superficiales y del núcleo del lago La Luna, incluyendo el dendrograma CONISS en el cual la zonación está basada.

La concentración de partículas de carbón presentó un rango entre 2,286 (53 cm) y 49,789 (20 cm) partículas cm^{-3} (Fig. 17).

La concentración total de valvas de diatomeas junto con la presencia de formas teratológicas de diatomeas, las concentraciones de quistes de crisofitas y de restos de cladóceros son presentados en la figura 17.

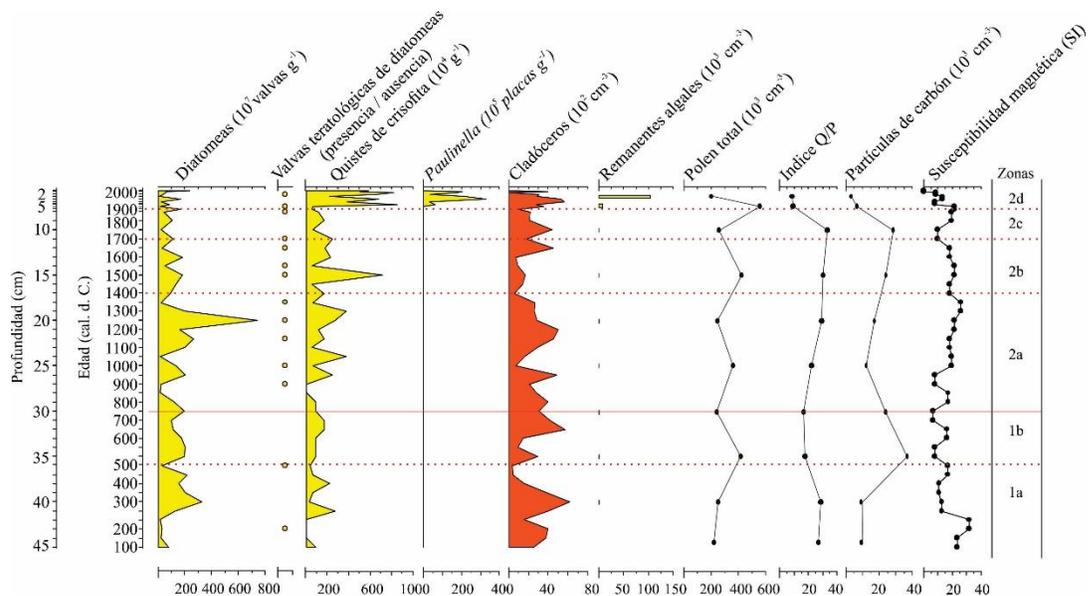


Fig. 17. Concentración total de valvas de diatomeas, presencia de valvas teratológicas, concentración total de quistes de crisófitas, remanentes de cladóceros y otros restos algales, concentración total de polen, valores del índice Q/P, concentración de partículas de carbón y valores de susceptibilidad magnética del lago La Luna, graficados contra la profundidad del núcleo y la edad.

Con base en el análisis de cúmulos estratigráficamente constreñido (CONISS) realizado con los datos de diatomeas y cladóceros expresados en porcentajes se identificaron cuatro zonas (Figs. 14 y 16), la Zona 1 fue dividida en 3 subzonas.

Zona 1: 57 - 29 cm (1230 – 1660 d. C.)

Subzona 1a: 57 - 48 cm (1230 – 1360 d. C.)

Subzona 1b: 48 - 39 cm (1360 – 1500 d. C.)

Subzona 1c: 39 - 29 cm (1500 – 1660 d. C.)

Zona 2: 29 - 24 cm, (1660 – 1760 (d. C.)

Zona 3: 24 - 14 cm (1760 – 1910 d. C.)

Zona 4: 14 - 0 cm (1910 – 2003 d. C)

Con respecto al análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) y el de análogos modernos (Fig. 18), se observó que los menores valores del Eje 1 (<0.5) del DCA, así como las distancias menores (<1) entre la flora de diatomeas fósil y la flora reciente (análisis de análogos modernos) fueron registrados en la parte más antigua del núcleo (Zona 1 y 2) y en las muestras más recientes (Zona 4). Estas Zonas (1, 2 y 4) presentan un ensamblaje de diatomeas similar al actual dominado por: *Encyonema perpusillum*, *Navicula* NTA y *Psammothidium helveticum* (Fig. 14). Por otro lado los mayores valores del Eje 1 (>0.5), y las mayores distancias (>1) entre la flora actual y la fósil fueron registradas entre los 24 y 14 cm (Fig. 18), profundidades que corresponden a la Zona 3. El ensamblaje de diatomeas presente en esta zona es el menos similar (no análogo) al actual y es dominado por las especies *Cavinula pseudoscutiformis*, *Pinnularia microstaurom* y su variedad *nonfasciata* (Fig. 14).

Al realizar los análisis de DCA y de análogos modernos usando los datos de cladóceros, el Eje 1 del DCA mostró los menores valores (<0.2) en la parte más antigua del núcleo (Zona 1) y en las más recientes (Zonas 3 y 4). En estos mismos intervalos la distancia entre la fauna moderna de cladóceros y la del registro fósil fue la más baja (<0.6). Estas zonas tienen un ensamblaje de cladóceros similar al actual, con las especies de *Alona manueli*, *Iliocryptus nevadensis* y *Daphnia longispina*. Los mayores valores para el Eje 1 del DCA (>0.2) y para la distancia (>6) del análisis de análogos modernos fueron registrados entre las profundidades de 31-25 cm (Fig. 18). Dichas profundidades corresponden a la Zona 2, una zona que fue caracterizada por la abundancia de *Chydorus* cf. *sphaericus* y efípios

pertenecientes al grupo de *Daphnia longispina*, y por los menores valores de densidad para *Alona manueli* (Fig. 16).

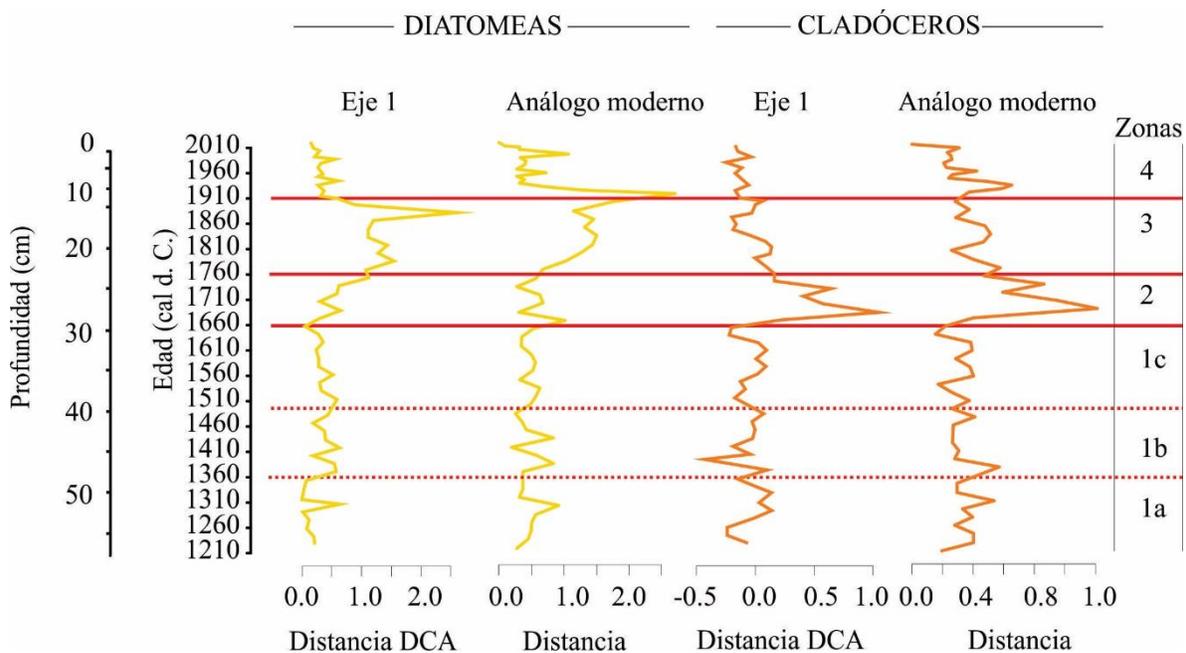


Fig. 18. Eje 1 del análisis DCA, distancia euclidiana entre los primeros 4 Ejes del análisis DCA y valores del análisis de análogos modernos (↑ distancia => ↓similitud), para los ensamblajes de diatomeas y cladóceros (porcentajes), en el caso del análisis de análogos modernos, se compararon muestras de sedimentos superficiales (2010) y muestras del núcleo obtenidas del lago La Luna.

6. DISCUSIÓN

En este trabajo se han tomado en cuenta las tendencias actuales en la conservación de los recursos naturales para su explotación óptima y conservación a largo plazo al vincular las condiciones actuales de ambos lagos y su evolución en el tiempo. Para ello previo al análisis paleolimnológico y considerando que los proxies a utilizar cambian en función de las variables ambientales, se generaron los datos recientes necesarios mediante el análisis del fitoplancton y los parámetros físico-químicos de la columna de agua así como las diatomeas presentes en los sedimentos superficiales. Dado que los taxones (sobre todo las diatomeas) presentes en el registro actual (columna de agua y sedimentos superficiales) estuvieron presentes a lo largo del registro paleolimnológico estudiado, sus variaciones en abundancia permitieron realizar inferencias de acuerdo con sus preferencias ecológicas modernas y esto permitió identificar los cambios ambientales y antropogénicos registrados en la secuencia paleolimnológica con una mayor precisión.

6.1 FITOPLANCTON

6.1.1 FITOPLANCTON 2000-2001

El fitoplancton de los lagos El Sol y La Luna, dada su localización a 4200 m s.n.m. (Fig.1), está sometido a condiciones climáticas y ambientales diferentes de las de otros cuerpos de agua de menor altitud. Con el incremento en elevación, la radiación ultravioleta se incrementa, particularmente la fracción B, ocasionando que a lo largo del ciclo anual estas comunidades biológicas estén sujetas a daños por radiaciones altas (Sommaruga, 2001).

Otro factor de stress son las bajas temperaturas que dominan en la cuenca de estos lagos (temperatura media anual = 3.8° C, Fig. 2), que tienen como resultado la escasa formación de suelo observada en la zona. Aunado a esto, debido a su localización geográfica, sus cuencas hidrológicas son relativamente pequeñas. Todo lo anterior determina que las aguas de estos lagos sean altamente diluidas y con un bajo poder de amortiguación a los cambios en el pH, siendo más evidente en La Luna (Tabla 4). Por las mismas causas, las concentraciones de fósforo y sílice son bajas (Tabla 1). El nitrógeno contrario a lo que podría esperarse, se encuentra en concentraciones mayores (Tabla 1); su origen muy probablemente sea el transporte atmosférico.

Estas características de los lagos El Sol y La Luna (baja capacidad amortiguadora, bajos valores de pH y nutrientes) los constituyen como ecosistemas con escasos representantes a nivel mundial. La composición del agua en los lagos de alta montaña está asociada con la naturaleza de la roca presente en sus regiones de drenaje. Los lagos El Sol y La Luna por su concentración iónica baja son comparables con los lagos de alta montaña europeos (Alpes centrales y Pirineos) los cuales dado su origen glacial presentan un bajo contenido iónico, ejemplo los lagos del Parque Regional Adamello-Brenda (Trentino, Italia) que presentan bajos valores de pH (5-6.5) y conductividad (10-17 $\mu\text{S cm}^{-1}$) (Tolotti, 2001).

En Sud-América los lagos de alta montaña (Andes) por la composición geológica de su cuenca, aunado a los climas secos que predominan en esta zona, presentan un alto contenido iónico, ejemplo el lago San Salvador, (Ecuador, Chile) el cual presenta altos valores de pH (7.6-9.0) y conductividad (280-337 $\mu\text{S cm}^{-1}$) (Casallas y Gunkel, 20001).

Los Lagos El Sol y La Luna son considerados polimicticos cálidos continuos por presentar un régimen de mezcla continuo y no tener una cubierta de hielo (Alcocer *et al.*, 2004, Lewis 1983), sin embargo durante los muestreos realizados en el año 2010, cuando se registró un invierno particularmente frío y húmedo asociado al fenómeno de “El Niño”, en el lago La Luna se llegó a formar una delgada capa de hielo. Esto permite especular que durante inviernos particularmente fríos este lago podría caer en la clasificación de polimictico frío continuo (Lewis, 1983). De esta manera por lo menos el lago La Luna podría oscilar entre plimictio cálido y polimictico frío dependiente de la severidad del invierno, y este escenario es interesante si se extrapola a épocas pasadas durante las cuales el clima fue mas frío, como durante la Pequeña Edad de Hielo.

El promedio del índice de diversidad fue muy parecido entre ambos lagos (2.8, El Sol y 2.4, La Luna). Valores similares han sido registrados en dos lagos italianos Tre Laghi y Serodoli (Parque Adamello-Brenda), los cuales presentan una diversidad promedio de 2.0 y 2.6 respectivamente, estos lagos al igual que La Luna y El Sol tienen bajos valores de pH (≤ 6.5), conductividad ($\leq 17 \mu\text{S cm}^{-1}$) y fósforo reactivo soluble ($\leq 4 \mu\text{g L}^{-1}$), Valores de diversidad relativamente altos como los registrados son característicos de lagos inestables, ya que en los lagos estables son esperadas diversidades bajas dado que las especies están adaptadas y favorecen la exclusión competitiva, llevando a la dominancia de unas pocas especies (Reynolds, 1988).

En ambos lagos se observa una tendencia a aumentar primero y a disminuir consecutivamente, en los valores de diversidad, esta tendencia puede deberse a que las diferentes especies comienzan a reproducirse en diferentes tiempos del año, dependiendo de sus requerimientos específicos (Reynolds *et al.*, 1993).

Según Wetzel (2001) los valores de biomasa fitoplanctónica varían dependiendo de parámetros como son: a) la temperatura (8.6 ± 2 °C ambos lagos, Tabla 1), b) la radiación solar disponible (debido a su posición geográfica, alta en ambos lagos) y c) la concentración de nutrientes, mineralización y el pH (presentan valores bajos en ambos lagos pero aún menor en La Luna. Tablas 1 y 4). Parámetros que en conjunto pueden explicar los valores bajos de biomasa registrados y la diferencia de un orden de magnitud entre ambos lagos (biomasa anual promedio La Luna 159 ± 137 mm³ m⁻³ y El Sol $< 1,065 \pm 57$ mm³ m⁻³, Fig. 3). Esta diferencia también fue registrada por Alcocer *et al.* (2004) en su estudio sobre la dinámica de la biomasa fitoplanctónica evaluada a través de la concentración de Clor-*a* en ambos lagos. Estos autores atribuyen las bajas concentraciones de biomasa de la Luna con los valores más bajos de pH. En este trabajo estamos de acuerdo con que el pH, aunado a la baja cantidad de nutrientes (principalmente fósforo), son factores que limitan la fotosíntesis y el crecimiento algal.

El lago El Sol es clasificado como un sistema oligotrófico por sus valores bajos de Clor-*a* (Tabla 1; valores de referencia (vr) = promedio anual < 2.5 µg l⁻¹ y máximo anual < 8 µg l⁻¹, OECD, 1982) y por su biomasa fitoplanctónica medida como biovolumen (Tabla 3; vr = anual máximo > 1000 y < 3000 mm³ m⁻³, Vollenweider, 1968). Dado sus valores bajos de Clor-*a* (Tabla 1; vr = promedio anual < 1 µg l⁻¹, OECD. 1982) y su baja biomasa fitoplanctónica (Tabla 3; vr = anual máximo < 100 mm³ m⁻³, Vollenweider, 1968) el lago La Luna es clasificado como un sistema ultra-oligotrófico.

En el lago El Sol se registró un mayor número de taxones (92) con respecto al lago La Luna (63), en ambos lagos las diatomeas fueron el grupo algal con mayor riqueza de especies (34 y 31 respectivamente). Números semejantes de taxones y dominancia en la riqueza de

especies de las diatomeas se registraron en algunos lagos ácidos alpinos italianos, en el lago Tre Laghi (pH=6.1) se reporta una dominancia en la riqueza de especies de diatomeas, con 85 especies epilíticas de un total de 135 taxones.; en el lago Serodoli (pH=5.8) se reportan 60 taxones de diatomeas y 90 taxones totales con 30 taxones y en el lago Nero (pH= 5.8) se reportan 43 diatomeas y 77 taxones totales (Tolotti, 2001), (Tabla 2, Anexo 1). En estos lagos, al igual que en El Sol y La Luna las diatomeas presentes fueron principalmente bentónicas, por lo que su principal hábitat lo representa el sedimento del fondo. Su presencia en el sedimento está favorecida por la alta transparencia en la columna de agua, que permite la actividad fotosintética aún en el fondo. La baja concentración de nutrientes en la columna de agua de estos lagos (Tabla 1) también favorece a los taxones bentónicos, ya que éstos pueden aprovechar los nutrientes del sedimento (Reynolds, 1984). Estas especies bentónicas se encuentran en el fitoplancton por la actividad del viento que genera la turbulencia necesaria para que entren en suspensión.

Las clorofitas fueron el segundo grupo algal en cuanto a riqueza de especies (30 en El Sol y 20 en La Luna). Este grupo y principalmente las clorococales (Fig. 4) es propio de lagos con mayor nivel de nutrientes (mesotrofia-eutrofia, Reynolds, 1984), sin embargo posee taxones tolerantes a bajas concentraciones de nutrientes (Reynolds, 1998; Reynolds *et al.*, 2002; Padisák *et al.*, 2009), tal es el caso de los géneros *Botryococcus*, *Chlamydomonas*, *Closterium*, *Cosmarium*, *Oocystis* especie *lacustris*, *Pseudosphaerocystis* y *Sphaerocystis* (Lepistö y Rosenström, 1998; Reynolds, 1998; Reynolds *et al.*, 2002) presentes en ambos lagos.

Las cianoprocariotas presentaron una menor riqueza de especies, 9 en el lago El Sol y 3 en La Luna. En el Sol predominaron las cianoprocariotas de tamaños superiores a 2 µm,

coloniales y filamentosos (oscillatoriales, chroococales), esto como producto de los valores de pH más altos con respecto a La Luna debido a que las cianoprocariontas han demostrado ser más sensibles a la acidificación (Lepistö y Rosenström 1998).

En La Luna predominaron las cianoprocariontas de tamaño celular pequeño ($<2\mu\text{m}$, pico), las pico-cianoprocariontas tienen ventajas bajo condiciones limitantes debido a que presentan tiempo de duplicación de horas y su tamaño celular pequeño (alta relación superficie/volumen) les permite obtener los nutrientes por difusión, teniendo un mejor acceso a los nutrientes disueltos en la columna de agua, a diferencia de los organismos grandes ($>2\mu\text{m}$), cuyo tamaño dificulta este proceso (Reynolds, 1984). Los miembros del pico-fitoplancton facilitan la transferencia de los nutrientes a niveles tróficos superiores y por lo tanto son un eslabón muy importante en la trama trófica de los sistemas ultra-oligotróficos (Carrillo *et al.*, 2006; Unrein *et al.* 2007).

Las dinofíceas presentan una baja riqueza de especies en ambos lagos, sin embargo su aporte en biomasa es considerable en La Luna. Esta dominancia de dinofíceas se explica porque, siendo taxones móviles pequeños y mixotróficos, tienen la capacidad de ser depredadores activos de células pequeñas (por ejemplo pico-cianoprocariontas) lo que les da ventajas competitivas en las condiciones ultra oligotróficas de este lago (Tolotti *et al.*, 2001).

Con respecto al comportamiento de la biomasa mensual en El Sol los valores más altos del promedio mensual (Fig. 5a), dado por el aumento en la biomasa de las clorofitas y bacilariofitas principalmente. Coincide con el registrado por Alcocer *et al.* (2004) para este

mismo ciclo de estudio, utilizando valores de Clor-*a* y está desfasado con los valores máximos de productividad en verano (junio-agosto) registrada por González (2002).

En el Lago La Luna entre abril-00 y agosto-00 se registraron los mayores valores de biomasa, alcanzando el mayor valor de biomasa promedio mensual en julio-00 (Fig. 5a). Este máximo de biomasa no coincide con el máximo de Clor-*a* reportada para junio por Alcocer *et al.* (2004), el máximo de biomasa esta dado principalmente por especies mixotróficas como las dinofitas, Felip y Catalan (2000) han demostrado que la relación clorofila-biomasa tiende a ser baja en sistemas como el aquí descrito donde las *Peridinales* (*Peridinium* spp. y *Gymnodium* sp.) son predominantes. Por otro lado, el incremento en la biomasa de las bacilariofitas (fotosintéticas obligadas) puede ser responsable de este máximo de Clor-*a*.

En investigaciones realizadas sobre las relaciones tróficas en lagos de alta montaña se ha enfatizado la importancia de la mixotrofia, característica de los flagelados nanoplactónicos (<20 μm) pertenecientes a los grupos algales: dinofíceas, crisofíceas, criptofíceas, clorofíceas flageladas (Camacho y Fernández-Valiente, 2005; Unrein *et al.*, 2007). Estos taxones flagelados nanoplactónicos representan la fracción dominante (>50%) del fitoplancton de los lagos oligotróficos de alta montaña, particularmente en lagos que carecen de peces (Camacho y Fernández-Valiente, 2005; Tolotti *et al.*, 2001; Unrein *et al.*, 2007), tal es el caso del Lago La Luna (63%, tabla 3).

El lago El Sol es más mineralizado y presenta valores de pH superiores a los de La Luna, caracterizándose por una dominancia de taxones estrictamente fototróficos. La concordancia observada entre el comportamiento de la biomasa fototrófica, la mixotrófica,

la Clor-*a* y los valores más bajos de la relación N-NID/P-PSR corrobora la predominancia de la fotosíntesis en este lago y el papel del fósforo como nutriente limitante.

La correlación entre los valores de biomasa fitoplanctónica y los valores de Clor-*a* sustentan la idea que en este lago el fitoplancton usa la fotosíntesis como el mecanismo principal de alimentación (Felip & Catalan, 2000) (Fig. 5c, Tablas 3 y 4).

Debido a que el agua del lago La Luna es muy poco mineralizada, con un pH bajo y pobre en fósforo, sus comunidades biológicas se caracterizan por presentar una estructura trófica relativamente simple, conformada principalmente por pico-plancton (pico-cianoprocaritas) y flagelados mixotróficos (dinofíceas principalmente), mientras que el fitoplancton estrictamente autotrófico se presentan en baja biomasa. En este lago no se registró una correlación entre los valores más altos de Clor-*a* y los valores más altos de biomasa; el máximo de Clor-*a* corresponde con el máximo en los taxones fototróficos obligados (diatomeas) mientras que la máxima biomasa corresponde con el máximo en los taxones mixotróficos (dinofitas), por lo que se sugiere que en este lago la mayoría de sus flageladas realizan fagocitosis (mixotrofia) para obtener nutrientes dado la escasez de los mismos en el lago (Figs. 5b, 5d y 5c, Tablas 3 y 4).

6.1.2 FITOPLANCTON 2000-2001 vs 2010

En el muestreo 2010 la biomasa anual promedio en ambos lagos fue menor que la registrada en el ciclo 2000-2001, esto puede ser una tendencia real o podría ser consecuencia de la diferencia de resolución en el muestreo entre ambos periodos.

La semejanza entre los resultados obtenidos durante ambos periodos de muestreo en cuanto a los valores máximos de biomasa, los aportes a la biomasa fitoplanctónica por parte de las clorofitas, diatomeas y dinofitas en El Sol y las dinofitas y diatomeas en La Luna, indican que estos lagos no han cambiado de su estado trófico, ultraoligotrófico en el caso de La Luna y oligotrófico en El Sol (Tabla 4). Lo anterior es confirmado por los valores bajos obtenidos para la biomasa fitoplanctónica y la Clor- *a*.

Sin embargo, existen señales de una posible tendencia hacia un aumento en el estado trófico de ambos lagos, indicado por el incremento de euglenofitas en El Sol y el incremento de las clorofitas y decremento de las pico-cianoprocariontas en La Luna. Si bien en El Sol se mantiene la dominancia de taxones fototróficos, en La Luna ha disminuido la dominancia de los taxones mixotróficos, lo cual puede constituir una señal de que se ha iniciado un proceso que lleve a la pérdida de las condiciones ultra oligotróficas en este lago (Camacho y Fernández-Valiente, 2005).

Esta tendencia puede ser resultado del incremento de los valores de fósforo, en un orden de magnitud en ambos lagos, siendo este incremento mayor en La Luna (Tablas 1 y 4). El incremento de fósforo puede ser resultado del incremento de pH registrado en ambos lagos, ya que pH menos ácidos favorecen la resuspensión de este elemento de los sedimentos. También puede ser resultado de un aumento en las actividades antropogénicas dentro de los lagos -como por ejemplo la resuspensión ocasionada por trabajos de arqueología acuática realizados en estos lagos a partir de 2007, o inclusive el depósito de ofrendas (Quezada, 1995) y hasta cenizas humanas que se ha vuelto una práctica más o menos común en estos lagos, según pudimos presenciarlo durante el trabajo de campo y en las zonas aledañas -como el aumento en la erosión por paso de vehículos, o el incremento

en el pastoreo de vacas que defecan dentro de la cuenca de captación de estos lagos. Hay que puntualizar que el aporte de fósforo por vía atmósfera es difícil de controlar y estos lagos son sensibles a entradas de nutrientes por transporte atmosférico debido a que están localizados cerca de áreas industrializadas (Ciudad de México, Fig. 1, Battarbee, 2005).

El incremento de los valores de pH puede ser una respuesta al calentamiento climático. En los lagos de elevada altitud la regulación del equilibrio ácido-base está muy estrechamente controlada por el clima. En particular, se ha sugerido que la temperatura ejerce un control sobre los valores de pH en lagos con bajo poder de amortiguación en regiones alpinas y árticas (Koinig *et al.*, 1998; Sommaruga-Wögrath *et al.*, 1997). En estos estudios la tendencia al calentamiento se ha relacionado con tendencias hacia valores más altos de pH y viceversa. La correlación significativa registrada entre los valores de pH y la temperatura del aire en este estudio podrían sustentar esta idea. El aumento en los valores de pH en El Sol coincide con una disminución de *Sphaerocystis schroeteri*, *Palmella* sp., *Peridinium umbonata*, y *Mallomonas pseudocoronata*, especies de aguas de ácidas a ligeramente ácidas (Lepistö y Rosenström, 1998; Reynolds *et al.*, 2002; Silver *et al.*, 1990) así como el aumento de las especies de diatomeas: *Pseudostaurosira brevistriata*, *Achnanthis minutissimum* y la aparición de *Cocconeis placentula* y *Synedra* spp., especies que son conocidas como indicadores de pH >7 (Battarbee *et al.*, 2011; <http://craticula.ncl.ac.uk/Eddi>). En La Luna las especies *Peridinium umbonatum*, *Psammothidium helveticum* y *Frustulia romboides*, especies acidófilas (Battarbee *et al.*, 2011; <http://craticula.ncl.ac.uk/Eddi>), fueron menos abundantes que en 2000-2001, hubo un incremento de *Mougeotia/Debarya* y se registró por primera vez una especie de *Chlamydomonas*, antes solo presente en el lago El Sol.

Como hemos dicho, el desarrollo de la biomasa fitoplanctónica depende de la disponibilidad de nutrientes y luz, denominado control “bottom-up” o ascendente, como también de la presión de consumo por el zooplancton (control “top-down” o descendente) (teoría de la cascada trófica, Carpenter *et al.*, 1985). En el lago El Sol de condiciones oligotróficas hasta el 2010, la introducción de trucha hace un poco más de medio siglo, podría haber desencadenado el cambio de estado trófico al causar una disminución en la densidad zooplanctónica originada por la depredación (pez→zooplancton) que a su vez provoca una disminución en la presión de pastoreo sobre el fitoplancton (zooplancton→fitoplancton) dando como resultado un aumento progresivo en la densidad fitoplanctónica (↑Biomasa fitoplanctónica) y por ende una disminución en la transparencia del agua (tendencia a la eutrofización). La presencia o ausencia de depredadores (peces) también puede explicar la diferencia en biomasa registrada en ambos lagos ya que en ausencia de peces, un exceso de zooplancton reducirá la densidad fitoplanctónica. La continuidad de las condiciones oligotróficas en lago El Sol como son: la transparencia del agua, bajos valores de los nutrientes y de la biomasa fitoplanctónica, podría estar vinculada con la presencia de una comunidad de macrofitas sumergidas. Entre las macrófitas presentes en este lago se encuentran las algas del grupo carófitas (Banderas-Tarabay, 1997) las cuales se caracterizan por tener un crecimiento rápido, una gran capacidad de colonización y la formación de densas praderas sumergidas (Fernández-Aláes *et al.*, 2002). Estas praderas reducen la resuspensión de los nutrientes y de la materia particulada desde el sedimento por lo que directamente influyen sobre la transparencia del agua (Barko y James 1998). Además, también pueden asimilar una parte importante de los nutrientes disueltos en la columna de agua, así como de los acumulados en el sedimentos (Kufel y Kufel, 2002). Estos efectos se suman al de un efectivo control

del fitoplancton por parte del zooplancton, que encuentra lugares excelentes de refugio en las masas de macrófitas, siendo estas además, buenas competidoras por los nutrientes con el fitoplancton (Van Dock y van de Bund, 2002). Por otra parte la producción de sustancias alelopáticas por parte de las macrófitas puede afectar el crecimiento del fitoplancton, así como a otros organismos de los niveles tróficos superiores (Gross *et al.*, 2007; Mulderij *et al.*, 2007).

Los incrementos en la concentración de fósforo y del pH registrados en los últimos años en estos lagos podría desequilibrar la cascada trófica y desencadenar un aumento importante en la biomasa fitoplanctónica y por ende un aumento en el nivel trófico (meso-eutrófico).

El incremento en el estado trófico de ambos lagos como respuesta a un incremento en la perturbación antropogénica, podría poner en riesgo a estos ecosistemas y limitar su potencial como sitios ideales para el estudio de cambio climático en el centro de México. Los lagos con bajo nivel trófico son escasos y por lo tanto difíciles de encontrar, la mayoría de los lagos tropicales de alta montaña en América (ejem. Lago San Pablo, Ecuador y Lago Chungará, Chile) (Casallas y Gunkel, 2001; Dorador *et al.*, 2003), se encuentran en proceso de eutrofización debido al cambio de uso de suelo y entrada de cargas altas de nutrientes. Lo mismo ocurre con los lagos de alta montaña de Asia (lagos de Jammu y Kashmir, Himalayas) donde desde 1980 esta tendencia fue registrada (Zutshi *et al.*, 1980). En Africa aun quedan lagos tropicales de alta montaña ultraoligotróficos (lagos ubicados en las Montañas Rwenzori entre Uganda y Congo) (Eggermont *et al.*, 2007), sin embargo estos ya han sido impactados por contaminantes atmosféricos (Yang *et al.*, 2010).

6.2 PALEOLIMNOLOGÍA

En los sedimentos de los lagos El Sol y La Luna, en una situación muy similar a la del fitoplancton, se presentaron únicamente tres especies de diatomeas planctónicas, las cuales tuvieron siempre porcentajes <30% en El Sol y < 10% en La Luna. Estas especies fueron, en el lago El Sol: *Aulacoseira distans* y *Discostella stelligera* (Fig. 9), y en el lago La Luna: *Aulacoseira distans* y *Cyclotella* sp. (Fig. 14). Esta dominancia de taxones bentónicos está relacionada por un lado con la alta transparencia del agua de ambos lagos que permite la actividad fotosintética en el fondo de la columna de agua y por el otro puede estar relacionada también con las condiciones de oligotrofia de estos lagos. En particular en el lago La Luna la baja presencia de taxones planctónicos puede ser una consecuencia de la acidez. En estudios realizados en lagos ácidos del noroeste de Europa y de Norte América se ha demostrado que la primera señal importante del proceso de acidificación (pH <5.8) es la pérdida de los taxones de diatomeas planctónicas (Battarbee, 1984).

Entre las diatomeas más importantes en el registro sedimentario de estos lagos se encuentran *Navicula* NTB y *Navicula* NTA las cuales son dos especies no identificadas taxonómicamente, pero que son características de las condiciones actuales del lago El Sol y del lago La Luna respectivamente. Ambas especies fueron reportadas previamente por Caballero (1996) y su presencia también fue detectada en las muestras de columna de agua en este estudio. *Navicula* NTA, *Encyonema perpusillum* y *Psmamothidium helveticum*, fueron abundantes en las muestras recientes de sedimentos del lago La Luna, mostrando una afinidad por las aguas ácidas (pH<6) de este lago (Caballero 1996 y este trabajo). Por

otro lado las especies *Navicula* NTB, *Cavinula pseudoscutiformis*, *Aulacoseira distans*, *Cymbella gracilis* y *Psammothidium levanderi* fueron raras en el lago La Luna pero abundantes en el lago El Sol el cual presenta valores de pH >6 (Caballero 1996 y este trabajo), indicando una afinidad por valores de pH ligeramente altos. La especie *Pinnularia microstauron* y en particular su variedad *nonfasciata*, estuvieron presentes pero no fueron comunes en las muestras modernas, se reporta como una especie que es común en lagos ácidos muy someros, con moderada concentración de nutrientes (fósforo y nitrógeno) (Marchetto *et al.*, 2009). El complejo formado por formas pequeñas de *Fragilaria-Staurosira-Staurosirella*, es común en cuerpos de agua con baja temperatura (5-7°C) y es indicador de niveles lacustres bajos y con mayor aporte de nutrientes (Brugam *et al.*, 1998, Sánchez *et al.*, 1989), por lo que indican un decremento en el nivel del agua y un incremento en los valores de pH y nutrientes. *Psammothidium cf. bioretii* es una especie que prefiere aguas con pH cercano a 7 y la especie bentónica *C. pseudoscutiformis*, tiene preferencia por un pH~ 6 (Battarbee *et al.*, 2011).

Con respecto al registro de polen en los lagos El Sol y La Luna los taxones predominantes fueron: *Pinus*, *Quercus* y *Alnus*. El polen de estos taxones arbóreos debió de haber sido transportado de los bosques cercanos dado que nuestros lagos se localizan por arriba de la línea de la vegetación arbórea. Dentro de las especies de pinos, *Pinus hartwegii* es la única especie cuya distribución alcanza altitudes cercanas a la línea de árboles (ca. 3,500 - 4,000 m s.n.m.), mientras *Quercus* tiene una distribución en altitudes menores a los 2,500 m s.n.m. (Villers y López 1995) donde los climas son menos fríos. Con base en lo anterior se propone que la relación entre *Quercus* y *Pinus* (índice Q/P, Figs. 10 y 15) puede ser considerada como un indicador de condiciones ambientales, donde los valores más

elevados indicarán condiciones menos frías. Los restos algales y de plantas acuáticas presentes en los sedimentos de los lagos El Sol y La Luna fueron poco abundantes; las especies registradas en la secuencia sedimentaria se encuentran actualmente presentes en la columna de agua de ambos lagos, pero en muy baja abundancia, particularmente en La Luna. Dado que la presencia de algas (clorofitas y las cianoprocaríotas) y plantas acuáticas (*Potamogeton*) es en general favorecida por el enriquecimiento de nutrientes (Reynolds, 1998), incrementos en su abundancia se pueden considerar como un indicio de mayor concentración de nutrientes en los cuerpos de agua.

En ambos lagos se registró la presencia de *Zea*, Cheno-Amarantacea y *Typha*, estos taxones no forman parte de los pastizales alpinos ni de los bosques cercanos y su presencia en el registro de ambos lagos podría ser explicada por el transporte eólico a larga distancia, sin embargo esto es poco probable debido a que el tamaño de estos granos es relativamente grande. Otra explicación que se considera más plausible es por transporte humano, dado que en estos lagos puede estar relacionado con ofrendas religiosas realizadas durante periodos de prolongadas sequías, una práctica que en la actualidad prevalece en la zona (Quezada, 1995).

Las partículas de carbón transportadas a los lagos El Sol y La Luna, son consideradas como un indicador de la frecuencia de incendios (Clark, 1988). Los valores de la susceptibilidad magnética (SM) dependen de la concentración de minerales magnéticos en los sedimentos, este tipo de minerales son transportados de la cuenca de drenaje hacia el lago por acarreo superficial asociado a la precipitación. Debido a las características de la cuenca de drenaje de los lagos El Sol y La Luna, con poco desarrollo de vegetación y suelos, la

susceptibilidad magnética puede considerarse directamente correlacionada con la precipitación.

Con relación a los datos de cladóceros, en los sedimentos del lago El Sol las especies dominantes (>10%) fueron *Alona manueli* y *Chydorus* cf. *sphaericus*. En menor proporción (<10%) se registró *Alonella pulchella*, *Daphnia longispina*, *Ilyocryptus nevadensis* y la especie litoral *Eurycercus lamellatus*, de amplia distribución en América del Norte, desde Canadá hasta México en cuerpos de agua enriquecidos en nutrientes (meso-eutróficos) (Eliás-Gutiérrez *et al.* 1997). En los sedimentos del lago La Luna las especies endémicas de hábitat bentónico, *A. manueli* e *I. nevadensis*, junto con la especie planctónica *D. longispina* fueron los taxones dominantes (>10%) tanto en el registro fósil como en las muestras superficiales, lo que sugiere que estas especies son tolerantes a las condiciones que prevalecen en la actualidad en el lago La Luna (una concentración baja de nutrientes y valores bajos de pH) (Cervantes-Martinez *et al.*, 2000; Zawisza *et al.*, 2012; Sinev y Zawisza, 2013,). También se registró la presencia (<10%) de *A. pulchella*, una especie comúnmente presente en los lagos de aguas frías localizados en el norte de los Estados Unidos y Canadá (Bennike *et al.*, 2004; Hann y Chengalath, 1981) y de *C. cf. sphaericus*, una de las especies tolerantes a las condiciones ambientales no favorables, especialmente agua fría y un bajo estado trófico (Bennike *et al.*, 2004; Sarmaja-Korjonen, 2001), en aguas eutróficas esta especies se comporta como planctónica (Cammareno y Manca, 1997).

La presencia de valvas teratológicas de diatomeas y de estructuras de resistencia como son los quistes de crisófitas y los efipios del grupo *Daphnia longispina*, son considerados como indicadores de estrés ambiental. En el caso de las valvas teratológicas el estrés puede ser relacionado con altos niveles de radiación UV, bajos valores de pH o disminución del nivel

del lago (Falasco *et al.*, 2009) y en el caso de los efipios de *Daphnia* están relacionados con condiciones climáticas desfavorables como son inviernos más largos y fríos y quizás también con la presencia de una cubierta de hielo en invierno (Frey, 1986). Los quistes de crisófitas además de estar relacionados con condiciones climáticas desfavorables (frío prolongado) también se relacionan con cambios en las condiciones limnológicas, como podría ser un incremento en el estado trófico (Smol, 1985).

6.2.1. LAGO EL SOL

A diferencia del lago La Luna, los cambios en la composición de especies a lo largo de la secuencia sedimentaria de El Sol no son tan marcados, y esto se refleja en el rango relativamente corto de los ejes del DCA de los ensamblajes de diatomeas. Lo más marcado es la gran diferencia del conjunto moderno con las muestras del núcleo. Sin embargo los valores de disimilitud a lo largo del núcleo (Fig. 13) identifican a la Zona 1 como aquella que tiene los conjuntos de diatomeas más disímiles del resto del núcleo. En esta zona domina *Cavinula pseudoscutiformis* asociada con *Navicula* NTB, *Aulacoseira distans*, *Planothidium* cf. *bioretii*, *Planothidium lavanderi* y formas pequeñas de *Fragilaria sensu lato*. (Fig. 9). Dada la preferencia ecológica por valores de pH~7 de estas especies (Battarbee *et al.* 2011, <http://craticula.ncl.ac.uk/Eddi>) este ensamblaje es considerado indicador de valores relativamente altos de pH (≥ 7), y dado que se correlaciona con los valores más bajos del Eje 2 del DCA, se considera que este eje correlaciona de manera negativa con el pH. Las subzonas 2a y 2b tienen los valores más altos en el Eje 2 (Fig. 11), con un conjunto de diatomeas (Fig. 9) en el que las especies acidófilas como *Aulacoseira distans*, *Cymbella gracilis*, *Nitzschia* cf. *acidoclinata* y *Sellaphora* spp. tienen mayores

abundancias mientras que las especies con afinidades a pH más altos (*Navicula* NTB, *Fragillaria* spp., *P. cf. bioreii*) disminuyen.

Con respecto a los ensamblajes de cladóceros (Fig. 11) en este grupo biológico la diferencia entre la muestra moderna (draga 2010) y el resto del núcleo es todavía más marcada que en el caso de las diatomeas, la diferencia entre la muestra de la columna estratigráfica correspondiente a 1930 d. C. (fecha anterior a la introducción de la trucha en este lago) y el resto del núcleo disminuyó considerablemente evidenciando que antes de 1930 el lago no había sido impactado como ocurrió después de 1930 d. C. En la muestra moderna se nota una disminución de la especie litoral endémica de estos lagos *Alona manueli*, la cual ha sido sustituida por *Daphnia longispina*, *Alona quadrangularis* (ausente en el resto de la secuencia), *Alonella pulchella* y *Erycercus lamellatus* (ambas presentes solo en muestra en la secuencia). Dado que estas especies son propias de aguas oligo a β -mesosaprobias (Sládeček, 1985) este cambio se interpreta como consecuencia de un incremento del estado trófico.

Ilyocryptus nevadensis está presente únicamente en la Zona 2 (Fig. 11). Esta especie se encuentra en mayor proporción en el lago La Luna, el cual tiene valores más bajos de pH y nutrientes que el lago El Sol. Los valores más altos del Eje 1 se registraron en esta Zona 2 y considerando las afinidades ecológicas de estas especies el Eje 1 se considera que representa una disminución en los valores de nutrientes.

6.2.1.1 EVOLUCIÓN DEL LAGO EL SOL DURANTE LOS ÚLTIMOS 1,800 AÑOS

Zona 1 (100-750 d. C.): corresponde con los sedimentos más antiguos y abarca el periodo Arqueológico Clásico (50-900 d. C.) y se divide en dos subzonas.

--La Subzona 1a (100-500 d. C.) abarca la fase temprana del periodo Clásico, en esta subzona los valores bajos en las especies acidófilas *Cymbella gracilis* y *Aulacoseira distans* (esta última ticoplanctónica, de aguas oligotróficas y relativamente frías, Brugam *et al.*, 1998; Moss *et al.* 2005), así como el incremento de *Psammothidium cf. bioretii* (pH ~7), *Cavinula pseudoscutiformis* (pH~6, Battarbee, 2011), y del complejo formado por formas pequeñas de *Fragilaria-Staurosira-Staurosirella* (indicadoras de baja temperatura, 5 – 7 °C, de niveles lacustres bajos y mayor aporte de nutrientes) (Brugam *et al.*, 1998, Sánchez *et al.*, 1989), indican un nivel del agua bajo y valores de pH y nutrientes relativamente altos.

Los valores bajos del cladóceros endémico de estos lagos, *Ilyocryptus nevadensis*, junto con valores altos de abundancia de diatomeas, también sustentan la idea de un incremento en los valores de nutrientes y/o valores ligeramente mayores de temperatura y pH. Los valores de susceptibilidad magnética pasan de ser ligeramente altos a bajos (<20SI), confirmando la tendencia a climas más secos. La presencia de valvas de diatomeas con deformaciones teratológicas podría vincularse en esta subzona con una alta radiación ultravioleta (Falasco *et al.*, 2009). La disminución en la concentración de granos de polen y el decremento en los valores de susceptibilidad magnética indican una disminución en la humedad disponible. Como resultado los parámetros ambientales que caracterizan esta subzona son: disminución de la precipitación y como consecuencia un nivel lacustre somero propiciando una mayor

concentración de nutrientes y valores ligeramente más elevados de pH. Estas características son consistentes con las condiciones de sequía y de mayor temperatura que se han reportado para el periodo Clásico para diversos sitios en el centro y sur de México (Caballero *et al.*, 2002, Hodell *et al.*, 1995).

--Subzona 1b (500 - 750 d. C.): cubre parte de la fase tardía del periodo Clásico (600 - 750 d. C.). En esta subzona se mantiene el ensamblaje de diatomeas indicadoras de $\text{pH} \geq 6$ (*P. cf. bioretii*, complejo de especies pequeñas de *Fragilaria* sensu lato, *C. pseudoscutiformis*, Fig. 11). Hay un máximo en la concentración de partículas de carbón que sugiere que se mantienen las condiciones secas establecidas en la subzona anterior.

Zona 2 (750 – 2000 d. C.): abarca la fase final o terminal del periodo arqueológico Clásico (750 - 900 d.C.) y el periodo Posclásico (900 - 1521 d.C.).

--Subzona 2a (750 - 1400 d. C.) cubre toda la Anomalía Cálida Medieval (800 – 1300 d. C.). En esta subzona hay un aumento en los valores del Eje 2 del DCA de diatomeas asociado a valores más bajos de pH (Fig. 13). Esto se refleja en un aumento en las especies acidófilas, *Psammothidium levanderi* (pH~6), *Pinnularia microstauron* (pH~6) y de la ticoplanctónica *A. distans* (pH~5.5) así como una disminución de las especies circumneutrales *P. cf. bioretii* (pH~7) y del complejo de especies pequeñas de *Fragilaria* sensu lato (pH~7). El registro de cladóceros, con un incremento de *Alona manueli* (especie endémica que ha disminuido en los sedimentos más recientes) y en la especie planctónica *Daphnia longispina* así como la disminución de *Chydorus cf. sphaericus*, indica un aumento en el nivel lacustre, que es consistente con la señal de las diatomeas hacia aguas más diluidas y valores menores de pH.

Los valores altos de la susceptibilidad magnética (alto arrastre por lluvia y transporte de material terrestre al lago) así como la disminución de las partículas de carbón (indicador de una baja frecuencia de incendios forestales en la zona), sugieren condiciones húmedas y el incremento del índice de Q/P condiciones cálidas, características ambientales que correlacionan con la Anomalía Cálida Medieval.

--Subzona 2b (1400 - 1700 d. C.) cubre la parte inicial de la Pequeña Edad de Hielo (1400 - 1850 d. C.). En esta subzona continúan los porcentajes altos de las especies de diatomeas de afinidad acidófila, pero se da un recambio de especies de cladóceros, presentando un ensamblaje que no es análogo con el actual, y está caracterizado por el decremento de *A. manueli* y de *D. longispina* (especie planctónica) así como el incremento de *C. sphaericus* (especie tolerante a bajas temperaturas) e *I. nevadensis* indicando una disminución del nivel lacustre y posiblemente una disminución en la temperatura.

El decremento en los valores absolutos de diatomeas y de cladóceros indica condiciones ambientales limitantes del crecimiento algal y como consecuencia del zooplancton, tales como valores bajos de pH, nutrientes y temperatura, lo cual se relaciona con el incremento de quistes de crisófitas. El aumento en las partículas de carbón (disminución de la precipitación y alta frecuencia de incendios forestales) sugiere condiciones ambientales secas.

La ausencia de valvas teratológicas alrededor de 1400 - 1500 d. C. podría corresponderse con la baja radiación ultravioleta presente durante el Mínimo Solar de Spörer (1450 - 1540 d. C.).

--Subzona 2c (1700 - 1900 d. C.) cubre la parte final de la pequeña edad de hielo, incluyendo el mínimo de Maunder (1650 – 1715). En la base de esta zona se registran los valores más altos de la especie ticolanctónica *A. distans*, la cual es abundante en los lagos alpinos modernos que congelan estacionalmente. El aumento de esta especie ticolanctónica podría estar indicando un incremento en el nivel del agua, o de manera alternativa se puede pensar que refleja la presencia de una cubierta de hielo estacional en este lago. Las esporas de *Potamogeton* aparecen en el registro por primera vez, esta especie introduciría un nuevo hábitat para organismos perifíticos como *Navicula* NTB, *Pinnularia microstauron* y cladóceros, los cuales tienen incrementos en esta subzona. La susceptibilidad magnética, inicialmente baja (mínimo de Maunder), registra un incremento hacia la cima sugiriendo que el clima era inicialmente seco y posteriormente se volvió más húmedo hacia el final de la pequeña edad de hielo. El polen de *Zea* y *Typha* registrado en la base de esta sección de la secuencia (mínimo de Maunder) confirma este escenario debido a que puede ser una señal de que los habitantes de la zona subían a estos lagos, en periodos de sequía para depositar ofrendas ceremoniales solicitando la presencia de lluvias (Iwaniszewski, 1986). La ausencia de valvas teratológicas ~1700 d. C. coincide igualmente con el Mínimo Solar de Maunder (1645 – 1715 d. C.).

--Subzona 2d (1900 - 2000), se restableció el ensamblaje de diatomeas observado durante la Zona 1 caracterizado por el incremento de las especies cuyo pH óptimo es >7, el complejo de especies de tamaño pequeño de *Fragilaria* sensu lato y de *Pinnularia* cf. *bioretii* y el decremento de *C. gracilis* y *Navicula* NTB, indicando posiblemente una nueva tendencia hacia el calentamiento. El incremento en los remanentes algales así como la presencia de la tecameba *Paulinella* indican probablemente un incremento del estado trófico del lago.

El mayor incremento en nutrientes, sin embargo, se registra en la muestra superficial, en la que se registran conjuntos de diatomeas muy diferentes a los que prevalecieron en el lago durante los últimos 1,800 años caracterizados por la presencia de *Discostella stelligera*, *Cocconeis placentula*, *Cymbella* sp. 2, *Gomphonema* spp, *Synedra* sp. 5, en los cladóceros también se registro un cambio de especies, con la desaparición de la especie endémica *Alonella manueli* y su sustitución por *Daphnia longispina*, *Alona quadrangularis*, *Alonella pulchella* y *Erycerus lamellatus*. El aumento significativo en los remanentes algales también indica una tendencia hacia el incremento en el nivel trófico del lago, el cual, muy probablemente, es producto de la introducción de peces en este lago durante la segunda mitad del siglo XX, al afectar el control que el zooplancton (principalmente *Daphnia*) ejerce sobre la biomasa algal (control top-down) propio de los lagos naturalmente sin peces.

6.2.2 LAGO LA LUNA

Con relación a los resultados del DCA y del análisis de análogos modernos, para el lago La Luna, el ensamblaje de diatomeas dominado por *Cavinula pseudocustiformis*, *Pinnularia microstauron* y su variedad *nonfasciata*, característico de la Zona 3 (Fig. 14) es el más disímil del actual. Dadas las características ecológicas de estas especies se considera que son indicadoras de valores de pH más altos (>6), (Battarbee *et al.*, 2011; Caballero, 1996). Con base en este razonamiento el Eje 1 del DCA se interpreta como un gradiente de pH, con los valores más altos relacionados con valores elevados de pH (valores más altos en la Zona 3, Figs. 14 y 18).

El ensamblaje de cladóceros presente en la Zona 2 es el que muestra mayor disimilitud con el actual y es caracterizado por la abundancia de especies tolerantes a agua fría como *Chydorus* cf. *sphaericus* y efipios pertenecientes al grupo de *Daphnia longispina*, y por los valores de densidad más bajos para la especie litoral endémica *Alona manueli* (Figs. 16 y 18). Dadas las afinidades ecológicas de estas especies el Eje 1 del DCA se interpreta como un gradiente de temperatura, con los valores más altos relacionados con temperaturas bajas (valores más bajos en la Zona 2, Fig. 18). El recambio de especies de cladóceros más importante se presentó en la Zona 2 y en la Subzona 1b, caracterizada por el decremento de la especie planctónica del grupo *Daphnia longispina* (Figs. 16 y 18), por lo que se puede deducir que el recambio de las especies de cladóceros en el lago La Luna está dado principalmente por los factores de temperatura y profundidad de la columna de agua.

6.2.1.1. EVOLUCIÓN DEL LAGO LA LUNA DURANTE LOS ÚLTIMOS 800 AÑOS

Zona 1 (1230 - 1660 d. C.): corresponde con los sedimentos más antiguos (1230 – 1360 d. C., subzona 1a) e incluye la transición entre la Anomalía Cálida Medieval y la Pequeña Edad de Hielo; en este periodo la especie *Encyonema perpusillum* dominó el ensamblaje de diatomeas, indicando valores bajos de pH (<6). La presencia de valvas teratológicas en esta subzona sugiere un alto estrés ambiental, el cual podría ser resultado de la exposición a altas radiaciones ultravioleta (Falasco *et al.*, 2009). La baja frecuencia de remanentes de cladóceros y especialmente la ocurrencia de efipios del grupo *Daphnia longispina* sostienen también la idea de estrés ambiental (Bennike *et al.*, 2004; Frey, 1986). Es altamente

probable que durante este tiempo las condiciones de niveles bajos de nutrientes y de pH actuaran como factores limitantes del crecimiento algal (Reynolds, 1988) lo cual explica su ausencia y en consecuencia, también del desarrollo del zooplancton.

Los valores bajos de partículas de carbón (indicador de una baja frecuencia de incendios forestales) y los valores altos de la susceptibilidad magnética (alto arrastre de terrígenos por lluvia) sugieren condiciones húmedas. Valores altos en el índice Q/P son consistentes con una interpretación de condiciones cálidas las cuales correlacionan con la última parte de la Anomalía Cálida Medieval (cálida y húmeda).

Alrededor del año 1360 d.C. (1360 - 1500 d. C., subzona 1b) los valores bajos de la susceptibilidad magnética junto con un incremento en las partículas de carbón (disminución de la precipitación y alta frecuencia de incendios forestales) sugieren que el inicio de la Pequeña Edad de Hielo coincide con el inicio de una larga tendencia hacia condiciones más secas que durará alrededor de 500 años. Los valores bajos de susceptibilidad magnética reflejan una disminución en la profundidad del lago que, se confirma por el decremento en los cladóceros planctónicos que presentan su densidad más baja (5%) en el núcleo. Los valores más bajos del índice Q/P sugieren que también prevalecían condiciones ambientales ligeramente más frías.

A partir del año 1500 d. C. (subzona 1c, 1500 - 1660 d. C.) un incremento en *Aulacoseira distans* es registrado, esta especie planctónica ha sido asociada con inviernos particularmente fríos (Wolfe y Härtling 1996). El incremento de *Alonella pulchella* también puede asociarse a temperaturas ligeramente más bajas. Durante este tiempo los valores bajos en la abundancia de *Pinnularia microstauron* (especie que tiene su pH óptimo ~6)

sugieren un decremento del pH en la parte superior de esta zona. Los valores altos de la abundancia de quistes de crisofitas en la parte final de este periodo indican también condiciones desfavorables o estresantes relacionadas con aguas más ácidas, frías y someras. La ausencia de valvas teratológicas, en la parte superior de la zona, podría estar relacionada con una reducción en la radiación ultravioleta, lo cual coincide con el inicio de Mínimo Solar de Maunder (1645 - 1715 d. C.). Los valores bajos de susceptibilidad magnética y de la concentración de polen, así como un incremento en las partículas de carbón dan evidencia de una tendencia continua hacia condiciones ambientales secas. El polen de *Zea* y *Typha* fue registrado en esta sección de la secuencia y, como se discutió anteriormente, puede relacionarse con el depósito de ofrendas ceremoniales en estos lagos para pedir lluvias.

Zona 2 (1660 – 1760 d. C.): registra el ensamblaje de cladóceros más diferente al actual (no análogo moderno), dicho ensamblaje es dominado por *Chydorus* cf. *sphaericus* y efipios del grupo de *Daphnia longispina*, indicando las condiciones ambientales más frías de toda la secuencia, muy probablemente con estrés ambiental periódico (inviernos muy fríos, presencia de hielo) lo cual favoreció la producción de efipios. En el registro de diatomeas la presencia de *A. distans* (Fig. 14) es también consistente con condiciones ambientales muy frías.

Durante la Pequeña Edad de Hielo la altitud de la línea de equilibrio de los glaciares en la parte central de México (volcán Iztaccihuatl) ha sido estimada en 4,500 m s.n.m. (con una depresión de 250 m, Vázquez-Salem, 2011). En el volcán Nevado de Toluca (4,558 m s.n.m.) hay evidencias de la presencia de glaciares rocosos, pero su edad exacta no ha sido establecida (Vázquez-Salem, 2011; Vázquez-Salem y Heine, 2004). Es posible que estos

glaciares rocosos estuvieran presentes en el cráter durante este tiempo, bajo este escenario el lago La Luna (4,200 m s.n.m.) pudiera haber presentado una cobertura de hielo estacional, similar a la delgada cobertura de hielo que fue observada durante Marzo de 2010, cuando se presentó un invierno particularmente frío asociado al fenómeno “El Niño”. Condiciones frías con periodos de cobertura de hielo y niveles muy bajos de nutrientes podrían haber limitado el crecimiento de las diatomeas, el cual es indicado por un decremento en la abundancia de las mismas (Reynolds, 1998). La ausencia de valvas teratológicas en este periodo correlaciona con la baja actividad solar durante el Mínimo de Maunder (1645-1715 d. C.). Los valores bajos de susceptibilidad magnética en el núcleo, junto con la ausencia de fragmentos líticos en los sedimentos, así como un decremento en la concentración de polen y un incremento en las partículas de carbón muestran una continuación de la tendencia hacia condiciones ambientales más secas.

Zona 3 (1760 - 1910 d. C.): se registró el ensamblaje de diatomeas más diferente al actual, el cual es dominado por *Cavinula pseudocutiformis* y *Pinnularia microstauron*, con los valores más bajos de los taxones acidófilos *Encyonema perpusillum*, *Psammothidium helveticum* y *Stenopterobia spp.* Este ensamblaje indica el valor más alto de pH (>6) registrado en toda la secuencia. Los restos de cladóceros muestran un decremento en la densidad de efipios de *Daphnia* y de la especie tolerante a aguas frías *Chydorus cf. spahericus*, sugiriendo un incremento en la temperatura. En los lagos de elevada altitud la regulación del equilibrio ácido-base está muy estrechamente controlada por el clima. En particular y como se mencionó anteriormente, se ha sugerido que la temperatura ejerce un control sobre los valores de pH en lagos con bajo poder de amortiguación en regiones alpinas y árticas (Koinig *et al.*, 1998, Sommaruga-Wögrath *et al.*, 1997). En estos estudios

la tendencia al calentamiento se ha relacionado con tendencias hacia valores más altos de pH y viceversa. En el registro del lago La Luna se observa una relación similar entre el clima y los valores de pH; el fin de la Pequeña Edad de Hielo está marcado por un incremento en la temperatura, el cual es relacionado con un incremento en los valores de pH.

En esta Zona los valores más altos del índice Q/P y de la concentración de partículas de carbón en el núcleo apoyan la idea de mayores temperaturas y de una alta frecuencia de incendios forestales en la región. Un incremento en el nivel de nutrientes en el lago La Luna es inferido debido a la alta concentración de remanentes algales, especialmente de *Botryococcus*. Una mayor productividad fitoplanctónica junto con una resuspensión de sedimentos en un lago somero como La Luna podría ocasionar una reducción en la transparencia de sus aguas, limitando la cantidad de luz que incide hasta el fondo del lago y dando como resultado la abundancia muy baja de diatomeas que se observó en esta parte del registro.

Zona 4 (1910-2003 d. C.): durante las últimas décadas las condiciones del lago La Luna han sido similares a las que prevalecieron en la Zona 1, casi 500 años antes. Una disminución significativa en los remanentes algales y un incremento en el número de valvas de diatomeas puede ser interpretado como un retorno a condiciones de alta transparencia en la columna de agua y la reaparición de *E. perpusillum* dominando el ensamblaje, indica un retorno a condiciones de mayor acidez de sus aguas (pH<6). Los remanentes algales son más abundantes que en la Zona 1, indicando un incremento en el nivel de los nutrientes.

Durante este periodo los valores altos del índice Q/P y de las partículas de carbón coinciden con el incremento de la temperatura registrado desde el inicio del siglo XX. El incremento en la tendencia de la temperatura es asociado con la presencia de valvas teratológicas, indicadoras de alta radiación ultravioleta.

El incremento en la susceptibilidad magnética y en la concentración de polen sugiere un aumento en la precipitación y en el nivel de agua. En la primera parte del siglo XX se observó un aumento en los remanentes algales y la desaparición temporal del cladóceros planctónico (*Daphnia longispina*), esto es considerado como evidencia de la introducción de peces y podría ser la consecuencia de un intento fallido de introducir la trucha arcoíris en este lago durante la década de 1940 ó 1950, cuando políticas gubernamentales promovieron la introducción de peces en varios cuerpos de agua considerados infértiles en el centro de México.

6.2.3 LA RESPUESTA DE LOS LAGOS EL SOL Y LA LUNA A LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA

Las secuencias de los lagos El Sol y La Luna son registros con una resolución de decadal a multidecadal que cubren los últimos 1,800 años en el caso de El Sol y 800 años, en el caso de La Luna. Estos registros proveen una secuencia detallada de eventos climáticos que afectaron a la zona central de México, documentando el impacto ecológico que tuvieron en estos ecosistemas las variaciones del clima durante el periodo Clásico, la Anomalía Climática Medieval, la Pequeña Edad de Hielo y el calentamiento global reciente.

En ambos registros es claro que el cambio ambiental afecta de una manera diferencial a cada uno de los lagos, siendo estos cambios más evidentes en lago La Luna por ser éste un ecosistema más sensible (más pequeño, pH más ácido). En estos registros se aprecia además que cada uno de los grupos biológicos que fueron estudiados muestra un momento diferente de cambio máximo en cada registro el cual debe correlacionar con un umbral ecológico para cada grupo.

En el lago El Sol se detecta un período de clima relativamente seco y cálido durante el Clásico (100 a 750 d. C.), en el que los conjuntos de diatomeas presentes se caracterizan por la baja abundancia de especies acidófilas y una mayor abundancia de pequeñas *Fragilaria* spp. y de *Psammothidium* cf *bioretii* (Zona 1), indicadoras de condiciones circumneutrales. Este conjunto difiere del conjunto presente durante el resto de la secuencia (subzonas 2a, 2b y 2c) excepto los últimos 100 años (subzona 2d), cuando estas especies indicadoras de ambientes con un pH circumneutral reaparecen. En este lago, los cladóceros registran un momento de cambio ecológico alto durante el enfriamiento asociado a la Pequeña Edad de Hielo (1400 a 1700 d. C.), cuando aumenta la abundancia de *Chydorus* cf. *sphaericus* (Zona 2b), una especie tolerante a climas más fríos.

En el lago La Luna el periodo de enfriamiento asociado a la Pequeña Edad de Hielo se detecta a partir de año 1360 d. C. (subzona 1b, Fig. 17) y es registrado como el inicio de una tendencia de larga duración hacia condiciones ambientales más secas, inferidas a partir de los valores más bajos de susceptibilidad magnética, de las concentraciones más bajas de granos de polen y partículas de carbón; este periodo de condiciones ambientales más secas se extendió hasta el año 1910 d. C. (fin de Zona 3). Las crisofitas fueron el primer grupo en responder a la tendencia de enfriamiento, quizás como una respuesta a la presencia de una

cobertura estacional de hielo, con un incremento en la presencia de quistes alrededor de 1600 d. C. En este periodo las diatomeas mostraron un cambio menor en sus poblaciones, principalmente expresado por un incremento en *A. distans*. El cambio principal en las poblaciones de cladóceros inició en 1660 d. C., cuando el ensamblaje dominado por *C. cf. sphaericus* fue establecido, definiendo el episodio más frío y seco durante la Pequeña Edad de Hielo entre 1660 y 1760 d. C. (Zona 2). Durante este tiempo, los inviernos más largos y fríos podrían haber favorecido la presencia de glaciares rocosos dentro del cráter del Nevado de Toluca (Vázquez-Selem y Heine 2004 y Vázquez-Salem 2011) así como una cobertura estacional de hielo en el lago La Luna.

Las diatomeas no parecen responder a este enfriamiento, su ensamblaje muestra su cambio más importante al final de la Pequeña Edad de Hielo. Con el final de las condiciones más frías, la presencia del ensamblaje dominado por *Cavinula pseudoscutiformis*, junto con el decremento en taxones acidófilos *Encyonema perpusillum*, *Psammothidium helveticum* y *Stenopterobia* spp., define un periodo con valores altos de pH en el lago (pH>6) entre 1760 y 1910 d. C. (Zona 3). Durante este tiempo, los cladóceros mostraron un cambio gradual hacia el ensamblaje que dominó durante la mayor parte del registro y que es similar al actual. Las algas también reaccionaron a esta transición, presentando sus abundancias más altas, dando evidencia de que los niveles de nutrientes y turbidez fueron también los más altos durante esta parte del registro (1760 a 1910 d. C.). Este periodo del final de enfriamiento de la Pequeña Edad de Hielo permite inferir que, bajo un escenario de calentamiento global, uno de los cambios esperados en el lago La Luna en un futuro cercano sería un incremento en los valores de pH de la columna de agua.

Después del año 1910 d. C. en el lago La Luna existe una tendencia hacia mayor humedad que marca el retorno a un conjunto de diatomeas similar al que domina actualmente en este lago, indicando el establecimiento de las condiciones modernas, las cuales son muy similares a las que dominaron durante la Anomalía Cálida Medieval. Las condiciones actuales del lago La Luna, sin embargo, parecen ser menos ultraoligotróficas, que durante la Anomalía Cálida Medieval debido a un aumento en sus poblaciones de clorofitas.

Una tendencia similar se detecta en el lago El Sol; indicadores como las diatomeas (fragilarias pequeñas), clorofitas, quistes de crisofitas o testas de la ameba *Paulinella*, registran un cambio ecológico importante al final de la pequeña edad de hielo y el inicio de la presente tendencia hacia climas más cálidos, hacia 1900 d. C. (Sol, zona 2d). Estos cambios ocurren muy cercanos a la introducción de trucha arcoiris hacia la mitad del siglo XX y es difícil separar los efectos de ambos eventos. Sin embargo, tanto para las diatomeas como para los cladóceros, el cambio ecológico máximo se registra en el lago El Sol al comparar la muestra reciente (2010) con los ensamblajes presentes en este lago durante los últimos 1800 años. En las diatomeas, *Psammothidium helveticum* se vuelve dominante; desplazando a las especies que habían dominado en este lago durante todo el registro previo (e.g., *Aulacoseira distans*, *Cavinula pseudoscutiformis*, *Cymbella gracilis*, *Navicula* NTB). En los cladóceros, *Alona manueli* es desplazado por un conjunto más diverso dominado por el grupo *Daphnia longispina*. Estas tendencias indican un impacto humano reciente en este lago muy importante, que ha cambiado el nivel trófico de este ecosistema. Los datos muestran para este lago un mayor impacto humano en comparación con el lago La Luna, muy probablemente derivado de la introducción de trucha en El Sol. En el lago La Luna, excepto por la momentánea pérdida de remanentes de cladóceros alrededor del año 1940 d.

C., lo cual sugiere que hubo un intento fallido de introducir peces al lago, los datos mostraron un impacto humano limitado.

6.2.4. DISCUSIÓN CLIMÁTICA

Las evidencias más sólidas sobre las condiciones climáticas en el registro del lago El Sol, analizado por los proxies presentados, son las provenientes del periodo en donde se infieren condiciones cálidas secas (100-750 d. C, Zona 1 e inclusive hasta 900 d. C., base de Zona 2a), que correlaciona con el periodo arqueológico Clásico en el cual tuvieron su auge las culturas teotihuacana y maya (Gill, 2000). En el registro de El Sol, el intervalo entre 500-750 d. C. (subzona 1b) parece haber sido el más seco. En los últimos 1,800 años, los recambios más importantes de diatomeas y cladóceros para este lago se presentaron durante este periodo. Este registro concuerda con un periodo de sequía creciente (disminución de precipitaciones y bajos niveles lacustres) que alcanzó su clímax entre los años 500 y 900 d. C., es decir, al final del periodo Clásico desde el centro-occidente de México hasta la península de Yucatán (Hodell, 1995; Caballero *et al.*, 2002; Haug *et al.*, 2003; Metcalfe y Davies 2007; Lozano-García *et al.*, 2010; Metcalfe *et al.*, 2010). Es probable que las condiciones de sequía hayan influido en el colapso de las civilizaciones del periodo Clásico en toda esta vasta región. En algunos registros este periodo seco se observa como una serie de sequías intensas que correlacionan con aumentos en la actividad solar (Hodell *et al.*, 2001). También se ha sugerido que este intervalo de sequía se debe a un desplazamiento hacia el sur de la zona de convergencia intertropical (ZCIT) (Haug *et al.*, 2003; Poveda *et al.*, 2006), mecanismo que reduce la precipitación de verano sobre la mayor parte de México. Posteriormente hay un cambio hacia condiciones más húmedas lo que concuerda con el incremento en la precipitación documentada durante la Anomalia Climática

Medieval (ACM) y la disminución de la perturbación antrópica entre 1,000 y 1,400 d. C. en algunas regiones del país (Lozano *et al.*, 2010).

En el caso del Lago La Luna al ser un registro de mayor resolución, da como resultado una secuencia más detallada de los impactos ecológicos que tuvieron en este ecosistema las variaciones climáticas desde 1230 a 2000 d. C., especialmente durante la Pequeña Edad de Hielo, y su registro es en general congruente con las tendencias documentadas en El Sol.

La Pequeña Edad de Hielo (PEH) ha sido identificada en varios registros paleoclimáticos como un periodo más frío pero de condiciones climáticas variables (Jones y Mann 2004; Mann *et al.* 2009). Registros históricos de México han mostrado esta variabilidad climática como una serie de eventos recurrentes de sequías entre los siglos XIV y XIX (Florescano, 1980; Therrel *et al.*, 2004; Contreras-Servin, 2005; Metcalfe y Davies, 2007). Hay pocos registros paleoclimáticos en Mesoamérica que cubren el periodo de la PEH completo. Estos incluyen los registros de titanio (Ti) de los lagos Santa María del Oro, Nayarit y Juanacatlán, Jalisco, ambos en el occidente de México (Sosa-Nájera *et al.*, 2010; Metcalfe *et al.*, 2010), el registro dendrocronológico de la Barranca de Amealco, Querétaro, en el centro de México (Stahle *et al.*, 2011), datos de diatomeas y polen de Lago Verde, en los Tuxtlas, al este de México (Lozano-García *et al.*, 2007) y los datos de isotopos de oxígeno de un núcleo de sedimento colectado en la Aguada X'Caamal, Yucatán (Hodell *et al.*, 2005). Excepto el de Lago Verde, todos estos registros son más sensibles a los cambios en la precipitación que a los cambios de temperatura y corresponden a áreas con un déficit hidrológico neto. El registro de Lago Verde es también sensible a la temperatura y corresponde a una de las regiones más húmedas en México, con un balance hidrológico positivo.

En el lago La Luna se identificó el comienzo de la PEH en 1360 d. C. como el inicio de un periodo de condiciones más secas que permanecieron hasta 1910 d. C. En la mayoría de los registros paleoclimáticos previamente mencionados para Mesoamérica, la transición de la ACM a la PEH es también registrada como un cambio a condiciones secas que es fechado entre 1365 y 1400 d. C con un segundo periodo seco de 1650 a 1780 d. C. En la Cueva de Juxtlahuaca, la tendencia hacia la sequía se presenta retrasada y su inicio es registrado hasta ~1500 d. C. Únicamente en Lago Verde el inicio de la PEH (*ca.* 1350 d. C.) es registrado como un incremento en la tendencia hacia condiciones húmedas. En este sitio, a diferencia de los otros registros, los proxies climáticos analizados son sensibles a la temperatura y la humedad, su registro muestra dos fases de mayor profundidad del lago que siguen los mínimos en actividad solar de Spörer y Maunder (Lozano *et al.*, 2007).

Las condiciones climáticas tropicales más secas durante la PEH han sido explicadas por una posición más hacia el sur de la ZCIT inferido de la concentración baja de Ti en el registro de la cuenca Cariaco entre 1500 y 1800 d. C. (Haug *et al.*, 2001; Hodell *et al.*, 2005), y por la prevalencia de condiciones tipo El Niño (Lachniet *et al.*, 2012; Mann *et al.*, 2009). Ambos mecanismos climáticos reducen la precipitación de verano sobre la mayor parte de México, explicando el acuerdo general de la mayoría de los registros paleoclimáticos con respecto a condiciones secas durante el inicio de la PEH. El registro de Lago Verde (Lozano-García *et al.*, 2007) indica que esta señal de reducción de lluvias de verano es evidente como condiciones de sequía dependiendo del balance hidrológico local, un factor que contribuye a que la sequía sea registrada en intervalos de tiempo ligeramente diferentes en cada sitio. En las tierras altas del centro de México, donde el balance de agua es usualmente negativo, la señal de sequía es esperada durante la PEH, siendo más intensa

en sitios con un alto déficit de agua. En los Tuxtlas, donde el balance hidrológico es positivo (precipitación>evaporación), la reducción en la precipitación de verano no fue suficiente como para generar condiciones de sequía, por el contrario, la PEH es registrada como un periodo húmedo. En este sitio se interpreta que los frentes polares (“nortes”), que traen precipitación de invierno, fueron más frecuentes durante la PEH generando una distribución de la precipitación más homogénea a lo largo del año (Jáuregui, 1997; Lozano-García *et al.*, 2007). El lago La Luna tiene un clima más húmedo como consecuencia de su elevada altitud, que la mayoría de otros sitios en el centro de México y consecuentemente tiene un balance de agua ligeramente positivo. Este es un factor importante que permitió a este lago relativamente somero (profundidad máxima = 10 m) permanecer como un cuerpo de agua permanente aún durante el episodio más seco de la PEH.

El papel de los vientos polares más frecuentes es también un factor climático importante a ser considerado, ya que este podría derivar en inviernos más fríos y húmedos trayendo la humedad necesaria para la expansión de los glaciares de montaña en el Cinturón Volcánico Transmexicano documentado por evidencias geomorfológicas (Vázquez-Salem, 2011), incluso bajo reducida precipitación de verano. De acuerdo al registro del lago La Luna, se establecieron condiciones de inviernos particularmente frías hacia el año 1600 d. C. con el periodo más frío entre 1660 y 1760 d. C., un intervalo que corresponde ampliamente con el mínimo de actividad solar de Maunder y con el segundo de los dos periodos de mayor profundidad de Lago Verde. Este intervalo es también consistente con el periodo en el que se estiman las temperaturas más frías del hemisferio norte durante el último milenio (Jones y Mann, 2004; Matthews y Briffa, 2005). Se sugiere que durante este periodo podría haber ocurrido el avance glacial para la PEH en la región central de México.

Dentro de este contexto climático, condiciones ambientales más secas que las actuales son observadas durante la PEH, registradas como hambrunas y sequías en el registro histórico, esto podría correlacionarse con años que tienen inviernos no muy fríos, vientos polares menos frecuentes e inviernos menos húmedos. Esta condición podría tender subsecuentemente a primaveras particularmente secas. Este contexto climático parece explicar el periodo entre 1760 y 1910, en el fin de la PEH, cuando condiciones menos frías pero relativamente secas persistieron en La Luna. Esta señal regional durante este tiempo parece a ser menos coherente entre los registros mesoamericanos largos y continuos, pero es compartido por al menos alguno de ellos, como es el caso de Aguada X'Caamal. Este lapso de tiempo se correlaciona con los reportes históricos de precipitación baja en invierno, estaciones de lluvias más cortas, sequías severas y pérdida de ganado que precedieron a las guerras de Independencia (1810 - 1821) y de Revolución (1910 - 1924). Las diatomeas del lago El Sol registran el fin de la PEH durante ~1900 d. C. De esta manera en ambos lagos el inicio del siglo XIX marca un cambio ecológico hacia conjuntos de diatomeas y cladóceros que son similares a las que existieron durante la ACM. Estas condiciones han sido más o menos estables en La Luna, pero en El Sol las muestras colectadas en 2010 indican un cambio ecológico muy importante en este lago durante la última década, probablemente como consecuencia de la introducción de peces en este lago.

Los remanentes algales y la presencia de tecamebas en el lago El Sol sustentan la posibilidad de una tendencia hacia un cambio ecológico como es el incremento de su estado trófico. Esta tendencia también fue registrada en las muestras de columna de agua de ambos lagos donde se registraron cambios en la comunidad fitoplanctónica (aumento de euglenofitas en El Sol y pérdida de pico-cianoprocariontas y taxones mixotróficos en La

Luna) indicando un posible incremento en su estado trófico como consecuencia de la introducción de truchas en El Sol e incremento de los valores de pH y fósforo en ambos lagos.

7. CONCLUSIONES

- Debido a sus condiciones de bajas concentraciones de nutrientes y valores bajos de pH, el promedio de la biomasa anual del lago La Luna es un orden de magnitud menor que la del lago El Sol ($159 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$ vs $1,065 \text{ mm}^3 \text{ m}^{-3}$).
- De acuerdo a sus valores de *Clor-a* y biomasa, El Sol es clasificado como un sistema oligotrófico y La Luna como uno ultraoligotrófico.
- El Sol presenta un mayor número de taxones con respecto a La Luna, siendo las diatomeas el grupo algal con una mayor riqueza de especies en ambos lagos; esta riqueza es favorecida por la alta transparencia en la columna de agua, la baja concentración de nutrientes y la presencia de especies adaptadas a pH ácidos.
- Las dinofíceas, especies mixotróficas, presentaron una baja riqueza de especies en ambos lagos, sin embargo dominan la biomasa fitoplactónica en La Luna dada sus ventajas competitivas en las condiciones ultraoligotróficas de este lago. En el lago El Sol el mayor aporte de biomasa fitoplactónica está dado por clorofitas principalmente clorococales, característica que se asocia con una concentración mayor de nutrientes.

- En La Luna la mayor abundancia de taxones mixotróficos se registra en el mes de julio mientras que el máximo de clorofila ocurre en junio y se observa que corresponde con los valores más bajos de la relación N-NID/ P-PSR, resultando como nutriente limitante el fósforo. Este periodo en que se realiza principalmente la fotosíntesis, concuerda con los valores de biomasa más altos para las diatomeas (fototróficas obligadas).
- Otra diferencia importante entre ambos lagos es el tipo de cianoprocariontes presentes, si bien se encuentran en ambos lagos, en el lago La Luna predominan las formas unicelulares, de tamaño pequeño (pico) y forma celular redondeada, con mayor capacidad de absorber nutrientes del medio; en contraparte, en el lago El Sol, las picocianoprocariontes son escasas y predominan las formas coloniales (crocoales) y las formas filamentosas (nostocales) que si bien están menos adaptadas en la captación de nutrientes del medio, son más exitosas frente a la depredación (zooplancton).
- En ambos lagos existen señales de un aumento de pH y de concentración de fósforo lo cual podría inducir el crecimiento y multiplicación del fitoplancton, aumentando el nivel trófico. El incremento del pH y del fósforo puede ser a su vez una respuesta al incremento en la temperatura dada la baja reserva alcalina en ambos lagos, dando como resultado una pérdida en las especies características de los lagos ácidos.
- El incremento en la concentración de fósforo y del pH está desencadenando un aumento en el nivel trófico de ambos lagos, el incremento de euglenófitas en El Sol y el

decremento de pico-cianoprocariontes y de los taxones mixotróficos en La Luna. Estas son señales de una alteración en las condiciones ultraoligotróficas en La Luna y oligotróficas en El Sol.

- La tendencia hacia un estado trófico mayor en El Sol está relacionada con la introducción de truchas en este lago, esto se puede inferir a partir del estudio de la secuencia de sedimentos donde se registró un cambio marcado entre los conjuntos de diatomeas, cladóceros y remanentes algales así como la presencia de tecamebas en una fecha posterior a 1930 (fecha aproximada de la introducción de truchas), siendo todavía más marcado en 2010.

Los resultados del análisis paleolimnológico y las diferencias encontradas entre ambos lagos con respecto a las especies presentes en cada uno, confirmaron la hipótesis de que La Luna representa un ambiente de condiciones de poca perturbación caracterizado por la dominancia de dinofíceas, mientras que El Sol, se identifica como un ambiente impactado por la introducción de la trucha arcoiris, y caracterizado por la presencia de clorofíceas principalmente clorococales.

- Los resultados obtenidos en este estudio, mostraron que los sedimentos de los lagos El Sol y La Luna presentan registros confiables de alta resolución (decadal-multidecadal) de los cambios ambientales y climáticos ocurridos durante los últimos 1,800 años. Tanto El Sol como La Luna son ecosistemas sensibles que responden rápidamente a los cambios climáticos. Sin embargo, el registro de ambos lagos durante los últimos 800 años indica que La Luna tiene una mejor resolución temporal y ha tenido una respuesta

más clara que el lago El Sol a los cambios ambientales (variaciones en sus valores de pH, nutrientes, nivel del agua, temperatura), debido probablemente a sus dimensiones menores, valores más bajos de pH y condiciones de ultra-oligotrofia.

- El conjunto de diatomeas en el registro del lago El Sol sugiere una etapa de pH menos ácido al inicio del registro, entre 100 y 750 d. C., asociado con evidencia de niveles lacustres bajos durante un periodo que se correlaciona con la llamada “sequía Maya” detectada en diversos registros del centro y sur de México. Condiciones húmedas son registradas durante la ACM (900 – 1400 d. C).
- El periodo de la Pequeña Edad de Hielo se registra entre 1360 – 1910 d. C. caracterizado por un decremento en la temperatura y condiciones secas, con el periodo más frío entre 1600 y 1760 d. C. que correlaciona con el mínimo de Mounder. El registro biológico del lago La Luna fue particularmente sensible a los cambios de temperatura en el lago.
- El intervalo entre 1760 y 1910 representa una etapa con climas menos fríos pero todavía secos; esta tendencia hacia una recuperación en la temperatura del lago ocasiona un aumento en el pH del lago La Luna, un evento único en la historia de este lago.
- Posterior a 1910 en La Luna se establecen las condiciones modernas que desde entonces han permanecido relativamente estables. Los ensamblajes actuales son similares a los presentes en el lago desde hace 500 años, durante la ACM, sustentando

la idea de que las temperaturas durante el cálido medieval fueron similares a las registradas durante el siglo XX. Estos datos permiten postular la idea de que en la actualidad el lago La Luna presenta condiciones poco alteradas por el impacto humano moderno.

8. RECOMENDACIONES

- ✓ Se enfatiza la relevancia de realizar un monitoreo limnológico frecuente así como la obtención de núcleos de sedimentos más largos de estos lagos, los cuales han demostrado ser altamente sensibles a cambios climáticos naturales (temperatura-cambios en pH) o antropogénicos (introducción de peces-incremento en el nivel trófico), ya que pueden ser considerados como sitios ideales para el estudio de futuros impactos del cambio global en la región central de México. En particular en La Luna, lago al que se considera mas sensible al calentamiento global y que como lo demuestra el registro paleolimnológico y lo sugieren los datos limnológicos modernos, puede esperarse que presente cambios importantes en sus valores de pH y por consiguiente cambios importantes en sus comunidades biológicas (pérdida de especies). El incremento en los valores de pH podría alterar su respuesta a los cambios climáticos naturales (temperatura).

- ✓ Este trabajo pone de manifiesto la importancia de combinar diversos tipos de registros o proxies, para un mejor análisis de las señales relacionadas con la variabilidad climática natural de las que son resultado del disturbio antropogénico. En este estudio las diatomeas mostraron ser especialmente sensibles a cambios en el pH; pero si éste hubiese sido el

único proxy utilizado se hubiese perdido o confundido información importante, como por ejemplo variaciones de temperatura, registradas también por cambios en los ensamblajes de cladóceros o variaciones de nutrientes registrados a partir de las concentraciones de diatomeas, cladóceros, remanentes algales, presencia de macrófitas (*Potamogeton*).

9. LITERATURA CITADA

- Acuña-Soto, R., Stahle, D. Cleaveland, M., Therrell, M. 2002. Megadrought and Megadeath in 16th Century Mexico. *Emergi. Infect. Dis.*, 8(4): 360-362.
- Alcocer, J., Oseguera L. A., Escobar, E., Peralta, L & Lugo, A. 2004. Phytoplankton Biomasa and Water Chemistry in Two High-Mountain Tropical Lakes in Central Mexico. *Arct., Antarct. Alp. Res.* 36 (3): 342-346.
- APHA. 1989. *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 17. Ed. American Public Health Association, Washington. 1269 pp.
- APHA. 1995. *Standard methods for examination of water and wastewater*. 19 ed. American Public Health Association, New York, 4-89.
- APH. 2005. *Standard method for examination of water and waste water*. American Public Health Association, New York, 2-61.
- Arar, E. J & Collins, G. B. 1997. *Method 445.0: In vitro determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence*. National Exposure Research Laboratory, Office of Research and development. USA Environmental Protection Agency.
- Armienta, M. A., S. De la Cruz-Reyna & J. L. Macías. 2000. Chemical characteristics of the crater lakes of Popocatepetl, El Chinchon and Nevado de Toluca volcanoes, Mexico. *J. Volcanol. Geoth. Res.* 97 (14): 105-125.
- Armienta, M. A., Vilaclara, G., De la Cruz-Reyna, S., Ramos, S., Cenicerros, N., Cruz, O., Aguayo, A. & Arcega-Cabrera, F. 2008. Water Chemistry of lakes related to active and inactive Mexican Volcanoes. *J. Volcanol. Geoth. Res.* (2008), doi:10.1016/j.jvolgeores.2008.06.019.
- Baker, P., Seltzer, G., Fritz, S., Dunbar, R., Grove, M., Tapia, P., Cross, S., Rowe, H & Broda, J. 2001. The History of South American Tropical Precipitation for the Past 25,000 Years. *Science*, 291 (5504): 640-643.
- Banderas-Tarabay, A. G. 1984. Estudio anual de la limnología y del fitobentos del Lago El Sol, Nevado de Toluca. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 69 pp,
- Banderas-Tarabay, A. G. 1984. Analisis de la estructura de la comunidad algal bentónica del Lago El Sol, Nevado de Toluca. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 97 pp.
- Banderas-Tarabay, A. G. 1997. Phycoflora of the tropical high-mountain lake El Sol, Central Mexico, and some biogeographical relationships. *Hydrobiologia*, 354: 17-40.
- Banderas-Tarabay, A., R. González-Villela & G. De la Lanza Espino. 1991. Limnological aspects of a high mountain lake in México. *Hydrobiologia*. 224:1-10.
- Banderas-Tarabay, A. & González, V. R. 2002. Limnología de El Sol, un lago alpino tropical. En: De la Lanza, E. G. Y García, C. J. *Lagos y Presas de México*. AGT Editor SA. México DF. 680 pp.
- Barko, J. W. & James, W. F. 1998. Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. *Ecol. Stud.*, 131: 197-214.
- Battarbee, R. W. 1984. Diatom analysis and the acidification of lakes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond*, B 305: 451-477.
- Battarbee, R. W. 1986. Diatom analysis. In: E. B. Berglund (Ed.). *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley and Sons. Chichester. p 423-448.
- Battarbee, R. W. 2005. Mountain lakes, pristine or polluted?. *Limnética*, 24 (1-2): 1-8

- Battarbee, R. W., Simpson, H. B. and Curtis, C. 2011. A reference typology of low alkalinity lakes in the UK based on pre-acidification diatom assemblages from lake sediment cores. *J. Paleolimnol.*, 45: 489-505.
- Battarbee, R.W., Thompson, R., Catalan, J., Grytnes, J. A. & Birks, H.J.B. 2002a. Climate variability and ecosystem dynamics of remote alpine and arctic lakes: the MOLAR project. *J. Paleolimnol.*, 28(1): 1-6.
- Battarbee, R. W., Grytnes, J-A., Thompson, R., Appleby, P.G., Catalan, J., Korhola, A., Birks, H.J.B., Heegaard, E. & Lami, A. 2002b. Comparing paleolimnological and instrumental evidence of climate change for remote mountain lakes over the last 200 years. *J. paleolimnol.*, 28 (1): 161-179.
- Bennike, O. Sarmaja-Korjonen, K.& Seppanen, A. 2004. Reinvestigation of the classic late-glacial Bølling Sø sequence, Denmark: chronology, macrofossils, Cladocera and chydorid ephippia. *J. Quat. Sci.*, 19 (5): 465-478.
- Bigler, C., von Gunten, L., Löffler, A. F., Hausmann, A. B., Ohlendorf, C.& Sturm, M. 2007. Quantifying human-induced eutrophication in Swiss mountain lakes since AD 1800 using diatoms. *The Holocene* 17 (8): 1141-1154.
- Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M. N., Showers, W., Hoffmann, S., Lotti-Bond, R., Hajdas, I. & Bonani, G. 2001. Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. *Science*, 294: 2130-2136.
- Brugam, R. B., McKeever, K.& Kolesa, L. 1998. A diatom-inferred water depth reconstruction for an Upper Peninsula, Michigan, lake. *J. Paleolimnol.*, 28:267-276.
- Caballero, M. 1996. The diatom flora of two acid lakes in central Mexico. *Diatom Res.* 11(2): 227-240.
- Caballero, M., Ortega, B., Valadez, F., Metcalfe, S., Macias, J. L. & Sugiura, Y. 2002. Sta. Cruz Atizapán: a 22-ka lake level record and climatic implications for the late Holocene human occupation in the Upper Lerma Basin, Central Mexico. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., 186 (3-4):217-235.*
- Camacho, A., & Fernández-Valiente, E., 2005. Un mundo dominado por los microorganismos: Ecología microbiana de los lagos antárticos. *Ecosistemas*, 14 (2): 66-78.
- Cammareno, P. & Manca, M. 1997. Studies on zooplankton in two acidified high mountain lakes in the Alp. *Hydrobiologia*, 356:97-109.
- Carpenter, S, R., Kitchell, J. H. & Hodgson, J. R. 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *BioScience*, 35(10): 634-639.
- Carrillo, P., Medina-Sánchez, J. M., Villar-Argaiz, M., Delgado-Molina, J. A. & Bullejos, F. J. 2006. Complex interactions in microbial food webs: Stoichiometric and functional approaches. *Limnetica*, 25(1-2): 189-204.
- Casallas, J. E., Gunkel, G. 2001. Algunos aspectos limnológicos de un lago alto andino: el lago San Salvador, Ecuador. *Limnetica*, 20 (2): 215-232.
- Cervantes-Martinez, A., Gutierrez-Aguirre, M., Elias-Gutierrez, M. 2000. Description of *Ilyocryptus nevadensis* (Branchiopoda, Anomoda), a new species from a high altitude crater lake in the volcano Nevado de Toluca, Mexico. *Crustaceana*. 73: 311-321.
- Chen, S-H. & Wu, J-T. 1999. Paleolimnological environment indicated by the diatom and pollen assemblages in an alpine lake in Taiwan. *Journal of Paleolimnology* 22: 149-158.
- Clark, J. S. 1988. Particle motion and the theory of charcoal analysis: source area, transport, deposition, and sampling. *Quaternary Res.*, 30: 67-80.

- Comas, A. 1996. *Las Chlorococcales dulceacuícolas de Cuba*. Bibliotheca Phycologica Band 99. J. Cramer. Berlin, Stuttgart. 192 pp.
- Contreras-Servin, C. 2005. Las sequías en México durante el siglo XIX. *Invest. geogr.*, 56: 118-133.
- Correa-Metrio, A. Urrego, D. H., Cabrera, K. R., & Bush, M. B. 2012. paleoMAS: Paleocological Analysis. p. The R Project for Statistical Computing.
- Crowley, T.J. 2000. Causes of climate change over the past 1000 years. *Science*, 289:2 70-277.
- Crowley, T. J. & Lowery, T. S. 2000. How warm was the medieval warm period?. *Ambio*, 29:51-54.
- Curtis, J. H., Hodell, D. A. & Brenner, M. 1996. Climate variability on the Yucatan Peninsula (Mexico) during the past 3500 years, and implications for Maya cultural evolution. *Quaternary Res.*, 46: 37-47.
- Desikachary, T. V. 1959. *Cyanophyta*. I. C. A. R. New Delhi. 688 pp.
- Dillar, G. E. 1989. *Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 1. Chlorophyceae: Volvocales, tetrasporales and Chlorococcales*. J. Cramer. Berlin-Stuttgart. 202 pp.
- Dillar, G. E. 1990. *Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 3. Chlorophyceae: Zygnematales: Desmidiaceae (section 2)*. J. Cramer. Berlin-Stuttgart. 205 pp.
- Dillar, G. E. 1991. *Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 4. Chlorophyceae: Zygnematales: Desmidiaceae (section 4)*. J. Cramer. Berlin-Stuttgart. 166 pp.
- Dillar, G. E. 1993. *Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 6. Chlorophyceae: Zygnematales: Desmidiaceae (section 4)*. J. Cramer. Berlin-Stuttgart. 166 pp.
- Dimas-Flores, N., Alcocer, J. & Ciro-Pérez, J. 2008. The structure of the zooplankton assemblages from two neighboring tropical high mountain lakes. *J. Freshwater Ecol.*, 23 (1): 21-31.
- Dorador, C, Pardo, R. & Vila, I. 2003. Variaciones temporales de parámetros físicos, químicos y biológicos de un lago de altura: el caso del lago Chungará. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 76 (1): 15-22.
- Duff, K., Zeeb, B. & Smol, J. 1996. *Atlas of chrysophycean cysts*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Eggermont, H., Russel, J. M., Schettler, G., Van Damme, K., Bessems, I. & Verschuren, D. 2007. Physical and chemical limnology of alpine lakes and pools in the Rwenzori Mountains (Uganda-DR Congo). *Hydrobiologia*, 529 (1): 151-173.
- Elías-Gutiérrez M, Ciro-Pérez J, Gutiérrez-Aguirre, M & Cervantes-Martínez A. 1997. A checklist of the littoral cladocerans from Mexico, with description of five taxa recently recorded from the Neovolcanic Province. *Hydrobiologia*, 360: 63-73.
- Ettl, H & Gärtner, G. 1988. *Süßwasserflora von Mitteleuropa. Chlorophyta II. Band 10: Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendrales*. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, New York. 436 pp.
- Falasco, E, Bona, F; Badino, G; Hoffmann, L. & Ector, L. 2009. Diatom teratological forms and environmental alterations a review. *Hydrobiologia*, 623:1-35.

- Felip, M. & Catalan, J. 2000. The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. *J. Plankton Res.*, 22(1): 91-105.
- Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C. & Rodríguez, S. 2002. Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest of Spain. *Aquat. Bot.*, 72 (3-4): 335-348.
- Figueredo, C. C. & Giani, A. 2001. Seasonal variation in the diversity and species richness of phytoplankton in a tropical eutrophic reservoir. *Hydrobiologia*, 445: 165-174.
- Florescano, E. 1980. *Análisis histórico de las sequías en México*. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, 158 pp.
- Frey, D. G. 1986. Cladocera analysis. In: Berglund BE (ed) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley & Sons, Chichester, pp 667-692.
- García, E., 1988, *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía, UNAM; México, pp. 219
- García de León, L. A. 1988. *Generalidades del análisis de cúmulos y del análisis de componentes principales*. México. Instituto de Geografía, UNAM.
- García, E. 2003. Distribución de la precipitación en la República mexicana. *Invest. Geogr.*, 50:67-76.
- García-Acosta, V., Pérez-Zevallos, J. M. & Molina del Villar, A. 2004. *Épocas Prehispánicas y Colonial (958-1822)*. Vol. I, *Desastres Agrícolas en México: Catálogo Histórico*, Fondo de Cultura Económica and CIESAS, 506 pp.
- Geitler, L. 1932. *Cyanophyceae*. In Rabenhort's kryptogamen-Flora von Deutschland Ostwech und der Schweiz. Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. Leipzig. 14. 1196 pp.
- Gill, R. B. 2000. *The Great Maya Droughts: Water, Life, and Death*. Albuquerque. University of New Mexico Press.
- Ginn, B., Cumming, B. & Smol, J. P. 2007. Assenssing pH changes since pre-industrial times in 51 low-alkalinity lakes in Nova Scotia, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64
- González Villela R. 2002. *Contribución al conocimiento de la producción primaria de un cuerpo de agua de alta montaña y su relación con el medio a través de la aplicación de modelos multivariados*. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 94 pp.
- Grimm E. (2004) Tilia & TGView 2.0.2 Illinois State Museum. Research and Collection Center, Springfield, Illinois.
- Gross, E. M., Hilt, S., Lombardo, P. & Mulderij. 2007. Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton- state of the art and open questions. *Hydrobiologia*, 584: 77-88
- Grove, J. M. 2001. The initiation of the "Little Ice Age" in regions around the North Atlantic. *Clim. Change*, 48: 53-82.
- Gunkel, G. & Casallas, J. 2002. Limnology of an equatorial high mountain lake –Lago San Pablo, Ecuador. The significance of deep diurnal mixing for lake productivity. *Limnologica*, 32 (1): 33-43.
- Gunkel, G. 2003. Limnología de un Lago Tropical de Alta Montaña, en Ecuador. Características de los sedimentos y tasa de sedimentación. *Rev. Biol. Trop.* 51(2): 381-390.

- Hann, B. J. & Chengalath, R. 1981. Redescription of *Alonella pulchella* Herrick, 1884 (Cladocera, Chydoridae), and a description of the male. *Crustaceana*, 41: 249-262.
- Haug, G. H. Hughen, K. A., Sigman, D. M., Peterson, L. C. & Röhl, U. 2001. Intertropical Convergence Zone through the Holocene. *Science*, 293: 1304-1308.
- Haug, G. H., Gunther, D., Peterson, L. C., Sigman, D. M., Hughen, K. A. & Aeschlimann, B. 2003. Climate and the collapse of Maya civilization. *Science*, 299: 1731-1735.
- Hodell, D. A., Curtis, J. H. & Brenner, M. 1995. Possible role of climate in the collapse of classic maya civilization. *Nature*, 352: 790-793.
- Hodell, D. A., Brenner, M., Curtis, J. H. & Guilderson, T. 2001 Solar forcing of drought frequency in the maya lowlands. *Science*, 292 (5520): 1367-1370.
- Hodell, D. A., Brenner, M., Curtis, J. H., Medina-González, R., I., Chan-Can, E., Albornaz-Pat, A. & Guilderson, T. P. 2005. Climate change on the Yucatán Peninsula during the Little Ice Age. *Quatern Res.*, 63: 109-121.
- Huber-Pestalozzi, G. 1961. (*Grünalgen*) *Ordnung: Volvocales*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart. 744 pp.
- Huber-Pestalozzi, G. 1962. *Das phytoplankton des Süßwassers Systematik und Biologie. 2 teil Chrysophyceen. Farblose Flagellaten Heterokonten*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart. 365 pp.
- Huber-Pestalozzi, G. 1968. *Das phytoplankton des Süßwassers Systematik und Biologie. 3 teil Chryptophyceae., Chloromonadaceae, Dinophyceae*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart. 322 pp.
- Iwaniszewski, S. 1986. La arqueología de alta montaña y su estado actual, en *Estudios de Cultura Náhuatl*, 18: 249-273.
- Izaguirre, I., Allende, L. & Marinone, M. C. 2003. Comparative study of the planctonic communities of three lake of contrasting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula). *J. Plankton Res.*, 25 (9): 1079-1097.
- Jacobsen, B. A. & Simonsen, P. 1993. Disturbance events affecting phytoplankton biomass, composition and species diversity in a shallow, eutrophic, temperate lake. *Hydrobiologia*, 249: 9-14.
- Jáuregui, E. 1997. Climate changes in Mexico during the historical and instrumented periods. *Quat. Int.*, 43-44:7-17.
- Jones, P. D. & Mann, M. E. 2004. Climate over past millenia. *Rev. Geophys.*, 42:RG2002.
- Kienel, U., Bowen, S. W., Byrne, R., Park, J., Bohnel, H., Dulski, P., Luhr, J. F., Siebert, L., Haug, G. H. & Negendank, J. F. W. 2009. First lacustrine varve chronologies from Mexico: impact of droughts, ENSO and human activity since AD 1840 as recorded in maar sediments from Valle de Santiago. *J. Paleolimnol.*, 42: 587-609.
- Koinig, K. A., Schmidt, R., Sommaruga-Wögrth, S., Tessadri, R. & Psenner, R. 1998. Climate change as the primary cause for pH shifts in a high alpine lake. *Water Air Soil Pollut.*, 104: 167-180.
- Komárek, J. & B. Fott. 1983. *Chlorophyceae. (Grünalgen). Ordnung: Chlorococcales. 7/1. 16. Das phytoplankton des Süßwassers, Systematik und Biologie. Die Binnengewässer*. Huber-Pestalozzi, G. (ed.). Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 1044 pp.
- Komárek, J. & Anagnostidis, K. 1999. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Gustav Fischer. Jena Stuttgart Lübeck Ulm. 548 pp.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1986. *Süßwasser flora von Mitteleuropa. Band 2/1: Bacillariophyceae. 2. Teil: Naviculaceae*. Gustav Fisher. 586 pp.

- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1988. *Süßwasser flora von Mitteleuropa. Band 2/2: Baccillariophyceae (Epithemiaceae, Surirellaceae)*. Gustav Fisher. 596 pp.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1991a. *Süßwasser flora von Mitteleuropa. Band 2/2: Baccillariophyceae (Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae)*. Gustav Fisher. 576 pp.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1991b. *Süßwasser flora von Mitteleuropa. Band 2/4: Baccillariophyceae (Achnanthes, Kristiche Ergänzunge zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema)*. Gustav Fisher. 576 pp.
- Kufel, L. & Kufel, I. 2002. Chara beds acting as nutrient sinks in shallow lakes –a review. *Aquat. Bot.*, 72: 249-260.
- Kussel-Fetzmann, E. 1973. Beiträge zur Kenntnis der Algenflora der Hochgebirge Zentralamerikas und der Nordlichen Anden. *Hochgebirgsforschung*. Heft 3 (5): 29-68.
- Lachniet, M. S., Bernal, J. P., Asmerom, Y., Polyak, V. & Piperno, D. 2012. A 2400 yr Mesoamerican rainfall reconstruction links climate and cultural change. *Geology*, 40:259-262.
- Larson, G. L., McIntire, C. D., Truitt, R. E., Liss, W. J., Hoffman, R., Deimling, E. & Lomnicky, G. 1998. Phytoplankton assemblages in high-elevation lakes in the northern Cascade Mountains, Washington State USA. *Arch. hydrobiol.*, 142 (1): 71-93.
- Lean, J. & Rind, D. 1999. Evaluating sun-climate relationships since the Little Ice Age. *J. Atmos. Sol-Terr. l Phy.*, 61: 25-36.
- Lean, J., Beer, J. & Bradley, R. 1995. Reconstruction of solar irradiance since 1610: Implications for climate change. *Geophys. Res. Lett.*, 22(23): 3195-3198.
- Lepistö, L. & Rosenström, U. 1998. The most typical phytoplankton taxa in four types of boreal lakes. *Hydrobiologia*, 369/370: 89-97.
- Lewis, W. M. 1983 A revised classification of lakes based on mixing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 1779-1787.
- Löffler, H. 1972. Contribution to the limnology of High-Mountain lakes in Central America. *Internationale Revue der Gesamtem Hydrobiologie* 57: 397-408.
- Lozano-García, M. S., Caballero, M., Ortega, B., Rodríguez, A. & Sosa, S. 2007. Tracing the effects of the Little Ice Age in the tropical lowlands of Eastern Mesoamerica. *PNAS*, 104: 16200-16203.
- Lozano-García, S., Caballero, M., Ortega, B., Sosa, S., Rodríguez, A. & Schaaf, P. 2010. Late Holocene palaeoecology of Lago Verde: evidence of human impact and climate change in the northern limit of the neotropics during the late formative and classic periods. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 19: 177-190.
- Luterbacher, J., Rickli, R., Tinguely, C., Xoplaki, E., Schüpbach, E., Dietrich, D., Hüsler, J., Ambühl, M., Pfister, C., Beeli, P., Dietrich, U., Dannecker, A., Davies, T. D., Jones, P. D., Slonosky, V., Ogilvie, A., Maheras, P., Kolyva, F., Martin-Vide, J., Barriendos, M., Alcoforado, M., Nunes, M., Jónsson, T., Glaser, R., Jacobeit, J., Beck, C., Philipp, A., Beyer, U., Kaas, E., Schmith, T., Bähring, L., Jönsson, P., Rácz, L. & Wanner, H. 2000. Monthly mean pressure reconstruction for the late Maunder Minimum period (AD 1675-1715). *Int. J. Clim.*, 20: 1049-1066.
- Macías, J. L., García, P. A., Siebe, C., Espíndola, J. M., Komorowski, J.C. & Scott, K. 1997. Late Pleistocene-Holocene cataclysmic eruptions at Nevado de Toluca and Jocotitlán volcanoes, central Mexico In: *Guidebook of Geological Excursions for the 1997 Annual Meeting of the Geological Society of America, Salt Lake City*. (Ed. By K. P. Link and B. Kowallis). Book 1. Pp. 1-28. BYU Press. USA.

- Macías, J. L. 2005. Geología e historia eruptiva de algunos de los grandes volcanes activos de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana Volumen Comemorativo del Centenario Temas selectos de la Geología Mexicana*, 17(3): 379-424.
- Magaña, V. & Quintanar, A. I. 1997. On the use of General Circulation Models to study regional climate. *Proceeding of the Second UNAM-CRAY Supercomputing Conference*, 39-48, Cambridge University Press.
- Magaña, V., Amador, J. & Medina, S. 1999. The mid-summer drought over Mexico and Central America. *J. Clim.*, 12: 1577-1588.
- Magaña, V., Vázquez, J. L., Pérez, J. L. & Pérez, J. B., 2003. Impact of El Niño on precipitation in Mexico. *Geofis. Int.*, 42: 313-330.
- Mann, M. E., Zhang, Z., Rutherford, S., Bradley, R. S., Hughes, M. K., Shindell, D., Ammann, C. & Faluvegi, G. 2009. Global signatures and dynamical origins of the Little Ice Age and Medieval Climate Anomaly. *Science*, 326: 1256-1260.
- Marchetto, A., Rogora, M., Boggero, A., Musazzi, S., Lami, A., Lotter, A. F., Tolotti, M., Thies, H., Psenner, R., Massaferrro, J. & Barbieri, A. 2009. Response of alpine lakes to major environmental gradients, as detected through planktonic, benthic and sedimentary assemblages. *Advanc. Limnol.*, 62: 419-440.
- Matthews, J. A. & Briffa, K. R. 2005. The "Little Ice Age", reevaluation of an evolving concept. *Geogr Ann*, 87 A:17-36.
- Metcalfe, S. & Davies, S. 2007. Deciphering recent climate change in central Mexican lake records. *Climatic Change*, 83: 169-186.
- Matcalfe, S. E., Jones, M. D., Davies, S. J., Noren, A. & Mackenzie, A. 2010. Climate variability over the last two millennia in the North American Monsoon region, recorded in laminated lake sediments from Laguna de Juanacatlán, México. *Holocene*, 20: 1195-1206.
- Moberg, A., Sonechkin, M., Holmgren, K., Datsenko, N. & Karlén, W. 2005. Highly variable Northern Hemisphere temperatures reconstructed from low- and high-resolution proxy data. *Nature*/doi:10.1038/nature03265/www.nature.com/nature
- Moss, B., Barker, T., Stephen, D., Williams, A., Balayla, D., Beklioglu, M. & Carvalho, L. 2005. Consequences of reduced nutrient loading on a lake system in a lowland catchment: deviations from the norm?. *Freshwater Biol.*, 50: 1687-1705.
- Mosser, K., Smol, J., MacDonald, G. & Larsen, C. 2002. 19th century eutrophication of a remote boreal lake: a consequence of climate warming?. *J. Paleolimnol.*, 28: 269-282.
- Mulderij, G., Van Nes, E. H. & Van Donk, E. 2007. Macrophyte-phytoplankton interactions: The relative importance of allelopathy versus other factors. *Ecol. Model.*, 204: 85-92.
- Nesje, A. & Dahl, S. O. 2003. The "Little Ice Age"-only temperature?. *The Holocene*, 13(1): 139-145.
- OECD, 1982: *Eutrophication of Waters. Monitoring Assessment and Control*. Organization for Economic cooperation and Development, Paris, 152 pp.
- O'Hara, S. L. 1993. Historical evidences of fluctuations in the level of Lake Pátzcuaro, Michoacán, Mexico over the last 600 years. *Geograph. J.*, 159: 48-51.
- O'Hara, S. & Metcalfe, E. 1997. The climate of Mexico since the Aztec period. *Quatern. Int.*, 43/44: 25-31.
- Oseguera, P. Luis A. 2004. *Ecología de las comunidades bentónicas de dos lagos tropicales de alta montaña*. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 105 pp.

- Ortega, B., Vázquez, G., Caballero, M., Israde, I., Lozano-García, S., Schaaf, P. & Torres, E. 2010. Late Pleistocene: Holocene record of environmental changes in Lake Zirahuen, Central Mexico. *J. Paleolimnol.*, 44: 745-760.
- Orsi, A. J., Cornuelle, B. D. & Severinghaus, J. P. 2012. Little Ice age cold interval invest Antarctica evidence from borehole temperature at the West Antarctic sheet (WAIS) divides. *Geophys. Res. Lett.*, 39 (9) DOI:10.1029/2012GL051260.
- Overpeck, J. T., Webb, T. I. & Prentice, I. C. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Res.*, 23 (1): 87-108.
- Padisák, J., Crossetti, L. O. & Naselli-Flores, L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621:1-19.
- Philipose, M. D. 1967. *Chlorococcales*. Indian Council of Agricultural Research, New Delhi, India, 365 pp.
- Polissar, P. J., Abbott, M. B., Wolfe, A. P., Bezada, M., Rull, V. & Braley, R. S. 2006. Solar modulation of Little Ice Age climate in the tropical Andes. *PNAS*, 103(24): 8937-8942.
- Popovský, J. 1990. *Dinophyceae (Dinoflagellida)*. Gustav Fisher Verlag Stuttgart. 272 pp.
- Poveda, G., Waylen, P. R. & Pulwarty, R. S., 2006. Annual and interannual variability of the present climate in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., 234: 3-27.*
- Prescott, G.W., Croasdale, H. T. & Vinyard, W. C. 1975. *A synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidaceae Placodermae. Section I.* University of Nebraska Press, Lincoln and London, 275 pp.
- Prescott, G.W., Croasdale, H. T. & Vinyard, W. C. 1977. *A synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidaceae Placodermae. Section 2.* University of Nebraska Press, Lincoln and London, 413 pp.
- Prescott, G.W., Croasdale, H. T., Vinyard, W. C. & Bicudo C. E. 1981. *A synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidaceae Placodermae. Section 3.* University of Nebraska Press, Lincoln and London, 720 pp.
- Quezada, N. 1995. Congregaciones de indios y grupos étnicos: el caso del valle de Toluca y zonas aledañas. *Rev. Complut. Hist. Am.*, 21: 141-165.
- R Development Core Team. 2009. R Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Reimer, P. J., Baillie, M. G. L., Bard, E., Bayliss, A., Alex, J. W., Bertrand, C. J. H., Blackwell, P. G., Buck, C. E., Burr, G. S., Cutler, K. B., Damon, P. E., Edwards, R. L., Fairbanks, R. G., Friedrich, M., Guiderson, T. P., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kromer, B., McCormac, G., Manning, S., Ramsey, C. B., Reimer, R. W., Remmele, S., Southon, J. R., Stuiver, M., Talamo, S., Taylor, F. W., van der Plicht, J. & Weyhenmeyer, C. E. (2004) IntCal10 terrestrial radiocarbon age calibration, 0-26 cal kyr BP. *Radiocarbon* 46(3): 1029-1058.
- Reynolds, C. S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge. London. 384 pp.
- Reynolds, C. S. 1988. The concept of ecological succession applied to seasonal periodicity of freshwater phytoplankton. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 23: 683-691.
- Reynolds, C.S. 1998. What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? *Hydrobiologia*, 369-370: 11-26.

- Reynolds, C. S., Padisák, J. & Sommer, U. 1993. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. *Hydrobiologia*, 249: 183-188.
- Reynolds, C. S., Hurszar, V., Hruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.*, 24(5): 417-428.
- Round, F. E. 1981. *The ecology of algae*. Cambridge University Press. Cambridge, London. 653 pp.
- Round, F. E., Crawford & Mann, D. 1990. *The Diatoms Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press. Cambridge. London. 747pp.
- Sarmaja-Korjonen, K. 2001. Correlation of fluctuations in Cladocera planktonic: littoral ratio between three cores from a small lake in southern Finland: Holocene water-level changes. *The Holocene*, 11 (1): 53–63.
- Sandoval, B. A. J. 1987 *Actualización y análisis cartográfico sobre el uso del suelo y vegetación del parque nacional Nevado de Toluca*, Edo. De México. Tesis de Licenciatura (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM. 107 p.
- Sanchez, W. A. & Kutzbach, J. E. 1974. Climate of the American Tropics and Subtropics in the 1960s and possible Comparisons with Climatic variations of the Last Millenium. *Quaternary Res.*, 4: 128-135.
- Sánchez, C. P., Cruz-Pizarro, L. & Carrillo, P. 1989. Caracterización del fitoplancton de las lagunas de alta montaña de sierra nevada (Granada, España) en relación con las características físico-químicas del medio. *Limnética*, 5: 37-50.
- Sánchez-Cabeza, J. A & Ruíz-Fernández, A. C. 2012. ²¹⁰Pb Sediment radiochronology: an integrated formulation and classification of dating models. *Geochim Cosmochim Acta*, 82:183-200.
- Sarma, S. S., M. Elías-Gutiérrez & C. Serranía Soto. 1996. Rotifers from high altitude crater-lakes at Nevado de Toluca Volcano, México. *Hidrobiológica*. 6(1-2): 33-38.
- Schindler, D. E., R. A. Knapp & Leavitt, P. R. 2001. Alteration of nutrient cycles and algal production resulting from fish introductions into mountain lakes. *Ecosystems*. 4(4): 308-321.
- Sickman, J. O., Melack, J. M. & Clow, D. W. 2003. Evidence for nutrient enrichment of high-elevation lakes in the Sierra Nevada, California. *Limnol. Oceanogr.*, 48 (5): 1885-1892.
- Sinev, A. & Zawisza, E. 2013. Comments on cladocerans of crater lakes of the Nevado de Toluca Volcano (Central Mexico), with the description of a new species, *Alona manueli* sp. nov. *Zootaxa*, 3647(2): 390-400.
- Silver, P. A., Hammer, J. S. & Kling, H. 1990. Separation of *Mallomonas duerrschmidtiae* sp. nov. from *M. crassisquama* and *M. pseudocoronata*: implications for paleolimnological research. *J. Phycol.*, 26(4): 728-740.
- Skuja, H. 1949. *Zur Süßwasseralfgenflora Burmas*. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis. Ser. IV. Vol. 14. No. 5. Uppsala. 188 pp.
- Skuja, H. 1964. Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Swedish-Lappland. *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. sec. IV*. 18 (3):1-465
- Sládeček, V. 1985. Scale of saprobity. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 22:2337-2341.
- Smol, J. P. 1985. The ratio of diatom frustules to chrysophycean statospores: A useful paleolimnological index. *Hydrobiologia*, 123: 199-208.

- Smol, J. P. & Cumming, B. 2000. Tracking long-term changes in climate using algal indicators in lake sediments. *J. Phycol.* 36: 986-1011.
- Sommaruga, R. 2001. The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes. *J. Photoch. Photobio. B.*, 62:35-42.
- Sommaruga-Wögrath, S., Koinig, K. A., Schmidt, R., Sommaruga, R., Tessadri, R. & Psenner, R. 1997. Temperature effects on the acidity of remote alpine lakes. *Nature*, 387: 64-67.
- Sosa-Nájera, S., Lozano-García, S., Roy, P. D. & Caballero, M. 2010. Registro de sequías históricas en el occidente de México con base en el análisis elemental de sedimentos lacustres: El caso del lago de Santa María del Oro. *Bol. Soc. Geol. Mex.*, 62: 437-451.
- Stahle, D. W., Villanueva-Díaz, J., Burnette, D. J., Cerano-Paredes, J., Hein, R. R., Fye, F. K., Acuna-Soto, R., Therrell, M. D., Cleaveland M. K. & Stahle D. K. 2011. Major Mesoamerican droughts of the past millennium. *Geophys. Res. Lett.*, 38: 1-4, doi:10.1029/2010GLO46472.
- Straškrabova, V., Callieri, C. & Fott, J. 1999. Pelagic Food web in mountain lake. Mountain lakes Research (The MOLAR) Program: atmospheric deposition and lake water chemistry. *J. Limnol.* 58 (2): 88-106.
- Street-Perrott, F., Huag, Y., Perrott, R., Eglinton, G., Barker, P., Khelifa, L., Harkness, D. & Olago, D. 1997. Impact of Lower Atmospheric Carbon Dioxide on Tropical Mountain Ecosystems. *Science* 278 (5342): 1422-1426.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen Spores*, 13 (4): 515-621.
- Stoermer, E. F. 1984. Quantitative Characteristics of Phytoplankton Assemblages. In: I. Elliot Shubert (ed.). *Algae as ecological Indicators*. Academic Press. Inc. USA. 433 pp.
- Stuvier, M., Reimer, P. J. & Reimer, R. W. (2005) Radiocarbon Calibration Program CALIB Rev 5.0.1 <http://calib.qub.ac.uk/calib/>.
- Sun, J. & Liu, D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J. Plankton Res.*, 25(11):1331-1346.
- Swan, S. L. 1981. Mexico in the Little Ice Age. *J. Interdiscip. Hist.*, 11:633-648.
- Talling, J. F. 1985. Inorganic carbon reserves of natural waters and ecophysiological consequences of their photosynthetic depletion : microalgae. Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organism. *American Society of Plant Physiologists, Rockville, Md*, 403-420.
- Therrel, M. D., Stahle, W. D. & Acuña-Soto, R. 2004. Aztec drought and the “curse of one rabbit”. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 85: 1263-1272.
- Tolotti, M. 2001. Phytoplankton and littoral epilithic diatoms in high mountains lakes of the Adamello-Brenta Regional Park (Trentino, Italy) and their relation to trophic status and acidification risk. *J. Limnol.*, 60: 171-188.
- Tolotti, M., Thies, H., Cantonati, M., Hansen, C. & Thaler, B. 2001. Flagellate algae (Chrysophyceae, Dinophyceae, Cryptophyceae) en 48 high mountain lakes of the Northern and Southern slope of the Eastern Alps: biodiversity, taxa distribution and their driving variables. *Hydrobiologia*, 502: 331-348.
- Unrein, F., Massana, R. Alonso-Saéz, L. & Gasol, J. M. 2007. Significant year-round effect of small mixotrophic flagellates on bacterioplankton in an oligotrophic coastal system. *Limnol. Oceanogr.*, 52(1): 456-469.

- Van Donk, E. & van de Bund, W. J. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto-and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquat. Bot.*, 72 (3-4): 261-274.
- Vázquez-Salem, L. 2011, Las glaciaciones en las montañas del centro de México. In: Caballero M, Ortega B (eds), *Escenarios de cambio climático: Registros del Cuaternario en América Latina I*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 215-238.
- Vazquez-Selem, L. & Heine, K. 2004. Late Quaternary glaciation of Mexico. In: Ehlers J, Gibbard PL (eds), *Quaternary Glaciations-Extent and Chronology, Part III: South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica*. Elsevier, Amsterdam, pp. 233-242.
- Voigt, R. 2006. Settlement history as reflection of climate change: the case study of Lake Juez (Harz Mountains, Germany). *Geogr. Ann.* 88A (2): 97-105
- Vollenweider, R. A. 1968. *Scientific fundamentals of the Eutrophication of Lakes and Flowing Waters, with Particular Reference to Nitrogen and Phosphorus as Factors in Eutrophication*. Organization for Economic Co-operation and Development. Paris, DAS/CSI/68.27, 192 pp.
- Vilaclara, G., Cuna, E. & Zeeb, B. 2005. Subfossil Chrysophyte cyst morphotypes from two tropical high-mountain lakes in Nevado de Toluca volcano, Central Mexico. *Nova Hedwigia Beih.* 128: 309-335.
- Villers, L. & López, J. 1995. Evaluación del uso agrícola y forestal del suelo en la cuenca del río Temascaltepec, Nevado de Toluca, México. *Invest. Geogr. Bol.*, 31: 69-92.
- Wehr, J. D. & R. G. Sheath (ed). 2003. *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Academic PRESS. Elsevier Science. USA. 918 pp.
- Wetzel, R. G. 2001. *Lymnology: lake and river ecosystems*. Academic Press. 1006 pp.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416 (6879): 389-395.
- Wolfe, A. P. & Härtling, J. W. 1996. The late Quaternary development of three ancient tarns on southwestern Cumberland Peninsula, Baffin Island, Arctic Canada: paleolimnological evidence from diatoms and sediment chemistry. *J Paleolimnol*, 15:1-18.
- Yang, H., Engstrom, D. R. & Rose, N. L. 2010. Recent changes in atmospheric mercury deposition recorded in the sediments of remote equatorial lakes in the Rwenzori Mountains, Uganda. *Environ. Sci. Technol.*, 44 (17): 6570-6576.
- Zawisza, E., Caballero, M. & Ruiz-Fernández. 2012. 500 years of ecological changes recorded in subfossil cladocera in a high-altitude, tropical lake lago de La Luna, Central Mexico. *Stud. Quat.*, 29: 23-29.
- Zutshi, D. P., Subla, B. A. Khan, M. A., Wanganeo, A. 1980. Comparative limnology of nine lakes of Jammu and Kashmir Himalayas. *Hydrobiologia*, 72(1-2): 101-112.

APÉNDICE I

Lista de taxones de fitoplancton identificados en los lagos El Sol y La Luna durante los periodos 2000-2001 y 2010 (X= ausencia, - = presencia, * taxones presentes únicamente en el muestreo 2010).

	El Sol	La Luna
Taxones		
<u>Chlorophyceae</u>		
Chlorococcales		
1. <i>Ankistrodesmus</i> sp.	X	-
2. <i>Botryococcus braunii</i> Kützing	X	X
3. <i>Coelastrum</i> spp.	X	-
4. <i>Monoraphidium obtusum</i> (Korsh.) Komárkova	X	X
5. <i>Monoraphidium minutum</i> (Nágeli) Komárk.-Legnerová	X	-
6. <i>Oocystis lacustris</i> Chodat	X	X
7. <i>Oocystis</i> sp. 1	X	X
8. <i>Oocystis</i> sp. 2	X	X
9. <i>Oocystis</i> spp.	X	-
10. <i>Scenedesmus acutus</i> (Lagh.) Chodat	X	-
11. <i>Scenedesmus spinosus</i> Chodat	X	-
12. <i>Scenedesmus quadricauda</i> var. <i>quadrispina</i> (Chodat) Smith	X	X
13. <i>Scenedesmus</i> spp.	X*	-
14. <i>Pediastrum</i> sp.	X*	-
Charophyceae		
15. <i>Chaetosphaeridium globosum</i> (Nordst.) Kleb.	X	X
Desmidiiales		
16. <i>Cosmarium</i> sp.	X	X
17. <i>Closterium</i> spp.	X	X
18. <i>Euastrum</i> spp.	X	X
19. <i>Micrasterias radiosa</i> Ralfs	X	X
20. <i>Staurastrum bioculatum</i> Taylor	X	-
21. <i>Staurastrum</i> spp.	X	X
Tetrasporales		

22. <i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chodat	X	X
23. <i>Palmella</i> sp.	X	X
24. <i>Pseudosphaerocystis planctonica</i> Woronichin	X	X
Volvocales		
25. <i>Chlamydomona</i> sp.1	X	X
26. <i>Chlamydomona</i> sp. 2	X	X
27. <i>Chlamydomona</i> sp. 3	X	X*
28. <i>Carteria</i> spp.	X	X
Oedogoniales		
29. <i>Oedogonium</i> spp.	X	X
Zignematales-Conjugatales		
30. <i>Mougeotia/Debarya</i> ¹	X	X
31. <i>Spirogyra</i> spp.	X	-
32. <i>Zygnema</i> spp.	X	-
<u>Bacillariophyceae</u>		
Biddulphiales		
33. <i>Cyclotella</i> aff. <i>quillensis</i> Bailey	-	X
34. <i>Cyclotella</i> spp.	X	X
35. <i>Discostella stelligera</i> (Cleve & Grunow) Houk & Klee	X*	-
36. <i>Aulacoseira distans</i> (Ehrenberg) Simonsen	X	X
37. <i>Aulacoseira distans</i> var. <i>alpigena</i> (Grunow) Krammer	X	X
Bacillariales		
38. <i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarn	X	X*
39. <i>Brachysira</i> sp.	X	X
40. <i>Cavinula pseudoscutiformis</i> (Hust.) D.G. Mann & Stickle	X	X
41. <i>Cocconeis placentula</i> Ehrenber	X*	X*
42. <i>Cymbella gracilis</i> (Rabenhorst) Cleve	X	-
43. <i>Cymbella</i> sp. 1	-	X
44. <i>Cymbella</i> sp. 2	X*	-
45. <i>Encyonema perpusillum</i> (Cleve-Euler) D. G. Mann	X	X
46. <i>Frustulia rhomboides</i> (Ehrenb.) De Toni	X	X
47. <i>Gomphonema angustatum</i> (Kutz) Rabenh.	X	X
48. <i>Gomphonema</i> spp.	X*	-
49. <i>Navicula</i> sp (NTA) ²	X	X
50. <i>Navicula</i> sp (NTB) ²	X	-
51. <i>Nitzschia</i> cf. <i>acidoclinata</i> Lange-Bertalot	X	X
52. <i>Nitzschia</i> spp.	X	X
53. <i>Pinnularia microstaurom</i> (Ehrenb.) Cleve	X	X
54. <i>Pinnularia microstaurom</i> var. <i>afasciculata</i>	X	-
55. <i>Pinnularia</i> cf. <i>viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg	X	X

56. <i>Pinnularia subcapitata</i> W. Greg.	X	X
57. <i>Pinnularia</i> spp.	X	X
58. <i>Psammothidium helveticum</i> (Hustedt) Lange-Bertalot	X	X
59. <i>Psammothidium levanderi</i> (Hust.) Bukht & Round	X	X
60. <i>Sellaphora</i> sp.	X	-
61. <i>Stauroneis anceps</i> var. <i>anceps</i> Ehrenberg	X	X
62. <i>Staurosira</i> aff. <i>venter</i> Cleve & Moeller	X	X
63. <i>Staurosira pseudoconstruens</i> (Marciniak) Lange-Bertalot	X	X
64. <i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenb.) D. M. Williams & Round	X	X
65. <i>Stenopterobia</i> sp. 1	X	X
66. <i>Stenopterobia</i> sp.2	X	X
67. <i>Surirella</i> cf. <i>linearis</i> W. Smith	X	X
68. <i>Surirella</i> cf. <i>angustata</i> Kützing	X	X
69. <i>Surirella</i> sp. 1	X	X
70. <i>Surirella</i> sp. 2	X	X
71. <i>Surirella</i> sp. 3	X	X
72. <i>Surirella</i> sp. 4	X	X
73. <i>Synedra</i> sp.	X*	-
<u>Dinophyceae</u>		
Peridinales		
74. <i>Gymnodinium</i> sp.	X	X
75. <i>Peridinium umbonata</i> Stein	X	X
76. <i>Peridinium willei</i> Huitfeldt-Kaas	X	X
77. <i>Peridinium</i> cf. <i>volzii</i> Lemmermann	X	-
<u>Chryptophyceae</u>		
Cryptomonadales		
78. <i>Chroomonas nordstedii</i> Hangs	X	-
79. <i>Chroomonas</i> spp.	X	X
80. <i>Cryptomonas</i> spp.	X	X
<u>Chrysophyceae</u>		
Chrysomonadales		
81. <i>Mallomonas</i> cf. <i>acaroides</i> Perty	X	-
82. <i>Mallomonas pseudocoronata</i> Prescott	X	-
83. <i>Mallomonas</i> spp.	X	X
Chromalinales		
84. <i>Chromulina</i> spp.	X	X
85. <i>Chrysococcus minutus</i> (Fritsch) Nygaard	X	-
86. <i>Dinobryon</i> cf. <i>sociale</i> (Ehren.) Ehrenberg	X	-
Ochromonadales		
87. <i>Ochromonas</i> spp.	X	X
88. <i>Microglena</i> sp.	X	-

<u>Haptophyceae</u>		
Prymnesiales		
89. <i>Chrysochromulina</i> aff. <i>parva</i> Lackey	X	X
<u>Cyanoprocaritas</u>		
Chroococcales		
90. <i>Chroococcus limneticus</i> Lemm	X	X
91. <i>Chroococcus</i> sp. 1	X*	-
92. <i>Synechocystis minúscula</i> Woronichin	X	-
93. <i>Merismopedia</i> sp. 1	X	-
94. Pico-cianoprocariota (>2µm)	X	X
Nostocales		
95. <i>Anabaena</i> cf. <i>lapponica</i> Borge	X	-
96. <i>Anabaena</i> spp.	X	-
97. <i>Lyngbya birgei</i> Smith	X	-
98. <i>Pseudoanabaena</i> spp.	X	X*
99. <i>Oscillatoria</i> sp.	X	X
<u>Euglenophyceae</u>		
Euglenales		
100. <i>Euglena</i> spp.	X	-
101. <i>Lepocinclis</i> spp.	X	-
102. <i>Trachelomonas</i> spp.	X	-

¹. Las estructuras celulares vegetativa de estos géneros son idénticas y pueden ser distinguidos únicamente a través de sus estructuras sexuales.

². Estas especies de *Navicula* no han sido descritas en la literatura y corresponden a la descripción hecha por Caballero (1996) para *Navicula* NTA y *Navicula* NTB.

APÉNDICE II

Láminas

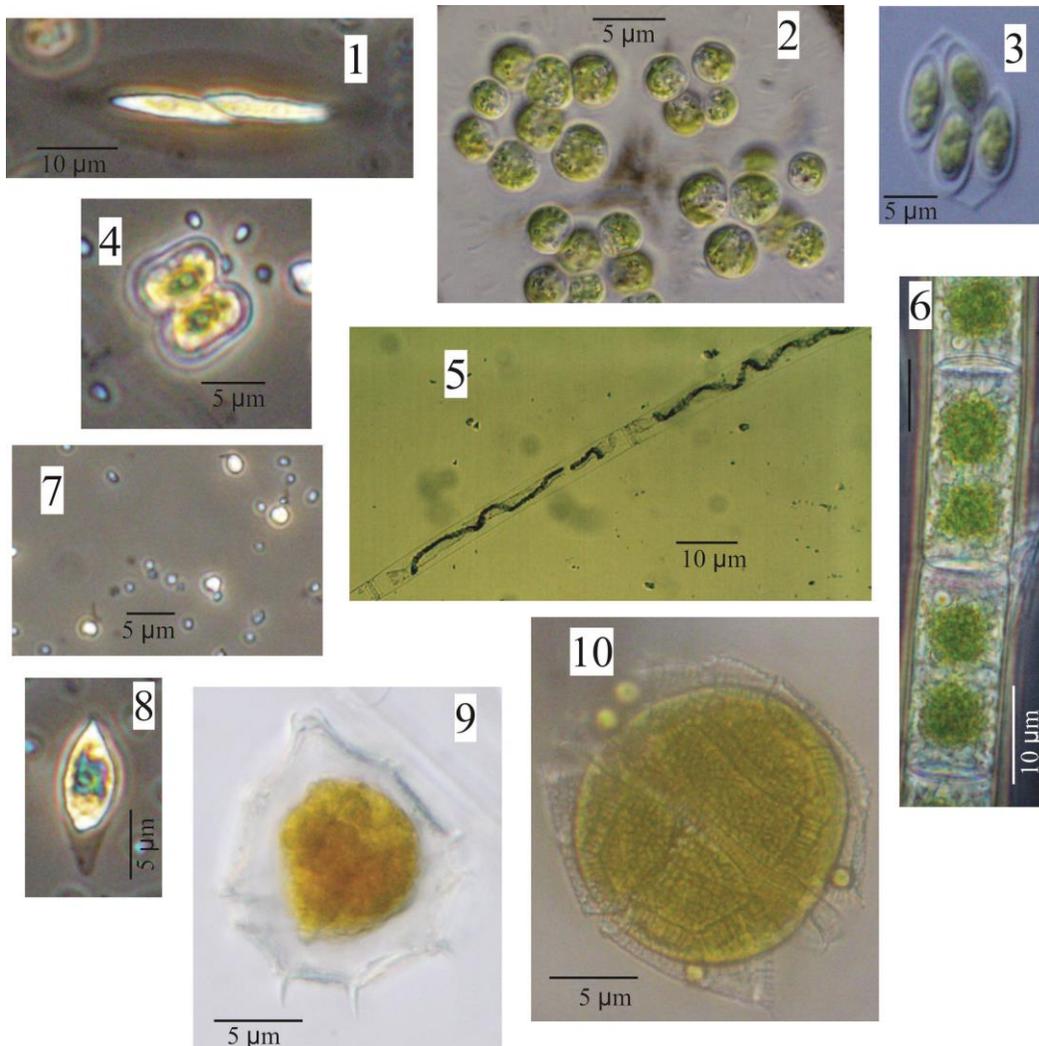


Lámina 1. Micrografías (microscopia de luz) de especies dominantes presentes en el fitoplancton de los lagos El Sol y La Luna. 1. *Ankistrodesmus* sp. 1; 2. *Sphaerocystis schroeteri*; 3. *Oocystis lacustris*; 4. *Cosmarium* sp.; 5. *Mougeotia/Debarya*; 6. *Zygnema* sp.; 7. *Chrysochromulina* aff. *parva*; 8. *Chlamydomonas* sp. 1; 9. *Peridinium umbonatum*; 10. *Peridinium willei*.

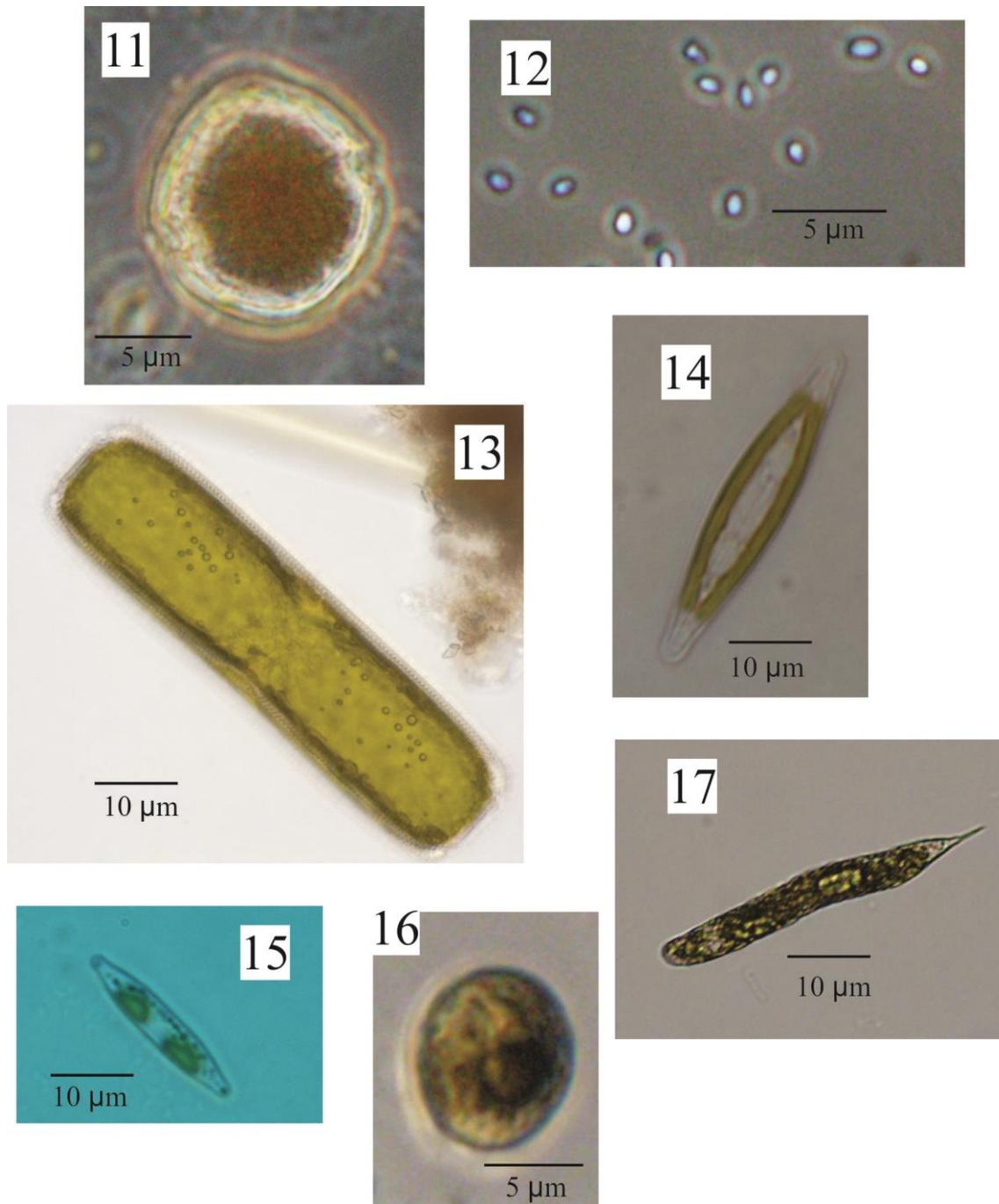


Lámina 1 (cont). 11. *Gymnodinium* sp.; 12. Pico-cyanoprocariotas; 13. *Pinnularia* cf. *viridis*; 14. *Frustulia rhomboides*; 15 *Nitzschia* sp., 16 *Trachelomonas* sp.; 17 *Lepocinclis* sp.

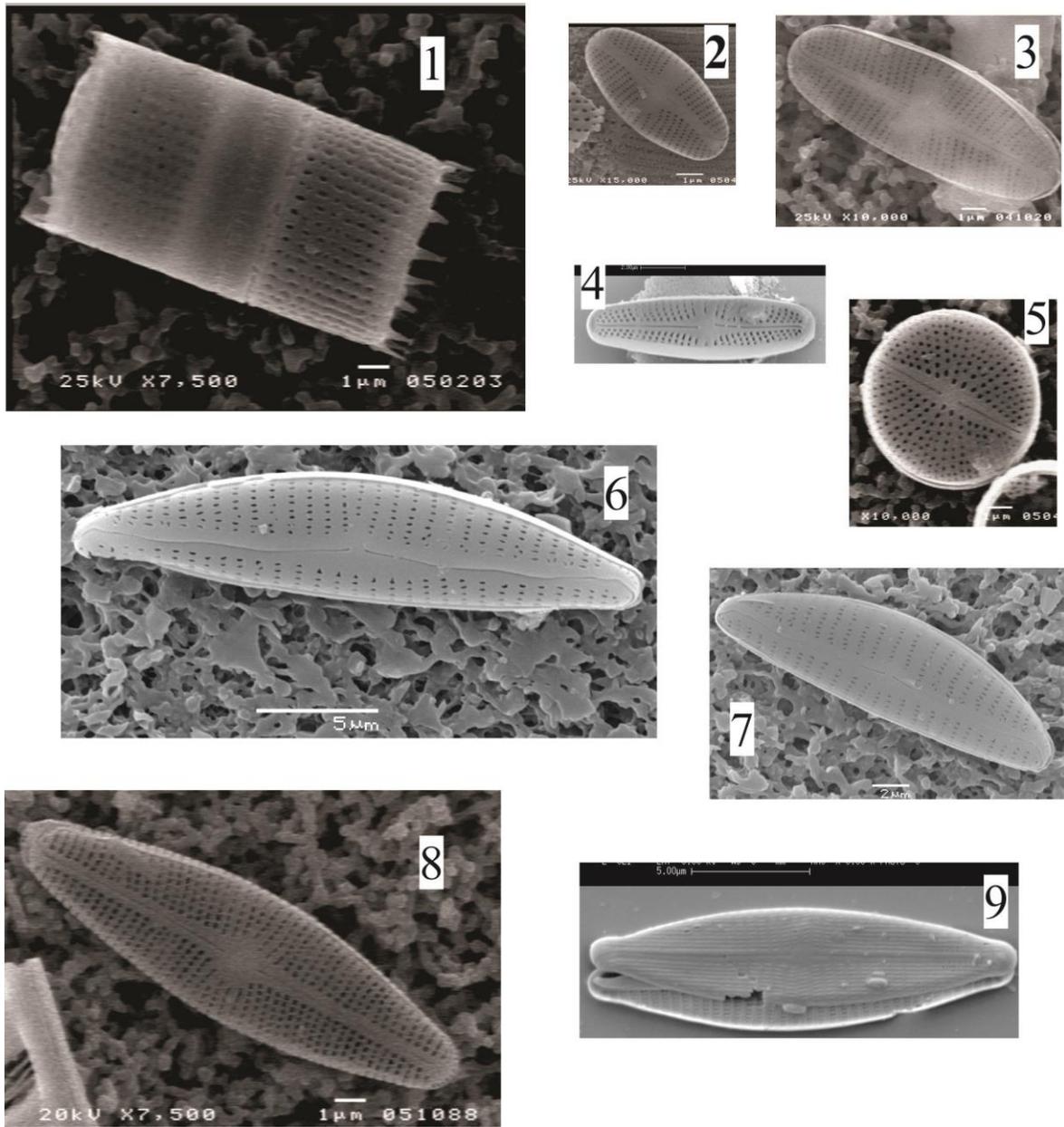


Lámina 2. Micrografías (microscopio electrónico de barrido) de diatomeas dominantes en columna de agua y sedimentos de los lagos El Sol y La Luna. 1. *Aulacoseira distans*; 2. *Psammothidium levanderi*; 3 *Psammothidium helveticum*; 4 *Achnantheidium minutissimum*; 5 *Cavinula pseudocutiformis*; 6. *Encyonema perpusillum*; 7. *Cymbella gracilis*; 8. *Navicula* NTB; 9. *Navicula* NTA.

J Paleolimnol
 DOI 10.1007/s10933-013-9748-0

ORIGINAL PAPER

Environmental impacts of Little Ice Age cooling in central Mexico recorded in the sediments of a tropical alpine lake

E. Cuna · E. Zawisza · M. Caballero ·
 A. C. Ruiz-Fernández · S. Lozano-García ·
 J. Alcocer

Received: 9 May 2013 / Accepted: 3 October 2013
 © Springer Science+Business Media Dordrecht 2013

Abstract The Little Ice Age (LIA), AD 1350–1850, represents one of the most recent, persistent global climate oscillations. In Mexico, it has been associated with temperature decreases of 1.5–2 °C and mountain glacier advances, which are not accurately dated. We present new information about the nature of the LIA in central Mexico based on a decadal-resolution sediment sequence from high-altitude, tropical Lake La Luna, in the Nevado de Toluca volcano. We inferred past climatic and environmental changes using magnetic susceptibility, charcoal particles, palynomorphs, diatoms, cladoceran remains and multivariate statistics. The onset of the LIA corresponds with the beginning of a long-term trend to colder and drier climate ca. AD 1360–1910. The coolest and driest episode, ~AD 1660–1760, which corresponds with

the Maunder Minimum in solar activity, was characterized by a cladoceran assemblage that showed the greatest dissimilarity to the modern one (no modern analogue), with the presence of cold-water species and *Daphnia ephippia*. The beginning of a warming trend ca. AD 1760, was identified by a diatom assemblage dominated by species with affinities for higher pH values (>6) and the greatest dissimilarity to the modern assemblage. This less cold, but still dry period, corresponds with historical reports of cattle and crop losses that predated the Mexican wars of Independence (AD 1810–1821) and Revolution (1910–1924). Modern conditions, established around AD 1910, resemble those during the Medieval Climate Anomaly (ca. AD 1200). No clear evidence of modern, human-induced environmental change was recorded,

E. Cuna (✉) · E. Zawisza · M. Caballero
 Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Mexico, DF, Mexico
 e-mail: estela@geofisica.unam.mx

E. Zawisza
 Research Centre in Warsaw, Institute of Geological Sciences, Polish Academy of Sciences, Twarda 51/55, 00818 Warsaw, Poland

A. C. Ruiz-Fernández
 Mazatlán Academic Unit, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Calz. J. Montes Camarena s/n, 04510 Mazatlán, Sinaloa, Mexico

S. Lozano-García
 Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Mexico, DF, Mexico

J. Alcocer
 Proyecto de Investigación en Limnología Tropical, FES Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. de los Barrios No.1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, Mexico

Published online: 18 October 2013

 Springer

indicating that Lake La Luna is an ideal site in Mexico to monitor future impacts of global change.

Keywords LIA · Central Mexico · Tropical alpine lake · Diatoms · Cladocerans

Introduction

Lakes are excellent sensors of environmental change, and their sediments can provide high-resolution, decadal to sub-decadal records of climate fluctuations over long time-scales (Battarbee 2000). Studies of climate-driven processes in alpine lakes, which are located in sparsely vegetated catchments above tree-line, are less confounded than studies in lowland water bodies, because alpine lakes are not affected by complex soil and vegetation responses to human activities in their catchments. Those factors might otherwise influence external loading of carbon, nutrients, major ions and sediments (Catalan et al. 2002). Alpine lakes are particularly sensitive to climate change, and small differences in temperature between warm and cold periods can strongly affect the duration of ice or snow cover (Koining et al. 2002) and water level, thereby modifying lake water chemistry, the length of the growing period and the composition of aquatic plant and animal populations.

Late Holocene paleoclimate is characterized by a warm interval known as the Medieval Climate Anomaly (MCA), ~AD 1000–1300, which was followed by a highly variable, but generally cold period known as the Little Ice Age (LIA), ~AD 1350–1850 (Crowley and Lowery 2000; Mann et al. 2009). The LIA represents one of the most recent global climatic oscillations with abundant records in the North Atlantic region (Mann et al. 2009). Many authors have related cooling during the LIA with solar forcing, specifically with the lower solar irradiance during the Spörer (1450–1540) and Maunder (1645–1715) solar minima (Bond et al. 2001; Lozano-García et al. 2007). During the Maunder Minimum, solar activity and UV (200–300 nm) irradiance reached particularly low levels (Lean et al. 1995; Lean and Rind 1999). Although the LIA has also been associated with volcanic activity, lower solar irradiance was surely an important forcing during this cooling event (Crowley et al. 2008; Shindell et al.

2003). In Mexico, the LIA has been associated with temperature decreases between 1.5 and 2 °C (Lozano-García et al. 2007; Vázquez-Selem 2011) and mountain glacier advances of about 250 m (Vázquez-Selem 2011; Vázquez-Selem and Heine 2004). It has also been associated with high climate variability and recurrent drought events and epidemics between the fourteenth and nineteenth centuries (Contreras-Servín 2005; Florescano 1980; Metcalfe and Davies 2007; Therrel et al. 2004). The specific impact of the LIA cooling at each location, however, seems to depend on a delicate balance between a reduction in summer rainfall and an increase in winter rainfall, the latter a consequence of higher frequency and intensity of polar outbreaks (“nortes”) (Jáuregui 1997; Lozano-García et al. 2007).

Even though historical records for central Mexico show that the LIA was a period of frequent droughts and epidemics, a more detailed interpretation of the pattern of climate change during this period can be difficult given that such records seldom cover the full interval of the LIA. Geomorphological evidence of glacial advances confirms the cooler conditions during the LIA in the central Mexico highlands, but they are difficult to date accurately (Vázquez-Selem and Heine 2004). Paleolimnological studies, on the other hand, can provide continuous records of environmental impact during the full span of the LIA, providing they have adequate chronologies and temporal resolution (multi- to sub-decadal), and that the climate signal is not masked by anthropogenic impact. The objectives of this work were to: (1) produce a high-resolution, continuous paleolimnological record from a relatively undisturbed site and (2) document the environmental effects of the LIA in central Mexico, specifically its onset, timing of maximum cooling and correlation with drought conditions.

Site description

Lakes La Luna and El Sol are shallow, permanent, alpine water bodies (19°06'N, 99°45'W, 4,200 m a.s.l.) located in the crater of the Nevado de Toluca volcano, central Mexico (Fig. 1). The lake catchments are characterized by andesitic-dacitic boulders, sparse vegetation (alpine meadow) and cold climate. According to the 1970–2000 data from the closest meteorological station (4,110 m a.s.l., smn.conagua.gob.mx), mean annual temperature is 3.8 °C, ranging from an

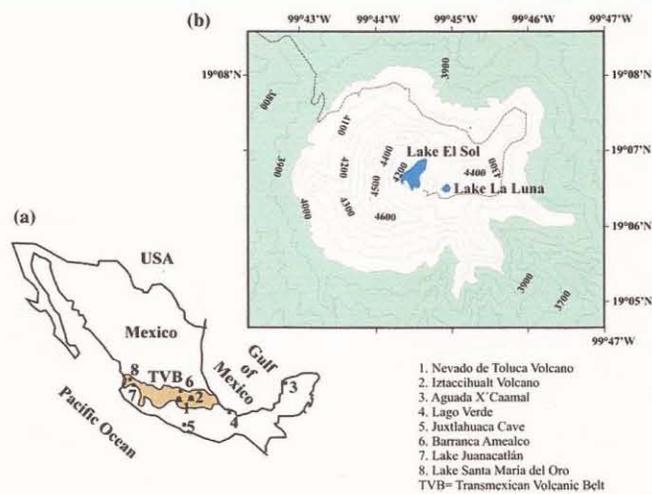


Fig. 1 Location of the study site a Location of Nevado de Toluca and other sites cited in the text; b Lakes El Sol and La Luna, in the crater of the Nevado de Toluca volcano, *shadowed area* represents arboreal vegetation cover

average of 2.4 °C during winter months to 5 °C during the warmest months (April–May). Extreme temperatures range from −9 °C in winter to 19 °C in spring. These lakes have positive water balance, with precipitation (1,213 mm/yr) concentrated during the summer months, exceeding evaporation (824 mm/yr). The waters of Lake La Luna, which originate from precipitation and snowmelt, have high transparency, low pH, low mineral content, and low alkalinity and buffering capacity (Table 1). Currently the lake has no fish. La Luna has been classified as an oligotrophic, warm polymictic lake (Alcocer et al. 2004). During very cold winters such as 2010, however, a thin ice layer can develop.

Materials and methods

A short sediment core (57 cm) was recovered in 2003 from the central part of Lake La Luna using a gravity corer. The core was sealed in a plastic tube and transported to the laboratory where it was cut in half lengthwise, photographed, described (sediment colour, texture, etc.) and sampled. Samples for diatom, chrysophyte cyst and cladoceran analyses were taken

every 1 cm, whereas samples for palynomorphs and charcoal particle analysis were taken every 5 cm. Magnetic susceptibility measurements were carried out every 2 cm using a Bartington MS2C Core Sensor with a 10-cm internal diameter.

Excess ^{210}Pb ($^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$) in the top 14 cm was used for dating, with application of the CFCS (constant flux/constant sedimentation) model (Krishnaswami et al. 1971; Sánchez-Cabeza and Ruiz-Fernández 2012), which assumes constant atmospheric ^{210}Pb flux and constant sediment accumulation rate (SAR). A significant linear correlation between the logarithm of $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ activity and cumulative mass in the sediment core validated use of the CFCS model. The bottom sediment sample (56 cm) was sent to a commercial radiocarbon dating laboratory (Beta Analytic). Results from both dating methods were used to create the age/depth model (Fig. 2).

Additionally, surface sediment samples from the central, deepest area of the lake were collected in the summers of 2003 and 2010 using an Ekman dredge. Samples were removed from the top 2 cm of sediment and preserved with 4 % formaldehyde. Diatom, chrysophyte cyst and cladoceran analyses were also performed on these samples.

Table 1 Range of physicochemical characteristics and trophic state variables for lake La Luna during 2000–2001 (Alcocer et al. 2004) and 2010 (this work), showing mean values and standard deviations (N = number of months sampled, Z = water depth, DO = dissolved oxygen, K_{25} = electric conductivity at 25 °C, HCO_3^- = bicarbonate, Z_{SD} = Secchi disc transparency, P-PO_4 = orthophosphate, DIN = dissolved inorganic nitrogen $-\text{N-NO}_2 + \text{N-NO}_3 + \text{N-NH}_4^-$, Si-SiO_2 = silicates)

Lake La Luna		
Period	2000–2001	2010
N	13	3
Physico-chemical characteristics		
Area (km ²)	0.02	–
Z max (m)	8.2 ± 0.4	9.3 ± 0.5
Temperature (°C)	8.6 ± 1.7	9.4 ± 2.3
DO (mg L ⁻¹)	6.8 ± 0.9	6.9 ± 0.9
K_{25} (μS cm ⁻¹)	14 ± 0.7	9 ± 0.1
pH	4.7 ± 0.3	6.2 ± 0.2
HCO_3^- (mg L ⁻¹)	–	3.9 ± 0.9
Trophic state variables		
Z_{SD} (m)	7.7 ± 1.5	8.3 ± 1.4
P- PO_4 (μg L ⁻¹)	4 ± 4	22 ± 26
DIN (μg L ⁻¹)	365 ± 24	153 ± 107
Si- SiO_2 (μg L ⁻¹)	17 ± 28	230 ± 212
Chlorophyll <i>a</i> (μg L ⁻¹)	< 1	< 1

Diatom samples were prepared by heating with 30 % H_2O_2 and 10 % HCl (Battarbee 1986). They were mounted on slides using Naphrax[®] and a minimum of 500 valves were counted per sample using a light microscope with inter-differential phase contrast (OLYMPUS BX50 1000x) to determine valve concentration (valves per gram dry sediment) and species relative abundance (%). Diatom taxonomy largely followed Krammer and Lange-Bertalot (1986). Teratological diatom valves were counted separately. Chrysophyte cysts were counted, but not identified, during diatom analysis.

Cladoceran samples were prepared following standard methods (Frey 1986). For every microscope slide, 0.1 ml of final solution was used. Identification was made at 100×, 200×, and 400× using an OLYMPUS BX50 light microscope. A minimum of 200 remains from each sample was counted. All cladoceran remains were counted (head shields, shells, postabdomens, postabdominal claws and ephippia). Claws and ephippia of the *Daphnia longispina* group were counted and graphed separately. The identification of cladoceran remains was based on Cervantes-Martinez et al. (2000), Elías-Gutiérrez et al. (2008), Frey (1986) and Sinev and Zawisza (2013). Preliminary cladoceran data were presented in Zawisza et al. (2012).

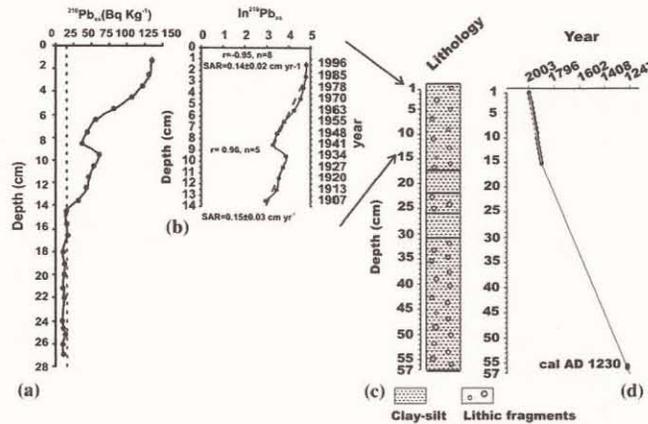


Fig. 2 a Total ²¹⁰Pb activity; the dotted line represents supported ²¹⁰Pb activity. b Logarithmic values of excess ²¹⁰Pb activity and ²¹⁰Pb-derived sediment accumulation rates. c Stratigraphic sequence and d age model for the 57-cm core from Lake La Luna

Samples for pollen analysis (1 cm^3) were prepared according to standard protocols (Faegri and Iversen 1989). Two *Lycopodium clavatum* tablets were added to each sample to allow calculation of pollen concentration (grains cm^{-3}) (Stockmarr 1972). Samples were analyzed at magnifications of $400\times$ and $1,000\times$, using a transmission light microscope (Carl Zeiss Axiostar plus). Counts were made until a pollen sum of 500 grains was attained. Carbon particles ($>100 \mu\text{m}$) and palynomorphs were counted at the same time and in the same slides as pollen. The *Quercus/Pinus* (Q/P) ratio was calculated as an index of temperature change.

Diatoms, cladocerans, palynomorphs and pollen data are presented as relative abundances (%), whereas charcoal particles are presented as total concentration values (Fig. 2). Graphs were prepared using the program TGView 2.0.2 (Grimm 2004). To define diatom and cladoceran zones, stratigraphically constrained incremental sum-of-squares clustering was applied to the diatom and cladoceran percentage data using Edwards and Covali-Sforza's chord distance, using the CONISS clustering subroutine in TILIA software (included in program TGView 2.0.2.).

Detrended correspondence analysis (DCA) was performed to evaluate diatom and cladoceran turnover through time and their association with environmental factors. Modern analogues were calculated as the dissimilarity (analogy degree) between all samples in the fossil record and the modern samples (2003 and 2010 surficial samples). The dissimilarity between samples was calculated using the scores of the DCA first four axes. These analyses were performed using diatom and cladoceran data (percentages) with the R Project (Team 2009) packages vegan (Oksanen et al. 2012) and paleoMAS (Correa-Metrio et al. 2012).

Results

The sediment sequence from Lake La Luna was homogenous in color and texture (silty-clay). Lithic fragments up to 2 mm diameter were present at most depths in the core except 31–26 cm and 22–17 cm (Fig. 2). Significant linear correlations (Student's test, $P < 0.05$) were found between $\ln^{210}\text{Pb}_{\text{ex}}$ and cumulative mass in the sediment core, thus validating the use of the CFCS dating model. The $\ln^{210}\text{Pb}_{\text{ex}}$ profiles obtained showed two regression lines, which indicated

slight changes in linear sediment accumulation rates (SAR) with time (Sánchez-Cabeza and Ruiz-Fernández 2012): $0.14 \pm 0.02 \text{ cm year}^{-1}$ (from surface to 9 cm depth) and $0.15 \pm 0.03 \text{ cm year}^{-1}$ (from 9 to 14 cm depth). These sedimentation rates are, however, comparable within their uncertainties and a mean SAR of $0.14 \pm 0.02 \text{ cm year}^{-1}$ was used to determine that the time elapsed since deposition of sediments at 14 cm depth was 97 ± 7 years. The conventional radiocarbon age for the bottom of the sequence (56 cm) was $800 \pm 40 \text{ BP}$ (Beta-195349), which after calibration (Calib 6, Reimer et al. 2004; Stuiver et al. 2005); gave an age of AD 1230 $+20/-40$, indicating that the record spans the entire LIA. The age model, using the ^{210}Pb and ^{14}C data, assumes a constant sedimentation rate of $0.06 \text{ cm year}^{-1}$ between 14 and 56 cm. Using this age model, the sampling interval of 1 cm provided an average temporal resolution of 7 years for the top 14 cm and 16 years for the rest of the core.

A total of 54 diatom species belonging to 24 genera were identified. The species composition was dominated ($>10\%$) by the benthic taxa *Cavinula pseudocutiformis* (Hust.) D. G. Mann and Stickle, *Encyonema perpusillum* (Cleve-Euler) D. G. Mann, *Navicula* NTA, *Pinnularia microstauron* (Ehrenb.) Cleve, *Psammothidium helveticum* (Hust.) Bukht and Round and *P. levanderi* (Hust.) Bukht and Round. Dominance of benthic diatom taxa is related to the high transparency of water in the lake, which enables photosynthetic activity throughout the water column. Only one facultatively planktonic species was recorded, *Aulacoseira distans* (Ehren) Simonsen (Fig. 3). *Navicula* NTA is an unidentified species characteristic of modern Lake La Luna, which was reported previously by Caballero (1996). This species, as well as *E. perpusillum* and *P. helveticum*, were abundant in the modern samples from Lake La Luna, and show an affinity for the acidic ($\text{pH} < 6$) waters of this lake (Caballero 1996). *Cavinula pseudocutiformis* and *A. distans*, on the other hand, were rare in La Luna, but abundant in higher-pH (>6), neighboring Lake El Sol (Caballero 1996), indicating an affinity for slightly higher pH values. *Pinnularia microstauron*, currently not abundant in La Luna, is known to have a pH optimum of ~ 6 (Battarbee et al. 2011; Marchetto et al. 2009).

Five cladoceran species (*Alona manuela* Sinev and Zawisza, *Alonella pulchella* Herrick, *Chydorus* cf.

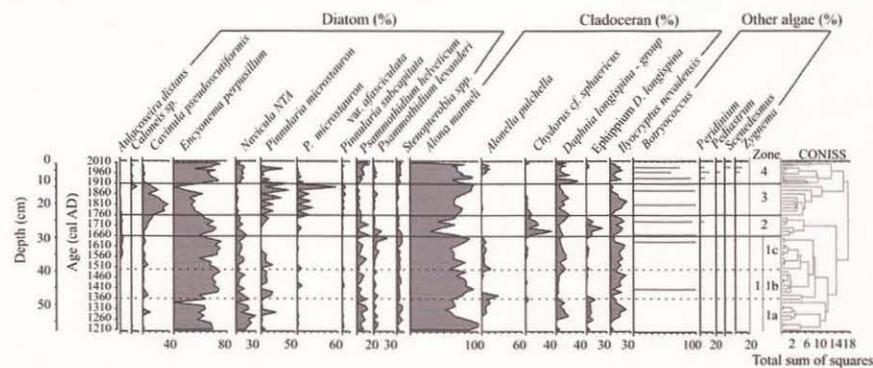


Fig. 3 Relative abundance (%) diagram for the most common diatoms (>2%), cladoceran and chlorophyte taxa identified in the modern and core sediments from Lake La Luna, including the CONISS dendrogram on which zonation was based

sphaericus Müller, *Ilyocryptus nevadensis* Cervantes-Martínez, Gutiérrez-Aguirre and Elías-Gutiérrez and *Daphnia longispina* group Müller), belonging to three families (Chydoridae, Ilyocryptidae, Daphniidae), were recorded in the sediments from Lake La Luna (Fig. 3). The endemic littoral species, *A. manueli* and *I. nevadensis*, together with the planktonic *D. longispina* group, were the dominant (>10%) taxa in the modern lake; these species are tolerant of the low nutrient concentrations and low pH values that prevail in this lake today (Cervantes-Martínez et al. 2000; Sinev and Zawisza 2013; Zawisza et al. 2012). Our observations also confirmed the presence of another littoral species in modern Lake La Luna, *A. pulchella*. This is a species commonly found in the cold-water lakes of the northern United States and Canada (Bennike et al. 2004; Hann and Chengalath 1981). This is the first record of *A. pulchella* in Mexico, as well as the southernmost record for the species (Sinev and Zawisza 2013). *Chydorus cf. sphaericus* is very tolerant of unfavorable climate conditions, especially cold water and low trophic status (Bennike et al. 2004; Sarmaja-Korjonen 2004). It was also present in modern Lake La Luna, but in very low numbers.

Total cladoceran concentration, together with the presence of teratological forms of *Encyonema perpusilla*, total diatom valves and chrysophyte cyst concentrations are presented in Fig. 4. Teratological valves and resting structures such as chrysophyte cysts and *Daphnia longispina*-group ephyppia, are

considered environmental stress indicators. In the case of teratological valves, the stress can be related to high levels of UV radiation (Falasco et al. 2009), and in the case of chrysophyte cysts and *Daphnia ephyppia*, it could be related with unfavourable climate conditions, such as longer and colder winters, and even winter ice cover (Frey 1986).

Among the palynomorphs, five microalgae genera (*Botryococcus*, *Scenedesmus*, *Peridinium*, *Pediastrum* and *Zygnema*), but no aquatic plant pollen were recorded. The chlorophytes, which are currently present in La Luna at very low abundances, are in general favoured by nutrient enrichment (Reynolds 1998).

Total pollen concentration ranged from 609,467 to 158,816 grains cm^{-3} , with the lowest value at 49 cm and highest at 10 cm, and 19 types identified. The pollen record was characterized by high percentages of *Pinus*, *Quercus* and *Abies*. The pollen of these arboreal taxa was transported from the nearby forests below the tree line, however only *Pinus hartwegii* reaches the higher altitudes near the tree line (about 3,500–4,000 m asl). *Quercus* has a preferred distribution in lower altitudes and temperate climates (<2,500 m asl, Villers and López 1995). Increases in *Quercus* relative to *Pinus* (Q/P index, Fig. 4) are therefore interpreted as an indication of more temperate conditions. Pollen of *Zea* and *Typha* were present above 34 cm (~AD 1595). These taxa do not belong to the surrounding alpine grassland vegetation or the

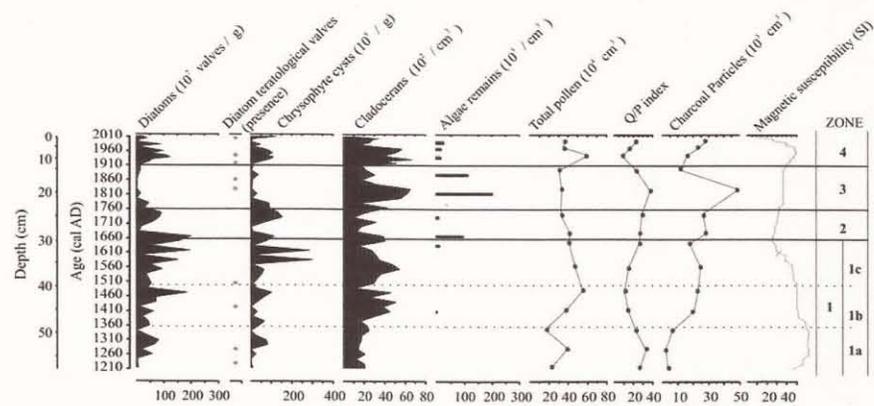


Fig. 4 Total concentration of diatom valves, presence of teratological valves, total concentration of chrysophyte cysts, cladoceran and chlorophyte remains, total pollen concentration,

Q/P index values, charcoal particle concentration and magnetic susceptibility values, plotted against core depth and age

nearby forests. Their presence in the record from Lake La Luna can only be explained by aeolian long-distance transport, which is unlikely given the large size of these grains, or by human transport, which in this lake can be related with religious offerings during periods of prolonged drought, a practice that continues today (Quezada 1995).

Charcoal particles, transported to the lake from nearby fires, are taken as an indication of fire frequency (Clark 1988). Total charcoal concentration (Fig. 4) ranged between 2,286 and 49,789 particles cm^{-3} (lowest value at 53 cm and highest value at 20 cm). Magnetic susceptibility (MS) depends on the concentration of magnetic minerals in the sediment, transported from the catchment to the lake by surface runoff. In this simple catchment, MS can be directly correlated with precipitation. MS ranged between 12.8 and 45.8 SI, with the lowest values (<16 SI) between 32 and 28 cm and the highest values (>40 SI) between 54 and 47 cm (Fig. 4).

CONISS cluster analysis on diatom and cladoceran percentages identified four zones (Fig. 3), with Zone 1 further divided into 3 subzones: Zone 1 from 57 to 29 cm (subzones 1a 57–48, 1b 48–39 and 1c 39–29 cm), Zone 2 from 29 to 24 cm, Zone 3 from 24 to 14 cm and Zone 4 from 14 to 0 cm. According to the age model, these depths correspond with the following ages: Zone 1 from AD 1230 to 1660

(subzones 1a AD 1230–1360, 1b 1360–1500 and 1c 1500–1660), Zone 2 from 1660 to 1760, Zone 3 from 1760 to 1910 and Zone 4 from 1910 to 2003.

With respect to the DCA and the modern analogue analyses based on diatom assemblages (Fig. 5), DCA Axis 1 (eigenvalue 0.30, axis length 2.61) showed low sample scores (<0.5) in the oldest part of the core (Zone 1 and 2) and in the most recent samples (Zone 4). In these same intervals, the dissimilarity to modern diatom assemblages was lowest (<1), with a similar-to-modern diatom assemblage dominated by *Encyonema perpusillum*, *Navicula* NTA and *Psammothidium helveticum* (Figs. 3, 5). On the other hand, the highest DCA Axis 1 sample scores (>0.5) and the highest dissimilarity to modern diatom flora (>1) were recorded between depths 24 and 14 cm (Fig. 5). These depths, which correspond to Zone 3, have a non-modern-analogue diatom assemblage dominated by *Cavinula pseudoscutiformis*, *Pinnularia microstauron* and its variety *afasciculata*, and the lowest values of *Encyonema perpusillum*, *Navicula* NTA, *Psammothidium helveticum* and *Stenopterobia* spp. (Fig. 3). Given the ecological characteristics of these taxa (Battarbee et al. 2011; Caballero 1996), this assemblage is indicative of higher pH values (>6) and therefore this DCA Axis 1 is considered to show a pH gradient, with higher scores correlating with higher pH values.

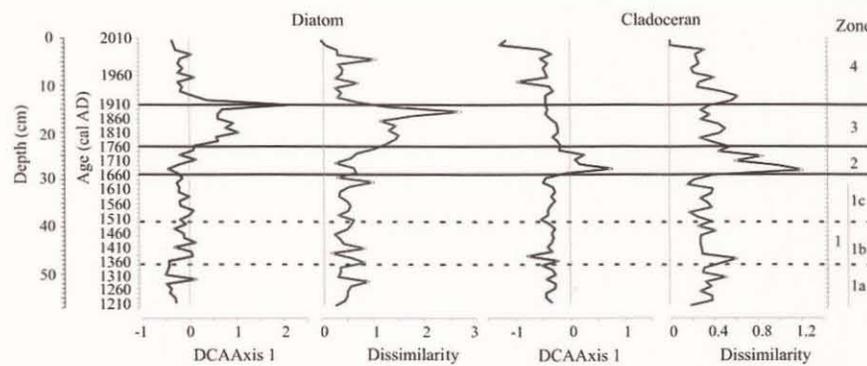


Fig. 5 DCA Axis 1 scores for samples following either their diatom and cladoceran assemblages (percentages) and modern analogue dissimilarity values for diatom and cladoceran

When the DCA and modern-single-analogue method were performed using the cladoceran assemblages, the DCA Axis 1 (eigenvalue 0.19, axis length 1.85) showed low sample scores (<0.2) in the oldest part of the core (Zone 1) and in the most recent samples (Zones 3 and 4). In these same intervals, the dissimilarity to modern fauna was lowest (<0.6). These zones have a similar-to-modern cladoceran assemblage, with *Alona manueli*, *Iliocryptus nevadensis* and the planktonic *Daphnia longispina* group. The highest DCA Axis 1 sample scores (>0.2) and the highest dissimilarity (>0.6) to modern cladoceran fauna were recorded between depths of 31 and 25 cm (Fig. 5). These depths correspond to Zone 2, a zone that was characterized by abundance of cold-water-tolerant species *Chydorus cf. sphaericus* and *Daphnia longispina*-group ephippia, and by the lowest values of endemic littoral species *Alona manueli*. Given the ecological affinities of these species, this DCA Axis 1 is considered to represent temperature, with the highest scores correlating with lower temperatures.

Discussion

Lake evolution during the last 800 years

Zone 1 (~AD 1230–1660)

Oldest sediments (~AD 1230–1360; subzone 1a) represent the end of the MCA. The *E. perpusillum*-

assemblages (percentages) between surface sediment sample (2010) and core sediment samples

dominated assemblage of that time indicates low pH ($\text{pH} < 6$) and ultra-oligotrophic waters. Presence of teratological valves suggests environmental stress, which could be related with exposure to high ultraviolet radiation characteristic of high-altitude lakes with transparent water (Falasco et al. 2009). The low frequency of cladoceran remains and especially the occurrence of ephippia of the *D. longispina*-group, also support the idea of environmental stress (Bennike et al. 2004; Frey 1986). It is highly probable that during this time, low nutrient and pH conditions limited algal growth (Reynolds 1998), which explains the absence of other algal remains, and as a consequence, limited zooplankton development.

Low numbers of charcoal particles (low frequency of forest fires) and high magnetic susceptibility (high surface runoff and transport of terrestrial material to the lake), suggest relatively moist conditions. The high Q/P index is consistent with the inference for relatively warm conditions, correlating with the end of the MCA. Nevertheless, the load of nutrients and minerals entering the lake was seemingly low, reflecting the characteristics of the small catchment area (bare rocks, poor soil development, and limited vegetal cover).

Around AD 1360 (subzone 1b, ~AD 1360–1500), lower magnetic susceptibility values, together with an increase in charcoal particles (lower runoff and higher forest fire frequency), suggest the beginning of a long-term (~500-year) tendency to drier conditions that

marks the transition between the MCA and the LIA. A shallower lake is supported by a decrease in planktonic cladocerans, which reached their lowest density (5 %) in the core. The lower Q/P index suggests slightly cooler conditions.

After AD 1500 (subzone 1c, ~AD 1500–1660), an increase in *Aulacoseira distans* is recorded. This facultatively planktonic species has been associated with particularly cold winters (Wolfe and Härdling 1996). Slightly lower temperature is also indicated in the subfossil cladoceran assemblages, mostly by an increase in *Alonella pulchella*. A decrease in pH is inferred from the lower values of *Pinnularia microstauron* (optimum pH ~ 6) at the top of the zone. The high abundance of chrysophyte cysts at the end of this period also indicates unfavorable or stressful conditions related to more acidic, shallower and cooler waters. The absence of teratological valves at the top of the zone could be related with a reduction in ultraviolet radiation that coincided with the beginning of the Maunder sunspot minimum (~AD 1645–1715). Lower magnetic susceptibility values and pollen concentrations, as well as an increase in charcoal particles, provide evidence for the continued tendency toward drier conditions. Pollen of *Zea* and *Typha* were recovered in this section of the sequence and, as discussed earlier, can be indicative of ceremonial offerings for rain.

Zone 2 (~AD 1660–1760)

The non-modern-analogue cladoceran assemblage, dominated by *Chydorus cf. sphaericus* and *Daphnia longispina* ephippia, is present in this zone, indicating the coldest conditions in the sequence, with seasonal or periodic environmental stress favoring the production of ephippia. In the diatom record, the presence of *A. distans* (Fig. 3) is also consistent with very cold conditions. The lowest magnetic susceptibility values in the core, together with the absence of lithic fragments in the sediment, a decrease in pollen concentration and an increase in charcoal particles, show a continuation of the long-term trend toward dry conditions. This zone therefore corresponds to the coldest and driest period in the record.

It is estimated that the altitude of the glacier equilibrium line in central Mexico (Iztaccihuatl volcano, Fig. 1) during the LIA was at 4,500 m asl, a 250-m depression (Vázquez-Selem 2011). Even

though the Nevado de Toluca (4,558 m asl) was not high enough to develop true glaciers during the LIA, there is geomorphological evidence of the presence of rocky glaciers, but their exact age has not been established (Vázquez-Selem 2011; Vázquez-Selem and Heine 2004). It is possible that rocky glaciers were present in the Nevado de Toluca crater during this interval. Under this scenario, it is very likely that Lake La Luna (4,200 m a.s.l.) had a seasonal ice cover during this time, similar to the thin ice cover observed in March 2010, during a particularly cold winter. Cold conditions with periods of ice cover and very low nutrient levels could have limited diatom growth, as indicated by a decline in diatom abundance (Reynolds 1998). Absence of teratological valves extends to this period, which still corresponds to the Maunder minimum in solar activity (~AD 1645–1715).

Zone 3 (~AD 1760–1910)

During this period, the non-modern-analogue diatom assemblage was dominated by *Cavinula pseudoscutiformis* and *Pinnularia microstauron*, with the lowest values of acidophilic *Encyonema perpusillum*, *Psammothidium helveticum* and *Stenopterobia* spp. This assemblage is indicative of the highest pH values (>6) in the sequence. Cladocerans show a lower density of ephippia and of the cold-water-tolerant *Chydorus cf. sphaericus*, suggesting an increase in temperature. In high-altitude lakes, the regulation of acid–base equilibrium is more closely dictated by climate. In fact, temperature has been demonstrated to exert a first-order control on pH in several poorly buffered lakes in Alpine and Arctic regions (Koinig et al. 1998; Sommaruga-Wögrath et al. 1997). In those studies, warming trends were related to higher pH values and cooling was associated with lower pH values. In the record from Lake La Luna, a similar relationship between climate and pH is observed. The end of the LIA is marked by an increase in temperature, which is related to an increase in pH values.

This zone also shows the highest Q/P index values and charcoal particle concentrations in the core, also indicative of increasing temperatures and higher frequencies of forest fires in the region. An increase in lake nutrient levels is also suggested by the highest concentration of algae remains, especially *Botryococcus*. Higher productivity, together with sediment resuspension in a shallower lake, could lead to reduced

water transparency, limiting the amount of light reaching the bottom of the lake and explaining the very low diatom abundance in this part of the record.

Zone 4 (~AD 1910–2003)

During the last several decades, conditions in Lake La Luna have become similar to those that prevailed in Zone 1, nearly 500 years before. A significant decrease in algae remains and an increase in diatom numbers are interpreted as a return to higher water transparency. Reappearance of an *E. perpusillum*-dominated assemblage indicates a return to lower pH conditions (<6). Algae remains, however, are more abundant than in Zone 1, indicating higher nutrient levels.

During modern times, the higher Q/P index and charcoal particle numbers followed the temperature increase at the beginning of the twentieth century. This increasing temperature trend is associated with the presence of teratological valves, indicative of higher ultraviolet radiation.

The increase in magnetic susceptibility and pollen concentration suggests higher precipitation and higher water level. In the first part of the twentieth century, a reduction in algae remains and disappearance of planktonic cladocerans (*Daphnia longispina*-group) was observed. This is taken as evidence of fish predation and could be the consequence of failed introductions of rainbow trout in this lake during the 1940s or 1950s, when government policies promoted fish introductions in several water bodies in central Mexico.

Ecosystem responses and climatic variability

The Lake La Luna sequence is a decadal-resolution record that covers the last 800 years and provides a detailed sequence of events that document the climatic impact of the LIA in central Mexico. In the record from Lake La Luna, it is clear that environmental change had a different effect on each of the biological groups studied. Each group displayed a different timing with respect to maximum change that correlated with ecological thresholds relevant for that group. The transition between the MCA and the LIA is dated at ~AD 1360 (subzone 1b) and is recorded as the beginning of a long-term trend to cooler and drier conditions, with lower magnetic susceptibility and higher charcoal particle concentrations. Dry

conditions persisted until ~AD 1910 (end of Zone 3). Chrysophytes were the first to respond to the cooling trend, perhaps a response to seasonal ice cover, with an increase in cysts at about ~AD 1600. At that time, diatoms showed a minor change in their assemblage, mostly expressed as an increase in *A. distans*. A major change in the cladoceran assemblage followed, at ~AD 1660, when the *Chydorus* cf. *sphaericus*-dominated assemblage was established, defining the coolest and driest episode during the LIA, between ~AD 1660 and 1760 (Zone 2). During that time, longer and colder winters probably favored the presence of rocky glaciers within the Nevado de Toluca crater (Vázquez-Selem 2011; Vázquez-Selem and Heine 2004) as well as a seasonal ice cover on Lake La Luna.

Diatoms did not seem to respond to this cooling. Rather, their main assemblage change occurred at the end of the LIA. At the transition between colder and warmer conditions, presence of the *Cavinula pseudoscutiformis*-dominated assemblage, along with the decrease in acidophilic species *Encyonema perpusillum*, *Psammothidium helveticum* and *Stenopterobia* spp., defines a period with highest pH values in the lake (pH > 6) between ~AD 1760 and 1910 (Zone 3). At that time, the cladocerans show a gradual change towards their previous (similar-to-modern) assemblage. Algae also reacted to this transition by reaching their highest abundances, providing evidence that nutrient levels and turbidity were also higher. This period at the end of the LIA cooling suggests that under a future global warming scenario, the pH of water in Lake La Luna can be expected to increase.

After ~AD 1910, a trend towards higher moisture marks the end of the non-modern-analogue situation in the diatom assemblage, with the establishment of modern conditions that are very similar to those during the MCA. The modern lake, however, seems to be slightly less oligotrophic than during the MCA, as it has higher chlorophyte populations today. Except for the temporary loss of planktonic cladocerans around ~AD 1940, which may reflect failed attempts to introduce fish, our data show little evidence for human impact on the lake.

Comparison with other climate records

The LIA has been identified in several palaeoclimate records as a period of colder, but variable climate

conditions (Jones and Mann 2004; Mann et al. 2009). Historical records from Mexico have shown this climate variability as a series of drought events between the fourteenth and nineteenth centuries (Contreras-Servin 2005; Florescano 1980; Metcalfe and Davies 2007; Therrel et al. 2004). Here we focus on the continuous, well-dated paleoclimatic records that cover the full LIA period in Mesoamerica. These include the Ti records from Lakes Santa María del Oro and Juanacatlán in western Mexico (Sosa-Nájera et al. 2010; Metcalfe et al. 2010), the dendrochronological record from Barranca Amealco in central Mexico (Stahle et al. 2011), the stalagmite record from Juxtlahuaca Cave in southern Mexico (Lachniet et al. 2012), diatom and pollen data from Lago Verde, in east-central Mexico (Lozano-García et al. 2007) and the oxygen isotope data from a sediment core collected in Aguada X'Caamal, Yucatan, Mexico (Hodell et al. 2005) (Fig. 1). Except for Lago Verde, all these records are sensitive to precipitation rather than temperature and correspond to areas with a net hydrological deficit. Lago Verde is also sensitive to temperature and corresponds to one of the wettest regions in Mexico, with a positive hydrological balance.

In Lake La Luna we identified the onset of the LIA at AD 1360 as the beginning of a period of drier conditions that lasted until AD 1910. In most of the previously mentioned paleoclimate records from Mesoamerica, the MCA to LIA transition is also recorded as a change to drier conditions that is dated to between AD 1365 and 1400, with a second dry spell from 1650 to 1780 (Fig. 6). At Juxtlahuaca Cave, the drying trend is delayed and its onset is not recorded until ~ AD 1500. Only at Lago Verde is the beginning of the LIA (ca. AD 1350) recorded by an increasing trend in moisture. At this site, unlike the others, the analyzed climate proxies are sensitive to both temperature and moisture, and the record shows two deep-water phases that follow the Spörer and Maunder minima in solar activity (Lozano-García et al. 2007).

Dry tropical climatic conditions during the LIA have been explained by a more southerly position of the Intertropical Convergence Zone (ITCZ), inferred from low Ti concentrations between AD 1500 and 1800 in the marine Cariaco Basin record, north of Venezuela (Haugh et al. 2001, 2005), and by the prevalence of El Niño-like conditions (Lachniet et al. 2012; Mann et al. 2009). Both climate mechanisms

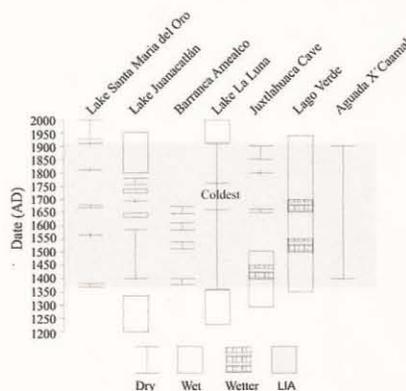


Fig. 6 Climate trends during the LIA identified in seven long, continuous, well-dated paleoenvironmental records from central Mexico. For site locations, see Fig. 1

reduce summer precipitation over most of Mexico, explaining the general agreement of most paleoclimate records with respect to dry conditions during the onset of the LIA. The record from Lago Verde (Fig. 1) (Lozano-García et al. 2007) indicates that this reduced summer precipitation signal will be evident as drought conditions, depending of course, on the local water balance, a factor that contributes to the different timing of drought recorded at each site. In the central Mexico highlands, where the water balance is usually negative, the drought signal is expected during the LIA, being more intense at sites with a higher water deficit. At Los Tuxtlas, where the water balance is positive, reduced summer precipitation was not sufficient to generate drought. On the contrary, the LIA is recorded as a wet period, given that more frequent polar outbreaks brought higher winter moisture and a more even distribution of precipitation throughout the year (Jáuregui 1997; Lozano-García et al. 2007). Lake La Luna, a high-altitude water body, has a moister climate than most other sites in central Mexico and currently has a slightly positive water balance. This allowed the relatively shallow lake (~10 m) to persist even during the coolest and driest episode of the LIA.

The role of more frequent polar outbreaks is an important climate factor to be considered, as it leads to colder and more humid winters, bringing the necessary moisture for the expansion of mountain glaciers on the

Transmexican Volcanic Belt, as documented by geomorphological evidence (Vázquez-Selem 2011), even under reduced summer precipitation. According to the La Luna record, cold winter conditions were established by AD 1600, with the coldest period between 1660 and 1760, an interval that broadly corresponds with the Maunder Minimum in solar activity, and which also correlates with the second of the two deep-water episodes at Lago Verde (Fig. 6). This interval is also consistent with the timing of the coldest northern hemisphere temperatures during the last millennium (Jones and Mann 2004; Matthews and Briffa 2005). We suggest that this period corresponds to the timing of the LIA glacier advances in central Mexico.

Within this climate context, drier than usual years during the LIA, recorded as famines and droughts in historical records (Endfield and O'Hara 1997), could correlate with years that had milder winters, less frequent polar outbreaks and lower winter moisture. This condition would lead, subsequently, to particularly dry springs. This climate scenario seems to explain the period between 1760 and 1910, at the end of the LIA, when less cold, but relatively dry conditions persisted at La Luna. The regional signal during this time seems to be less coherent among the long, continuous Mesoamerican records, but is shared by at least some of them such as Aguada X'Caamal (Fig. 6). This time correlates with the historical reports of low winter rainfall, shorter rainy seasons, and severe agricultural and cattle losses predating the Mexican wars of Independence (1810–1821) and Revolution (1910–1924) (Contreras-Servín 2005; Florescano 1980; Kienel et al. 2009; Swan 1981).

Lake La Luna is a sensitive ecosystem that responds rapidly to climate change. Biological assemblages that showed rapid changes during the LIA have remained relatively stable during the last few decades. These modern assemblages resemble those in the lake ~500 years ago, during the MCA, supporting the idea that MCA temperatures were similar to those recorded during the twentieth century (Crowley and Lowery 2000). This lake shows no clear evidence of modern, human-induced environmental change, which highlights the relevance of its frequent monitoring, as it can be considered a sentinel for future global change impacts in central Mexico.

Acknowledgments This work had partial financial support from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (INFR-2013-

01/204818) and from the Universidad Nacional Autónoma de México: DGAPA-PAPIIT—IN105009 and Programa de Investigación en Cambio Climático (PINCC), UNAM, “Los lagos del Nevado de Toluca, México: centinelas para la detección y análisis del cambio global”. The Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna (CEPANAF, Secretaría de Ecología, Gobierno del Estado de México) provided the permit for scientific research at the Parque Nacional Nevado de Toluca. The authors acknowledge Luis M. Mandujano, Director of the National Park Nevado de Toluca, for the facilities provided and Alejandro Rodríguez, for his assistance during field work. EC gratefully acknowledges the support from the Postgraduate Program in Biological Sciences of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and the economic support from CONACyT for her PhD research.

References

- Alcocer J, Oseguera LA, Escobar E, Peralta L, Lugo A (2004) Phytoplankton biomass and water chemistry in two high mountains, tropical lakes in central Mexico. *Arct Antarct Alp Res* 36:342–346
- Battarbee RW (1986) Diatom analysis. In: Berglund BE (ed) *Handbook of holocene palaeoecology and palaeohydrology*. Wiley, Chichester, pp 527–570
- Battarbee RW (2000) Paleolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record. *Quatern Sci Rev* 19:107–124
- Battarbee RW, Simpson HB, Curtis C (2011) A reference typology of low alkalinity lakes in the UK based on pre-acidification diatom assemblages from lake sediment cores. *J Paleolimnol* 45:489–505
- Bennike O, Sarmaja-Korjonen K, Seppänen A (2004) Reinvestigation of the classic late-glacial Bølling S₀ sequence, Denmark: chronology, microfossils, cladocera and chydorid ephippia. *J Quatern Sci* 19:465–478
- Bond G, Kromer B, Beer J, Muscheler R, Evans MN, Showers W, Hoffmann S, Lotti-Bond R, Hajdas I, Bonani G (2001) Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. *Science* 294:2130–2136
- Caballero ME (1996) The diatom flora of two acid lakes in central Mexico. *Diatom Res* 11:227–240
- Catalan J, Ventura M, Brancelj A, Granados I, Thies H, Nickus U, Korhola A, Lotter AF, Barbieri A, Stuchlik E, Lien L, Bitusik P, Buchaca T, Camarero L, Goudsmit GH, Kopáček J, Lemeke G, Livingstone DM, Müller B, Rautio M, Šiško M, Sorvari S, Šporka F, Strunecy O, Toro M (2002) Seasonal ecosystem variability in remote mountain lakes: implications for detecting climatic signals in sediment records. *J Paleolimnol* 28:25–46
- Cervantes-Martínez A, Gutiérrez-Aguirre M, Elias-Gutiérrez M (2000) Description of *Ilicryptus nevadensis* (Branchiopoda, Anomopoda), a new species from high altitude water lake in the volcano Nevado de Toluca, Mexico. *Crustaceana* 354:311–321
- Clark JS (1988) Particle motion and the theory of charcoal analysis: source area, transport, deposition, and sampling. *Quat Res* 30:67–80

- Contreras-Servin C (2005) Las sequías en México durante el siglo XIX. *Investig Geog* 56:118–133
- Correa-Metrio A, Urrego DH, Cabrera KR, Bush MB (2012) paleoMAS: paleoecological analysis. p. The R project for statistical computing
- Crowley TJ, Lowery TS (2000) How warm was the medieval warm period? *Ambio* 29:51–54
- Crowley TJ, Zielinski G, Vinther B, Udisti R, Kreutz K, Cole-Dai J, Castellano E (2008) Volcanism and the little ice age. *PAGES News* 16:22–23
- Eliás-Gutiérrez M, Suarez-Morales E, Gutiérrez-Aguirre MA, Silva-Briano M, Granados-Ramírez JG, Gartiás-Espejo T (2008) Cladocera y copepoda de las aguas continentales de México: Guía ilustrada. UNAM, ECOSUR, SEMARNAT, CONACYT, CONABIO, México
- Endfield GH, O'Hara SL (1997) Conflicts over waters in "The Little Drought Age" in Central México. *Environ Hist* 3:255–272
- Fægri K, Iversen J (1989) Textbook of pollen analysis. Wiley, New York
- Falasco E, Bona F, Badino G, Hoffmann L, Ector L (2009) Diatom teratological forms and environmental alterations a review. *Hidrobiologia* 623:1–35
- Florescano E (1980) Análisis histórico de las sequías en México. Secretaría de Agricultura y Recursos Hídricos, México
- Frey DG (1986) Cladocera analysis. In: Berglund BE (ed) Handbook of holocene palaeoecology and palaeohydrology. Wiley, Chichester, pp 667–692
- Grimm EC (2004) Tilia and TiliView 2.0.2 Illinois State Museum. Research and Collection Center, Springfield, Illinois
- Hann BJ, Chengalath R (1981) Redescription of *Alonella pulchella* Herrick, 1884 (Cladocera, Chydoridae), and a description of the male. *Crustaceana* 41:249–262
- Haugh GH, Hughen KA, Sigman DM, Peterson LC, Röhl U (2001) Intertropical convergence zone through the holocene. *Science* 293:1304–1308
- Hodell DA, Brenner M, Curtis JH, Medina-González R, Ildelfonso Chan Can E, Albornaz-Pat A, Guilderson TP (2005) Climate change on the Yucatán Peninsula during the little ice age. *Quat Res* 63:109–121
- Jáuregui E (1997) Climate changes in Mexico during the historical and instrumented periods. *Quat Int* 43–44:7–17
- Jones PD, Mann ME (2004) Climate over past millenia. *Rev Geophys* 42: RG2002
- Kienel U, Bowen SW, Byrne R, Park J, Bohnel H, Dulski P, Luhr JF, Siebert L, Haug GH, Negendank JFW (2009) First lacustrine varve chronologies from Mexico: impact of droughts, ENSO and human activity since AD 1840 as recorded in maar sediments from Valle de Santiago. *J Paleolimnol* 42:587–609
- Koinig KA, Schmidt R, Sommaruga-Wögrth S, Tessadri R, Psenner R (1998) Climate change as the primary cause for pH shifts in a high alpine lake. *Water Air Soil Pollut* 104:167–180
- Koinig KA, Kamenik C, Schmidt R, Agusti-Panareda A, Appleby P, Lami A, Prazakova M, Rose N, Schnell ØA, Tessadri R, Thompson R, Psenner R (2002) Environmental changes in an alpine lake (Gossenköllesee, Austria) over the last two centuries—the influence of air temperature on biological parameters. *J Paleolimnol* 28:147–160
- Krammer K, Lange-Bertalot H (1986–1991) Süswasser flora von Mitteleuropa. 2 (Teil 1–4). Stuttgart-Jena: VEB Gustav Fischer, Germany
- Krishnaswami S, Lal D, Martin J, Meybeck M (1971) Geochronology of lake sediments. *Earth Planet Sci Lett* 11:407–414
- Lachniet MS, Bernal JP, Asmerom Y, Polyak V, Piperno D (2012) A 2400 yr Mesoamerican rainfall reconstruction links climate and cultural change. *Geology* 40:259–262
- Lean J, Rind D (1999) Evaluating sun-climate relationships since the Little Ice Age. *J Atmos Solar Terrest Phys* 61:25–36
- Lean J, Beer J, Bardley R (1995) Reconstruction for solar irradiance since 1610: implications for climate change. *Geophys Res Lett* 22:3195–3198
- Lozano-García MS, Caballero M, Ortega B, Rodríguez A, Sosa S (2007) Tracing the effects of the little ice age in the tropical lowlands of Eastern Mesoamerica. *Proc Nat Acad Sci* 104:16200–16203
- Mann ME, Zhang Z, Rutherford S, Bradley RS, Hughes MK, Shindell D, Ammann C, Faluvegi G, Ni F (2009) Global signatures and dynamical origins of the little ice age and medieval climate anomaly. *Science* 326:1256–1260
- Marchetto A, Rogora M, Boggero A, Musazzi S, Lami A, Lotter AF, Tolotti M, Thies H, Psenner R, Massafiero J, Barbieri A (2009) Response of alpine lakes to major environmental gradients, as detected through planktonic, benthic and sedimentary assemblages. *Adv Limnol* 62:419–440
- Matthews JA, Briffa KR (2005) The "Little Ice Age", reevaluation of an evolving concept. *Geogr Ann* 87 A: 17–36
- Metcalfe S, Davies S (2007) Deciphering recent climate change in central Mexican lake records. *Clim Change* 83:169–186
- Metcalfe SE, Jones MD, Davies SJ, Noren A, Mackenzie A (2010) Climate variability over the last two millennia in the North American Monsoon region, recorded in laminated lake sediments from Laguna de Juanacatlán, México. *Holocene* 20:1195–1206
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens H, Wagner H (2012) Vegan: Community Ecology Package. p. R package
- Quezada N (1995) Congregaciones de indios y grupos étnicos: el caso del Valle de Toluca y zonas aledañas. *Rev Complut Hist Am* 21:141–166
- Reimer PJ, Baillie MG, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Bertrand CJ, Blackwell PG, Buck CE, Burr GS, Cutler KB, Damon PE, Edwards RL, Fairbanks RG, Friedrich M, Guilderson TP, Hogg AG, Hughen KA, Kromer B, McCormac G, Manning S, Ramsey CB, Reimer RW, Remmele S, Soudthorn JR, Stuiver M, Talamo S, Taylor FW, van der Plicht J, Weyhenmeyer CE (2004) IntCal04 terrestrial radiocarbon age calibration, 0–26 cal kyr BP. *Radiocarbon* 46:1029–1058
- Reynolds CS (1998) What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status. *Hydrobiologia* 369–370:11–26
- Sánchez-Cabeza JA, Ruiz-Fernández AC (2012) 210Pb sediment radiochronology: an integrated formulation and classification of dating models. *Geochim Cosmochim Acta* 82:183–200

- Sarmaja-Korjonen K (2004) Chydorid ephippia as indicators of past environmental changes—a new method. *Hydrobiologia* 526:129–136
- Shindell DT, Schmidt GA, Miller RL, Mann ME (2003) Volcanic and solar forcing of climate change during the pre-industrial era. *J Climate* 16:4094–4107
- Sinev AY, Zawisza E (2013) Comments on cladocerans of crater lakes of the Nevado de Toluca Volcano (Central Mexico), with the description of a new species. *Alona manueli* sp. n. *Zootaxa* 3647:390–400
- Sommaruga-Wögrath S, Koinig KA, Schmidt R, Sommaruga R, Tessadri R, Psenner R (1997) Temperature effects on the acidity of remote alpine lakes. *Nature* 387:64–67
- Sosa-Nájera S, Lozano-García S, Roy PD, Caballero M (2010) Registro de sequías históricas en el occidente de México con base en el análisis elemental de sedimentos lacustres: El caso del lago de Santa María del Oro. *Bol Soc Geol Mex* 62:437–451
- Stahle DW, Villanueva-Díaz J, Burnette DJ, Cerano-Paredes J, Heim RR, Fye FK, Acuna-Soto R, Therrell MD, Cleave-land MK, Stahle DK (2011) Major Mesoamerican droughts of the past millennium. *Geophys Res Lett* 38:1–4. doi:10.1029/2010GL046472
- Stockmarr J (1972) Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen Spores* 13:615–621
- Stuiver M, Reimer PJ, Reimer RW (2005) Radiocarbon Calibration Program CALIB Rev 5.0.1
- Swan SL (1981) Mexico in the Little Ice Age. *J Interdiscip Hist* 11:633–648
- Team RDC (2009) R language and environment for statistical computing. Austria, Vienna
- Therrell MD, Stable WD, Acuña-Soto R (2004) Aztec drought and the “curse of one rabbit”. *Bull Am Meteor Soc* 85:1263–1272
- Vázquez-Selem L (2011) Las glaciaciones en las montañas del centro de México. In: Caballero M, Ortega B (eds) Escenarios de cambio climático: Registros del Cuaternario en América Latina I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 215–238
- Vázquez-Selem L, Heine K (2004) Late Quaternary glaciation of Mexico. In: Ehlers J, Gibbard PL (eds) Quaternary glaciations—extent and chronology, part III: South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica. Elsevier, Amsterdam, pp 233–242
- Villers L, López J (1995) Evaluación del uso agrícola y forestal del suelo en la cuenca del río Temascaltepec, Nevado de Toluca, México. *Investig Geog Boll* 31:69–92
- Wolfe AP, Hätting JW (1996) The late Quaternary development of three ancient tarns on southwestern Cumberland Peninsula, Baffin Island, Arctic Canada: paleolimnological evidence from diatoms and sediment chemistry. *J Paleolimnol* 15:1–18
- Zawisza E, Caballero M, Ruiz-Fernandez C (2012) 500 years of ecological changes recorded in subfossil cladocera in a high-altitude, tropical lake Lago de la Luna, Central Mexico. *Stud Quat* 29:23–29